

SERGIO TONZIG

SULL'EVOLUZIONE BIOLOGICA  
(RUMINAZIONI E RIMASTICATURE)

Capitolo I <sup>(1)</sup>

L'EVOLUZIONE, EMBLEMA DELLA VITA. – Vi sono delle idee, e vi sono dei fatti (fra cui io credo eccellano le idee che riguardano il perché delle cose e, in generale, i fatti della natura), il cui interesse non cessa di agitarsi nella mente di chi l'ha compreso così da stimolare ricorrenti meditazioni e da essere causa di un continuo rimuginarsi sopra. Quando poi si decida di scriverne appare necessario ribadire, per meglio esporle e più compiutamente illustrarle, cose già altre volte dette; e ciò si traduce in non evitabili e non infrequenti ripetizioni. Ripetizioni sono infatti frequenti anche nelle pagine che seguono. Io me ne scuso col lettore per il fastidio che gli possono dare; vorrei tuttavia ch'egli considerasse che il ripetuto, insistente ritorno al medesimo punto di riflessione è parte dell'esercizio stesso della meditazione; e che, in fin dei conti, è proprio col ripetuto e paziente loro riesame ora sotto questo, ora sotto quest'altro aspetto che le idee e i concetti si chiariscono meglio.

Scopo di questo preambolo è di esonerarmi dall'obbligo di rilevare io stesso le ripetizioni ogni volta che, in quel che segue, ricorrono e di giustificarmene con la precisazione del riferimento.

Sono due gli intenti generali che il presente scritto persegue; e sono i medesimi cui sono ispirati anche altri miei precedenti articoli.

Il primo intento è di insinuare nella mente di chi si accosta alla Biologia (o anche di chi ne è già cultore provetto) che lo studio della vita è sicuramente fonte di una gran quantità di importanti nozioni; ma che la semplice acquisizione di queste non ne esaurisce l'interesse dal momento che, fatte oggetto di opportune riflessioni e di opportuni riscontri, quasi sempre esse diventano fonte di suggestive e quanto mai stimolanti idee, a loro volta capaci di prospettare problematiche nuove e di aprire nuovi e affascinanti orizzonti. È, questo, il concetto che domina la serie dei miei scritti sul medesimo tipo di argomenti e che, ancora una volta, voglio qui formulare: le caratteristiche che sono proprie della vita determinano che tutto, in Biologia, abbia una rigorosa logica cosicché nulla vi può essere che sia privo di un preciso significato.

Il secondo intento è di suggerire l'idea che, di nuovo in conseguenza delle sue stesse caratteristiche, in tutte le sue manifestazioni concrete (intendo dire: in tutti i viventi) e seppure con aspetti diversi, la vita è sempre la medesima cosa.

A questi due che – dal momento che mirano a dare evidenza a dati di fatto, a farne il confronto e a proporre la spiegazione – credo rimangano nei limiti dell'oggettività scientifica, si accompagna un terzo intento che, per avere carattere conclusivo è, tutto sommato, l'intento principale. Esso è peraltro di tipo diverso e – poiché vorrebbe essere di stimolo alla riflessione e

---

<sup>1</sup> Allo scopo di prevenire talune probabili e del tutto giustificate perplessità, voglio precisare che, salvo diversi e peraltro esplicitamente precisati riferimenti, le considerazioni di carattere generale contenute in questa e in tutte le successive parti del presente scritto fanno generico riferimento alla "cellula" (intendo dire: alla cellula un poco astrattamente tipizzata o, addirittura, costituente da sola l'intero organismo). In particolare, intendo precisare che le mie considerazioni sull'evoluzione della vita e dei viventi intendono prescindere dall'Uomo e addirittura ignorarlo. Ciò non perché la cellula umana sia strutturalmente e funzionalmente alcunché diversa dalle non-umane; ma perché (questo è, naturalmente, il mio pensiero) il salto tra il più avanzato fra gli organismi non-umani, e l'Uomo, è di così immensa misura, di tale qualità e di tale sostanza da rendere microscopica, al suo confronto, la distanza tra il procariote più primordiale e il non-uomo più avanzato. Ciò che pone (sempre a mio parere) una problematica del tutto diversa e di assolutamente diverso livello.

alla ricerca di interpretazione dei dati di fatto proposti all'attenzione – ha inevitabilmente carattere soggettivo, non dimostrabile col metodo sperimentale. Esso esula pertanto dal campo rigorosamente scientifico di cui, tuttavia, io credo eguagli (e probabilmente superiori) l'interesse oggettivo.

Che tutto, in Biologia, abbia un preciso significato; e che le manifestazioni morfo-funzionali di fondo con le quali la vita si attua siano a tal punto identiche in tutti i viventi da doversi riconoscere come essenziali e non sostituibili fattori della sua realizzazione, sono constatazioni che, indubbiamente, fanno molto pensare. Tanto più che ad esse si accompagna quest'altro rilievo: che il carattere in assoluto preminente e in assoluto esclusivo della vita è l'evoluzione dei viventi.

È stato detto che l'evoluzione è una legge cosmica valevole per tutto il mondo fenomenale e che abbraccia tutti gli esseri visibili cominciando dall'atomo. L'affermazione è estremamente importante e, pur se bisognosa di qualche precisazione, è certamente vera. Si può anzi dire che, dal momento che elementi chimici fondamentali per la vita sono il risultato di modificazioni strutturali degli atomi di altri elementi, in tal modo rendendo possibile la vita, l'evoluzione della materia ha preparato l'evoluzione biologica e ne è stata il determinante antifatto sul quale, in certo senso come sua continuazione, si è innestata l'evoluzione dei viventi.

Evoluzione della materia e evoluzione biologica sono, in realtà, cose affatto diverse: tanto diverse da non tollerare confronti. La materia, in realtà, non si evolve. Modificando la struttura dei suoi atomi, la materia “semplicemente” si trasforma. Altra cosa è la trasformazione e altra e assolutamente diversa cosa è l'evoluzione. Sicuramente, anche l'evoluzione trasforma i viventi; ma sebbene ne condizionino l'ottenimento, da per sé sole le trasformazioni (o meglio, e con maggior proprietà, le mutazioni) non potrebbero mai realizzare l'evoluzione. La quale concettualmente, materialmente, filosoficamente, per quello che implica, per come funziona, per quello che ottiene, in una parola: per quello che è, costituisce un fenomeno unico rispetto al quale il paragone con qualsiasi altro fenomeno naturale vale solo a dimostrarne la distanza. L'evoluzione può essere raffigurata come un perpetuo, inarrestabile cammino al quale i medesimi meccanismi evolutivi danno, con automatica logica e automatica razionalità, un rigoroso orientamento. Ma per capire l'evoluzione, e per non equivocarne il senso, qualche precisazione è, a tale proposito, indispensabile.

Indubbiamente, l'evoluzione è orientata e non sembra difficile identificarne la meta. Ebbene, se per meta si intende un obiettivo finale nitidamente prefigurato, finché si voglia remoto peraltro definitivamente prefissato; se la meta va intesa come una specie di stella polare alla quale costantemente mirare e verso la quale progredire superando, mediante prestabiliti adempimenti, gli ostacoli di cui l'itinerario è disseminato, occorre dire che l'evoluzione non persegue, né ha, meta veruna.

L'evoluzione biologica è un fatto sperimentale; ed è la natura stessa della vita, con la quale del resto essa si identifica, che ne spiega la logica e la necessità. I continui mutamenti che la condizionano, impercettibili o vistosi, piccoli o meno piccoli che siano, sono affidati al caso e del tutto casuale è l'effetto che ne risulta. Tanto basta perché l'automatismo dei meccanismi evolutivi, fondati sul riscontro sperimentale dei risultati e sulla loro ovvia e addirittura non evitabile valutazione, ottenga che la vita vada di continuo aggiustando e di continuo migliorando le forme con le quali concretamente essa si esprime; che la marcia in avanti dell'evoluzione continui; e che ne sia infallibilmente mantenuto l'orientamento verso una meta di progresso. In breve: l'evoluzione non è tenuta per mano, né il suo cammino è accompagnato da una guida. Che, se così non fosse, né le mutazioni sarebbero affidate al caso né se ne potrebbero verificare che, rispondendo a un prefissato disegno, non siano fattori di sicuro progresso. Il cammino evolutivo, contrariamente al vero, non conoscerebbe, e mai avrebbe conosciuto, le incertezze e gli errori che ne spiegano il lentissimo procedere. Il concetto stesso di evoluzione, del resto, implica l'idea di continuo progresso. È un punto, questo, sul quale vale la pena di insistere per ottenere di meglio chiarirlo. Il fatto stesso che l'evoluzione biologica è una non discutibile realtà significa che, sin dal suo primo apparire, la vita è dotata dei meccanismi che (a causa di questa dotazione, in maniera necessariamente autonoma) la rendono capace di modificare le proprie caratteristiche morfo-funzionali così da ottenere (grazie all'automatismo della loro pratica valutazione) un progressivo miglioramento.

In che cosa poi tale progresso consista, e quale sia la natura della “meta” cui tende il cammino evolutivo della vita (o, meglio, il suo significato) è abbastanza facile riconoscere. Si tratta di sempre più e sempre meglio garantire la possibilità stessa di sussistenza della vita e la sua continuità. Implicitamente (ma su questi punti bisognerà ritornare più avanti) tratta anche di ottenere un sempre più completo adattamento all'ambiente e una sempre maggiore capacità di trarre, dall'ambiente, l'energia che è condizione di vita e il materiale che l'alimenta. Altrettanto implicitamente (e anche questa è una riflessione che occorrerà riprendere) vita ed evoluzione sono condizione l'una dell'altra. Continuo, incessante pungolo dell'evoluzione sono la concorrenza e la selezione. Ciò determina che quanto più congrui e quanto più avanzati siano i frutti del progredire evolutivo, tanto più spietata diventi la concorrenza e conseguentemente più viva si faccia l'urgenza di superarli. Quanto più l'evoluzione avanza, tanto più essa è costretta ad avanzare come se, invano, essa inseguisse un traguardo che si sposta continuamente in avanti e che tuttavia è suo imprescindibile compito di raggiungere.

Così invece non è. L'evoluzione non ha mete prefissate da raggiungere né modelli prestabiliti da conseguire. Va ripetuto che l'evoluzione è un autonomo processo di sperimentazione; e che se, tuttavia, di una meta si vuol parlare, diciamo allora ch'essa concretamente esiste, che è imposta all'evoluzione dai suoi stessi meccanismi e che è rappresentata dalla sempre risorgente necessità di migliorare continuamente i risultati già conseguiti. Ma non si tratta di una meta remota; si tratta anzi di una meta che l'evoluzione ha cominciato a raggiungere immediatamente sin dal primo apparire della vita; e che, in tal modo garantendo continuità alla vita, l'evoluzione non ha più cessato di puntualmente raggiungere, avanzando alla cieca tra sconfitte ed errori e alla cieca mantenendo un orientamento di puntuale progresso.

Solo l'arresto della vita potrebbe dunque fermare l'evoluzione; e reciprocamente, l'arresto, peraltro inconcepibile, dell'evoluzione porterebbe al simultaneo arresto anche della vita. L'idea di vita è inscindibile dall'idea di evoluzione; vita ed evoluzione sono il risultato l'una dell'altra e reciprocamente si condizionano, si spiegano e si giustificano. Tanto stretto è il legame tra i due fatti, e a tal punto l'uno si identifica con l'altro, da potersi dire che vita ed evoluzione sono due aspetti di uno stesso fenomeno; o anche (e in maniera – come spiegherò – più impegnativa) che la vita si esprime con l'evoluzione. Ciò che rende invalicabile la barriera fra trasformazione della materia ed evoluzione biologica.

EVOLUZIONE, CASUALITÀ, PROGRESSO E NATURA DELLA VITA. – Sono perfettamente consapevole che queste tanto perentorie affermazioni possono essere accusate d'essere in patente contrasto con la realtà dei fatti. L'intero processo riproduttivo ha il suo fondamento nella fedeltà con la quale il materiale genico (e pertanto il programma di cui esso è portatore) si replica così da trasmettersi, di generazione in generazione, in copie successive sempre identiche e sé stesse. È la proprietà d'invarianza; ed è assicurata da un prodigioso meccanismo del quale non ho certo bisogno di dar qui conto. È stato sostenuto che la vera proprietà dei viventi è questa, l'invarianza appunto; ed è persino superfluo rilevare che l'invarianza esclude ogni possibilità di evoluzione. L'evoluzione, nondimeno, esiste, è sempre esistita, si deve ad essa la mirabile varietà di viventi che popolano la Terra, e sicuramente l'evoluzione continuerà a operare finché, sulla Terra, ci sarà vita. È una proprietà che i viventi non condividono con nessun altro tipo di oggetti naturali così da esserne vera e peculiare caratteristica. La replicazione invariante del patrimonio genico è bensì una fondamentale realtà; che tuttavia non esclude che “casualmente” qualche errore ci scappi e qualche mutazione compaia. E un evento accidentale delle cui conseguenze è imprevedibile il tipo e la possibilità di persistenza e che, individualmente e per ogni singolo gene, ha poco più che nulle probabilità statistiche di accadere. Eppure questo basta perché, in una popolazione di individui, le mutazioni si ripetano con una frequenza sufficiente a garantire il fenomeno senza confronto più straordinario, più grandioso e più determinante fra quanti sono avvenuti o avvengono nel nostro pianeta: l'evoluzione la cui realtà è, di fatto, inscindibile dalla realtà anche della vita.

E la natura stessa della vita (e mi scuso per l'insistenza, peraltro voluta, delle ripetizioni) che le impone di evolversi. Per com'è, anche strutturalmente, fatta e per come funziona, la vita non può non evolversi. Il concetto di evoluzione è inseparabile dall'idea di progresso; e non sembra discutibile il fatto che, dal progresso che è suo frutto, l'evoluzione riceva giustificazione e significato. Ma la casualità delle mutazioni che ne sono la condizione conferisce all'evoluzio-

ne della vita un aspetto caratteriale di assoluta importanza: quello d'essere libera. Voglio dire che, per evolversi, basta alla vita la sua stessa natura. E la natura della vita è tale da assicurarle la certezza di compiere un cammino evolutivo infallibilmente volto al progresso da per sé sola, senza bisogno di guide, senza itinerari prefissati, senza mete obbligate e in completa libertà

IL SUCCEDERSI DELLE GENERAZIONI E LA GARA DELLA VITA. – Se, dunque, emblema della vita è l'evoluzione; se vivere significa evolversi; e se carattere dei viventi è la capacità, e insieme l'impegno, di realizzare un continuo processo evolutivo; se questa è la logica della vita, altrettanto logicamente ciò impone che, sin dalla sua primissima manifestazione, la vita si sia realizzata (e continui a realizzarsi) attraverso il ciclico, incessante ripetersi di una ben coordinata serie di episodi che, del tutto estranei alla materia, ne punteggiano il perpetuo decorso, ognuno dei quali concorre a dar spiegazione a tutti gli altri e da tutti gli altri viene spiegato. Episodi, va aggiunto, che, di necessità, reclamano un complicato concorso di strutture e di funzioni; e la cui identica necessità determina che, se uno qualsiasi di essi mancasse, l'evoluzione sarebbe impossibile e, con l'evoluzione, sarebbe impossibile la vita.

Messosi in moto con la vita, il processo evolutivo comporta, obbligatoriamente, il susseguirsi continuo di sempre nuove generazioni di individui e, dunque, che i viventi siano tutti capaci di dare origine a nuovi altri individui, quanto a dire di riprodursi e di moltiplicarsi. Ancora obbligatoriamente, il processo evolutivo esige che ogni individuo che nasce sia non identico a quello (o a quelli) da cui è nato. Ciò significa che, col succedersi delle generazioni, ogni singolo individuo vivente diviene poco (o anche pochissimo) oppure molto (o anche moltissimo) differente da ogni altro. Le premesse per l'evoluzione (ma niente più che le premesse) sono in tal modo conseguite. Ma perché l'evoluzione divenga operante, è necessario l'intervento di un altro meccanismo che valuti le differenze e operi delle scelte. Significato dell'evoluzione, sua necessità, sua chiave, è la lotta per la vita o (detto in termini meno drammatici) l'adattamento all'ambiente. Nessun vivente può sfuggire alla relazione con l'ambiente in cui vive; e l'ambiente si configura come costituito da un complesso, variabilissimo nei diversi tipi di ambienti, di caratteristiche fisiche, chimiche e climatiche e, rispetto a ogni individuo, da tutti gli altri viventi. Sia la componente abiologica che quella biologica dell'ambiente pongono ordinariamente alla vita ostacoli più o meno ardui; e tuttavia è dell'ambiente che la vita trae la possibilità di persistere. Ciò determina che, per persistere, la vita debba realizzare un progressivo accomodamento che la renda sempre meglio capace di sopportare, di conquistare e di sfruttare l'ambiente, ogni singolo individuo in concorrenza con tutti gli altri.

L'evoluzione altro non è che il conseguimento di tale risultato; che poi è frutto automatico della selezione naturale. "Lotta per la vita", "sopravvivenza del più forte", sono espressioni assai pittoresche, peraltro troppo assolute e non generalizzabili. Si tratta piuttosto di una gara a eliminazione. Gara continua, continuamente alimentata dal succedersi delle generazioni, gara alla quale nessun vivente può sottrarsi di partecipare e durante la quale vengono di continuo e del tutto automaticamente selezionati i provvisori vincitori ammessi a passare il turno. L'importanza decisiva di questo meccanismo, la selezione, è ovvia. Ovvio è la logica del metodo sperimentale che ne è fondamento. Ovvio è l'automatismo del giudizio.

Tutte le cose sono collegate fra loro e tutte insieme "sono" la vita. Va ribadito che l'evoluzione esige il susseguirsi delle generazioni e, dunque, si fonda sulla riproduzione. Ma la riproduzione e il conseguente succedersi delle generazioni non avrebbero alcun senso evolutivo senza la mutabilità dei caratteri ereditari né, senza la mutabilità dei caratteri ereditari, sarebbe possibile l'evoluzione. La quale (e in ciò consiste il suo automatismo) altro non è che la conseguenza della diversa capacità di riproduzione.

Le mutazioni che possono intervenire nel corredo di caratteri ereditari di una forma vivente (anche questa è una ripetizione) sono frutto accidentale del caso, colpiscono a caso questo o quel componente del patrimonio ereditario ed è un puro caso che, se dotate di qualche efficacia, abbiano effetto favorevole. È però certo che se, per aver ereditato una certa mutazione, un individuo che vive in un certo ambiente si trova ad essere favorito nella sua capacità di riproduzione – nel senso che questa, come effetto di quella mutazione, sia divenuta più sicura, più precoce o più copiosa – trasmettendosi, quella mutazione, di generazione in generazione, la progenie di quell'individuo tenderà, in quel tipo di ambiente, ad affermarsi così da prevalere sugli individui della medesima specie, peraltro sprovvisti di quella mutazione, o anche sugli individui di altre

specie; mentre condurrà a un risultato opposto una mutazione che, direttamente o indirettamente, agisca sfavorevolmente sulla capacità di riproduzione. In questo consiste la lotta per la vita. È la diversa capacità di popolare l'ambiente; è l'acquisizione – ottenuta per via di mutazioni del tutto casuali nel loro intervenire e del tutto casuali nel loro effetto, ma automaticamente sottoposte alla rigorosa valutazione sperimentale della selezione evolutiva – di caratteristiche che consentono di meglio tollerare le condizioni del proprio ambiente; che consentono inoltre, poiché è dell'ambiente che gli organismi vivono, di meglio sfruttarlo; infine che consentono di conquistare ambienti nuovi e altrimenti inabitabili.

LA MORTE È INDISPENSABILE ALLA VITA. – Ho puntigliosamente insistito nel dire che la continuità del cammino evolutivo (o, più assolutamente: che il concetto stesso di evoluzione) richiede che la vita si svolga attraverso il susseguirsi continuo di sempre nuove generazioni e, dunque, che i viventi siano capaci di riproduzione e, attraverso la riproduzione, siano capaci di trasmettere di generazione in generazione, ai propri discendenti, di generazione in generazione più o meno variato il proprio patrimonio di caratteri ereditari. La perennità della vita ha, di conseguenza, un carattere doppiamente dinamico dal momento che, di generazione in generazione e col naturale intervento della selezione, la vita tende alla continua sostituzione di forme più primordiali (e quindi da abbandonare) con altre sempre più avanzate. La logica dell'evoluzione esige dunque che tutti i viventi siano, e siano sempre stati, mortali; e che la vita individuale si svolga secondo un ciclo (esso pure, com'è ovvio, materia di evoluzione) il quale prevede che, dopo essersi riprodotto e dopo aver trasmesso ai suoi discendenti, più o meno variato, il suo patrimonio di caratteri, ogni individuo debba, più o meno presto, morire. È anche da dire, per una più completa giustificazione della necessità della morte, che molto presto, senza di essa, non vi sarebbe più spazio, sulla Terra, per nuovi nati; e che, se si fermassero le nascite, si fermerebbe anche l'evoluzione che è il senso stesso della vita.

Consentendo la continuità della riproduzione e, in coppia con la riproduzione, il rinnovarsi delle generazioni, la morte è dunque, non meno della riproduzione, indispensabile alla vita e, assieme alla riproduzione, alla mutabilità e alla trasmissione dei caratteri ereditari, è un altro logicamente necessario fattore di evoluzione.

SIGNIFICATO DELLA RIPRODUZIONE. L'EVOLUZIONE E L'INDIVIDUO. – In un precedente mio scritto io avevo posto il seguente problema: perché la riproduzione? Che cos'è mai, che significa e da dove viene questa invincibile spinta alla riproduzione e che fa, della riproduzione, non solo un importante episodio ma addirittura il mandato di fondo al cui assolvimento nessun individuo può sottrarsi, al punto da far apparire la riproduzione come la ragione prima, lo scopo unico della vita individuale? che male ci sarebbe, a chi mai potrebbe dispiacere se la riproduzione cessasse o addirittura non ci fosse mai stata e se, di conseguenza cessasse o non si fosse mai mantenuta la vita stessa? E, dal momento che tutte le cose sono fra loro legate, perché la trasmissione e la mutabilità dei caratteri, perché il fluire incessante di nuove generazioni, la loro selezione e il lento e tuttavia sicuro, mai definitivo, mai appagato comparire di forme via via più progredite e il declino sino alla scomparsa delle forme via via superate? Perché l'idea stessa di vita e il suo attuarsi sono inseparabili da questo perpetuo, inflessibile, inarrestabile cammino evolutivo? Insomma: c'è un senso in tutto questo? A che cosa esso tende?

Dal punto di vista naturalistico si tratta di questioni oziose e, addirittura, il problema non si pone. Dal momento ch'esso non appartiene all'ambito della scienza, porselo non avrebbe alcun senso. La risposta lo ricuserebbe e non potrebbe che avere carattere di rigetto. L'universo intero è regolato dalle leggi della natura e i viventi si riproducono in obbedienza, appunto, alle leggi naturali. Quanto poi all'evoluzione (dico del suo significato, non dei suoi meccanismi) essa è naturale conseguenza della riproduzione, della lotta per la vita e della sopravvivenza del più adatto. Il treno corre perché la locomotiva lo tira.

Personalmente, tuttavia, io credo che lo studioso della positività dei fatti quanto più li penetra tanto meno possa dichiararsi appagato dal loro semplice rilievo. Penso che i fatti della vita meritino disponibilità alla riflessione anche (e forse soprattutto) sui loro aspetti non suscettibili di riscontro sperimentale e anche (e forse soprattutto) quando non esista, per problemi di fondo, una risposta scientifica.

Più d'una volta, in scritti precedenti, m'è sembrato giusto definire i viventi come oggetti naturali capaci, mediante la riproduzione, di evolversi. È una definizione, questa, che sottolinea due fatti: indica il risultato e precisa i mezzi che ne consentono la realizzazione. Sono dunque due, si potrebbe dire, gli attori della vicenda: la vita, attrice e insieme oggetto del perpetuo evolversi; e i viventi, attori della riproduzione. La distinzione è certo artificiosa; è tuttavia interessante perché vale a stabilire quale sia, in tutta la faccenda, la parte dell'individuo, quale sia, dell'individuo, il significato e quale la dignità.

L'INDIVIDUO SERVE ALLA RIPRODUZIONE. – Ogni individuo è un mezzo o, anche più crudamente, un meccanismo che, con la riproduzione, garantisce all'evoluzione di procedere. Compito fondamentale (o compito unico?) dell'individuo è di riprodursi e ciò dà logica spiegazione del fatto che lo sviluppo dell'individuo (intendo dire: la morfologia e la fisiologia dello sviluppo) sia tutto orientato a ottenere la riproduzione; del fatto che ogni individuo sia naturalmente smanioso di riprodursi e, addirittura, viva solo per riprodursi. La selezione naturale tien conto solo di questo. Nella lotta per la vita vince chi, nell'ambiente in cui vive, riesce a riprodursi di più. La prosperità, la floridezza dell'individuo contano certamente in senso pratico sulla riproduzione e l'individuo che sta bene normalmente si riproduce meglio e di più. Gli individui, o le specie, meglio adattate a un certo ambiente si segnalano, di solito, per essere più fiorenti e più vigorosi a confronto degli individui o delle specie scarsamente o male adattate e pertanto destinate a essere soccombenti nella gara per la persistenza.

Se ne potrebbe ricavare l'impressione che l'evoluzione tenda principalmente a premiare il benessere e che la selezione basi il suo giudizio (mi si voglia scusare il linguaggio figurato al quale, per pura comodità, sto permettendomi di far ricorso) proprio sulla diversa vigoria fisica delle forme sotto esame. Ciò è anche vero; ma è vero soltanto nei limiti entro ai quali la capacità, o la tendenza, o la prontezza di riproduzione variano in diretta proporzione con la prestanza e la vigoria dell'individuo. Ma che, senza alcun riguardo per la vita dell'individuo, le scelte evolutive si basino esclusivamente sulla sua resa riproduttiva è dimostrato dal fatto che molte specie di grande taglia e spesso di maestosa imponenza sono del tutto estinte e molte altre sono in via di estinzione. Le ragioni possono essere diverse; tutte peraltro sono legate alla capacità di riproduzione. Il numero di individui che possono vivere in un certo spazio varia, per più ragioni, con la loro grandezza; e ne varia, di conseguenza, la resa riproduttiva totale (e la totale probabilità statistica di nuove mutazioni). Così pure, modesta sino ad essere perdente – è la capacità di resistenza alla pressione selettiva delle specie (quasi sempre di grande taglia) che passano un lungo periodo d'infanzia prima di raggiungere la maturità che le rende capaci di riproduzione.

Ho detto che compito fondamentale, o addirittura unico, dell'individuo è di riprodursi. Ma avevo anche detto che se fosse unicamente fine a sé stesso e non invece, come di fatto è, una insostituibile fase del processo evolutivo, difficilmente si potrebbe riconoscere un senso alla riproduzione. Perché la riproduzione? Quale legge naturale impone la continuità della vita? Perché, se dev'essere continua, la vita non si mantiene con l'immortalità degli individui anziché con l'ininterrotto, frenetico riprodursi uno dopo l'altro, uno a fianco dell'altro, di una interminabile serie di individui invariabilmente destinati a morire?

Se si considerano le forme con le quali la vita ha iniziato il suo corso, o almeno le più primordiali fra quante sono note, e si paragonano con quelle, fra le odierne, che si impongono come più avanzate, si deve riconoscere che le trasformazioni evolutive sono state tante, così prodigiose e a tal punto congrue e stupefacenti da indurci ad attribuire all'evoluzione una specie di onnipotenza. È da aggiungere che l'evoluzione ha via via riplasmato e via via trasformato i portatori della vita (e dunque: l'individuo) a suo piacimento. Con questa espressione (e sempre con linguaggio figurato) voglio osservare che, pur potendo (non c'è motivo d'escluderlo) allungare la vita dell'individuo sino a renderlo immortale, guidata dall'automatismo selettivo l'evoluzione si è ben guardata dal farlo; e pur avendo prodotto, e sperimentato, forme di molto spinta longevità., ha poi corretto la sua rotta e, addirittura riaccorciando la vita individuale (almeno in importanti linee evolutive), ha puntato sull'incremento del ritmo riproduttivo.

La conclusione l'avevo già detta altrove. Non ha importanza l'individuo, quel che importa è il progresso evolutivo. La riproduzione non è fine a sé stessa (che davvero sarebbe difficilmente comprensibile se fosse solo la perpetua, monotona riproduzione di forme invariabilmente, perennemente identiche a quella originaria). La riproduzione è il meccanismo che consente

l'evoluzione e che dall'evoluzione viene spiegato. Il significato dell'individuo (il cui ciclo vitale è, in assoluto, sempre brevissimo e sempre si conclude con la morte) è d'essere al servizio dell'incessante evolversi della vita. Il suo compito è duplice. Quello, anzitutto, di fare esperienza del genoma ricevuto alla sua nascita, in altri termini di controllare sperimentalmente il grado di adattamento all'ambiente in cui vive, conferitogli dal genoma che ha ereditato. Si tratta, in fondo, di un compito passivo, tuttavia essenziale perché si conclude con la selezione. A questo, in ogni modo, si aggiunge un compito attivo che l'individuo svolge in due maniere: con la produzione eventuale di nuove mutazioni e col riassortimento sessuale del patrimonio genico della specie.

Ogni individuo è dunque artefice di evoluzione. Ma è da osservare che con l'esame al quale la selezione evolutiva lo sottopone (esame che riguarda il genoma preparategli dai suoi ascendenti) l'individuo risponde del passato; mentre con i ritocchi e con l'eventuale miglioramento del patrimonio genico di cui beneficeranno i suoi discendenti, l'individuo prepara il futuro. Per sé stesso, per il suo presente, l'individuo non può invece far nulla. Una volta che si sia riprodotto, se gli è riuscito di farlo, gli resta solo da morire. Quanto prima ciò avviene, tanto più spedita è la marcia dell'evoluzione.

RIPRODUZIONE, EVOLUZIONE, CARIOGAMIA E MEIOSI. – La precisazione dei due distinti compiti con i quali si concreta la partecipazione dell'individuo all'evoluzione è, a mio vedere, interessante anche perché se ne può ricavare, mi sembra, la spiegazione del modo col quale si succedono gli eventi citologici che stanno alla base di tutto: della riproduzione come dell'evoluzione. Intendo alludere alla cariogamia e alla meiosi, i due processi che, insieme, compendiano la riproduzione sessuale e ne attestano il significato evolutivo. Il primo compito dell'individuo è di sperimentare la validità del corredo genico che gli proviene dalla fusione di due distinti nuclei gamici. Nella sua cellula (se è unicellulare) o in ognuna delle sue cellule (se pluricellulare) coesistono i cromosomi trasmessigli dall'uno come dall'altro gamete. Coesistono e tanto basta. Per fare esperienza del complesso di geni di cui essi sono portatori, per saggiarne l'effetto sull'adattamento all'ambiente (e sulla sua capacità di riproduzione) non occorre altro. Vivesse anni, vivesse decenni o vivesse secoli, nel nucleo di ciascuna cellula somatica dell'individuo, superavvolti e superimpacchettati oppure decondensati e, per dir così, dispersi (a seconda che il nucleo sia oppure non sia in mitosi) i cromosomi del duplice genoma (e, in particolare, gli omologhi di ogni coppia) rimangono del tutto fra di loro distinti e, tipicamente, ognuno ignora gli altri. Per la vita individuale, di più non occorre.

L'accoppiamento degli omologhi si farà più tardi, talvolta molto più tardi, quando l'individuo sarà divenuto "maturo". È un processo (tale accoppiamento) che non riguarda (evolativamente) la vita individuale; che è del tutto inutile all'individuo e che non ha alcun interesse per il suo apparato somatico. Con l'accoppiamento meiotico, infatti, prende avvio la produzione delle cellule riproduttrici la maturazione delle quali, in molte specie, coincide con la morte dell'individuo o ne è poco più tardi seguita. Un poco schematicamente si può dire che in questo tipo di specie la vita individuale è tutta compresa nell'intervallo (breve o lungo che sia) fra cariogamia e cromosomogamia; ciò che in maniera esemplare dimostra come, con la meiosi, l'individuo operi non a beneficio proprio ma a vantaggio esclusivo delle generazioni future; in tal modo ottenendosi che ogni individuo che abbia passivamente superato l'esame selettivo al quale il proprio genoma è stato sottoposto, partecipi poi attivamente ad alimentare la corsa dell'evoluzione.

Che la meiosi sia diretta alla riproduzione, non occorre dirlo. Vale invece la pena di sottolineare (per una più completa comprensione d'ogni suo particolare) la stupenda semplicità (se mi fosse consentito vorrei dire: la genialità) con cui la meiosi conferisce, a ogni individuo, la caratteristica dei viventi: quella di portare avanti l'evoluzione mediante la riproduzione. Infatti: la meiosi introduce nel patrimonio ereditario le eventuali mutazioni che avvengono durante il suo decorso o già presenti nel meiocito; con l'aplosi, essa rende possibile una nuova diplosi e pertanto il succedersi degli atti gamici e, insieme, la costanza del corredo cromosomico; fonde e rimescola insieme i due genomi presenti nelle cellule somatiche dell'individuo e ne ridistribuisce il materiale genetico alle cellule riproduttrici cui dà origine, in modo tale che nessuna di esse si trovi ad avere un corredo genico identico a nessun'altra; determina che, in conseguenza di ciò, non geneticamente identici fra di loro (e in ciò sta, per buona parte, l'importanza della riprodu-

zione sessuale che ne è la necessaria premessa) siano i nuclei di ogni nuova coppia gamica e che geneticamente diverse fra di loro siano tutte le nuove coppie di gameti. Ne deriva che, per quel che avviene durante la meiosi e pure rimanendo nell'ambito della medesima specie, il patrimonio genetico di ogni singolo individuo non coincide mai del tutto con quello di nessun altro; e che di generazione in generazione, per effetto della meiosi, venga offerto all'esame della selezione naturale un gran numero di genotipi con continue varianti; cosicché diviene addirittura inevitabile che, per effetto della selezione ma per quel che avviene durante la meiosi, di generazione in generazione vadano isolandosi e sempre più affermandosi, in ogni ambiente, forme sempre meglio adattate e a tal punto nuove da assumere il valore di varietà o addirittura di specie; e scompaiano invece le forme non, o non abbastanza, adatte. Così da doversi riconoscere alla meiosi d'essere, fra tutti gli altri, il processo cellulare più mirabile per precisione, semplicità ed eleganza di svolgimento e, al disopra d'ogni altro, il fatto d'importanza centrale per la vita e per l'evoluzione.

LE SMANIE SESSUALI. – Un oggetto naturale che, di generazione in generazione (e pertanto mediante la riproduzione) porta avanti un incessante processo evolutivo. Per cambiare argomento sono costretto a ripartire dal principio. Perché la riproduzione? Cos'è mai questa spinta che fa apparire l'individuo smanioso di riprodursi? Ebbene, bisogna riconoscere che l'individuo si riproduce non perché sia smanioso di riprodursi. Lo fa in obbedienza a una legge alla quale nessuno può sottrarsi e di cui l'attiva obbedienza da parte dell'individuo ha la riproduzione come risultato. È la legge dell'attrazione sessuale. Legge assolutamente generale, legge di fondo, legge che fa andare la vita e che, anche letteralmente, muove i viventi. È una legge del tutto misteriosa. Quali sono, e di che natura, i suoi meccanismi? Semplicissimo: è una legge di natura. Esiste perché c'è. Positivamente, non c'è altra risposta.

È una legge, in ogni modo, che funziona a tutti i livelli. Voglio dire che all'attrazione sessuale soggiacciono gli individui, ma non soltanto gli individui. Vi soggiacciono, meravigliosamente smaniose di soddisfarla, le cellule gamiche, siano, oppure non siano, liberate nell'ambiente esterno. Vi soggiacciono, si riconoscono e quasi si chiamano i nuclei gamici che, appena messi in condizione di farlo, soddisfano l'impulso sessuale per lo più fondendosi subito in un unico nucleo (un "sincarion"), altre volte accontentandosi di accoppiarsi (intendo dire: di avvicinarsi a coppia, senza peraltro fondersi, così formando un "dicarion") rimandando la coniugazione a quando, per via di meiosi, verranno generate le cellule riproduttrici. Il caso (questo caso) è interessante perché dimostra che, per la vita vegetativa, basta, alle cellule diploidi, il possesso del doppio corredo cromosomico sessualmente completo anche se non riunito in un solo nucleo. La formazione del dicarion, infatti, da avvio (negli organismi che così si caratterizzano) alla serie di divisioni cellulari che fanno crescere l'individuo; e ogni divisione cellulare è preceduta da una divisione coniugata del dicarion i cui due nuclei, sempre accoppiati, si dividono contemporaneamente, ognuno per proprio conto, in modo che tutte le cellule figlie ereditino, in coppia, due nuclei di opposta polarità sessuale.

In fondo, sincarion e dicarion non son poi cose tanto diverse né essenzialmente diversa è la situazione delle cellule che si trovano ad avere l'una oppure l'altra entità cariologica. Il significato della coniugazione cariogamica è connesso alla riproduzione e, per così dire riunendo in un contenitore unico i corredi cromosomici portati dai due nuclei gamici, la cariogamia serve a render possibili i processi meiotici (e le conseguenze genetiche ed evolutive che ne sono il movente). Anche negli organismi con cellule a dicarion, infatti, i due nuclei di questo finiscono per fondersi in un sincarion. Ma l'evento è ritardato sino a precedere immediatamente la meiosi e si verifica solo nei singoli meiociti. A questo momento (voglio dire: alla prima profase) in tutti gli organismi riprende vigore la legge dell'attrazione sessuale alla cui obbedienza sono "costretti" i singoli cromosomi. Rispettivamente provenienti da due nuclei di opposta sessualità, gli omologhi del corredo diploide ne riprendono le caratteristiche (e le smanie sessuali) e reciprocamente si cercano, si riconoscono, si attraggono e, perfezionando l'atto gamico degli individui prima, dei gameti poi e, da ultimo, dei nuclei gamici, a due a due si accoppiano e si coniugano. Ma bisogna anche dire che l'accoppiamento dei cromosomi omologhi è il risultato del reciproco richiamo sessuale che induce i singoli geni del corredo diploide a ricercare il proprio omologo; cosicché il districarsi del groviglio cromatinico premeiotico e l'ordinato formarsi delle coppie cromosomiche zigotiche sono guidati dall'impulso sessuale che, per dir così, anima tutti i ge-

ni che, insieme, costituiscono ogni singolo cromosoma. E poi che nei cromosomi omologhi l'ordinamento lineare dei diversi geni è identico, la soddisfazione del reciproco richiamo di questi (i geni omologhi) porta allo speculare accoppiarsi dei complessi di cui sono parte (i cromosomi omologhi).

LA CONTINUITÀ DELLA VITA: L'INDIVIDUO E IL GENOMA. – Gamìa, meiosi, crescita e differenziamento degli individui, mutazioni, riproduzione, generazioni che si succedono e, piano piano, inesorabilmente si evolvono, in una parola la vita, il suo vario manifestarsi, il suo mantenersi e il suo perpetuarsi non sono certo fenomeni metafisici. Sono, anzi, tipicamente concreti. Concettualmente, tuttavia, essi evocano nella nostra mente l'idea d'una continuità senza termine, di un fluire perenne di alterni episodi di ricevere e di trasmettere, come il continuo, inarrestabile andare di una fiaccola olimpionica e il passarsi l'un l'altro la fiamma da parte dei singoli tedefori che, giunti ciascuno al termine della propria breve frazione, l'un l'altro si trasmettono l'impegno di portarla avanti mantenendola accesa e, subito diventati intrusi – mentre la fiaccola continua la sua corsa – subito escono di scena per entrar nell'oblio.

Il paragone è sin troppo semplicistico e troppo lacunoso. Sia pur maldestramente, in ogni modo, esso intende sottolineare l'incessante ricevere e passare avanti che, mentre costituisce il carattere più emblematico della vita, implica che la continuità della vita sia ottenuta mediante un parimenti incessante processo di figliazione, in tal modo realizzando la possibilità di evoluzione. Chiaramente, ciò significa che le caratteristiche dell'individuo, e la loro variabilità, sono determinate da ciò che l'individuo riceve da quello che lo precede e poi trasmette a quello che lo segue. Soprattutto ciò significa che la continuità della vita, la sua ininterrotta conservazione e il perseverante suo evolversi (in una parola, come ho appena detto: la vita) non riguardano gli individui ma, appunto, quello che, determinandoli in ogni loro aspetto, passa da individuo a individuo e, senza morire, si trasmette di generazione in generazione. Rapidamente mortali, in contrasto con la perennità della vita, gli individui, in fondo, sono semplici trasmettitori. Nella logica della vita, il loro fugace intervento è tuttavia irrinunciabile perché, se la vita è evoluzione, gli individui la condizionano collaudando quel che hanno ricevuto, consentendone eventuali modificazioni e poi trasmettendolo, oppure non trasmettendolo, a seconda del risultato del collaudo.

Vorrei fare, a questo proposito, le seguenti considerazioni sulle quali mi riservo di ritornare più avanti.

Gamìa, meiosi, gamìa, meiosi: sono i momenti magici che segnano il fluire della vita e che, dello svolgersi della vita, offrono lo schema e suggeriscono il significato. Come subito spiegherò, si può dire che la parte sostenuta dagli individui in questo schematico fluire è solo indiretta e si riduce alla produzione dei meiociti. Se poi si cercasse di concentrare ulteriormente questo schema, allo scopo di ricavarne l'essenzialità, i due momenti magici della vita potrebbero essere fusi in uno dal momento che, in maniera conclusiva, la gamìa si realizza con la cromosomogamia che è già parte, e parte determinante, della meiosi.

La "condensazione" in un'unica cellula della gamìa e della gametogenesi, in un certo senso (quello essenziale, appunto) è cosa reale (e, addirittura, è letterale realtà nel ciclo metagenetico degli aponti). Astratto, invece, è il seguente schema di metagenesi che sembrerebbe di poterne ricavare: il meiocito, nel quale si è conclusa l'unione sessuale fra due nuclei gamici, ne riassortisce i corredi genici e li ridistribuisce a nuove cellule gamiche. Accoppiandosi, queste danno direttamente origine a nuovi meiociti e il ciclo continua con regolare alternanza di fase nucleare e alternanza di gameti e di meiociti senza alcun intercalarsi di forme vegetative. Proprio in questo consiste l'assurdità di un ciclo di tale genere: che è troppo essenziale. La vita consuma materiali e consuma energia. La produzione di gameti da parte di meiociti e di meiociti da parte di gameti non è possibile senza l'inserimento di una fase vegetativa a carattere nutrizionale, capace del necessario metabolismo. Ma proprio per questo lo schema così ridotto di ciclo metagenetico è interessante: perché tutti i momenti fondamentali dai quali dipende la continuità della vita (gamìa e meiosi) vi sono inclusi senza che, tuttavia, vi siano citati gli individui. I quali, dunque, sono indispensabili alla vita solo per alimentarla, non perché capaci – loro – di esaurirne il significato.

Il senso della vita (ma la conclusione è, chiaramente, fuori dell'ambito oggettivo della scienza e, in ogni modo, meriterebbe una più ampia e più approfondita discussione) sta, allora, in quello che è concentrato nella meiosi: la riproduzione (per maggior esattezza: la produzione

di cellule riproduttrici) col tramite della sessualità o, più concettualmente, la continuità dell'evoluzione mediante la riproduzione. La conclusione, in sintesi, sembra essere la seguente: tutto quello che riguarda la vita, tutte le strutture e tutti gli episodi che la sostengono hanno un unico significato e un unico orientamento: l'evoluzione. La quale è stata messa in movimento già dalle prime forme di vita che, seppure strutturate in maniera primitiva, già erano in possesso del medesimo congegno che (evoltivamente migliorato) ha continuato, e continua, ad assicurare il perpetuarsi della vita e l'evoluzione.

Che poi la metagenesi non possa sussistere concretamente senza il concorso degli individui, e che per il perpetuarsi e per l'evolversi della vita gli individui siano di fondamentale importanza, non può sussistere dubbio. Tra l'altro, è col dar corpo agli individui che la vita (ordinariamente) si manifesta in maniera concreta; e in qualche modo (o in qualche misura) lo stesso progresso evolutivo si rivolge a loro favore (anche se a trar vantaggio dal potenziamento dell'apparato cui è affidato il metabolismo alimentare è la riproduzione, la continuità della vita e, in ultima analisi, l'evoluzione).

E tuttavia, al loro intercalarsi nella continuità della vita, al loro spezzettarla in tanti piccoli anellini concatenati fra di loro, a tutto quanto fanno durante la loro fugace comparsa sulla scena del mondo, gli individui partecipano in maniera sostanzialmente passiva. Del tutto estranei alla coniugazione delle due cellule gamiche con la quale la loro nascita coincide, essi subiscono passivamente l'esame della selezione e passivamente sopportano la propria morte. Tutto il resto, tutto quanto richiede un attivo, continuato intervento dalla cui regolarità dipende il regolare svolgimento della vita individuale e la stessa continuità della vita e dell'evoluzione (intendo dire il riprodursi in copia esattamente conforme o con eventuali variazioni, il dar origine a nuove cellule e a nuovi individui) è opera concreta di quello che ogni individuo riceve e poi trasmette e che continua a fluire di generazione in generazione. Che progetta, che determina, che dirige, che decide tutto è il materiale genico; e tutto quello che in ogni organismo unicellulare, e in ogni sua cellula se è pluricellulare, non è materiale genico, in ultima analisi è suo contorno, dallo stesso materiale genico indotto, regolato, guidato e del quale il materiale genico si serve. Al limite, si potrebbe dire che il vivente, o l'individuo, è lui. Mi rendo ben conto che questa distinzione e quasi disgiunzione tra il genoma (considerato come il vero soggetto della vita) e "il resto" o, con questo senso, il "soma" della cellula o dell'individuo, è un insostenibile paradosso. Lo è effettivamente, però non lo è tanto. Ricorderò, solo di passata, che l'individuo muore e che, uscito da lui, il suo genoma gli sopravvive. Ricorderò anche che esistono organismi completi (voglio dire: capaci di riprodursi e di evolversi) costituiti da solo materiale genico (i virus) mentre non esistono organismi le cui cellule ne siano prive.

Questa rappresentazione della struttura "composita" dei viventi (costituiti da individui mortali e da apparati genici che si perpetuano attraverso le generazioni) vale forse a suggerire un'altra riflessione. Se gli individui sono semplici collaudatori e trasmettitori e se loro è chiesto solo di servire adeguatamente l'apparato genetico convenientemente nutrendolo, il loro significato è, in fondo, solo di comodo, in sé e per sé privo di valore, addirittura irrilevante. Eppure il risultato dell'evoluzione riguarda solo loro (e solo in loro si manifesta) e l'apparato genetico si riproduce, muta e si affanna a evolversi solo per far progredire gli individui ottenendone un progressivo miglioramento fino a... fino a che cosa? Che senso ha migliorarne il corpo se poi, indipendentemente dal grado evolutivo raggiunto, l'individuo muore? Esiste una teleonomia (ricorro qui, e ricorrerò anche in seguito, a un termine caro a Monod) esiste, dicevo, una teleonomia dell'evoluzione e, se esiste, qual è? Tutto, nella vita (intendo dire nella struttura e nelle funzioni dei viventi), è prodigiosamente logico rispetto a un certo risultato o a un certo progetto, o programma, o finalità. Si deve dunque ammettere che la vita stessa sia senza alcun fine, o spiegazione, o meta? Che il prodigio del suo mantenersi, del suo perpetuarsi e del suo evolversi sfoci nel nulla?

## Capitolo II

LA VITA È UNICA. – Per darsi conto della logica che impone alla cellula una certa struttura, occorre allargare il discorso e addirittura riprenderlo da principio, peraltro da una diversa angolatura. È antica, e certo fondata, consuetudine suddividere l'appartenenza degli oggetti naturali in tre distinti regni: il regno minerale, il regno vegetale e il regno animale. In verità, il solco che separa dagli altri il regno minerale è profondo al punto da potersi considerare invalicabile. Quanto a quello che divide gli altri due, esso certamente esiste; ma è tanto lieve che si danno forme che i botanici noverano fra le piante e gli zoologi mettono invece fra gli animali. Si consideri, del resto, che tutto quanto in quel che precede è stato detto, è stato detto con l'intendimento di richiamare le caratteristiche della vita; e io vorrei far rilevare che per individuarle, e per tentar di spiegarle, non è affatto occorso precisarne il riferimento agli animali oppure alle piante. La vita è infatti un fenomeno unitario. I suoi meccanismi, le sue strutture, il suo modo di svolgersi e di mantenersi, si potrebbe dire: la sua epica, sono assolutamente identici (fatti salvo, beninteso, i risultati dell'evoluzione) negli organismi che appartengono, indifferentemente, all'uno come all'altro dei due regni di viventi. Piante e animali sono, appunto, strettamente accomunati dal fatto d'essere, le une come gli altri, forme viventi. Coticché, fondamentalmente, essi sono la stessa cosa. La vita è unica. Unica nelle strutture chimiche sulle quali si fonda; unica nell'organizzazione e nell'attività delle cellule che ne sono il modulo elementare; unica nelle regole che hanno determinato, e determinano, l'avviarsi e lo svolgersi della vicenda evolutiva sia delle piante che degli animali.

Ho fatto delle affermazioni assai perentorie, senza dubbio bisognose di chiarimenti. In quel che segue cercherò di giustificarle e cercherò anche di spiegare la logica delle affermate identità.

Comincerò con l'osservare, in via del tutto preliminare, che tutti gli esseri viventi senza eccezione, dai più primitivi fra i procarioti fino agli eucarioti di massima evoluzione, sono fondamentalmente costituiti dalle stesse due classi di macromolecole: proteine e acidi nucleici. In tutti gli esseri viventi senza eccezione, inoltre, queste macromolecole sono dei polimeri derivati dall'associazione di un certo numero (peraltro variabilissimo) dei medesimi radicali: i medesimi venti amminoacidi nel caso delle proteine e quattro tipi di nucleotidi nel caso degli acidi nucleici (il medesimo quartetto in un tipo di acidi nucleici e il medesimo quartetto, appena un poco diverso dal precedente, in un altro tipo di acidi nucleici). In tutti gli esseri viventi, inoltre, il mantenimento stesso della vita implica un metabolismo che, con le medesime reazioni, o con le medesime sequenze di reazioni, perviene al medesimo, duplice risultato: la biosintesi dei costituenti cellulari e, come sua condizione, l'immagazzinamento e la mobilitazione dell'indispensabile potenziale energetico.

Voglio ricordare (solo di passata, ma il discorso dovrò essere più avanti ripreso) come la vita della cellula (di qualsiasi cellula di qualsiasi organismo vivente), il suo mantenimento, la sua riproduzione e, in particolare, la teleonomia della sua attività biochimica, siano strettamente legate a un reciproco, continuo scambio di stimoli e di interazioni fra le due classi di macromolecole appena ricordate (gli acidi nucleici e le proteine). Ciò comporta la necessità di una organizzazione strutturale che, necessariamente, è sempre la medesima in tutte le cellule. Lo schema di struttura è infatti sempre lo stesso nelle cellule di tutti i viventi. Beninteso trascurandone i mille particolari, a grandi linee la cellula può essere infatti descritta come costituita da del materiale genico composto da acidi nucleici e che è portatore del progetto, o programma, dell'attività della cellula (il nucleo, sia o non sia compartimentato a seconda che si tratti di eu- o di procarioti); accompagnato da un materiale di natura prevalentemente proteica (il citoplasma), sede del metabolismo materiale e energetico necessario alla realizzazione del progetto genico. Il tutto avvolto da una membrana capace di regolare i rapporti fra cellula e ambiente. Non è forse inutile aggiungere che la riproduzione della cellula è sempre conseguenza della riproduzione del materiale genico; e che l'attività metabolica del citoplasma di qualsiasi cellula è indotta e regolata dal nucleo.

Indubbiamente, le cose sono assai più complesse e l'evoluzione stessa ha contribuito a complicarle; ma, una volta ancora nelle sue linee generali e più fondamentali, sia sotto l'aspetto di strutture chimiche, sia sotto l'aspetto di strutture morfologiche, in tutti i viventi la cellula è espressione dei rapporti fra apparato genetico e "apparato metabolico" e, conseguentemente, è

fatta sempre in questa medesima maniera. Lo schema morfo-funzionale della cellula è dettato (e addirittura imposto) dalle caratteristiche stesse della vita: la crescita individuale, la riproduzione e l'evoluzione.

L'evoluzione non sarebbe tale se, peraltro lasciando inalterato lo schema di fondo, non avesse poi ottenuto di specializzare cellule diverse a funzioni diverse. Ciò è avvenuto con l'introduzione e la specializzazione di nuove particolarità morfo-funzionali che hanno arricchito lo schema fondamentale. Tuttavia, e in tal modo dimostrando d'essere condizione della vita, questo schema è rimasto immutato in tutti i viventi. A parte la diversa specializzazione e gli adattamenti che sono frutto aggiuntivo dell'evoluzione, la biologia vegetale e la biologia animale sono dunque sostenute dalle medesime strutture e, con identico andamento, queste assicurano lo svolgersi delle medesime, fondamentali funzioni. Tanto da potersi concludere che la distinzione tra regno vegetale e regno animale, se fondata sulla presunzione di una diversa natura dei due tipi di viventi, costituirebbe una falsa interpretazione della realtà. E peraltro certo che tra il Leone e la Rosa, tra la Quercia e la Rana, differenze vi sono. E altresì ovvio che, sebbene differenze esistano anche tra il Leone e la Rana da una parte, e la Rosa e la Quercia dall'altra, il Leone e la Rana hanno in comune taluni caratteri che sono invece estranei sia alla Rosa che alla Quercia le quali, per proprio conto, ne hanno che mancano ai due animali. Ma quello che è importante riconoscere è che in fondo, per quanto così incisive da guidare il corso delle rispettive evoluzioni e da determinarne i risultati, le differenze tra piante e animali hanno, rispetto a tutto ciò che è richiesto perché la vita sia vita, valore assolutamente marginale e addirittura del tutto secondario. Voglio dire che, sia trascinato da una vaporiera oppure vada a trazione elettrica, un treno è pur sempre un treno e un'automobile rimane sempre un'automobile, vada essa a benzina oppure vada a nafta.

Va riconosciuto che, se il treno è a vapore, occorre che alla sua locomotiva sia agganciato un tender per il trasporto della provvista di carbone; mentre se la trazione è elettrica occorre che sull'intera linea siano installati i cavi dai quali il locomotore possa attingere energia. Conseguentemente, la fisionomia dei due tipi di motrici e dei due tipi di impianti presentano caratteristiche assai diverse; che, tuttavia, non riguardano l'essenziale di quello che si intende per treno: una serie, indifferentemente lunga o corta, di carrozze o di carri atti al trasporto di viaggiatori o di merci, agganciati l'uno all'altro e che, in un modo o nell'altro trainati, possono correre sui binari. Analogamente, né in alcun modo cambiano le strutture portanti, né minimamente mutano il loro uso, sia l'automobile fornito di un propulsore a nafta oppure di un propulsore a benzina.

GLI ANIMALI, LE PIANTE E IL METABOLISMO CELLULARE. – È del tutto estraneo a questo scritto ogni intendimento didattico. Pur accreditandone al lettore la conoscenza (e affidandomi anzi alla loro già conseguita conoscenza) non posso tuttavia rinunciare al richiamo di una serie di particolari relativi alla struttura e alla funzionalità della cellula. Ciò servirà a precisare le differenze tra i due regni di viventi e a stabilire gli ulteriori aspetti della loro fondamentale identità; ma dovrà anche servire alla discussione di carattere generale su fondamentali problemi della vita.

La vita (l'ho già scritto altrove e qui vorrei limitarmi a semplici richiami) è, fondamentalmente, un problema di energia. I motivi sono numerosi e uno dei più generici è dato dall'assoluta necessità che hanno tutte le cellule di controllare e di dominare, in ogni momento e in ogni punto, l'immane dinamismo chimico che è richiesto dal loro stesso metabolismo, così da evitare ogni disordinato o addirittura caotico svolgersi di reazioni o di catene di reazioni chimiche. I meccanismi che assicurano alla cellula tale controllo sono, essi pure, numerosi. Basti per ora accennare al fatto che il metabolismo cellulare si caratterizza per la natura non spontanea della generalità delle reazioni chimiche che lo compongono <sup>(2)</sup>. Fuori della cellula, sebbene a parità di concentrazione, di temperatura e di pressione, i reagenti che la cellula impiega nel proprio metabolismo e che, nella cellula, danno regolari reazioni con altissime velocità, dimostrano una tendenza a reagire tanto bassa da potersi ritenere pressoché nulla. Anche se possibili dal punto di vista termodinamico, si tratta infatti di reazioni a energia di attivazione molto alta e che, nella cellula, avvengono tuttavia con grande facilità e rapidità non di rado istantanea. Ciò è reso

<sup>2</sup> Devo chiarire che, sia qui che in tutto il seguito di questo saggio, tale terminologia (reazioni "spontanee" oppure "non spontanee") non è usata nel senso che è proprio della termodinamica e che indica soltanto la tendenza di una reazione a svolgersi in una data direzione; ma piuttosto nel senso del linguaggio comune che intende alludere a reazioni capaci (o, rispettivamente, non capaci) di svolgersi velocemente anche in assenza di catalizzatori.

possibile da quei catalizzatori che sono gli enzimi, dei quali tutte le cellule sono specifiche produttrici e che agiscono abbassando l'energia di attivazione al punto da trasformare in reazioni spontanee in condizioni normali, reazioni altrimenti non spontanee. Su questo tema, sulla struttura degli enzimi e sulla regolazione della loro attività sarà necessario ritornare più avanti.

Il lavoro metabolico, in ogni modo, richiede un continuo apporto di energia libera. La sintesi degli acidi nucleici e delle proteine (i costituenti cellulari con la produzione dei quali culmina la maggior parte del metabolismo cellulare) è un esempio tipico di costruzione di grandi e complesse molecole polimere ricche di energia, ottenuta partendo da composti a struttura più o meno semplice, a basso peso molecolare e povere di energia libera. Energia è analogamente richiesta per la produzione di altri composti ricchi di energia libera quali sono, per esempio, i grassi. Energia occorre per il lavoro osmotico delle membrane cellulari e per la regolazione del trasporto attivo attraverso membrana, comprendente l'accumulo e l'eliminazione di materiali contro gradiente di concentrazione. Energia è necessaria per la formazione di superfici a grande tensione (o energia) superficiale e per il mantenimento di situazioni altamente improbabili dal punto di vista termodinamico. Anche più genericamente, è da considerare che tutte indistintamente le cellule viventi sono caratterizzate, in piccolissimo volume, da un altissimo grado di organizzazione, o di entropia negativa, non solo a livello delle complicatissime strutture macromolecolari di cui esse sono composte, ma anche a quello delle complicatissime strutture morfologiche che traggono origine dall'ordine rigoroso col quale queste molecole devono essere disposte per assicurare lo svolgimento delle funzioni. Non è un paradosso affermare che, in ogni suo particolare, la cellula rappresenta un sistema assurdo che va contro la seconda legge della termodinamica: inviolabile legge naturale la quale stabilisce che un sistema isolato tende a uno stato di sempre più grande disorganizzazione. La cellula o, anche meglio, la vita è dunque, in ogni sua manifestazione, cosa estremamente fragile, estremamente instabile e altamente improbabile il cui semplice mantenimento in condizione stazionaria, di conseguenza, abbisogna di un continuo apporto di energia libera. Tutto ciò significa che per funzionare, o semplicemente per mantenersi in vita, ogni cellula deve poter disporre, nel suo interno, di una fonte di energia libera rappresentata da edifici molecolari più o meno complessi la cui demolizione per via ossidativa (o per vie equivalenti quanto al risultato) liberi energia. Significa inoltre che per l'utilizzazione di questa sono indispensabili opportuni sistemi di trasportatori di energia in forma tale da essere immediatamente utilizzabile per ognuna delle reazioni che formano gli anelli d'ogni catena di processi metabolici. La vita e il funzionamento d'ogni singola cellula esigono quindi che, accanto al metabolismo necessario per la costruzione dei materiali di cui è fatta o dei quali continuamente abbisogna, essa sia sede di un metabolismo respiratorio (o di altro equivalente). La logica della vita impone identiche necessità alle quali corrispondono la presenza di identiche strutture e lo svolgimento di identiche funzioni. Non importa se appartenga a un animale o a una pianta. Ogni singola cellula deve incessantemente respirare e deve quindi essere messa in condizione di farlo utilmente. Implicitamente, ciò richiede la continua disponibilità di substrati respiratori, di ossigeno (o, meno spesso, di altro ossidante), di strutture specializzate a tale tipo di lavoro metabolico e di meccanismi specializzati alla trasformazione e al trasporto di energia.

Vale la pena di ricordare che il trasferimento di energia libera dai substrati respiratori a opportuni trasportatori nei quali essa è contenuta in forma prontamente utilizzabile per la sintesi dei materiali che compongono le strutture cellulari, non esaurisce il significato della respirazione. Anche più direttamente, infatti, la respirazione concorre spesso a questa sintesi con la produzione di composti i quali entrano nella catena di reazioni metaboliche che portano ai prodotti finali. A tanto la respirazione perviene con la degradazione solo parziale del substrato respiratorio e la conseguente produzione di composti più semplici che vengono immediatamente immessi in una catena anabolica la quale sfrutta la stessa energia che la parziale demolizione del substrato ha reso disponibile. Ne viene che, nel suo insieme, il metabolismo respiratorio comprende un enorme, complicatissimo intrico di reazioni del più diverso e spesso opposto tipo. La notazione che ne consegue è stata già fatta: il necessario mantenimento del rigoroso ordine col quale funziona l'insieme del chimismo cellulare esige che in qualsiasi cellula, animale come vegetale, funzioni non tanto un controllo quanto tutto un insieme di tipi diversi di controlli.

Mi scuso per le ripetizioni ma credo valga altresì la pena di insistere sul fatto che la vita d'ogni singola cellula è condizionata dalla possibilità di mantenere continuamente attivo un metabolismo sintetico (basti pensare – ma è solo un esempio – alla necessaria e continua sintesi di

proteine enzimatiche cui fa condizionante riscontro la continua nuova sintesi di RNA messaggero). Vuoi dire che ogni singola cellula deve poter continuamente disporre, e dev'esserne quindi continuamente rifornita, sia delle materie prime necessarie per i processi di costruzione, sia di materiale da demolire per ricavarne energia libera. In una parola, vuoi dire che per vivere, per crescere e per riprodursi, ogni organismo animale, ogni organismo vegetale e ognuna delle cellule che li costituiscono hanno continuo bisogno d'essere nutriti. È qui, è a questo riguardo che animali e piante divergono.

PIANTE, ANIMALI E APPROVIGIONAMENTO DI ENERGIA. – Importante, importantissima per le conseguenze che ne derivano, la differenza tra piante e animali, come poco più addietro ho affermato, in fondo è solo marginale e, di per sé, di poco conto. Non riguarda la vita delle cellule; riguarda solo la fonte, e quindi il tipo, di energia di cui, per vivere, l'organismo dev'essere rifornito. A ben guardare, tuttavia, nemmeno a tale proposito c'è differenza tra piante e animali. Sia in questi che in quelle, infatti, tutte le singole cellule pervengono alle sintesi di cui hanno bisogno muovendo in vario modo, come materie prime, gli zuccheri nonché gli elementi chimici (N, P, ecc.) che in varie forme loro pervengono; e usando zuccheri quali principali materiali da demolire per ricavarne energia libera. Solo che, nelle piante, talune cellule (per comodità di raffigurazione il riferimento è alle piante pluricellulari a cormo) sono in grado di ottenere la sintesi primaria delle molecole zuccherine che a loro stesse e poi a tutte le altre proprie cellule, e a tutte le cellule degli organismi animali, serviranno da materiale energetico; e fanno ciò utilizzando le radiazioni elettromagnetiche che provengono dal Sole (nell'intervallo di lunghezza d'onda che corrisponde soprattutto alla luce rossa e alla luce azzurra). Incapaci di tale utilizzo di energia primaria, tutte le altre cellule delle medesime piante, e tutte le cellule animali, ricorrono, come s'è appena detto, all'energia secondaria o di legame chimico che, per trasformazione dell'energia elettromagnetica, le cellule a cloroplasti hanno accumulato nelle molecole zuccherine. È tutto qui; e, in fondo, ciò non costituisce una gran differenza tra piante e animali dal momento che, anche nelle piante, questo è l'unico processo che funziona per via fotosintetica. Cosicché, anche nelle piante (e persino anche nelle loro cellule verdi) non meno che negli animali, l'intero metabolismo endergonico si compie a spese dell'energia secondaria messa in libertà dalla respirazione.

La differenza fondamentale tra i due regni di viventi, in definitiva, sta nel possesso, da parte delle piante, della clorofilla e di una struttura capace di sfruttarne l'eccitazione elettronica provocata dalla luce. La differenza non riguarda peraltro il significato della vita e lo svolgimento di questa (dal momento che gli individui che la esprimono, siano piante o siano animali, si riproducono, si evolvono e muoiono); e nemmeno riguarda il modo col quale, in ogni cellula vivente, la vita si attua. Al qual proposito vorrei fare alcune riflessioni che mi sembrano importanti perché concorrono a suggerire la spiegazione dell'evoluzione e a chiarire il diverso modo col quale essa si è svolta negli animali e nelle piante.

PIANTE, ANIMALI E POTENZIAMENTO EVOLUTIVO DELLA VITA DI RELAZIONE CON L'AMBIENTE. – Perché l'evoluzione? In un certo senso essa potrebbe apparire incomprensibile. Già le forme più antiche, le prime in assoluto apparse sulla Terra, erano forme viventi. Vivevano e dunque potevano vivere. Implicitamente avevano già tutto quel che occorre per sostenere la vita e dunque per svolgere e per opportunamente sfruttare un congruo, controllato ed efficiente metabolismo sia materiale che energetico affidati l'uno e l'altro, a proteine enzimatiche. Non si tratta di ipotesi: si tratta di realtà controllabili. Anche se meno ricco (com'è giusto trattandosi di forme unicellulari, pertanto senza tessuti e organi specializzati) Batteri e Alghe azzurre hanno un sistema genetico chimicamente uguale a quello delle forme di più avanzata evoluzione, di uguali prestazioni e di identico funzionamento. La loro cellula è avvolta da una membrana capace delle stesse funzioni. Addirittura, per studiare importanti aspetti della genetica, della fisiologia e della biochimica cellulare (in particolare per studiare i sistemi di induzione e di regolazione sia del sistema genico che del chimismo che ne è controllato) si fa abituale uso di cellule batteriche. Le prime espressioni di vita, dunque, avevano già tutto quel che occorre per vivere, crescere, mutare e riprodursi. Tanto soddisfacenti erano, nelle primissime e più primordiali forme viventi, le strutture e le funzioni cellulari, da conservarsi immutate, non solo nella progenie di quelle antiche forme che oggi ancora popolano la Terra, ma fundamentalmente anche in tutte le cellule di

qualsiasi organismo animale o vegetale, indipendentemente dal raggiunto grado di evoluzione. L'unico ritocco alla struttura cellulare delle Alghe azzurre e dei Batteri (ritocco avvenuto già alla base del grande albero filético della vita, evidentemente non necessario ma, altrettanto evidentemente, tanto utile da non essere più stato abbandonato così da costituire l'emblema che distingue tutti gli Eucarioti in confronto dei Procarioti) è stata la compartimentazione cellulare. Senza dubbio è stato un ritocco molto importante; è tuttavia da chiarire che la compartimentazione ha bensì innovato la morfologia della cellula; ma non ne ha innovato le funzioni, né tanto meno ne ha aggiunto di nuove. Anche i Procarioti hanno il materiale genico e hanno "la genetica" sebbene non abbiano un nucleo; anche i Procarioti, se aerobi, respirano e hanno il necessario corredo enzimatico (o sono in possesso di un equivalente metabolismo energetico se anaerobi) pur non avendo i mitocondri; anche le Alghe azzurre hanno l'equivalente dei tilacoidi (e qualche cosa di analogo hanno i Batteri foto sintetici) anche se non hanno cloroplasti. In fondo, senza toccare il quadro funzionale, la compartimentazione ne ha "semplicemente" aumentato la funzionalità assicurando un migliore ordine spaziale e una più controllata interazione fra le strutture molecolari cui competono attività diverse.

So bene che non è necessario; ma, per evitarne una interpretazione riduttiva, mi preme chiarire perché, poco sopra, ho detto che "fondamentalmente" l'evoluzione ha conservato le stesse strutture e le stesse funzioni presenti già nelle cellule degli organismi primordiali. Il significato della multicellularità e dell'evolutive complicarsi dell'anatomia e della membratura corporea va ravvisato nella specializzata acquisizione della capacità di svolgere nuove e particolari funzioni. A tanto, l'evoluzione è arrivata sempre accentuando o dando nuovi equilibri o anche aggiungendo qualche cosa; lasciando tuttavia immutati i sistemi (vorrei dire "i massimi sistemi" o "i muri maestri") che sostengono la vita.

Vorrei, allora, riproporre il problema: perché l'evoluzione? Se le forme con le quali la vita si è manifestata per la prima volta già possedevano l'intero macchinario indispensabile per l'attuazione della vita stessa; e se questo macchinario si ritrova "fondamentalmente" immutato anche nelle forme di evoluzione più avanzata, qual è il senso dell'evoluzione?

Il fatto è che il macchinario consuma. La vita consuma. Il mantenimento stesso della vita, la crescita e la riproduzione esigono (s'era appena ricordato) un rifornimento ininterrotto sia di energia che di materie prime. Per vivere è indispensabile che la cellula (o, nel suo complesso, l'organismo) sia in grado di mantenere, col proprio ambiente, una vita di relazione il più possibile attiva così da soddisfare al meglio il bisogno, non eludibile, della nutrizione. È qui, è nel soddisfacimento della necessità di nutrizione che va cercato (sia pure con qualche riserva) il senso (voglio dire la teleonomia) dell'evoluzione; e ancora qui va cercato il solco che divide i due regni di viventi. Qui si chiude il cerchio delle identità che legano e delle diversità che separano le piante e gli animali.

L'EVOLUZIONE E LA SICUREZZA DELLA NUTRIZIONE. – Tutte le cose sono fra di loro legate. Il fatto meraviglioso dell'evoluzione è condizionato dal fatto, esso pure mirabile, della riproduzione. A sua volta, la riproduzione è condizionata dalla nutrizione. A ripercorrerne panoramicamente lo svolgimento, appare infatti chiaro che, tesa a realizzare l'evoluzione attraverso la garanzia della riproduzione, tutta la storia evolutiva dei viventi riguarda (per prudenza dirò "soprattutto"; ma forse non si sbaglierebbe a dire "esclusivamente") il potenziamento delle strutture e delle funzioni dalle quali dipende la sicurezza della nutrizione che è autotrofa nelle piante e eterotrofa negli animali.

Resta, irrisolto, l'interrogativo. Perché, a chi giova l'evoluzione? Si deve dunque ammettere che la nutrizione sia fine a sé stessa e basti a dare il senso dell'evoluzione? O si deve concludere che voler identificare (posto che esista) il senso dell'evoluzione è cosa astratta, pertanto estranea alla scienza e che, dal momento che tutte le cose sono fra loro legate, esse formano un circolo chiuso che esiste, e tanto basta a giustificarne l'esistenza? E tuttavia, anche nel cerchio del serpente che si morde la coda è possibile individuare una coda e riconoscere una testa; e se si guarda a quel che vien consentito dall'introduzione, nella cellula, di materiali e di energia, ci si accorge che, in fondo, l'intero macchinario cellulare e tutta la sua attività metabolica mirano solo alla sintesi di nucleotidi e a legarli in fila lungo la catena del DNA così da ottenere di raddoppiarla una volta ch'essa si sia prima sdoppiata. L'organismo che si riproduce, l'organismo che si evolve, in una parola: l'organismo che vive, in ultima analisi è solo lui, il DNA.

Effettivo portatore della vita, il DNA non si nutre, non metabolizza, non cresce. In alterna vicenda si sdoppia e si raddoppia; e a tanto egli perviene mercé il lavoro, da lui stesso continuamente impostato e da lui stesso continuamente diretto, di strutture su di lui indirettamente modellate (così da potersi considerare sue controfigure) come le proteine enzimatiche. Passa di cellula in cellula, passa di organismo in organismo assicurando in tal modo continuità alla vita e realtà all'evoluzione. Esistono organismi che vivono, si riproducono e si evolvono pure essendo costituiti solo da catene polinucleotidiche. Sono (la notazione era già stata fatta in precedenza) i virus. Penetrano in cellule che non sono loro e, sfruttando le strutture cellulari dell'ospite, assumono il comando della loro attività metabolica e danno dimostrazione della dualità di composizione e di significato d'ogni cellula normale nonché della diversa gerarchia dei suoi due componenti: "l'organismo" e i suoi "supporti" (quanto a dire i nucleo e le strutture citoplasmiche).

Il senso della morfo-fisiologia della cellula riceve forse qualche lume da questa considerazione. L'evoluzione dell'habitus e delle strutture corporee in ogni tipo di ambiente mira indubbiamente a garantire la sicurezza d'una congrua nutrizione. Non, tuttavia, come fine ultimo ma solo come mezzo per assicurare che il DNA possa regolarmente sdoppiarsi e poi raddoppiarsi e nuovamente sdoppiarsi e raddoppiarsi, possa regolarmente riprodursi e, per tale via, possa regolarmente evolversi. Il senso dell'evoluzione sta allora nell'evoluzione stessa? È dunque giusto riconoscere all'evoluzione un significato teleonomico e ravvisarlo nella garanzia del regolare svolgimento del processo evolutivo? In realtà, il problema del significato dell'evoluzione rimane inalteratamente irrisolto: conclusione, del resto, assolutamente ovvia dal momento che si tratta d'una questione di carattere metafisico non risolvibile con il metodo scientifico della sperimentazione. Resta tuttavia da dire che, a mio parere, si tratta del problema che, tutto sommato, costituisce il nucleo o il mistero centrale e più affascinante dell'intera Biologia; e, sempre a mio parere, nessun biologo se ne potrebbe disinteressare o fingerne l'inesistenza. Ma poi che, sostanzialmente, esso si identifica col problema della vita (dico dell'origine e delle finalità di questa) si deve riconoscere, come ho appena detto, ch'esso non appartiene alla speculazione scientifica.

EVOLUZIONE E AUTOTROFISMO. – Torniamo al modo col quale i viventi si nutrono e al diverso indirizzo evolutivo degli organismi autotrofi e di quelli eterotrofi. La nutrizione comporta due distinti adempimenti: approvvigionamento di energia e approvvigionamento dei materiali necessari alla costruzione delle strutture cellulari. Le piante sono organismi autotrofi: significa ch'esse si nutrono mantenendo, appunto, ben distinti e addirittura separati in sedi diverse questi due adempimenti. Fonte di energia, per le piante, è la luce; e la luce è pura energia, del tutto priva d'ogni materiale e peraltro utilizzabile solo se opportunamente trasformata in energia di legame chimico. Necessariamente, l'approvvigionamento di energia deve quindi comprendere la produzione (dunque per via fotosintetica) di un composto organico, frutto diretto dell'arricchimento in energia libera di un composto inorganico del C. Ciò determina che il prodotto della fotosintesi (una molecola organica di assai semplice struttura e fatta solo di C, H e O: il glucosio) venga poi usato, dalle piante, sia come donatore (col concorso ovvio di ossigeno) di energia libera che come punto di partenza per tutte le lavorazioni e le rielaborazioni inerenti al biochimismo organico.

Condizione di questo biochimismo è l'approvvigionamento di acqua nonché (in forma inorganica) di tutti gli altri elementi chimici necessari all'ottenimento, per via chemiosintetica, di tutte le molecole che partecipano alla strutturazione e al funzionamento della cellula. Collegati fra loro dal fatto che, oltre a funzionare da primo serbatoio interno di energia, il prodotto della fotosintesi è anche il composto organico dal quale prende avvio l'intero metabolismo cellulare, i due adempimenti hanno esigenze e pertanto sedi diverse.

Il primo richiede libera esposizione alla luce (fonte di energia) e all'aria (fonte del C che sarà presente nello scheletro di ogni composto organico); il secondo richiede intimità col terreno (fonte dell'acqua e, sempre in forma minerale, di tutti gli altri ingredienti chimici). Poche righe più addietro s'era osservato che l'evoluzione passa per la riproduzione; e non v'ha dubbio che la selezione evolutiva delle piante ha ottenuto di modificarle, rendendone sempre più certa e sempre più precoce la riproduzione. Ma poi che la nutrizione è alla base di tutto, la lenta trasformazione evolutiva delle piante è soprattutto andata favorendo i due appena precisati adempimenti.

In relazione ai quali ha determinato che, partendo da forme unicellulari acquatiche, le piante siano diventate forme terrestri a cormo.

Sicuramente, non è il caso ch'io ripeta qui quel che ho cercato di spiegare in saggi pubblicati, pochi anni addietro, in questa stessa rivista. Basti ricordare che quel che ha mosso e ha poi costantemente guidato tutta l'evoluzione delle piante è il fatto che l'attività fotosintetica è favorita molto più nell'aria che nell'acqua. Per un organismo autotrofo che basa la sua nutrizione sulla fotosintesi, di conseguenza, la vita nell'aria è molto più favorevole che la vita nell'acqua. Solo che, per riuscire a vivere nell'aria, occorre superare tutta una serie di ostacoli e vincere tutta una serie di difficoltà, molte delle quali derivanti dalle esigenze stesse della fotosintesi; e, se ben si valuta la serie di mutamenti e la graduale adozione di novità che caratterizzano la storia evolutiva delle piante, si arriva invariabilmente alla conclusione che si tratta di adattamenti che tendono a render possibile e via via più agevole la vita nell'aria dell'apparato fotosintetico.

Già il corpo delle Felci, e poi quello di tutte le piante superiori (il cormo appunto), è costituito da due apparati che, rispettivamente specializzati a uno dei due adempimenti richiesti dalla nutrizione, vivono uno nell'aria, l'altro nel terreno. Evidentemente, è questo l'unico schema strutturale capace di soddisfare le esigenze dell'autotrofismo (metabolismo organico mediante rifornimento di minerali e di energia raggiante). Le conseguenze sono molte e sono molto importanti. L'autotrofismo (per quel che riguarda il procacciamento di materiali alimentari e perciò stesso che le radici sono affondate nel terreno) impone alle piante d'essere immobili: un carattere (questo dell'immobilità) che non va visto come una limitazione o, addirittura, come un motivo d'inferiorità che diminuisce le piante nel confronto degli animali ma, anzi, come un felice adeguamento all'autonomia della loro alimentazione. Trae da ciò spiegazione il tipo di apparato scheletrico che, nelle piante, è privo di articolazioni, è di tipo diffuso ed è rappresentato dalla parete che riveste ogni singola cellula. Generalmente la parete cellulare è più o meno spessa, particolarmente ingrossata nei tessuti specializzati alla funzione di sostegno e, in questi, per lo più lignificata. Implicita in questa constatazione è l'adozione evolutiva di peculiari linee metaboliche inesistenti negli animali come la definitiva comparsa, dalle Felci in su, del biochimismo che porta alla produzione di lignina in aggiunta a quello (più antico ma esso pure proprio solo delle piante) che riguarda la formazione di cellulosa. Altre linee metaboliche di cui l'evoluzione ha dotato le piante in relazione all'adattamento alla vita aerea e alla difesa (in particolare contro la perdita d'acqua) sono quelle che riguardano il differenziamento dei tessuti tegumentali e che conducono alla produzione di cutina e di suberina. Accomodamenti evolutivi che risolvono il problema della riproduzione sessuale in ambiente aereo, da parte di organismi immobili, sono inoltre l'adozione del fiore e la "invenzione" di una metagenesi troppo ricca di particolari per essere qui, sia pur brevemente, riassunta e di cui è preminente il fatto che, in qualche modo ottenuto il trasporto aereo delle microspore, il microscopico gametofito maschile porta i propri gameti direttamente al gametofito femminile sia pur superando anche molto lunghe distanze.

Identico significato hanno numerose altre caratteristiche della biologia delle piante superiori. Basterà accennare alla biologia florale, ai processi che si riassumono con i termini di fotoperiodismo e di vernalizzazione nonché alla doppia fecondazione che consente la produzione di semi nei quali un embrione quiescente è accompagnato da una congrua massa di materiali alimentari. Con particolare rilievo va anche ricordato il fatto che, nelle piante a cormo, l'embrione vien conservato funzionante per tutta la vita della pianta la quale, schematicamente, va vista come un embrione che periodicamente rifà nuovi tessuti e nuovi organi adulti, in tal modo determinando, fra l'altro, che, fino a tanto ch'è viva, la pianta non cessi mai di crescere. La spiegazione di questa, che sarebbe altrimenti una incomprensibile stranezza, è legata alla vita aerea dell'apparato fotosintetico e all'intimo contatto con l'aria delle cellule del parenchima clorofilliano: lo stato di disagio idrico che ne deriva fa sì che le foglie abbiano, genericamente, breve durata e vadano pertanto periodicamente rifatte con contemporaneo accrescimento, in lunghezza come in spessore, del fusto e delle radici.

EVOLUZIONE E ETERTROFISMO: PIANTE E ANIMALI SONO LA STESSA COSA. – Al tipo di trofismo che è proprio delle piante si contrappone quello che caratterizza gli animali. Gli animali sono eterotrofi; e ciò fa sì che la loro vita dipenda dalla fotosintesi delle piante delle quali, direttamente o indirettamente, essi si nutrono. Cibandosene, essi si approvvigionano, a un tempo, di

energia e, già in forma organica, di tutti i materiali necessari al loro metabolismo. Le conseguenze di tale tipo di nutrizione sono molte e, nella loro "marginalità" estremamente importanti e comportano (a solo titolo di esempio) che l'evoluzione abbia dotato gli animali di un apparato digerente e della capacità sia di procacciarsi il cibo sia di evitare di servir da cibo. Tale capacità, a sua volta, comporta la motilità (e quindi uno scheletro articolato e una muscolatura che lo muova), un apparato nervoso e, collegati a questo, i sensi della vista, dell'udito, dell'olfatto, ecc.

Le caratteristiche strutturali e le attitudini funzionali per le quali animali e piante differiscono tra di loro così da essere ascritti a due distinti regni della natura sono certo di grande rilievo. Nondimeno – e sia pure con un paradosso o una forzatura peraltro più apparenti che reali – animali e piante "sembrano" diversi. Ma poiché un treno è pur sempre un treno vada a carbone o a trazione elettrica, e un'automobile resta tale anche se possa cambiare il carburante, il Leone, la Rana, la Rosa e la Quercia sono, in sostanza, la medesima cosa. Si evolvono, pertanto si riproducono, pertanto vivono e pertanto muoiono. Avviene così che le loro generazioni si succedano. Le loro cellule sono fatte allo stesso modo e allo stesso modo funzionano. Per crescere, per riprodursi, in una parola per vivere e, insomma, per evolversi, hanno bisogno di un continuo apporto di materiali e di energia. L'unica differenza sta nel fatto che la Quercia e la Rosa si servono di energia primaria di natura elettromagnetica, mentre il Leone e la Rana si servono di energia secondaria di legame chimico. Ma è una differenza del tutto marginale perché del tutto estranea all'essenzialità della vita e alle implicazioni con le quali la vita si esprime. Ciò che rende ancor più marginale l'importanza del fatto che il Leone sappia ruggire, la Rosa profumi, la Rana possa saltare e la Quercia non voli, né canti, né corra per la prateria.

IL PLASTIDIO VERDE E LA VITA SULLA TERRA. – A chiusura, o forse in appendice, a questo tipo di riflessioni vorrei sottolinearne un aspetto del quale, forse perché non meno ovvio del fatto che al giorno segue la notte e alla notte segue di nuovo il giorno, non sempre viene pienamente valutato il rilievo né sempre si approfondisce il significato.

Tutto quel che lo riguarda, in realtà, nelle pagine che precedono è stato già ripetutamente detto; e la nuova ripetizione che ora ne faccio intende solo darne risalto e, appunto, sottolinearne il significato.

Si tratti di piante, si tratti di animali, e anche solo per mantenersi, la vita, tutta la vita, è condizionata da un incessante flusso di energia. Che la sostiene, e che dunque la condiziona, è l'energia che ci piove dal Sole sotto forma di luce. Di per sé, nondimeno, la luce e la vita sono l'una all'altra estranee. Qualche precisazione sarebbe probabilmente da fare per le piante; genericamente, voglio però dire che, come tale, con quel che avviene nella vita d'ogni cellula, e per quanto si tratti di energia, la luce non ha niente a che fare. Che la rende utilizzabile è la sua trasformazione in potenziale chimico ad opera dei plastidi clorofilliani. È però da chiarire che questo processo (la conversione di energia elettromagnetica in energia di legame chimico) non fa parte del normale metabolismo cellulare, per complesso e determinante ch'esso sia. Si tratta anzi di un fenomeno che sta, per così dire, a sé ed è addirittura isolato nel senso che non ha alle spalle, o a monte, nessun altro processo biochimico del quale sia la continuazione. A parte il fatto ch'esso presuppone la biosintesi della clorofilla nonché di un formidabile complesso di strutture che ne consentono l'utilizzazione, si può dire ch'esso segna il confine, o il raccordo, o il ponte tra mondo fisico e mondo biologico; e che, costituendone la condizionante premessa, o l'indispensabile preliminare, rende possibile la vita, la mette in movimento e ne alimenta il metabolismo endergonico.

L'intero mondo dei viventi, siano piante o siano animali, è dunque sostenuto, ed è rigidamente condizionato, dall'energia con la quale, carpendola alla luce, i plastidi clorofilliani riescono a costruire i legami che tengono insieme la molecola di glucosio. La vita sulla Terra – quella autonoma del mondo vegetale non meno di quella parassitaria del mondo animale – è dunque resa possibile dall'esistenza e dalla capacità operatoria dei plastidi clorofilliani. Per cercar di chiarirne più completamente il senso, su questo fatto bisognerà tornare più avanti; ma due richiami, sin d'ora, li voglio anche qui fare.

Il momento fondamentale del lavoro fotosintetico, quello appunto che sfrutta l'energia di cui la luce ha arricchito la molecola clorofilliana, consiste in una desossidazione dell'acqua. Alla trasformazione della CO<sub>2</sub> dell'aria in carboidrato si accompagna infatti una corrispondente immissione, nell'aria, di ossigeno molecolare. Tutto l'ossigeno atmosferico (compresi l'ozono

degli alti strati) ha tratto, e continua a trarre, origine dalla diurna attività fotosintetica dei plastidi clorofilliani. Di tutto il lavoro richiesto dalla vita, questa è l'unica reazione che, poi che sfrutta direttamente l'arricchimento quantico delle molecole di clorofilla eccitate dalle radiazioni luminose, è fotodipendente. Tutto il resto dell'immane lavoro che incessantemente si svolge in ogni cellula è consentito dal trasferimento di energia di potenziale chimico e comporta la degradazione ossidativa di molecole organiche variamente complesse, e pertanto un consumo (a tal punto preferenziale da consentirne, qui, la generalizzazione) di ossigeno come agente ossidante. Per funzionare, insomma (e, appunto, generalizzando), ogni cellula vivente ha bisogno di respirare.

Tutto ciò significa che il mondo dei viventi, si tratti di piante oppure di animali, dipende a filo doppio dall'attività dei plastidi clorofilliani: in quanto fotoproduttori di potenziale chimico sotto forma della materia prima per ogni lavoro endoenergetico (metabolismo o altro) e, contemporaneamente, come fotoproduttori dell'agente ossidante che, di questo potenziale chimico, consente la necessaria utilizzazione.

Col secondo richiamo vorrei mettere in rilievo la prodigiosa produttività dei plastidi clorofilliani. I moti della Terra e l'orientamento del suo asse di rotazione determinano un vario alternarsi di ore di luce e di ore di buio e di stagioni propizie oppure sfavorevoli alla fotosintesi. Da ciò la necessità di una produzione di potenziale chimico che, quando la fotosintesi è in atto, è molte volte superiore al contemporaneo fabbisogno della pianta; e da ciò la logica del correlativo carattere, proprio delle piante, rappresentato dall'enorme accumulo di materiali di riserva e dal corrispondente sviluppo di tessuti capaci di immagazzinarli. Va aggiunto che la gran produttività dei plastidi clorofilliani consente al regno vegetale di sopportare, senza intollerabili danni, l'esistenza del regno animale.

Per ciò stesso che sono fotoautotrofe (e incapaci di riciclare il potenziale chimico da esse stesse prodotto e di utilizzarlo per una chemioriduzione di nuova  $\text{CO}_2$ ), la vita delle piante implica un continuo incameramento di energia luminosa della quale, sotto forma di materiali organici, essa continua ad arricchire la Terra. L'imponenza di questo continuo travaso di energia dal Sole alla Terra è misurata dall'enorme accumulo di energia "fossile" inutilizzabile sia dalle piante che dagli animali e che, sottratta alla luce, è ora presente negli enormi depositi di carboni e di idrocarburi liquidi oppure gassosi.

E da osservare che non soltanto ogni forma di vita sulla Terra è condizionata dal sistema Sole - energia raggiante - plastidio verde; ma che, per quanto riguarda l'Uomo, da questo sistema è dipesa (per gran tempo completamente e oggi ancora in misura quasi totale) ogni attività che richieda una disponibilità di energia: dalla cottura delle vivande al riscaldamento dell'abitazione, dalla lavorazione dei metalli ai trionfali e tanto vari progressi della tecnologia. Così da potersi dire che l'Umanità è dipesa e continua a dipendere dal plastidio clorofilliano non solo per la propria alimentazione, per la respirazione e per il mantenimento della temperatura corporea ma, addirittura, per lo sviluppo della propria civiltà.

### Capitolo III

AUTOTROFISMO, CORMO E AMBIENTE. – Vorrei riprendere i rilievi sulla peculiarità delle piante richiamandomi a un concetto espresso in precedenza e completandolo con qualche osservazione. Guidata da una selezione che è andata costantemente privilegiando le acquisizioni strutturali via via risultate capaci di favorire l'autotrofismo fotosintetico, l'evoluzione ha dato alle piante una strutturazione e una membratura che, mentre assicurano al meglio l'approvvigionamento di energia e di materiali alimentari, ottengono anche di adattare al meglio le piante all'ambiente in cui vivono. Comuni essendo le esigenze di una buona nutrizione autotrofa realizzata per via fotosintetica, è del tutto logico che comune a tutte le piante sia anche il loro schema di struttura. Le piante vivono dell'ambiente; e tanto più la loro nutrizione si avvantaggia, quanto più grande è la superficie corporea ch'esse espongono all'ambiente. Per tutte le piante (a partire da un certo grado, del resto molto basso, di evoluzione) l'ambiente (in senso generale) è monotonamente lo stesso ed è rappresentato dal terreno e dall'aria; e, monotonamente, tutte le piante (già a partire dalle Felci che sono ancora "piante inferiori" ma che già hanno un cormo) sono costituite da radici affondate nel terreno, da foglie "immerse" nell'aria e da un fusto che regge le foglie e le connette alle radici. Tutte le piante si nutrono allo stesso modo e tutte vivono in un tipo unico di ambiente. Il risultato dell'adattamento all'ambiente è stato logicamente lo stesso: il cormo. Ottenuto il quale, "in grande" l'evoluzione non ha avuto più niente da fare. La povertà, addirittura l'unicità di grandi tipi che caratterizzano la sistematica delle piante ne sono del tutto logica conseguenza. Tutte le piante superiori sono Cormofite. In senso organografico, cormofite sono anche la Felci che pure, ancora prive del fiore e con un ciclo metagenetico che ancora non le svincola del tutto dal mezzo liquido, sono piante inferiori. Tutte Tallofite sono, di riscontro, le piante di più antica estrazione evolutiva e che, vivendo nell'acqua, non hanno gli adattamenti né posseggono la membratura che contrappone il cormo al tallo. Tutto ciò costituisce uno splendido esempio di come la Sistematica sia frutto dell'evoluzione, la interpreti, la racconti e ne riceva validità e interesse; e di come intendimento delle classificazioni (di quelle a grandi linee) sia l'identificazione delle grandi tappe del cammino evolutivo.

Ho appena detto che l'ambiente è sempre lo stesso per tutte le piante superiori. E un'affermazione che va precisata. Esistono, in realtà, due categorie di ambienti. Esiste un unico "grande ambiente" ed esistono tanti "piccoli ambienti" e, in relazione a ciò, esiste necessariamente una "grande evoluzione" ed esistono, logicamente, tante "piccole evoluzioni".

Evoluzione in generale (ossia per l'intera famiglia di viventi, piante o animali che siano) significa graduale conquista della garanzia di una sempre più congrua nutrizione (presupposto per un'abbondante riproduzione). Per le piante, in particolare, evoluzione significa liberazione progressiva dell'apparato fotosintetico dai fattori che ne limitano l'efficienza. Una svolta fondamentale, nella grande storia evolutiva delle piante, si ebbe quando, sino ad allora abitatrici dell'acqua, le piante avviarono il tentativo della conquista di un nuovo grande ambiente, uguale per tutte le piante che di questa conquista sono il frutto: la libera atmosfera dov'è possibile godere dell'intero spettro della luce solare e dove la tanto più rapida diffusione molecolare in fase gassosa assicura un più rapido e più continuo rifornimento di anidride carbonica.

Necessariamente, l'accomodamento alla vita aerea, avviatesi centinaia di milioni d'anni fa, ha comportato una serie ininterrotta di aggiustamenti, di correzioni e di trasformazioni sottoposte alla larga, ininterrotta falciatura di una selezione a tal punto operante che la parte di gran lunga maggiore delle protagoniste di questa lunga epopea ci è nota solo come residui fossili. Per quanto sia ricca di suggestivo interesse, non è certo qui che se ne può narrare la storia. Vorrei invece riprendere un'osservazione testé fatta e darle ulteriore sviluppo. L'ovvia impossibilità di vita letteralmente solo aerea dell'apparato fotosintetico e, insieme, la necessità di una nutrizione minerale, hanno imposto che l'unico grande ambiente, comune a tutte le piante emerse, sia l'aria per una parte del loro corpo e il terreno per l'altra parte. E hanno imposto altresì che l'adattamento a un ambiente in tal modo composito abbia comportato l'adozione della struttura a cormo, quasi subito completa di germoglio (foglie + fusto) e di radici.

In teoria tanto più favorevole alla nutrizione fotosintetica, la diretta esposizione all'aria e al sole è al tempo stesso cagione che il funzionamento del relativo apparato sia reso arduo da difficoltà a tal punto decisive che, se non risolte, renderebbero impossibile, per le piante, la vita in

emersione. L'approvvigionamento di CO<sub>2</sub> (che nell'aria è presente nella tanto esigua concentrazione media dello 0,03% in volume) in misura tale da esaurire la capacità d'assorbimento di energia luminosa da parte dei cloroplasti, impone che le cellule del parenchima clorofilliano siano direttamente esposte all'aria con la maggior superficie relativa possibile; e siano rivestite da una parete cellulosica il più possibile sottile e permeabile. Contemporaneamente, occorre (e questo è il nocciolo del problema) che cellule siffatte sopportino il gran contatto con l'aria e, insieme, il dardeggiamento del sole senza inaridire e, addirittura, senza appassire. Risolvere questo problema così da ottenere di adattare le proprie foglie a vivere in ambiente aereo: è qui la spiegazione dell'intera storia evolutiva delle piante emerse. Rimane da dire che la vita nell'aria porta con sé anche altri problemi di cui il principale è quello che riguarda il superamento della difficoltà che l'ambiente aereo impone alla riproduzione sessuale. Ma, dal momento che nell'acqua queste difficoltà non esistono, "decidendo" di affrontarle la selezione evolutiva le ha subordinate ai vantaggi derivanti dall'aumentata efficienza della fotosintesi.

LA STORIA EVOLUTIVA DELL'ADATTAMENTO ALL'AMBIENTE EMERSO. – Sicuramente, lo studio della storia delle trovate, delle innovazioni, in una parola delle invenzioni che, a partire dai più remoti albori della sua civiltà, l'uomo ha continuato a fare (provando e riprovando) per ottenere di migliorare il suo modo di vivere, è prodigo di suggestivo interesse. E la storia di noi uomini, della nostra bravura, della nostra genialità; e noi siamo portati a considerarne insuperabile l'importanza. Ma, anche se coltivato da relativamente pochi, altrettanto (o anche più) grande è l'interesse della storia della vita. Noi siamo animali e siamo portati a considerarlo secondario; ma, dal momento che la vita animale ne è condizionata, interesse particolare va riconosciuto alla storia evolutiva delle piante emerse.

Ho rilevato già come la grande evoluzione del mondo vegetale, quella di cui tutti i particolari hanno un rigoroso significato di adattamento all'ambiente, sia interamente compresa nell'ambito delle Cormofite. Il punto della sua partenza è dunque segnato dalla sostituzione del tallo col corno. L'evento ha certo richiesto ripetuti tentativi la cui documentazione è peraltro relativamente povera, probabilmente a causa dell'impossibilità di affermazione di forme troppo poco adatte all'ambiente aereo. Certo, conosciamo le Psilofite comparse nel tardo Siluriano (circa 380 milioni d'anni or sono e scomparse già nel tardo Devoniano (circa 350 milioni d'anni fa); piante a fusto sdraiato, senza radici e, in taluni generi, addirittura senza foglie. E ci sono le Briofite che ancora conservano un tallo. Discorrerne qui (dico delle Briofite) non è necessario e, d'altra parte, si uscirebbe dal tema. Di ben più significativo interesse sono invece i rilievi che si possono fare a proposito del lunghissimo cammino evolutivo delle cormofite e delle caratteristiche dell'albero evolutivo che, a poco a poco costruendolo, esse hanno preparato agli studiosi di Sistematica. La vicenda è durata centinaia di milioni d'anni ed è passata attraverso il raggiungimento di tre tappe evolutive: tre successive fasi, ognuna dedicata alla sperimentazione, al ritocco o al tentativo di aggiustamento di un modello ogni volta abbandonato per passare all'esame e all'aggiustamento di un nuovo modello, frutto dell'esperienza. Le mutazioni sono accidenti casuali; ed è il paziente controllo selettivo che, se del caso, le valorizza. Riproducendosi, moltiplicandosi e, di generazione in generazione lentissimamente modificandosi, le piante a corno, e dunque emerse, hanno dato forma e carattere a tre fondamentali tipi con ben distinte caratteristiche morfo-funzionali: le Pteridofite, le Gimnosperme e le Angiosperme.

Si tratta, chiaramente, di tre successivi stadi di una marcia d'avvicinamento a una meta unica: l'adattamento all'ambiente. Voglio dire che quel che dà un carattere distintivo all'evoluzione delle piante a corno, è la sua unitarietà. L'albero evolutivo delle cormofite, in altre parole, è come un asse che a più riprese si allunga senza ramificarsi o, più esattamente, senza che i rami laterali ne superino la lunghezza o, meno che meno, ne prendano il sopravvento e continuino ad allungarsi e a ramificarsi per proprio conto, in piena autonomia.

C'è, in questa situazione, una rigorosa logica. È, si potrebbe dire, la logica del corno. Così ottenendo di favorire il potenziamento dell'autotrofismo (il concetto stesso di pianta), la selezione evolutiva ha portato nell'aria l'apparato fotosintetico e lo ha collegato col terreno. Aria + terra: questo è, come già s'era detto, il grande ambiente immutabilmente unico per tutte le piante a corno; e ad esso tutte le piante a corno sono immobilmente fissate senz'altra scelta.

Unico l'ambiente, unico è anche il problema di adattamento e unica quindi è la direttiva dell'evoluzione: della "grande evoluzione", così l'ho chiamata perché madre della "grande Sistemica" delle piante a corno e della monofilia del loro albero genealogico <sup>(3)</sup>.

SIGNIFICATO DEI MUTAMENTI EVOLUTIVI. LE PTERIDOFITE. – Antesignane nella conquista dell'ambiente emerso sono state le Pteridofite. L'invenzione del corno è opera loro e opera loro è anche l'invenzione dei tessuti indispensabili per la vita aerea del parenchima clorofilliano (intendo alludere ai tessuti tegumentali e ai tessuti conduttori). A partire dal Siluriano e poi per tutto il Paleozoico, dunque per circa due milioni e mezzo di secoli, le Pteridofite sono state le uniche piante a corno abitatrici delle terre emerse. Durante tutto questo tempo, e poi ancora nel Mesozoico, esse hanno elaborato tutta una copiosa serie di modelli che, sottoposti a paziente sperimentazione, sono stati poi abbandonati. Della più gran parte di essi è rimasta solo la testimonianza dei fossili; e taluni gruppi ch'ebbero in lontane ere geologiche grandissimo sviluppo, sono oggi ridotti a pochissimi e modesti rappresentanti in evidente declino. La loro tassonomia, d'altronde assai complessa, qui non interessa. Basteranno, per capirne il significato evolutivo, pochi peraltro fondamentali rilievi.

Il primo rilievo è che le Pteridofite comprendono forme molto diverse che i sistematici distribuiscono in numerose classi, talora divise in sottoclassi, ognuna comprendente un numero molto vario di ordini e di famiglie. Schematicamente, si può dire che la conquista del "nuovo mondo" è stata avviata in maniera assai incerta e con diversi tentativi imperniati su forme tra loro assai differenti che pur resistendo, complessivamente, per oltre un centinaio di milioni di anni (in questo probabilmente favorite dalle condizioni atmosferiche del Paleozoico e, in particolar modo, del Carbonifero) hanno visto assottigliarsi gradatamente la loro schiera il cui declino si è, per la maggior parte, concluso prima dell'inizio del Mesozoico. In tutto questo enorme spazio di tempo, le Pteridofite hanno tentato uno sviluppo evolutivo e l'ottenimento di tipi più avanzati a loro volta iniziatori di nuovi progressi. Ma i loro tentativi sono rimasti genericamente sterili. Il giudizio non è solo basato sulla definitiva scomparsa di tanti ordini in ognuna delle diverse classi; ma anche sulla sterilità o addirittura involuzione di ordini, taluni dei quali ancora rappresentati da forme viventi. Qualche esempio sarà sufficiente.

Nella classe delle *Lycopside* i sistematici fanno confluire cinque ordini, due dei quali completamente estinti. Dei sopravvissuti, le *Lycopodiales* sono complessivamente rappresentate da due famiglie di cui una (monogenerica) estinta e l'altra rappresentata da due soli generi uno dei quali monospecifico; le *Selaginellales* noverano una sola famiglia e un unico genere; le *Isoëtals* hanno due famiglie di cui una estinta, l'altra monogenerica. Dei tre ordini delle *Sphenopsida*, due sono estinti mentre il terzo (le *Equisetales*) comprende due famiglie estinte e una terza con tre generi estinti e uno solo vivente. Persino tra le *Pteropsida* (che pure costituiscono la classe più recente e evolutivamente più avanzata) una delle tre sottoclassi è da gran tempo estinta; un'altra è rappresentata da due ordini, ciascuno con una sola famiglia (di cui quella delle *Marattiaceae* costituita in gran parte da generi estinti).

Molto diverso è il caso della terza sottoclasse di *Pteropsida*, quella delle *Leptosporangiateae* che, come s'è appena detto, costituiscono il gruppo meno antico di tutte le Pteridofite. Sorte alla fine del Paleozoico, quando già le altre Pteridofite erano per la più gran parte estinte, i progressi di cui esse sono state protagoniste sono dimostrati dal fatto che nessuna delle famiglie che erano rappresentate nel Cretaceo inferiore (dunque circa 140 milioni d'anni or sono) o addirittura nel Trias (200 milioni d'anni fa) s'è poi estinta o non è ancora oggi rappresentata da più d'un genere. La loro duttilità evolutiva, e insieme la capacità di sperimentazione, è dimostrata dalla ventina (o poco meno) di famiglie e dai circa 290 generi ch'esse complessivamente comprendono (la sola famiglia delle *Polypodiaceae* ne novera circa 235). A questi apprezzamenti va tuttavia contrapposta la constatazione che il loro adattamento alla vita in emersione è oltremodo

<sup>3</sup> Non per inutile pedanteria, ma proprio per necessità, devo precisare che parlando di monofilia dell'albero genealogico intendo prescindere dalla affermata oppure negata esistenza di legami filetici che secondo interpretazioni diverse consentirebbero, o meno, di ricostruire l'origine, i collegamenti o i non collegamenti laterali di gruppi diversi di piante a corno, si tratti di Crittogame vascolari o di Fanerogame. Anche se, dal punto di vista filogenetico, il mio discorso può essere accusato di troppo semplicismo, voglio dire che a me preme solo di sottolineare la "concettualità evolutiva" delle piante a corno, i grandi gruppi delle quali, indipendentemente dall'esistenza e dall'eventuale tipo di legami filetici, rappresentano, nella storia delle piante, tre successivi e ben distinti stadi di progresso evolutivo.

modesto perché oltremodo modesta rimane la loro capacità di esporre all'aria e al pieno sole, mantenendone l'equilibrio idrico, un apparato fotosintetico di non troppo ridotta superficie.

Schematicamente, e in sintesi, si può dunque dire che le Pteridofite hanno affrontato d'impeto e con grande entusiasmo (mi si passino le espressioni) il problema dell'adattamento all'ambiente emerso, schierando su largo fronte raggruppamenti molto folti e fra i quali le *Lepidodendrales*, le *Sphenophyllales*, le *Calamitales*, le *Coenopteridiales*, ecc., forse comune progenie delle *Psilophytinae*, forse in parte progenie delle *Hyaniales* (il riferimento è alle *Sphenophyllales* e alle *Calamitales*); raggruppamenti che, dopo un periodo di forte espansione, hanno conosciuto forti perdite così da estinguersi completamente al finire del Paleozoico, più o meno in corrispondenza col sorgere di forme più progredite quali, in modo particolare, le *Filicales* (o Felci propriamente dette), in tal modo riducendo a una sola punta la primitiva e tanto larga schiera.

Il secondo rilievo intende dare una prima spiegazione alla logica del generale insuccesso delle Pteridofite nella battaglia per la conquista del nuovo grande ambiente. È stato, ed è, un insuccesso inevitabile e del tutto logico. È stata, ed è, la sorte dei pionieri che affrontano difficoltà sconosciute e alle quali non sono preparati.

Per ottenere il potenziamento della resa fotosintetica, non si trattava di migliorare il funzionamento dei plastidi clorofilliani ma di non ostacolarne l'attività, una volta che essi erano portati a funzionare nell'aria, annullandone i fattori limitanti. Il problema riguarda tutte le piante a cormo, non le sole Pteridofite. Si tratta (ma l'ho già detto) di assicurare all'apparato fotosintetico un rifornimento d'acqua capace di garantirlo contro ogni deficit idrico. Al tempo stesso si tratta anche di incrementare, quanto più tanto meglio, la superficie totale di contatto con l'aria delle cellule clorofilliane. Il problema è di natura morfo-funzionale; e la sua soluzione è affidata al tipo, e pertanto all'efficienza, degli elementi vascolari e alle caratteristiche anatomiche del cormo, in particolar modo del fusto.

Ebbene, senza entrare in troppo lunghi particolari basti dire che i vasi delle Pteridofite sono, genericamente, del tipo più primitivo non andando, genericamente, al di là delle tracheidi scalariformi. Quanto all'anatomia del fusto, bisogna proprio dire che le Pteridofite, pur senza gran successo, le han tentate tutte. I morfologi usano distinguere, nelle piante, nove principali tipi di struttura anatomica primaria del fusto. Sette di questi tipi sono frutto delle pazienti prove e riprove delle Pteridofite, che ne conservano l'esclusività; mentre un ottavo tipo (oltre che in talune Pteridofite) si ritrova (peraltro molto migliorato) anche nel fusto delle piante superiori. Il fatto stesso che uno solo degli otto schemi di struttura del fusto sperimentati dalle Pteridofite sia stato ripreso e rielaborato dalle piante superiori, ne dimostra la scarsa efficienza generalmente attribuibile al troppo piccolo diametro degli elementi vascolari e pertanto alla troppo modesta capacità di conduzione nonché alla troppa esigua loro quantità numerica. Il riflesso di questa situazione incide sull'entità della superficie dell'apparato contemporaneamente traspirante e fotosintetizzante. Nelle tre classi più antiche (*Psilopsida*, *Lycopsida* e *Sphenopsida*) le foglie sono di tipo microfillo: piccolissime, talora ridotte a semplici squame e, in talune *Psilopsida*, addirittura mancanti. Macrofille a lamina di maggior sviluppo superficiale sono invece presenti nelle *Pteropsida*.

È da dire che nel Paleozoico, e particolarmente nel Carbonifero, l'estrema riduzione o addirittura l'assenza dell'apparato fogliare poteva essere compensata dalla concentrazione atmosferica di CO<sub>2</sub>, molto più alta di quella odierna. Inoltre, che l'insoddisfacente trasporto d'acqua alle foglie è causa determinante (o almeno importante concausa) della distribuzione geografica delle Pteridofite (*Filicales* comprese) oggi ancora soprattutto proprie delle regioni a clima molto umido quali sono le regioni tropicali o le subtropicali. Ma è anche da dire che, proprio perché aiuta le forme scarsamente adatte alla vita in emersione, la forte umidità atmosferica riduce o addirittura annulla l'azione stimolante che l'ambiente aereo esercita sull'evoluzione così d'avere agito in passato, e da continuare tuttora ad agire, da freno sull'evoluzione delle Pteridofite (*Filicales* comprese).

Col terzo rilievo vorrei avvertire che non la tanto ridotta efficienza dell'apparato vascolare, ma un'altra è la causa prima delle delusioni evolutive patite dalle Pteridofite; e vorrei aggiungere subito che si tratta di una causa assolutamente determinante perché consiste nella mancata soluzione di un problema che riguarda la riproduzione sessuale.

Il ciclo metagenetico delle Pteridofite si caratterizza per un'alternanza di generazioni del tutto "manifesta"; e, come anche nelle piante superiori, solo gli individui delle generazioni sporofitiche sono in possesso della conformazione a corno (della quale sono invece privi gli individui delle generazioni gametofitiche). Lo sporofito delle Pteridofite, anche se la conquista che ne ha fatta è solo parziale, vive già con l'apparato fotosintetico nell'aria, nel nuovo unico grande ambiente nel quale è coinquilino con le piante superiori; e vi si riproduce molto bene e in grande abbondanza. In generale, le Pteridofite sono grandi produttrici di spore la cui diffusione è assicurata senza problemi dai movimenti dell'aria. Addirittura, è ritenuto che buona parte dei giacimenti di petrolio e di carboni fossili abbia tratto origine dall'enorme quantità di spore cadute a terra e prodotte dalle estese foreste di grandi Pteridofite arboree del Paleozoico.

Il problema riguarda le generazioni gametofitiche. Esse sono rappresentate da individui che, caratterizzati da dimensioni molto ridotte e di struttura talloide (sono i "protalli"), vivono per proprio conto e in piena autonomia: situazione che, sino al livello evolutivo di cui le Pteridofite sono parte, è del tutto normale. Proprio qui sta il punto. Emessi liberamente nell'ambiente esterno, i gameti maschili delle Pteridofite, regolarmente dotati delle necessarie ciglia vibratili, possono pervenire ai gameti femminili (che non abbandonano mai il proprio gametangio) solo nuotando nell'acqua. La fecondazione, dunque, può aver luogo solo se i gametofiti sono nati e cresciuti in luoghi dove, almeno al momento della fecondazione, si trovino ad essere coperti da almeno un velo d'acqua. Di effimera durata, e d'altronde con caratteristiche strutturali che non consentono l'esposizione al dardeggiare del sole, i gametofiti delle Pteridofite sono dunque legati a un certo tipo di ambienti; e dal momento che (a fecondazione avvenuta) le cellule-uovo danno avvio allo sviluppo dei nuovi sporofiti senza mai abbandonare il gametangio dov'erano state formate, gli sporofiti nascono e crescono sopra i gametofiti (che presto muoiono, marciscono e scompaiono).

È, questa, una terza e molto grave manchevolezza evolutiva delle Pteridofite. È una manchevolezza del tutto particolare perché consiste nel mancato sfruttamento di un progresso che avrebbe potuto avere essenziale importanza.

Nella lunga storia evolutiva delle piante, per la prima volta nelle Pteridofite la serie di divisioni cellulari che segue alla fecondazione della cellula uovo porta alla formazione di un embrione. L'errore, clamorosamente incongruo, sta nel fatto che l'embrione delle Pteridofite, una volta formatesi, continua direttamente lo sviluppo in individuo adulto senza un intervallo di quiescenza e senza staccarsi dal gametofito materno. Ciò lega anche gli sporofiti al medesimo tipo d'ambiente che è d'obbligo per i gametofiti e, insomma, la conquista del nuovo mondo è fatta, dalle Pteridofite, solo a metà. Gli individui delle generazioni sporofitiche sono piante a corno, hanno radici fusti e foglie, sono oramai piante emerse; ma gli individui delle generazioni gametofitiche non sono preparati al grande salto e, ciò che ne condiziona la possibilità di riproduzione, sono ancora piante "immerse". Ciò consente di generalizzare un'osservazione fatta poco sopra: la "semi-acquaticità" dei gametofiti vincola anche gli sporofiti ad ambienti umidi e ombrosi; una situazione che si traduce in una mancata incentivazione al progresso istioanatomico del fusto delle Pteridofite. Progresso che, del resto, sarebbe persino superfluo per piante che le condizioni ambientali dispensano da una forte traspirazione.

L'ambiente stesso in cui vivono, in definitiva, spiega lo stentato risveglio delle Pteridofite dal lungo sonno evolutivo delle piante acquatiche del "tipo alga".

La conclusione cui portano i tre precedenti rilievi è la seguente. Va riconosciuto alle Pteridofite d'aver fatto, con la realizzazione del corno, un grande passo, nella giusta direzione, per la conquista del nuovo grande ambiente e per la vita in emersione. Ma il non essere riuscite a trovare un modo di assicurarsi la fecondazione fuori dell'acqua ha fatto loro mancare il successo che le avrebbe fatte uscire dal novero delle piante inferiori.

Perché mai, ci si potrebbe chiedere, pur avendo un corno articolato in fusto, foglie e radici (e dunque con caratteristiche di indubbia, grandissima superiorità strutturale rispetto a tutte le piante a tallo) le Pteridofite non sono ammesse fra le piante superiori? Pur ignorando tante cose e pur senza capire, anzi addirittura falsando il senso della distinzione tra Crittogame e Fanerogame (le vere "crittogame" sono infatti le Fanerogame e vere "fanerogame" sono le Critto-

game<sup>4</sup>), stabilendo una barriera tra i due tipi di piante i sistematici, bisogna riconoscerlo, hanno colto nel segno. Anche se proposta, e poi sempre mantenuta, su basi puramente morfologiche, il senso evolutivo di questa distinzione (dico del senso vero) non riguarda le strutture, riguarda il mantenimento della vita. E a chi obiettasse che un giudizio di inferiorità o di superiorità fondato sulla capacità di mangiare non è poi tanto edificante, vorrei ricordare (scusandomi per il richiamo a cose già ripetutamente dette) che i viventi sono oggetti naturali che, attraverso la riproduzione, ottengono la continuità della vita e garantiscono, per tal modo, la possibilità d'una incessante evoluzione. Condizione perché ciò avvenga è la certezza del susseguirsi rapido delle generazioni e, implicitamente, la sicurezza della capacità di riproduzione degli individui. Il semplice mantenimento della propria vita e, tanto più, la crescita, lo sviluppo e la produzione di nuove cellule siano esse somatiche oppure riproduttrici, esigono una continua acquisizione sia di materiali nutritivi che di energia. Avevo già osservato, pagine addietro, che alla base di tutto (intendo della riproduzione, dell'evoluzione e dell'incessante fluire della vita) è la nutrizione; tanto che, in fondo, non dirò l'unico ma certo un fondamentale significato dell'evoluzione è la graduale conquista della garanzia di una congrua, e sempre più congrua, nutrizione, presupposto (non dirò unico ma certo indispensabile) per la continuità della vita. Ciò è vero per le piante e vale anche per gli animali; ma per quanto, in particolare, riguarda le piante, il senso della ricerca e del lento, faticoso adattamento a un ambiente che consente un potenziamento della fotosintesi si identifica con una graduale realizzazione di sé stesse, voglio dire della caratteristica che, delle piante, è l'esclusivo emblema: d'essere cioè organismi che vivono auto-troficamente per via fotosintetica.

Piante inferiori o piante superiori, in definitiva, sono espressioni che non intendono valutare ma semplicemente constatare che vi sono piante che, tentando l'ardua e poco meno che assurda scalata di un'altissima barriera rocciosa, si sono fermate alla sua base o sono riuscite a scalarne solo brevi, o anche notevolmente lunghi e notevolmente importanti tratti; ma, arrendendosi all'ingigantirsi delle difficoltà, han dovuto arrestarsi senza giungere in vetta. E altre piante vi sono che, forti dell'esperienza delle prime, ne hanno evitato gli errori, ne hanno superato le inefficienze e, raggiunta l'ultima cima, vi si sono definitivamente insediate. Resta solo da chiarire, fuor di metafora (ma è anche questa una ripetizione) che la meta che ha reso "superiori" le piante che l'hanno raggiunta, consiste nel raggiungimento della completa emancipazione del mezzo liquido e nell'essere divenute, a pieno titolo, piante terrestri.

SIGNIFICATO DEI MUTAMENTI EVOLUTIVI. PERCHÉ LE GIMNOSPERME. – Le prime a guadagnare la vetta, così da meritarsi la qualifica di piante superiori, sono state le Gimnosperme. Gli errori fondamentali delle Pteridofite possono essere distinti in due gruppi. Tutti imputabili al gametofito, quelli del primo gruppo sono: la mantenuta autonomia del gametofito che vive per proprio conto sul terreno; la riproduzione del gametofito mediante spermatozoi cigliati che raggiungono le oosfere nuotando nell'ambiente esterno, ciò che vincola il gametofito a un appro-

<sup>4</sup> Né Linneo, né i predecessori di Linneo, né, per molto tempo dopo di lui, i sistematici suoi successori conobbero con quali strutture e come veramente si svolgano, nelle piante che conoscevano e che furono oggetto delle loro classificazioni (in pratica: le sole piante a corno), i processi gamici. Le Crittogame, nelle classificazioni proposte da quelli studiosi, erano uno zibaldone nel quale andavano a finire tutte le piante che non ostentano il fiore e, poiché non ne fa ostentazione, Linneo ritenne di dover cacciare fra le Crittogame anche il Fico. Ciclo metagenetico, gametofiti, sporofiti, furono termini ignoti sino a tempi abbastanza recenti. Oggi ancora del resto, sebbene queste cose e il significato di queste cose siano famigliari (così almeno si deve ritenere) a tutti i botanici (fioristi e fisiologi compresi), si può senza tema presumere che solo coloro che ne hanno fatto oggetto specializzato dei propri studi possano dire d'aver visto, non solo nelle figure dei trattati ma proprio con i loro occhi (ovviamente in preparati microscopici), i gametofiti e i gameti delle piante superiori. Né i gameti né i gametofiti delle piante superiori (microscopici com'è ovvio i primi, peraltro microscopici anche i secondi) escono mai all'aperto, cosicché, nelle piante superiori, le nozze sono sempre nascoste all'interno delle strutture dove i due gametofiti si incontrano. Il contrario è proprio delle piante inferiori (comprese dunque le Pteridofite) i cui gametofiti, non meno degli sporofiti, sono rappresentati da individui che conducono vita libera e del tutto autonoma e possono superare gli sporofiti per dimensioni e per longevità (un tipico esempio, in qualche misura noto anche ai non botanici, è quello dei Muschi); e i cui gameti (solo i maschili o anche quelli di entrambi i sessi) vengono liberati nell'ambiente esterno e, liberamente nuotando nel mezzo acquatico mediante le ciglia vibratili di cui sono dotati (solo i maschili o anche quelli femminili), possono facilmente celebrare l'incontro a seguito del quale non nascondono a nessuno (che voglia spiarli al microscopio) la consumazione delle loro nozze. "Crittogame" e "Fanerogame" sono dunque termini che abbastanza felicemente qualificano le due categorie di organismi vegetali; ma, se si vuoi essere nel giusto, ne andrebbe invertito l'uso.

priato habitat; la mancata quiescenza dell'embrione che, senza abbandonare il gametangio in cui era stata formata l'oosfera, continua il proprio sviluppo in pianta adulta che, di conseguenza, conserva il medesimo habitat del gametofito. È un errore, quest'ultimo, di cui sono insieme complici il gametofito e lo sporofito che ne è generato, ma che per semplicità espositiva mettiamo tutto a carico del gametofito. Il secondo gruppo di errori non ne contiene che uno. È un errore imputabile allo sporofito e consiste nella scarsa funzionalità dell'apparato conduttore e, in relazione a ciò, nella scarsa capacità di rifornimento d'acqua alle foglie. L'errore, in realtà, è (almeno in parte) conseguenza della mancata liberazione di un embrione quiescente e può essere visto come insufficiente adattamento alla vita aerea collegato alle caratteristiche ambientali necessarie al gametofito..

In ogni singolo particolare c'è un abisso fra i treni di oggi e quelli messi per la prima volta in strada. Basti ricordare che le rotaie su cui venivano fatti muovere i primi prototipi erano delle tavole di legno messe in fila. Confrontati a quelli d'oggi, i primi velivoli di tela, spaghi e ruote da biciclette, ispirano tenerezza. Persino le nostre biciclette sono completamente diverse dai primi velocipedi. Quando si inventa qualche cosa di nuovo, è naturale ed è persino desiderabile che, se l'invenzione aveva buon fondamento, i primi archetipi siano poi suscettibili dei perfezionamenti che, dopo tutto, costituiscono riconoscimento della validità dell'invenzione. Va peraltro da sé che, una volta migliorati, resi più razionali e aumentata la loro efficienza, i primi modelli (ma anche quelli di volta in volta più vecchi e superati) vengano abbandonati e, a disposizione degli studiosi di storia della tecnologia, conservati in qualche museo.

La parabola vuole avere una doppia motivazione. La prima è l'obbligo di dar rilievo alla risolutezza, davvero degna di ammirazione, con la quale le Gimnosperme hanno riparato alle gravi conseguenze delle quali è origine, nelle Pteridofite, il gametofito. Una maniera più radicale, per risolverle, non sembra darsi. Il gametofito ostacolava la vita in completa emersione? Sic et simpliciter le Gimnosperme l'hanno tolto di mezzo. Sicuramente il lettore di queste righe è già a conoscenza di tutti i particolari e, oltre che improprio, sarebbe del tutto superfluo andare qui oltre al loro semplice richiamo. Se vogliono riprodursi per via sessuale, le piante emerse e fissate al suolo non possono rinunciare alla generazione gametofitica. Togliendolo di mezzo, le Gimnosperme non hanno soppresso il gametofito (ma, per maggior correttezza, si dovrebbe dire "i gametofiti" dal momento che a partire dalle Gimnosperme l'eterosporia, già qua e là presente in talune piante inferiori, diventa regola generale); l'hanno solo fatto sparire. Tiratoio su da terra, l'hanno portato in aria, addirittura all'estremità dei rami e dei rametti e, inglobato dentro allo sporofito, l'hanno fatto scomparire. Affinché l'inimmaginabile provvedimento funzioni e la riproduzione sessuale non ne venga compromessa, e ne sia anzi assicurata, è indispensabile tutta una serie di accorgimenti; e, solo perché non ne sfugga la logica e per sottolinearne la determinante importanza, mi pare di doverne fare la schematica e del tutto scheletrica elencazione.

Una premessa è inevitabile. L'adozione degli accorgimenti inaugurati dalle Gimnosperme, e necessari per ottenere che tutte le cose si svolgano regolarmente nonostante la nuova situazione dei gametofiti, si accompagna all'inaugurazione anche di nuove strutture che hanno fatto la delizia dei morfologi e dei sistematici dei tempi andati i quali, come già ho detto, pur senza capirne a fondo il vero significato, ne hanno redatto attente descrizioni col ricorso a una minuziosa nomenclatura: quella che, nei limiti della necessità, io indicherò, in quel che segue, fra segni grafici di parentesi.

Le spore mediante le quali lo sporofito si moltiplica vengono prodotte dalle Gimnosperme (e come in talune Felci) da foglie specializzate (sporofilli), completamente diverse dalle foglie normali (nomofilli). Vi sono sporofilli (stami) che producono microspore (granuli di polline) contenuti entro microsporangii (sacche polliniche delle antere) e vi sono sporofilli (carpelli) che producono macrospore (megaspore) contenute entro macrosporangii (ovuli). Le megaspore (più spesso una sola per ogni ovulo) germinano entro l'ovulo stesso dando luogo al gametofito femminile rappresentato da un tessuto (corrispondente al protallo delle Felci) in termini microscopici assai voluminoso (endosperma primario) che, sempre racchiuso nell'ovulo, produce dei gametangi (molto rudimentali archeconi) ciascuno con una cellula uovo (oosfera).

La realizzazione di tutte queste strutture rappresenta una conquista evolutiva la cui straordinaria importanza va sottolineata con particolare enfasi perché ne è dipesa la possibilità, per le piante, di svincolarsi dall'ambiente acquatico, così potenziando la propria efficienza fotosintetica. Con questa realizzazione, in altre parole, le piante, altrimenti piante inferiori, diventano

piante superiori. Va aggiunto che i microsporofilli sono riuniti in agglomerati più o meno fitti; e che altri agglomerati sono formati dai macrosporofilli. Nell'uno come nell'altro caso si tratta di fiori. Fiori primitivi a confronto di quelli delle Angiosperme, ma veri e propri fiori (fiori "maschili" quelli formati da stami, "femminili" quelli formati da carpelli). Tanto che i sistematici, sempre prodighi in fatto di nomenclatura (fa parte del loro mestiere) hanno coniato il termine di *Anthophyta* (che vale quello di Fanerogame) per indicare l'insieme delle Gimnosperme e delle Angiosperme, tutte "piante a fiori".

Avevo osservato che quando si inventa e si costruisce qualche cosa di nuovo, è inevitabile, ed è giusto, che, prima di ottenere che la cosa funzioni in maniera soddisfacente, si vada per tentativi e si mettano su dei modelli che, per un motivo o per l'altro, non accontentino, richiedano d'essere perfezionati e, una volta sostituiti, interessino solo come curiosità. Un esempio è quello appena fatto e che riguarda i fiori delle Gimnosperme, fiori che le Angiosperme hanno poi rielaborato con modelli più accuratamente adeguati. E un altro esempio è quello che segue.

Tale è nelle Gimnosperme la situazione del gametofito femminile, incorporato e chiuso al centro dell'ovulo, da sembrare di doversi escludere che le cellule-uovo possano essere raggiunte e fecondate dai gameti maschili. Anche qui vale peraltro la regola che tutte le cose sono fra loro legate e, messe insieme, fanno sì che tutto funzioni. Per ottenere che tutto funzioni e che si ottenga nell'aria quello di cui era condizione il mezzo liquido, le Gimnosperme hanno dovuto inventare, per prime, un altro espediente: il processo di impollinazione che resterà poi adottato anche dalle Angiosperme. I mille particolari, chi non li conoscesse, potrà facilmente trovarli altrove. Lo schema è questo: maturate che siano nei fiori maschili le microspore, e le oosfere in quelli femminili, le antere staminali si aprono e i granuli di polline (le microspore appunto) se ne vanno letteralmente via col vento. Tale è la quantità che ne vien prodotta, da riempirne l'aria e da ottenere che, magari dopo aver viaggiato nell'aria non dirò per metri ma addirittura per chilometri, sia quasi impossibile che del polline non vada a finire sugli ovari, liberamente accessibili, di fiori femminili. Posati sugli ovuli, i granuli di polline (microspore) germinano e ne nascono i gametofiti maschili diversamente conformati nei diversi tipi di Gimnosperme ma di cui la parte più essenziale (il cosiddetto "tubetto pollinico"), accrescendosi, penetra nell'ovulo, vi si affonda e conduce i gameti maschili, frattanto generati, ai gametangi del gametofito femminile.

Le Gimnosperme, dunque, fanno tutto nell'aria e, per tal modo, riescono a vivere l'intero ciclo metagenetico in emersione. Spetta ad esse d'essere riconosciute come le prime, nella lunga storia evolutiva delle piante, a diventar piante terrestri.

Di passata, e solo per la sua determinante importanza evolutiva, mi preme precisare quale sia il significato del fiore. La risposta di chi (non botanico) sia stato interrogato a questo proposito è, generalmente, che il fiore serve alla riproduzione delle piante. È certamente così; ma, a dimostrare che, valida quanto alla funzione del fiore, la risposta non ne coglie il significato, basta la riflessione che non tutte le piante hanno fiori. Né le alghe, né i muschi né le felci fanno fiori; eppure si riproducono tutte regolarmente. A suggerire il vero significato del fiore basta quest'altra osservazione: che la produzione di fiori discrimina le Fanerogame dalle Crittogame e che, genericamente, le Crittogame hanno vita acquatica e le Fanerogame hanno invece vita aerea. I gametofiti delle Crittogame hanno vita autonoma e i loro gameti, debitamente forniti di ciglia vibratili, sono mobili e, nuotando nell'ambiente esterno, possono facilmente incontrarsi. Nell'aria, tutto ciò è impossibile. Nell'aria occorre il fiore. Che è la grande trovata evolutiva che consente il trasporto passivo, anche per grandi distanze, dei gameti maschili a quelli femminili. Va però chiarito che i granuli di polline non sono (come credono persino coloro che amano le piante e magari le coltivano ma non le studiano) i gameti maschili. Sono spore. Spore che più o meno fortunatamente arrivate al posto giusto, germinano e, dalla loro germinazione, nasce un microscopico individuo di sesso maschile e dunque produttore (lui e non la pianta che, ha prodotto il polline) di gameti maschili che lo stesso gametofito maschile, aprendosi la strada attraverso i tessuti che lo separano dall'individuo femminile (nato da altra spora prodotta e germinata nell'interno dell'ovulo) porta a diretta destinazione. Le "piante" (quelle che tutti conosciamo per tali e che hanno radici, fusto e foglie) non sono sessuate, non si riproducono per via di gameti ma per via di spore che sono cellule riproduttrici agamiche, peraltro distinte in micro- e in macrospore dalla germinazione delle quali nascono, rispettivamente, i microscopici individui sessuati di cui s'è detto. Tutt'al più (ma sono in minoranza) vi sono Fanerogame dioiche: vuol dire dotate di una polarizzazione sessuale nel senso che taluni individui producono solo micro-

spore e taluni altri solo macrospore. Ma, per tornare al fiore, il suo significato sta nell'essere lo strumento di progresso il quale, risolvendo il problema della fecondazione sessuale nell'aria, ha consentito alle piante la grande conquista del nuovo ambiente dove l'autotrofismo per via fotosintetica si trova ad essere potenziato. È uno dei prodigi dell'evoluzione. Prodigio in sé e per sé (intendo dire per le tante e tanto congrue rivoluzioni di strutture e di sistema di vita) e prodigio per la rigorosa logica che l'ha "governato". Grazie al fiore, insomma, l'evoluzione della natura stessa della pianta fa un grande balzo in avanti. Un balzo che, come i fatti hanno poi dimostrato, è tornato a tutto vantaggio della stessa evoluzione, lo svolgimento della quale ne ha ricevuto uno stimolo a procedere più sollecitamente e con maggior frutto. Una specie di autostimolazione nella quale va probabilmente riconosciuto il significato ultimo di ogni progresso evolutivo.

Le Gimnosperme, in ogni modo, non sono diventate tutto ad un tratto completamente terrestri (sto citandomi da una mia "Lettura"). *Pteridospermae*, *Bennettitinae*, *Cordaitinae*, classi note solo per i residui fossili; inoltre *Cycadinae* e *Ginkgoinae*, classi tutt'ora rappresentate da forme viventi, hanno risolto e, al tempo stesso, non risolto i problemi; e, ricorrendo all'estremamente ingenuo ma anche estremamente ingegnoso espediente della cameretta pollinica, hanno portato nell'aria i non più autonomi gametofiti peraltro mantenendo acquatico il processo gamico che è attuato da spermatozoi cigliati e liberamente natanti nell'acqua. Il curioso marchinggno, ultimo relitto di una consuetudine inveterata e, si vorrebbe dire, di un'antica mentalità che è stato arduo cambiare, è stato definitivamente messo da parte dalle *Conifere* e dalle *Gnetitnae* il cui tubetto pollinico porta i gameti maschili, ora ridotti a semplici nuclei spermatici, direttamente agli archegoni. Solo con questo ritocco alla tecnica del processo gamico la pianta è finalmente pervenuta a coronare con successo l'ardua impresa di svincolarsi dall'ambiente acquatico ed è definitivamente diventata organismo terrestre.

Le note celebrative delle Gimnosperme non possono ritenersi concluse senza che sia prima dato gran risalto a un'altra novità che per prime esse hanno introdotto. La nomenclatura proposta dai sistematici non dimentica (del resto giustamente) di farne l'esaltazione. Oltre che Fanerogame, oltre che *Anthophyta* (e, necessariamente, oltre che piante superiori) le Gimnosperme son diventate anche *Spermatophyta* o piante a seme. Quello che le Pteridofite avevano avviato ma non portato a compimento, l'hanno concluso loro. Fecondata che sia, la cellula uovo (come già quella delle Pteridofite) da origine a un embrione; e la novità consiste nel fatto che, raggiunto un certo sviluppo e un certo grado di maturità, l'embrione delle Gimnosperme sospende la sua crescita e entra (o è fatto entrare) in uno stato di profonda quiescenza. Il sonno potrà durare mesi o anche anni. Frattanto, accompagnato da una congrua massa di riserve alimentari e protetto da un robusto rivestimento, l'embrione, diventato seme, si stacca dalla pianta che l'ha prodotto e, in un modo o nell'altro, vien disseminato. Allo stato di quiescenza, è anche resistente al freddo e al secco e potrà superare senza danno le avversità stagionali. Il risveglio e la ripresa dell'attività vegetativa avverranno quando le condizioni ambientali saranno tornate favorevoli. Viene così ottenuto che il nuovo sporofito non nasca (contrariamente a quanto avviene nelle Pteridofite) sul gametofito che l'ha generato (che equivarrebbe a dire: sul fiore femminile, su per aria). Nasce dove i casi della disseminazione hanno portato il seme: forse vicino, forse lontanissimo dalla pianta madre, in un tipo d'ambiente simile o anche del tutto diverso per clima e per natura del suolo. La specie viene così diffusa, ha la possibilità di saggiare situazioni ambientali di vario tipo e di tentare il relativo ambientamento; ciò che costituisce, fra l'altro, un continuo pungolo al selettivo evolversi della specie.

Il commento finale alla storia evolutiva delle Gimnosperme richiede una valutazione riassuntiva dei risultati ottenuti. Fanerogame, *Anthophyta*, *Spermatophyta*, le Gimnosperme son diventate, per prime, piante superiori. Lo sono veramente?

In un certo senso la domanda è inammissibile. Inammissibile perché inconciliabile col concetto stesso di evoluzione. La continuità dell'evoluzione determina che si producano piante superiori ad altre; ma altre ne vengono poi che sono ad esse superiori. "Le piante superiori" è un concetto statico; e (ma non ne voglio fare una questione semantica) sarebbe forse meglio dimenticare l'espressione "piante superiori" e usare, come meglio piace, quelle, meno impegnative, di Antofite oppure di Spermatofite. Le Gimnosperme, in ogni modo, sono meno superiori delle Angiosperme; ma non è su questo fatto che può essere fondata la risposta all'interrogativo sopra proposto.

Le Gimnosperme vengono abitualmente divise in 7 classi. Vuol dire, io credo, che l'adattamento alla vita fuori acqua ha richiesto molti tentativi e che l'insoddisfazione, o addirittura la mediocrità dei risultati ha imposto ripetuti e molto duri sacrifici. Già ho detto che di 3 classi (quelle delle *Pteridospermae*, delle *Bennettitinae* e delle *Cordaitinae* ci è giunta solo la testimonianza dei fossili. Sono – quelle incluse in queste tre classi – piante antiche che, sorte verso la fine del Devoniano, prosperarono soprattutto nel Carbonifero e scomparvero completamente alla fine del Paleozoico. In tutte tre queste classi la gamìa era affidata a spermatozoi cigliati, capaci di nuotare nel liquido della cameretta pollinica. Lo stesso tipo di gamìa persiste peraltro anche in Gimnosperme viventi: nelle *Cycadinae* e nelle *Ginkgoinae*. Si tratta di due classi la cui comparsa sembra sia avvenuta sul finire del Paleozoico ma che non ebbero mai molta fortuna. La decadenza delle *Cycadinae* è cominciata, si può dire, già agli albori della loro esistenza e, più o meno contenuta durante il Mesozoico, andò poi sempre più accentuandosi durante tutto il Cenozoico. Per la più gran parte, le *Cycadinae* sono rappresentate da generi fossili. Niente più che un fossile vivente è anche il *Ginkgo biloba*, unico relitto della classe delle *Ginkgoinae* che peraltro hanno conosciuto un rigoglioso sviluppo durante il Mesozoico medio, cui è seguito, già in pieno Cretaceo, l'avvio di un drammatico declino. Se si tien conto del fatto che nessun individuo di *Ginkgo biloba* è stato mai trovato allo stato sicuramente spontaneo, e che la sua sopravvivenza è affidata alla coltivazione che se ne fa nei parchi e nei giardini a scopo ornamentale, si può dire, senza troppo grande forzatura, che anche le *Ginkgoinae* sono una classe arcaica e oramai estinta.

È una storia, questa che ho ricordato, che testimonia il laborioso travaglio che le Gimnosperme hanno dovuto sopportare per concludere con successo il tentativo di conquistare l'ambiente emerso, così inaugurando la grande schiera delle piante moderne, quella delle “piante superiori”.

Essere arrivate in vetta alla montagna, ed avervi soggiornato per un certo tempo, non vuoi però dire esservi a tal punto adattate d'avervi preso definitiva dimora. La prova sperimentale è stata fatta dalla selezione evolutiva. Aiutate anche dalle favorevoli condizioni ambientali, le prime tre classi di Gimnosperme hanno durato tutto il Mesozoico e qualche loro rappresentante vive ancora fra noi. È interessante constatare che le *Filicales* (le Felci propriamente dette, coetanee delle *Cycadinae* e delle *Ginkgoinae*], per ragioni metagenetiche costrette a un ambiente semi-acquatico, godono oggi ancora di una rappresentanza più prospera e più folta delle *Cycadinae* e delle *Ginkgoinae* che le hanno certamente sopravanzate nella tendenza evolutiva alla vita in emersione ma che, ancora mal preparate, hanno temerariamente affrontato un ambiente nuovo, ancora sconosciuto e che ha finito col respingerle.

Nella storia evolutiva della conquista del nuovo mondo, le cinque ricordate classi di Gimnosperme hanno dunque un interesse di molto alto rilievo; ma, per un verso o per un altro rigettate dalla selezione naturale, il loro interesse rimane, appunto, di carattere storico.

Resta da dire delle *Coniferae* e delle *Gnetinae*. Stabilendo di trascurare le *Gnetinae* <sup>5</sup>, limiterò il mio commento alle sole *Coniferae* che sono, sembra di poter dire, le Gimnosperme proprie della nostra epoca geologica. Richiamare la loro importanza floristica e, addirittura paesaggistica nel mondo odierno è, io credo, superfluo. Le Conifere formano estese foreste che, spesso, coprono vastissime regioni, con netta preferenza per le regioni temperate e fredde e per le zone montane. Sono, peraltro, variamente rappresentate nei climi più diversi. I grandi boschi

<sup>5</sup> Le *Gnetinae* costituiscono, ma solo convenzionalmente, una classe comprendente, ancora per convenzione, tre famiglie ciascuna con un solo genere. C'è chi vorrebbe riunire i tre generi in un'unica famiglia e c'è chi sostiene che i tre generi vanno separati facendone tre ordini distinti. È una disputa che va lasciata ai sistematici e che rimane estranea allo spirito di questo scritto. Sono piante di indubbio, grande interesse, misteriose per l'origine filogenetica, per certi aspetti più prossime alle Pteridofite, per altri aspetti più prossime alle Angiosperme e delle quali è problematico non solo il collegamento con altre classi o con altri ordini delle Gimnosperme ma persino quello fra i tre generi che, come s'è detto, vi sono compresi. Sono Gimnosperme? Hanno ovuli nudi e dunque parrebbe di sé. Oppure sono Angiosperme? Hanno legno eteroxilo, hanno fiori con perianzio e dunque si direbbe che lo siano. Per questi e altri caratteri potrebbero essere considerate quali progenitrici delle Angiosperme; ma i loro fossili più antichi sono, in confronto alla comparsa delle Angiosperme, più recenti. Fra l'altro sono piante stranissime e, insomma, presentano un gineprai di contraddizioni che – solo a elencarle – occuperebbero intere pagine. Avuto riguardo all'intento che è mira del presente saggio, soffermarci a parlarne sarebbe una pedanteria che nulla aggiungerebbe ai rilievi suggeriti dalle altre classi di Gimnosperme.

di *Abies* e di *Picea* caratterizzano le regioni temperate e fredde dell'Eurasia e dell'America settentrionale. Talune specie di *Pinus* formano caratteristici boschi nelle zone costiere mediterranee. Altre specie dello stesso genere rivestono le nostre montagne al limite altitudinario della vegetazione arborea. Le regioni montane dell'Africa tropicale posseggono vaste foreste di *Podocarpus*. L'Atlante e l'Himalaya hanno foreste di *Cedrus*. L'America meridionale di *Araucaria*. E chi non conosce i Cipressi delle regioni mediterranee, i Ginepri delle aree temperate dell'intero emisfero boreale, il Larice e il Tasso dei nostri boschi, o non ha sentito almeno parlare delle monumentali Sequoie della California?

Ho ceduto coscientemente a richiami di carattere particolare per giustificare l'impressione che ritengo generale in quanti, usciti di città, usano guardarsi attorno e dedicano qualche attenzione al rivestimento vegetale. L'impressione, voglio dire, che per quel che riguarda la vegetazione arborea le Conifere la facciano da protagoniste, persino da padrone e, in ogni modo, mostrino di trovarsi a pieno loro agio e d'essere, in senso evolutivo, forme in via di rigoglioso sviluppo. Così, invece, non è. Nate verso la fine del Carbonifero, le Conifere si sono bensì progressivamente affermate sino a culminare come il gruppo di piante a corno più rappresentato e più rappresentativo in pieno Cretaceo; ma d'allora sono in subitanea contrazione e in via di progressiva estinzione. Nel momento del loro massimo splendore si calcola ch'esse fossero rappresentate da circa 20.000 specie; oggi non ne vantano che 500-600.

Le cause del disastro sono probabilmente numerose; ma una sembra prevalere. Il bilancio idrico delle piante che vogliono vivere in emersione può essere mantenuto (come ogni bilancio) in due maniere: o con l'incremento dei rifornimenti o con la riduzione delle perdite. Le Conifere hanno scelto la via sbagliata e hanno optato per la riduzione delle perdite. Fra traspirazione e attività fotosintetica esiste un rapporto diretto. Tanto più la fotosintesi aumenta quanto più aumenta la superficie esposta all'aria e alla luce: contemporaneamente, e in proporzione anche maggiore, aumenta la perdita d'acqua per traspirazione. Se la superficie traspirante vien ridotta, si riduce anche la fotosintesi. La produzione fotosintetica, di conseguenza, può essere tanto più spinta all'insù quanto più viene incrementata la superficie esposta all'aria dell'apparato fotosintetico e quanto più, per equilibrare le maggiori perdite, vengono contemporaneamente aumentati i rifornimenti d'acqua. In altri termini, e anche più correttamente, si può dire che l'aumentata efficienza dell'apparato conduttore è condizione per una maggiore produzione fotosintetica.

L'evoluzione delle Conifere, come ho appena detto, ha invece imboccato la direzione sbagliata e, per adattare alla scarsa efficienza dell'apparato conduttore, ha ridotto la superficie traspirante delle foglie che, perciò stesso che sono aghiformi, traspirano pochissimo ma pochissimo anche fotosintetizzano. Bisogna però dire che il problema da risolvere non era poi tanto semplice. Non è vero (meglio: non mi sembra si possa ritenere vero) che, per risolvere il problema dell'equilibrio idrico, le Conifere abbiano positivamente scelto di puntare sulla riduzione della traspirazione. Le cose erano complicate dal fatto che le Conifere sono piante arboree d'alto fusto, ciò che introduce un non secondario problema meccanico. L'errore è stato un errore, probabilmente non evitabile, di semplicismo ed è consistito nell'affidare al tessuto vascolare (già nelle Felci a pareti lignificate) anche la funzione di sostegno. Il legno delle Conifere, come tutti sanno, è fatto di sottili tracheidi a pareti uniformemente e fortemente ispessite. Ne è venuto fuori un tessuto che va bene come tessuto meccanico ma va molto male come tessuto conduttore. Dal punto di vista evolutivo, peraltro, il legno cosiddetto "omoxilo" piuttosto che come un errore va considerato come un'indispensabile, preziosa sperimentazione dalla quale è emersa la prova che non è possibile ottenere buoni risultati affidando al medesimo tessuto sia la funzione di conduzione, sia quella meccanica.

Ancora dal punto di vista evolutivo, in ogni modo, la sperimentazione di cui sono state, e ancora sono, attrici va ascritta a merito delle Conifere indipendentemente dal cattivo risultato dell'omoxilia la cui valutazione, appunto di carattere sperimentale, ha determinato che l'evoluzione non le abbia dato alcun seguito. Si potrebbe persino dire (ma è un modo di dire totalmente schematico) che proprio l'errore dell'omoxilia ha condotto l'evoluzione, o la selezione che ne è l'inesorabile controllo, a deviare dal corso su cui s'era messa e a indirizzarsi su quello giusto dell'eteroxilia che ha portato alle Angiosperme.

Se il significato della trasformazione delle piante acquatiche in piante emerse va riconosciuto (come sembra si debba fare) nel potenziamento dell'autotrofismo fotosintetico (pertanto nel potenziamento del concetto stesso – o della stessa idea – di pianta) bisogna dire che a vivere

fuori acqua, con le foglie nell'aria, le Conifere ci riescono. Ma ci riescono male. In disastrosa contraddizione col perché dell'emersione, hanno disastrosamente ridotto l'apparato fotosintetico. Crescono con estrema lentezza. Impiegano molti, troppi anni per raggiungere la maturità e cominciare a riprodursi, e frattanto possono essere vittime di avversità le più varie. L'inadeguatezza del sistema di trasporto le rendono incapaci di utilizzare l'eventuale abbondanza d'acqua nel suolo al cui grado di umidità restano indifferenti sia dal punto di vista fotosintetico che, conseguentemente, da quello della crescita vegetativa.

Dotate di tutte le migliorie presenti già nelle cinque classi di Gimnosperme di cui s'è prima detto, le Conifere, peraltro, hanno anche loro partecipato al progresso evolutivo delle piante terrestri. Intendo dire che è loro merito l'abbandono della cameretta pollinica e la sostituzione degli spermatozoi cigliati con semplici nuclei spermatici che dal tubetto pollinico vengono portati direttamente agli archegoni. E tuttavia sono rimaste piante sbagliate. Fototrasformano in potenziale chimico troppo poca energia elettromagnetica. Mangiano troppo poco. Il loro metabolismo cellulare non produce abbastanza nucleotidi. Il sistema degli acidi nucleici funziona a rilento. A rilento funzionano i loro meristemi e lentissima è la loro crescita. La selezione è inesorabile. L'evoluzione è andata, e va, oltre. Fra un centinaio di milioni d'anni, e forse anche meno, chi vorrà studiare le Conifere dovrà cercarle tra i fossili.

## Capitolo IV

SIGNIFICATO DEI MUTAMENTI EVOLUTIVI. PERCHÈ LE ANGIOSPERME. – L'evoluzione degli organismi fotoautotrofi si conclude con le Angiosperme. Sono le piante della vittoria. La loro sistemazione sulla vetta della montagna è definitiva. L'adattamento al nuovo grande ambiente è ottenuto. La grande evoluzione è finita, finita è anche la grande sistematica (occorre dirlo? Finita per ora. L'aggiornamento potrà essere fatto in ere geologiche future).

Il peana era di dovere; non meno di dovere è precisarne i termini.

La prima necessaria precisazione, peraltro, non è fatta a questo riguardo ed è doverosamente dedicata al criticismo dei miei lettori. Le discussioni sui tanti aspetti della filogenesi delle Angiosperme e, conseguentemente, sui criteri da adottare per una corretta loro distribuzione sistematica, non hanno soste né promettono conclusioni prossime e da tutti accolte. Assolutamente, io non intendo negare, né intendo minimizzare, la validità e l'interesse di queste discussioni. Voglio (e devo) tuttavia ignorarle perché (sia pure arbitrariamente) le considero estranee allo spirito di questo scritto il quale si propone di dare una valutazione generica, e una generica interpretazione, del significato delle trasformazioni o delle modificazioni che le piante hanno realizzato nel corso della loro evoluzione. Valutazione che, in maniera schematica, intende basarsi sugli aspetti funzionali il cui significato è qui ritenuto del tutto prevalente sugli aspetti morfologici sui quali, per lo più, si fondano le discussioni sulle parentele filetiche dei diversi tipi di piante e, di riflesso, sul modo di classificarle. È in ogni modo inteso che una valutazione funzionale non può in alcuna maniera prescindere dagli stretti legami che sempre esistono fra struttura e funzione.

Ho collocato qui questa precisazione, piuttosto che parecchie pagine addietro (dove pure non sarebbe stata, io credo, male) perché mi pare più giustificata a questo punto l'osservazione che se, per tentar di capire il senso delle differenze, si confrontano fra di loro organismi di diverso grado di evoluzione, se ne ricava l'idea, tanto più netta quanto più evolutivamente avanzate sono le forme che si considerano, che il criterio-guida delle scelte della selezione evolutiva si identifichi, e si sia sempre identificato, nella valutazione dell'efficienza funzionale.

Dunque, le Angiosperme come meta ultima dell'evoluzione delle piante. Sono affermazioni, queste e quelle di poche righe più su, che esigono d'essere chiarite. Il definitivo adattamento alla vita fuori acqua, con le Angiosperme è raggiunto. Nel nuovo ambiente esse crescono a loro agio e a loro agio si riproducono. Se la molla evolutiva era il conseguimento dei vantaggi che la funzione fotosintetica può ricavare svolgendosi fuori acqua, tutte le Angiosperme mantengono l'apparato fotosintetico nell'aria e, quei vantaggi, tutte le Angiosperme li hanno conseguiti. Se il cambiamento d'ambiente "mirava" a un potenziamento dell'autotrofismo, questo potenziamento è stato raggiunto: le Angiosperme, tutte le Angiosperme, sono piante superiori.

Per circa 26 milioni di secoli (e forse anche più) l'unico ambiente abitabile dai viventi fu l'acqua e, per tutto quel tempo, tutte le piante furono piante acquatiche del tipo biologico delle alghe. Schematicamente si può anche dire che, a motivo delle caratteristiche dell'ambiente acquatico che assicurano una vita genericamente facile, durante tutto il medesimo tempo la selezione evolutiva rimase pressoché inoperosa consentendo a tutte le forme algali (se proprio a tutte non lo sappiamo) cui diede origine la casualità delle mutazioni geniche di persistere tanto da essere ancora attualmente prospere.

Sempre schematicamente, si può dire che la selezione entrò in azione e diede in tal modo all'evoluzione un impulso del tutto nuovo quando, formatasi negli strati alti dell'atmosfera una coltre di ozono capace di consentire ai viventi di sopportare senza danno l'esposizione diretta al sole, le piante avviarono il tentativo di conquistare l'ambiente aereo. L'impresa cominciò circa 380 milioni d'anni fa e portò alla formazione di piante nuove, progressivamente meglio adattate al nuovo ambiente. Le vecchie piante, come ho appena detto, non scomparvero; si conservarono rimanendo nel vecchio ambiente, quello acquatico, comune a tutte. Le nuove piante, attraverso una successione di tipi, pervennero ad abitare un ambiente nuovo, unico e uguale per tutte: quello aereo ("aereo" ovviamente per l'apparato fotosintetico ma, per altrettanto ovvia necessità, abbinato al terreno). L'impresa è stata coronata da successo. Tutte le nuove piante sono accomodate al nuovo ambiente, sono tutte piante aeree (in realtà: aero-terricole). L'adattamento è avvenuto, l'evoluzione è finita.

LE ANGIOSPERME: DUE NUOVI TIPI DI AMBIENTE, DI EVOLUZIONE E DI SISTEMATICA. – Se insisto con le ripetizioni è perché credo che il chiarimento di questo punto serva al chiarimento anche di altre idee e alla comprensione di importanti avvenimenti.

Ho dato più su la qualifica di “grande” all’ambiente emerso perché è quello comune a tutte le piante che ho appena chiamato “aero-terrestri”. La sua conquista è stata frutto della “grande evoluzione”. Così l’ho chiamata perché artefice della “grande sistematica”. Voglio dire che l’accomodamento al nuovo “grande ambiente” ha richiesto una serie di prove e di tentativi che, partendo dalle piante abitatrici del vecchio grande ambiente acquatico (insomma: da piante “tipo alga”), hanno dato origine ai grandi gruppi sistematici, corrispondenti alle grandi tappe sulla via della conquista del nuovo mondo: le Briofite, le Pteridofite, le Gimnosperme, infine le Angiosperme. Non potendosi prevedere che le piante tentino di svincolarsi dal terreno per andare a vivere nell’aria tra le nuvole, né potendosi ravvisare, nel nostro pianeta, altri ambienti nei quali le piante possano tentare di adattarsi a vivere così prolungando la grande evoluzione e per tal modo arricchendo, con nuovi grandi gruppi, la grande sistematica, non sembra troppo azzardato (meglio: non sembra del tutto azzardato se affermato con opportune riserve) ripetere quel che s’è poc’anzi detto. Con le Angiosperme l’adattamento al nuovo ambiente è ottenuto, la grande evoluzione è finita e finita è anche la grande sistematica.

L’evoluzione, in realtà, non è finita. Immaginare che l’evoluzione possa arrestarsi sarebbe una inammissibile assurdità. L’evoluzione cesserà solo se i viventi cesseranno di riprodursi, oppure con la morte del nostro pianeta.

È molto importante chiarire, infatti, che per le piante emerse il nuovo ambiente presenta due distinti tipi di aspetti e di problematiche. Cosicché è del tutto realistico affermare che, con l’emersione, le piante hanno dovuto affrontare due tipi di nuovi ambienti cui corrispondono due tipi di entità sistematiche.

Nell’ambito dell’unico grande ambiente comune a tutte le piante emerse e che a tutte le piante emerse pone i medesimi problemi, esiste una infinità di piccoli ambienti (“piccoli” relativamente all’unico “grande” di cui sono parte) ognuno dei quali pone, all’insediamento delle piante, problemi diversi e del tutto particolari.

Per effetto della latitudine, dell’orografia delle terre emerse, delle correnti marine, del regime dei venti e delle piogge, della vicinanza o della lontananza dal mare o per molte altre cause ancora, regioni diverse della Terra sono caratterizzate da climi profondamente diversi. In una medesima regione climatica, inoltre, esistono, o possono esistere, piatte pianure a livello del mare o alte catene montane; a zone di alta piovosità possono contrapporsi vaste aree di deserto. Esistono lagune salate, esistono rupi scoscese e dolci pendii. Vi sono rocce e terreni silicei a reazione più o meno acida e rocce e terreni calcarei a reazione più o meno basica. La ricchezza nel suolo di importanti elementi chimici quali l’N, il P, il K, ecc. è quanto mai variabile. Vi sono versanti con diversa esposizione al sole e, insomma, la grande varietà di climi e, in ogni regione climatica, l’enorme varietà dei microclimi e dei microambienti determinano che, come s’è appena detto, ogni singolo tipo o microtipo di habitat ponga, alle piante che vi sono insediate, specifici e molto diversi problemi. Frutto di questa tanto varia problematica è la grande varietà di piante che popolano la Terra in ogni sua parte, è una varietà enorme, dalla quale è peraltro escluso ogni carattere di casualità e di disordine. Voglio dire che esiste una stretta corrispondenza tra le caratteristiche di ogni singolo tipo di habitat e le caratteristiche morfo-funzionali (e pertanto sistematiche) delle piante che vi sono insediate. Tali caratteristiche (dico quelle delle piante) sono espressione dell’adattamento evolutivo e, in ogni tipo di ambiente, rappresentano la soluzione della problematica che gli è propria.

La gran varietà delle piante (anzi: dei viventi) testimonia la plasticità del genoma ed è frutto combinato della casualità delle mutazioni e dell’infallibilità della selezione. Questi, o di questo tipo, sono i concetti naturali (voglio dire spogliati da altri, sospettabili di artificiosità) che, mentre interpretano l’epopea evolutiva, rendono vivo lo studio della Sistematica e di talune discipline che ne sono derivate come quelle che studiano la vegetazione e si sforzano di darne l’interpretazione.

Scopo di tutti questi preamboli e di questi tanti incisi (che riconosco persino troppo lunghi e troppo ripetitivi) è di preparare la conclusione che l’adattamento evolutivo a ciascuno dei due

nuovi tipi di ambienti (a quello “grande” e unico prima, e ai tantissimi “piccoli” poi) ha portato a risultati di “ampiezza” evolutiva e di valore sistematico molto diversi.

IL GRANDE AMBIENTE, LA GRANDE EVOLUZIONE E IL SIGNIFICATO DELLA GRANDE SISTEMATICA. – La conquista del nuovo grande ambiente, quello emerso, ha imposto che la struttura delle piante venisse del tutto rivoluzionata. Il tallo è stato sostituito col corno. E poiché questa rivoluzione condiziona la possibilità di vita in emersione, tutte le piante emerse sono piante a corno e insieme costituiscono un unico grande gruppo biologico, quello delle cormofite (gruppo “biologico” perché, in quanto tale, comprende anche le Pteridofite le quali, come crittogame, dovrebbero esserne invece escluse se, a questo gruppo e alla denominazione di Cormofite, si intendesse dare valore sistematico).

Il succedersi (o anche la parziale contemporaneità) dei tentativi di vita in emersione, tentativi fondati sull'adozione di accorgimenti di concezione ogni volta diversi, ha portato a risultati che, costituendone le grandi divisioni, interessano la grande sistematica delle piante a corno e sono espressione massima dello svolgersi della grande evoluzione.

La serie si inaugura con la grande divisione delle Pteridofite <sup>(6)</sup>; piante che hanno felicemente scelto lo sporofito per farne la forma terrestre, hanno inventato – ma non saputo utilizzare – l'embrione, e il cui massimo errore sta nella conservazione di un gametofito autonomo e legato alla vita acquatica come condizione per la gamìa.

Consentendo un secondo grande tentativo di completo abbandono del mezzo liquido, la grande selezione evolutiva ha dato origine a un'altra grande divisione sistematica: quella delle Gimnosperme, le piante che hanno risolto il problema della gamìa nell'aria, hanno “soppresso” il gametofito incorporandolo nello sporofito, hanno inventato il fiore e dato senso all'embrione utilizzandolo per farne un seme; ma che, non riuscendo ad adeguare il rifornimento alle perdite d'acqua per traspirazione, hanno ridotto la traspirazione e, insieme, la fotosintesi e hanno in tal modo fallito il significato della vita nell'aria.

Terzo ritocco evolutivo, terza grande divisione sistematica, quella delle Angiosperme, e terzo tentativo di adattamento al grande ambiente della terraferma. L'impresa, questa volta, è pienamente riuscita ed ha, conseguentemente, il carattere di tentativo finale. Il modello Angiosperme funziona bene e, anche se oggetto di successivi ritocchi e di continui e importanti perfezionamenti, si direbbe destinato a non cambiare più. La grande evoluzione è, dunque, al tempo stesso finita e tuttavia in continua marcia. È finita perché dal momento che le Angiosperme realizzano l'obiettivo dell'emersione (il potenziamento, cioè, della fotosintesi) non sembra esistere la necessità di altre grandi divisioni sistematiche con le quali sostituirle. Ma sempre in marcia a causa appunto dei miglioramenti, degli aggiustamenti e delle modifiche del più vario tipo di cui la grande evoluzione ha fatto (e fa) oggetto il modello Angiosperme non per sostituirlo ma per sempre meglio adeguarne l'adattamento al grande ambiente emerso e per ottenere di incrementarne la resa fotosintetica.

In fondo, si potrebbe sostenere (ed è stato infatti sostenuto) che Angiosperme e Gimnosperme costituiscano una sola grande entità sistematica. Le Angiosperme, infatti, hanno mantenuto tutte le novità introdotte dalle Gimnosperme e le hanno ulteriormente valorizzate sottoponendole a perfezionamenti che ne consentono un più completo profitto. Hanno perfezionato il fiore nel quale le foglie carpellari, ripiegandosi e saldandosi marginalmente fra loro, formano un ovario chiuso che protegge gli ovuli prima e dopo la loro fecondazione, accompagnando la ma-

---

<sup>6</sup> Non dimentico le Briofite né, tacendone, intendo diminuirne l'interesse ch'esse meritano nella storia dell'evoluzione delle piante. In questa storia, tuttavia, esse costituiscono un episodio chiuso in sé stesso e in un certo modo isolato dalla grande direttiva filetica che, facendo delle piante organismi terrestri, le ha portate alla formazione e al graduale aggiustamento del corno. Posto che esistano, è infatti difficile riconoscere dei rapporti, sia di origine che di continuità, che in qualche modo colleghino le Briofite ad altri gruppi di piante. Dal punto di vista evolutivo clamorosamente sbagliate, le Briofite meritano tuttavia, sia in positivo che in negativo, importanti rilievi. In positivo per la dimostrazione ch'esse danno del significato del corno quale struttura condizionante la possibilità di vita in emersione (riconoscimento che in negativo, va anche alle Epatiche tallose). In negativo per l'infelice e, per dir così, contraddittoria scelta di dare struttura “cormoide” alla generazione gametofitica i cui gameti maschili, dotati di ciglia vibratili, solo nuotando nell'acqua ambiente possono raggiungere quelli femminili; mentre la generazione sporofitica è priva di autonomia e ridotta a semplici sporangi più o meno lungamente pedunculati. Sono rilievi che forse spiegano il mancato seguito evolutivo e che sicuramente meriterebbero altre interessanti riflessioni che, peraltro, io credo di dover lasciare agli studiosi di filogenetica o (che dovrebbe essere la stessa cosa) di sistematica.

turazione dei semi con la formazione del frutto che li contiene; e hanno fornito l'ovario di un apparato stigmatico che facilita la cattura e la germinazione del polline. Proprio sulla situazione degli ovuli portati allo scoperto da carpelli per lo più squamiformi, oppure racchiusi in un ovario, i sistematici hanno fondato la distinzione tra Gimnosperme e Angiosperme. A questa differenza, in verità, se ne accompagnano numerose altre che riguardano la struttura del fiore, l'origine del tessuto di riserva dei semi, la biologia fiorale, ecc. Ma, poiché la tassonomia delle piante a corno tiene in gran conto soprattutto le caratteristiche strutturali del fiore, è abbastanza ovvio che i sistematici abbiano ravvisato nella presenza o meno di un ovario chiuso il solco naturale (o razionale) che divide le Angiosperme dalle Gimnosperme. Si può obiettare che, se il significato della trasformazione delle piante da forme acquatiche a forme emerse va riconosciuto nel vantaggio che ne trae l'autotrofismo fotosintetico, non sembra che all'ovario chiuso possa essere riconosciuto, a tale riguardo, alcun valore determinante. La protezione degli ovuli prima e dopo la fecondazione, la loro maturazione in semi e pertanto la capacità di diffusione ne traggono sicuramente dei vantaggi; che tuttavia non sembrano uguagliare (né tanto meno superare al punto da costituire un naturale discrimine evolutivo tra modello Gimnosperme e modello Angiosperme) l'importanza di numerose altre particolarità strutturali di cui la selezione evolutiva è andata poi dotando questa o quella specie, o genere, o famiglia, o ordine di Angiosperme.

Occorre sempre tener presente che le cose della natura hanno sempre un significato; se dunque la separazione delle "piante superiori" (insomma: delle Spermatofite o "Fanerogame") in due naturali e ben distinte entità sistematiche ha effettivamente un senso, essa deve corrispondere al giudizio che, dei due tipi di piante, ha dato e da la selezione evolutiva. Ebbene: condannate dalla selezione, le Gimnosperme sono già da gran tempo, e per la più gran parte, estinte e quelle tuttora viventi sono in via di inarrestabile declino. Le Angiosperme (delle quali non si conoscono gruppi estinti, noti solo ai paleontologi) sebbene soggette a importanti ritocchi evolutivi volti non solo ad aggiungere pregi ma anche a eliminare difetti, sono sicuramente in progressiva ascesa evolutiva. Ciò che sembra costituire una barriera naturale fra un modello di piante che la sperimentazione selettiva ha dimostrato insufficiente, arcaico e pertanto da abbandonare, e un modello ammodernato, in generale dimostratosi suscettibile di ulteriori e importanti migliorie. Gimnosperme e Angiosperme vanno dunque riconosciute come tappe successive dell'evolutivo ambientamento delle piante alla vita "aerea"; è dunque giusto separarle in due grandi e ben distinte entità sistematiche; non appare invece giusto attribuire all'ovario chiuso, o all'insieme dei caratteri sistematici "ufficiali", il merito (o, se si vuole, il merito principale) del successo che la selezione evolutiva ha attribuito alle Angiosperme.

Il grande errore delle Gimnosperme, come già più volte ho spiegato, fu di ricorrere alla riduzione della traspirazione per mantenere a pareggio le perdite e il rifornimento d'acqua alle foglie: il risultato è stato disastroso. Le Angiosperme hanno invertito l'impostazione del problema: ed è stata la mossa che la selezione ha dichiarato vincente. È bastato puntare sulla separazione della funzione di sostegno da quella di trasporto e specializzare un tessuto sclerenchimatico alla funzione meccanica e un tessuto vascolare fatto da ampie trachee atte a potenziare il trasporto, per imboccare la strada che porta al pareggio idrico puntando sull'incremento del rifornimento senza limitare le perdite.

Il risultato è stato strepitoso. Le foglie hanno assunto una forma laminare genericamente a grande superficie. L'autotrofismo fotosintetico ha fatto un salto di quantità. La riproduzione è stata fortemente incentivata ed è stato tutto un pullulare, tutta una fioritura, addirittura un'esplosione di piante nuove. Basterà dire che, complessivamente, si può calcolare (ma le cifre sono soltanto indicative) che le Angiosperme superino le 200.000 specie suddivise in circa 10.300 generi, oltre 300 famiglie e una cinquantina di ordini.

Per apprezzare queste cifre occorre paragonarle con quelle relative alle Gimnosperme rappresentate oggi da circa 550 specie suddivise in 60 generi, una dozzina di famiglie e appena 4 ordini. Con riferimento alle Gimnosperme va aggiunto che la quasi totalità della loro rappresentanza odierna appartiene alla sola classe delle Conifere che comprendono circa 520 specie distribuite in circa 48 generi e 7 famiglie. Inoltre, che assai diverse sarebbero queste cifre se si tenesse conto anche delle forme estinte (d'altronde difficilmente calcolabili sia pure in maniera presuntiva); forme estinte che, in questo raffronto con le Angiosperme, meritano un cenno "per memoria" solo perché dimostrano che, a causa dell'errata soluzione data al problema del bilancio idrico, il modello Gimnosperme, sebbene ricco di tante e tanto importanti innovazioni rispet-

to al modello Pteridofite, sottoposto alla valutazione sperimentale della pressione selettiva è risultato di così scarsa resa fotosintetica che, tolto già di mezzo per la maggior parte dei suoi tipi più vecchi, è manifestamente avviato alla sua completa scomparsa.

Se dunque ci si guarda in giro e se, magari, si mette l'occhio al microscopio, non si deve considerare irrilevante la constatazione che la morfologia e l'anatomia delle Felci, delle Gimnosperme e delle Angiosperme sono differenti e, in particolare, che il Pino ha foglie aghiformi e legno omoxilo, il Fico ha, invece, foglie laminari e legno eteroxilo; né irrilevante si deve considerare il fatto che la Rosa e il Giglio portano fiori e non ne portino, invece, le Felci. Tutto, in Biologia, è meritevole di attenta riflessione, tutte le cose hanno un preciso significato. Quanto alle piante, le differenze alle quali ho fatto ora allusione (al pari delle molte altre alle quali, se del caso, mi accadrà di far cenno nelle pagine seguenti) sono precisa documentazione dello sforzo inventivo (mi si passi l'aggettivazione) che – mediante la successiva sperimentazione di modelli diversi, ognuno dei quali sottoposto a gradualità miglioramenti – ha consentito alla selezione evolutiva di ottenere che le piante possano vivere a loro agio in un ambiente dove assai più copiosa può essere la produzione di energia di potenziale chimico mediante fototrasformazione di energia elettromagnetica. La stessa tanto diversa prolificità numerica e sistematica delle Pteridofite, delle Gimnosperme e delle Angiosperme (quale appare dalle cifre che, proprio per questo, ho in precedenza citato) è molto significativamente connessa con la progressione dell'adattamento alla vita fuori acqua. Essa è, infatti, espressione della progressiva disponibilità alla piccola evoluzione (della quale dirò poco più avanti) e alla produzione di forme peculiarmente adattate a vivere in ognuno dei tantissimi tipi di "piccoli ambienti" nei quali si fraziona l'unico grande ambiente extra-acquatico.

Ritengo di significativo interesse l'osservazione che le forme pioniere nell'impresa della conquista del nuovo mondo (intendo dire tanto le Pteridofite quanto le Gimnosperme), in certo modo a prova della coraggiosa loro inesperienza, sono partite all'assalto con tipi fra loro distinti e di differente conformazione (per i quali è ignoto se e come siano fra di loro collegati) e che, più o meno inadatti al nuovo ambiente, si sono rivelati evolutivamente (e pertanto anche sistematicamente) più o meno sterili; e, tentata una poco fortunata ramificazione filetica, han finito più o meno presto con l'arrendersi lasciando a loro memoria un albero filogenetico costituito da un tronco (o forse da più tronchi) con alcuni rami primari quasi tutti con pochissime o addirittura senza ulteriori ramificazioni. Le Pteridofite hanno inaugurato la loro storia con 4 distinte classi il cui quadro complessivo è andato articolandosi in 5 sottoclassi comprendenti 17 ordini per un insieme di 46 famiglie, 360 generi e 2670 specie (non si dimentichi che a queste cifre va dato un valore niente più che indicativo e d'altronde variabile a seconda dei diversi criteri di classificazione). Possono sembrare numeri relativamente alti. In realtà, e con una sola eccezione, tutti questi ordini (in buona parte estinti) comprendono quali una, quali due, pochissimi altri tre o quattro famiglie; e, a fare una relativa fortuna sono state unicamente le *Filicales* che da sole son riuscite a differenziarsi in 15 famiglie con circa 270 generi e 2270 specie. Analogamente, le Gimnosperme sono partite con 7 classi comprendenti spesso una sola famiglia, talora con un solo genere e addirittura una sola specie per famiglia.

Possono essere motivo di sorpresa la maggiore prolificità e la maggior capacità di tenuta dimostrate dalle Pteridofite al confronto con le Gimnosperme. Non si tratta di un caso; si tratta, anzi, di un fatto logico. È lo scotto che le Gimnosperme hanno pagato, e pagano, al loro disimpegno, completo ma spericolatamente affrontato, dal mezzo liquido. Ho già prima osservato che è proprio al loro persistente legame con l'acqua, alla loro semi-acquaticità e all'obbligato loro tipo di habitat (tanto spesso rappresentato dalla foresta intertropicale satura di umidità) che riduce sino ad annullare il problema del bilancio idrico, in tal modo consentendo a forme di per sé arcaiche una certa prosperità (nonostante la scarsa resa fotosintetica imposta dalla scarsa luminosità propria del loro habitat), che le *Filicales* devono la loro (relativa) fortuna.

Radicalmente e molto significativamente diverso è il quadro filetico-sistematico offerto dalle Angiosperme. Oramai padrone dell'ambiente emerso al quale oramai sono tutte adattate, anche se suddivise dai sistematici in due classi le Angiosperme appaiono formare un unico gruppo parte del quale si caratterizza per più avanzate raffinatezze. Il relativo albero filetico si presenta come un unico tronco – o un unico ceppo – che, già a partire dalla base, si ramifica più e più volte in modo da formare un fittissimo e intricatissimo groviglio di rami, rametti, ramuscelli e ramuscoli via via più sottili (o, forse, come un certo numero di polloni che, indipenden-

temente l'uno dall'altro, nascono tutti dal medesimo ceppo e che, come altrettanti ceppi, danno ognuno origine indipendente a un certo numero di polloni di secondo ordine e più o meno ramificati).

La spiegazione è, a un tempo, abbastanza facile e molto interessante. Come ho appena detto, a questo livello evolutivo il nuovo mondo è oramai conquistato e, nell'unico grande ambiente comune a tutte, tutte le Angiosperme sono oramai di casa. La grande meta è stata raggiunta e un avvenimento di eccezionale importanza è stato realizzato. Le terre emerse sono prolificamente vivibili per le piante. Uno stabile mantello di vegetazione può ora ricoprirle. Per la vita animale, e per la sua evoluzione, il fatto è decisivo. Per le piante stesse, e per la loro stessa evoluzione, l'aver concluso con successo una lotta che durava da centinaia di milioni di anni e che è stata pagata con la lenta, paziente produzione di modelli via via corretti, via via migliorati, di volta in volta abbandonati e sostituiti con altri di più riuscita concezione, rappresenta certo una conquista essenziale. E tuttavia il traguardo che è stato in tal modo raggiunto non è di carattere definitivo. Certamente importante per sé stesso, lo è persino di più perché, più che di un traguardo, si tratta d'una svolta evolutiva.

Con le Angiosperme, la grande evoluzione e, contestualmente, la grande sistematica si direbbe siano finite. Si trattava di spuntarla nel dar realtà a un modello (e quindi a un gruppo sistematico) di piante soddisfacentemente capaci di vivere con l'apparato fotosintetico nell'aria e direttamente esposto al sole, capace pertanto di una resa fotosintetica quanto più possibile vicina a quella teorica dell'apparato clorofilliano. Un modello di piante, in definitiva, più sicuramente capace di riprodursi con regolarità e con grande abbondanza. Tutto questo, col modello Angiosperme è stato ottenuto e sembrerebbe lecito pensare che la ricerca di altri modelli, e la sostituzione di questo che già va bene con altri gruppi sistematici, non avrebbero più senso.

In realtà (ma già l'avevo ripetutamente osservato) è impensabile che l'evoluzione possa arrestarsi. Quale potrà essere il frutto ch'essa andrà maturando durante lo svolgersi delle future centinaia di milioni d'anni, è impossibile dire. Già possibile, invece, è la constatazione che, attorno alla sua ultima creatura, la selezione evolutiva ha continuato a lavorare a colpi ora di scalpello, ora di cesello, invariabilmente sottoponendo alla valutazione sperimentale i risultati ottenuti. Indubbiamente, pure invariato nella sua concezione di fondo, il modello Angiosperme ha già ottenuto importanti aggiustamenti; e importanti modifiche che l'hanno significativamente migliorato già sono state realizzate.

In un certo senso, tuttavia, quel che più conta e che, in ogni modo, costituisce la grande novità, è che il costituirsi del modello Angiosperme (voglio dire, e mi scuso per l'insistente sottolineatura: il costituirsi di piante disinvolatamente capaci di vivere fuori acqua) ha realizzato la condizione perché potesse prendere avvio un nuovo tipo di evoluzione e un nuovo tipo di sistematica.

Anche se un poco schematicamente, mi pare si possa dire che le diverse classi e i diversi ordini sia delle Pteridofite che delle Gimnosperme rappresentano altrettanti tentativi (tutti inadeguati) di conquista dell'ambiente emerso; e vanno quindi considerati tutti come frutto del medesimo sforzo evolutivo: frutto, in altre parole, di quella che ho chiamato "la grande evoluzione". Credo che per capire – o per tentar di capire – il senso della storia delle piante a cormo, sia interessante, a questo punto, la seguente osservazione. Il lento progredire di questo risultato (la conquista dall'ambiente emerso) ha determinato che, in maniera dapprima sommessa, poi sempre più chiara e in ogni modo chiarissima a risultato raggiunto, una piccola evoluzione si andasse affiancando a quella grande e che lo stesso significato della sistematica si sdoppiasse diventando per tal modo eterogeneo.

I NUOVI PICCOLI AMBIENTI, LA PICCOLA EVOLUZIONE E IL SIGNIFICATO DELLA PICCOLA SISTEMATICA. – Che cosa io intenda per "grande" e per "piccoli" ambienti, inoltre per "grande" e per "piccola" sistematica, l'ho già spiegato. Mi resta solo da aggiungere che si tratta di concetti concretamente reali. Tanto concreti e tanto reali da suggerire la conseguente distinzione tra "grande" e "piccola" evoluzione con riferimento all'uno o all'altro loro tipo. L'evoluzione è, di fatto, un fenomeno unico ed è sempre la medesima cosa. E tuttavia concretamente realistica la constatazione che il processo evolutivo, già a cominciare dalle Pteridofite ma con luminosa evidenza soprattutto nelle Angiosperme, punta su obiettivi diversi e, in certo modo sdoppiandosi in due rami, procede in due distinte direzioni. È, questa che io propongo, una rappresentazione for-

se un poco schematica della realtà. Che tuttavia mi sembra abbastanza correttamente interpretata con la distinzione tra “grande” e “piccola” evoluzione.

Rispetto a quello già percorso, il cammino della grande evoluzione continua, immutato, in direzione “verticale”. L’obiettivo ch’essa persegue (ma è un parlare figurato dal momento che l’ “obiettivo”, anziché prefissato, è l’automatico frutto del meccanismo di selezione) è inalteratamente il conseguimento di un sempre migliore accomodamento all’unico grande ambiente comune a tutte le piante emerse così da ottenere nuovi incrementi dell’autotrofismo fotosintetico, un più sicuro e più rapido succedersi delle generazioni, una progressiva sostituzione di particolari morfo-funzionali con altri di rendimento via via più elevato e, in definitiva, la graduale elaborazione di più avanzati o più “razionali” modelli di pianta. Ottenere che l’asse principale dell’albero filetico continui ad allungarsi (o continuino ad allungarsi i principali assi) e che non si fermi lo sviluppo del grande filum evolutivo: questo, in sostanza, è il significato della “grande” evoluzione.

Completamente diverso è il significato della “piccola” evoluzione. Il suo cammino si svolge in direzione “trasversale”. Nell’unico grande ambiente esistono (come già più volte ho ricordato) situazioni diverse. Vi si riconoscono grandi zone climatiche ognuna delle quali si fraziona e si rifrazione più volte in ambienti sempre più piccoli, segnati da condizioni spesso opposte e, in ogni caso, incisivamente diverse. Nasce da ciò la spinta alla piccola evoluzione (o alle piccole evoluzioni). Il grande ambientamento rimarrebbe sterile se, al frazionamento del grande ambiente in tanti e tanto diversi tipi di piccoli ambienti, non facesse riscontro un corrispondente diversificarsi delle modalità di adattamento e un conseguente evolversi di forme specializzate per ogni tipo di habitat.

Tutto ciò, in conclusione, suggerisce una spiegazione diversa all’evolutivo costituirsi delle grandi categorie sistematiche (quelle della “grande” sistematica) e delle categorie sistematiche inferiori (rientranti nella “piccola” sistematica). Tutte indistintamente sono frutto dell’adattamento all’ambiente: all’unico grande ambiente comune a tutte le piante emerse e quindi figlie della “grande” evoluzione quella della “grande” sistematica; alla gran varietà di piccoli ambienti, invece, quelli della “piccola” sistematica, figlia della “piccola” evoluzione.

Cedendo alla tentazione di proporre una base più concettuale e, in questo senso, più astratta per la distinzione fra “grande” e “piccola” evoluzione, vorrei dire che il significato della prima è lo sperimentale ottenimento di forme sempre più e quanto meglio corrispondenti all’idea di vita fotoautotrofa, cercando il favore delle condizioni d’ambiente più convenienti e la realizzazione di sempre più coerenti caratteristiche strutturali. Sollecitata invece dalle tanto diverse caratteristiche dei diversi tipi di piccoli ambienti, la piccola evoluzione ne persegue l’abitabilità da parte di forme opportunamente specializzate mediante coerente rielaborazione dei frutti della grande evoluzione.

Procedendo nel loro cammino, e pertanto a ogni livello evolutivo, la grande e la piccola evoluzione sono andate continuamente sovrapponendosi e in certo modo sfruttando e poi sviluppando per proprio conto ciascuna i risultati dell’altra. Ne è venuto (e la cosa è in particolar modo evidente nell’ambito delle Angiosperme) un corrispondente sovrapporsi di caratteri comuni in rami secondari spuntati da differenti rami primari dell’albero filogenetico. E poiché l’evoluzione ha riguardato tutti gli organi delle piante, però non necessariamente tutti contemporaneamente in ognuna né nell’insieme delle ramificazioni evolutive, ne è risultata una intricata e spesso confusa e contraddittoria distribuzione di tanti caratteri.

Ve ne sono che, da ritenere più moderni, sono peraltro presenti in tipi sistematici ritenuti più antichi; e ve ne sono altri che, da stimare più antichi, sono presenti in tipi sistematici da considerare più recenti.

I MUTAMENTI EVOLUTIVI DELLE ANGIOSPERME. – Il rompicapo per gli studiosi della filogenesi delle piante è evidentemente grande. Tanto più che l’adattamento ambientale già dall’inizio genericamente buono ha determinato, nelle Angiosperme, il reciproco favorirsi dello svelto susseguirsi delle generazioni e del rapido progredire dell’ambientamento. Ciò spiega (o, quanto meno, concorre a spiegare) il fatto che le Angiosperme, timidamente apparse con una molto piccola rappresentanza in pieno Giurassico (circa 155 milioni d’anni or sono), superato un periodo di lenti progressi si siano poi affermate con tanto rapidi miglioramenti evolutivi da dare quasi

l'impressione d'essere improvvisamente fiorite, in massa e in gran varietà di forme, tutte insieme nel tardo Cretaceo (circa 90 milioni d'anni fa).

I problemi che ne derivano per i sistematici sono tanti, sono tante le incertezze e tanti e fra di loro diversi sono gli schemi di classificazione proposti. L'origine delle Angiosperme è monofiletica o polifiletica? Le Monocotiledoni sono più avanzate o più primitive delle Dicotiledoni? Che conto si deve fare dell'assenza o della presenza della corolla, della dialipetalia e della gamopetalia, dei fiori isolati o riuniti in infiorescenze, del numero dei petali, della unisessualità e della bisessualità dei fiori, dell'impollinazione anemogama o zoogama, dell'habitus legnoso e di quello erbaceo, delle foglie semplici oppure composte? Questo è solo un piccolo campionario dei moltissimi caratteri dalla cui valutazione i sistematici cercano di ricavare la guida per comporre un quadro filogenetico il più possibile corrispondente al vero. Sono questioni cui sicuramente corrisponde un significato evolutivo. Tuttavia non è questo il luogo per discuterne e la loro citazione intendeva solo dar rilievo al fatto che l'ambientamento nell'aria dell'apparato fotosintetico, ottenuto con la specializzata efficienza del tessuto vascolare, ha prodotto nelle Angiosperme una variabilità di forme e una fertilità evolutiva che, se se ne fa il confronto con le Gimnosperme, hanno del frenetico. Alcune cifre sono state date già pagine addietro e qui vorrei solo aggiungere che la generale prolificità delle Angiosperme si ritrova (con le ovvie eccezioni) anche a livello degli ordini, delle famiglie e dei generi (<sup>7</sup>)

La situazione che si offre a chi cerchi di ordinare le Angiosperme in un quadro che con buona attendibilità permetta di riconoscere l'origine dei diversi tipi, i loro collegamenti, la loro posizione filetica e la validità sia della corrente divisione in classi che della distribuzione delle famiglie nei vari ordini, è certamente molto complessa. Ma se si cerca di valutare il significato funzionale delle diverse caratteristiche morfologiche, non è difficile identificare, quanto meno nelle sue grandi linee, il diverso frutto del cammino, diversamente orientato, delle due evoluzioni (quella grande, a indirizzo verticale, e quella piccola a indirizzo trasversale).

Frutto automatico della selezione, la grande evoluzione non ha mai deviato dalla strada che, provando e riprovando, ritoccando, trasformando, modificando, e lavorando contemporaneamente su punti diversi della sua creatura, mira a condurla alla elaborazione di un modello di vivente che, sempre meglio nutrendosi autonomamente per via fotosintetica, ottenga una realizzazione sempre più piena della capacità di evolversi.

Gli espedienti ai quali l'evoluzione delle Angiosperme (dico sempre la grande evoluzione) ha fatto ricorso in ordine all'ottenimento di questo risultato, sono certo numerosi; ma due sembrano essere quelli di carattere più generale e di più sicura efficacia: l'abbreviamento del ciclo individuale, così da ottenere un più rapido ritmo della riproduzione; e l'eliminazione dei fattori che limitano la resa fotosintetica. È facile accorgersi che i due espedienti convergono entrambi nell'assicurare all'evoluzione un più rapido e automaticamente più efficace decorso.

La realizzazione dell'accorciamento del ciclo ontogenetico da spiegazione della generale tendenza delle Angiosperme a una serie di trasformazioni che riguardano l'habitus generale della pianta e che, in schematica sintesi, sono andate abbandonando le forme perenni e favorendo invece quelle annue. Ciò comporta il graduale abbandono dell'habitus legnoso e l'assunzione di quello erbaceo. La trasformazione, torno a dire graduale, sembra aver riguardato, nell'albero filetico delle Angiosperme, la porzione basale dell'asse principale come anche la porzione basale dei rami che ne sono derivati. Schematicamente si può dunque ritenere che, nell'insieme delle Angiosperme, ma anche negli ordini, nelle famiglie e persino nei generi nei quali questa situazione si presenta, gli alberi e gli arbusti siano più primitivi delle erbe; e che le forme perenni

<sup>7</sup> Qualche esempio. Le *Centrospermae* noverano 9 famiglie e ca. 540 generi; nelle *Polycarpicae* si distinguono ca. 25 famiglie e circa 360 generi; le *Rosales* comprendono 17 famiglie e ca. 870 generi; le *Terebinthales* 22 famiglie e ca. 478 generi; le *Tubiflorae* 24 famiglie e ca. 1260 generi; le *Synandrae* 4 famiglie e ca. 1027 generi. Quanto poi alla ricchezza di specie, la famiglia delle *Rosaceae* ne novera quasi 3300 e poco di meno ne hanno le *Labiatae*; le *Liliaceae* e le *Palme* ne hanno circa 4000 ciascuna; 5000 specie si trovano nella famiglia delle *Rubiaceae*; oltre 7300 in quella delle *Euphorbiaceae*; complessivamente (cioè nell'insieme delle *Mimosoideae*, delle *Caesalpinioideae* e delle *Lotoideae*) le *Leguminosae* contano oltre 13.000 specie; oltre 5000 ne hanno le *Graminaceae*; le *Compositae* superano le 20.000 e oltre 20.000 specie hanno le *Orchidaceae*. Come non ho mancato di fare ogni volta che ho fornito delle cifre, devo avvertire che il loro valore è semplicemente indicativo e che il personale criterio di trattatisti diversi può togliere loro ogni carattere di rigidità.

siano più vecchie delle bienni o di quelle annue. Ovviamente contestuale a questa che riguarda l'habitus generale della pianta, è un'importante trasformazione di natura anatomo-funzionale che consiste nella scomparsa dei meristemi cambiali e nell'abbandono, quindi, dell'accrescimento secondario.

Quanto alle trasformazioni che tendono alla riduzione dei fattori limitanti dell'attività fotosintetica, è da osservare che esse mirano tutte a questo risultato favorendo, ciascuna per proprio conto, il rifornimento d'acqua alle foglie e, addirittura, alle singole cellule del parenchima clorofilliano, così da ridurre al massimo la necessità di limitare la traspirazione (che comporterebbe, contemporaneamente, la limitazione anche della fotosintesi). La serie delle modifiche è numerosa. La comprensione del loro significato (come anche del significato delle trasformazioni che riguardano l'accorciamento del ciclo ontogenetico) richiederebbe che se ne spiegasse, una per una, il beneficio che ne deriva. Ma poiché di questo argomento ho fatto il tema di una precedente serie di scritti, riesporli qui comporterebbe una lunga ripetizione che credo di dover evitare col semplice rimando, appunto, agli scritti ricordati.

LA PICCOLA EVOLUZIONE. – Della piccola evoluzione, in verità già ho detto le cose essenziali. Ma tali sono i risultati ch'essa ha raggiunto che credo valga la pena di riprendere il tema e di cercar di farne oggetto di meno superficiali commenti.

Devo ricordare ch'essa non riguarda l'accomodamento all'unico grande ambiente comune a tutte le piante emerse; né, di conseguenza, si concreta con la grande sistematica, quanto a dire con la produzione di modelli progressivamente più adatti alla vita in emersione come lo sono, in serie, le Pteridofite, le Gimnosperme e le Angiosperme. È del tutto superfluo che, ancora una volta, io ricordi come tutti i singoli fattori che concorrono a caratterizzare l'ambiente siano estremamente variabili e come si presentino in innumerevoli combinazioni diverse su grandi come su piccole, o addirittura piccolissime, aree. L'unico grande ambiente è dunque estremamente eterogeneo così da comprendere innumerevoli tipi di "piccoli" ambienti o di habitat caratteristicamente diversi. La piccola evoluzione (ma sarebbe più aderente al vero parlare, al plurale, di "piccole evoluzioni" numerose quanto numerosi sono i tipi di piccoli ambienti) agisce selezionando, per ogni tipo di piccolo ambiente, tipi di piante specializzate ad abitarlo. È molto importante precisare che "piante specializzate ad abitare un certo tipo d'ambiente" significa "piante che, abitando un certo tipo d'ambiente, vi pervengono a riprodursi regolarmente".

La piccola evoluzione è madre della piccola sistematica. Vuoi dire ch'essa non agisce prolungando il grande filum evolutivo. Al contrario, essa agisce a tutti i livelli evolutivi e sistematici, in particolare a livello di famiglie, di generi, addirittura di specie; e vi agisce "trasversalmente", quanto a dire selezionando generi o specie o varietà specializzate alla vita in un determinato tipo d'ambiente. Sembra inoltre di potersi dire che la piccola evoluzione ha bensì avviato il proprio intervento già con le Gimnosperme e, prima ancora, a partire dalle prime piante a corno e tuttavia piante inferiori, quali sono le Pteridofite; ma che tale intervento, certamente efficace peraltro mantenuto, nelle Pteridofite e nelle Gimnosperme, entro limiti assai ridotti, è invece esplosivo con le Angiosperme. La produttività della piccola evoluzione, in altre parole, appare legata alla bontà (o alla stabilità) dei frutti della grande evoluzione e quindi al grado di adattamento al grande ambiente raggiunto dalle piante su cui essa (la piccola evoluzione) si trova a operare.

Voglio ancora ribadire che il risultato ultimo al quale grande e piccola evoluzione sono andate per dir così mirando, è esattamente il medesimo per l'una come per l'altra e consiste nella garanzia, progressivamente più certa, della riproduzione (dalla quale la continuità dell'evoluzione dipende). Ma se sicuramente unico è l'obiettivo, nettamente diversi sono il compito e di conseguenza il metodo di lavoro delle due evoluzioni. Pure puntando a un risultato comune, infatti, la grande evoluzione è andata e va perseguendolo mediante il generico, progressivo potenziamento della possibilità di fotosintesi; la piccola evoluzione, invece, selezionando specifiche caratteristiche morfo-funzionali che consentano di abitare i singoli tipi di piccoli ambienti, per così dire sposandone le condizioni sino (per lo più) a reclamarle.

Di ambienti emersi (o "piccoli ambienti") ne esiste una gran varietà di tipi che i geografi e in particolare (perché più attenti al loro rapporto con la vegetazione) i fitogeografi classificano sulla base dei fattori climatici (compresa la durata annua della stagione estiva) e delle caratteristiche del suolo. Molto schematicamente, se ne possono distinguere due gruppi, nel primo dei

quali possono essere riuniti gli ambienti dove le piante hanno vita facile (gli ambienti propri del clima umido temperato o subtropicale, del clima tropicale e del clima equatoriale ai quali la vegetazione risponde con formazioni quali le praterie, le savane, i boschi e le foreste pluviali); mentre il secondo comprende gli ambienti dove le piante hanno vita difficile (come quelli propri dei climi freddi polari o artici, o dei climi secchi temperati o subtropicali, avendosi i deserti gelati, le tundre, le steppe e i deserti continentali). È una classificazione generale e che, peraltro in maniera molto sintetica, io ho ricordato solo allo scopo di provocare, nella mente del lettore, l'immagine di paesaggi vegetali di molto contrastante e assai caratteristico aspetto. Ma, oltre che generale, questa classificazione è del tutto generica nel senso che ogni regione climatica ammette situazioni quanto mai diverse per altezza sul mare, pendenza, esposizione al sole e ai venti, abbondanza o penuria d'acqua, natura del terreno, e via e via. È appunto nel gran variare dei fattori che insieme caratterizzano situazioni ambientali tanto diverse, che va cercata la spiegazione dell'intervento e dei risultati della piccola evoluzione.

Esistono ambienti a tal punto favorevoli alla vita delle piante da far pensare che la selezione evolutiva, del tutto demotivata, vi resti inoperosa. Ed esistono ambienti talmente inospiti che, ad abitarvi, sono capaci solo piante specializzate, frutto d'una durissima selezione. Esempio tipico della prima situazione è rappresentato dalle regioni equatoriali dove non esistono stagioni, la temperatura annua media è di 20 o più gradi C e le precipitazioni sono giornaliere sicché l'aria è pressoché costantemente satura di umidità. Il principale problema delle piante che vivono in emersione (il bilancio idrico) si può dire che qui non esista; e qui, infatti, la vegetazione vi forma la lussureggiante, rigogliosa, esuberante foresta pluviale fatta di piante sempreverdi con foglie per lo più a grande o addirittura grandissima lamina, atte più a favorire che a moderare la traspirazione. Persino le Felci (che nella storia dell'evolutivo adattamento alla vita fuori acqua rappresentano il primo, e peraltro fallito, tentativo) vi si trovano pienamente a loro agio e numerose famiglie di *Filicales* vi trovano larga ospitalità ed hanno nella foresta tropicale (o, più genericamente, intertropicale) l'esclusiva o pressoché

Così pure tra le Conifere vi sono famiglie (quali le *Podocarpaceae* e le *Araucariaceae*) che in queste regioni prosperano rigogliose. Ma sono le Angiosperme quelle che, per il numero assolutamente sovrabbondante di specie, costituiscono la principale componente della vegetazione equatoriale (o, in confini meno stretti, intertropicale).

È da osservare che, non avendo alcun problema di bilancio idrico, le piante delle regioni equatoriali (o, più estensivamente, intertropicali) sono di solito prive degli adattamenti che sarebbero capaci di controllarlo, ciò che le lascia completamente disarmate a questo riguardo, fissa rigidi confini al loro areale di diffusione e spiega l'impossibilità di coltivarle nei climi freddi o temperati più o meno asciutti. Sono effettivamente molto numerose le famiglie di Angiosperme la cui diffusione è strettamente equatoriale o intertropicale. Va aggiunto che l'assenza, o quasi assenza, di stagioni e la ininterrotta continuità annua di favorevoli condizioni di temperatura e di umidità, consentono spesso, alle piante di queste regioni, una ininterrotta, o quasi ininterrotta attività di crescita. Cosicché, sembra di poter concludere, sulle piante di queste regioni la selezione non ha alcuna presa e non v'è pianta che non ne superi l'esame senza incertezze.

La conclusione sarebbe peraltro errata. La piccola evoluzione è operosa anche dove tutti i fattori ambientali sono favorevoli. Paradossalmente, che provoca il problema, che stimola competizioni, è proprio il gran favore ambientale in conseguenza del quale innumerevoli individui di innumerevoli specie possono teoricamente avere, fra i tropici, vita prospera. A nessuno l'ambiente è, qui, causa di difficoltà. Basta esporre del verde, quanto più verde è possibile, alla luce: è assicurata la crescita, è assicurata la riproduzione, è assicurato il benessere. Il risultato è l'affollamento, l'infittirsi della vegetazione, la ressa, il togliersi luce l'uno con l'altro, il reciproco soverchiarsi, il continuo bisogno di crescere per non restar soffocati, per sfuggire all'aduggiamento, per non restare al buio. Bisogna andare più su, bisogna alzarsi sopra la folla compatta. Ne viene che la forma arborea, di per sé fattore negativo a causa del lento succedersi delle generazioni ch'essa comporta, è qui positivo fattore di sopravvivenza ed è rappresentata da alberi spesso giganteschi, che portano a gara la loro chioma a formare un fitto intreccio in alto così da esporla quanto più è possibile alla luce. Meno faticosamente, altre piante pervengono allo stesso risultato utilizzando la fatica altrui. Sono principalmente di due tipi: le liane che, rinunciando a reggersi da sole, riescono a portare le proprie foglie al livello superiore della foresta in vario modo reggendosi al tronco degli alberi e formando l'intricato groviglio di "cordami" di vario

spessore che è caratteristica a tutti nota della foresta caldo-umida; e sono le piante epifite: Orchidee, Aroidee, Tillandsie, Podostemonacee, Felci, ecc. che risolvono il problema della luce andando a crescere appollaiate sul tronco, sull'intreccio dei rami o addirittura sulle foglie degli alberi.

Ma è nei climi temperati e freddi, soprattutto dove i fattori climatici, le caratteristiche del terreno oppure quelle di carattere topografico pongono serie difficoltà alla vita delle piante, che la piccola evoluzione dimostra quanto efficace sia la sua azione e come essa operi sulla sistematica. Sulla piccola sistematica, ripeto, vale a dire nell'ambito delle famiglie e dei generi, a tutti i livelli evolutivi delle piante superiori.

Per spiegare quello che intendo, basterà, io credo, qualche esempio, esclusivamente tratto dalla flora italiana così che tutti i lettori di questo saggio possano farne facile controllo.

LA PICCOLA SISTEMATICA E L'ADATTAMENTO EVOLUTIVO AI PICCOLI AMBIENTI: PTERIDOFITE. – Un primo esempio è offerto già a livello Pteridofite. Scarsamente adatte alla vita in emersione, è nella foresta intertropicale dove, come in una serra caldo-umida, le foglie, esentate dalla traspirazione, possono addirittura assorbire acqua dall'aria, è qui, è in questa foresta che le Felci hanno il loro regno e possono addirittura assumere dimensioni arboree. Problemi di adattamento si può dire che qui non esistano. Diventano invece pressanti dove, come nelle regioni temperate o temperato-fredde, la vita, per le Pteridofite è genericamente difficile. La molteplicità di tipi di ambiente ha stimolato, in queste regioni, la piccola evoluzione alla elaborazione di una piccola sistematica; e bisogna dire che il risultato è una fedele riproduzione delle condizioni alle quali, in ambienti diversi, le Pteridofite sono riuscite ad adattarsi. Basterà solo accennare alle situazioni di opposto tipo. Nelle paludi, nei fossati o nelle acque stagnanti le Felci si sono abbastanza facilmente adattate con forme galleggianti quali la *Salvinia* e l'*Azolla*, o con radici affondate nel fango come la *Marsilia*. Nei pascoli alpini sino a 3000 m, irrimediabili per chi non le conosce, e tuttavia non rare, si sono ambientate le specie del genere *Botrichium*. Sui muri, sulle rupi, sulle pietraie, le Felci sono rappresentate da parecchi generi, spesso con numerose specie, quali i generi *Ceterach*, *Asplenium*, *Woodsia*, *Cheilanthes*, ecc.; mentre le grotte umide e gli stillicidi sono l'ambiente tipico per il Capelvenere (*Adiantum capillus-veneris*).

LA PICCOLA SISTEMATICA E L'ADATTAMENTO EVOLUTIVO AI PICCOLI AMBIENTI: GIMNOSPERME. – Un secondo esempio di questa "piccola sistematica", frutto davvero meraviglioso dell'adattamento evolutivo alle diverse caratteristiche di ambienti diversi, riguarda le Gimnosperme. Non solo negli Orti Botanici, ma anche nei parchi, nei giardini o addirittura a scopo di rimboschimento, sono parecchie le Gimnosperme esotiche di famiglie diverse, coltivate in Italia. Mi basti ricordare le specie del genere *Cedrus* proprie del Libano, dell'Algeria e del Marocco; del genere *Agathis* dell'Indomalesia e delle Filippine; del genere *Araucaria* dell'emisfero australe; tutte della famiglia delle *Pinaceae*. Coltivate nel nostro paese mostrano esigenze diverse o addirittura non ne hanno. Crescono, invecchiano, raggiungono spesso grandi dimensioni, ma nessuna si è mai inselvatichita. È un esempio in negativo; ma se guardiamo alle Conifere italiane è facile accorgersi di quanto spesso l'enunciazione di un nome evochi un corrispondente tipo di paesaggio o di ambienti. Il Pino domestico (*Pinus pinea*) è tipico delle zone costiere dove può formare estese pinete; il Mugo (*P. mugo*) forma caratteristici cespuglieti, per lo più su suolo calcareo, tra i 1500 e i 2700 m prevalentemente (ma non solo) delle Alpi. Il Pinastro (*P. pinaster*) è specie acidofila che cresce da 0 a 800 m sulle coste tirreniche dal Nizzardo alla Toscana, Corsica e Sardegna. Di Pino silvestre (*P. silvestris*) sono le pinete delle valli aride centralpine da 100 a 1800 m. Il Cembro (*P. cembra*) è specie alpina e cresce tra i 1400 e i 2300 m. Il Pino loricato (*P. leucodermis*) cresce sui pendii calcarei rupestri dell'Appennino meridionale. L'Abete rosso (*Picea excelsa*) è il principale componente delle foreste ad aghifoglie del sistema alpino, soprattutto tra i 1000 e i 1900 m. Il Larice (*Larix decidua*) si trova nei boschi delle Alpi fino a 2000 m. Le citazioni potrebbero continuare ricordando altre specie di Pini o di generi appartenenti ad altre famiglie, in particolare a quella delle *Cupressaceae*. Ma io credo che, quanto alle Gimnosperme, bastino questi esempi per dimostrare come la selezione evolutiva (la piccola evoluzione) agisca dando origine (ma vorrei dire "plasmando"), in ogni situazione ambientale, a generi diversi della stessa famiglia o a specie diverse dello stesso genere (la "piccola sistematica", appunto), specializzate a vivere in quella situazione. Non ho deliberatamente ricordato il Cipresso (*Cupressus sempervirens*) che, originario dell'Egeo, cresce in Italia dove la

(*Cupressus sempervirens*) che, originario dell'Egeo, cresce in Italia dove la temperatura, anche invernale, è sufficientemente mite; né ho citato la *Thuja orientalis*, originaria della Cina e del Giappone. L'omissione non è stata fatta per evitare non necessari dilungamenti, ma perché si tratta di piante coltivate che, in tutti i luoghi dove crescono, sono state piantate e che, nonostante siano tanto largamente piantate, non riescono a diventare selvatiche.

A nessuno certo verrebbe in mente di piantare il Cipresso dove prospera il Cembro, né di cercare il Mugo nelle pinete di Pino domestico o il Pinastro nei lariceti. Eppure non è da escludere che, artificialmente piantatevi, il Pino loricato possa crescere sulle scogliere in mezzo al Pinastro e il Mugo possa crescere sulle rupi abitate dal Pino loricato. Nei giardini e nei parchi, del resto, il Mugo è spesso impiegato per ottenere effetti architettonici. Lo sono del pari la cilena *Araucaria imbricata* e, da Roma in giù, l'*Araucaria excelsa* e l'*Araucaria bidwillii*. E, senza far tanti nomi, lo sono (o possono esserlo) numerose altre Conifere proprie delle regioni intertropicali. Perché dunque, in condizioni naturali, ogni singola specie rimane rigorosamente entro i limiti dell'areale che le è proprio; perché questo rispetto dell'areale altrui dove pure dimostra che potrebbe crescere; e perché, in qualche modo introdotta con successo in luoghi che non le competono, non vi si insedia stabilmente e, a meno di non esservi artificialmente reimpiantata, vi finisce per scomparire?

Chiaramente, la risposta a questi interrogativi non può essere unica. Per prosperare nei deserti o in luoghi aridi, occorrono adattamenti selettivi molto particolari. E adattamenti selettivi molto particolari occorrono per vivere in climi freddi, sulle alte montagne, in zone paludose, su terreni salmastri, sulle pareti rocciose, insomma dove motivi diversi determinano che la vita sia possibile solo a forme specializzate, rese congrue dalla selezione. D'altra parte, vi sono adattamenti selettivi che funzionano da barriera alla diffusione delle specie che li posseggono. Voglio dire che per piante fortemente specializzate a vivere su substrati acidi, questo carattere è al tempo stesso una capacità e un'esigenza che impedisce loro di abitare substrati basici; e l'inverso è vero per piante adattate a substrati basici. Ma il problema non interessa i casi particolari; e, se è abbastanza comprensibile che piante di ambienti facili si trovino disarmate di fronte ad ambienti difficili e, di conseguenza, ne rimangano rigorosamente escluse, meno comprensibile appare il caso inverso, vale a dire l'impenetrabilità in ambienti facili da parte di piante che tollerano ambienti difficili. Quando poi si constata che (per restare nell'ambito delle Conifere) l'*Araucaria bidwillii* del Queensland cresce vigorosa nel clima di Roma, che *Araucaria imbricata* della foresta amazzonica sta benissimo nei giardini della Val Padana, che il Mugo prospera nei parchi del settentrione d'Italia, e che, assieme ai Cedri, le più diverse specie esotiche di Pini adornano i nostri parchi e i nostri giardini, c'è da chiedersi come mai, in natura, queste specie non escano dai rispettivi areali e non si naturalizzino in quelli dove sono stati artificialmente introdotti.

In natura, in ogni modo, le cose stanno come stanno. Una spiegazione (e forse più d'una spiegazione) deve necessariamente esserci. Quella che io vorrei proporre è la seguente. E un dato di fatto che il regolare, ininterrotto cammino dell'evoluzione è legato alla regolarità e all'abbondanza della riproduzione. Per superare l'esame della selezione non basta (anche se occorra) che un individuo riesca a vivere in un determinato ambiente; è indispensabile che, vivendo in un determinato ambiente, l'individuo sia in grado di riprodursi regolarmente, prontamente e abbondantemente. Un individuo è adattato a un ambiente solo se riesca a riprodursi così regolarmente e abbondantemente da diffondersi togliendo spazio alla concorrenza, resistendo alla concorrenza, addirittura vincendola. Se questo non avviene, quand'anche riesca a svolgere attività vegetativa, l'individuo si comporta come non adatto a un ambiente che gli rimane straniero anche se vi sia coltivato, nel quale non riesce a diffondersi e dal quale scomparirà senza lasciar discendenza.

Una mutazione genica è favorevole solo se per l'individuo che ne è portatore la probabilità di pervenire a riprodursi, e a riprodursi più copiosamente, è divenuta più certa in confronto degli altri individui della medesima o di diverse specie. In fondo, ritorna il concetto che ho già ripetutamente espresso: l'individuo è il mezzo che consente all'evoluzione di realizzarsi e, di fatto, la selezione evolutiva non premia la floridezza (come fine a sé stessa) dell'individuo, quanto piuttosto la sua capacità di fornire, riproducendosi, un favorevole contributo al cammino dell'evoluzione.

## Capitolo V

LA PICCOLA SISTEMATICA E L'ADATTAMENTO EVOLUTIVO AI PICCOLI AMBIENTI: ANGIOSPERME. – Comprensibilmente (dal momento che come gruppo sono le piante che hanno sposato il grande ambiente comune a tutte, realizzandone in maniera stabile e definitiva la conquista) è sulle Angiosperme che la piccola evoluzione ha potuto lavorare più fruttuosamente selezionando, adattando e specializzando. Il risultato è che (beninteso nei limiti compatibili con la vita) non esiste ambiente sulla Terra dove le Angiosperme non possano vivere. Ed è molto importante aggiungere che questo risultato si articola in due componenti.

Il primo componente consiste nella ricchissima e tanto fitta rete sistematica che è propria delle Angiosperme e il cui confronto con quella relativa alle Gimnosperme (si vedano i dati numerici in precedenza citati) è chiaro documento della validità di adattamento alla vita in emergenza raggiunto dall'evoluzione col modello Angiosperme.

Il secondo componente della diffusione ubiquitaria delle Angiosperme è strettamente collegato al primo. I fattori che, insieme, caratterizzano l'ambiente (dico del "piccolo" ambiente) sono assai numerosi e ognuno di essi, indipendentemente dagli altri, può variare in molte maniere. La varietà di ambienti è, di conseguenza, molto grande, tanto più che molto grande, ma anche appena avvertibile, può essere la loro diversità. Ebbene, lavorando talvolta con la scure, altre volte col cesello, e operando sull'intera serie di Angiosperme, la piccola evoluzione è pervenuta a selezionare, per ciascun tipo o varietà o subvarietà di ambiente, forme che, per essere dotate di caratteristiche per così dire modellate su quelle dell'ambiente e ad esse in certo modo speculari, hanno acquisito la capacità di prosperarvi.

A seconda dei casi, del materiale usato, della duttilità evolutiva e del grado di evoluzione di questo, la piccola evoluzione ha ottenuto risultati diversi. Vi sono ambienti con caratteristiche così particolari che le piante specializzate ad abitarvi sono spesso incapaci di vivere in ambienti appena un poco diversi. Esigentissime in fatto di caratteri del clima (non perché accostumate a condizioni per qualche motivo molto difficili, ma anzi perché intolleranti di difficoltà) molte famiglie di Angiosperme hanno la loro patria fra l'uno e l'altro tropico e di là non escono. Ne sono esempi le *Miristicaceae*, le *Nepenthaceae*, le *Podostemonaceae*, le *Melastomataceae*, le *Gesneriaceae*, le *Bromeliaceae* e molte altre. A queste si contrappongono molte altre famiglie a diffusione cosmopolita: basti ricordare le *Compositae* e le *Graminaceae*. Vi sono famiglie la cui larga diffusione è dovuta al fatto che la selezione ha ottenuto di specializzarne generi diversi ai più diversi tipi di ambiente. Ne viene che queste famiglie sono ubiquitarie ma non lo sono tutti i loro generi né, se sono ubiquitari i generi, lo sono automaticamente tutte le loro specie. Qualche esempio:

Le *Salicaceae* costituiscono una piccola famiglia di due soli generi: *Salix* e *Populus* (Salici e Pioppi). Sono piante legnose, con poche eccezioni arboree così da doversi ritenere, nell'ambito delle Angiosperme, di tipo primitivo. Il genere *Salix* è rappresentato, da noi, da circa una quarantina di specie generalmente abitatrici, a seconda della specie, delle sponde di acque correnti, degli alvei o greti torrentizi o dei boschi umidi. Sono largamente rappresentate in pianura ma, dal livello del mare, sono genericamente capaci di salire sino a quote considerevoli. Il *Salix viminalis* si arresta a circa 500 m d'altezza; ma altre specie arrivano a 1000-1200-1400 m (come *S. fragilis*, *cinerea*, *alba*, *triandra*) o toccano i 1800 m (*S. caprea*, *S. purpurea*). Il *S. aurita* sale fino a 1700 m circa ma non scende sotto i 200. Ma quel che più merita d'esser rilevato è che, mentre tutte le specie ora ricordate (al pari della generalità delle altre non nominate) hanno portamento arboreo e sono talvolta alberi di grandi dimensioni, l'adattamento all'altitudine si accompagna alla riduzione, sino a limiti estremi, delle dimensioni. Nei cespuglieti alpini tra i 1200 e i 1800 m circa vive il *S. glabra* e, un poco più in alto, tra i 1700 e i 2300 m, il *S. bastata*. Entrambi sono piccoli arbusti alti da 50 a 150 cm. Nei pascoli alpini, nelle vallette nivali tra i 1800 e i 2700 m vivono il *S. serpyllifolia* e il *S. reticulata*: il primo è una pianta di 10-20 cm d'altezza, il secondo oscilla tra i 4 e gli 8 cm. Ancora più in alto, tra i 2900 e oltre i 3000 m, e ancora nelle vallette nivali o su suoli umificati, crescono il *S. retusa* con fusti di 5-40 cm, e il *S. herbacea* con fusti striscianti, per lo più sotterranei e che portano le foglie a non più di 1-3 cm d'altezza. Nessuno che non abbia qualche familiarità con le piante immaginerebbe che quelle che, camminando, calpesta, sono Salici di annosa vetustà.

La famiglia delle *Ranunculaceae* è largamente e abbondantemente diffusa soprattutto nelle regioni fredde o temperate; ed è copiosamente rappresentata anche nella nostra flora. Tipico è il genere *Ranunculus*. È un genere assai ricco di specie (ve ne sono oltre 80 nel nostro Paese) e tanto basta a testimoniarne la duttilità e, se così si può dire, la docile malleabilità del suo genoma. Duttilità e malleabilità che, utilizzando, isolando e potenziando caratteri diversi, hanno consentito alla selezione evolutiva di dare origine a forme che, pur avendo tutte conservato i caratteri che le fanno riconoscere come Ranuncoli, sono fra loro diverse e rappresentano il frutto dell'adattamento a stazioni diverse. Ranuncoli se ne trovano quasi ovunque, ma non dovunque sono rappresentati dalle medesime specie. I prati, i luoghi incolti, specialmente se umidi, sia in pianura che a quote più o meno elevate (sino ai 2000 m e più) a seconda della specie, sono più o meno fittamente popolati dal *Ranunculus acris*, dal *R. bulbosus*, dal *R. repens* e da altre specie ancora. Nei campi di frumento o nei luoghi incolti e aridi, esso pure da 0 a ca. 2000 m, cresce il *R. arvensis*. Nei luoghi umidi, sulle prode dei fossi o nei boschi umidi di latifoglie è comune (da 0 a ca. 1300 m) il *R. ficaria*. Non mancano i Ranuncoli completamente acquatici quali, per es., il *R. aquatilis* e il *R. trichophyllus*, l'uno e l'altro abitatori delle acque stagnanti o lentamente fluenti da 0 a 600 m circa. Carattere più spiccatamente alpestre spetta a un altro gruppo di Ranuncoli che si spingono a quote più alte e non scendono mai al piano. Tali sono, fra altri, il *R. aconitifolius* dei luoghi erbosi umidi tra i 500 e i 2200 m; il *R. thora* comune nei pascoli aridi o pietrosi tra i 1000 e i 2200 m; il *R. hybridus* e il *R. pyrenaicus* dei pascoli alpini tra i 1800 e i 2600 m; il *R. alpestris* delle vallette nivali tra i 2200 e i 2800 m; infine, tra le ghiaie e le pietraie, sui pendii franosi o presso le nevi fondenti, il *R. seguierii* (1800-2600 m), il *R. parnassifolius* (2100-2800 m) e il *R. glacialis*: (2300-4300 m).

Scelgo, come terzo esempio, la famiglia delle *Primulaceae*. Si tratta d'una famiglia che, con un centinaio di generi, è largamente diffusa e largamente distribuita in tutti i continenti, con prevalenza nelle regioni temperate del nord. Nel nostro Paese la famiglia novera 13 generi, con adattamenti e specializzazioni diverse. L'*Hottonia palustris* è specie acquatica, propria delle acque stagnanti da 0 a 800 m. Nei luoghi incolti, nei campi e negli orti sono comuni talune specie del genere *Anagallis* come L'*A. arvensis*, L'*A. foemina* (entrambe da 0 a 1200 m), mentre L'*A. minima* e L'*A. tenella* crescono nei luoghi umidi, fossi e sentieri boschivi tra 0 e 1000 m la prima, tra 0 e 500 m la seconda. Nei boschi e prati umidi, sulle sponde dei fossi crescono la *Lisimachia vulgaris* (0-1200 m), la *h. nummularia* (0-600 m) e la *h. nemorum* (300-1200 m). Nei boschi dell'Italia settentrionale, tra 0 e 1900 m, è comune il *Cyclamen purpurascens*, mentre nei boschi dell'Italia peninsulare e nelle isole, tra 0 e 1200 m, si trovano il *C. repandum* e il *C. hederifolium*. Ricco di specie con habitat assai diversi è il genere *Primula*. Ve ne sono anche in pianura come la *P. vulgaris* e la *P. veris*; ma la prima si spinge sin oltre i 1200 m e sta nei boschi di latifoglie, la seconda arriva ai 2300 m e cresce nei prati e nei boschi aridi. La *P. elatior*, invece, si trova nei prati umidi e nei boschi paludosi tra i 600 e i 2000 m. Assai più numerose sono le Primule esclusive dell'ambiente alpestre. Ve ne sono di calcicole e ve ne sono di silicicole. Sono calcicole, per es., la *P. farinosa* (500-2650 m) che vive nelle paludi e nei prati torbosi, la *P. halleri* (1500-2600 m) dei pascoli alpini e numerose altre più proprie delle rupi verticali come la *P. auricola* (300-2600 m), dei suoli pietrosi, delle rupi umide e ombrose e delle pietraie lungamente innevate come la *P. spectabilis* (600-2500 m), la *P. tyrolensis* (1000-2300 m) e la *P. glaucescens* (450-2400 m). Sono invece silicicole la *P. hirsuta* (1200-3000 m), la *P. pedemontana* (1200-3000 m), la *P. minima* (1300-3000 m) e la *P. daonensis* (1600-2800 m) che crescono nei pascoli, sulle rupi, tra le pietraie o sulle morene; inoltre la *P. glutinosa* e la *P. integrifolia* proprie delle vallette nivali o delle rupi umide e lungamente innevate. La *Vitaliana primulaeflora* è invece esclusiva dei pascoli sassosi e delle rupi alpine tra i 2200 e i 3100 m. Tipicamente montano è anche il genere *Androsace*. Sarà sufficiente citare solo alcune delle numerose specie che vi sono comprese e che possono essere divise in due gruppi: quelle calcicole e quelle silicicole. In generale (ma ognuna di esse ha limiti altitudinari "personali") le calcicole (*A. villosa*, *chamaejasme*, *lactea*, *carnea*, *hausmanni*, *pubescens*, *helvetica*, *septentrionalis*, ecc.) crescono tra i 1800-2000 e i 2400-3200 m. Analoghi sono i limiti altitudinari delle specie silicicole (*A. obtusifolia*, *vandelii*, *alpina*, ecc.), ma l'ultima citata arriva a superare i 4000 m. Sono tutte specie rupicole, anche se talune non disdegnano i pascoli pietrosi, le ghiaie, le morene o le sabbie glaciali. Alpestre è anche il genere *Soldanella* del quale sarà sufficiente ricordare tre specie. La *S. alpina* è specie calcicola che cresce nei prati e nei pascoli sassosi tra i 1000 e i 2700 m. Pari-

menti calcicola è la *S. minima* propria delle vallette nivali tra i 1900 e i 2600 m. La *S. pusilla*, infine, è specie silicicola, abitatrice essa pure delle vallette nivali fra i 2300 e i 3100 m.

L'ultimo esempio sarà il più possibile contenuto. Tra le rappresentanti della famiglia delle *Ericaceae* ve ne sono che fanno tipicamente parte della macchia mediterranea sempreverde. Così il Corbezzolo (*Arbutus unedo*) che, su suoli silicei, cresce da 0 a 800 m; e così alcune specie di *Erica* (*arborea*, *scoparia*: alberetti o arbusti) che, esse pure su terreni silicei o acidificati, si spingono dal livello del mare sino a circa 800 m. L'*Erica carnea*, invece, vuole il calcare e, dal mare, arriva a 2500 m vivendo nelle brughiere e nei boschi di Pino, con portamento di bassi cespugli. Nelle brughiere, nei pascoli alpini o nei boschi di Conifere, ma sempre su suoli fortemente acidificati da 0 a 2500 m circa, cresce il Brugo (*Calluna vulgaris*). Nei pascoli alpini privi di calcare, nelle creste o nei gioghi ventosi attorno ai 2000 m, potendo peraltro toccare anche i 3000 m cresce la *Loiseleuria procumbens*, una invisibile Azalea (invisibile per chi non si intende di piante) dal fusto legnoso strisciante sul terreno dove, assieme ai Salici alpini (*reticulata*, *herbacea*, ecc.) forma un sottilissimo, peraltro tenace tappeto e coi rami fioriferi si eleva dal suolo non più di 2-5 cm. L'*Andromeda polifolia* è un'altra, e peraltro molto rara, piccola ericacea legnosa che cresce nelle torbiere e nelle boscaglie paludose proprie agli Sfagni, attorno ai 1000-1800 m, assieme al parimenti molto raro *Oxycoccus palustris* (o *Vaccinium oxycoccus*) dai fusti filiformi, lungamente striscianti e corti rami fioriferi eretti. Habitat completamente diverso ha un'altra piccola ericacea legnosa, il *Rhodothamnus chamaecistus* che cresce sulle rupi calcaree o dolomitiche tra i 1300 e i 2400 m, mentre nelle boscaglie di Mugo e negli arbusteti nani o anche sulle rupi calcaree e dolomitiche tra i 1000 e i 2500 m vive il *Rhododendron hirsutum* a differenza del congenere *R. ferrugineum* che preferisce i boschi, i pascoli, i luoghi sassosi o anche le rocce silicee tra i 1500 e i 3000 m.

Vorrei giustificare, a questo punto, l'opportunità e la scelta degli esempi testé (e nelle puntate precedenti) fatti. Quanto alla scelta, io mi sono sentito impegnato a non chiedere troppo alla pazienza del lettore ed ho per questo evitato tutte le grandi e persino tutte le famiglie di medie dimensioni. E, delle famiglie prescelte, ho limitato il discorso solo a qualche genere. Mi è inoltre parso opportuno che l'esemplificazione si riferisse a piante della nostra flora e comprendesse sia le Pteridofite sia le Gimno- e le Angiosperme e, fra queste ultime, sia forme arboree che arbustacee ed erbacee. Aggiungo peraltro, se mai occorresse, che se non assolutamente tutte, certo la grandissima maggioranza delle famiglie, in modo particolare delle Angiosperme, avrebbero potuto servire all'ufficio di esempio in uguale o anche in molto maggior misura.

LODE (E SIGNIFICATO) DELLA SISTEMATICA. – Quanto poi all'opportunità di dedicare uno spazio certamente non piccolo a notizie che, non fosse che per le tante citazioni di nomi latini ch'esse comportano, obbligano chi legge a un non piccolo sforzo di buona volontà per non cedere all'impulso di girare la pagina omettendone la lettura, io tengo ad assicurare il lettore della mia comprensione. Tengo inoltre a dichiarare la mia simpatia a chi è obbligato al tedio che gli ispira la Sistematica sia che debba parlarne dalla cattedra, sia che debba subirla dal banco o cercar di mandarla a mente prima dell'esame. Bisogna dire che se la Sistematica (sto qui parlando di quella vegetale) consistesse nell'andare in giro a raccogliere piante, a farne poi la determinazione servendosi delle chiavi dicotomiche, a seccarle e appuntarle su fogli di carta e, infine, a riporle in erbario felici di poter dire "ho trovato anche questa, ora mi mancano solo queste altre", seppure divertente e addirittura appassionante per chi in tal modo la pratica, la Sistematica non regerebbe al confronto con la raccolta delle figurine. Né il giudizio potrebbe mutare in maniera sostanziale se l'autore della raccolta ne facesse poi oggetto di pubblicazioni che contenessero il ben curato elenco delle piante raccolte durante le sue escursioni. I trattati stessi di Sistematica (peraltro preziosi per chi ne tenta uno studio interpretativo) non possono aspirare ad avere valore didattico se privi di commenti capaci di illuminare le notizie di cui sono pieni.

Nella prefazione a un libretto intitolato "Lo spettacolo della natura" e pubblicato a Venezia nel 1786, il suo anonimo Autore (citato da N. Tommaseo) ha scritto: "Se quest'opera ha da correr qualche fortuna nel mondo, lo debba fare per la proporzione da me osservata nell'adattar le materie al talento e bisogno de' giovanetti; e soprattutto per aver anteposto cheché poteva instruirli, a ciò che avrebbe a loro apprestate delle cognizioni sterili e languide". È una scelta benedetta il cui senso dovrebbe costantemente guidare chi insegna e chi apprende e costantemente illuminarne gli studi. L'apprendimento delle nozioni è sicuramente indispensabile; rimane peral-

tro sterile e languido (così da diventare un inutile e noiosissimo peso) se, ragionandoci sopra, non si cerca di ricavar dalle notizie l'illuminante senso che sicuramente esse hanno. Nell'ambito delle scienze biologiche, in modo particolare, non v'ha cosa, piccola oppure grande che sia, riguardi gli aspetti strutturali, gli aspetti funzionali ovvero quelli di biologia molecolare, insomma nulla è possibile esista che non abbia un preciso significato. La Sistematica è, a questo riguardo, esemplare. Non è una inutile e sterile accozzaglia di nomi (che peraltro sono sintetica e, sebbene convenzionale, insostituibile espressione, o riconoscimento, del complesso di aspetti e di fenomeni che, tutti insieme, concorrono a definire un fatto o una cosa). La Sistematica è il racconto della vita. Ce ne narra la storia e le vicissitudini. Ci da ragione del fatto evolutivo, ce ne illustra i meccanismi e ce ne espone i risultati. A qualsiasi epoca geologica ci si voglia riferire, la Sistematica ci presenta e ci fa toccar con mano l'evoluzione in atto, con le sue direttive, le sue scelte, le sue vittorie e, di volta in volta, il superamento delle sue sconfitte. L'esistenza di grandi gruppi sistematici (quali troviamo delineati nella relativa trattatistica) ha una spiegazione precisa e ricca di suggestione; e pieno di suggestiva logica è il fatto che ogni grande gruppo comprenda numerosi ordini e ciascuno di questi noveri tante famiglie e tanti generi, tante specie ed eventuali varietà. E l'epopea della vita che la Sistematica, materialmente, visibilmente, ci fa conoscere e ci da modo di capire. Ma fra le tante osservazioni che la Sistematica ci suggerisce, una ve n'è che mi sembra particolarmente suggestiva e persino toccante. Figlia dell'evoluzione, la Sistematica è frutto dell'impegno che, vivendo, vien sostenuto da ogni singolo individuo. Col fatto stesso di esistere, la gran famiglia dei viventi nega l'immobilismo e, addirittura, ne mostra orrore.

La Sistematica del Cenozoico non è più quella del Mesozoico e i lineamenti di questa non sono più quelli della Sistematica del Paleozoico. Il mondo dei viventi è in continua trasformazione. L'esistenza di un così gran numero di individui, la grande loro varietà tassonomica e la loro diversità nei tipi diversi di ambienti sono fatti colmi di significato e degni della più attenta riflessione. A ottenere queste cose hanno concorso, e concorrono, tutti i singoli individui. Vivendo, confrontandosi con l'ambiente, dando origine – con eventuali mutazioni – a cellule gamiche e proliferando (o anche non proliferando perché non adatto) ogni singolo individuo, nessuno, assolutamente nessuno escluso, ha partecipato (o partecipa o parteciperà) alla elaborazione di forme di generazione in generazione rese progressivamente meglio atte a vivere e a pervenire a moltiplicarsi sopportando le specifiche avversità di ogni tipo di ambiente.

Nel succedersi di milioni di generazioni, ogni singolo individuo ha collaborato a dar corpo a piante adatte a vivere nel grande ambiente emerso. Contemporaneamente, grazie alla collaborazione di ogni singolo individuo, è andata costruendosi la ragnatela di ordini, di famiglie, di generi e specie di cui è intessuta la "piccola sistematica". È una ragnatela che è andata progressivamente infittendosi con il progressivo concretarsi di quel maggior risultato (l'adattamento alla vita in emersione). Il suo significato, e dunque il significato delle tante famiglie e ordini e generi e specie, è la progressiva presa di possesso di ogni tipo di ambiente e il più soddisfacente adattamento a ogni varietà di habitat.

È stata ed è una frenetica ridda evolutiva di cui la Sistematica ci da testimonianza. Ancora, la Sistematica ci mostra come l'evoluzione non sia un fenomeno astratto, né possa funzionare astrattamente la selezione che ne è indispensabile meccanismo. Sperimentatori della vita sono tutti i singoli individui. Occorre che una moltitudine immensa di individui, e ognuno di essi indistintamente, facciano esperienza della loro vita nel luogo dove sono nati e, di generazione in generazione, trasmettano un genoma che la sessualità e le mutazioni possono andar via via modificando e sul quale possa essere operativo l'automatismo della selezione.

A conclusione di questo suo elogio vorrei ancora dire che, mentre da testimonianza della realtà dell'evoluzione, la Sistematica è documento, insieme, dell'esaltarsi della vita e della sua affermazione sopra la materia bruta. Anche la vita è, beninteso, costruita di materia bruta. Anche la vita è fatta, al pari della materia bruta, dei medesimi elementi chimici e, anche nella vita, questi obbediscono alle medesime leggi della chimica e della fisica. Ma il salto tra l'inerzia della materia bruta, docile all'entropia, e la vorticoso animazione che, ribelle all'entropia, diviene propria della materia entrata a far parte della vita, è tale che non può essere espresso da alcuna misura. Sottraendo materia bruta ed energia al mondo inanimato, e padroneggiandone una intricatissima e tuttavia ordinatissima sinfonia di trasformazioni, la vita ottiene di mantenersi e, da per sé stessa ricostruendosi, di perpetuarsi. Tutto ciò esige un perfetto insieme di complessi au-

tomatismi e di complessi autocontrolli, tale da essere espressione perfetta del concetto di “tutto o niente”. Quando è stato fatto, di conseguenza, quel salto deve, d'assoluta necessità, essere stato fatto tutto in una volta (e, avvenuto una volta, non si è più ripetuto). (Si deve peraltro ammettere, per correttezza scientifica, che questa conclusione non è dimostrabile col metodo sperimentale).

Di questa tematica, mi arresto immediatamente alla soglia (ma tenterò di oltrepassarla più avanti). Mi occorreva però farne qui cenno per sottolinearne un particolare aspetto. Immettendo materia bruta ed energia nel turbine della vita, nutrendosi, mantenendosi e perpetuandosi, la vita non esaurisce il prodigio delle sue manifestazioni, né il significato del suo perpetuarsi sta tutto (o sta principalmente) nel suo riprodursi. Riproducendosi, la vita ottiene certo di continuarsi e di moltiplicare il numero dei viventi. Ma, soprattutto, la vita è fatta in modo che – da sé stessa, in piena autonomia e completa libertà – riproducendosi essa ottenga di evolversi. Proprio perché del tutto autonoma e libera da leggi chimiche o di qualsiasi altro tipo, l'evoluzione è un fenomeno lentissimo che richiede una lunghissima, addirittura interminabile serie di sperimentazioni. Epperò, nel lento scorrere di trenta o forse più milioni di secoli la vita è andata costruendo forme sempre meglio capaci di vivere, quanto a dire di più sicuramente pervenire a riprodursi in ogni più diverso tipo di ambiente. Ne è sortita la lentissima produzione di una sconfinata moltitudine di tipi eventualmente, e del tutto casualmente, in qualche punto diversi: tipi che, in ogni ambiente selezionati per via sperimentale, via via scartando le forme meno riuscite, mantenendo e piano piano migliorando quelle risultate, in ogni luogo, più adatte, sono venuti formando la sempre più vasta, sempre più ricca e sempre più intricata rete di forme talora più o meno simili, talora poco, oppure molto o addirittura del tutto fra di loro diverse.

Prima ancora che gli studiosi lo sapessero, prima ancora che l'Uomo nascesse è nata, in tal modo, la Sistematica. Che, tradotta in desiderio di conoscenza, altro non è che il tentativo di ricostruire la storia dell'evoluzione e la genealogia della vita. Aggiungo che, dal momento che la vita è sinonimo di ribellione all'entropia, il suo nascere, il suo mantenersi e il suo riprodursi hanno sempre imposto ch'essa si esprima con forme capaci di catturare energia proveniente dal cosmo e di immagazzinarla in forma di potenziale chimico. Ciò ha consentito la possibilità del secondario insorgere di altre forme che (peraltro automaticamente costrette a dare un diverso indirizzo alla loro evoluzione) utilizzano, come fonte di energia, il potenziale chimico creato dalle forme “primarie”. Insomma: piante e animali; e, insomma, un progressivo ingigantirsi della Sistematica, del suo interesse e di quello dell'intera Biologia.

ANCORA LA PICCOLA SISTEMATICA, FRUTTO DELL'ADATTAMENTO EVOLUTIVO AI PICCOLI AMBIENTI. – Una frenetica ridda evolutiva, avevo prima detto. Il suo passo è segnato dalla fugacità della vita individuale. Ordinariamente occorrono milioni, o decine, o centinaia di milioni di generazioni perché modificazioni di rilievo diventino realtà. Il susseguirsi di accoppiamenti, di mutazioni e di interventi selettivi hanno determinato un giorno che una pianta, o una nidiata di piante sorelle, presentassero l'insieme di strutture fiorali che, milioni d'anni più tardi, i sistematici avrebbero riconosciuto essere la comune caratteristica che avrebbe consentito di riunire nell'ordine delle *Polycarpicae* tante piante per altri particolari diverse. Direttamente sul ceppo delle Angiosperme, o su una sua già consolidata ramificazione, nacque da quella pianta, o da quella nidiata di piante, un nuovo vigoroso ramo filetico. Per chissà quante mai migliaia o milioni di generazioni la sezione evolutiva operò determinando che, su quel ramo, numerosi altri rami spuntassero e che questi, per proprio conto, più e più volte si ramificassero con rametti progressivamente più corti e più sottili. Gli individui (o l'individuo) che furono (o che fu) origine di uno dei tanti rami secondari si distinguevano, da quelli del ramo primario da cui erano nati, per un complesso di caratteri che oggi consideriamo propri della famiglia delle *Ranunculaceae* e il succedersi continuo delle generazioni, dei processi gamici, delle ricombinazioni di caratteri e di nuove mutazioni, e il continuo, inesorabile intervento della selezione, portarono al costituirsi, fra gli altri, del genere *Ranunculus*. Quando questo sia avvenuto, e dove, non è possibile precisare. Si può supporre (ma è un'immaginaria ipotesi) che il primo individuo col quale venne inaugurato il genere *Ranunculus* abbia avuto i natali in una pianura dal suolo umido e, anche per il clima temperato della regione in cui si trovava, genericamente propizia alla vita delle piante e al loro bilancio idrico. La selezione gli fu favorevole, così che quel Ranuncolo (immaginiamo di poterlo chiamare, con più o meno larga approssimazione, *R. acris*) poté facilmen-

te diffondersi e, di generazione in generazione, affermarsi in aree progressivamente più vaste. Inevitabilmente capitò ai suoi semi di cadere in ambienti dove, per motivi diversi, la persistenza dell'ipotetico *R. acris* si rivelò impossibile: stagni, acque lentamente scorrenti, terreni aridi di pianura oppure collinari, luoghi umidi oppure aridi e pietrosi a quota diversa delle montagne, ghiaie, pendii franosi, vallette nivali, macereti rupestri e via dicendo. I fattori che caratterizzano un ambiente sono tanti e ciascuno può, per motivi diversi, porre difficoltà alla vita delle piante. Significa che alla selezione evolutiva occorre un numero variamente cospicuo di generazioni per ottenere che una specie propria di un certo tipo d'ambiente prenda possesso di ambienti diversi e variamente ostili e, a poco a poco adottando nuove strutture e nuovi caratteri e abbandonandone altri, si trasformi in specie adatte a vivere in luoghi che rimangono inospiti per la specie di partenza e a loro volta incapaci di vivere dove la specie di partenza continua a prosperare. Sta qui la ragione, stanno qui il significato e l'obiettivo interesse delle tante specie di Ranuncoli (del *R. aquatilis*, a titolo d'esempio; oppure, ancora come esempi, del *R. arvensis*, del *R. aconitifolius*, dell'*alpestris* e del *glacialis*). Indubbiamente, sono tutti Ranuncoli; ma tutti tra di loro diversi perché espressione dell'acquisito adattamento (o di un più soddisfacente adattamento) a vivere, e a riprodursi, in "stazioni" diverse, spesso con caratteristiche opposte. In maniera analoga avvenne che una pianta riunisse in sé, a un certo momento, i caratteri dell'ordine delle *Primulales*, che tra la sua discendenza se ne differenziasse la famiglia delle *Primulaceae* e che, come adattamento alla vita acquatica, si originasse l'*Hottonia palustris*, nascesse, nei prati, la *Primula veris* e altre Primule si specializzassero a prosperare per es. sulle rupi calcaree o dolomitiche (come la *P. auricola*) o sulle rupi silicee d'alta quota (come la *P. minima*) e, adattandosi a vivere nelle vallette nivali, altre Primulacee assumessero le caratteristiche delle Soldanelle o delle Androsace.

La mia semplificazione è evidentemente spinta all'estremo. In ogni modo, è press'a poco così che, in una certa fase del continuo susseguirsi delle generazioni e dell'estendersi delle aree o della varietà di ambienti cui pervenivano i disseminuli della popolazione vegetale, si trovarono ad essere riuniti, in un individuo o in un insieme di individui, i caratteri che i sistematici convengono di considerare propri dell'ordine delle *Bicornes*; e generazioni e generazioni si susseguirono, fatte oggetto, in ogni tipo di habitat, del costante, inesorabile controllo della selezione; generi diversi, e con diverso grado di affinità, a poco a poco si affermarono e, adattandosi a condizioni differenti, dettero origine a specie diverse. Ne vennero così le *Ericaceae*. Negli ambienti del tipo della macchia mediterranea si formarono piante le cui caratteristiche si riassumono oggi con la denominazione di *Arbutus unedo* oppure di *Erica arborea*; i pascoli ventosi altoalpini vennero abitati dalla *Loiseleuria procumbens* e i Rododendri cominciarono a popolare gli arbusteti nani delle alte montagne.

Ho fatto un racconto volutamente schematico. Al punto che, seppure la sua schematicità sia trasparente, non voglio mancare di avvertire che occorre guardarsi da facili schematismi, causa frequente di semplicistiche quanto erronee interpretazioni del vero. Mi preme di evitare, fra l'altro, che il mio racconto possa far immaginare che gli ordini in cui sono raggruppate le varie famiglie delle Angiosperme siano tutti nati uno dall'altro in successione lineare e in lineare progresso evolutivo, in tal modo conservando lo schema della grande evoluzione e della grande sistematica (così le ho chiamate per dare "grande" rilievo alla "grande" impresa della conquista dell'unico "grande" ambiente mediante la elaborazione di un modello morfo-funzionale di piante adatte a vivere in completa emersione). Ammesso pure che, raggruppando le specie in generi, i generi in famiglie, le famiglie in ordini e in sottoclassi e le sottoclassi in classi, i sistematici abbiano colto nel segno e siano riusciti a comporre un quadro naturale (per cui tutte le specie di un genere abbiano tratto origine diretta o indiretta da un progenitore comune così da essere fra di loro sorelle; che origine comune abbiano tutti i generi che i sistematici hanno riunito nella stessa famiglia e siano pertanto fra di loro fratelli; che tutte sorelle fra loro siano le famiglie riunite, nei trattati di sistematica, in un unico ordine cosicché ogni ordine sia una entità sistematica filogeneticamente distinta da tutte le altre; e che un naturale valore genealogico sia da riconoscere alle sottoclassi e alle classi), una simile linearità di genealogia e di evoluzione è sicuramente da escludere. A parte il persistente divario di idee e a parte l'interminato travaglio che ancora non consente ai sistematici di stabilire sicuri e invalicabili limiti a tutte le singole categorie sistematiche nelle quali riunire le diverse specie e, rispettivamente, tutti i generi, tutte le famiglie e, in particolare, tutti i singoli ordini, ritengo che la ricostruzione di un quadro della si-

stematica naturale delle piante superiori (o, almeno, delle Angiosperme) – intendo dire di un quadro che precisi i rapporti filetici e la successione cronologica di tutte le categorie tassonomiche, dalle classi alle specie, contemporaneamente giustificandone gli aspetti evolutivi – possa essere fatta e discussa solo in via di ipotesi. Una discussione su questi problemi sarebbe peraltro estranea all'intento del presente scritto; ed è stato solo per tentare di ricavarne, sotto forma del significato generale, qualche succo che mi sono indotto a farne cenno.

Non posso a meno di associarmi, a questo punto, alle prevedibili critiche del mio lettore (posto che uno, almeno, vi sia) infastidito dalla lentezza della mia esposizione e dal continuo incorrere di ripetizioni, digressioni ed incisi. Il rilievo sarebbe (o, addirittura, è) sicuramente giustificato ed io stesso sono andato ponendomelo a mano a mano che proseguivo in questa stesura (e, in certo modo, esso già era preannunciato nel sottotitolo, deliberatamente premonitore, di questo mio scritto). Io condivido dunque la perplessità (probabilmente annoiata) di cui questo mio rimuginare può essere cagione; voglio peraltro dire che se ho mantenuto il lento procedere della mia esposizione, e non ho cercato di evitar di ripetermi, non è stato certo per una irraguardevole sfida nei confronti dell'altrui pazienza. Il fatto è che la vita, e l'evoluzione che ne è parziale ma non certo secondaria espressione, sono fenomeni a tal punto fonte di interesse e a tal punto traboccanti di significati, che chi ne fa oggetto di paziente meditazione e, girandolo, rigirandolo e tornandolo a rigirare, ne considera un sia pur singolo e sia pur limitato aspetto, non finisce mai di scoprirne motivi nuovi d'incanto. Questo dunque, col biascicato mio stile, io mi proponevo: non certo di vuotare, del fascino dell'evoluzione, il sacco; ma di suggerire a chi studia un qualsiasi aspetto della vita (quello meraviglioso, nella fattispecie, dell'evoluzione) di non aver fretta d'archiviare le notizie che apprende: perché non ve n'è una che non ripaghi generosamente la fatica di rifletterci su.

EVOLUZIONE E CERTEZZA DELLA RIPRODUZIONE. L'UOMO "RE DEL CREATO". – La diluita lunghezza delle pagine che precedono è causa che io ne debba estrarre, conclusivamente e in maniera sinteticamente riassuntiva, talune osservazioni.

Per l'alalissiana che sia, la prima osservazione è degna che ci si pensi. Sono gli individui che fanno andare l'evoluzione la quale, dunque, è il frutto della vita individuale. A questo risultato concorrono, indistintamente, tutti i singoli individui, in qualsiasi luogo e in qualsiasi maniera si svolga la loro vita. Legato alla loro esperienza e al loro riprodursi, il progredire dell'evoluzione esige la partecipazione di un grande numero di individui e ha tante più probabilità di realizzarsi quanto più questo numero è grande. Reciprocamente (ma proprio questo è il senso dell'evoluzione) quanto più il grado evolutivo è avanzato, tanto più grande è il numero di individui che, nell'ambiente cui sono adattati, rappresentano la forma che di tale grado evolutivo è in possesso. Ma poi che la valutazione del progresso evolutivo ha sempre valore di confronto, non solo, fra di loro, tutte le diverse specie, ma anche tutti gli individui di ogni singola specie sono, in ogni tipo di ambiente, in concorrenza. Ne viene che l'evoluzione è sempre in movimento, che il suo stesso progredire sollecita ulteriori progressi e che il persistere della vita sarebbe inconciliabile con l'arresto dell'evoluzione.

Ritorno, in tal modo, al punto di partenza. Ritorno alla mia proposta definizione di vivente. Il concetto di vita è inseparabile dal concetto di evoluzione. La vita si perpetua non con l'immortalità, ma attraverso la riproduzione. Il vivente è un oggetto naturale che, di generazione in generazione, e dunque mediante la riproduzione, si evolve. Si può ricavare da ciò, mi pare con buona sicurezza, in che consista la concorrenza e che cosa sia l'evoluzione: il conseguimento sempre più sicuro (ogni vivente rispetto a tutti gli altri) della capacità di riprodursi; la certezza della riproduzione. E ancora (perché è una conclusione che già per altre vie s'era raggiunta): l'evoluzione non riguarda l'individuo, riguarda la continuità della vita. È una gara a eliminazione nella quale prevale chi, nell'ambiente in cui gli è capitato di nascere, in confronto agli altri individui di diversa ma anche della medesima specie, e in virtù del genoma che ha ereditato, riesce a riprodursi più abbondantemente e (nell'arco del proprio ciclo ontogenetico) con maggior precocità. Anche se solo con funzioni sperimentali, attori dell'evoluzione sono dunque gli individui. E dunque, proprio per la funzione sperimentale ch'essi esercitano, gli individui – tutti i singoli individui, nessuno escluso – grandi o piccoli che siano, a qualsiasi specie appartengano e indipendentemente dalla loro vigoria, partecipano alla costruzione dell'evoluzione e, conseguentemente, hanno diritto al più pieno rispetto. Confrontandosi concorrenzialmente fra di loro,

tutte le forme viventi, animali o vegetali che siano, ottengono di stabilire un naturale equilibrio; un equilibrio, peraltro, di tipo dinamico ed estremamente instabile. Instabile perché, espressione dell'evoluzione, è suscettibile di assecondarla mutando la propria fisionomia ma contemporaneamente e di continuo rinnovandosi. Ma instabile anche perché disarmato contro gli interventi insensati dell'essere dotato di intelligenza e razionalità, stoltamente capace delle peggiori nefandezze contro la Natura di cui egli stesso è parte e dalla quale la sua stessa esistenza dipende. "Re del creato", l'uomo interpreta la sua regalità distruggendo il suo regno e preparando, in tal modo, la sua propria fine.

L'EVOLUZIONE È UN FENOMENO COMPOSITO E NECESSARIAMENTE COMPOSITO È IL SUO RISULTATO. – Seconda osservazione riassuntiva. Ho ritenuto di distinguere (ma è una distinzione schematica) due diversi tipi di evoluzione, identici quanto al meccanismo e tuttavia diversi per il significato. Di più antico avvio, la grande evoluzione è andata assicurando alle piante la capacità di tenere l'apparato fotosintetico nell'aria. Il suo significato è dunque quello di potenziare la vita fotosintetica portandola a svolgersi dove i principali fattori da cui dipende la fotosintesi (luce e CO<sub>2</sub>) sono maggiormente favorevoli. Via obbligata per raggiungere questo risultato è stato il mantenimento del bilancio idrico senza ridurre, e anzi il più possibile favorendo, la perdita d'acqua per traspirazione. Ne è risultata (con andamento che, per intenderci, ho chiamato verticale) la grande sistemica, quanto a dire la sperimentale produzione e la progressiva naturale affermazione dei tipi di piante cui i sistematici hanno riconosciuto il valore di grandi (e perciò stesso pochissime) divisioni sistematiche, nell'ambito delle piante a cormo. Contemporaneamente all'affermarsi dell'adattamento alla vita in emersione, ma con risultati molto più rapidi e tanto più clamorosi quanto più tale adattamento si consolidava, alla grande evoluzione è andata sovrapponendosi una piccola evoluzione. "Piccola" per le più piccole dimensioni delle categorie sistematiche che ne sono il risultato (gli ordini, le famiglie, i generi e le specie) a paragone delle dimensioni delle entità sistematiche lentamente prodotte dalla grande evoluzione; in confronto alle quali ultime, tuttavia, numericamente soverchianti e a tal punto rappresentative da potersi dire che tutte (o quasi tutte) le attuali piante superiori vi sono distribuite e vi sono comprese. Del tutto logicamente, non può essere che così. L'ambiente emerso non è monotipico e, addirittura, parlare di ambiente emerso è un parlare astratto. In concreto, l'ambiente emerso si realizza in maniere senza numero diverse a causa dell'enorme e determinante variare dei suoi caratteri e della combinazione di questi. Ciò fa sì che la stessa grande evoluzione sarebbe rimasta non molto più che un'astrazione se, tanto più quanto più validi sono i suoi risultati, non le si fosse associata una piccola evoluzione, indispensabile suo complemento. Grande e piccola evoluzione sono dunque due aspetti, reciprocamente integrantisi, di un unico fenomeno evolutivo. Sono tuttavia distintamente riconoscibili a causa del diverso orientamento del loro procedere, del diverso loro significato e della diversità dei risultati.

Con progressione verticale, la grande evoluzione tende a un progressivo potenziamento della possibilità di "carpire" energia elettromagnetica alla luce e di "fissarla" nella maggior quantità possibile dei composti organici di cui è direttamente matrice la CO<sub>2</sub> dell'aria. Con andamento trasversale, invece, la piccola evoluzione riprende i prodotti della grande evoluzione e li rielabora così da rifoggiarli in versioni diverse, per dir così "modellate" sui singoli tipi di piccoli ambienti nei quali vengono adattati a vivere. Risultato composito delle due componenti dell'evoluzione è la fitta rete di categorie sistematiche che è soprattutto propria delle Angiosperme. Non è dunque senza significato che la vegetazione delle terre emerse non sia uniformemente costituita da pochi o addirittura da pochissimi tipi di piante rappresentanti il prodotto più avanzato dell'evoluzione verticale. E non è senza significato la gran varietà di forme riscontrabile a ogni livello sistematico (di ordini, di famiglie, di generi e di specie). Di ciò sono fattori determinanti la gran varietà di piccoli ambienti e, in ogni ambiente, l'implacabile concorrenza riproduttiva fra tutti gli individui sia di diversa che della medesima specie. Il meccanismo evolutivo è in ogni caso lo stesso e si fonda sulla mutabilità del genoma, sulla riproduzione sessuale (pertanto su un ciclo metagenetico di cui sono momenti essenziali la gamìa e la meiosi) e sull'automatico, inflessibile giudizio della selezione.

LA PICCOLA EVOLUZIONE PUÒ CONTRASTARE QUELLA GRANDE E PUÒ IGNORARNE LA SISTEMATICA. – La terza osservazione riassuntiva vuole ribadire il significato degli adattamenti ottenuti

dalle piante per via di evoluzione. Obiettivo comune alla grande come alla piccola evoluzione appare essere la sicurezza della riproduzione dalla quale dipende la continuità della vita e della stessa evoluzione. A questo risultato, la grande evoluzione è andata sempre più avvicinandosi (in pratica: sino a realizzarlo) puntando sull'incremento della nutrizione fotoautotrofa. Ciò ha comportato il progressivo adattamento all'ambiente aereo, quanto a dire la sempre più completa garanzia di vivibilità nell'aria dell'apparato fotosintetico. Di qui il significato, e di qui la grande importanza dell'insieme di particolari morfo-funzionali che, nell'ambito delle Fanerogame, sono andati ottenendo di assicurare il bilancio idrico realizzato senza comprimere (o comprimendo il meno possibile) le perdite.

Necessariamente complementare, ma anche necessariamente diverso da quello della grande evoluzione, è stato ed è il cammino della piccola evoluzione. L'adattamento ai singoli tipi di ambiente, che ne è il risultato, comporta non solo la capacità di sopravvivenza, ma addirittura la sicura vivibilità (o capacità di riproduzione) nelle molto spesso difficili e non di rado opposte condizioni che caratterizzano la gran varietà di ambienti. Ne viene che il significato degli adattamenti che sono frutto della piccola evoluzione non riguarda, generalmente, il diretto incremento della fotosintesi; ma piuttosto della capacità di sopportazione di condizioni variamente, e per motivi diversi, sfavorevoli.

Prevalente, su quello che riguarda gli ambienti facili, è l'interesse degli adattamenti agli ambienti difficili. Il fattore difficile più tipico e, in ogni modo, il più comune ad ambienti di per sé molto diversi, è rappresentato dalla difficoltà di rifornimento d'acqua o per la effettiva penuria di questa, o perché, a causa di condizioni chimico-fisiche diverse (concentrazione osmotica, stato dei colloidi del terreno, ecc.) ne risulta ostacolato l'assorbimento. La situazione è molto interessante perché dimostra come la piccola evoluzione paghi l'abitabilità in questo tipo di ambienti con la selettiva adozione di adattamenti chiaramente opposti a quelli che caratterizzano la grande evoluzione. Si tratta di provvedimenti che, di per sé irrazionali, sono molto razionalmente diretti a mantenere il bilancio idrico anche in penuria di acqua. A questo risultato le piante non possono rinunciare; e, se le condizioni ambientali non ne consentono il conseguimento incrementando le entrate, diventa inevitabile una congrua riduzione, talora sino a valori estremi, delle perdite, contemporaneamente accettando di ridurre, essa pure sino a valori estremi, la produzione fotosintetica. La piccola evoluzione, in questo caso, fa marcia indietro rispetto alla grande evoluzione e, in un certo senso, la rinnega. Ma la logicità della scelta è attestata dal fatto che il risultato cui gli adattamenti evolutivi consentono di pervenire rimane immutato: la sicurezza della riproduzione, e pertanto di vivibilità, in ogni tipo d'ambiente.

Quali poi siano gli adattamenti cui la piccola evoluzione ricorre per ottenere questo risultato, è noto a tutti; e solo per sottolinearne il significato evolutivo ne voglio ricordare alcuni, a semplice titolo di esempio. Sono tali: l'adozione di epidermidi fogliari pluristratificate; l'ispessimento più o meno spinto della cuticola; i rivestimenti cerosi; i più o meno fitti tomenti con peli morti; la riduzione del numero degli stomi, il loro infossamento e la loro localizzazione in cripte; la riduzione più o meno forte degli spazi intercellulari; la riduzione più o meno spinta del lembo fogliare sino alla sua completa eliminazione e la trasformazione delle foglie in spine; l'adozione di parenchimi acquiferi che consentono l'accumulo e la conservazione di riserve d'acqua e la conseguente condizione di succulenza; ecc. ecc.

Si tratta di adattamenti di efficacia evidentemente diversa e che corrispondono alla gravità, essa pure diversa, delle condizioni ambientali. Va detto che, oltre che dalla penuria d'acqua, il loro ricorso può essere imposto da condizioni di insolazione o di temperatura o di secchezza atmosferica che altrimenti, e indipendentemente dalla disponibilità d'acqua nel suolo, renderebbero impossibile pareggiare l'introito con le perdite d'acqua per traspirazione. Ma, oltre a questi, che sono di natura prevalentemente strutturale e che comportano una più o meno sensibile riduzione dell'attività fotosintetica, voglio ricordare il curioso e peraltro brillante espediente morfometabolico cui ricorrono le cosiddette piante CAM che fotometabolizzano di giorno, a stomi chiusi (e pertanto senza traspirare), la  $CO_2$  di cui fanno provvista, a stomi aperti, di notte. Senza entrare nei particolari del relativo chimismo, basti ricordare, molto schematicamente, che si tratta di un processo notturno di carbossilazione che consente alle foglie di queste piante di costituirsi una provvista di  $CO_2$  fissandola su un acido a 3C con produzione finale di un acido (l'acido malico) a 4C; e di un inverso processo di decarbossilazione diurna che, rimettendola in libertà, consente l'immissione della  $CO_2$  nel normale processo fotosintetico. Questi cenni erano

necessari per spiegare il significato della succulenza genericamente propria delle piante CAM. La notturna produzione di acido malico richiede che le cellule che lo producono siano dotate di grandi vacuoli nei quali l'acido malico possa essere temporaneamente accumulato sotto forma di soluzione acquosa abbastanza diluita da non provocare danni alle strutture citoplasmiche e al loro biochimismo. Va precisato che le cose funzionano solo se le tre fasi principali di tutto il processo (la produzione di acido malico, il suo immagazzinamento e il suo finale impiego nella fotosintesi) possono svolgersi nell'interno della medesima cellula. È indispensabile, in altre parole, che la succulenza sia dovuta ai grandi vacuoli presenti nelle cellule del parenchima clorofilliano; cosicché non sono piante CAM quelle la cui succulenza è dovuta alla presenza di parenchimi acquiferi privi di cloroplasti. Il rilievo che qui interessa, in ogni modo, riguarda il significato ecologico delle piante CAM, piante (generalmente) di luoghi aridi, la cui notturna provvista di CO<sub>2</sub>, consentendo la diurna fotosintesi a stomi chiusi, risolve il problema di ottenere il pareggio del bilancio idrico riducendo le perdite senza sacrificare la fotosintesi.

Un altro adattamento strutturale il cui significato è legato al bilancio idrico riguarda, un po' curiosamente, le piante dei fossati, degli stagni o, genericamente, con radici subacquee. Si tratta dell'adozione di parenchimi aeriferi che, assicurando la respirazione alle radici, assicurano anche l'integrità delle loro membrane cellulari e garantiscono l'assorbimento radicale.

È evidente che non tutti gli adattamenti morfo-funzionali riguardano il bilancio idrico e, fra quelli di diverso significato, almeno un rapido cenno meritano, per la loro diretta azione sull'attività fotosintetica, l'assenza (o quasi assenza) di fotorespirazione e il chimismo fotosintetico delle cosiddette piante C<sub>4</sub>. Di che si tratti, presumo sia noto così che non occorra più di un breve richiamo.

L'aumento dell'intensità luminosa è accompagnato da un aumento dell'intensità fotosintetica. Nella generalità delle piante, peraltro, esso determina in parallelo, e in misura ancora maggiore, un aumento anche dell'intensità della respirazione (misurata come assorbimento di O<sub>2</sub> ed emissione di CO<sub>2</sub>) col risultato che la "fotorespirazione" è da 2 a 5 volte più intensa della respirazione al buio. Ne viene che, col crescere dell'intensità della luce, la respirazione è stimolata ad aumentare più di quanto aumenti la fotosintesi cosicché, raggiunto un certo valore della luminosità (il punto di fotosaturazione) la respirazione pareggia la fotosintesi (la fotosintesi apparente è nulla) o addirittura la soverchia se l'intensità luminosa è ancora maggiore. Il valore del punto di fotosaturazione è peraltro diverso nelle diverse piante; e, fra queste, ve ne sono che non presentano fotorespirazione e per le quali, di conseguenza, un punto di fotosaturazione non esiste o è molto alto. Quanto alle piante C<sub>4</sub>, loro caratteristica è il diverso modo di concorrere alla fotosintesi di due distinte parti, quasi due scompartimenti, del parenchima clorofilliano del mesofillo fogliare. Nella parte più esterna del mesofillo, fin quasi alle singole nervature, il parenchima clorofilliano non presenta fotorespirazione e ripete di giorno, con grande intensità, quello che avviene, di notte, nelle foglie delle piante CAM in tal modo dando origine, come prodotto di un processo che fissa la CO<sub>2</sub> per carbossilazione di un acido organico a 3C, a un acido bicarbossilico a 4C (l'acido malico). A mano a mano che si forma, questo viene subito avviato al parenchima clorofilliano che riveste (di solito come una guaina monostratificata) le singole nervature. In questa porzione del mesofillo (nella quale la fotorespirazione è normalmente presente) l'acido malico viene decarbossilato e la CO<sub>2</sub> che ne deriva viene ripresa e immessa direttamente nel metabolismo degli zuccheri fosforilati che si avvia con la produzione di composti a 3C (secondo la sequenza acido fosfoglicerico, triosofosfati e, successivamente, esosiofosfati).

La piena comprensione del risultato finale esigerebbe, per chi ne avesse bisogno, altri particolari esplicativi, qui però non necessari. Basti dire che la diversa specializzazione delle due parti del parenchima mesofillare di queste piante consente alla parte più esterna (C<sub>4</sub>, senza fotorespirazione) un forte assorbimento di CO<sub>2</sub> che, trasferita in concentrazione molto elevata (sotto forma di carbossile) alla parte più interna (C<sub>3</sub>) assicura a quest'ultima una resa fotosintetica che non le sarebbe possibile senza l'assistenza delle cellule C<sub>4</sub> della parte esterna. Se si aggiunge che la temperatura ottimale per la fotosintesi è notevolmente più alta nelle piante C<sub>4</sub> in confronto alle C<sub>3</sub>, si comprende come il metodo C<sub>4</sub> costituisca un adattamento che assicura, alle piante che lo posseggono, la capacità di meglio sfruttare le condizioni degli ambienti caratterizzati da luminosità particolarmente intensa e da più elevati valori termici.

Rimane da precisare che nessuno degli adattamenti che, a puro titolo di esempi, ho elencato (come pure di una quantità di altri che sarebbe stato eccessivo ricordare) ha valore tassono-

mico. Intendo dire che esempi di ciascuno di essi possono essere trovati, tanto fra le Dicotiledoni che fra le Monocotiledoni e, senza regola alcuna, nei più diversi ordini, in questa o in quella famiglia del medesimo ordine, in questo o quel genere della stessa famiglia e, persino nell'ambito dello stesso genere, in tutte o solo in qualche specie.

La conclusione, forse, può essere inaspettata; la sua logica è invece prevedibile dal momento che il significato di tutti questi adattamenti è esclusivamente ecologico: vuoi dire che non sono frutto della grande evoluzione ma sono piuttosto il risultato selettivo della piccola evoluzione la quale, operando nei singoli tipi di ambienti senza alcun criterio filetico, e utilizzando per ciascuno di essi i medesimi espedienti o anche espedienti del tutto diversi, ha ottenuto di adattarvi, ignorando la tassonomia, tipi diversi di piante.

Mi rendo ben conto che quando oltrepassi certi limiti (peraltro troppo elastici per ottenere rispetto) l'insistenza troppo spinta della ricerca dei significati può far cadere in sofismi o in argomentazioni costruite più sul gusto di cavillare che su solide basi. Ma poiché anche i cavilli stimolano a pensarci su, mi permetto di concludere il soprastante discorso sugli adattamenti osservando che, in fondo, solo la grande evoluzione ha valore, o impegni, o significato, o importanza di tipo davvero sistematico. Solo la grande evoluzione, sostituendo uno dopo l'altro tipi risultati scarsamente adeguati con altri progressivamente migliorati, è andata (e va) costruendo "la pianta" e la linearità della sua storia. Solo la grande evoluzione, in altre parole, ha fatto la sistematica e ne ha costruito, o tracciato, un filum. Addirittura, solo la grande evoluzione ha carattere evolutivo. La piccola evoluzione ha invece operato spicciolo, non ha costruito tipi sistematici di piante, è solo andata badando a ritocchi, a emendamenti, ad aggiustamenti che, ignorando la grande sistematica, rendessero abitabili questo o quest'altro ambiente a queste o a quest'altre piante. La piccola evoluzione non ha carattere evolutivo propriamente detto; ha solo carattere ecologico. E tuttavia, proprio alla piccola evoluzione e al suo pratico metodo ecologico si deve se quello che di volta in volta è stato l'ultimo grido della sistematica evolutiva (oggi, dunque, le Angiosperme) popola tutta la Terra con una sorprendente varietà di forme classificabili in generi, in famiglie, in ordini (e avrei qualche esitazione ad arrivare alle classi). La grande evoluzione, insomma, ha inseguito e insegue una forma ideale (e in un certo senso astratta) di pianta; ma poiché le piante non vivono nelle nuvole, molto concretamente la piccola evoluzione ha dato corpo al sogno di quella grande e ha rielaborato il grande, unico modello di "pianta" in innumerevoli, piccoli modelli di "piante" atte a perpetuare la vita vegetale dovunque arrivi, dal Sole, energia elettromagnetica sulla Terra. Risultato cui, con pari importanza, hanno collaborato e collaborano le due componenti che mi è parso di poter riconoscere nel fenomeno evolutivo.

Seppure mi auguri utile a capire il significato della varietà delle loro strutture, dello svolgimento in esse di importanti funzioni e della diversa ubicazione delle varie piante, la distinzione tra piccola e grande evoluzione e tra il loro diverso modo di operare è, devo ammetterlo, del tutto immaginaria. L'evoluzione è una unica realtà, al tempo stesso conseguenza e spiegazione del modo col quale, sin dalla sua prima manifestazione, la vita è fatta. Unico è l'automatico meccanismo selettivo che ne guida la rotta. Realmente riconducibili a due distinte categorie di tipi sono, invece, i luoghi dove la vita (la vita vegetale) è andata insediandosi; e di due distinti tipi sono, di conseguenza e almeno come schema, le finalità e i modi cui, per consentirne l'insediamento, la medesima evoluzione ha fatto, e continua a fare, ricorso.

IL DINAMISMO EVOLUTIVO E IL SIGNIFICATO DELLE FITOCENOSI. – La quarta e ultima osservazione conclusiva di questa parte del mio scritto, si ricollega direttamente a quella che la precede. Risultato dell'evoluzione è il selettivo adattamento delle piante a ciascuno dei tanti tipi di habitat. Lo stesso concetto può essere espresso anche dicendo che risultato dell'evoluzione è la selettiva produzione di piante specializzate a vivere quale in uno e quale in un altro insieme di condizioni ambientali. La specializzazione può essere più o meno spinta a seconda che siano più o meno estreme le condizioni proprie di ciascun tipo di ambiente. Sta comunque il fatto che ogni tipo di ambiente è popolato da piante adattate a viverci, mentre vi mancano le piante inadatte. Dove vive la Ninfea non cresce il Fico d'India, né cresce l'*Alisma* dove vive il *Phyteuma* (o *Physoplexis*) *comosum*. E come ogni specie è caratteristica di un determinato tipo di ambiente, ogni ambiente è caratterizzato dalle specie che vi vivono. L'elenco delle specie che lo abitano, infatti, rivela immediatamente di che ambiente si tratti. Se, per es., io dico d'aver trovato, in un certo luogo, l'*Iris pseudoacorus*, il *Butomus umbellatus*, l'*Alisma plantago-aquatica*, l'*Hottonia*

*palustris*, la *Veronica beccabunga*, la *Lemna*, la *Salvinia*, e l'elenco potrebbe continuare, tutti che abbiano un minimum di conoscenza delle piante capiscono subito che quel luogo è un fossato. Se invece il mio elenco comprende il Mirto, il Rosmarino, il Lentisco, l'*Erica arborea*, il Corbezzolo, la *Phyllirea*, il Leccio e il Pino d'Aleppo, senza che il mio elenco vada avanti, e anzi subito dopo i primi nomi, ognuno ha capito che io ho visitato la macchia mediterranea. E ancora, e come ultimo esempio, se dico d'aver trovato la *Salicornia*, la *Salsola soda*, lo *Statice limonium*, l'*Aster tripolium*, la *Suaeda maritima* e la *Kochia hirsuta*, vuoi dire, senza fallo, che il luogo della mia passeggiata era un'arena salmastra.

Le cose sono tuttavia, e peraltro comprensibilmente, meno semplici di quanto a tutta prima potrebbe apparire. Ogni ambiente, o stazione, o habitat, viene definito da una quantità di fattori e ognuno di questi può variare in assai diverse maniere cosicché ogni ambiente può presentare (e nella realtà presenta) una gran quantità di varianti. Di fossati, ad es., ve ne sono che contengono acqua tutto l'anno, altri che in certi periodi sono asciutti; l'acqua vi può essere stagnante oppure debolmente o anche velocemente scorrente; la sua temperatura può essere significativamente diversa; a seconda delle caratteristiche delle rocce o dei terreni sulle quali o dentro ai quali ha defluito, nonché dei caratteri del fango del fondo o della terra delle sponde, l'acqua può contenere, disciolti in concentrazioni variabili, materiali diversi e avere un diverso pH. In ogni tipo d'ambiente, insomma, i fattori topografici (altitudine, esposizione, ecc.), i fattori climatici (temperatura, luce, pioggia, umidità atmosferica, venti, ecc.) e i caratteri fisici e chimici del terreno (sono tanti, ma persino gli esempi sarebbero superflui) possono essere molto diversi cosicché, sebbene sempre di fossati o di stillicidi o di prati si tratti, l'elenco delle specie che vi abitano (e la frequenza relativa di esse) può essere persino completamente diverso. Lo sanno molto bene i fitosociologi o fitocenologi (gli studiosi, cioè, che si occupano della sezione simbiologica, o sociologica, della geobotanica); lo sanno molto bene i fitocenografi e i sintassonomisti (che studiano gli aggruppamenti vegetali con criterio essenzialmente analitico oppure essenzialmente sintetico) i quali, in lunghi, e diligenti, e minuziosi elenchi, descrivono con grande accuratezza, meticolosità e precisione, il gran variare delle situazioni ambientali e il conseguente variare della composizione delle rispettive vegetazioni. Quel che da questi elenchi risulta è che la selezione si accorge benissimo del variare di ciascuno dei fattori che insieme concorrono a suggerire l'immagine, o l'idea, di fosso, di stillicidio o di prato; e, peraltro con rigore diverso per ogni varietà di ciascun tipo di ambiente, lascia più o meno prive di adattamenti peculiari le specie più o meno largamente tolleranti e (con adattamenti peculiari appunto) ne specializza in vario grado altre e altre ancora ne esclude. Eppure si tratta sempre di specie che tutte (le variamente tolleranti e le variamente esigenti in confronto alla specifica varietà d'ambiente) sono genericamente piante dei fossi, piante dei stillicidi o piante dei prati.

Il metodico rilevamento dei caratteri della vegetazione in ogni tipo, o varietà, d'ambiente, e la elaborazione statistica dei dati ottenuti (elaborazione basata su criteri oggettivi) ha consentito ai sintassonomisti di descrivere, per la sola vegetazione europea e mediterranea, non meno di un migliaio di tipi diversi di composizione floristica coerente con il posto e con l'insieme delle caratteristiche ambientali di questo. Tanto sono stretti i rapporti tra ambiente e piante, e a tal punto la selezione evolutiva è sensibile alle variazioni e persino alle oscillazioni dei singoli caratteri di ogni singolo tipo di ambiente, da potersi ritenere che il pur tanto grande numero dei relativi tipi di aggruppamenti vegetali cui i fitocenografi e i sintassonomisti (insomma: i geobotanici) danno il nome di associazioni, sia destinato a crescere a mano a mano che più sottili divengano i metodi di rilevamento e di elaborazione dei dati. Singoli tipi di associazione, del resto, vengono divisi in subassociazioni, le subassociazioni in varianti e, a loro volta, le varianti vengono suddivise in subvarianti. Descrivere la vegetazione di un posto, in conclusione, vale a definirne le caratteristiche; e, reciprocamente, l'enunciazione delle caratteristiche di un ambiente vale a indicare la sua vegetazione. Tutto ciò vale, in definitiva, a riconoscere il diverso grado di tolleranza o di esigenza o di adattamento delle singole specie nei confronti delle variazioni dei singoli fattori che, assai numerosi, danno insieme carattere a ogni singolo tipo di posto. In altre parole, tutto ciò vale a rilevare come ogni diverso tipo di combinazione di caratteri ambientali comporti un certo tipo di combinazione di piante, e reciprocamente.

Dovrei forse scusarmi col lettore per essermi dilungato su una materia apparentemente estranea al tema generale del presente scritto. Se digressione è stata, ad essa ho ceduto per poter fare certi rilievi che, con il ricordato tema generale, mi pare abbiano completa pertinenza.

Il primo rilievo è che la causa prima che determina, e pertanto giustifica, i tanto stretti rapporti tra piante e ambiente, è la vita autotrofa. Inoltre, che questi tanto stretti rapporti tra piante e ambiente sono, a loro volta, i determinanti primi (oltre che di numerosi aspetti fisiologici) della sistematica, dei caratteri corologici e della distribuzione fitosociologica e sintassonomica delle piante. Cose tutte che, a base comune, hanno i meccanismi dell'evoluzione, della selezione e delle conseguenti capacità adattative.

Il secondo rilievo è piuttosto una precisazione che intende evitare (ovviamente a chi non è ancora nel novero degli augures) false interpretazioni. Come tutti i seguaci di qualsiasi disciplina, anche i geobotanici hanno un loro glossario nel quale sono compresi taluni termini il cui significato letterale non corrisponde a quello convenzionale e che, se non fosse che sembravano giusti quando sono stati introdotti e sono oramai d'uso generale, sarebbe meglio cambiare. Mi riferisco (ma non sono i soli) ai termini "associazione", "alleanza", "cenosi" e "fitosociologia" i quali potrebbero indurre a pensare che tra le specie che, insieme convivendo, popolano il tipo di ambiente al quale sono adattate, si stabilisca un qualche legame associativo, una forma di simbiosi mutualistica o di reciproca assistenza, un patto di mutuo favorirsi, insomma, e in senso letterale, un'associazione, o un'alleanza, da cui dipende, per ogni specie che ne fa parte, la possibilità di vivere in quel certo tipo di ambiente; e che la costanza della composizione dell'associazione sia appunto espressione del fatto che nessuna specie potrebbe vivere nell'ambiente che le è proprio, se non vi fossero contemporaneamente presenti anche le altre.

A parte i popolamenti discontinui su rocce, pietraie, macereti, breccie e simili, che, appunto perché discontinui, smentiscono la necessità di legami sociali e che, tuttavia, potrebbero essere considerati un caso a sé, l'inesistenza di legami del genere su accennato non è difficile da dimostrare. Se da un popolamento (o associazione) di un qualsiasi tipo di ambiente vengono eliminate tutte le specie ad eccezione di una, la specie rimasta non solo continua a vivere, ma vive meglio e tende abbastanza rapidamente a occupare tutto lo spazio rimasto libero. Cosicché è possibile scomporre un'associazione nei suoi singoli componenti e constatare che, rimasto solo, ognuno di questi la farà da padrone e potrà meglio espandersi.

La costanza della composizione delle associazioni vegetali in ogni tipo di ambiente è certamente una realtà. Che peraltro è conseguenza del fatto che in ogni tipo d'ambiente (fossato, stillicidio, arena salata, rupe, macchia mediterranea, prato alpino o torbiera che sia) vivono le specie che la selezione evolutiva ha reso atte a viverci. In ogni ambiente, peraltro, i rapporti tra le specie che vi sono consociate sono dominati dalla competizione e hanno carattere di rivalità. Ne è prova naturale il dinamismo che, in ogni ambiente, tende a trasformare la vegetazione che, nata inevitabilmente squilibrata, tende a una graduale evoluzione. Evoluzione che, salvo il verificarsi di variazioni ambientali, cesserà quando, raggiunto un completo equilibrio tra specie e specie e fra queste e l'ambiente, sarà stata realizzata un'associazione-climax (così la chiamano gli addetti) a fisionomia stabilizzata.

Bisogna però dire che il dinamismo vegetazionale che porta allo stabilirsi di un'associazione-climax è, al tempo stesso, di molto grande interesse e di assai scarsa rilevanza. Di grande interesse perché porta effettivamente a un rapido evolversi della vegetazione e soprattutto perché tende a concludersi nel giro di alcune decine di anni cosicché lo studioso ha, o può avere, la possibilità di seguirne dal principio alla fine tutte le fasi. È tuttavia di scarsa rilevanza perché, in fondo, si tratta di un dinamismo che ottiene nulla più che di scervere le componenti dell'associazione, di farne una cernita o una selezione sulla base del grado di adattamento alle condizioni particolari di un determinato ambiente, di conservare le meglio adatte e di eliminarne le altre.

Ben altrimenti significativo e ben più ricco di importanti conseguenze è il dinamismo che, senza requie alcuna, accompagna il lento e peraltro inesorabile svolgersi del processo evolutivo. Il tempo della sua durata non si misura a decine d'anni; addirittura esso non ha mai fine. Il dinamismo evolutivo non si conclude con un equilibrio stabile e con una sorta di pacifica compatibilità, o addirittura alleanza, fra conviventi. Al contrario esso agisce come un pungolo che non si acqueta. La concretezza dell'evoluzione non è conciliabile con l'idea di alleanza associativa e di immobilità delle forme. In ogni aggruppamento o consorzio vegetale, tutte le specie sono in competizione tra di loro. Le armi sono le solite: la mutabilità genetica, l'accoppiamento sessuale e la meiosi. La competizione, conseguentemente, non si esercita solo a livello di specie ma, in uguale misura, interessa tutti gli individui, anche della medesima specie. Un individuo è più competitivo di tutti gli altri individui, non importa se della stessa o di diversa specie, che

con lui convivono in un determinato tipo di ambiente, quando la costituzione genica che gli è stata trasmessa gli assicura di pervenire a riprodursi con maggior certezza o anche in maggior copia. Di generazione in generazione, la competitività continuerà a operare fra gli individui della sua progenie e, di generazione in generazione, la selezione continuerà a favorire gli individui della medesima o di diversa specie che, più capaci di riprodursi vivendo in un certo ambiente, a tale ambiente si dimostrano più adattati e maggiormente specializzati. L'evoluzione e la lenta produzione di forme sempre meglio adatte al grande e a ogni piccolo ambiente, si fondano dunque sulla concorrenza e immediatamente si fermerebbero se alla concorrenza si sostituisse un patto.

Il dinamismo di un'associazione vegetale non è soltanto frutto della discriminazione fra specie più adatte e specie meno o addirittura per niente adatte; ma soprattutto della progressiva innovazione di caratteri morfo-funzionali che, nel lento scorrere di milioni o di decine e decine di milioni di anni, porterà alla "creazione" di specie adatte.

Ho detto prima e, per maggior chiarezza, voglio ancora ripetere, che questa precisazione non è diretta ai fitogeografi per i quali sarebbe sicuramente e completamente superflua; ma a chi, ancora non sufficientemente acculturato in questa materia, e ingannato da terminologie o da esposizioni di per sé equivoche, potesse cedere al fascino di cose che (forse) potrebbero essere, in sé, molto belle ma che, assolutamente, non corrispondono al vero.

## Capitolo VI

IL METABOLISMO E IL CARATTERE NON SPONTANEO DELLE REAZIONI CHE LO COMPONGONO SONO CONDIZIONI DI VITA. – Avvicinandomi alla conclusione finale, e proprio per poter concludere, vorrei richiamare alla mente del lettore il prodigioso insieme di meccanismi che regolano i più fondamentali aspetti della vita d'ogni cellula.

La crescita, la moltiplicazione e il mantenimento stesso della vita e della funzionalità d'ogni cellula esigono lo svolgersi dell'enorme attività chimica cui diamo il nome di metabolismo. La produzione dei costituenti più essenziali di qualsiasi cellula è, infatti, il risultato di un immane intreccio di sequenze metaboliche comprendenti insieme migliaia di reazioni chimiche e la sintesi di parecchie centinaia di costituenti organici diversi, atti ad assicurare la costruzione di numerose migliaia di specie macromolecolari, ogni molecola delle quali è costituita da decine o da centinaia di migliaia di atomi. Macromolecole di questo tipo sono, evidentemente, gli acidi nucleici e le proteine. Per quanto riguarda queste ultime, è noto che tutti i viventi ne posseggono un numero sempre elevatissimo di tipi diversi; numero che è tuttavia variabile a seconda del raggiunto grado di evoluzione morfo-funzionale dell'organismo di cui sono parte. In *Escherichia coli* questo numero si aggira sui 2500; nelle cellule umane (ma anche in quelle di altre forme superiori) esiste circa 1.000.000 di tipi diversi di proteine.

Partendo da composti di semplice struttura e, per lo più, a basso peso molecolare, il tipo di metabolismo cui ho fatto richiamo tende (come schema) alla costruzione di composti di struttura molto complessa, di elevato peso molecolare e ad alto livello di energia libera. Questo spiega la necessità che il metabolismo "materiale" sia affiancato da un altro tipo di metabolismo capace di fornire regolarmente e tempestivamente alla cellula, in forma prontamente utilizzabile, l'energia chimica necessaria al compimento di ciascuna delle reazioni endergoniche che sono parte di ogni singola sequenza metabolica e che, direttamente o indirettamente, concorrono alla costruzione delle strutture cellulari.

Penso che questi pur tanto pochi e pur tanto scheletrici cenni siano tuttavia sufficienti a dare un'idea (anche se molto confusa e anche se molto ridotta) della complessità dei congegni chimici che hanno sede in ogni microscopica cellula e della frenetica loro attività. Ma, fra le tante che questi cenni propongono, vorrei cominciare con l'isolare la seguente questione. Che senso ha la presenza di tante migliaia o addirittura di tante centinaia di migliaia di specie proteiche diverse e la loro ancor più enorme folla di rappresentanti?

Si tratta sicuramente di una questione di base; e quella che essa pone è una domanda per dir così articolata, che comprende due successivi stadi relativi a due distinti problemi.

Presupposto dell'ordinato svolgimento della vita della cellula, nonché delle singole funzioni con le quali la vita della cellula si esprime, è la perfetta regolarità del suo chimismo metabolico. Ne deriva l'assoluta esigenza d'un perfetto coordinamento non solo fra le diverse vie metaboliche, siano esse convergenti, sia che invece divergano; ma anche fra le trasformazioni chimiche che, nello svolgimento di ogni singola via metabolica, ne segnano le successive tappe. In altri termini, è irrinunciabile che sia assicurata la perfetta congruità fra i prodotti, finali o intermedi che siano, del complesso chimismo cellulare, e l'uso cui questi prodotti sono destinati. Parimenti irrinunciabile è il perfetto equilibrio tra le singole lavorazioni chimiche così da evitare sia gli ingorghi e i conseguenti sprechi, sia i rallentamenti che, qualora la velocità delle reazioni chimiche non fosse perfettamente equilibrata in ogni suo punto, comprometterebbero il buon funzionamento dell'intero sistema. In breve: condizione per la vita è che la straordinaria attività chimica che palpita nelle cellule sia di continuo sottoposta in ogni suo punto al più rigido controllo, e che la casualità delle reazioni chimiche sia sicuramente annullata.

Fra le tante "trovate" che rendono possibile la vita, una delle più sorprendenti, forse la più fondamentale e più di ogni altra connaturata con la vita è la generica rinuncia, da parte del chimismo cellulare, alle reazioni spontanee<sup>8</sup>). In verità, non esistono reazioni che, se possibili,

---

<sup>8</sup> Desidero ripetere anche qui una precisazione che già è stata oggetto di una nota apposta a una delle primissime pagine di questo saggio. I termini di "reazioni spontanee" e di "reazioni non spontanee" vanno intesi nel senso del linguaggio comune che li riferisce alla capacità (o alla non capacità) di una reazione di svolgersi velocemente anche in

non siano anche spontanee; e la differenza nel grado di spontaneità di reazioni diverse sta nella quantità di energia che, per attivarsi, e per superare le barriere cinetiche, esse richiedono. Ho già ripetutamente avvertito che fra gli intendimenti di questo scritto non rientra quello di dare le nozioni; e che, quando occorra, il richiamo di queste vien fatto solo per discuterne il senso relativamente alle questioni in esame. Mi basterà quindi ricordare che vi sono reazioni ad alta energia di attivazione che avvengono solo in condizioni di temperatura e/o di pressione (ma anche di concentrazione dei reagenti) più o meno (ma anche molto) elevate; cosicché in "normali" condizioni d'ambiente, la velocità di queste reazioni è talmente bassa da potersi considerare nulla. Si tratta di reazioni che diciamo non-spontanee; in opposizione alle quali altre reazioni esistono che definiamo spontanee e che, appunto spontaneamente, avvengono in condizioni "normali" di temperatura e di pressione, e anche se sia bassa la concentrazione dei reagenti, in ciò facilitate dalla modesta quantità di energia necessaria alla loro attivazione. Ma per completare il richiamo (o l'essenzialità del richiamo) è importante aggiungere subito che, in presenza di opportuni catalizzatori capaci di abbassarne l'energia di attivazione, anche le reazioni non spontanee avvengono (con velocità più o meno grande sino ad essere istantanea) sebbene in condizioni «normali» di temperatura, di pressione, nonché di bassa concentrazione dei reagenti.

È dunque evidente che, scegliendo di fondare il proprio metabolismo su reazioni non spontanee, la vita si è messa al riparo da un chimismo non controllabile e, purché capace di provvedersi dei necessari catalizzatori, si è messa in condizione di ottenere l'autocontrollo del proprio metabolismo così da «modellarlo» in ogni momento sulle proprie esigenze.

Credo che, già a questo punto, siano possibili taluni rilievi che peraltro, per l'importanza del loro significato, dovranno essere più avanti ripresi e via via completati.

Il primo rilievo è il seguente. Dal momento che non è eludibile l'assoluta necessità del più rigoroso controllo del proprio chimismo, la vita, sin dal primissimo suo apparire, non ha potuto manifestarsi altro che in condizioni ambientali (soprattutto termiche) che non consentissero (come non consentono oggi) lo spontaneo insorgere delle reazioni che hanno parte nel metabolismo cellulare. La scala dei valori termici è, verso l'alto, pressoché infinita; ed è estremamente significativo il fatto (tanto più interessante quanto più singolare) che la vita sia possibile solo al freddo, quanto a dire in uno strettissimo intervallo di temperatura molto poco al disopra dello 0° C, nell'ambito del quale le reazioni chimiche che pure nella cellula decorrono con velocità pressoché istantanea, fuori della cellula vivente (e in assenza di adatti catalizzatori) rimangono pressoché bloccate così manifestando il carattere di reazioni non spontanee.

E da ritenersi accertato che alcuni miliardi d'anni or sono le condizioni ambientali di carattere fisico e fisico-chimico (alta temperatura, atmosfera riducente, ecc.) hanno condotto alla sintesi «naturale» (intendo dire: in assenza o senza intervento della vita) di gran quantità di composti organici complessi quali, ad esempio, amminoacidi. Il medesimo risultato, del resto, può essere ottenuto anche in laboratorio, per via sperimentale. Ma proprio perché favorevoli alla sintesi di sostanze che pure sono fondamentali per la vita, le condizioni che questa sintesi consentono automaticamente escludono la possibilità di ordinato governo di un metabolismo cellulare, e di conseguenza escludono anche la possibilità della vita.

LA FOTOTRASFORMAZIONE DELL'ENERGIA LUMINOSA E IL METABOLISMO CELLULARE. — A costo di interrompere con una digressione il filo di questo discorso, credo di non dover rinunciare a introdurre qui una considerazione che ritengo di suggestivo interesse.

L'intero metabolismo cellulare, perché ne sia possibile la regolazione, funziona a bassa temperatura e, con l'assistenza di opportuni catalizzatori, utilizza essenzialmente energia di potenziale chimico. Conseguentemente, esso presuppone la continua disponibilità, da parte della cellula, di un composto per dir così di partenza: in altri termini di un composto dalla cui ossidazione sia possibile trarre l'energia necessaria per innescare il metabolismo e ottenerne il regolare funzionamento. Deve trattarsi di un composto organico sufficientemente ricco di energia: quella che, sintetizzandosi, ha in qualche modo incamerato.

---

assenza di catalizzatori. Non si riferiscono invece alla tendenza della reazione a svolgersi in una certa direzione, come sarebbe proprio del linguaggio termodinamico.

Si tratta, effettivamente, del glucosio la cui sintesi, dal momento che, innescandolo, serve a render possibile il metabolismo cellulare, non ne deve far parte, deve anzi precederlo, ne è il presupposto e deve avvenire sfruttando una fonte esterna di energia non biologica (quella termica esclusa).

Sono notizie elementari e tutti sanno a che cosa intendo riferirmi. Si tratta del lavoro fotochimico col quale, nel plastidio verde, prende avvio il processo che si conclude con la fotosintesi del glucosio. Non è certo mia intenzione spiegare come la fotosintesi decorra. Mia intenzione è solo di dar risalto alla logica della stupenda risposta a una problematica che, se irrisolta, escluderebbe la possibilità d'attuazione della vita.

La soluzione riguarda, necessariamente, due aspetti del problema: l'energia cui far ricorso e il meccanismo capace di utilizzarla.

Per quel che riguarda il tipo di energia, la scelta della vita, molto felicemente, è caduta sulla luce. È un'energia «fredda», di fonte inesauribile e, poi che proviene dal Sole, la sua dipendenza dalla vita terrestre è sicuramente nulla. Purché capaci di trarne profitto, ciò garantisce ai viventi che l'utilizzano una piena autonomia metabolica. Il necessario potenziale chimico essi sono in grado di sintetizzarlo. Sono fotoautotrofi.

Quanto al meccanismo di cui, per ottenere la fotoautonomia, la vita dev'essere in possesso, è persino superfluo rilevare la sua necessaria e perfetta corrispondenza al tipo di energia che deve sfruttare. Non a caso, dunque, esso si basa su di una sostanza capace di intenso assorbimento nella stretta zona dello spettro elettromagnetico che corrisponde alla luce visibile; e le cui molecole, eccitate dalla luce assorbita, si trovano in possesso d'una quantità di energia corrispondente a quella dei quanti di luce assorbita. Come poi avvenga che l'energia luminosa così catturata dalla clorofilla venga trasformata in energia di potenziale d'ossido-riduzione, e attraverso quali passaggi e quale succedersi di fasi essa venga portata a ottenere la riduzione della CO<sub>2</sub> e alla sintesi del glucosio, non può (e, del resto, non deve) essere detto qui.

Per illustrarne meglio il significato, sono troppe le cose che, sul processo fotosintetico, sul complesso corredo di sostanze diverse che vi hanno parte, e sulla meticolosa strutturazione del plastidio, occorrerebbe dire. Più che altro per suggerire al lettore un certo tipo di riflessioni, io mi limito qui a osservare come (del resto prevedibilmente) nessuna delle cose che attengono a questo capitolo della biologia sia priva di logica e di significato.

Costretta a svolgersi in un tanto basso e tanto stretto intervallo termico, e obbligatoriamente capace di autonomamente elevarsi dal livello energetico del mondo minerale a quello proprio del mondo organico, non a caso la vita affida a un processo fotochimico la possibilità della propria esistenza. L'affida anzi (lo rilevo per meglio accentuare il significato e l'importanza di questo fatto) al necessario possesso d'una sostanza capace di catturare energia dalla luce soprattutto (o pressoché solo) nell'ambito del rosso e dell'azzurro. È dunque logico che la vita sia condizionata dalla capacità di fotosintesi; e non è dunque senza significato che i viventi (vorrei dire: i viventi «tipici») siano verdi. Vuol dire che sanno vivere (per via fotosintetica). Nello stemma della vita, se si volesse disegnarlo, bisognerebbe certo che vi campeggiasse la famosa doppia spirale. E tuttavia, nemmeno la doppia spirale potrebbe esistere (sia pur limitando, prudenzialmente, l'affermazione alle forme di vita di documentata esistenza e a prescindere dalle poche capaci di chemiosintesi) se non esistesse la clorofilla.

Questa che sto facendo è una digressione e, sebbene molte altre cose resterebbero da dire, per non perdere il filo dell'argomento in cui l'ho introdotta è giocoforza ch'io la chiuda. Un'osservazione, tuttavia, credo di doverla fare.

Senza dubbio il plastidio è un congegno strepitosamente meraviglioso. Sua è la soluzione del problema energetico che rende possibile la vita sulla Terra. E tuttavia si tratta di un accessorio cellulare tutto sommato non necessario e del quale la cellula può benissimo fare a meno. È un accessorio che, in certo modo, sta a sé nel senso che, come già ho osservato, non partecipa al metabolismo cellulare.

I paragoni sono sempre approssimativi; possono peraltro servire. Si pensi a un vecchio mulino. Può essere ad acqua oppure a vento. Senza la forza del torrente, o senza il soffio del vento, la macina non gira e il mulino non funziona. Eppure né l'acqua né il vento partecipano, nel mulino, all'operazione di molitura. Condizionano il funzionamento del mulino in quanto gli forni-

scono l'indispensabile energia. Non sono tuttavia necessari tant'è vero che si è poi trovato che se ne può fare benissimo a meno sostituendo il torrente o il vento con energia elettrica.

Non molto diverso è il caso del plastidio. In un certo senso, esso conduce la sua vita per conto proprio. Colpito dalla luce, la trasforma in potenziale chimico, lo cede alla cellula, le cede anche l'ossigeno che, con l'operazione, ha liberato e si disinteressa completamente di quello che, dopo, nella cellula succede. Al metabolismo cellulare esso rimane estraneo. Specularmente, si potrebbe dire che, debitamente rifornito di energia, il metabolismo cellulare funziona a regola d'arte senza mai mischiare il plastidio nella sua attività.

Questo avviene nelle stesse cellule del parenchima clorofilliano e avviene, esemplarmente, nelle cellule meristematiche o in quelle dei parenchimi profondi. Dai parenchimi clorofilliani, dov'è stato prodotto, arriva ad esse un flusso d'energia sotto forma di potenziale chimico e, pur non possedendo cloroplasti, esse funzionano perfettamente. Tutto ciò è normale; addirittura è normale che, tipicamente nei parenchimi profondi (o sotterranei o presenti nei semi) vi siano plastidi che funzionano da accumulatori di energia e ammassano amido che, decondensato quando occorra a glucosio (magari ad anni di distanza della sua formazione), garantisce alle cellule un funzionamento normale.

E poi ci sono i furbi. E ci sono i ladri. Ci sono i parassiti. Ce ne sono anche fra le piante superiori. C'è (un solo esempio può bastare) l'*Orobanche* che, indifferentemente nel buio del bosco o in pieno sole, rinunciando a far cloroplasti e rinunciando a far foglie, prospera succhiando energia chimica dalle radici delle piante verdi. E poi c'è il Regno Animale. Dall'Ameba all'Uomo, non hanno numero le specie di viventi che, privi di cloroplasti, se la passano benissimo consumando allegramente energia, allegramente mangiandosi le altre forme di vita (quelle che l'energia se la sono autonomamente procurata).

Allo stesso modo che il carburante condiziona il funzionamento del motore rimanendo tuttavia estraneo ai meccanismi che ne trasmettono l'energia alle ruote e le fanno girare, il plastidio verde è, dunque, un accessorio non necessario e, in un certo senso, estraneo al funzionamento della cellula. Ma, per essere valida, la conclusione deve avere un senso molto più generale e quella esatta non può essere che la seguente: il plastidio non è necessario alla cellula (che infatti lo può sostituire); molto più assolutamente, il plastidio è necessario alla vita.

LE PROTEINE ENZIMATICHE E LA LORO SPECIFICITÀ. – Necessariamente legata a un chimismo metabolico non spontaneo, la possibilità d'esistenza della vita è subordinata, come logica conseguenza, a un insieme di altre condizioni: la disponibilità di catalizzatori capaci di «trasformare» in spontanee le altrimenti non spontanee reazioni del chimismo metabolico; la capacità di produrli; e la capacità di padroneggiarli così da non perdere il controllo della loro attività.

È persino difficile, io credo, valutare appieno quanto enormi siano le difficoltà che questi problemi propongono. E però facile rendersi conto che la vita non sarebbe mai sorta se questi problemi non fossero stati risolti, sin dappprincipio, tutti insieme e nella maniera più radicalmente perfetta.

Di fatto, la vita possiede i catalizzatori che ne consentono l'altrimenti impossibile metabolismo ed è perfettamente in grado di fabbricarseli da sé. Si chiamano enzimi e sono proteine. Si ripropone (e si ripropone infittito) il questionario poco sopra formulato. Ha una logica il fatto che i catalizzatori biologici siano proteine? Perché tante migliaia di specie diverse di proteine enzimatiche nella stessa cellula? Come funzionano gli enzimi? Com'è ottenuto il controllo del metabolismo? Come vengono fatti gli enzimi? Che senso hanno le strutture cellulari?

A queste, che io ho scelto come più «introduttive» e più esemplari, molte altre questioni potrebbero essere aggiunte. Strettamente collegate fra di loro, esse formano un questionario unico cosicché fra di loro intrecciate sono anche le risposte. Tutti sanno (o, almeno, tutti possono comprendere) che la tematica introdotta da questo questionario è fra le più complesse e che più da vicino toccano i segreti della vita. Una loro trattazione, sia pur molto contenuta e sia pur genericamente superficiale, equivarrebbe a trasformare questo scritto in un piccolo trattato. A parte l'inopportunità di farlo, i trattati non mancano. Le risposte che qui seguono intendono pertanto essere niente più che semplici allusioni a nozioni che, se già non possedute, possono essere trovate altrove. Con queste allusioni io vorrei peraltro ottenere che chi non fosse già in possesso

di conoscenze abbastanza approfondite cercasse di acquisirle facendo ricorso a letture, sia pure semplici, ma specializzate.

Perché tante migliaia di specie diverse di proteine enzimatiche? Le reazioni chimiche che insieme compongono il metabolismo si contano a molte migliaia; e se una medesima specie di catalizzatore avesse la capacità di attivarle tutte indistintamente, cesserebbe l'utilità del ricorso a reazioni non spontanee e il metabolismo sarebbe nel caos. Ne consegue che l'ordinato controllo del chimismo cellulare è possibile solo se ognuna delle tante reazioni ch'esso comprende è attivamente incentivata da una particolare specie di enzima, diversa da quelle che attivano altri tipi di reazioni. Ma poiché il medesimo tipo di reazione può interessare parecchie o addirittura numerosissime sostanze diverse, occorre che ogni specie enzimatica sia doppiamente specifica e che alla specificità di reazione accompagni anche la specificità di substrato, in modo tale che ogni molecola enzimatica possa attivare un'unica specie di reazione nei confronti di un'unica e ben determinata specie chimica. E infine da aggiungere che, dal momento che di numerose sostanze esistono degli isomeri geometrici e che molte altre sostanze possono presentare degli isomeri ottici, occorre che l'enzima sappia discriminare questi isomeri e sappia farne la scelta dimostrandosi in possesso anche di una precisa specificità sterica.

IL SIGNIFICATO DELLA NATURA PROTEICA DEI CATALIZZATORI BIOLOGICI. — La rigorosa specificità enzimatica e la conseguente necessità di un enorme numero di enzimi fra di loro diversi danno anche ragione del fatto che gli enzimi, tutti gli enzimi, siano proteine. Le proteine sono dei grandi polimeri costituiti da una sequenza lineare di radicali amminoacidici. Come regola generale, gli amminoacidi che partecipano alla costruzione delle molecole proteiche appartengono a 20 specie diverse, sempre le stesse in tutti i viventi. In proteine diverse, peraltro, il numero dei radicali amminoacidici che le compongono varia, in cifra tonda, da 100 a 10.000. Ciò significa che, pur differenti fra di loro per il numero complessivo, per l'ordine sequenziale e per la frequenza relativa dei radicali amminoacidici di specie diversa che ne costituiscono le molecole, tutti gli enzimi sono, in fondo, la stessa cosa: polimeri di amminoacidi. L'enorme importanza di questa monotonia costruttiva di fondo sta nel fatto che con lo stesso macchinario, con gli stessi procedimenti e con i medesimi materiali, la cellula è in grado di costruirsi tutta l'enorme varietà di specie diverse di enzimi (che poi è la manifestazione più diretta della specificità del codice genetico).

L'enorme varietà di enzimi, la loro specificità di azione, la monotona loro appartenenza al medesimo tipo di composti chimici, nonché l'identità di questo, hanno dunque un senso del tutto logico. Va inoltre sottolineato che ciascuno di questi fatti rientra nel grande novero di quelli che costituiscono altrettante condizioni di vita.

LA STRUTTURA ENZIMATICA E IL SUO SIGNIFICATO. — La vita è peraltro un fenomeno molto complesso; e un prodigioso aspetto della sua realtà riguarda l'esatta interdipendenza e il puntuale intrecciarsi fra di loro, e le une rispetto alle altre, di tutte le sue particolarità strutturali e l'adempimento d'ogni sua particolarità funzionale. La scelta delle proteine come catalizzatori biologici ha numerose altre e tutte fondamentali spiegazioni strettamente fra di loro collegate e convergenti tutte nel dimostrarne il carattere di scelta obbligata.

Se si esamina la catena polipeptidica di cui è costituita una qualsiasi proteina, può lasciare interdetti il fatto che non solo il numero complessivo, ma anche l'ordine col quale radicali amminoacidici di specie diversa si susseguono in serie lineare, non trovano nessuna spiegazione nelle leggi chimiche. Non v'è nessuna ragione per cui l'amminoacido X si trovi ad essere necessariamente unito, mediante legame peptidico, da una parte con l'amminoacido Y e dall'altra con l'amminoacido Z piuttosto che con qualsiasi altra specie di amminoacidi tra i 20 normalmente utilizzati. Del resto, è facile riscontrare che nella medesima catena polipeptidica, o nelle catene polipeptidiche di altre proteine enzimatiche, il medesimo amminoacido X è affiancato, si vorrebbe dire a caso e comunque con scelta dal punto di vista chimico del tutto imprevedibile e completamente inspiegabile, da altri radicali amminoacidici di tipo qualsiasi. Né alcuna ragione sembra esistere, capace di spiegare la lunghezza della catena polipeptidica dell'enzima che si sta studiando.

In realtà, la casualità non c'entra. E a dimostrare che gli enzimi non sono fatti a caso è sufficiente la constatazione che le catene polipeptidiche delle numerose migliaia di specie diverse

di enzimi contemporaneamente operanti in una cellula, differiscono bensì tra loro sia per la lunghezza che per la sequenza lineare dei radicali amminoacidi che le compongono; ma che, tuttavia, ciascuna specie di questi tanti enzimi presenta sempre l'identica serie lineare dei medesimi radicali amminoacidici e l'identico loro numero totale.

Può apparire che niente, in questa constatazione, esista di straordinario né, tanto meno, di inspiegabile dal momento che la struttura d'ogni proteina è frutto di un preciso determinismo genetico. Il rilievo, di per sé ovvio, non fa che spostare il quesito più a monte. Ma quello che, in ogni modo, è veramente meraviglioso è il rapporto tra struttura e attività biologica dell'enzima. Infatti, non solo la sua rigorosa specificità di azione, ma persino la sua funzionalità catalitica sono strettamente condizionate, in ogni enzima, dalle specifiche e apparentemente immotivate sequenze di amminoacidi della sua catena polipeptidica e dalla lunghezza di questa.

Vorrei, qui, introdurre la seguente osservazione. La stessa complessità dei sistemi biologici è causa ch'essi si caratterizzino per l'intrinseca loro instabilità o per il loro essere ben lontani dalla condizione di equilibrio termodinamico. Ciò determina che, anche quando non crescono o quando non svolgono alcun lavoro riconoscibile dall'esterno, per poter sopravvivere i sistemi viventi sono obbligati a una continua sintesi di proteine, acidi nucleici e altri biopolimeri partendo da costituenti a molecola più piccola e più semplice. La vita, in altre parole, è legata a un continuo, complesso, ordinato e perfettamente controllato metabolismo. Questo vuoi dire che già al suo primo apparire, e già nella sua forma più elementare, il primo sistema biologico, appunto per vivere o, più esplicitamente, per essere vivo, doveva già disporre di tutto il gran sistema di catene polipeptidiche la cui diversa sequenza di radicali amminoacidici (sequenza non imposta da precise leggi chimiche e priva di riconoscibile logica) è condizione della loro attività catalitica e della loro capacità di mettere, e di mantenere, in continuo movimento, controllandolo in ogni suo punto, il prodigioso intreccio di reazioni chimiche di che si compone il metabolismo. Implicitamente, ciò fa pensare che già la primissima forma di vita doveva possedere un sistema genetico capace di indurre, di regolare e di controllare la sintesi di tutta la grande serie di proteine specifiche per struttura e specifiche per azione catalitica, nonché un sistema metabolico capace, mediante controllato ricorso a reazioni non spontanee, della continua sintesi dei materiali necessari al mantenimento della vita; fra i quali materiali quelli che consentono la continua interazione fra apparato genetico e apparato metabolico. L'apparire della vita, e delle strutture che le danno supporto, sembra dunque essere stato un fenomeno contrario a ogni principio di termodinamica e che tutt'insieme, in un unico balzo, ha compiuto uno smisurato salto di entropia negativa.

LA GEOMETRIA TRIDIMENSIONALE DEGLI ENZIMI NE CONDIZIONA IL FUNZIONAMENTO. — Anziché fra le conclusioni finali, ho posto qui questa riflessione per ottenere ch'essa sia tenuta presente durante la lettura di quello che segue. Ritorniamo dunque all'esame della struttura delle proteine enzimatiche. Dal momento che, come ho poco sopra ricordato, tutte le molecole della stessa specie di enzimi presentano invariabilmente la medesima struttura, è da ritenere che questa struttura abbia un preciso significato e costituisca il necessario presupposto per la funzionalità dell'enzima.

È da ricordare, per prima cosa, che non tutta la lunga (e talora lunghissima) catena polipeptidica dell'enzima ha parte attiva nell'azione di questo. Al contrario, la proprietà catalitica è localizzata in un tratto molto ristretto (il sito attivo) che comprende solo una piccola frazione del numero totale dei radicali amminoacidici che compongono la proteina. Il sito attivo ha, nella catena polipeptidica, una precisa localizzazione, diversa nelle diverse specie enzimatiche; e, quanto all'attività catalitica, tutto il resto della catena è, sotto questo punto di vista, del tutto inerte.

Un altro importante rilievo riguarda la struttura geometrica della proteina enzimatica; struttura che, allo stato nativo è filamentosa. Ebbene, in questo stato di filamento bidimensionale la catena polipeptidica dell'enzima non gode di alcuna proprietà catalitica; per ottenere la quale è indispensabile che la proteina assuma una configurazione tridimensionale ben definita secondo una geometria specifica e diversa per ogni diversa proteina. Occorre, per dire la stessa cosa con linguaggio formale, che, abbandonando la struttura primaria di proteina filamentosa, essa assuma la struttura secondaria di proteina globulare.

Quel che avviene è presto detto. Spontaneamente, e in maniera del tutto autonoma, il filamento proteico si ripiega più e più volte su sé stesso così da dare origine a una specie di intrica-

to e compatto gomito. È evidente che la catena filamentosa potrebbe ripiegarsi in migliaia di modi diversi così da assumere migliaia di configurazioni finali diverse. Eppure la medesima specie di proteina enzimatica si ripiega sempre allo stesso modo e assume sempre la medesima configurazione finale che è dunque specifica. Si tratta di un risultato di fondamentale importanza. La funzione catalitica di ogni proteina enzimatica è infatti legata all'organizzazione spaziale che, ripiegandosi, essa finisce per l'assumere; e ciò è tanto vero che basta provocare una sia pur modesta variazione della geometria tridimensionale della proteina (<sup>9</sup>) perché, anche se questa variazione non è stata accompagnata da alcuna modificazione chimica, l'enzima perda la sua attività. Se ne può concludere (ma è una conclusione che pone numerosi quesiti e, al tempo stesso, suggerisce numerose spiegazioni) che i fattori determinanti l'attività (più precisamente: l'attività specifica) di ogni data proteina enzimatica sono due: la sua struttura chimica e la sua forma geometrica.

Che il fattore chimico sia determinante, è abbastanza ovvio. A tutta prima meno comprensibile è l'importanza del fattore relativo alla configurazione spaziale. E tuttavia la «genialità» della trovata relativa all'ottenimento della specificità enzimatica riguarda in modo particolare la dipendenza della specificità dalla geometria tridimensionale. Va anche aggiunto che proprio l'importanza di questo fattore fornisce la spiegazione di molte altre cose.

In realtà, l'importanza della configurazione spaziale specifica (alla quale è subordinata la specificità dell'azione catalitica dell'enzima) non riguarda (o meglio: non riguarda in modo diretto) l'intero complesso della proteina. Il fatto è che, ripiegandosi in un certo modo, e assumendo una certa forma, la proteina enzimatica ottiene che una certa forma spaziale venga assunta da quel suo segmento dove è localizzata l'attività catalitica; e che la forma spaziale del sito attivo corrisponda rigorosamente alla forma spaziale delle molecole del substrato per il quale l'enzima è specifico. Il significato della «struttura secondaria» sta qui; ed è in tal modo che l'enzima realizza (in maniera autonoma, peraltro subordinata al determinismo genetico) la stereospecificità che gli consente di riconoscere, discriminandole, altre molecole e gli isomeri di queste.

LA SEQUENZA DEI RADICALI AMMINOACIDICI E LA CONFORMAZIONE SPAZIALE DELLE PROTEINE ENZIMATICHE. – Altro interrogativo. S'era appena osservato che, passando dalla struttura primaria a quella secondaria, il filamento polipeptidico potrebbe, teoricamente, ripiegarsi in migliaia di modi diversi così da assumere altrettante possibili geometrie tridimensionali. Accade invece che, in ogni specie enzimatica, il filamento si pieghi sempre allo stesso modo e dia sempre origine alla stessa forma. È allora evidente che solo uno dei modi di ripiegamento teoricamente possibili è possibile di fatto; e che deve esistere qualche fattore che obbliga il filamento d'ogni singola proteina a ripiegarsi e a farlo in un'unica e strettamente specifica maniera, contemporaneamente impedendo ogni altro tipo di ripiegamento. Da questo fattore, di conseguenza, deve dipendere che il sito attivo sia messo in grado di svolgere la sua attività catalitica.

Ebbene, questo fattore è rappresentato dal tipo specifico di sequenza degli amminoacidi nella catena polipeptidica; più precisamente, dalla posizione relativa di radicali amminoacidici capaci di interagire fra di loro, di attirarsi reciprocamente avvicinandosi il più possibile e contestualmente ripiegando su sé stesso il filamento polipeptidico.

I principali tipi di «legami secondari» che così si formano sono ponti di idrogeno e, soprattutto, legami idrofobici che si formano per reciproca coesione delle catene laterali formate da idrocarburi apolari di taluni amminoacidi (quali la glicina, l'alanina, la valina, la leucina e l'isoleucina). I gruppi apolari non formano legami a idrogeno e ciò fa sì che, in mezzo acquoso qual è il protoplasma cellulare, la presenza di radicali amminoacidici con catene laterali idrocarbonate si traduca nella tendenza della proteina ad adottare una configurazione tridimensionale che è determinata dalla posizione dei gruppi apolari, e tale da minimizzare la superficie di contatto tra l'acqua e gli idrocarburi idrofobi. Per tal modo, la proteina assume la forma globulare (o pseudo-globulare) il più possibile compatta. In essa gli amminoacidi apolari tendono a stiparsi nell'interno della molecola mentre i gruppi carichi si trovano sulla superficie, a contatto col mezzo acquoso. Ma il punto sul quale vale la pena di insistere è che la configurazione spaziale

<sup>9</sup> Variazione, o deformazione, facilmente ottenibile in laboratorio mediante riscaldamento, sia pure modesto, di estratto purificato di enzimi.

di ogni singola specie di proteina enzimatica (dalla quale dipende la specificità funzionale della proteina) è imposta dalla specifica sequenza dei suoi radicali amminoacidici. Sequenza che, apparentemente casuale, ha dunque un ben preciso e determinante significato.

La realizzazione di quel che precede è peraltro subordinata a una caratteristica molto particolare dei legami che tengono unita la catena polipeptidica, l'asse della quale è costituito dall'alternarsi del legame peptidico CO-NH con la coppia di legami NH-CH e CH-CO. Sono tutti stabili legami covalenti, ma a questo carattere il legame peptidico CO-NH unisce quello d'essere tanto rigido da immobilizzare, uno rispetto all'altro, i due radicali amminoacidici che ne sono uniti. La natura dei legami NH-CH e CH-CO è invece tale da consentire ai componenti di ognuna di queste due coppie di ruotare uno rispetto all'altro, ciò che è condizione dell'altrimenti impossibile flessuosità del filamento proteico e della sua capacità di passare dalla struttura primaria a quella secondaria, in tal modo acquisendo la capacità catalitica.

LUNGHEZZA DELLA CATENA POLIPEPTIDICA E STABILITÀ DELLA SUA STRUTTURA SECONDARIA. – L'esame della struttura delle proteine enzimatiche offre la possibilità di qualche altro rilievo. Può, ad es., apparire non chiaro il fatto che il sito impegnato nell'attività catalitica dell'enzima comprenda solo una piccola frazione del numero complessivo dei radicali amminoacidici della catena polipeptidica. Da una parte e dall'altra del sito attivo, la catena si prolunga dunque con una serie di radicali cataliticamente inattivi il cui numero è, o può apparire, enorme rispetto al numero di quelli attivi. Si capisce bene che, se isolato, il sito attivo non potrebbe assumere la configurazione spaziale che gli viene assicurata dal complesso ripiegarsi di un filamento convenientemente allungato sull'una come sull'altra sua estremità. È anche da immaginare che le molteplici interazioni che condizionano l'associarsi delle molecole del substrato con l'area ricettiva della molecola polipeptidica dell'enzima richiedano che quest'area sia liberamente esposta. L'area cataliticamente attiva, di conseguenza, non dovrebbe partecipare attivamente ai ripiegamenti che le danno la necessaria specificità. Pur tenuto conto di ciò, resta l'impressione che la lunghezza complessiva del filamento polipeptidico sia molto largamente esuberante e richieda, se esiste, qualche altra spiegazione.

Ebbene, di spiegazioni ne esistono probabilmente più di una oltre a quella che io mi limito a segnalare. Il significato della specifica forma spaziale che la proteina enzimatica assume passando dalla struttura primaria a quella secondaria non si esaurisce con l'assicurare l'indispensabile stereospecificità al sito attivo. Perché l'enzima funzioni bisogna che, una volta realizzata, la sua struttura secondaria goda di una sufficiente stabilità; e l'organizzazione geometrica delle proteine globulari è proprio quella che le assicura il massimo di stabilità. I legami peptidici CO-NH che legano uno all'altro in catena i radicali amminoacidici sono legami covalenti, pertanto molto forti e tali da garantire molta energia all'associazione, in serie lineare, di un radicale all'altro. Nella costruzione spaziale delle proteine globulari, peraltro, questi sono gli unici legami covalenti. Voglio dire che mentre la struttura filamentosa primaria è mantenuta da forti legami che ne assicurano la stabilità, la stabilizzazione della struttura secondaria, e dei complicati ripiegamenti che la caratterizzano, è interamente affidata a deboli legami non covalenti quali sono i ponti d'idrogeno, le eventuali interazioni elettrostatiche tra siti con carica opposta e soprattutto (soprattutto perché sono le principali responsabili della struttura organizzata alla cui energia di stabilizzazione danno il maggior contributo) le forze idrofobiche che, in fondo, altro non sono che la tendenza dei residui apolari a raggrupparsi insieme a causa del tipo della loro relazione con l'acqua.

Ciò determina che la stabilità della struttura funzionale delle proteine può essere ottenuta solo dalla cooperazione di un grandissimo numero di interazioni intramolecolari di tipo non covalente. La conclusione che ne deriva è che gli atomi, o i raggruppamenti atomici, che interagiscono fra di loro devono avere, nel filamento proteico, una posizione fissa; che una sequenza fissa devono avere le diverse specie di amminoacidi che si susseguono nella serie polipeptidica d'ogni determinata proteina; infine che la stabilità della costruzione tridimensionale richiede che elevatissimo sia il numero degli amminoacidi che ad essa partecipano e, in definitiva, che, indipendentemente dalla lunghezza del sito attivo, molto grande sia la lunghezza del filamento.

VITA ED ENZIMI. – Un ultimo quesito, suggerito dalla struttura del biopolimero (voglio dire del polipeptide enzimatico), potrebbe riguardare la scelta dei monomeri. Perché, se polimero

dev'essere, è fatto proprio da amminoacidi? In verità, più che di un quesito si tratta di un cavillo. Così com'è strutturata, la catena polipeptidica funziona alla perfezione e questo basta a spiegare perché sia fatta così. Del resto, ognuna delle osservazioni che, nelle pagine immediatamente precedenti, riguardano la struttura delle proteine in generale, e delle proteine enzimatiche in particolare, concorre, io credo, a dar piena ragione non solo della natura dei monomeri ma addirittura di ogni particolare della struttura enzimatica in relazione alla funzione che agli enzimi è richiesta.

Ancorché cavilloso, in ogni modo, il quesito merita attenzione perché offre lo spunto per ribadire la constatazione che niente, nella struttura enzimatica (meglio: neanche nella struttura enzimatica), è lasciato al caso; inoltre per considerare quanto l'enzima sia un prodigioso congegno e quanto ingegnosamente <sup>^n</sup> ogni suo minimo particolare, esso risolva, prevenendole, ogni difficoltà d'impiego così da garantire, con tutto l'insieme delle sue strutture la perfetta esecuzione delle funzioni che gli sono assegnate. Tanto più prodigioso congegno, quello enzimatico, in quanto – vale la pena di ribadirlo – esso ha dovuto essere, di necessità, pienamente funzionante già nella torma con la quale, per la prima volta, si è manifestata la vita.

È superfluo dire che altro è il corredo enzimatico di un organismo superiore e altro è il corredo enzimatico di un procariota. L'evoluzione delle strutture, l'evoluzione delle funzioni e l'evoluzione del metabolismo implicano, non occorrerebbe dirlo, l'evoluzione anche delle proteine enzimatiche e del loro corredo. Resta che i Procarioti posseggono, perfettamente funzionanti, tutti gli enzimi di cui la loro cellula abbisogna; e che, anche se era ancor più semplice dei Procarioti, la prima forma di vita, se tale era, doveva avere, del tutto funzionanti, tutti gli enzimi di cui, per vivere, riprodursi e così avviare l'evoluzione, essa aveva bisogno. Merita anzi risalto il fatto che l'impatto diretto del meccanismo evolutivo (dico delle mutazioni geniche che ne sono il fondamento) riguarda proprio le proteine in genere e quelle enzimatiche in particolare. Tanto da potersi dire che l'evoluzione (l'evoluzione del metabolismo, delle strutture e delle funzioni) passa per l'evoluzione enzimatica e, in certo modo, ne è diretta espressione.

CONDIZIONE DELL'ATTIVITÀ CATALITICA È L'INSTABILITÀ DEL COMPLESSO ENZIMA-SUBSTRATO. – Il tema cui sono dedicate le pagine che seguono è ancora lo stesso e riguarda ancora il prodigioso insieme di meccanismi che regolano i più fondamentali aspetti della vita di ogni cellula. La vita esige un continuo e complesso metabolismo. Contestualmente, esige il perfetto controllo dell'attività metabolica. Ciò viene ottenuto da una parte con la rinuncia alle reazioni chimiche a bassa energia di attivazione (o, per dire press'a poco la stessa cosa in altro modo: col rifiutare le condizioni d'ambiente che consentono lo spontaneo svolgimento di reazioni ad alta energia di attivazione); e, dall'altra, col ricorso a biocatalizzatori dotati sia di specificità di reazione che di specificità di substrato. Viene così ottenuto che il chimismo metabolico sia possibile in condizioni normali; ma l'ordinato svolgimento della fitta rete di diverse vie metaboliche ne esige il più rigido controllo, una rispetto all'altra e ciascuna in ogni suo punto, così da ottenerne non solo il perfetto equilibrio ma anche di regolarne l'intervento in funzione della necessità.

A questo argomento vorrei premettere un cenno sulle modalità d'azione degli enzimi. Il lettore non ignaro di questi argomenti sa che il processo enzimatico si svolge, peraltro con estrema rapidità, attraverso tre fasi. La prima, pressoché istantanea, porta alla formazione rapidamente transeunte di un complesso tra enzima e substrato. Segue la fase catalitica. Da ultimo il complesso si decompone originando il prodotto della catalisi e rimettendo in libertà l'enzima senza che questo abbia subito alterazioni di sorta.

L'azione di catalisi è un fenomeno chimico il cui interesse sta essenzialmente nel fatto che la cellula sa farvi continuo ricorso. Dal punto di vista strettamente biologico, altri commenti sarebbero forse superflui. Basti ricordare che l'enzima agisce non forzando gli equilibri chimici della reazione ma favorendo il superamento delle barriere cinetiche mediante la trasformazione di una reazione ad alta energia di attivazione in più reazioni, tutte a bassa energia di attivazione.

Credo che, dal punto di vista biologico, interesse maggiore abbia soprattutto la prima fase, quella che porta alla formazione del complesso enzima-substrato. Enzima e substrato interagiscono chimicamente fra loro e ottengono di legarsi l'uno all'altro mediante molteplici legami chimici. Il punto da chiarire riguarda la «razionalità» del fatto che tutti questi molteplici legami sono generalmente deboli legami di tipo non-covalente. C'è un senso (intendo un senso di carat-

tere condizionante) in questo particolare? Ebbene, una caratteristica delle reazioni attivate per via enzimatica è l'estrema rapidità del loro decorso. Di ciò è condizione (o è una condizione) che il complesso enzima-substrato possa farsi, e possa poi disfarsi, molto rapidamente. In buona misura, la resa dell'attività catalitica dipende proprio dall'instabilità del complesso enzima-substrato, garantita, appunto, dall'assenza di stabili legami covalenti. È da aggiungere che il recupero dell'enzima inalterato e inalteratamente funzionante, alla fine del processo catalitico, è possibile solo se non si sono formati, nel complesso, legami stabili. Del resto, la stessa stereospecificità dell'enzima può funzionare solo se il sito attivo offre alle molecole del substrato una superficie attiva di forma complementare, tale da consentire che parecchi atomi dell'enzima e del substrato possano interagire senza che, tuttavia, il complesso divenga stabile.

Anche sotto questo aspetto, in definitiva, è da dubitare che la funzionalità degli enzimi sia stata ottenuta gradualmente come risultato di un progresso evolutivo e non fosse invece pienamente, e di necessità, operante già nella prima forma di vita. Un enzima non avrebbe mai potuto funzionare se nel suo complesso con il substrato fosse intervenuto qualche (probabilmente anche uno solo) legame covalente.

IL CONTROLLO DEL METABOLISMO E LA SINFONIA DEGLI ENZIMI. — La vita è la massima espressione della razionalità e della logica. La cellula (quella singola dei più primitivi fra gli organismi conosciuti, al pari di ogni singola cellula degli organismi superiori) è un mondo di razionalità. Razionalità perfetta ha l'identificazione (mirabilmente sicura e mirabilmente logica) delle condizioni — spesso paradossali, sempre tremende al punto da apparire proibitive — che devono essere attuate perché possa esistere la vita. Perfetta logica ha la presenza, in ogni cellula, di tutto un complesso insieme di meravigliosi congegni che, con perfetta razionalità e con rigorose, sorprendenti metodiche, danno elegante soluzione a ognuno dei mille problemi posti dalla vita in ciascuno dei suoi tanti aspetti. Fra questi, e anche se non più degli altri, il metabolismo è un aspetto senza dubbio esemplare. Mirabile esempio di razionalità, di logica e di perfetta corrispondenza fra struttura e compito funzionale, sono senza dubbio i congegni cui è affidata l'attuazione del metabolismo: intendo dire gli enzimi. Ma, se avesse un senso comparare la stupenda perfezione dei singoli meccanismi che insieme fanno andare la macchina della vita, vorrei dire che, ancor più degli enzimi, che del lavoro metabolico sono gli attrezzi, merita ammirazione — per la sua logica, la sua puntuale razionalità, ma anche come espressione concreta dell'idea di raffinata bellezza — il complesso sistema di controllo, in ogni suo punto, dell'attività metabolica. Nei gran macchinario della vita d'ogni cellula, ogni molecola enzimatica svolge, per proprio conto, il suo specifico lavoro. Ma affinché il macchinario chimico abbia valore di apparato fisiologico, è indispensabile che il lavoro di ogni singola molecola enzimatica abbia coerenza col lavoro di tutte le altre molecole enzimatiche così che la grande sinfonia di tante specie enzimatiche diverse risulti integrata in un'unica entità funzionale; possa tutta insieme, a seconda delle necessità contingenti, accrescere oppure diminuire la sua produttività; e, docile al variare delle esigenze, possa prontamente introdurre nuove lavorazioni, sospenderne altre, di ognuna separatamente variare il ritmo e in ogni momento modulare i suoi singoli prodotti.

Tutto questo per dire come l'immenso numero di reazioni e di sequenze di reazioni chimiche da cui dipende la vita (quelle di trasformazione di piccole molecole e di sintesi di prodotti macromolecolari, come pure quelle che mobilitano il potenziale chimico e lo rendono utilizzabile) deve essere necessariamente assoggettato a un minuzioso controllo capace di regolarlo adattandolo, in ogni momento, alla variabilità della situazione. Tutto questo, inoltre, per sottolineare come anche la, forma più elementare e più primitiva di vita debba necessariamente (e fin dall'inizio abbia dovuto) essere capace di questo controllo, la necessità del quale ne spiega anche la logica.

La complessità del relativo, e peraltro stupendo, capitolo di biologia cellulare impedisce di entrare qui nei suoi particolari. A semplice titolo di richiamo di conoscenze che penso già acquisite (o che raccomanderei di acquisire) mi limito pertanto a molto incompleti e molto superficiali accenni.

Schematicamente, è col ricorso a due tipi di meccanismi che la cellula ottiene il perfetto controllo del proprio metabolismo: direttamente con la regolazione dell'attività dei singoli enzimi e, indirettamente, con la regolazione della sintesi di enzimi.

Il primo meccanismo è affidato agli enzimi allosterici: una categoria di proteine regolatrici che, alle normali proprietà enzimatiche, uniscono quella di riconoscere altri composti (uno o più) a struttura simile a quella del substrato per così dire legittimo e che, associati in maniera stereospecifica con l'enzima, si comportano come effettori e ne modificano l'attività inibendola oppure incrementandola. Gli effettori, pur regolando l'attività dell'enzima, non partecipano alla reazione enzimatica e, generalmente, formano con l'enzima un complesso non covalente e prontamente reversibile, la cui rottura rimette in libertà, senza alcuna modificazione, sia l'effettore che l'enzima.

Si conoscono numerose modalità con le quali le interazioni allosteriche esercitano la loro funzione regolatrice. Un caso di inibizione si ha quando il prodotto finale di una sequenza metabolica inibisce l'enzima che catalizza la prima reazione della medesima sequenza. Ciò consente al prodotto della sequenza, sempre costituito da un composto che rappresenta una tappa fondamentale del metabolismo, di regolare, col variare della sua concentrazione, la velocità della sua stessa sintesi. Il caso contrario si ha quando l'enzima che catalizza la prima reazione è attivato da un prodotto di degradazione del metabolita finale. Altre modalità consistono nell'attivazione, da parte del metabolita di una determinata sequenza, del primo enzima di una sequenza diversa e indipendente, che porta alla sintesi di un composto fondamentale; oppure nell'attivazione di un enzima da parte di un precursore, più o meno lontano, del suo diretto substrato o, come avviene molto spesso, da parte del suo stesso substrato. È anche da dire che, di solito, la funzionalità degli enzimi allosterici è contemporaneamente regolata dalla cooperazione o dall'antagonismo di più effettori. L'enzima li sa riconoscere tutti e la sua attività è funzione della loro concentrazione relativa (substrato compreso). Aggiungo infine che, in esatta opposizione a quanto avviene con gli enzimi non allosterici, l'azione degli effettori sugli enzimi allosterici aumenta, in un primo tempo, più rapidamente della loro concentrazione.

Molte altre cose, e molto più estesamente, dovrebbero essere ricordate per meglio darsi conto del funzionamento delle proteine enzimatiche allosteriche. Penso tuttavia che i pochi e scheletrici cenni ai quali mi limito siano sufficienti a mostrare come, all'assoluta necessità della cellula d'essere capace di dominare nel suo complesso e in ogni suo punto il funzionamento della propria attività metabolica, faccia pieno e coerente riscontro il possesso di un sistema di finissimi controlli che ne garantiscono l'esatta regolazione. È stato calcolato (Monod) che il sistema di enzimi allosterici conferisce alla cellula una «potenza cibernetica e teleonomica» un milione di miliardi di volte superiore a quello di un relè elettronico di uguale peso e dotato di identiche prestazioni.

IL CONTROLLO DEI CONTROLLORI. LA CELLULA BATTE L'ORGANISMO. – Il coordinamento dell'attività metabolica della cellula, peraltro, non è ottenuto solo influenzando, per via diretta, sugli enzimi. Contemporaneamente a questo, e come avevo prima ricordato, funziona un altro meccanismo che, intervenendo più a monte e cioè sulla sintesi di RNA<sub>m</sub>, ottiene, per via indiretta, il controllo della sintesi di proteine enzimatiche. Si tratta di un meccanismo molto più complesso, del quale ancora poco si sa. Sicuramente sono parecchi i suoi sistemi di funzionamento e il meglio noto è quello che nei batteri, come in *Escherichia coli*, regola l'utilizzazione dei galattosidi quale il lattosio. È un caso (che peraltro ne è solo un esempio) in cui la sintesi degli indispensabili enzimi avviene solo se sia presente il substrato rispetto al quale essi sono specifici. In colture di *Escherichia* su terreno privo di galattosidi, la sintesi delle proteine che ne condizionano l'utilizzazione è pressoché nulla (per la precisione, sono tre — in questo batterio — i necessari tipi di proteine: una che consente allo zucchero di entrare nella cellula attraverso la membrana; una seconda che ne catalizza l'idrolisi; e una terza, di minore importanza, il cui significato non è chiaro). Ma nel giro di circa 2 minuti dopo l'aggiunta sperimentale di lattosio al substrato di coltura, il tasso di sintesi delle tre proteine aumenta di circa 1000 volte; e ritorna poi al primitivo valore, prossimo allo zero, non appena il lattosio (che dunque funziona da induttore) sia stato esaurito.

Credo che un aspetto particolarmente interessante di questo rapporto tra presenza del substrato e possibilità di farne uso, stia nel fatto che, in assenza del galattoside, la sintesi degli RNA<sub>m</sub> dai quali dipende la sintesi delle corrispondenti proteine rimane bloccata. Mentre dimostrano l'estrema rapidità della sintesi, provocata dallo zucchero induttore, degli RNA<sub>m</sub> e della loro traduzione in proteine, questi risultati danno anche testimonianza della brevità della vita

^dell'RNA<sub>m</sub> e ne spiegano contemporaneamente la logica: l'effimera stabilità dell'RNA<sub>m</sub> è, assieme a numerosi altri, necessario fattore della regolazione della sintesi proteica.

Un altro, e non certo secondario motivo d'interesse di questi risultati, sta nell'interdipendenza, ch'essi mettono in luce, fra attività metabolica citoplasmica e attività dell'apparato genico nucleare. Ciò che, in ultima analisi, vale a dare, della cellula, l'idea di una unità funzionale.

Quanto al meccanismo da cui dipende il blocco, o lo sblocco, della sintesi degli RNA<sub>m</sub> specifici, mi limito a ricordarne un sintetico schema. Del relativo sistema fa parte un gene regolatore che induce la sintesi – continua ma molto ridotta – di una proteina che riconosce specificamente il segmento operatore interessato alla sintesi dei messaggeri e che, funzionando da repressore, gli si associa formando un complesso non covalente e reversibile, per tal modo bloccando la sintesi dei messaggeri sui rispettivi geni strutturali. La proteina repressore riconosce peraltro anche il galattoside, con la cui molecola forma un complesso reversibile che implica la dissociazione del repressore dal segmento operativo e, contestualmente, sblocca la sintesi dei messaggeri. È dunque lo stesso substrato che funziona da induttore della sintesi delle proteine che ne condizionano l'utilizzazione.

È molto difficile, e forse è impossibile, crearsi, nella mente, un'immagine del fantastico insieme di tanti meravigliosi congegni, di tanti macchinari, di tanti stupefacenti meccanismi – tutti fra di loro collegati, tutti perfettamente funzionanti, tutti sottoposti a tutta una serie di prodigiosi sistemi di sicurezza e di controllo – che sono indispensabili per far andare la vita e sono pertanto presenti in ogni singola, microscopica cellula. Sicuramente, è giusto oggetto di ammirazione il complesso insieme di sistemi che, già a partire dagli organismi pluricellulari di ancor modesta posizione evolutiva, coordinano le attività delle diverse parti del corpo e – di ciascuna e del tutto unico che congiuntamente compongono – dirigono le funzioni. Ebbene, in ogni singola cellula esiste una rete di sistemi di coordinamento ancor più complessa, completa già nelle forme unicellulari più primitive. Credo che ciò sia motivo di ancor più stupefatta ammirazione; e meriti inoltre, io penso, disponibilità a un'attenta e non superficiale meditazione.

## Capitolo VII

IL NUCLEO, IL CITOPLASMA E IL LORO SIGNIFICATO. — La cellula procariotica e la cellula eucariotica sono indubbiamente diverse; e per chiunque metta gli occhi al microscopio la loro diversità subito si impone, subito risplende ed è, vorrei dire, clamorosa. Sono due citologie manifestamente differenti. E tuttavia la differenza è solo formale. Lo schema della cellula è sempre lo stesso e non può a meno d'essere invariabilmente lo stesso perché, determinato dalla immutabile logica, o essenzialità, della vita, è, della vita, determinante: un «apparato riproduttore» e un «apparato somatico», il tutto protetto da una membrana superficiale.

L'apparato riproduttore è il trasmettitore della vita e dei propri specifici segnali. Suo impegno è d'esserne il continuatore. Logicamente (o necessariamente) suoi costituenti sono i geni; e questi si esprimono determinando la struttura chimica del «soma» e guidandone la morfologia e l'attività funzionale. Operatore di vita e capace di perpetuarsi, l'opera e l'importanza dell'apparato riproduttore non finiscono con la morte della cellula di cui esso è parte ma, fintantoché la sua schiatta non si spenga, riecheggia nel tempo attraverso un numero senza necessario limite di generazioni.

Non meno essenziale, peraltro di carattere finito, è l'importanza del «soma». Suo compito è di servire l'apparato riproduttore al punto da condizionarne la capacità di esprimersi (soggettivamente) e quella di riprodursi. Compito fondamentale del soma è anche quello di esprimere (oggettivamente), con la propria struttura e la propria funzionalità, il patrimonio genico dell'apparato riproduttore; e di offrirsi, in tal modo, all'esame della selezione.

Procariotica o eucariotica che sia, questa è, di necessità, la maniera con la quale la vita si realizza e, ottenendo di riprodursi, ottiene di evolversi; e questa è la cellula. La primitività di quella dei Procarioti non consiste nella mancanza di funzioni ma nella semplicità (un poco rozza) della struttura: non ha membrane interne (ma nei Procarioti autotrofi, quali sono le Cianofitocce, sono già presenti le membrane fotosintetiche). Una generale tendenza del processo evolutivo è la specializzazione; e si può dire che il primo traguardo raggiunto dall'evoluzione riguarda proprio questa tendenza ed è stato raggiunto a livello cellulare. La cellula ha imparato a munirsi di membrane limitanti interne, si è compartimentata ed è in tal modo divenuta cellula eucariotica.

Avvolto da una membrana che lo delimita dall'apparato somatico, l'apparato riproduttore è divenuto il *nucleus cellulae*. Nell'apparato somatico, altre membrane rivestono (facendone altrettanti organuli) porzioni plasmatiche che il particolare corredo, o la particolare concentrazione, di enzimi specializza a particolari funzioni.

Nessuno negherà che la compartimentazione abbia aumentato, a confronto della cellula procariotica, l'efficienza funzionale di quella eucariotica. Ma è anche vero che, in fondo, dando alla cellula eucariotica nuova e definitiva struttura, la compartimentazione ha reso morfologicamente riconoscibili, senza aggiungerne di nuove, funzioni essenziali necessariamente presenti anche nella cellula procariotica; cosicché lo schema concettuale di cellula è rimasto immutato.

Pro- o eucariotica che sia, la cellula è un sistema che trae dall'integrazione strutturale e dalla cooperazione funzionale dei suoi due apparati la possibilità d'essere, di persistere, di perpetuarsi, insomma di vivere. Più che di idee (dico di queste che sto esponendo) si tratta di constatazioni assolutamente ovvie, tuttavia capaci d'offrire lo spunto per qualche considerazione.

Mi pare sia difficile nutrire interesse per la Biologia e non avvertire il tormento dei grandi problemi della vita. Lo dico anche per scusarmi del ripetuto mio ritorno al medesimo tema. E mi pare difficile scindere l'idea di vita dall'idea di riproduzione: continua, tenace, addirittura puntigliosa, a sfida – pur senza violarle – delle grandi leggi di Natura.

La vita, la sua nascita, il suo mantenimento e la sua riproduzione suppongono un ininterrotto processo di trasformazione di piccole molecole povere di potenziale chimico, in grandi molecole ricche di energia libera e di informazione. La stessa complessità dei tanti processi che insieme ottengono la vita, richiede la costruzione di macromolecole nelle quali gruppi funzionali diversi abbiano precisa collocazione. Si potrebbe dire che la vita è massima espressione dell'idea di ordine. Col suo nascere, il suo crescere, il suo mantenersi e il suo riprodursi, la vita risale il corso dell'entropia e, in questo senso, va contro tempo. Obbligatoriamente, in ogni modo, la cellula è sede di un continuo flusso di materiali e di energia, quanto a dire del processo

che indichiamo col termine di metabolismo. È importante rilevare, a questo riguardo, che se per metabolismo intendiamo tutto il complesso insieme di trasformazioni chimiche che, a partire da piccole molecole inorganiche, portano alla costruzione delle grandi molecole organiche di cui la cellula è composta – trasformazioni accompagnate da un ininterrotto processo di mobilitazione di potenziale energetico – bisogna precisare che (come sembra attestato dall'assenza di ribosomi nel nucleo) l'intero metabolismo cellulare ha esclusiva sede nel citoplasma e nei suoi organelli. Questo è dunque il significato della presenza, in tutte le cellule, dell'apparato somatico; e questo è anche il suo compito: svolgere il metabolismo. Questa è anche la giustificazione della struttura chimica dei suoi componenti.

Anche se non esclusivamente, peraltro in misura del tutto preponderante, il citoplasma (con i suoi organelli) è fatto di proteine; e, direttamente o indirettamente, tutte le proteine, si tratti di proteine enzimatiche, si tratti di proteine regolatrici, si tratti di proteine strutturali, sono impegnate nel metabolismo. Addirittura, tutto il metabolismo, in ogni sua linea e in ogni punto di ciascuna di queste, è spinto da proteine enzimatiche. Tutto quello che avviene nella cellula, intendo dire tutto quello che, nella cellula, richiede operazioni chimiche e movimento di potenziale energetico, è opera di proteine enzimatiche. Le proteine stesse, tuttoché su progetto e su commissione del nucleo, sono sintetizzate da altre proteine enzimatiche. Al controllo e alla guida del gran lavoro metabolico delle proteine enzimatiche, inoltre, hanno parte diretta altre proteine quali quelle regolatrici e quelle strutturali. Tutto avviene nel citoplasma; il quale può essere visto come essenzialmente costituito da una miriade di molecole proteiche, per la più gran parte enzimi di un enorme numero di specie, incessantemente impegnati, finché la cellula vive, in un frenetico e tuttavia ordinatissimo lavoro di trasformazioni e di sintesi. E questa immane, estremamente complessa, attività che da supporto alla vita; è dal prodigioso metabolismo citoplasmico che la vita riceve sostegno. Addirittura, sono gli enzimi che fanno andare la vita. E tuttavia, se la vita si esprime attraverso la riproduzione, bisogna dire che né gli enzimi sono la vita, né la vita consiste nel metabolismo citoplasmico che dell'attività enzimatica è il frutto. Perché, dunque, senza citoplasma (intendo: senza l'attività che nel citoplasma si svolge) non vi può essere vita (tanto che, per vivere e per continuare a vivere, le molecole virali che di citoplasma sono prive, vanno a cercarselo in cellule altrui)? Ridotto all'osso, qual è il senso del gran lavoro del citoplasma?

Non è certo difficile rispondere a questi interrogativi. Il citoplasma serve a fare il nucleo. Il nucleo non è che l'insieme di un certo numero di lunghe catene di DNA sulle quali, in codice, è scritto tutto l'immenso patrimonio di informazioni relative alle caratteristiche di struttura e di attività funzionale della specie. Il DNA è dunque portatore di uno specifico programma del quale è suo compito provocare l'esecuzione. Esecutore materiale di questo programma è peraltro il citoplasma al quale il DNA nucleare, senza sosta alcuna, impartisce istruzioni e invia messaggi così da dirigerne tutta l'attività. Al DNA questa funzione direzionale è resa possibile dal sistema dei tre tipi di RNA che, sintetizzati nel nucleo, passano nel citoplasma e ne guidano il lavoro, frutto del quale è la sintesi (indotta dal nucleo) di proteine: delle proteine enzimatiche, regolatrici e strutturali delle quali è, essenzialmente, costituito il citoplasma.

Il nucleo, dunque, serve a fare il citoplasma. Sintetizzate su commissione del nucleo, in ogni modo, le proteine fanno andare la macchina del metabolismo. Per fare che cosa? Obbedienti alle disposizioni del nucleo, le proteine fanno altre proteine. Il metabolismo, per tal modo, continua (o potrebbe continuare). Ma è evidente che il senso vero del metabolismo non può esaurirsi con la sintesi di proteine; né le proteine possono essere il prodotto finale cui il metabolismo tende. Le proteine sono le api, non sono il miele. La continua sintesi di nuove proteine, d'altronde, non basta a garantire la continuità del gran lavoro metabolico. Essa stessa è condizionata dalla continuità dei messaggi che provengono dal nucleo nel quale, dunque, non può fermarsi la costruzione di RNA. DNA e RNA sono catene polinucleotidiche. Il nucleo può lavorare, e può continuare a lanciare messaggi, solo se è continua la disponibilità di nucleotidi. Ma il nucleo non ne sa fare.

Il DNA viene gratificato della capacità di autoriproduzione e della capacità di autonoma produzione dei tre tipi di RNA. E solo un modo di dire, comodo perché riassuntivo. Ma è un modo di dire menzognero. Certamente più vicina al vero, anche se un poco brutale, è l'affermazione che il DNA non sa far niente e se ne rimane sempre completamente (o quasi completamente) inerte. I desossiribonucleotidi trifosfati e i ribonucleotidi trifosfati necessari per la

sintesi rispettivamente del DNA e degli RNA, vengono sintetizzati nel citoplasma dove, ovviamente, avviene anche la sintesi di tutti gli enzimi dal cui intervento queste sintesi dipendono. Dal citoplasma, i nucleotidi entrano nel nucleo solo per allinearsi nel numero e secondo l'ordine programmati. Il DNA ha solo una funzione passiva e serve solo di passivo stampo. I singoli nucleotidi trovano da soli il posto giusto. La sequenza polinucleotidica complementare a quella del DNA è dovuta all'attrazione reciproca (e alla struttura sferica) delle rispettive basi; attrazione che è massima tra guanina e citosina e, se si tratta di formare del nuovo DNA, tra adenina e timina; oppure tra adenina e uracile se si tratta di formare dell'RNA. Le operazioni di separazione delle due catene del DNA, necessarie per la presentazione dello stampo, e di formazione del legame internucleotidico, sono condizionate dall'intervento attivo di enzimi specifici appartenenti alle classi delle DNA-polimerasi oppure delle RNA-polimerasi a seconda che sia in costruzione una catena di DNA oppure di RNA. Ma il nucleo non ha ribosomi, non sintetizza proteine, non è suo compito e non è in grado di farlo, cosicché anche le polimerasi vengono formate nel citoplasma che ne è il fornitore al nucleo. Del resto, anche le proteine basiche tipo istone e quelle acide di altro tipo che partecipano alla strutturazione dei cromosomi, arrivano al nucleo dal citoplasma dove sono state sintetizzate.

Questo, dunque, è il significato vero della gran macchina metabolica del citoplasma. Nel brulichio di trasformazioni chimiche che vi hanno sede si possono riconoscere due aspetti, o due obiettivi distinti, il significato di uno dei quali è subordinato al significato dell'altro e che, tuttavia, si condizionano reciprocamente: la gran produzione di amminoacidi per farne proteine (il 1° obiettivo) necessarie perché la macchina continui a funzionare così da garantire l'assidua produzione di nucleotidi (il 2° obiettivo) di cui rifornire il nucleo. Prodotte dal citoplasma, le proteine «costruiscono» il nucleo; ma, senza il nucleo, il citoplasma non saprebbe fare le proteine.

Questo discorso non è concluso. Tuttavia lo interrompo per introdurre un inciso che ritengo di qualche rilievo.

LE INTERAZIONI NUCLEO-CITOPLASMICHE: UN REGOLARE TURBINE DI REAZIONI E DI MOVIMENTI. – È abbastanza misterioso l'intenso e continuo via vai, attraverso la membrana nucleare, di proteine e soprattutto di nucleotidi trifosfati in entrata, e di acidi ribonucleici in uscita dal nucleo. L'intero metabolismo citoplasmico è affidato all'intervento di enzimi e di altre proteine (regolatrici e strutturali) ed è pertanto condizionato da una indefessa, persino difficilmente apprezzabile attività di sintesi proteica. Se anche sommariamente, un'idea dell'enorme sua mole si può trarre dall'esame di una micrografia elettronica di una cellula opportunamente fissata. Quel che subito colpisce è la strabocchevole quantità di ribosomi. Per meglio rendersi conto della realtà, bisogna non dimenticare che quelli documentati dalla fotografia sono soltanto i ribosomi contenuti nella fettolina ultrasottile approntata per lo studio. Nell'intero volume tridimensionale di una cellula, i ribosomi formano una popolazione la cui entità dipende dall'attività metabolica della cellula stessa ma che, mediamente, comprende parecchie centinaia di migliaia di unità. È un macchinario mostruoso che da attestazione della necessità (se non fosse così non ci sarebbero tanti ribosomi) di una addirittura mostruosa (non trovo altri aggettivi) e continua sintesi di proteine.

Per realizzarla è indispensabile un continuo affluire ai ribosomi di amminoacidi di vario tipo, ogni singola molecola dei quali è portata da una specifica molecola di RNA<sub>t</sub>; e il loro impiego è guidato da una catena di RNA<sub>m</sub>. Presupposto della mostruosa sintesi proteica è una contemporanea e ancor più mostruosa sintesi delle diverse specie di amminoacidi. Ritorno su questo rilievo allo scopo di sottolineare, sia pure di passaggio, la mole, credo di poter dire sbalorditiva, del lavoro metabolico richiesto dalla vita di una cellula. Ma quello che veramente lascia attoniti è la realizzazione di ciò che occorre per ottenere la regolazione dell'attività dell'intero congegno.

La specificità delle proteine è ottenuta dall'RNA<sub>m</sub>, mentre ribosomi e RNA<sub>t</sub> sono, a questo riguardo, indifferenti. Anche l'RNA<sub>t</sub> e l'RNA<sub>r</sub> sono improbabili molecole soggette al decadimento; essi possono tuttavia affrontare, di momento in momento, qualsiasi domanda di variazione del prodotto, senza che ciò imponga la loro sostituzione. Per l'RNA<sub>m</sub> è tutt'altra cosa. L'esecuzione del programma genico, il mutare delle circostanze e il complicato svolgersi delle mille operazioni metaboliche possono chiedere ai ribosomi (a ciascuno di essi indipendentemen-

te o diversamente dagli altri) di cambiare la produzione. D'altra parte, e com'è giusto che sia per non compromettere il continuo controllo dell'intero metabolismo, la lunga catena del l'RNA<sub>m</sub> ha brevissima vita (nei batter!, dell'ordine di qualche minuto). Questo fa capire con quale rapidità il messaggio venga letto e venga portata a termine la costruzione della proteina che gli corrisponde; e potrebbe forse dar ragione sia del quasi competitivo accorrere di più ribosomi che, accodati in fila sulla stessa molecola di messaggero, ne utilizzano al più possibile l'effimera persistenza; sia della brevità della risultante catenella di poliribosomi.

Sicuramente, non tutti (né, forse, la più gran parte) dei geni del DNA sono, in ogni momento, contemporaneamente in funzione. Ma poiché sui medesimi ribosomi, e in obbedienza alla diversa specificità dei messaggi, possono essere montate le più diverse specie di proteine, la tanto fitta popolazione di ribosomi sembra significare che tantissimi ne occorrono e che (almeno schematicamente) a nessuno di essi sono mai concesse pause di lavoro.

I due RNA operai (il ribosomiale e il trasportatore), d'altronde, possono funzionare solo se non manchino loro le istruzioni, continuamente e rapidamente rinnovate, stampate sul messaggero. Vuoi dire che il microscopico nucleo è come un inimmaginabile stabilimento poligrafico nel quale migliaia e migliaia (o decine, o centinaia di migliaia) di macchine, con prodigiosa regolarità di diverso intervento e con fulminea rapidità di esecuzione, provvedono alla stampa — fintantoché occorra ripetuta — di precisi ordini di lavoro. Vuoi dire anche che dal nucleo, da tutta la superficie del nucleo, escono, e quasi sprizzano fuori, in quantità commisurata a quella dei ribosomi citoplasmici (e dunque una compatta folla) e con la frequenza regolata sulla brevità della loro vita (e dunque, nel loro complesso, senza interruzione) lunghe catene di RNA<sub>m</sub> (lunghe il triplo delle proteine ch'esse codificano) che con grande rapidità si diffondono nel citoplasma fino ai più lontani ribosomi. Vuoi dire inoltre che, a questa folla di grandi molecole in uscita dal nucleo si contrappone un'ancora più compatta folla di nucleotidi trifosfati che, di continuo sintetizzati nel citoplasma, devono rapidamente penetrare nel nucleo e raggiungere gli stampi genici sui quali disporsi e legarsi nella giusta sequenza.

Tutto questo, unitamente a tutto ciò che questo presuppone, è già abbastanza complesso e, senza aggiungere altro, è sufficiente a dare una qualche immagine del turbine di operazioni nelle quali sono senza sosta impegnati, come condizione di vita, nucleo e citoplasma (questo con i suoi organelli). A un paio di richiami credo però di non poter rinunciare.

Il primo richiamo vuoi rifarsi al frenetico andirivieni di grandi macromolecole tra nucleo e citoplasma. Frammezzo c'è una doppia membrana: quella che, nelle cellule eucariotiche, riveste il nucleo. Si trattasse di una semplice rete a larghe maglie, sarebbe già strano che le lunghe catene di RNA<sub>m</sub> non vi restino impigliate (le catene proteiche arrivano a contare 10.000 radicali amminocidici; i corrispondenti messaggeri devono dunque avere, in fila, 30.000 nucleotidi). Se si guarda al risultato, si direbbe che tutto avvenga come se non ci fosse alcuna membrana nucleare. Ma c'è, funziona perfettamente e controlla non solo la natura, ma anche la direzione del passaggio di tutto quello che l'attraversa. Ci sono, è vero, i pori o anuli (ho sentito un gran scienziato titolarli «squarci»; stava tenendo, dalla cattedra, un seminario di Biologia); ma né il loro numero, né il loro diametro sembrano poter spiegare quello che avviene. In ogni modo non si tratta di semplici buchi e anzi, per quel che si vede nelle micrografie elettroniche, essi sarebbero ripieni di un materiale in parte fibrillare e in parte granulare che toglierebbe libertà alle comunicazioni fra carioplasma e citoplasma. Come il meccanismo funzioni non è affatto chiaro. È peraltro chiaro ch'esso funziona con prodigiosa regolarità e che, sia in entrata che in uscita, esso da via libera, con la necessaria rapidità, solo alle molecole che è necessario passino.

Chi, esaminando qualche micrografia elettronica di cellula, riflettesse un poco su quel che vede, non potrebbe non essere colpito dalla gran quantità di cose che stanno in una cellula. Già il citoplasma «non strutturato» non è certo fatto d'acqua fresca. Si tratta anzi di una massa di migliaia (o di decine o di centinaia di migliaia) di molecole di proteine regolatrici e, in gran prevalenza, enzimatiche; ed è proprio in questa massa apparentemente amorfa che ha sede il metabolismo materiale per così dire «di fondo». Già di per sé compattata dall'immenso numero di macromolecole proteiche, questa massa citoplasmica è resa ancor più compatta dalla fittissima turba di ribosomi. Ci sono poi i tubuli e i canalicoli del reticolo endoplasmico che a mazzi, a festoni qua e là rigonfiati in vescicole o in sacculi appiattiti e, per di più, anastomosati in più punti non solo fra di loro ma anche con la membrana nucleare e col plasmalemma, formano un sistema continuo che attraversa il citoplasma nelle più diverse direzioni. Ci sono poi, in minor nume-

ro ma molto più voluminosi e ingombranti, i mitocondri; ci sono (nelle cellule vegetali) gli ancor più ingombranti plastidi; ci sono i costituenti dell'apparato di Golgi; ci sono i lisosomi, i microsomi e, insomma, sembrerebbe lecito ritenere che in quella gran calca, nessun spostamento sia possibile e che ogni cosa debba rimanere immobile nella posizione che le è capitato di occupare. Ed è a questa presunta staticità che fa riferimento il mio secondo richiamo.

È vero il contrario. Sgusciati a ritmo continuo fuori dal nucleo, i messaggeri sembrano non trovare ostacoli e, diramandosi velocemente in ogni direzione, velocissimamente raggiungono anche i ribosomi più lontani. Non occorre che, per riceverne l'ambasciata, i ribosomi si affollino tutti attorno al nucleo (un'assurdità che determinerebbe il vuoto di proteine dove fosse il vuoto di ribosomi). Tocca ai messaggeri raggiungerli fendendo la calca e aggirando gli ostacoli. In qualche misura, del resto, i messaggeri sono imitati dai trasportatori di amminoacidi, perennemente affaccendati (finché vivono) ad andarne in cerca e a portarli ai ribosomi. Ma è da ritenere che tutto, nelle cellule, sia in movimento. Si muovono i dictiosomi e le vescicole che se ne distaccano; si muovono i cloroplasti; quando occorra sa muoversi il nucleo; addirittura, l'intera massa citoplasmica è in continuo movimento animato da complesse correnti di rotazione e di circolazione. È importante ricordare, a questo proposito, che, convogliati dalle correnti plasmatiche, tutti gli organelli cellulari tendono a cambiare di posizione per effetto di un trasporto passivo; ma che questi movimenti passivi sono accompagnati da movimenti attivi la cui direzione è del tutto indipendente da quella dei movimenti plasmatici. Va ancora aggiunto che tutti questi movimenti, quelli plasmatici, quelli degli organuli abbastanza grandi da essere visibili al microscopio, quelli delle macromolecole proteiche, nucleotidiche, acido-ribonucleiche, ecc., comportano una complessa fisiologia relativa ai meccanismi delle interazioni fra i vari componenti cellulari e agli stimoli di provenienza extra-cellulare; fisiologia in piccola parte abbastanza nota, per la maggior parte completamente sconosciuta.

Di taluni di questi movimenti, il significato è preciso. Basti pensare a quelli attinenti alla regolazione della sintesi proteica (nucleotidi che vanno nel nucleo, messaggeri che ne escono e vanno ai ribosomi, trasportatori di amminoacidi che ne fanno rifornimento al banco d'assemblaggio, ne sono gli esempi più clamorosi). Significati specifici hanno sicuramente i movimenti attivi dei plastidi clorofilliani, delle vescicole che si staccano dai dictiosomi, ecc. Le correnti citoplasmiche hanno probabilmente più significati fra i quali uno, genericamente attribuibile a tutti i movimenti di traslazione che avvengono nella cellula, appare essere quello di ottenere che, in ogni momento e in ogni preciso posto, si trovino le giuste molecole occorrenti per precise funzioni, per tal modo assicurando l'economia cellulare contro la sovrabbondante, oppure l'insufficiente produzione di ogni tipo di molecole e, contemporaneamente, il regolare svolgimento di ogni attività chimica e funzionale.

Ho appena osservato che la direzione dei movimenti attivi è del tutto indipendente dai movimenti passivi di trasporto. L'esempio che più attiene ai richiami che sto per concludere è, da una parte quello delle molecole di RNA che, sintetizzate nel nucleo, appaiono smaniose di uscirne e (ancora con linguaggio figurato) fanno ressa contro la membrana, l'attraversano e si irradiano attorno al nucleo per raggiungere rapidamente anche i ribosomi più lontani; d'altra parte l'esempio riguarda i nucleotiditri-fosfati che, sintetizzati sia pur molto lontano dal nucleo, si spostano in direzione opposta a quella degli RNA senza che ciò sia di reciproco ostacolo e, raggiunto il nucleo, «smaniano» d'entrarvi, di «posizionarsi» sul DNA e, subito che siano collegati in catena, di nuovamente uscirne per raggiungere i ribosomi, anche quelli più lontani (chiaramente, il riferimento è all'RNA<sub>m</sub>). La direzione di questi movimenti è rigidamente fissata. Esiste dunque un meccanismo che li promuove e li regola. Ma tuttoché ricco di suggestione, il relativo capitolo di fisiologia cellulare è pressoché inesplorato.

Anche se ridotti a pochi cenni, i due testé fatti richiami non sono certo di poco conto, né lo potrebbero essere dal momento che si riferiscono a fenomeni che accompagnano e, al pari di tutti gli altri, condizionano la vita della cellula.

**NUCLEO E CITOPLASMA: UN CIRCOLO VIZIOSO?** – Ritorno al discorso sui rapporti tra i due componenti della cellula e sui loro significati. La reciprocità della loro dipendenza si concreta con la continua fornitura al nucleo, da parte del citoplasma, dei nucleotidi trifosfati che, opportunamente montati in catena su specifici stampi, ritornano dal nucleo al citoplasma sotto forma degli RNA. Guidando, a loro volta, la sintesi proteica, questi assicurano la produzione di nuovi nu-

cleotidi e, più in generale, la continuità e la specificità del metabolismo. Una reciprocità di interazioni e di scambi che, sia pure con manifesta grossolanità, può essere riassunta dicendo che il citoplasma serve a fare il nucleo e il nucleo serve a fare il citoplasma. È (o può apparire) un circolo chiuso, anzi un giro vizioso. È come la ruota del mulino che continua a prender acqua dalla gora e, nello stesso tempo, continua a versar acqua nella gora. È un puntuale, testardo giochetto che non conosce sosta ma presto s'interrompe perché la cellula muore. Indubbiamente, esso è condizione di vita. Considerato a sé, anzi, è la vita. Ma se tutto sta qui, c'è da chiedersi che senso esso abbia dal momento che, puntualmente, sua conclusione è la morte.

La cellula è uno stupefacente insieme di prodigiosi meccanismi che, tutti insieme integrandosi, controllandosi e condizionandosi, danno meravigliosa soluzione alla gran folla di problemi il cui superamento è stato, ed è, condizione per il sorgere e per il mantenersi della vita. La cellula, e la vita della cellula, sono (qualche cosa di simile credo d'averlo già detto) espressione massima della logica, dell'ordine, della fantasia, della congruità, della perfetta corrispondenza fra struttura, funzione e risultato da ottenere; vorrei ancora aggiungere: della grandiosità di disegno e di aspirazione.

Mi chiedo, tuttavia: se il fantastico edificio della cellula, se la portentosa costruzione della vita esauriscono in sé stesse il proprio significato, così da concluderlo con la morte, tanta nostra ammirazione è proprio meritata? Non c'è forse una incongrua sproporzione tra la genialità dei mezzi impiegati e il risultato che ne viene ottenuto? Il mirabile significato e il preciso senso dei mezzi, trovano sufficiente corrispondenza nel mantenimento in vita, se il senso della vita sta solo in questo?

E però vero che, girando, la ruota del mulino fa andare la macina. Ed è altrettanto vero che non tutti i nucleotidi che, dal citoplasma, arrivano al nucleo ritornano al citoplasma sotto forma di RNA. Al momento opportuno, gran parte di essi viene utilizzata per il raddoppio delle due catene di DNA, divenute singole per sdoppiamento della primitiva doppia spirale. Per l'impulso che lo determina, per l'esattezza del suo svolgimento, per la splendida serie di fatti che ne conseguono (si pensi solo a tutti quelli che compendiamo col termine di «cariocinesi»), per quello di cui esso è iniziatore, questo è uno dei più mirabili e più importanti fenomeni cellulari. Grazie al metabolismo citoplasmico, la doppia spirale del DNA nucleare viene riprodotta. Il giro vizioso nucleo-citoplasma-nucleo-citoplasma trova contestualmente uno sbocco e, contestualmente, trova più plausibile (e più elevata) sua giustificazione. Diretto dal nucleo, il lavoro del citoplasma è letteralmente mirato alla costruzione del nucleo: a render possibile, detto in termini più concreti, che il nucleo si sdoppi in due nuclei e che, dalla fase  $G_1$ , ciascuno di questi passi poi alla fase  $G_2$  che lo rende a sua volta pronto ad essere sdoppiato.

A raccontarlo, bastano poche parole: il nucleo si divide in due e la cellula, momentaneamente binucleata, si divide allora in due cellule con un nucleo ciascuna. Ebbene, questo è il fenomeno base, è il fatto centrale, è addirittura l'essenza dell'intera biologia, il discrimine tra vita e non vita: il vivente è un oggetto naturale capace di riprodursi. Previa divisione del nucleo, la cellula si divide in due. In queste poche parole è riassunta una meravigliosa serie di eventi morfologici a livello microscopico e, più ancora, a livello molecolare. Eventi morfologici che sono espressione di una davvero portentosa serie di eventi-guida di carattere funzionale, per la più gran parte misteriosi e destinati, per la più gran parte, a rimanere tali. Tra le molte, e molto utili, riflessioni che tutto ciò meriterebbe, mi limito alle pochissime seguenti.

**NUCLEO E CITOPLASMA: UNA UNITÀ FUNZIONALE.** — La riproduzione segna, anche materialmente, l'atto finale della cellula. Dividendosi, infatti, la vecchia cellula (la cellula madre) si annienta e lascia il posto a due nuove cellule (le cellule figlie). E mi pare di poter dire che, allusivamente o sotto forma di simbolo, «la fine» della cellula che si è riprodotta in qualche modo esprime «il fine» di quello che è stata la sua vita. Voglio dire che tutti gli aspetti morfologici della cellula, tutte le sue specializzazioni strutturali, l'enorme complesso della sua attività chimico-fisica, il continuo, regolato intrecciarsi di tante attività metaboliche, insomma tutto quello che nella cellula esiste e tutto quello che nella cellula avviene, costituiscono un prodigioso insieme di fatti, tutti fra di loro collegati in modo che uno consenta l'altro, e tutti insieme mirati a ottenere che si realizzi il fenomeno che li giustifica e che da loro un senso: la riproduzione.

Un esempio di ciò (ma solo un esempio) è offerto dalle interazioni fra nucleo e citoplasma (o come li avevo chiamati, fra apparato riproduttore e soma). Dandoci, della cellula, un'immagine più correttamente integrata e capace di meglio esprimere la filosofia della vita, lo stretto collegamento tra tutto quello che nella cellula esiste o avviene, e il comune traguardo cui tutto tende, testimoniano l'artificiosità dello smembramento della cellula in due apparati e, ricomponendone l'unità funzionale, inducono a considerare tutta la cellula, nel suo intero insieme, come un apparato riproduttore. Visione che meglio corrisponde alla caratteristica del vivente che, appunto, vive per riprodursi. Voglio precisare (anche se sia superfluo) che dicendo «cellula», e discutendone in maniera generica le funzioni e la loro finalità, intendo riferirmi agli organismi unicellulari o, se sono pluricellulari, alle loro cellule destinate alla crescita e, finalmente, alla riproduzione.

Molto brevemente, una seconda riflessione si basa sul fatto, a mio parere incontestabile, che la riproduzione della cellula presume il possesso, e il perfetto funzionamento, di tutta una grande serie di meccanismi ognuno dei quali congegnato in modo da ottenere un preciso risultato (che la razionalità dello scienziato riconosce essere quello necessario) tale che, coniugandosi e integrandosi col risultato di tutti gli altri, con tutti gli altri confluisce nel garantire il comune obiettivo: la riproduzione e, con la riproduzione, la continuità della vita.

La conclusione mi sembra obbligata. La forma più primordiale di vita, si è mantenuta? Si è, dunque, riprodotta? Vuoi dire che, sin dal suo primo apparire, essa era già in possesso di una catena polinucleotidica, dei meccanismi dai quali dipende la possibilità del suo raddoppio (quali la capacità di sintesi di ribo- e di desossiribonucleotidi trifosfati, e delle varie specie di proteine enzimatiche che di questa sintesi sono condizione), infine, e fra i tanti altri, dei meccanismi che, mentre la regolano, consentono la sintesi proteica.

IL GIOCHETTO E IL SUO SIGNIFICATO. – Come si conviene a quella conclusiva, la terza riflessione sul significato delle tanto complesse e, di per sé, tanto mirabili interazioni fra nucleo e citoplasma è la più ricca d'interesse e di significato.

Che questo microscopico mondo qual è la cellula sia una macchina assolutamente portentosa per com'è strutturata e per come funziona, non credo siano possibili dubbi. Tuttavia, pienamente confermata l'ammirazione per il perfetto funzionamento di questo congegno, c'è da rimanere un po' freddini, s'era detto, se tutto si riducesse alla mutua solidarietà fra nucleo e citoplasma, dalla quale dipende che la cellula rimanga per qualche tempo in vita. Miniera inesauribile di meraviglie per come si compie, se tutto si riducesse a questo non sembra che il «giocchetto» abbia il significato, o la ragionevolezza, in mancanza del quale esso sarebbe da giudicare sì bello, peraltro inutile (ammesso che il bello possa esistere anche se privo di un significato che lo renda utile).

È ben vero che questo «giocchetto» ottiene di conciliare la morte con la continuità della vita; ma se la perplessità sul senso individuale del «giocchetto» ha ragione d'essere, non sembra che, a dissiparla, basti il fatto che mediante la riproduzione che ne viene resa possibile, il «giocchetto» si continua e da origine a un numero virtualmente crescente di altri «giochetti».

Il fatto è che quando, in preparazione della divisione del nucleo, la doppia spirale dei suoi cromosomi vien scissa, e ogni sua singola catena viene nuovamente raddoppiata per costruzione, su ciascuna di esse, di una nuova catena complementare, non è esclusa la possibilità di qualche errore. Se questo avviene, e se avviene in un organismo unicellulare o in una cellula riproduttrice di un pluricellulare, quell'errore segna l'origine di una mutazione. Sicuramente le probabilità di un tale incidente sono quasi nulle. Se, tuttavia, si tien conto del numero di geni che costituiscono il patrimonio ereditario d'ogni specie; dell'enorme numero di nucleotidi (sino a qualche decina di migliaia) che compongono ogni gene; del fatto che, a mutare, sono esposti tutti i geni di tutti gli individui d'ogni singola specie e di ogni generazione di queste, si comprende come pressoché nulle siano, invece, le probabilità che il patrimonio genico specifico si tramandi immutato nel corso delle generazioni; e non avvenga, piuttosto, che, nel corso delle generazioni, le mutazioni si accumulino e se ne accumulino gli effetti.

L'importanza di questa realtà, non ha misura. Sta dunque qui il senso del fatto che strutture e funzioni siano dominate, nella cellula, dal materiale che chiamiamo genico; che la riproduzione della cellula faccia capo alla riproduzione del materiale genico; che una copia esattamente conforme della cellula si ottenga solo se in copia esattamente conforme sia stato prima ri-

prodotto il materiale genico; e che, pure normalmente capace di riproduzione invariante, il materiale genico sia peraltro suscettibile di eventuali mutazioni. La smisurata importanza di tutto ciò, e del significato di tutto ciò, sta nel fatto che, rendendola possibile, le mutazioni – sin dal primo apparire della vita – hanno dato il via all'evoluzione e incessantemente ne portano avanti il prodigio.

IL NUCLEO, IL CITOPLASMA, E LA MORTE: GARANZIA CONTRO L'IMMOBILITÀ. – Da ciò riceve senso la struttura della cellula, fatta di nucleo e di apparato metabolico, e acquistano logico significato la continua interazione nucleo-citoplasma e la stessa riproduzione. In modo particolare, ciò getta luce sul significato degli straordinari eventi nucleari che, collegati in un sistema unico e impegnando tutta la vita d'ogni individuo (il riferimento è, fra le piante, a quelle monocarpiche e, fra gli animali, a quelli la cui riproduzione è seguita dalla morte; in senso lato, tuttavia, il riferimento vale anche per gli organismi capaci di riproduzione ripetuta), ottengono di regolare – potenziandole o minimizzandole –, di ridistribuire, di riassortire, di utilizzare per farne complessi senza numero diversi, le mutazioni e gli effetti delle mutazioni. Intendo alludere alla riproduzione sessuale: un capolavoro di meravigliosa razionalità, articolato su due ben distinti e peraltro interdipendenti congegni, l'uno e l'altro comprendente precisi adempimenti che si susseguono con sicura esattezza.

Uno è la cariogamia che, riunendo in un unico nucleo due genomi aploidi di diversa provenienza e solo se di opposta polarità sessuale, e, pur mantenendo distinta l'individualità di tutti i cromosomi, ne utilizza e ne confronta le eventuali diverse mutazioni e ne somma gli effetti. Ciò che spiega la determinante necessità delle «smanie sessuali» e ne chiarisce il meraviglioso significato.

L'altro, pur potendo avvenire a distanza persino di molti anni, è completamento del primo, ne è consentito, ne consegue e ne spiega il significato. E la meiosi, uno stupendo susseguirsi di fenomeni che insieme puntano al conseguimento di due risultati: 1°, la definitiva, indissolubile coniugazione dei due genomi frutto della cariogamia; risultato che viene ottenuto mediante il complesso e vario scambio di porzioni di uno dei due cromatidi fra ogni coppia di cromosomi omologhi; 2°, la distribuzione, in assortimenti tutti fra di loro diversi, alle cellule riproduttrici che ne derivano, del patrimonio genico della specie e delle eventuali antiche, recenti o nuovissime mutazioni. È anche da ricordare che le divisioni meiotiche decorrono in modo da dimezzare, rispetto al meiocito, il numero di cromosomi che diviene proprio delle cellule riproduttrici. Il susseguirsi delle generazioni, di conseguenza, è accompagnato da una parallela alternanza di fase nucleare che diviene diploide per effetto della gamìa e ritorna aploide per effetto della meiosi. Avviene così che la meiosi rende possibile una nuova gamìa e la gamìa rende possibile una nuova meiosi. Una sottile, reciproca compensazione dalla quale dipende che la riproduzione sessuale, altrimenti impossibile, continui a regolarmente ripetersi e che rimanga tuttavia immutato il patrimonio numerico dei cromosomi della specie.

Il risultato più d'ogni altro fondamentale della riproduzione per gamìa, quello che più d'ogni altro vale a spiegare il profondo significato del ricorso alla fusione di due nuclei per dare origine a un nuovo individuo (un fatto di per sé assai strano e addirittura stravagante, dal momento che le cellule sono capaci di dividersi, di proliferare e di costruire apparati somatici persino di imponenti dimensioni pur senza alcun bisogno di processi del genere) sta nel fatto che ricorrendo di generazione in generazione, di generazione in generazione il sistema gamìa-meiosi perviene a ottenere un intreccio, sempre più largo e più ramificato, di modelli genici ogni volta rielaborati, ogni volta distribuiti a un numero potenzialmente sempre più grande di nuovi individui e ogni volta fra di loro diversi.

Tutto, allora, si spiega. Tutto diventa chiaro. Tutte le strutture che sono nelle cellule, quelle innumerevoli di livello molecolare come quelle di livello microscopico, tutto quello che nelle cellule avviene, tutte le funzioni che vi si svolgono, ogni singolo e più riposto aspetto della morfologia, della chimica e della fisiologia cellulare, tutto è coordinatamente mirato a ottenere che la specie (o, meglio, la vita) sia garantita contro l'immobilità. La specie (o la vita) non sta ferma. La specie (ogni specie) è figlia di un inesorabile processo evolutivo e, inesorabilmente, continua ad evolversi.

L'idea stessa di vita si confonde con l'idea di evoluzione. Addirittura, la vita si realizza con l'evoluzione. Ritorna, più semplificata ma forse più rigorosa, la mia proposta definizione di

vivente: un oggetto naturale capace di continua evoluzione. Per questo i viventi si riproducono, per questo gli individui hanno solo (e tuttavia grandissimo) valore di indispensabili modelli sperimentali. Per questo la morte è necessaria coadiutrice dell'evoluzione: quanto a dire della vita. Evoluzione che (con tutto quel che necessariamente comporta), se era viva, è stata inaugurata con l'apparire della prima forma vivente.

## Capitolo VIII

L'ERRORE E LA PERFEZIONE. – Sicuramente, può essere motivo di perplessità il fatto che l'evoluzione abbia nelle mutazioni il proprio presupposto. Vuoi dire che «il cammino ascendente verso la perfezione» nel quale consiste il concetto stesso di progresso evolutivo, è frutto di errori di replicazione del codice genetico, pertanto di imperfezioni di un meccanismo che dovrebbe garantire un'assoluta invarianza. Se tuttavia si riconosce un significato teleonomico alla struttura del macchinario genetico, al suo funzionamento e alla sua capacità – sottoposta a tutta una rete di controlli e di regolazioni – di esprimersi con la produzione di proteine destinate a catalizzare, nel momento opportuno e con perfetta specificità, punti specifici di ogni sequenza di reazioni metaboliche, non sembra inaccettabile l'idea che anche queste «imperfezioni» e le «perturbazioni» che ne derivano, facciano parte del congegno teleonomico che rende possibile l'evoluzione.

L'evoluzione è una non discutibile realtà. Non discutibile realtà è anche il fatto che l'unico meccanismo che rende possibile l'evoluzione è rappresentato dagli incidenti che riguardano la trasmissione invariante del codice genetico. Parimenti indiscutibile è che la duplicazione e la trasmissione del codice genetico sono fatti strettamente legati, come suoi preliminari, al processo di riproduzione. Credo che non discutibili siano anche i legami tra mutazioni, ineguaglianza genetica tra i diversi individui, riproduzione sessuale e selezione evolutiva. Punti chiave della realtà evolutiva sono dunque le mutazioni, la sessualità e la selezione: tre componenti di uno stesso congegno, ognuno dei quali da senso agli altri due e dagli altri due riceve spiegazione.

Che le mutazioni siano accidentali, che avvengano a caso, è da ritenere certo. Che «possano» (non «debbono») essere provocate da stimoli di varia natura, che individui diversi della stessa specie siano diversamente sensibili allo stesso stimolo e che lo stesso stimolo possa provocare, in individui diversi o anche (se ripetuto) nel medesimo individuo, mutazioni diverse, è tutto vero. Ma poiché le mutazioni non sono fenomeni che stanno isolati in sé (intendo dire: che si concludono in sé stessi senza conseguenza alcuna) ma, con la sessualità e la selezione, costituiscono un tutto unico che porta all'evoluzione, sembra potersi concludere che se (come non sembra potersi dubitare) le mutazioni sono incidenti, si tratta di incidenti in qualche modo «congeniali» al sistema.

Le mutazioni sono dunque frutto di errori o rientrano nel regolare funzionamento del congegno, capace, come somma perfezione, di introdurre delle varianti? La questione, ripeto, non appartiene alla scienza. Per non essere scientificamente dimostrabile, qualsiasi risposta rispecchierebbe solo un'opinione. Si può solo osservare che la vita di ogni cellula, il suo metabolismo, la sua crescita e la sua divisione comportano un incessante svolgersi di migliaia di reazioni chimiche legate in sequenze metaboliche fra di loro collegate così da formare una complicatissima rete di sistemi di reazioni, l'intervento e l'attività metabolica di ciascuna delle quali sono incessantemente sottoposti a un rigido controllo. Ciò richiede una continua produzione di enzimi; e uno dei massimi prodigi della vita è la capacità del DNA di orchestrare senza la minima sosta, per tutto il tempo in cui la cellula vive, l'immane lavoro chimico della cellula provocando, arrestando o modulando la produzione di tutti i diversi tipi di enzimi che in ogni momento sono necessari, con perfetto tempismo, perfetto sincronismo e perfetta proporzione.

Ciò comporta, per il DNA, un incessante processo di trascrizione volto a ottenere (con un procedimento che, per determinati suoi aspetti, può essere descritto come una sua parziale duplicazione) la continua produzione di tipi diversi e strettamente specifici di RNA quali l'RNA di trasporto e, soprattutto (per la sua complessità, per la centralità della sua funzione e per la continuità della sua produzione), l'RNA messaggero.

L'attività di regolare mantenimento in vita della cellula, di cui il DNA è guida, è certamente e senza possibilità di confronto maggiore e più complessa di quella di replicazione del DNA stesso; replicazione che, nella vita individuale di ogni cellula (dico di ogni cellula destinata a dividersi), interviene *una tantum*. Eppure, in condizioni di normalità tutto si compie senza incidenti e senza errori. Si può anche osservare che, in fin dei conti, gli «incidenti» di replicazione del DNA non sono frutto di errori metabolici ma «semplicemente» di errori di appaiamento di nucleotidi: operazione assai meno esposta al rischio di errori di quanto non sia la costruzione di una molecola enzimatica.

Condizioni ambientali possono certo intervenire provocando appaiamenti «illegittimi» al momento della replicazione del DNA; e appaiamenti illegittimi possono avvenire anche in condizioni del tutto normali. Ciò a prova, forse, di una particolare delicatezza di questa operazione. E se ne potrebbe ricavare l'idea che a questa delicatezza (che non sembra trovar riscontro nella sintesi di altre macromolecole tra cui gli RNA) vada riconosciuto un carattere teleonomico al quale si deve la capacità di realizzazione di mutazioni. Mutazioni che, quando provocate da inusitate condizioni ambientali, sono essenziali strumenti per l'adattamento ad ambienti diversi e per il costituirsi di forme a questi ambienti congrue.

Ancora una volta, dunque: accidentali errori per imperfetto funzionamento, oppure realizzazione di adempimenti garantiti (e pertanto resi possibili o preparati) da una peculiare disponibilità del processo di replicazione del DNA?

Non si esce certo dai limiti dell'oggettività scientifica constatando che i viventi si caratterizzano per la loro capacità di riprodursi e di evolversi. Né questi limiti vengono superati quando si affermi che, nella sua espressione concreta, la vita attesta con i fatti d'essere congegnata in modo da essere capace di riprodursi e di evolversi (o, se si preferisce: attesta coi fatti che le sue strutture, e il funzionamento di queste, le ottengono la capacità di riprodursi e di evolversi). Realtà oggettiva è anche il fatto che tutte le strutture cellulari, a livello microscopico come pure a livello molecolare, tutto il chimismo, tutti i tanti sistemi di regolazione e di controllo posseggono pieno valore teleonomico e, tutti insieme funzionando con perfetta regolarità, mirano a ottenere la riproduzione e, come risultato della riproduzione, la continuità della vita.

Giunto all'operazione finale (quella cui tutto il suo enorme lavoro è finalizzato: l'approntamento della sua copia) il gran macchinario della cellula appare invece concludere il perfetto funzionamento dei suoi mille congegni inceppandosi così da dare origine a dei prodotti deformi o, in ogni modo, sbagliati. È, o può essere, causa di imbarazzante sconcerto il fatto che questi mostri, o questi errori, sono peraltro necessari perché proprio da essi dipende la realizzazione della capacità più straordinaria della vita. Cosicché è (o, almeno: può essere) motivo di dubbio che l'evoluzione (che pure è l'emblema più vero dei viventi; che dà – o sembra dare – significato alla riproduzione e alla sessualità; e che di conseguenza costituisce – o sembra costituire – l'obiettivo finale di tutte le funzioni che, insieme, sono la vita) sia frutto di errori non previsti piuttosto che di varianti rese teleonomicamente possibili.

Quei limiti, a questo punto, sono però superati. Con queste ultime riflessioni siamo entrati nel campo delle interpretazioni e dell'opinabilità e, come già avevo ripetutamente detto, il problema non appartiene alla scienza oggettiva. Rimane tuttavia enorme l'interesse ch'esso conserva perché la questione che, implicitamente, vi è sottintesa è la seguente: l'Uomo è frutto di una interminabile serie di errori causati dall'imperfezione e pertanto dal cattivo funzionamento del macchinario cellulare, oppure rappresenta la realizzazione di un piano previsto e predisposto, che fa affidamento alle capacità mutagene del macchinario stesso? Le mutazioni sono refusi che, come tali, non costituiscono carattere della vita, oppure rappresentano il carattere più peculiare della vita, carattere inseparabile dal «progetto vita»? L'evoluzione è un fatto accidentale, non necessario alla vita, oppure è preparata, è voluta, costituisce il senso stesso della vita nata in forma primordiale ma predestinata, o comandata, alla conquista — peraltro completamente autonoma — della perfezione? Insomma: caso o progetto?

CASO O PROGETTO? — Inevitabilmente, il discorso ci porta al problema (del resto centrale) delle origini. Caso o intervento di una volontà creatrice? Bisogna riconoscere che è molto difficile credere tanto all'una quanto all'altra alternativa. Altre non esistendone, bisogna tuttavia ammettere che, delle due, una (una sola) è menzognera e che una delle due (una sola) è vera.

Occorre precisare che il problema è composito e che in esso confluiscono due ben distinte questioni. La prima riguarda l'origine della vita, ed è la questione fondamentale: caso o creazione? La seconda riguarda l'evoluzione; ed è una questione in un certo senso secondaria, la cui validità rimane tuttavia inalterata indipendentemente dalla risposta che, alla prima questione, sembri giusto di dare. L'evoluzione è una realtà o una fantasia che tradisce il vero?

Fino a tempi non ancora lontani, come tutti sanno, il dilemma «evoluzione sì, evoluzione no» fu oggetto di aspre e persino troppo violente dispute in massima parte sostenute dall'idea che la risposta a questo quesito impegni in modo risolutivo la risposta anche a quello relativo all'origine della vita. Così, invece, non è. E quando lo si riconobbe, quelle baruffe cessarono o,

quanto meno, persero di calore. Il pregiudizio non è soltanto disonesto; acceca la ragione e conduce a comportamenti tanto più deplorabili quando vi siano implicati uomini di scienza o di pensiero.

Non appartenendo allo stesso ambito, le due questioni che fanno parte del problema non interferiscono l'una con l'altra. Una (quella che riguarda l'evoluzione) ha sicura collocazione nell'area dell'oggettività scientifica; l'altra (relativa all'origine della vita) ne è del tutto estranea. Se risolta scientificamente, la prima questione (l'evoluzione) non può essere più oggetto di discussione. Ne è tipico oggetto, invece, la seconda (l'origine della vita) la cui formulazione, tutto sommato, potrebbe anche essere la seguente: esiste il soprannaturale?

L'evoluzione è un dato di fatto. Ne conosciamo la storia, ne conosciamo i meccanismi, ne conosciamo i risultati. Ne possiamo fare sperimentale applicazione. Possiamo riprodurla e, addirittura, il suo studio, cominciato in natura e continuato con i metodi dei coltivatori di piante e di allevatori di animali, è stato poi portato in laboratorio e ha dato origine a una disciplina fecondissima di dati e di nuove conoscenze qual è la Genetica, a sua volta genitrice primaria di quell'altra disciplina che va col nome di Biologia molecolare. La questione dell'evoluzione è definitivamente chiusa, rimetterla in discussione non avrebbe più senso.

La scissione del problema di fondo in due distinte questioni fornisce, mi pare, un utile chiarimento. Nondimeno, e come sopra ho detto, le due questioni sono l'una all'altra inscindibilmente legate così da dare unità al problema; e, in tal modo ottenendone una definizione più chiara, e forse più corretta, ne suggeriscono una diversa formulazione: l'origine della vita e dei suoi meccanismi evolutivi, è frutto del caso o di un intervento creativo?

Sono evidentemente possibili, in alternativa, due differenti tipi di risposte.

La vita (secondo un tipo di risposta) è nata per caso. Palesemente, l'ipotesi è assurda. Completamente assurda e, tuttavia, non impossibile.

È possibile compilare esattamente la schedina di un gioco a premi che chieda di indovinare il risultato di un milione (o di un miliardo) di partite di un gioco del tutto sconosciuto, fra squadre sconosciute composte da giocatori sconosciuti?

È possibile, dall'alto di una torre, vuotare un gran sacco di lettere dell'alfabeto e ottenere che, posandosi sul suolo, queste si dispongano in modo da comporre con rigorosa esattezza le tre cantiche della *Commedia* di Dante?

Ognuno potrà proporre, a suo piacere, altri esempi del genere; ebbene, si tratta, in ogni caso, di ipotesi assurde. Assurde ma, teoricamente, non impossibili dal momento che, provando e riprovando miliardi di miliardi di volte, non si può scientificamente escludere che la cosa riesca. Ma ognuno deve ammettere che le probabilità sono, praticamente, nulle (<sup>10</sup>).

Quanto alla vita, io non ho mancato di ricordare un fatto da molti citato come positivamente probatorio. Nella storia del nostro pianeta v'è stata un'epoca, alcuni miliardi d'anni or sono, caratterizzata da condizioni ambientali favorevoli alla sintesi spontanea di composti organici del tipo di quelli che, come ad es. gli amminoacidi, hanno importanza fondamentale per la costruzione della materia vivente. Spontaneamente, e del tutto a caso, dunque, amminoacidi, e forse anche peptidi, sono effettivamente nati e nessuno vorrà negare l'interesse di questo fatto. Quanto alla vita, ripeto, io non ho nemmeno mancato di osservare che le condizioni favorevoli alla spontaneità di reazioni chimiche ad alta energia di attivazione, sono automaticamente proibitive per la vita. La vita è condizionata dall'assoluto dominio del macchinario chimico che ne fa andare il metabolismo; e le reazioni che lo compongono devono essere, necessariamente, di tipo non spontaneo e rese possibili solo dall'intervento di opportuni catalizzatori.

Altra e del tutto diversa cosa è la sintesi di molecole organiche e altra il metabolismo vitale. Per ottenerne l'indispensabile regolazione, le forme più elementari di vita, quali sono i Procarioni, posseggono, nella loro cellula, migliaia di specie di enzimi diversi per diversa specificità

<sup>10</sup> François Jacob (1971) ha scritto: «Il tempo e l'aritmetica vietano di pensare che l'evoluzione sia unicamente il prodotto di una successione di microeventi, di una serie di mutazioni sopravvenute a caso. Per estrarre a sorte, una dopo l'altra, sottunità per sottunità, ognuna delle centomila catene proteiche che compongono all'incirca il corpo di un mammifero, occorrerebbe un tempo che supera di gran lunga la durata attribuita al sistema solare». E il premio Nobel per la fisica Alfred Kastler (1977) osserva «... non c'è alcuna speranza di spiegare l'avvento della vita e la sua evoluzione mediante il gioco delle sole forze del caso. Altre forze sono all'opera».

di reazione, diversa specificità di substrato e diversa specificità di struttura sterica. Per garantire l'opportunità, la tempestività e la misura della loro azione, già nei Procarioti gli enzimi sono sottoposti a tutta una serie di sistemi capaci di stimolarne, di frenarne o di bloccarne l'attività. Nel chimismo metabolico di queste primitive forme di vita è già inserito un indispensabile sistema di trasformazione, mobilitazione e fornitura di potenziale energetico.

Tutto questo, tuttavia, è ancora niente. Non starò certo a ripetere cose dette già nelle pagine precedenti. Voglio solo osservare che questo ora ricordato è solo il macchinario; e che la vita comporta, di necessità, un necessario concerto di necessarie funzioni che, col macchinario di cui dispone, essa deve necessariamente attuare. Ma, soprattutto, la vita non è «la vita» se non ha la capacità di perpetuarsi e di riprodursi. E quello che, io credo, lascia attoniti, e rappresenta il punto della questione, è che la vita – nello spazio dei pochi millesimi di millimetro che le bastano per attuarsi – è uno stupefacente groviglio di congegni ognuno dei quali, per essere teleonomicamente capace di un risultato che, teleonomicamente coordinandosi col risultato di tutti gli altri, garantisce alla vita la sua più peculiare caratteristica (appunto la riproduzione e, obbligatoriamente, l'evoluzione), non può non far pensare a non spontanei artefatti.

Credo sia, in ogni modo, evidente che la vita (come la conosciamo anche nelle forme più elementari e più primitive) è un tutto o nulla. Voglio dire che non ha potuto formarsi a poco a poco, a poco a poco riparando alle non sopportabili deficienze e a poco a poco provvedendosi dei congegni indispensabili al suo funzionamento. La prima forma di vita non poté sfuggire alla morte e, se la vita si è mantenuta, significa che già la prima forma di vita è stata capace di riprodursi. Implicitamente, già nella prima forma di vita c'era già tutto e tutto era già in ordine: il macchinario, il metabolismo, la riproduzione, la genetica e la biologia molecolare.

Non è vietato supporre, in alternativa, che la vita non sia partita di punto in bianco e che sia invece il frutto di una serie di tentativi sperimentali che, facendo ognuno tesoro degli insuccessi dei tentativi precedenti e ponendovi adeguato riparo, partendo ogni volta da zero abbia finito per azzeccare il modello giusto. Ma è un'ipotesi che non tiene: chiaramente, lo sperimentatore non potrebbe essere stato il caso e, altrettanto chiaramente, una volontà creatrice non avrebbe avuto bisogno di successive sperimentazioni.

Attribuire al caso l'origine della vita, in definitiva, è una palese assurdità. Un'assurdità sicuramente insostenibile ma, dal punto di vista teorico, non impossibile e, di conseguenza, ragionevolmente ipotecabile.

Secondo tipo di risposta: la vita è stata voluta. Si deve allora ammettere la preesistenza di una forza capace di potenza creatrice che, con un atto di volontà e in tal modo materializzando un preciso disegno, ha dato origine alla vita.

È molto difficile crederlo. È molto difficile ma non è assurdo.

È molto difficile darsi una ragionevole idea di che cosa sia, come vada immaginata, come funzioni, in che cosa consista una forza dotata di volontà e di sapienza necessariamente infinite. È molto difficile, è addirittura impossibile capire che cosa sia, come sia fatto, addirittura come possa esistere un puro spirito. Nessuno l'ha mai visto. Nessuno è in grado, nonché di descriverne le caratteristiche, nemmeno di inventarne una raffigurazione. Non cade sotto i nostri sensi. Nessuna strumentazione scientifica ne dà qualche segnale. È fuori della nostra capacità di pensiero.

Credo che tutto ciò non conduca ad alcuna conclusione. Credo che, piuttosto che l'assurdità, tutto ciò dimostri la non assurdità dell'esistenza di un tale Ente. Che, se esiste e se ne è il creatore, chiaramente preesiste alla nostra natura, non ne partecipa, non cade sotto le sue leggi, è necessariamente estraneo alla nostra materia, alla nostra fisica, alla nostra chimica, al modo d'essere di noi – piante e animali –, alla nostra fisiologia, alla nostra biochimica, alla nostra patologia, alla nostra nascita, alla nostra morte, infine alla razionalità, alla psicologia e ai limiti intellettuali di noi uomini.

Credere nella realtà di un tale Ente è, davvero, molto, molto difficile. Molto difficile e tuttavia non assurdo. A una certezza razionale non essendo possibile pervenire, resta il dilemma.

Caso o creazione?

Ritengo che alla natura stessa di questo dilemma appartenga l'impossibilità di ottenere la dimostrazione scientifica della veridicità dell'una e della falsità dell'altra alternativa. Entrambe

sono molto difficilmente credibili, eppure una è vera. Una, sicuramente, è falsa; e se una è falsa, l'altra, necessariamente, è vera.

Obiettivamente, questa situazione non consente conclusioni. Suggerisce peraltro due considerazioni.

La prima considerazione intende ribadire l'estraneità del problema all'ambito scientifico. Ne viene che affidarsi alla scienza per ottenere certezza su questa questione, non ha alcun senso e, addirittura, offende l'oggettività scientifica. Ne viene che ingannerebbe sé stesso, e ingannerebbe gli altri, chi si appellasse alla scienza per spiegare la sua scelta.

La seconda considerazione è suggerita da una domanda («Tu sei credente?») che, per non mancar di discrezione, viene talvolta posta in circostanze che favoriscono la confidenza. A ben guardare, tuttavia, non si tratta di una domanda indiscreta. Si tratta piuttosto di una domanda oziosa come lo sarebbe quest'altra: tu respiri? In ultima analisi, infatti, la domanda riguarda la personale convinzione circa l'origine della vita. Caso o intervento di una volontà creatrice soprannaturale? Altre alternative non esistendo, o scegliamo il caso o scegliamo la creazione. Ma poiché né l'una né l'altra scelta possono vantare il conforto della razionalità scientifica per avere il nostro favore l'una non meno dell'altra richiedono la professione di un atto di fede. O scegliamo di credere al caso o scegliamo di credere in un Creatore: come tutti respiriamo, tutti siamo dunque ugualmente credenti.

Apparentemente incompiuta perché lascia aperta la questione finale, la mia lunghissima meditazione è, a questo punto, terminata. Non certo per suggerire la conclusione, che manca e che va lasciata alla personale riflessione dei singoli, mi permetto solo un ultimo, breve commento.

Si vorrà ammettere da tutti, io credo, che non è la stessa cosa che la vita sia nata per caso o per una volontà creatrice. Non è la stessa cosa perché, vera l'una oppure vera l'altra origine, vi sono conseguenze estremamente diverse ed estremamente importanti che, indipendentemente dalla nostra opinione e dal tipo di fede cui c'è sembrato giusto aderire, toccano ciascuno di noi.

Ciò che spinge l'uomo di scienza o l'uomo di pensiero, è la ricerca del vero; ed è il raggiungimento della conoscenza che ne alimenta l'ansia. Sembra pertanto a me che il fatto che la verità sull'origine della vita non sia scientificamente dimostrabile, non possa in alcun modo acquietarci o darci appagamento, né possa giustificare la dimenticanza del problema o il metterlo da parte come se non esistesse. Cercar di ignorarlo per evitarne il tormento, non annulla il problema e non è, io credo, da uomo. Non è, in modo particolare, da uomo di studio e di pensiero.

La vita esiste ma non sempre è esistita. Qual è stata la sua origine? Il timore della verità non ci dispensa dal ricercarla né dall'aderirvi se riteniamo d'averla individuata: è il criterio stesso dell'oggettività scientifica. Credo che il medesimo criterio, pur non liberandoci dal dubbio, ci conforti sulla validità della nostra conclusione, tanto più quanto più faticosamente raggiunta, se, nel maturarla, ci siamo liberati da ogni prevenzione e da ogni pregiudizio, rispettosi di noi stessi e verso noi stessi sinceramente leali.

## Appendice prima

«APPENDICE»: PERCHÉ? – Nelle otto puntate di questo mio scritto ho cercato di rimanere fedele al proposito di considerare il lettore già in pieno possesso delle notizie che, di volta in volta, avrebbero offerto lo spunto alle mie riflessioni. L'adozione di questo criterio avrebbe dovuto consentirmi — e credo mi abbia consentito — di evitare le altrimenti necessarie e numerose premesse e le tante digressioni che avrebbero troppo spesso interrotto il filo del discorso, troppo spesso distraendone l'attenzione del lettore, e avrebbero finito col falsare l'intendimento del mio elaborato conferendogli un carattere di ordinaria didattica al posto di quello (persin troppo ambiziosamente, o troppo temerariamente, tentato) di saggio critico e di pensiero.

Io non so se avrò avuto dei lettori; non so quanti né di che tipo. In ogni caso penso che il metodo espositivo che m'è sembrato giusto adottare abbia ulteriormente ristretto la piccola cerchia dei volenterosi selezionandone i pochi freschi, per mestiere o per singolare passione, di conoscenze botaniche. Sarebbe del tutto normale, se ciò fosse accaduto. Ma se ciò fosse accaduto e se, per colpa mia, taluno che l'aveva affrontata immaginando di poterne ricavare la comprensione di certi fatti relativi alla biologia vegetale, abbia poi abbandonato la lettura delle mie paginette perché sprovvisto delle conoscenze fondamentali relative a quei fatti, mi sentirei colpevole d'aver ottenuto, per inopportuna reticenza, un risultato opposto a quello che m'ero prefisso.

Per non esagerare con le lungaggini, d'altra parte, taluni argomenti — a mio parere di significativa importanza — hanno finito con l'aver una attenzione anche troppo affrettata e un troppo sommario svolgimento. Il rimedio più naturale a questi inconvenienti sarebbe stato il ricorso alle note a piè di pagina; ma il rimedio venne riconosciuto inapplicabile a causa dell'intollerabile spazio che le note avrebbero finito con l'occupare togliendolo, in misura sproporzionata, a quello del testo. La soluzione del problema m'è sembrata essere la riunione delle note sotto forma di un'appendice; che, per la sua stessa natura di complementare commento, di supplementare fornitrice di dati e di generica chiosatura del testo, dovrebbe giustificare — nel mio intendimento — il tono apertamente didattico di non poche delle pagine che seguono: di quelle, in particolare, che mirano a spiegare qualche cosa di ciò che avviene nelle piante e a renderne comprensibile l'andamento così da consentire di gustarne il significato evolutivo.

PIANTE CAM E PIANTE C4: CONCORDANZE E DISCORDANZE. - Mi riferisco a quel ch'è scritto alle pagine 53 e 54 della V puntata. Chi le ha già lette ha capito già che in questo paragrafo si parlerà di fotosintesi. A me resta solo di avvertire che, di fotosintesi, si continuerà a parlare in tutta questa puntata e non solo in questa. Mi resta inoltre di dire che motivi di discrezione sia nei confronti del lettore sia (e più ancora, dal momento che il lettore può cessare in qualsiasi momento d'essere tale) nei confronti della Rivista che cortesemente mi ospita, mi hanno persuaso a limitare a un solo argomento il mio originario programma di ulteriore commento esplicativo di quel che avviene, e di quel ch'è avvenuto, nella vita delle piante. Da ultimo, e lo faccio subito, mi resta di spiegare la preferenza che m'è sembrato giusto accordare alla fotosintesi.

I primi due motivi di questa preferenza sono ovvii al punto da rendere persin superflua la loro precisazione. Uno, in ogni modo, è che la fotosintesi è l'emblema della vita vegetale, al punto che tutta l'evoluzione delle piante, sia per quel che riguarda le funzioni, sia per quel che riguarda le strutture, gira, come su un perno o come su un asse di rotazione, attorno alla fotosintesi. L'altro è che la vita, tutta la vita sulla Terra, è condizionata da ciò che avviene, nel verde delle piante, quando sono illuminate dal Sole. Mi farebbe piacere (perché dimostrerebbe che m'è riuscito a interessarlo) se, a questo punto, il lettore volesse rivedere il capitoletto che conclude la 2<sup>a</sup> puntata; ma, del resto, altri cenni su ciò che la fotosintesi rappresenta m'è capitato di disseminarne qua e là anche in altre puntate.

Ma il motivo più determinante della mia scelta preferenziale è che il fotoautotrofismo lega la pianta alle condizioni ambientali al punto da sposarne le variazioni; e che, seppure valida in senso generale, la verità di questa affermazione è dimostrata in modo esemplare dalla fotosintesi. Proprio l'adattamento evolutivo all'ambiente, e al mutar dell'ambiente, ha infatti determinato che non tutte le piante conducano la fotosintesi allo stesso modo; e che esistano, a tale riguardo, le importanti differenze che caratterizzano le piante C3, le piante C4 e le piante CAM.

Di questo argomento ho già avuto occasione di dire qualche cosa alle poco sopra citate pagine della 5<sup>a</sup> puntata; ma si è trattato di cenni che, introdotti in un discorso generale dedicato ad altro tipo di problematiche, intendevano solo ricordare, con spiegazioni quanto più possibili ridotte, che oltre che col ricorso a espedienti di carattere morfologico, le piante ottengono di adattarsi all'ambiente anche con espedienti di tipo funzionale; e che, di ciò, un esempio di particolare interesse è fornito dalle cosiddette piante CAM e dalle piante C4. Ma per capire il significato di queste piante, per darsi conto di quello che la comparsa di queste piante significa nella storia delle interazioni fra il nostro pianeta e il mantello vegetale che lo ricopre; per ottenere di apprezzare in giusta misura i ritocchi apportati dalle piante CAM e dalle piante C4 al metabolismo fotosintetico delle piante C3, è indispensabile che la trattazione di questo argomento, pur restando sulle generali e conservando la forma di schema, abbia ben altro approfondimento. Anche perché, e come mi riservo di spiegare più avanti, su questo argomento dovrebbero avere idee ben chiare quanti si occupano delle incombenti, o già avviate, variazioni climatiche e, per individuarne razionali rimedi, ne vanno additando le possibili cause.

Dai cenni che, ho appena ricordato d'aver già fatto è possibile trarre le seguenti, e peraltro genetiche, conclusioni: che, mentre le piante C3 introducono nel metabolismo fotosintetico la CO<sub>2</sub> ch'esse ricavano direttamente dall'aria, la CO<sub>2</sub> di cui si valgono sia le piante CAM che le C4 deriva dalla decarbossilazione di un prodotto (più generalmente l'acido malico) ch'esse stesse avevano prima sintetizzato per carbossilazione (mediante CO<sub>2</sub> sottratta all'aria) di un altro prodotto del loro metabolismo, l'acido fosfoenolpiruvico. Così da potersi dire che, in fondo, piante CAM e piante C4 fanno la stessa cosa.

È proprio così. Piante CAM e piante C4 fanno la stessa cosa. La fanno però in maniera diversa e, come già nei precedenti cenni della 5<sup>a</sup> puntata avevo spiegato, la fanno come adattamento evolutivo a due diverse situazioni ambientali.

Per le piante CAM il problema riguarda il bilancio idrico ch'esse ottengono di difendere ingegnosamente ricorrendo al «metabolismo C4» in modo da svincolare la fotosintesi dalla traspirazione. Per le piante C4, invece, il problema è di tener basso, sino a quasi azzerarlo, il punto di compensazione per la CO<sub>2</sub> così da riuscire a sfruttare, fotosinteticamente, la forte intensità luminosa e la più elevata temperatura che, per lo più, l'accompagna. Si tratta, per le C4, di sottrarsi al cosiddetto effetto Warburg o, in altre parole, di ridurre sino a quasi annullare la fotorespirazione. (Punto di compensazione per la CO<sub>2</sub>, effetto Warburg e fotorespirazione: chi non ne fosse già a conoscenza ne verrà, poco più avanti, esaurientemente informato.)

Merita grande rilievo, io credo, la logica teleonomica con cui la selezione evolutiva è pervenuta ad adattare piante di specie del tutto diversa, e indipendentemente le une dalle altre, a situazioni con caratteristiche del tutto diverse ricorrendo allo stesso congegno peraltro utilizzato in due differenti versioni. Il chimismo dell'operazione è spiegato nei libri di fisiologia vegetale. Tanto nelle piante CAM quanto nelle C4, in ogni modo, esso comprende due successivi processi di carbossilazione: il primo che, utilizzando la CO<sub>2</sub> dell'aria, porta alla formazione di acido malico (<sup>11</sup>); il secondo che, utilizzando la CO<sub>2</sub> derivante dalla decarbossilazione dell'acido malico, porta alla formazione di acido fosfoglicerico. La differenza tra piante CAM e piante C4 riguarda l'impiego di questa sequenza e sta essenzialmente nel fatto che nelle piante CAM le due carbossilazioni sono separate nel tempo, la prima avvenendo di notte, la seconda di giorno; nelle piante C4, invece, le due carbossilazioni sono separate spazialmente avvenendo, separatamente, in due distinti comparti del mesofillo. Tutte le cellule mesofillari delle piante CAM, in altri termini, conservano nel proprio interno l'acido malico che producono di notte e se ne fanno, ognuna per proprio conto, la scorta che utilizzeranno di giorno; nelle piante C4, per contro, le cellule del compartimento C4 si liberano dell'acido malico immediatamente a mano a mano che lo producono e lo cedono alle cellule del compartimento C3 cui, in tal modo, forniscono la materia prima per il lavoro fotosintetico.

---

<sup>11</sup> ... per lo più alla formazione di acido malico; ma, in piante di diversa specie, alla formazione di acido aspartico. Fatta, una volta per tutte, questa precisazione, avverto che quando, in quello che segue, mi capiterà di doverne far cenno, io mi limiterò, per pratiche ragioni di brevità, a parlare di acido malico con l'implicito, convenzionale sottinteso che possa invece trattarsi di acido aspartico.

Ciò spiega perché solo le piante CAM, e non le piante C4, abbiano grandi vacuoli nelle cellule a cloroplasti e presentino il relativo tipo di succulenza; perché solo nelle piante C4, e non nelle CAM il mesofillo sia funzionalmente (ma anche strutturalmente) compartimentato; e perché, nelle piante C4, solo nelle cellule del compartimento C3, e non in quelle del compartimento C4, i cloroplasti formino amido primario.

Con riferimento a quest'ultimo particolare va osservato che la prima delle due carbossilazioni che caratterizzano il metabolismo C4 (voglio dire la fissazione della CO<sub>2</sub> su un acido a 3 C e la produzione di acidi a 4 C) è un processo enzimatico che non richiede l'intervento diretto della luce. Le piante CAM, infatti, vi ricorrono di notte e dunque al buio. Le piante C4, invece, vi ricorrono di giorno quando è chiaro. Eppure anche nelle piante C4 la fissazione della CO<sub>2</sub> dell'aria avviene con lo stesso sistema: di giorno ma senza utilizzare (direttamente) la luce.

A proposito di queste piante (le piante C4) viene allora da chiedersi che senso abbia, e se non sia del tutto inutile, la presenza di plastidi clorofilliani nelle cellule del comparto mesofillare C4 dal momento che la CO<sub>2</sub> che le cellule del comparto mesofillare C3 immetteranno nella catena di reazioni che portano alla sintesi degli zuccheri (e dell'amido primario) deriva da un processo «oscuro» di fissazione di CO<sub>2</sub>. Dal momento, per dirla in altro modo, che compito (peraltro «diurno») del compartimento C4 è il lavoro «notturno» delle piante CAM; mentre quello che, nelle piante CAM, è il lavoro «diurno» viene lasciato, nelle piante C4, al solo compartimento C3.

Occorre ricordare, a questo proposito, che il processo di fotosintesi è direttamente fotodipendente soltanto nella prima sua serie di reazioni (la «fase luminosa» appunto) al termine della quale la CO<sub>2</sub> non è ancora entrata in gioco; e che a questa prima segue una «fase oscura» che comprende la serie di reazioni che portano alla sintesi di zuccheri e che non hanno alcuna dipendenza (diretta) dalla luce. In ogni caso, la fase oscura si avvia col processo (dunque fotoindependente) di carbossilazione che conduce alla produzione di acido fosfoglicerico. Ciò vale per le piante C3, vale per le piante CAM e vale anche per le piante C4.

Bisogna anche precisare che la prima carbossilazione (che, nelle piante CAM come pure nel comparto C4 delle piante titolari di questa sigla, da origine all'acido malico) è bensì il punto chiave dal quale dipende il successo adattativo dei due diversi tipi di piante; ma che, pure costituendone la determinante premessa, la prima carbossilazione non fa parte del processo fotosintetico rispetto al quale ha semplici funzioni ausiliarie. Tanto meno, la prima carbossilazione può essere immaginata come partecipe della fase oscura della fotosintesi. Addirittura (ed è un particolare che va rilevato con una certa enfasi) l'adozione del chimismo C4 determina che, nel relativo comparto mesofillare (intendo: nel comparto C4) delle relative piante (le C4 appunto) la fase oscura della fotosintesi non esista per niente (come ho appena rilevato, infatti, la seconda carbossilazione – punto di partenza della fase oscura – è prerogativa del comparto C3).

Ancora una precisazione (ed è la terza in fila). Il metodo C4 ottiene alle piante CAM di sopportare l'aridità ambientale senza ridurre (in verità: senza ridurre troppo) la fotosintesi. Alle piante C4, invece, lo stesso metodo ottiene un cospicuo (o addirittura molto importante) incremento della resa fotosintetica (in confronto a quello delle piante C3).

Siamo così arrivati al punto. Com'è possibile che le piante C4 ottengano questo risultato sebbene la parte addirittura maggiore del parenchima clorofilliano sia, in ogni loro foglia, escluso dalla produzione di fotosintati?

Una prima, peraltro del tutto generica, risposta a questo interrogativo è la seguente. A differenza delle piante CAM (la cui prima carbossilazione avviene di notte) le piante C4 fanno tutto di giorno, a stomi aperti e libero scambio di gas con l'aria esterna. Ciò consente che, a mano a mano che l'acido malico prodotto dal parenchima C4 vien passato al parenchima C3, nuovo acido malico possa, di continuo, essere prodotto (pure evitando che se ne raggiunga una sua non sopportabile concentrazione) per continua nuova introduzione di nuova CO<sub>2</sub> dall'esterno. Ciò assicura che, nel comparto C3, la seconda carbossilazione si svolga in condizioni particolarmente favorevoli perché in presenza di una concentrazione particolarmente elevata di CO<sub>2</sub>.

Più pertinente (perché più esclusiva) è quest'altra spiegazione. Ho poco sopra ricordato che il processo di fotosintesi è reso possibile dallo sfruttamento dell'energia elettromagnetica della luce ed è composto da un primo gruppo di reazioni (la fase luminosa) che la sfruttano direttamente e da un successivo gruppo di altre reazioni (la fase oscura) che la sfruttano indirettamente.

te. Ebbene, il mesofillo C4 è bensì rinunciatario della fase oscura (è rinunciatario, intendo dire, del metabolismo enzimatico che porta alla produzione di carboidrati); ma, provvisto com'è di cloroplasti, non è affatto rinunciatario della fase luminosa che (sto sempre parlando del metabolismo C4) è condizione della continuità e dell'intensità della fissazione (oscura) di CO<sub>2</sub> e della produzione (oscura) di acidi a 4 C. Anche se sia superfluo ricordo che in ogni tipo di piante (C3, C4 e CAM) la fase luminosa consiste nella trasformazione dell'energia della luce in energia di potenziale chimico (sotto forma di ATP) e nella produzione di un donatore di elettroni (sotto forma di un piridinnucleotide ridotto: l'NADPFLJ. E una continua disponibilità di ATP è indispensabile per ottenere (nel mesofillo C4) una disponibilità continua del substrato sul quale fissare, per carbossilazione, la CO<sub>2</sub> dell'aria; mentre una continua disponibilità di NADPH<sub>2</sub> è indispensabile (sempre nel mesofillo C4) per la produzione dell'acido malico. Substrato della prima carbossilazione è infatti l'acido fosfoenolpiruvico; e l'acido fosfoenolpiruvico viene ottenuto per fosforilazione dell'acido piruvico e dunque col concorso di una adatta chinasi e di ATP. Il prodotto diretto della carbossilazione, d'altra parte, è l'acido ossalacetico che, con intervento dell'NADPH<sub>2</sub> viene ridotto ad acido malico (oppure, per transaminazione da alanina, ad acido aspartico). In un certo senso si può dire che, nel mesofillo delle piante C4, funzionano in serie, fra di loro integrati ma spazialmente separati, due distinti processi fotosintetici comprendenti entrambi una fase luminosa e una fase oscura. La fase luminosa è uguale nel primo come nel secondo di questi e in entrambi identici ne sono i risultati (la produzione, cioè, di ATP e di NADPH<sub>2</sub>. Diverso è, invece, l'uso che, di questi prodotti vien fatto dalla rispettiva fase oscura. Con la propria fase oscura, infatti, il primo processo fotosintetico (quello che avviene nel comparto C4) rende possibile, e addirittura realizza, la sintesi di un composto atto a trasportare CO<sub>2</sub> al secondo processo fotosintetico (che ha nel comparto C3 la propria sede) così da continuamente alimentarne la relativa fase oscura che si conclude con la produzione di zuccheri e (per tanto solo nel mesofillo C3, non invece nel mesofillo C4) di amido primario (<sup>12</sup>).

Tutto questo è molto bello e certo meritevole d'essere ben compreso affinché ne risulti chiaro l'interesse del suo significato. Ma poi che anche nelle piante C4 il vero processo fotosintetico finisce per svolgersi interamente nel comparto mesofillare C3, e col metodo tipico delle piante C3, tutto questo andirivieni, questo traffico di reazioni, tutto questo rigirio di CO<sub>2</sub> che viene dapprima fissata, poi rimessa in libertà e poi nuovamente fissata, possono dare l'impressione di uno stravagante balletto chimico e di una inutile complicazione. Coticché, per rendere comprensibile il senso di tutta la faccenda e per consentire, anche a chi non fosse abbastanza addentro nella fisiologia delle piante, di gustarne, appunto, il significato di adattamento evolutivo ai fattori ambientali, credo di non poter evitare l'aggiunta di altre spiegazioni e di taluni altri particolari.

---

<sup>12</sup> Un inciso. Quel che è stato ora detto con riferimento alle piante C4 vale anche per le piante CAM. Tuttavia con una differenza relativa al risultato finale; differenza che è meritevole d'essere rilevata per il suo collegamento col diverso tipo di adattamento evolutivo.

Separati in due comparti con diversa specializzazione ma contemporaneamente attivi, i due processi fotosintetici nelle piante C4 – mirano a superare, aggirandoli, gli ostacoli che, come più avanti sarà spiegato, riducono la produttività del metabolismo C3; così da ottenere che, in assenza di fattori ambientali sfavorevoli, la resa effettiva dell'apparato fotosintetico sia significativamente avvicinata, nelle piante C4, a quella teoricamente possibile.

Nonché un incremento, la separazione temporale dei due processi fotosintetici impone, alle piante CAM, una qualche riduzione della resa fotosintetica. Una prima causa di ciò è il fatto che tra l'equinozio primaverile e quello autunnale, la durata della notte (nel nostro emisfero e in ragione della latitudine) è più breve della durata del giorno coticché più breve è anche il periodo (in queste piante notturno) di apertura degli stomi e di approvvigionamento di CO<sub>2</sub>. Svantaggio che peraltro è almeno in buona parte compensato dal fatto che, di notte, le piante CAM beneficiano di una concentrazione atmosferica di CO<sub>2</sub> che è maggiore di quella diurna. Alla riduzione della fotosintesi delle piante CAM concorre inoltre l'azione tossica dell'acido malico. Per le piante C4 il problema non si pone perché, a mano a mano che il mesofillo C4 lo genera, il mesofillo C3 ne fa, demolendolo, immediato impiego. Le piante CAM, invece, eludono la tossicità dell'acido malico accumulandolo, sotto forma di acido malico non ionizzato in soluzione acquosa opportunamente diluita, in grandi vacuoli o, addirittura, nell'unico grandissimo vacuolo. È possibile che il controllo della concentrazione di questa soluzione freni la produzione di acido malico e ne limiti la provvista. Gli espedienti ch'esse, adottano, in ogni modo, consentono alle piante CAM di passare la giornata in pieno sole, in luoghi poverissimi d'acqua, senza compromettere il proprio bilancio idrico.

Prima di farlo, e in certo modo a riassunto o a conclusiva chiusura di questo capitoletto, vorrei che risultasse ben chiaro il significato del raggruppamento delle piante in tre distinte categorie fotosintetiche contraddistinte dalle sigle C3, C4 e CAM; che ben chiari risultassero anche i limiti e la convenzionalità di questa distinzione; e che chiaro risultasse inoltre il significato delle sigle stesse.

La sigla CAM si riferisce alla linea metabolica che, partendo con un processo di carbossilazione (e utilizzando per questo direttamente la CO<sub>2</sub> dell'aria) porta alla formazione di acidi organici a 4 C. Tradotta dall'inglese, la sigla significa «Metabolismo Acido delle Crassulacee». È una sigla entrata nell'uso e che proprio per questo si continua a usare. Ma è un uso convenzionale perché, se è vero che molte Crassulacee (nelle quali è stato scoperto la prima volta) si servono del CAM, è altrettanto vero che lo stesso metabolismo si ritrova in piante appartenenti a numerose altre famiglie. Lo stesso metabolismo, inoltre, viene addirittura riguardato come peculiare delle piante C4 cosicché a chiamare piante C4 le CAM e piante CAM le C4 si determinerebbe certo un bel po' di confusione ma non ci sarebbe nessun imbroglio. Se poi si guarda al metabolismo fotosintetico, si scopre che tutte e tre le categorie di piante sono piante C3. Utilizzando i prodotti della fase luminosa (quanto a dire l'ATP come fonte di energia e l' $\text{NADPH}_2$  come riducente) la prima parte della fase oscura del processo di fotosintesi consiste nella carbossilazione del 1,5-RuDP e nella produzione, in serie, di acido 3-fosfoglicerico, di acido 1,3-difosfoglicerico e di 3-fosfogliceraldeide: tutti composti, appunto, a 3 C. Questo avviene nelle piante C3 e, in identica maniera, questo avviene anche nelle C4 e nelle CAM. Solo che (come già ho ricordato) la CO<sub>2</sub> necessaria per la carbossilazione del 1,5-RuDP, le piante C3 la ricavano direttamente dall'aria; e gli altri due tipi di piante l'ottengono, invece, dalla decarbossilazione del prodotto di un metabolismo che non è parte del processo di fotosintesi ma ne costituisce un importante antefatto di grandissimo interesse per il suo significato di adattamento evolutivo. Le piante CAM, del resto, usano il CAM solo di notte e sono piante C3 durante il giorno. Le piante C4, da canto loro, fanno tutto di giorno e sono, allo stesso tempo, piante C4 e piante C3. Anche questa, relativa al diverso comportamento delle piante CAM e delle C4, è una differenza di suggestivo interesse per la perfetta corrispondenza alla diversa natura del problema ecologico posto alla selezione evolutiva dei due tipi di piante. Diversità di comportamento tanto più interessante perché implica – e spiega – una diversità anche strutturale: nelle piante CAM la presenza, in ogni cellula del parenchima clorofilliano, di grandi vacuoli acquosi necessari per il notturno accumulo del prodotto 4 C e la succulenza fogliare che ne consegue; e, nelle piante C4, la compartimentazione topografica del mesofillo fogliare in zone con diversa caratterizzazione citologica.

FOTOSINTESI E FATTORI AMBIENTALI. – Si può essere biologi anche senza essere botanici; e si può essere botanici anche senza essere fisiologi. Non ci sarà dunque nulla da ridire se il lettore di queste mie pagine si trovasse ad avere solo vaghe notizie o solo troppo sbiaditi ricordi relativi al processo della fotosintesi clorofilliana. Per rendere possibile a tutti una giusta valutazione di queste che potrebbero altrimenti apparire niente più che irrilevanti stranezze – dico delle stravaganze biochimiche delle piante C4 e delle piante CAM – a questo punto della mia esposizione credo di non poter fare a meno di fermarmi un poco a spender quattro parole sull'influenza esercitata dall'ambiente sulla fotosintesi e su quella, reciproca, esercitata dalla fotosintesi sull'ambiente. Intento di quel che segue non è, dunque, di propor materia per qualche meditazione ma solo, e proprio come in un trattatello scolastico, di fornire alcune notizie su taluni dati di fatto. Ne chiedo scusa agli esperti; i quali, in ogni modo, possono girar queste pagine senza leggerle e, se vorranno farlo, riprenderne più avanti la lettura.

Com'è facilmente prevedibile che sia esiste, ed è di decisiva importanza, una ecologia della fotosintesi. Dal momento infatti che la pianta realizza il proprio autotrofismo fotometabolizzando un componente dell'aria, esigenza assoluta dell'apparato fotosintetico è la massima esposizione all'ambiente «aero-luminoso» il più possibile utilizzandolo e, insieme, accettando, il più possibile senza danno, le sue diverse influenze. Proprio perché fotosintetizzano, in altre parole, le piante sono particolarmente esposte all'ambiente; e proprio per quello che la fotosintesi è, i fattori ambientali esercitano su di essa una grande, e addirittura decisiva, influenza. Il significato dei mutamenti evolutivi in generale – e in particolare quello delle modalità con le quali la fotosintesi si svolge – non può, di conseguenza, essere apprezzato senza alcuna conoscenza sulla ecologia e, implicitamente, sulla fisiologia della fotosintesi.

Sono numerosi i fattori ambientali che con le loro variazioni, ognuno per proprio conto e tutti fra di loro interferendo, hanno determinante influenza sull'attività fotosintetica. Di conseguenza, e proprio relativamente all'attività fotosintetica, vi sono strutture, vi sono funzionalità e vi sono comportamenti che, altrimenti incomprensibili o addirittura irrilevanti curiosità, rappresentano appunto, in differenti specie di piante, il frutto dell'adattamento a ciò che costituisce l'ambiente. Poiché, d'altra parte, di foto-organicazione della CO<sub>2</sub> dell'aria si tratta, è facilmente prevedibile che esista uno stretto rapporto fra intensità della luce (o disponibilità di energia elettromagnetica) e concentrazione atmosferica della CO<sub>2</sub> (o disponibilità di materia prima) da una parte, e produttività del macchinario fotosintetico dall'altra. Meno prevedibile (e addirittura inaspettata) è invece la constatazione che anche FO<sub>2</sub> ha forte incidenza sulla resa della fotosintesi e che questa sua incidenza è di segno negativo.

Si tratta di un fatto di sconcertante importanza. L'evoluzione ha portato le piante fuori dell'acqua a vantaggio della fotosintesi; ma, fuori dell'acqua, la pianta si è trovata a dover fare i conti con una difficoltà che, dapprincipio inesistente e per molto tempo pressoché trascurabile, è andata sempre più aggravandosi sino a divenir determinante.

Che la vita nell'aria comporti per la pianta tutta una problematica relativa al mantenimento del bilancio idrico e al rapporto fra traspirazione e fotosintesi, è cosa per dir così scontata e che l'evoluzione ha a poco a poco superato sconvolgendo ciclo metagenetico e organografia e inventando una nuova istologia e una nuova anatomia. Meno scontato, e per gli stessi studiosi cosa imprevedibile, è che un altro ostacolo venga alla fotosintesi dall'ossigeno di cui, proprio con la fotosintesi, le piante sono andate arricchendo l'atmosfera (e, ovviamente, anche l'acqua nella quale peraltro la concentrazione dell'ossigeno rimane modesta a causa della sua relativamente bassa solubilità: poco meno di 0,005% ca. in volume a 0 °C).

È (quest'azione di ostacolo sulla fotosintesi da parte dell'ossigeno) un dato di fatto (noto col nome di *effetto Warburg*) che, una volta acquisito, ne fa prevedere altri, poi dimostratisi reali. Uno, ovvio, è che l'effetto negativo dell'ossigeno è legato alla concentrazione con la quale l'ossigeno stesso è presente nell'aria. Attualmente, questa concentrazione è di circa il 21% in volume; e si dimostra che già a questa concentrazione l'ossigeno ha una forte azione inibitrice sulla fotosintesi. Si dimostra anche che, in condizioni sperimentali di ridotta concentrazione di ossigeno, il consumo fotosintetico di CO<sub>2</sub> aumenta e (particolare molto importante) che l'incremento della fotosintesi continua ad aumentare con l'aumentare dell'intensità della luce.

FOTORESPIRAZIONE, FOTOSATURAZIONE E PUNTO DI COMPENSAZIONE PER LA CO<sub>2</sub>. – Le ricerche sul meccanismo di questo inaspettato rapporto fra ossigeno e fotosintesi hanno portato alla conoscenza di un fatto veramente singolare. Di notte, o comunque in condizioni di oscurità, la respirazione delle piante ha un certo valore; ma, come dal buio si passa alla luce, e tanto più quanto più l'intensità della luce aumenta, aumenta anche l'intensità della respirazione valutata (nell'aria ambiente) come consumo di O<sub>2</sub> e emissione di CO<sub>2</sub>. La luce, dunque, stimola (o sembra stimolare) la respirazione delle piante in tal modo determinando il fenomeno detto di *fotorespirazione* che tende a compensare, sino a pareggiare in corrispondenza a un certo valore dell'intensità luminosa, il consumo di CO<sub>2</sub> e l'emissione di O<sub>2</sub> dovuti alla fotosintesi. Ne viene che valutata in base alle variazioni di composizione dell'aria ambiente, sembra che la fotosintesi vada contemporaneamente diminuendo sino a cessare. In realtà, l'effetto Warburg non tocca (direttamente) la fotosintesi. È solo che la luce stimola (o sembra stimolare) la respirazione più della fotosintesi; ed è ovvio che l'efficacia di questo stimolo, quanto a dire l'instaurarsi e il crescere della fotorespirazione, siano condizionati dalla disponibilità di ossigeno e dalla concentrazione di questo (<sup>13</sup>).

<sup>13</sup> Sia pure in nota, sono forse utili i due seguenti richiami a cose esplicitamente o implicitamente già dette nel testo della V puntata del presente scritto.

Il primo: col crescere dell'intensità luminosa la fotorespirazione arriva a valori doppi e sino a cinque volte maggiori a confronto della respirazione notturna.

Il secondo: dal momento che, alla luce, fotosintesi e fotorespirazione sono entrambe attive, i loro opposti effetti si sovrappongono e ne viene che la misura delle variazioni della concentrazione di CO<sub>2</sub> o di O<sub>2</sub> nell'aria ambiente indica solo il prevalere di un effetto sull'altro oppure la loro equivalenza. In pratica, quella che si misura è la *fotosintesi apparente* quanto a dire l'eccedenza della fotosintesi sulla respirazione; e quel che si trova è che col crescere dell'intensità luminosa la fotosintesi apparente eccede sempre meno sulla fotorespirazione sino a che, raggiunto un certo

A tutta prima appagante, questa spiegazione dell'effetto Warburg, tuttavia, non tiene. Se fosse vera, ci sarebbe un altro sorprendente problema da risolvere. Che c'entra la luce con la respirazione? Il metabolismo respiratorio è identico nelle piante come negli animali e, negli uni come nelle altre, interessa i medesimi organuli cellulari. Quanto agli animali, siano essi al buio o siano alla luce l'intensità respiratoria non cambia e sarebbe davvero curioso se, nelle piante, la regolazione del medesimo meccanismo fosse, invece, fotodipendente. L'esperienza, d'altra parte, dimostra che, misurata come assunzione di  $O_2$  ed emissione di  $CO_2$ , la fotorespirazione — eccitata dalla luce — aumenta in presenza di più forti concentrazioni di  $O_2$  e diminuisce in presenza di più forti concentrazioni di  $CO_2$ . In altre parole, il valore della fotorespirazione (o, che è lo stesso, l'entità dell'effetto Warburg provocato dalla luce) dipende dal rapporto tra le concentrazioni ambientali di  $O_2$  e di  $CO_2$ . E poiché lo spostamento di questo rapporto a favore della  $CO_2$  tende a frenare — sino a quasi annullare — l'effetto Warburg, è da pensare che l'azione inibitrice dell' $O_2$  (e quindi la fotorespirazione) non riguardi la respirazione ma proprio la fotosintesi stessa (nella sua fase oscura dal momento che vi è interessata la  $CO_2$ ).

I fatti, in ogni modo, sono i seguenti. L'intensità della fotosintesi è legata all'intensità della luce e — peraltro con determinate modalità e in determinata misura — cresce col crescere di questa. È però molto importante precisare che l'incremento dell'attività fotosintetica valutata come consumo di  $CO_2$  (pertanto come diminuzione della concentrazione della  $CO_2$  nell'aria) va progressivamente riducendosi a mano a mano che la luce si fa più forte sinché, raggiunto un certo grado di luminosità, la fotosintesi non cresce più. Si parla di *fotosaturazione*. Vuoi dire (o sembra voler dire) che l'apparato fotosintetico non può produrre più di tanto cosicché, raggiunto un certo limite dell'intensità luminosa, oramai fotosatura la pianta è al massimo, non superabile, della sua capacità di produzione fotosintetica.

L'importanza del punto di fotosaturazione è evidente. Ma anche più importante è il fatto che il valore dell'intensità luminosa che gli corrisponde è variabilissimo. Varia, in natura, in piante di diverso tipo ecologico e, per la stessa specie, a seconda di altre condizioni d'ambiente. Sperimentalmente, esso può essere fatto variare quasi a piacere dello sperimentatore. «Fotorespirazione», in realtà, è un'espressione che tradisce il vero. L'intervento sperimentale che aumenti convenientemente la concentrazione naturale della  $CO_2$  il cui valore «standard», nell'aria, è pari allo 0,03% in volume, e la mantenga elevata nonostante il suo contemporaneo consumo, sposta infatti talmente verso l'alto il punto di fotosaturazione da potersi dire che, in un certo senso, la fotosaturazione non esiste. È bensì vero che un'eccessiva luminosità finisce per bloccare la fotosintesi; ma lo fa per vie indirette: per es. perché la foglia si riscalda e, per evitare un eccesso di traspirazione, chiude gli stomi; o addirittura, e ancora come es., perché distrugge la clorofilla per via di foto-ossidazione. Se poi l'intervento sperimentale è di segno opposto, e abbassa sotto a quella normale la concentrazione di  $CO_2$ , si abbassa (e si abbassa rovinosamente) anche il punto di fotosaturazione.

Tutto ciò determina che, in condizioni naturali, fattore limitante dell'intensità fotosintetica nelle prime ore del mattino sia la scarsità della luce, mentre nelle ore di piena luce fattore limitante sia la concentrazione atmosferica della  $CO_2$ , diminuita per il consumo fatto vi dalla fotosintesi.

Influenza non minore sul verificarsi del fenomeno di fotosaturazione, e sulla sua posizione in relazione all'intensità della luce, ha (come già ho accennato) la concentrazione ambientale dell'ossigeno. Se sperimentalmente aumentata, il punto di fotosaturazione si abbassa; e al contrario si eleva se l'aria viene impoverita di ossigeno. Riemerge, dal risultato di questa esperienza, il concetto poco sopra espresso. L'attività fotosintetica è sicuramente legata alla disponibilità assoluta di  $CO_2$  nell'aria; ma la misura della possibile utilizzazione di questa (voglio dire: della  $CO_2$ ) è inversamente correlata alla misura della contemporanea presenza di  $O_2$ . Decisivo, insomma, è il rapporto  $CO_2/O_2$ ; cosicché la capacità fotosintetica aumenta sia che aumenti la concentrazione della  $CO_2$  oppure diminuisca quella dell' $O_2$ , e si riduce sia che diminuisca la prima o aumenti la seconda.

Ho già poco sopra ricordato che, attualmente, la  $CO_2$  è presente nell'aria in ragione dello 0,03% e l' $O_2$  del 21%. Già pesantemente sfavorevole, il rapporto fra queste concentrazioni con-

---

limite dell'intensità della luce, fotosintesi e fotorespirazione si equilibrano, i loro effetti si compensano e la fotosintesi apparente è nulla o, addirittura, la fotorespirazione prevale sulla fotosintesi.

sente ancora una ragionevole produttività fotosintetica. È, tuttavia, molto vicino al limite. L'enorme differenza fra le concentrazioni dei due gas determina che piccole variazioni della concentrazione della CO<sub>2</sub> siano sufficienti a ottenere variazioni decisive del valore del rapporto in questione. Fatte salve le considerazioni che mi riservo di esporre più avanti, il punto di fotosaturazione – quindi di stallo della produttività fotosintetica – in condizioni naturali è già raggiunto quando la concentrazione della CO<sub>2</sub> scenda allo 0,01% circa. Per sottolineare il fatto che, a questo momento, la CO<sub>2</sub> consumata dalla fotosintesi è esattamente compensata dalla CO<sub>2</sub> emessa dalla fotorespirazione è d'uso corrente il termine di *punto di compensazione per la CO<sub>2</sub>*. È da rilevare che in condizioni naturali (come avviene già nelle prime ore pomeridiane di una giornata di sole) il punto di fotosaturazione e il punto di compensazione per la CO<sub>2</sub> coincidono così da sembrare modi diversi per dire la stessa cosa. Ma i risultati sperimentali dimostrano che, in realtà, si tratta di concetti diversi. Purché la CO<sub>2</sub> non sia fattore limitante (ciò che si può ottenere rinforzandone sperimentalmente la concentrazione) il punto di fotosaturazione si sposta verso l'alto e (indipendentemente dalla concentrazione naturale dell'O<sub>2</sub>) la pianta si mostra d'essere resa capace di utilizzare la crescente luminosità. Quando invece (in condizioni naturali) il consumo fotosintetico di CO<sub>2</sub> ne va riducendo progressivamente la concentrazione, si arriva a un valore di questa al disotto del quale, e indipendentemente dall'intensità della luce, la fotosintesi non riesce più a superare la fotorespirazione, ne viene compensata e la pianta si dimostra, apparentemente, incapace di utilizzare la troppo bassa disponibilità di CO<sub>2</sub>. Ma se, con intervento sperimentale, la concentrazione di O<sub>2</sub> nell'aria ambiente si sposta verso il basso, la pianta dimostra d'essere capace di utilizzare, sino ad esaurimento, tutta la disponibilità di CO<sub>2</sub>.

LA FOTOSINTESI, LE VACCHE GRASSE E LE VACCHE MAGRE. – La conclusione che da questi rilievi è imposta non può essere che la seguente. C'è qualche cosa, nella fotosintesi, che – nelle condizioni naturali in cui si trova a operare – non va. Qualche suo meccanismo appare inceppato. È come una macchina con la frizione logora o le candele sporche o la pompa della benzina che funziona a singhiozzo. Possiede un eccellente motore ma il suo rendimento è inadeguato. Convergenti nel risultato, le cause di ciò appaiono essere due. Subisce l'effetto di un rapporto CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> atmosferico gravemente sfavorevole. La fotorespirazione che l'accompagna le è inoltre di pesante ostacolo, la frena e ne riduce il rendimento netto sino ad azzerarlo e a poter farle perdere, quotidianamente, mezza giornata di sole. Si direbbe che all'epoca in cui la fotosintesi avviò la sua storia, e la portò poi avanti sino ai primi tempi della vita vegetale in emersione, l'ambiente al quale i meccanismi fotosintetici erano adatti fosse caratterizzato da condizioni in misura determinante diverse da quelle attuali; e che, per essere adattato alla situazione odierna, il congegno fotosintetico abbia bisogno d'essere radicalmente revisionato sino alla sostituzione dei meccanismi che, di per sé non logori, sono resi tuttavia obsoleti dal profondo cambiamento delle condizioni in cui si trovano a lavorare.

Non si tratta soltanto d'una impressione. La storia delle piante e la storia della fotosintesi ne danno piena (e persino preoccupante) conferma. Ho già due volte ricordato che la CO<sub>2</sub> è oggi presente nell'aria in ragione dello 0,03% mentre la concentrazione dell'O<sub>2</sub> è del 21%. Il rapporto CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> è dunque pari a poco più di 0,001. Significa che, per ogni parte di CO<sub>2</sub>, l'aria contiene oggi 700 parti di O<sub>2</sub>. Nel Carbonifero, all'epoca delle grandi foreste di Felci arboree e della trionfante adozione evolutiva del corno, dunque ca. 300 milioni d'anni fa, si calcola che la concentrazione della CO<sub>2</sub> nell'aria fosse sul 6-9% in volume quanto a dire da 200 a 300 volte quella odierna. La contemporanea concentrazione dell'ossigeno è ritenuto si aggirasse sul 2,5%. Il relativo rapporto CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> può essere valutato sul 3,5: circa 0,3 parti di O<sub>2</sub> per ogni parte di CO<sub>2</sub>. Nella storia dell'autotrofismo fotosintetico quella è stata l'età dell'oro contrassegnata, sia per quanto riguarda i valori assoluti dei due componenti atmosferici, sia per quanto riguarda il loro rapporto, dalle migliori condizioni di cui le piante abbiano mai goduto. La gran fotosintesi che tali condizioni hanno consentito è documentata dai giganteschi depositi di carboni fossili e di idrocarburi che ne rappresentano il definitivo risultato e che tornano a prova della composizione atmosferica di quella lontana epoca.

Il dato di fatto è di sconcertante importanza e, insieme, di estremo interesse. Significa che, allegramente fotosintetizzando, le piante sono andate da per loro stesse costruendosi, poco per volta, un ambiente nemico. Hanno saccheggiano sino a quasi esaurirlo l'enorme patrimonio del componente atmosferico che è condizione per la loro vita e che è stato irreversibilmente immo-

bilizzato in forme che non ne consentono un naturale riciclo. Parallelamente, e con identica proporzione, hanno immesso ossigeno molecolare nell'atmosfera sino a farne diventare il secondo componente dopo l'azoto. Fotosintetizzando, e mutando radicalmente la composizione dell'atmosfera, le piante hanno condizionato, e condizionano, la vita aerobia e, attraverso la formazione della coltre d'ozono alla superficie dell'atmosfera, hanno consentito e continuano a consentire la vita fuori dell'acqua. Fotosintetizzando, inoltre, le piante consentono, e tollerano, la vita eterotrofa.

Tutto ciò non è stato, e non è, senza conseguenze né tutto quel che è avvenuto è stato prodigo di cose buone. La storia non ha avuto fretta. Col lento scorrere di centinaia di milioni di anni, l'aria è stata a tal punto impoverita di CO<sub>2</sub> (materia prima sulla quale è costruita non solo la fotosintesi ma, addirittura, tutta la vita: intendo dire tutti i componenti organici che partecipano alla strutturazione e alla funzionalità dei viventi) che, in percento, la CO<sub>2</sub>, alla quale ovviamente mi riferisco, appare prossima alla scomparsa.

Dall'epoca del bengodi ad oggi l'attività fotosintetica globale sulla Terra è andata sicuramente e inesorabilmente attenuandosi sino a ridursi, in questa nostra era, al lumicino. Lo dimostrano l'esistenza e il valore odierno del punto di fotosaturazione e del punto di compensazione per la CO<sub>2</sub> e c'è da chiedersi cosa mai accadrà se, per effetto della fotosintesi, il rapporto CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> nell'aria dovesse ancora ridursi.

LA FOTOSINTESI È AI MINIMI: SI FERMERÀ? RAPPORTO CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>: LE COSE VANNO MALE. – Potrà mai avvenire che si realizzino condizioni tali da compromettere la fotosintesi, addirittura da condurre al suo spegnersi e alla scomparsa della vita autotrofa e di quella eterotrofa che ne dipende? È fantascienza o si tratta d'un problema reale? Sfruttando l'ambiente e gravemente alterandolo, la vita è dunque andata, e dunque va, rendendo inevitabile la propria fine?

Quanto già è avvenuto non incoraggia certo all'ottimismo; tende anzi ad escluderlo. Ma la catastrofe (anche se non verranno trovati imprevedibili ma non per questo impossibili rimedi) interesserà un futuro geologico lontano. Su quel rapporto e sul suo effetto, in ogni modo, hanno azione sia il valore dell'uno che il valore dell'altro fattore tanto la concentrazione della CO<sub>2</sub> quanto quella dell'O<sub>2</sub>.

Dal momento che lo 0,03% (valore standard, in verità convenzionale, della concentrazione della CO<sub>2</sub> nell'aria) permette ancora una, sia pure esosa, fotosintesi; e dal momento che esiste un ciclo naturale che, per vie diverse e peraltro in non pari misura, restituisce continuamente all'aria la CO<sub>2</sub> (o «buona» parte della CO<sub>2</sub>) che di continuo la fotosintesi clorofilliana le sottrae, è da ritenere che passerà molto tempo prima che la difesa di quella tanto misera percentuale divenga impossibile.

Voglio ricordare che al sia pur parziale mantenimento del ciclo della CO<sub>2</sub> concorrono fattori non biologici e fattori biologici. Anche se globalmente di secondaria importanza, l'interesse di questi ultimi è molto grande. Per valutarne il significato bisognerà che, poco più in là, se ne riparli. Ma il contributo senza confronto più importante al «mantenimento» del ciclo della CO<sub>2</sub> è dato dalla gran massa dei mari che coprono i quasi tre quarti della superficie terrestre e che si calcola contengano (in forme diverse ma utilizzabili per il ciclo) una quantità di CO<sub>2</sub> ottanta volte quella contenuta in tutta l'atmosfera. L'equilibrio dinamico che si stabilisce fra la concentrazione della CO<sub>2</sub> dell'aria e la concentrazione di quella delle acque marine e lacustri garantisce una quasi completa stabilità (o una pressoché impercettibile instabilità) della concentrazione di CO<sub>2</sub> nell'aria cosicché lentissime – e dunque in termini geologici come di fatto è avvenuto – ne possono essere le variazioni sia in diminuzione che in aumento: un punto, anche questo, che dovrà essere ripreso.

Per quel che riguarda la CO<sub>2</sub>, di cui può essere solo consumatrice, la fotosintesi continuerà dunque ancora per molto tempo, peraltro in misura gravemente ridotta da una fotosaturazione tendente a verificarsi, col passare del tempo, a valori dell'intensità luminosa piano piano più bassi.

Anche più grave, per le sorti della fotosintesi, è il problema posto dall'ossigeno. Più grave perché la sua concentrazione nell'aria è già attualmente elevatissima; perché, per effetto della fotosintesi e parallelamente alla diminuzione della CO<sub>2</sub>, e nonostante l'assorbimento (peraltro modestissimo) da parte dei mari, la sua concentrazione tende ad aumentare; e perché l'ossigeno

esercita sulla fotosintesi un'attiva azione d'ostacolo (l'effetto Warburg) tanto più incisiva quanto più (per colpa della fotosintesi stessa) si abbassa il valore del rapporto  $CO_2/O_2$  (<sup>14</sup>).

Ho già ricordato che il punto di compensazione (in corrispondenza al quale la fotosintesi apparente è nulla) corrisponde, attualmente, a una concentrazione della  $CO_2$  che si aggira sullo 0,01%; ma è da prevedere che, ancora per colpa della fotosintesi e parallelamente all'abbassarsi del punto di fotosaturazione, il punto di compensazione tenderà piano piano a salire.

A parte quello che potrà accadere in un lontano futuro, il problema, in ogni modo, è già oggi attuale. Lo è anzi da epoche oramai remote e già da epoche oramai remote son venute derivandone conseguenze gravemente limitative sulla resa fotosintetica del mantello vegetale terrestre. Quanto più soddisfatte della soluzione data al problema del bilancio idrico e della vivibilità nell'aria (voglio dire: una volta diventate Angiosperme) le piante si sono bene accorte del crescente intralcio posto alla fotosintesi dal comparire del punto di fotosaturazione e del punto di compensazione per la  $CO_2$  nonché dell'abbassarsi del primo e del parallelo elevarsi del secondo; e già da tempo ne è sorta una spinta evolutiva teleonomicamente mirata a vincere la scommessa della sopravvivenza in qualche modo aggirando un ostacolo di per sé insuperabile.

Ridotto al nocciolo, e come già s'è ripetutamente detto, il problema riguarda il continuo deteriorarsi – indivisibile dall'attività fotosintetica – del rapporto  $CO_2/O_2$  nell'aria. Noi valutiamo la fotosintesi (la fotosintesi apparente perché accompagnata dalla fotorespirazione) misurando le variazioni in più o in meno dell'ossigeno e della  $CO_2$  (e pertanto il ridursi del rapporto  $CO_2/O_2$ ) nell'aria. Ma le variazioni che così si colgono non sono che il ripercuotersi, nell'ambiente esterno, delle variazioni, ben maggiori, che quando la fotosintesi è in atto si verificano nell'ambiente interno delle foglie, negli spazi intercellulari e nell'interno stesso delle cellule mesofillari. La velocità di diffusione attraverso le aperture stomatiche – verso l'interno della foglia da parte della  $CO_2$  e verso il suo esterno da parte dell' $O_2$  – non regge al confronto con la rapidità istantanea con cui i plastidi clorofilliani consumano l'una e producono l'altro. Ne viene che quando, al sorgere del sole, la fotosintesi si mette in moto e il suo ritmo si fa poi via via più intenso parallelamente al crescere d'intensità della luce, lo smaltimento dell' $O_2$  (la cui produzione segna l'avvio della fase luminosa) e il rifornimento della  $CO_2$  (col cui impiego comincia la fase oscura) diventano ben presto, e sempre più, inadeguati. Il valore del rapporto  $CO_2/O_2$  va rapidamente avvicinandosi al punto di compensazione e – ingolfati di ossigeno, in crescente debito di  $CO_2$ , progressivamente incapaci di tener testa alla fotorespirazione messasi subito in moto e tanto più stimolata dal crescere progressivo della disponibilità di ossigeno – i plastidi ne vengono presto sopraffatti e la fotosintesi (apparente) si ferma. È da osservare che se il freno che la modesta velocità dei movimenti di diffusione pone al ritmo della fotosintesi riguardasse soltanto il rifornimento di  $CO_2$ , anche se non comparabile con quella di 'una volta' la resa fotosintetica, alla fine di una giornata di lavoro sarebbe, in questa nostra era, ancora accettabile. Va ancora una volta ricordato che se il rendimento non è più quello antico, l'intervento sperimentale dimostra che la causa di ciò non va imputata al cattivo funzionamento del macchinario fotosintetico ma proprio alla mutata composizione dell'aria. Se questo è vero – e lo è senza possibilità di dubbio – diventa (o sembra diventare) misterioso l'effetto negativo della fotorespirazione e misteriosa ne diventa anche la spiegazione. Consumando  $O_2$  e producendo  $CO_2$ , la respirazione dovrebbe favorire la fotosintesi: e se la luce la stimola, la fotosintesi non potrebbe che goderne.

Qual è la spiegazione del mistero? Alla prossima puntata.

<sup>14</sup> A causa della tanto diversa solubilità nell'acqua della  $CO_2$  e dell' $O_2$  la stabilità del rapporto di concentrazione dei due gas nell'aria è compromessa, per effetto della fotosintesi, più dalla produzione di  $O_2$  che dal contemporaneo consumo di  $CO_2$ . A 15 °C, infatti, la  $CO_2$  si scioglie in acqua nella proporzione del 100% in volume e la sua solubilità è ancora maggiore a 0 °C (ca. 180%, sempre in volume). A 0°, per contro, la solubilità dell' $O_2$  non arriva allo 0,005% in volume. Ne viene che l'effetto tampone dei mari riesce a quasi garantire la stabilità della concentrazione della  $CO_2$  nell'aria nonostante il consumo che ne fa la fotosintesi; ma non riesce a impedire che, per effetto della fotosintesi, vada aumentando la concentrazione atmosferica di  $O_2$  e vada inesorabilmente diminuendo il rapporto  $CO_2/O_2$ .

## Appendice seconda

L'EFFETTO WARBURG E L'IMBROGLIO DELLA FOTORESPIRAZIONE. – La spiegazione del mistero, nonché del meccanismo col quale l'effetto Warburg funziona, si ebbe solo in anni non lontani (nel 1971). «Fotorespirazione» è un termine mendace. La luce non ha alcun effetto sulla respirazione vera o di fondo e, al pari degli animali, le piante respirano con identica intensità sia al buio che alla luce, sia di notte che di giorno. Scoperto (da Warburg) solo nel 1920 in colture di alghe, e solo nel 1940 dimostrato reale anche per le piante superiori, l'effetto Warburg riguarda proprio il chimismo fotosintetico: un prodigioso chimismo perfettamente funzionante quando la composizione atmosferica era quella di una volta, ma che il gran mutare dei valori assoluti del contenuto di CO<sub>2</sub> e di O<sub>2</sub> nell'aria, e la gran caduta del loro rapporto, fanno ora apparire gravemente disadattato e assolutamente bisognoso di radicali provvedimenti capaci di adeguarlo alla nuova realtà così da liberarlo dalle pastoie che questa gli pone.

Tutto l'imbroglio viene dalla fotorespirazione: un processo che non libera energia, non produce ATP e al quale i mitocondri sono del tutto estranei.

Per comodo di chi ne avesse bisogno, ricordo (molto schematicamente) che la reazione oscura del processo fotosintetico si avvia con la produzione di ribulosio-1,5-fosfato mediante fosforilazione (con ATP proveniente dalla reazione luminosa) del ribulosio-5-fosfato e con la successiva fissazione di una molecola di CO<sub>2</sub> su ogni molecola di ribulosio-1,5-fosfato mediante l'intervento di una carbossilasi specifica (la ribulosio-1,5-fosfato carbossilasi); ciò che (con aggiunta di acqua e attraverso la formazione di un composto intermedio) porta alla produzione di due molecole di acido 3-fosfoglicerico. È a questo punto, sulla carbossilazione cioè del ribulosio bifosfato, che interviene l'effetto Warburg.

Quando, col passare dalla notte al giorno, la fotosintesi entra in azione, entra in azione anche la «fotorespirazione»; e quanto più le condizioni ambientali (luce e temperatura) si fanno favorevoli alla fotosintesi e ne stimolano l'incremento, tanto più cresce (nelle piante di tipo classico o «normale» quali sono le C3) anche la «fotorespirazione» e si riduce, sino ad azzerarsi, la fotosintesi apparente. Ciò avviene perché, in parallelo al favorevole andamento della fotosintesi e al concomitante ridursi, nelle cellule clorofilliane, della concentrazione di CO<sub>2</sub>, corrisponde (sempre nell'interno delle cellule clorofilliane o, più genericamente, nell'aria interna delle foglie) un progressivo aumento della concentrazione di O<sub>2</sub> che, della fotosintesi stessa è il prodotto di scarto. Si determinano in tal modo le condizioni favorevoli all'instaurarsi di una competizione tra CO<sub>2</sub> e O<sub>2</sub> nei confronti del ribulosio-bifosfato. In presenza di ossigeno infatti, e tanto più quanto più si abbassa il valore del rapporto CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>, la carbossilasi che dovrebbe assicurare la fissazione di CO<sub>2</sub> sul ribulosio-bifosfato si comporta come una ossidasi e, invece di catalizzare la carbossilazione, catalizza l'ossidazione del ribulosio-bifosfato ad acido fosfoglicolico con la conseguente diminuzione (tanto più spinta quanto più la fotosintesi provoca il ridursi del rapporto CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>) del tasso di fissazione di CO<sub>2</sub> e della sintesi di zuccheri fosforilati. Ad ogni molecola di O<sub>2</sub> che, rubando il posto a una molecola di CO<sub>2</sub>, si fissa sul RuBP corrisponde infatti la produzione di una molecola di acido fosfoglicolico e la mancata produzione di una molecola di acido 3-fosfoglicerico (<sup>15</sup>).

Non è dunque perché stimoli la respirazione vera (e incrementi per questa via il consumo di O<sub>2</sub>), ma proprio perché stimola la fotosintesi, che la luce (in condizioni atmosferiche quali le attuali di tanto ridotta concentrazione di CO<sub>2</sub>) finisce per essere d'ostacolo alla resa fotosintetica delle «normali» piante C3). Quanto poi alla incrementata produzione di CO<sub>2</sub> (che sembrerebbe frutto di respirazione), si tratta di un prodotto del metabolismo cui vien sottoposto l'acido fosfoglicolico; metabolismo cui partecipano, in serie, cloroplasti, perossisomi e mitocondri e che comporta la produzione di serina (un amminoacido a 3 atomi di carbonio) dalla quale (per rea-

<sup>15</sup> Il ribulosio è un pentoso e la carbossilazione del RuBP ne consente la scissione in due molecole di acido 3-fosfoglicerico che hanno, insieme, 6C. Quando invece la molecola di RuBP, anziché carbossilata, viene ossidata, gli atomi di C rimangono 5 cosicché, scindendosi, essa da origine a una molecola a 3C (una sola molecola di acido fosfoglicerico che, in un certo senso, era già «contenuta» nella molecola di RuBP) e a una molecola a 2C (l'acido fosfoglicolico). Ciò significa che, in corrispondenza alla proporzione di molecole di RuBP «fotorespirare» anziché carbossilate, la fotorespirazione tende a inibire ogni guadagno netto di acido fosfoglicerico.

zione fra due molecole) si originano due molecole di glicina (amminoacido a due atomi di C) e si liberano due molecole di CO<sub>2</sub>.

Erroneamente interpretata come risultato della respirazione (della respirazione vera) e sebbene, in realtà, si tratti di un prodotto della «fotorespirazione», la quantità di CO<sub>2</sub> che viene emessa dalla cellula fotorespirante corrisponde alla quantità di CO<sub>2</sub> non utilizzata come carbossilante del RuBP (e quindi perduta per la fotosintesi) a causa della fissazione di O<sub>2</sub> (o, il che è lo stesso, corrisponde alla quantità di acido fosfoglicerico prodotto in meno).

È anche interessante osservare che la produzione di ATP e di NADPH<sub>2</sub> (risultato della fase luminosa) è correlata all'intensità della luce. Correlata all'intensità della luce è, di conseguenza, anche la produzione di Ru-1,5-P; e poiché il Ru-1,5-P ne è il comune substrato, correlato all'intensità della luce ne è il suo impiego tanto per la fissazione di CO<sub>2</sub> e la produzione di fotosintati, quanto per la fissazione di O<sub>2</sub> e la «fotorespirazione».

L'INTRODUZIONE DI UN PROLOGO SALVA IL CHIMISMO C3. SCOMPARE (O QUASI SCOMPARE) LA FOTORESPIRAZIONE E LA FOTOSINTESI RESPIRA. – A questo punto ho finito di dar conto dell'effetto Warburg, della fotorespirazione e dei conseguenti fenomeni di fotosaturazione e di punto di compensazione per la CO<sub>2</sub> e – se non fosse ch'essa riguarda solo le piante C3 e che è stata fatta esclusivamente come premessa utile a capire il significato delle piante C4 – la mia lezione di fisiologia vegetale potrebbe aver, qui, termine. A giustificazione dell'elevato numero di pagine ch'essa ha occupato, desidero richiamare la già data avvertenza: questa puntata (al pari della precedente) vuole avere espresso carattere di appendice utile a documentare le affermazioni fatte nel corso delle precedenti otto puntate di testo e a fornire le notizie capaci di consentire la comprensione del significato delle caratteristiche morfologiche e funzionali che le piante sono venute adottando nel corso della loro evoluzione. Insisto nel ricordare che tema generale di questo mio scritto è stato (ed è) il tentativo (necessariamente limitato ai vegetali e, dei vegetali, a pochi aspetti scelti come esemplari) di dare evidenza al significato, alla necessità e alla logica delle strutture, delle funzionalità e dei comportamenti e – dei comportamenti, delle funzioni e delle strutture – la logica, la necessità e il significato delle varianti che ne hanno accompagnato la storia evolutiva. Riconosco che la dimensione del tema è tale da ridurre a nulla più che un piccolo approccio lo svolgimento che m'è riuscito di dargli. Voglio solo aggiungere – ma non è che una delle conclusioni generali che questo mio piccolo approccio mi sembra suggerire – che la separazione concettuale e di studio tra morfologia, fisiologia, biochimica e sistematica, quasi fossero discipline fra loro slegate, travisa la realtà e, ponendo dei confini inesistenti, tradisce il vero, ne annebbia lo splendore e ne nasconde la comprensione. È giusto riconoscere che la separazione è imposta da pratiche necessità di ordinamento scolastico e di specializzazione di ricerca; ma sia chi insegna, sia chi fa ricerca (e ne valuta i risultati) dovrebbe sempre ricordare (e cercar di far capire) che le pietruzze sono indispensabili per fare il mosaico; ma che le singole pietruzze non sono il mosaico e non ne possono rivelare il prodigio.

Più volte, in tutto quel che precede, ho avuto occasione di rilevare che significato generale dell'evoluzione (delle sue tante manifestazioni e delle sue innumerevoli tappe) è la sicurezza della riproduzione e la continuità della vita. Ho anche insistito nell'osservare (per es. alle pagine 12-14 della II puntata) come di ciò sia condizione la garanzia della nutrizione materiale ed energetica. Ne da prova il fatto che, tutto sommato, di tutte le manifestazioni e di tutte le realizzazioni evolutive, pungolo e spiegazione è sempre la nutrizione (e il suo conseguimento in rapporto alle condizioni ambientali).

Più volte (per es. a pag. 18 della II puntata) ho anche ricordato come la nutrizione di tutti i viventi abbia nella fotosintesi clorofilliana l'unica e non sostituibile sua fonte. Significa che dalla fotosintesi clorofilliana, e dalla sua efficienza, dipendono la garanzia della riproduzione dei viventi e la continuità stessa della vita. Per quanto, in particolare, riguarda le piante, non sembra dubbio che, dell'evoluzione della loro morfologia, della loro fisiologia e della loro sistematica, guida essenziale, o addirittura unica, sia stata, e sia, la resa della fotosintesi clorofilliana.

Ho introdotto qui queste considerazioni per ottenere che non mancasse una meritata enfasi alla illustrazione delle piante C4 e alla problematica che, puntualmente, esse pongono.

L'esperienza dimostra che la resa fotosintetica delle «normali» piante C3 è – in condizioni naturali – molto inferiore a quella teoricamente possibile; e dimostra anche che la responsabilità di questo fatto non va attribuita a naturali deficienze o, comunque, al cattivo funzionamento del

macchinario fotosintetico ma solo alle condizioni – da tanto favorevoli che erano, divenute inadatte – nelle quali il macchinario fotosintetico si trova, in questa nostra era, a operare.

Si direbbe che le medesime prove sperimentali che hanno portato gli studiosi a questa conclusione siano già state fatte, molto prima, anche dall'evoluzione; e che anche l'evoluzione sia arrivata alla medesima conclusione. La Biologia, si sa, è il paese delle meraviglie e una, fra innumerevoli altre, è la «logica razionalità» (ho già usato e ancora uso questo tipo di espressioni solo per dar rilievo a questa faccenda) con la quale, esattamente chiariti i termini del problema, l'evoluzione lo ha affrontato guardandosi bene da intervenire sul macchinario (la cui efficienza è stata dunque riconosciuta essere fuori questione e che infatti è rimasto assolutamente immutato) e puntando tutto proprio sull'artificiale ripristino di condizioni atmosferiche più favorevoli alla fotosintesi per quel che riguarda le quantità assolute di CO<sub>2</sub> e di O<sub>2</sub> e il rapporto fra le rispettive loro concentrazioni.

Occorre dirlo? È un'impresa folle. Sulla composizione dell'atmosfera le piante possono bensì avere (hanno avuto e hanno) una grande influenza; ma solo (rispetto alla fotosintesi) di segno negativo. Eppure, sperimentatane e riconosciutane la perentoria necessità, l'adattamento evolutivo non ha rinunciato a questo risultato; e, nell'impossibilità di influire positivamente (per la fotosintesi) sulla composizione dell'atmosfera esterna, è peraltro riuscita a modificare la composizione di quella con la quale hanno a che fare, direttamente, i plastidi clorofilliani: l'aria interna <sup>(16)</sup>.

---

<sup>16</sup> L'affermazione relativa all'impossibilità delle piante di influire positivamente, per la fotosintesi, sulla composizione dell'atmosfera è sicuramente vera oggi, è vera da molto tempo ma non è sempre stata vera. È una storia sulla quale già mi sono soffermato nelle mie «Letture» e che ho poi ripreso (in questa stessa rivista) nella I puntata della precedente mia serie di note sul significato funzionale dell'evoluzione delle piante. Immaginare che il lettore che sta ora scorrendo questa pagina abbia visto quei miei oramai lontani scritti e addirittura ne conservi il ricordo sarebbe una non ragionevole pretesa. Deciso, d'altra parte, di non perdere l'occasione di insistere sul quel che significa la fotosintesi clorofilliana per l'esistenza stessa della vita sulla Terra, non rinuncio a fare, di quella storia, una breve annotazione.

Si calcola che la vita vegetale sia nata circa 30 milioni di secoli or sono; ed è certo che è nata nell'acqua e che nell'acqua è rimasta confinata per la massima parte di tutto questo tempo. La ragione di ciò è spiegata da due circostanze. La prima sta nel fatto che la vita (ogni forma di vita) si realizza con una biochimica fondata su composti organici, segnatamente sulle proteine e sugli acidi nucleici: composti che, al pari di moltissimi altri, si disintegrano se irradiati con ultravioletto. E la seconda circostanza è che l'atmosfera antica era molto ricca di anidride carbonica e priva, invece, di ossigeno libero, ciò che consentiva alle radiazioni solari, per quel che riguarda l'UV, di arrivare integra sulla superficie della Terra. La conseguenza di queste due circostanze è che la vita, impernata sugli acidi nucleici e sulle proteine, non poteva nascere se non al riparo dell'ultravioletto, pertanto sotto lo schermo protettore di un conveniente strato di acqua. Per potersi arrischiare in strati d'acqua sempre più superficiali dapprima, e addirittura fuori acqua di poi, la vita ha dovuto aspettare che le piante stesse (alghe, per lo più unicellulari) attraverso la fotosintesi clorofilliana e la produzione di ossigeno libero ch'essa comporta, le preparassero un ambiente sempre meglio protetto. L'ossigeno ch'esse svolgono, e di cui hanno progressivamente arricchito l'atmosfera, ad opera delle stesse radiazioni solari (e ad altezze sempre più grandi col crescere della sua concentrazione nell'aria) viene infatti trasformato in ozono che assorbe la più gran parte dell'UV e, in sostituzione di quello oramai non più necessario ch'era assicurato dall'acqua, costituisce uno schermo che consente ai viventi di abitare la Terra emersa senza ulteriori ripari dalle radiazioni solari.

Resta da ricordare che la possibilità di portare l'apparato fotosintetico nell'aria ha rappresentato una conquista evolutiva che assicura, all'apparato clorofilliano, il godimento di una più forte intensità luminosa e del più continuo rifornimento di CO<sub>2</sub> che è assicurato dalla più elevata velocità di diffusione molecolare in fase gassosa. Non è dunque vero che sia impossibile, per le piante, influire positivamente, per la fotosintesi, sulla composizione dell'atmosfera. Proprio con la fotosintesi, e a tutto vantaggio della fotosintesi (oltreché della vita aerobia in generale), le piante hanno dato soluzione a un problema che, se non risolto, le avrebbe definitivamente confinate nell'ambiente acquatico impedendo al tallo di evolversi in corno e all'alga verde di trasformarsi in foglia.

Resta anche da dire che molto tempo è dovuto passare prima che si formasse un abbastanza efficace filtro d'ozono e che la vita vegetale potesse avventurarsi nell'aria. Per tempi lunghissimi, infatti, tutto l'ossigeno prodotto dalla fotosintesi è stato trattenuto nell'acqua stessa nella quale ha continuato ad essere bloccato da processi di ossidazione. Si calcola che il tempo necessario a ossidare, nell'acqua, tutto quello che v'era da ossidare, e a consentire all'ossigeno che le piante continuavano a produrre a comparire nell'aria in una certa quantità, abbia compreso un periodo valutabile tra 10 e 20 milioni di secoli. Nell'aria stessa, e una volta che vi pervenne, la concentrazione dell'ossigeno poté aumentare solo con grande lentezza a cagione del suo impiego in processi di ossidazione dei minerali della crosta terrestre. Il «punto di Pasteur» (cioè il momento in cui la concentrazione dell'O<sub>2</sub> nell'aria arrivò all'1%, che è la concentrazione alla quale il rendimento energetico della respirazione aerobica comincia a superare quello dei processi anaerobio) venne raggiunto non più di circa 600 milioni di anni or sono e richiese dunque che trascorressero circa 2400 dei 3000 milioni di anni di storia delle piante. Ma circa altri 220 milioni d'anni dovettero passare prima che la concentrazione dell'ossigeno atmosferico divenisse sufficiente ad assicurare, al filtro d'ozono, l'efficacia necessaria a

Riconosciuta (riconosciuta sperimentalmente, quanto a dire come risultato del non eludibile confronto con la realtà sperimentale dei fatti) nella competizione tra  $\text{CO}_2$  e  $\text{O}_2$  per il RuBP la causa della flessione fotosintetica, e stabilito che dipende dal rapporto tra le rispettive concentrazioni che in questa competizione prevalga la  $\text{CO}_2$  oppure prevalga l' $\text{O}_2$ , l'evoluzione ha inventato ed ha attuato l'accorgimento (probabilmente l'unico accorgimento) capace di risolvere radicalmente (o pressoché totalmente) il problema, così da ottenere l'adattamento fotosintetico delle piante all'avversità delle attuali condizioni.

L'idea chiave alla quale la soluzione è ispirata è di assegnare a una parte del parenchima clorofilliano mesofillare il compito di semplice ma continuo raccogliitore e trasmettitore di  $\text{CO}_2$  all'altra parte del parenchima, in concentrazione tale da bloccare la competitività dell' $\text{O}_2$  il più possibile annullandone l'azione di ostacolo alla carbossilazione del RuBP.

L'attuazione di questa «idea» ha comportato che in una parte del parenchima clorofilliano (quella che si trova a godere di  $\text{CO}_2$  ad alta concentrazione) la fotosintesi decorra regolarmente tanto nella fase luminosa quanto in quella oscura, secondo il normale ciclo C3. Quanto alla parte del parenchima clorofilliano cui spetta il compito di catturare  $\text{CO}_2$  dall'aria per farne continuo rifornimento all'altra parte, l'evoluzione non ha conosciuto mezze misure e, volendo sottrarre questo parenchima alla competizione con  $\text{FO}_2$ , ne ha addirittura amputato il normale processo di fotosintesi, ne ha abbandonata l'intera fase oscura e, rinunciando alla carbossilazione del RuBP, ne ha tolto radicalmente di mezzo la causa di competitivo contrasto con l' $\text{O}_2$ .

L'abbandono, nel parenchima clorofilliano che vi è interessato, del metabolismo che, partendo dalla carbossilazione del RuBP e utilizzando i prodotti della fase luminosa (ATP e  $\text{NADPH}_2$ ) porta alla sintesi di glucosio, non significa rinuncia alla fase oscura ma «semplice» sostituzione del metabolismo C3 col metabolismo C4 (in altre parole: sostituzione di una sequenza biochimica perdente nel confronto con l'ossigeno, con altra cui l'ossigeno è estraneo). Nelle stesse cellule clorofilliane di questo parenchima, infatti, i prodotti della fase luminosa sono subito impiegati in una fase oscura che (col concorso di ATP) comincia con la fosforilazione dell'acido piruvico ad acido fosfoenolpiruvico, continua con la carbossilazione dell'acido fosfoenolpiruvico ad acido ossalacetico e (con intervento dell' $\text{NADPH}_2$ ) si conclude con la riduzione dell'acido ossalacetico e la produzione di acido malico. Immediatamente avviato alle cellule del parenchima C3, l'acido malico vi lascia (per decarbossilazione) il suo carico di  $\text{CO}_2$  ed entra poi in una breve sequenza metabolica che lo ritrasforma in acido piruvico pronto alla riosforilazione, alla ricarbossilazione e alla rinnovata produzione di acido malico. Nelle foglie delle cosiddette piante C4 si svolgono dunque, nelle ore di luce, due contemporanei cicli fotosintetici a guisa di ruote dentate l'uno ingranato nell'altro. Uno (il ciclo C4) da supporto all'altro (il ciclo C3); e, in tal modo aggirando («con geniale razionalità») la dannosa intrusione dell'ossigeno ed evitando l'inganno della «fotorespirazione», le piante C4 (in realtà piante C4 + C3) ottengono che il rapporto diretto fra intensità luminosa e produttività fotosintetica si mantenga anche a luce di forte intensità e per tutta la durata dell'illuminazione, così abolendo il punto di fotosaturazione e il punto di compensazione per la  $\text{CO}_2$ . Tutto ciò significa (detto in termini figuratamente più altisonanti) che, alla produttività fotosintetica, le piante C4 hanno tolto le catene.

LA MORFOLOGIA STA ALLA FISIOLOGIA COME LA FIGLIA STA ALLA MADRE. – L'adozione e il buon funzionamento dell'accoppiata C4/C3 hanno reso necessaria l'invenzione, nelle foglie del-

consentire alle piante il rischio dell'esposizione diretta al Sole e, alla loro evoluzione, l'impresa di adattare vantaggiosamente alla vita in emersione. 380 milioni d'anni or sono, quando sorsero le Psilofitine, la concentrazione dell'ossigeno atmosferico era arrivata a non più del 2-2,5%. Se i 30 milioni di secoli di storia del regno vegetale vengono rapportati alla durata di un anno, e si pone al 1° gennaio la comparsa di organismi fotosinteticamente autotrofi, l'intrapresa della vita in emersione da parte delle piante è stata avviata verso la fine di novembre.

Resta infine da osservare che tale è la bontà del macchinario fotosintetico, e a tal punto elevata è l'efficienza che il decorso dell'evoluzione è venuto assicurando all'apparato morto-funzionale su cui quel macchinario è installato, che l'uno non meno dell'altro brillantissimo pregio si sono presto rivelati (poiché l'aria non può più dare quel che le è stato tolto e più non può nascondere l'inquinamento che continua a ricevere) fattori gravemente autolimitanti. La macchina ha corso, e potrebbe tuttavia correre, a oltre 1000 km all'ora; ma beve troppa benzina e, sulla strada, non ci sono benzinai.

le piante C4, di una nuova struttura anatomica caratterizzata per la separazione, l'opportuno dosaggio e l'opportuno posizionamento di due tipi di parenchimi clorofilliani. Il parenchima clorofilliano C3, di assai minore massa complessiva, è addensato, a mo' di guaina monostratificata, attorno alle singole nervature, mentre tutto il resto del mesofillo – di massa complessivamente molto maggiore – è costituito da parenchima clorofilliano C4 (<sup>17</sup>).

Il parenchima C4, che per la prima carbossilazione attinge CO<sub>2</sub> dall'aria ambiente, si trova ad essere, di conseguenza, più prossimo alle aperture stomatiche. A ogni singola cellula del parenchima C3, inoltre, perviene (sotto forma di malato) il carbossile fissato da molte cellule C4. Viene così ottenuto che il parenchima C3 possa fruire di una concentrazione di CO<sub>2</sub> proporzionalmente più elevata di quella atmosferica come pure di quella – progressivamente ridotta nelle ore di fotosintesi – del sistema di spazi intercellulari delle foglie delle piante C3. Proprio questo è il punto: che le cellule del parenchima C3 (nelle foglie delle piante C4) si trovano a fotosintetizzare in presenza di un rapporto CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> abbastanza elevato da bloccare (quasi completamente) la competitività dell'O<sub>2</sub> e da annullare (o quasi) la fotorespirazione alla quale, anche nelle piante C4, il parenchima C3 rimane peraltro suscettibile (<sup>18</sup>). Da ultimo, la posizione perifasciale del monostrato di cellule C3 assicura a queste cellule la possibilità di scaricare direttamente nel floema il prodotto della loro attività fotosintetica e di liberarsene a mano a mano che lo sintetizzano, in tal modo evitando ingorghi che potrebbero frenarne il lavoro e ridurne la resa; risultato al cui ottenimento, in ogni modo, partecipa anche la produzione di granuli di amido nei cloroplasti.

Un'osservazione molto importante, e a questo riguardo conclusiva, è che, nelle foglie delle piante C4, poche cellule C3 smaltiscono tranquillamente tutto il prodotto di cui molte cellule C4 riescono a rifornirle. Ciò che, se anche in misura molto ridotta, fornisce un'idea di quella che era (e potrebbe essere ancora) l'intensità della fotosintesi quando la concentrazione della CO<sub>2</sub> nell'aria non costituiva fattore limitante.

Che tutto dipenda dal rapporto CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>, oltre che da esperienze sulla produttività fotosintetica in presenza di concentrazioni diverse di CO<sub>2</sub>, è stato molto brillantemente dimostrato da DOWNES e HESKETH (1968) con esperienze di ridotta concentrazione ambientale di O<sub>2</sub>. Le esperienze, condotte su 33 specie di tipo C3 e su 26 specie di tipo C4 (tutte Graminacee) hanno dimostrato un aumento medio del 44% (oscillante tra il 23% del *Triticum aestivum* e il 60% della *Phalaris amethystina*) della resa fotosintetica delle piante C3; mentre nessun – o comunque minimo – aumento venne riscontrato nelle specie C4, di per sé stesse capaci di eludere lo sfavorevole naturale valore del rapporto CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>.

È stato anche osservato (HATCH) che la più elevata produzione di acido fosfoglicerico (da RuBP) comporta un corrispondentemente più elevato, e in questo senso più efficiente, uso di acqua di cui, nelle piante C4, viene così ridotta la perdita per traspirazione.

Una rilevante particolarità delle piante C4 riguarda la struttura dei cloroplasti. Nelle cellule del parenchima C4 i cloroplasti sono piuttosto piccoli e numerosi, il lobo apparato tilacoidale è regolarmente dotato di grani e, non essendo sede della reazione oscura C3, non presentano mai granuli di amido primario. Nelle cellule del parenchima C3 (sempre delle piante C4), dove la fotosintesi è completamente normale, i cloroplasti formano amido primario, sono più grandi, meno numerosi e sono agranali al pari di quelli delle alghe. A questa difformità strutturale dei cloroplasti dei due tipi di parenchimi mesofillari, e in modo particolare alla mancanza di grani nel mesofillo C3, deve sicuramente corrispondere un qualche importante significato funzionale, peraltro non ancora soddisfacentemente chiarito. Si può solo osservare che i numerosi e piccoli cloroplasti del parenchima C4 realizzano una tanto maggior superficie d'assorbimento di CO<sub>2</sub> così da contribuire, come risultato finale, alla elevata concentrazione di quella di cui poi godono i cloroplasti del parenchima C3. Ma a proposito della somiglianza fra i cloroplasti C3 che, nelle piante C4, beneficiano di un più alto rapporto CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>, e i cloroplasti delle alghe, vorrei osserva-

<sup>17</sup> È bene precisare che questa descrizione della struttura anatomica delle foglie delle piante C4 ha carattere schematico e che, pur genericamente valida, se riferita a singole specie essa potrebbe richiedere specifiche precisazioni relativamente a taluni particolari.

<sup>18</sup> È stato calcolato (HATCH, 1978) che la concentrazione di CO<sub>2</sub> che viene raggiunta nelle cellule del parenchima C3 delle piante C4 nelle ore di fotosintesi è circa 100 volte quella delle cellule C4 delle medesime foglie.

re che, in conseguenza della tanto diversa solubilità in acqua dei due gas, le alghe godono di un rapporto  $\text{CO}_2/\text{O}_2$  naturalmente assai più elevato di quello che è proprio dell'aria.

Vorrei terminare questo paragrafo con un'osservazione che mi riservo di riprendere più avanti. Un giudizio comparativo sulla produttività fotosintetica delle piante C4 e delle piante CAM non è proponibile. Non lo è perché nettamente diverso è il significato di adattamento evolutivo dei due tipi di piante. Separando spazialmente i due cicli metabolici C4 e C3, e peraltro utilizzandoli simultaneamente, l'evoluzione adattativa è pervenuta ad assicurare alle piante C4 + C3 la possibilità di sfruttare l'energia luminosa dell'intera giornata (tanto più lunga della notte durante la stagione vegetativa) eludendo gli ostacoli posti dalla bassa concentrazione della  $\text{CO}_2$  dell'aria e dalla competitività dell' $\text{O}_2$ . Quanto alle piante CAM la loro scissione del processo fotosintetico in due fasi successive – una notturna «fase di acidificazione» (produzione e accumulo di acido malico nei vacuoli come prodotto del ciclo C4) seguita da una diurna «fase di deacidificazione» (trasformazione del malato in carboidrati secondo il ciclo C3) – è un adattamento ecologico che, consentendo una rigida economia di acqua, mira a render possibile la vita di queste piante in luoghi perennemente, o anche solo periodicamente, poverissimi di acqua. Un dato di fatto la cui valutazione dovrà, peraltro, essere più avanti ripresa.

TEMPERATURA, FOTOSINTESI E PIANTE C4. – La luce, l'anidride carbonica, l'ossigeno e l'acqua non sono i soli fattori dai quali dipende il variare dell'intensità della fotosintesi. Ve ne sono degli altri. Uno è la temperatura; ed è subito da rilevare che (del resto al pari dell'acqua) la temperatura agisce sulla fotosintesi tanto per via diretta quanto per via indiretta.

Il troppo gran tempo passato da quando s'informò della fotosintesi, e la mancata lettura di quanto — per fargli tornar la memoria — ho scritto alcune pagine addietro, possono esser causa, per qualche lettore, d'un poco di disorientamento. Se è di natura fotochimica, come può essere che la fotosintesi sia termodipendente?

La spiegazione – a chi ne avesse bisogno – bastano, a dargliela, quattro parole.

La fotosintesi è un processo che rende sfruttabile l'energia della luce; e comporta un complicato chimismo che, appunto utilizzando questa energia, ottiene di elevare il potenziale chimico di un certo composto e di assegnare un elevato potere riducente ad un altro. Si avvia con l'assorbimento di fotoni da parte della clorofilla e con la fissazione dei loro quanti di energia raggianti sotto forma di energia di eccitazione elettronica della clorofilla stessa, e col suo temporaneo immagazzinamento sotto forma di potenziale di ossido-riduzione. È realizzata, a questo punto, la condizione da cui dipende la possibilità, sulla Terra, di una vita fondata su un metabolismo organico. Per tal modo trasformata in energia chimica, infatti, quella che era energia luminosa rende ora possibile un complesso biochimismo, interamente controllato da attività enzimatiche, che utilizza anidride carbonica e acqua e si conclude (per quel che riguarda le prestazioni plastidiali) con la sintesi di glucidi (glucosio e amido primario).

La fotosintesi clorofilliana, per dire la stessa cosa in termini più espliciti, comprende due processi del tutto fra di loro differenti per la loro del tutto diversa natura. Allorché la fotosintesi è in atto, e finché dura la luce, i due processi decorrono di continuo e, solo per questo, contemporaneamente. In realtà si tratta di due fasi di lavoro che si susseguono continuamente e, delle quali, la prima innesca l'altra e ne è determinante condizione. Ne consegue che l'entità della resa finale dipende dal coordinamento della capacità – o della possibilità – di resa delle due lavorazioni; ch'essa sia massima solo se entrambe le fasi vanno, ognuna per proprio conto, al massimo; e che se l'una o l'altra delle due fasi – per un motivo qualsiasi – non riesce più a tenere il passo, la fase in stanca si comporta come limitante la produzione. Sarà però più corretto dire che vero fattore limitante è il motivo che impedisce alla fase in questione d'andare al massimo.

A differenza di quella che le tien dietro, la fase iniziale va a energia luminosa. Vuoi dire che, mentre ne condiziona la resa dall'intensità della luce, la sua natura di processo fotochimico la rende insensibile alle condizioni di temperatura. La fase successiva, per contro, va a energia chimica e, di conseguenza, il suo rendimento è legato al livello energetico delle molecole che vi hanno parte e riflette, col suo variare, le variazioni della temperatura ambiente. Tutto ciò determina che in pratica, e in assenza di altri fattori limitanti, di primo mattino o quando il ciclo è coperto, o comunque in condizioni di bassa luminosità, l'attività fotosintetica delle piante sia limitata dalla bassa resa della sua fase luminosa; e che in condizioni di piena luminosità, e sempreché altri fattori ambientali non siano limitanti (beninteso nell'intervallo termico compatibile

con la natura proteica e l'integrità delle strutture cellulari: tra poco più di 0 °C e poco meno di 60 °C) l'attività fotosintetica dipenda dalla resa della fase oscura così da aumentare con l'aumento della temperatura sino a che questa arrivi a un valore ottimale che è però assai variabile per piante di specie diversa. In concreto (ma con una riserva che subito spiegherò) si può dire che «generalmente» il valore termico ottimale oscilla tra i 25 e i 30 °C circa.

A chi queste cose le ha sulle punte delle dita, l'ulteriore lezione di fisiologia vegetale (se davvero l'ha letta o anche se l'ha soltanto scorsa) sarà stata probabile causa di inutile fastidio. Epperò non è stata senza ragione né, se mi sono fermato a parlar di termodipendenza della fotosintesi, è stato un uscir dal tema generale del mio discorso. Nel mio intendimento, anzi, dovrà consentire una più larga comprensione del significato di progresso adattativo delle piante C4 a paragone delle piante C3 per quel che riguarda il mutare geologico delle condizioni d'ambiente.

Quel valore ottimale della temperatura subito sopra precisato (ca. 30 °C) vale per le piante C3; ma per le piante C4 esso è più alto e, da più di 30 può andare anche oltre i 35°. Ciò è da porre in relazione al fatto che l'incremento della temperatura determina un'azione di stimolo sulla «fotorespirazione» che, tipica delle piante C3, è pressoché nulla nelle piante C4. È bensì vero che, in condizioni naturali, è raro che l'intensità fotosintetica possa continuare a crescere sino al raggiungimento del valore termico ottimale; giacché ben presto (e già tra i 16 e i 25 °C) la luce, la CO<sub>2</sub> o entrambi questi fattori diventano limitanti o della fase luminosa (la luce) o della fase oscura (la CO<sub>2</sub>). Ciò vale sia per le piante C3 che per le C4. Ma è vero altresì che, annullando o quasi annullando col loro «by pass» chimico la fotorespirazione, le piante C4 riescono a quasi annullare anche il punto di compensazione per la CO<sub>2</sub>, e a spostare significativamente all'insù il punto di fotosaturazione in ogni momento positivamente ragguagliando la resa fotosintetica al favore della temperatura.

Credo che, mentre danno ragione della maggior frequenza delle piante C4 nelle zone a clima convenientemente caldo, queste conoscenze consentano una più larga e più approfondita valutazione del loro significato di evolutivo adattamento alle caratteristiche dell'ambiente.

### Appendice terza

UN'ALTRA PREMessa. – Non so se l'insistenza con la quale continuo a commentar la fotosintesi torni molto gradita al lettore o piuttosto (e come temo) non lo induca a cedere al fastidio e a buttar via, senza più nemmeno scorrerle, queste mie povere carte. Prima che si decida a farlo (e se ancora sono in tempo) vorrei tuttavia assicurarlo che le tante pagine che già ho offerto, e che ancora offrirò, alla sua lettura non hanno la fotosintesi per sé stessa, ma proprio e sempre l'evoluzione e i significati dell'evoluzione come tema portante. Pur restando nei limiti della vita vegetale avrei certo potuto, per amor di varietà e per alleggerire il discorso, limitarmi a toccar brevemente ora questo e ora quest'altro aspetto dell'evoluzione delle piante. Per giustificare la mia scelta voglio ricordare che il punto chiave in assoluto per il mantenimento della vita è la nutrizione. La vita è insaziabile consumatrice di materia organica e di energia in forma appropriata; e fornitrice unica, dell'una come dell'altra, è la fotosintesi. Al punto che proprio la fotosintesi è stato, ed è, il presupposto che ha consentito all'evoluzione il primo suo nascere e la continuità del suo tanto dispendioso cammino. Vale dunque la pena di cercar di capire, della fotosintesi e nel loro significato, certi segreti e certi accorgimenti, certe risorse e certe pene. Capita inoltre che – come del resto è implicito in quel che già ne ho detto e come, in ogni modo, esplicitamente ancora ne dirò – la fotosintesi e le sue pene siano di vivissima attualità oggi che tanto si parla e (non sempre correttamente) si scrive di effetto serra e se ne ravvisa nella troppo alta concentrazione della CO<sub>2</sub> dell'aria la causa o una delle principali cause. Ma soprattutto mi preme di dar rilievo al fatto che dall'esame degli aspetti ecologici della fotosintesi e dallo studio degli accorgimenti che, della fotosintesi, ottengono l'adattamento a non appropriate condizioni, sia possibile ricavare nuovi e forse inaspettati spunti di riflessione su aspetti generali della problematica evolutiva.

Il prologo intende essere una giustificante premessa ai commenti cui continueranno a fornire materia le piante C4 e le piante CAM; ma per chiarire l'impostazione di questi commenti e per fissare, di questi commenti, l'intendimento, bisogna ch'io cominci col richiamare taluni caratteri generali del processo evolutivo che dovranno servire quali punti fermi di riferimento nel corso della successiva esposizione.

L'INCANTO DELLA TEORIA DEL 'COME SE'. IL CASO, LA NECESSITÀ E LE PIANTE C4. – Allo scopo di prevenire le eventuali perplessità di chi legge, dichiaro che l'idea di attribuire all'evoluzione facoltà intellettive di ponderazione, di calcolo e di decisione mi è del tutto estranea. È solo per comodità di espressione, e d'altronde beneficiando della teoria del 'come se', che io mi consento determinate libertà di linguaggio che, prese alla lettera, sarebbero in chiara contraddizione con le caratteristiche del processo evolutivo. Ed è proprio col richiamo e con l'implicito riconoscimento delle caratteristiche generali dell'evoluzione che io posso entrare in argomento.

L'evoluzione è un fenomeno che appartiene alla natura e che la natura stessa dei suoi meccanismi rende ineludibile. Alla casualità degli eventi che ne alimentano il cammino, e che riguarda sia il loro accadere sia il tipo dei loro effetti, si contrappone infatti l'inevitabile, rigoroso automatismo della loro valutazione e della loro selettiva accettazione oppure ripulsa. Ciò fa, dell'evoluzione, un aleatorio processo sostenuto dal caso; ma la giusta direzione del cui procedere è infallibilmente garantita dalla logica del metodo sperimentale.

Proprio perché basato sulla sperimentazione di avvenimenti casuali e solo casualmente vantaggiosi il cammino dell'evoluzione non può non presentare determinati connotati che, addirittura, ne sono obbligate caratteristiche (che si aggiungono a quelle appena ricordate e che riguardano i meccanismi: la casualità e la sperimentale selezione).

Il corso dell'evoluzione è quanto mai incerto ed è segnato da un frequente ripetersi di errori, di esitazioni, di ritocchi, di pause, di tentativi inadeguati e di eventuali, spesso maldestri e ancora insoddisfacenti correzioni, ma anche da qualche, seppur infrequente, colpo di fortuna. Fra altre caratteristiche, tutto ciò determina che l'evolutivo procedere si contrassegni, oltre che per l'incertezza, per la sua estrema lentezza. Tutto ciò suggerisce due rilievi.

Il primo rilievo è una banalità; ma è l'uso, oramai imminente, del 'come se' che mi consiglia di farlo. La partecipazione degli individui al processo evolutivo è del tutto passiva e del tut-

to inconsapevole. L'individuo (ogni individuo di ogni generazione e in qualsiasi punto del percorso evolutivo) è del tutto incapace di valutare la bontà delle sue funzioni e del tutto ignaro sia della possibilità eventuale di migliorarne l'efficienza, sia di quello che, per ottenere questo risultato, potrebbe tentar di fare. L'individuo, del resto, è espressione di un certo patrimonio genico e, così com'è nato, così rimane e così muore. Il progresso non lo riguarda: ne avevo fatto cenno a p. 208 della 1<sup>a</sup> puntata.

Il secondo rilievo lo faccio solo per non esser frainteso. L'evoluzione non è una struttura, non è una funzione e, men che meno, è una entità personale. L'evoluzione è un fenomeno. È un fenomeno naturale che si svolge da per sé senza intervento alcuno e senza il soccorso di alcuna guida; bastandole, per farlo, il reiterarsi di altri non meno naturali fenomeni: la riproduzione, la casualità delle mutazioni e la selezione. A parer mio, del resto, la meraviglia dell'evoluzione non sta tanto nel suo attuarsi e nel suo inarrestabile procedere, quanto nel fatto che la vita (daccché è tale) è dotata delle strutture e dell'organizzazione che condizionano i tre testé elencati processi e ne autogarantiscono il continuo ripetersi.

Fatte queste altre premesse e, con queste altre premesse, precisate talune caratteristiche del processo evolutivo (la sua casualità, le sue incertezze e la sua estrema lentezza), è ora di controllarne l'applicabilità all'avvenuta produzione delle piante C4.

È necessario, per prima cosa, precisare i termini del problema cui le piante C4 danno soluzione. In tempi geologicamente non lontanissimi è accaduto un fatto molto strano. Le piante si sono accorte che il loro macchinario fotosintetico dava segni di disagio, che la sua resa si era ridotta e che, col trascorrere del tempo e delle successive generazioni, la sua produttività andava progressivamente diminuendo tanto da arrivare, da una certa epoca in poi, addirittura ad azzerarsi per più ore al giorno, proprio quando maggiore è l'intensità della luce.

È sorprendente, a parer mio, la capacità di immediata ed esatta identificazione, da parte dell'evoluzione, del minuto congegno che col suo cattivo funzionamento era (ed è) la causa della cattiva resa di tutto il macchinario: un'unica e abbastanza semplice reazione chimica in tutto il sistema di reazioni che compongono l'intero processo di fotosintesi. Anche più sorprendente è l'immediata ed esatta comprensione, sempre da parte dell'evoluzione, del motivo per il quale un congegno che funzionava alla perfezione è andato poi sempre più perdendo la sua agibilità. E, di nuovo ancor più sorprendente, è l'immediata capacità dell'evoluzione di immaginare, e di attuare, i provvedimenti opportuni.

La reazione che inespica è stata subito identificata nella carbossilazione del RuBP: proprio la reazione che dà avvio al chimismo della fase oscura e il cui buon funzionamento, di conseguenza, di questo chimismo è determinante condizione.

Come mai questa reazione va avanti sempre più stentatamente, addirittura sino a fermarsi? Si è forse rotto il congegno o c'è qualche cosa che lo frena? La risposta giusta l'evoluzione l'ha ottenuta sperimentalmente sulla base delle giornaliere variazioni dell'efficienza fotosintetica. La carbossilazione del RuBP è tanto più stentata quanto più, proprio per colpa della stessa fotosintesi giornalmente stimolata dal crescere dell'intensità luminosa, giornalmente diminuisce la concentrazione della CO<sub>2</sub> a disposizione dei plastidi e, corrispondentemente, aumenta quella dell'O<sub>2</sub>. Effetto opposto ha, per converso, l'eventuale aumento della CO<sub>2</sub> atmosferica. La carbossilazione, insomma, è disturbata da un competitivo intervento dell'O<sub>2</sub> e, poiché di competizione si tratta, tutto dipende dal rapporto CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>. Dal momento, inoltre, che la presenza di CO<sub>2</sub> nell'aria è estremamente esigua ed è invece massiccia quella dell'O<sub>2</sub>, un miglioramento della situazione è ottenibile solo se aumenta, o vien fatta aumentare, la concentrazione della CO<sub>2</sub>.

Il problema, in conclusione, poteva essere risolto solo in due maniere: o rinunciando alla carbossilazione del RuBP e inventando un diverso chimismo della fase oscura, oppure alzando la concentrazione della CO<sub>2</sub> e corrispondentemente aumentando il valore del rapporto CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>.

Il glucosio — sin dall'apparire della vita — è il principale punto di partenza per l'intero metabolismo materiale ed energetico delle piante (e, conseguentemente, di ogni altro vivente); così da far apparire irrinunciabile la catena di reazioni che lo produce avendo nella carbossilazione del RuBP il suo punto di partenza. I fatti dimostrano che, tanto saggiamente quanto coraggiosamente, l'evoluzione l'ha giudicata intoccabile e, con disinvolta temerarietà, ha scelto la seconda alternativa risolvendo con stupefacente disinvoltura ogni genere di problemi. Come li abbia risolti non occorre ch'io lo ripeta. Val tuttavia la pena di sottolineare l'impostazione che,

per risolverlo, l'evoluzione ha dato al problema. Bisognava trovare il modo di mettere a disposizione dei plastidi che devono carbossilare il RuBP una concentrazione di CO<sub>2</sub> molto più elevata di quella attualmente propria dell'atmosfera.

In teoria, e pensandoci ben su, escogitare un modo di realizzare questo risultato non è poi così difficile. Ma in pratica è tutt'altra cosa. Ottenere, nell'interno della foglia, una concentrazione di CO<sub>2</sub> molte volte superiore a quella dell'aria è un'impresa che ha dell'assurdo: ma il modo di farlo l'evoluzione l'ha escogitato e io credo che, a noi, non sia possibile idearne un altro diverso da quello ideato e splendidamente attuato dall'evoluzione.

Il procedimento al quale l'evoluzione si è ispirata l'ho detto e ripetuto sin dalle prime pagine di questa appendice e, a riassumerlo, bastano poche righe. Tutto è stato risolto istituendo una divisione del lavoro. A una parte — di gran lunga maggiore dell'altra — del mesofillo clorofilliano è stato assegnato il compito di catturare CO<sub>2</sub> dall'aria e, opportunamente confezionata, di trasmetterla all'altra parte. Dissuggellato il pacco, ed estrattone il contenuto, per il fatto stesso d'essere molto più ridotta dell'altra questa seconda parte si troverà a disporre di una concentrazione di CO<sub>2</sub> sufficiente a soverchiare la competizione dell'O<sub>2</sub>.

Tutto molto semplice, come si vede; tutto molto facile. Ma per ottenere che tutto funzioni l'evoluzione ha dovuto concepire, e portare a buon fine, due rivoluzioni di tipo diverso una dall'altra. Due rivoluzioni, va notato, che reciprocamente si condizionano nel senso che da sola (e quindi non accompagnata dall'altra) nessuna delle due potrebbe raggiungere un qualche risultato.

Una rivoluzione è di tipo biochimico e riguarda la fase oscura della fotosintesi del mesofillo raccogliitore della CO<sub>2</sub> dell'aria per il quale è stato inventato un metabolismo fotosintetico del tutto nuovo: quello che chiamiamo C4. L'altra rivoluzione è di tipo strutturale: calcolatene il condizionante rapporto quantitativo (e in tal modo sovvertendo la normale anatomia della foglia), l'evoluzione ha separato, e opportunamente posizionato, i due tipi di parenchima clorofilliano uno dei quali (quello di proporzioni molto ridotte) si trova adesso a condurre, senza alcun ritocco, il vecchio e ben collaudato sistema C3 in presenza di una concentrazione di CO<sub>2</sub> ritornata nuovamente favorevole.

Anche se ripetitive, queste precisazioni delle caratteristiche che l'evoluzione ha impartito alle piante C4 dovrebbero servire (e per questo le ho fatte) a ricavarne qualche rilievo.

Tutto molto semplice, ho appena detto. Tutto molto facile. In realtà, il problema era difficile al punto da apparire irrisolvibile. La soluzione che ne è stata data, esemplare per la sua coraggiosa razionalità, ha richiesto tutto un complesso insieme di geniali accorgimenti, mirabili ciascuno separatamente ma ancor più mirabili per l'esatta, mutua corrispondenza del loro funzionamento e del risultato che, insieme, essi ottengono di garantire. Ho sempre presente, mentre scrivo, la ricordata teoria del 'come se'. Penso tuttavia che indipendentemente dalla spiegazione che sembra giusto adottare, non si possa evitar di concludere che questo che ho descritto è un esempio (uno fra mille altri) di evoluzione mirata a ottenere un certo risultato ('un certo risultato'; la formula non vuoi essere impegnativa e intende mantenere un prudente riserbo che però non riesce a mascherare quel ch'essa significa e che, in chiaro, è traducibile in 'un risultato prefissato'). Un risultato, nella fattispecie, che, tenendo conto di tutto, senza rinunciare a niente e pure conservando tutto, ha ricreato, per la fotosintesi, condizioni ambientali in qualche modo e in qualche misura simili a quelle alle quali, inizialmente e poi per molto tempo, la fotosintesi era adattata. C'è solo da osservare che, ripulendo il piatto anche degli ultimi residui di sugo, la fotosintesi va aggravando la situazione e preparandosi un ben triste avvenire. Ma questo né le piante né la loro evoluzione lo potevano — o lo possono — sapere.

È già possibile, a questo punto, una prima constatazione relativa a taluni dati di fatto che dovranno essere ripresi nelle considerazioni finali. È da ritenere certo che, da sola, nessuna delle caratteristiche che sono diventate proprie delle piante C4 basterebbe ad assicurare a queste piante quel ch'esse ottengono e che è condizionato: 1) dalla conservazione, in una parte del parenchima clorofilliano, del metabolismo fotosintetico C3 che, nella fase oscura, passa per la carbossilazione del RuBP; 2) dalla sostituzione del RuBP con il PEP, quale accettatore di CO<sub>2</sub>, nella fase oscura dell'altra parte del parenchima clorofilliano; 3) da un'anatomia mesofillare caratterizzata dalla separazione e giusta collocazione dei due tipi di parenchima clorofilliano e dal ben dosato (e in ogni modo molto alto) rapporto numerico fra le cellule a metabolismo C4 e le cellu-

le a metabolismo C3. Solo la coesistenza di queste tre caratteristiche può ottenere che la sensibilità all'ossigeno (pertanto la fotorespirazione) annullata nel parenchima C4, rimasta invece nel parenchima C3 ma anche nel parenchima C3 ridotta pressoché a zero grazie al rapporto  $CO_2/O_2$  in cui le cellule C3 si trovano a operare (rapporto che l'attività del parenchima C4 riconduce a valori antichi e, in ogni modo, superiori a quello dell'aria esterna), pur nelle attuali condizioni non sia più d'ostacolo alla fotosintesi.

Io credo che quando si afferma che l'evoluzione è un fenomeno naturale si sottintenda che si tratta di un fenomeno spontaneo, frutto – appunto – di eventi naturali. Credo altresì che, se l'evoluzione fosse stata guidata da interventi non naturali (o d'altra natura), il suo cammino si sarebbe svolto con ritmi e con sicurezza affatto diversi. Implicita nella definizione del processo evolutivo come fenomeno naturale è anche l'affermazione che sua unica guida è il caso. Bisogna allora riconoscere che casuale è stata l'intuizione del problema che affliggeva (e ancora affligge) le piante C3; che casuale è stata la realizzazione di tutto quello che, per risolverlo, era necessario fare: una piccolissima epopea (un piccolissimo particolare di un enorme affresco) il cui svolgimento – opera del caso – dev'essere passato attraverso mille contraddizioni e mille incertezze e deve aver richiesto tempi molto, molto e ancora molto lunghi.

È proprio così? Vale forse la pena di ripensarci e di continuare, per questo, il raffronto tra le caratteristiche dell'evoluzione e quelle delle piante C4.

PROVANDO E RIPROVANDO. I RICORDI DI VIAGGIO, LE FORME INTERMEDIE E LE PIANTE C4. – Ai suoi successi l'evoluzione è costantemente pervenuta attraverso una lunghissima, paziente selezione di corredi genici sperimentali lentamente cambiati per via di casuali mutazioni; modelli di strutture morto-funzionali tramandati di generazione in generazione e di generazione in generazione sottoposti alla naturale automaticità di sempre rinnovati, inesorabili controlli. È stata una storia di lentissimi progressi che ha richiesto il succedersi di uno sterminato numero di generazioni e, insieme, il puntuale, lento e tuttavia continuo susseguirsi di abbandoni, di ritocchi, di adozioni: in una carola, di scelte. Aggiungo che, del suo lento cammino, l'evoluzione non poteva non

lasciarsi dietro una scia di ricordi che ne documentano il percorso e, del percorso, le successive tappe. Tutta la storia dell'evoluzione è, in ogni suo punto, una storia di forme intermedie tra forme rispettivamente più primitive e altre più evolute. È una storia di graduali riforme. È una storia di grandi tappe ognuna delle quali raggiunta attraverso il conseguimento di una – in termini geologici – lunghissima serie di piccole tappe rappresentate da modesti e peraltro avari successi frammezzati a insistenti, molto più numerosi e talvolta irrimediabili passi falsi. Si direbbe che, del suo cammino e delle sue tappe, avrebbe dovuto lasciar tracce anche l'impresa di immaginare, e di ingranare assieme, un nuovo metabolismo fotosintetico (aggiuntivo, non sostitutivo del vecchio) e una nuova e specificamente adattata anatomia della foglia così da riottenere, per la fotosintesi, una favorevole costituzione dell'aria.

Ebbene: non c'è niente di tutto questo. Non esiste traccia alcuna o alcuna documentazione di tentativi falliti, di modelli sperimentali scarsamente efficienti, di ritocchi, di aggiustamenti, di un lavoro insomma che ha richiesto tempi lunghi e lungo succedersi di prove. È come se tutto sia avvenuto in un sol colpo, dalla sera alla mattina. Si capisce bene che il nuovo macchinario può funzionare solo se, in ogni sua parte, tutto è già perfettamente a posto. Si può anche capire che, per superare l'esame della selezione, l'esecuzione di un tale progetto ('come se' di progetti sia lecito parlare) non ammettesse prove. Resta che c'è da rimaner perplessi (e anche più che perplessi) e da chiedersi come mai, e approfittando di quali meccanismi, tutto ciò possa essere avvenuto in una sola mossa. Detto e fatto. Il regolamento e, in ogni modo la storia dei fatti, stabiliscono che l'evoluzione è (non può non essere) un fenomeno lento e graduale. E le piante C4?

Prima che altri mi diano sulla voce devo io stesso riconoscere che queste mie affermazioni sull'inesistenza di tracce o di termini di passaggio tra il tipo classico e quello ammodernato, dico tra le vecchie piante C3 e le nuove piante C4, sono troppo, e forse un poco imprudentemente, recise. Esistono infatti delle piante che sembrano essere in mezzo al guado, indecise se lasciare definitivamente la sponda dalla quale provengono e prender dimora sulla sponda opposta e intanto tengono un piede per parte. Sono le cosiddette 'piante intermedie C3-C4'; piante in certo senso bivalenti che appaiono documentare una fase evolutiva di transizione dalle piante C3 alle

C4 e, con la loro persistenza, inducono anche a ritenere che le piante C4 siano figlie di un processo evolutivo molto recente e, forse, addirittura in atto.

Esempio tipico di piante C3-C4 è la *Mollugo verticillata*, studiata da Kennedy e Laetsch (1974), da Sayre e Kennedy (1977) e poi da Ragavendra (1980), le cui foglie, negli individui che si sviluppano da seme, presentano una graduale diversità, quanto all'anatomia e al metabolismo fotosintetico, dagli stadi vegetativi più giovanili a quelli più adulti. Fino al quarto nodo del fusto della giovane pianta, infatti, le foglie sono tipicamente C3 sia per l'anatomia che per il metabolismo fotosintetico. Poi, seppure con scarsa sincronia rispetto all'anatomia e al metabolismo, cominciano a diventar C4 e sono completamente e definitivamente C4 dall'undicesimo nodo in avanti. Così pure in *Sorghum bicolor* e in *Portulaca oleracea* le prime foglie sono C3 e sono C4 tutte le successive (Kennedy e Laetsch, 1973). Persino nei Mays, che pure è l'esempio più conosciuto di pianta C4, le foglie formate per prime (quando la pianta è più giovane) sono C3 e sono poi tutte C4 quelle formate dalla pianta più adulta.

Credo che si tratti di osservazioni molto interessanti e che molto interessanti siano i fatti rilevati. Ma assolutamente non credo che in questa espressione 'evoluzione in atto' sia possibile riconoscere, implicitamente, che il passaggio dal tipo C3 al tipo C4 sia evolutivamente in atto, in ogni singolo individuo, mentre passa da uno stadio di sviluppo più giovanile a uno di età più matura e interessi, pertanto, i meristemi vegetativi della gemma apicale. Credo anche che, se venisse esplicitamente proposta, questa interpretazione sarebbe smentita dal persistere stesso di questa transizione in ogni individuo che nasce come pianta C3 da semi che erano stati maturati da piante le cui gemme fiorifere, espressione massima dell'età adulta, erano C4 (e, in particolare, era C4 l'embrione presente in ogni seme). In ogni caso è un fatto tanto comune da potersi ritenere generale, che il ciclo individuale di sviluppo delle piante (e degli animali) sia segnato dal succedersi di fasi caratterizzate da conformazioni diverse e, non di rado, da comportamenti (persino fotoperiodici) diversi del medesimo tipo di organi. Ciò non avviene certo in conseguenza di mutazioni del genotipo quanto piuttosto in obbedienza a un fenomeno assolutamente generale, di determinante importanza e tuttavia in gran parte misterioso qual è la regolazione del differenziamento: un fenomeno sicuramente sottoposto all'influenza regolatrice dello specifico corredo di geni ma che di questa influenza è, al tempo stesso, il determinante regolatore.

Citar degli esempi – tanto sono numerosi – sarebbe perder tempo. Uno è più che sufficiente e il primo che mi viene in mente è quello dell'*Acacia pycnantha* di cui le prime foglie sono unipennate, le successive sono bipennate e, nelle foglie via via più adulte, la lamina fogliare va sempre più riducendosi mentre il picciolo sempre più si appiattisce e si estende in superficie fino a sostituire completamente, nell'aspetto, nella struttura e nella funzione, il lembo fogliare. Ma poi, e come ho appena detto, il ciclo ontogenetico di ogni individuo comporta sempre una progressiva riforma sia delle strutture che delle funzioni. Nel caso specifico le 'piante intermedie C3-C4' che nascono da semi sono piante C3 che, crescendo, diventano piante C4 e, come piante C4 si riproducono per semi dai quali, di generazione in generazione (e a meno di eventuali nuove mutazioni o di ibridazioni) nascono individui C3 che diventano a un certo momento C4 e così via. Eppure, in ogni individuo di ogni generazione, tanto le cellule della porzione C3 quanto quelle della porzione C4 hanno (non possono non avere) il medesimo corredo genico (il C4) che, immutato e peraltro sottoposto al controllo della regolazione del differenziamento, si esprime, in fasi diverse dello sviluppo, in maniera diversa. Voglio sottolineare, e per questo lo ripeto, che lo svolgersi del ciclo individuale non è accompagnato solo dal graduale (atteso in ogni individuo e pertanto regolarmente ripetitivo) verificarsi di mutamenti di solo tipo strutturale, ma di tipo anche funzionale come (ed è il massimo esempio) l'acquisizione della maturità che rende l'individuo capace di riproduzione.

Oltre al precedente, esiste però un secondo tipo di piante variamente intermedie C3-C4 la cui caratteristica, in maniera più o meno schematica, può essere come segue descritta. Nel loro mesofillo fogliare la guaina parenchimatosa periferica è sempre ben distinta e corrisponde fedelmente al tipo C4. Nell'altra parte del mesofillo la struttura tende a essere più simile al tipo C3 (distinzione tra palizzata e lacunosa) che al tipo C4. Caratteri intermedi di questo tipo sono stati riconosciuti da Kennedy, Eastburn e Jensen (1980) in tre diverse specie di *Mollugo*; e caratteristiche variamente intermedie fra C3 e C4 sono state segnalate in specie diverse dei generi *Neurachne* e *Panicum* (Graminacee) da Morgan e Brown (1979), *Moricandia* (Crucifere) da Holoday e Chollet (1984), *Flaveria* (Compositae) da Holoday, Lee e Chollet (1984) e *Alternan-*

*thera* (Amarantacee) da Rajendrudu, Prasad e Das (1986). Si tratta dunque di piante considerate intermedie C3-C4 a causa delle caratteristiche giudicate variabilmente indecise sia dell'anatomia mesofillare, sia dell'entità della fotorespirazione, sia del valore del rapporto ad azione competitiva fra CO<sub>2</sub> e O<sub>2</sub>, sia ancora di altri particolari: differenze tutte che possono essere riscontrate tra specie diverse appartenenti allo stesso genere. Pur non aprioristicamente negando (anche perché mi mancherebbero le prove) che queste differenze attestino un'attiva evoluzione del metabolismo fotosintetico in corso nell'interno di uno stesso genere, io mi limito a rilevare che ogni struttura anatomica (nel caso specifico: l'anatomia fogliare) considerata tipica, è tale solo come schema suscettibile peraltro di infinite varianti non solo fra specie di diversa famiglia ma persino fra specie diverse d'uno stesso genere; cosicché, più assai della presenza di diversità, potrebbe essere considerata anomala – tanto nelle piante C3 che nelle C4 – l'inesistenza di specifiche varianti dello schema considerato tipico e che riguarda sia la struttura sia, conseguentemente, la funzionalità della foglia. La specificità comporta delle differenze; ed è appunto perché presentano delle differenze spesso relative anche ai particolari strutturali più minuti (e spesso comportanti diversità, seppur non rilevate, del comportamento funzionale), è proprio in base a questi rilievi che piante tanto affini da essere considerate parte del medesimo genere, vengono riconosciute (o interpretate) come specie diverse.

EVOLUZIONE E SISTEMATICA. L'ALBERO FILETICO E LE PIANTE C4. – Una ulteriore caratteristica del processo evolutivo è che l'evoluzione è madre della sistematica o, che è la stessa cosa, che la sistematica ha la razionalità che le viene dall'essere il prodotto diretto e immediato dell'evoluzione. Prese le mosse da una forma probabilmente unica, e spinta dall'immediato innestarsi dei ciclici fenomeni che la condizionano (mutazioni, sperimentazione, selezione e susseguirsi di generazioni), in tre (o forse più) miliardi di anni l'evoluzione ha dato vita a milioni e milioni di forme nuove e fra di loro diverse e, quel che conta, la cui diversità, progressivamente accentuata, è sicuro frutto d'un processo automatico e tuttavia teleonomicamente impostato al conseguimento dei suoi risultati. I quali convergono in questa affascinante realtà: che, attraverso il continuo, inarrestabile, inflessibile susseguirsi di sempre nuove generazioni, del tutto casualmente mutando, pazientemente sperimentando e inesorabilmente selezionando, l'evoluzione è pervenuta alla lenta, mai interrotta e prodigiosamente razionale costruzione dell'albero filetico che, dell'evoluzione, è insieme testimone e spiegazione. Albero filetico che, a chi lo studia, spiega i più o meno prossimi e i più o meno remoti rapporti genealogici, o vincoli di parentela, che fra loro – più strettamente o meno strettamente – legano tutte le forme che ne sono parte (e in ciò consiste la Sistematica); e, a chi cerca di interpretarlo, illustra la logica dei suoi significati e attesta la razionalità e (ancora una volta) la teleonomia della produzione continua di tante e tanto diverse forme.

Credo che la 'contemplazione' dell'albero filetico e la meditazione sul suo insistito crescere e ramificarsi, sulla diversa fortuna e la diversa capacità di crescere e di nuovo e più o meno ripetuto dividersi dei rami via via più recenti; credo, intendo dire, che la riflessione su ciò che tutto questo significa sia fonte di rilievi di tale interesse da costituire, insieme, uno dei più affascinanti capitoli della Biologia Generale. Non è certo qui che questo capitolo può essere, seppur sommariamente, esposto; e non sono nemmeno sicuro che, volendolo fare, un'Appendice sia il luogo più giusto. Per restare dunque nei limiti di quello che più da vicino interessa il problema di cui le piante C4 (e le CAM) mi sembra siano un segnale, un piccolo rilievo sarà sufficiente.

Nella fitta ramaglia dell'albero filetico esistono zone che si caratterizzano per il comune e peraltro esclusivo possesso, in tutte le forme che della rispettiva zona sono componenti, di un certo particolare carattere. Ve ne sono di molto grandi, di medie, di piccole o addirittura piccolissime dimensioni. Ciò può avere diversi significati e, per es., può essere indice di più o meno grande successo o di più o meno completo fallimento; ma, ancora come esempio, può essere anche indice di più o meno remoto o più o meno recente apparire del carattere che, ottenuto il 'passi' dalla selezione, è all'origine di un certo settore del ripetuto diramarsi dell'albero che raffigura la storia delle piante. In ogni caso, la presenza di quel carattere è prova di un certo grado di parentela fra le piante che ne sono dotate, così da assumere valore di carattere sistematico. Risalendo a ritroso la sua presenza nelle ramificazioni ataviche di via via più lontana formazione, è possibile arrivare al punto in cui tutte convergono e, di quel punto, si può stabilire la posizione sistematica. A seconda poi di quel che successivamente è avvenuto nella progenie che da

quel punto ha tratto origine, e dell'importanza del carattere che la distingue, i sistematici le attribuiranno il valore di grande divisione, di classe, di ordine, di famiglia o genere o solo specie.

Tutto questo per confermare, con deliberata insistenza, quello che già avevo detto: che, procedendo nel suo cammino e diramando i suoi prodotti in direzioni ripetutamente diverse, l'Evoluzione costruisce la Sistematica con la quale, per dir così, si identifica. Tanto da potersi dire che la Sistematica è espressione materiale del concetto di Evoluzione. Tutto questo, inoltre, per dire che la presenza e la distribuzione di un certo carattere non possono non aver valore sistematico o filetico o, che è sempre la stessa cosa, valore evolutivo. Che se poi questo valore quel carattere non ce l'ha, è aprioristicamente da scartare l'idea che ci sia qualche imbroglio. È solo che le regole non le facciamo noi e che qualche cosa, forse, è ancora da capire.

Secondo un censimento pubblicato da Raghavendra e Das nel 1978, le piante C4 comprendono 943 specie appartenenti a 196 generi disseminati in 18 famiglie. Dal 1978 ad oggi, altre specie di piante C4 sono state sicuramente individuate e, se aggiornati, questi numeri sarebbero da ritoccare in aumento, ciò che peraltro non avrebbe alcuna influenza sulle osservazioni che questi dati sembrano suggerire.

La prima cosa che balza agli occhi è che le C4 non sono che una molto piccola frazione delle piante conosciute. Di qui l'opinione che il tipo C3 sia più antico e, in ogni modo, più primitivo rispetto al tipo C4 che ne sarebbe derivato come il prodotto di una recente evoluzione. Ma è un'opinione che, a parer mio, reggerebbe anche senza il conforto dei numeri dal momento che la giustificazione del tipo C4 non può essere trovata altro che nella riduzione progressiva, al punto da divenire intollerabile, della concentrazione della  $CC > 2$  atmosferica, sia come valore assoluto che come valore relativo a quello de  $U'O_2$ .

Ma quel che veramente sconcerta – e che al tempo stesso costituisce motivo di particolare e grande interesse – è l'assoluta mancanza di una qualche coerenza sistematica che permetta di individuare una qualche continuità o un qualche rapporto filetico che in qualche modo indichi un legame evolutivo, e perciò anche sistematico, fra le diverse piante C4.

Si può solo dire che tutte le piante C4 sinora identificate sono Angiosperme. Di questa limitazione, peraltro, manca la controprova che sarebbe costituita dall'esito negativo di ordinate ricerche relative alle Gimnosperme. Nell'ambito delle Angiosperme, in ogni modo, le 943 specie C4 sono distribuite nei 196 generi che sono parte di 18 famiglie senza alcun criterio riconoscibile o almeno ipotecabile.

Credo che senza la conoscenza dei dati che le hanno suggerite non sarebbe possibile, al lettore interessato a questo aspetto dell'evoluzione, apprezzare le considerazioni che trova di seguito scritte né tanto meno correggerle o arricchirle con riflessioni proprie. Per questo metto in nota un quadro analitico della distribuzione tassonomica delle piante C4, composto utilizzando i due successivi elenchi che, di tali piante, hanno redatto Downton (1975) e Raghavendra e Das (1978) (tabella a lato)

Una lettura panoramica di questo quadro suggerisce un rilievo di carattere assolutamente generale la cui documentazione esigerebbe che fosse precisato, per ogni famiglia, il nome dei generi con specie C4, cosa che decido di non fare per non abusare dello

Famiglia	generi	specie	generi con specie C4	specie C4
Chenopodiaceae	102	1400	8	104
Amaranthaceae	64	800	11	56
Nyctaginaceae	28	250	1	2
Aizoaceae	100	600	7	11
Portulacaceae	16	500	1	8
Caryophyllaceae	80	2100	1	2
Euphorbiaceae	283	7300	2	70
Capparidaceae	46	700	1	3
Zygophyllaceae	27	200	3	11
Polygalaceae	10	700	1	1
Convolvulaceae	50	1200	1	1
Acanthaceae	240	2200	1	1
Boraginaceae	100	2000	1	4
Scrophulariaceae	210	3000	1	1
Asclepiadaceae	100	1800	1	1
Compositae	950	20000	7	41
Liliaceae	240	4000	1	1
Cyperaceae	72	3200	6	31
Graminaceae	500	5000	141	567

spazio che la Rivista mi concede. L'interessato potrà trovare — spero senza troppa fatica — i nomi di tutti i generi e di tutte le specie nelle due pubblicazioni che ho utilizzato. Il rilievo è che l'elenco comprende, pressoché totalmente, solo piante erbacee. Vale anche per la mancanza di Angiosperme legnose l'osservazione fatta poche righe più su e che si riferisce alla mancanza di Gimnosperme. Generalmente, del resto, le osservazioni sono state fatte su giovani piante ottenute da seme e opportunamente coltivate ciò che ha ristretto il campo di ricerca. Questo rilievo, di conseguenza, non vuole avere carattere di commento ma solo quello di constatazione.

Carattere di commento vuole invece avere l'osservazione fatta poc'anzi e che ritengo meriti d'essere sviluppata tenendo d'occhio il quadro posto in nota. Le piante C4 conosciute sono disseminate nelle più diverse posizioni del compendio tassonomico delle Angiosperme con un disordine (tanto più interessante quanto più da ritenersi apparente) che è dimostrazione di assoluta indipendenza di carattere filetico-sistematico. Sono tutte Angiosperme (le conosciute) e, come tali, la loro storia è comune e comincia col fortunato spuntare di un ramo portatore di un nuovo e quanto mai felice carattere da una delle numerose ramificazioni che, insieme, costituiscono le Gimnosperme che ne sarebbero dunque le antenate e assieme alle quali formano la grande divisione delle Fanerogame. Sostenuto dal favorevole ritocco del patrimonio genico che si è trovato a possedere, il nuovo ramo, unico alla base, è poi andato, a sua volta, più e più volte ramificandosi in rami di ordine successivo e che, insieme, costituiscono la grande, assai fitta e differenziata ramaglia che nel suo complesso (e seppure con dignità diversa nelle sue diverse parti) rappresenta il tetto (attuale) del perfezionismo evolutivo. Nessuno di questi tanti rami manca di collegamento, diretto oppure mediato, col ramo che di tutti è la comune origine; ma la parentela delle forme che ne sono l'espressione concreta è andata parallelamente attenuandosi per l'abbandono più o meno lento di taluni caratteri e la più o meno lenta adozione di caratteristiche nuove. Insomma, la separazione in classi, sottoclassi, sezioni, ordini, famiglie e generi non è priva di significato ed è anzi espressione di un progressivo, mutuo allontanamento e di una progressiva autonomia che addirittura attesta il senso stesso dell'evoluzione.

Oltre che dallo sparpagliamento delle piante C4 in famiglie del tutto slegate e che peraltro si estendono all'intero quadro sistematico che comprende sia le Dicotiledoni che le Monocotiledoni, la casualità della presenza delle piante C4 è sottolineata da due altre constatazioni. Presenti in famiglie di più o meno modeste dimensioni quali sono le *Nyctaginaceae* (ma devo precisare che il genere *Mollugo* — che ne dovrebbe essere l'unico rappresentante C4 — è oggi separato nella famiglia delle *Molluginaceae*), le *Portulacaceae* e le *Zygophyllaceae*, le piante C4 mancano del tutto (a quanto se ne sa) in grandi famiglie quali sono, ad es., le *Rosaceae* (125 generi e 3.250 specie), le *Leguminosae* (550 generi e 13.000 specie) e le *Orchidaceae* (450 generi e 20.000 specie). Manca inoltre una qualche relazione statistica fra le dimensioni delle diverse famiglie da una parte e le dimensioni della rispettiva rappresentanza del carattere C4. Anche quando la rappresentanza del carattere C4 è, in assoluto, cospicua, la parte del Icone la fanno pochi generi. È il caso delle *Graminaceae* di cui, a formare il totale di 567 specie C4, concorrono bensì 141 generi ma, da soli, 7 generi ne contano 218 (*Andropogon* 16 spp.; *Chloris* 19 spp.; *Digitaria* 23 spp.; *Sorghum* 24 spp.; *Paspalum* 32 spp.; *Panicum* 50 spp.; *Eragrostis* 54 spp.); mentre in ben 70 generi il carattere C4 è rappresentato da una sola specie. TI rilievo è generalizzabile anche alle altre famiglie; ma voglio limitarmi a dire che, nella famiglia delle *Chenopodiaceae*, il solo genere *Atriplex* conta 87 spp. C4 su 104 presenti nella famiglia, mentre altri 6 generi non ne hanno che una; fra le *Compositoi*, 21 delle 41 spp. C4 appartengono al solo genere *Pectis*; e delle 70 spp. C4 delle *Euphorbiaceae* 68 appartengono al genere *Euphorbia* e solo 2 al genere *Chamaesyce*. E, ancora, quanto sia genealogicamente illogica la distribuzione delle specie C4 è dimostrato dalla sparuta loro presenza in famiglie peraltro genericamente grosse quali le *Caryophyllaceae*, le *Capparidaceae*, le *Scrophulariaceae*, le *Acanthaceae*, le *Boraginaceae*, le *Asclepiadaceae* e le *Liliaceae*.

L'esame del quadro messo in nota consente un altro interessante rilievo: il numero dei generi che posseggono specie C4 è sempre molto inferiore a quello dei generi presenti nelle rispettive famiglie. Significa che tutte le famiglie presenti nell'elenco comprendono tanto generi con specie C3 quanto generi con specie C4. Implicitamente, lo stesso quadro suggerisce un altro rilievo che va peraltro chiarito in maniera esplicita: specie C3 e specie C4 sono spesso presenti nel medesimo genere. Raghavendra da un elenco di 18 generi a corredo misto appartenenti a 11 famiglie; ma il numero è stato in seguito accresciuto. C'è ancora di più: tutte le specie a caratte-

re cosiddetto intermedio C3-C4 (salvo aggiornamenti: una decina in tutto, suddivise in 5 famiglie) fanno parte di generi che noverano anche specie C3 e specie C4. Ne danno tipici esempi i generi *Mollugo*, *Flaveria* (*Compositae*) e *Panicum*.

La conclusione, peraltro preannunciata, non sembra dubbia: il carattere C4 non ha valore sistematico. Sebbene confortata da tanti dati di fatto, l'affermazione non cessa d'essere molto pesante; così che è molto difficile formularla senza esitare e senza rimanere esitanti. Se un carattere di tanta importanza è stato conseguito per via di evoluzione, com'è possibile che non abbia valore sistematico? Evoluzione e Sistematica: è possibile che una possa ignorare l'altra? Sta il fatto che il carattere C4 è sempre rimasto sconosciuto ai sistematici e, solo di recente, è stato scoperto dai fisiologi. Eppure la classificazione fatta dai sistematici già in epoche — al confronto — remote regge benissimo. Specie diverse sono state riconosciute diverse, sono state battezzate con nomi diversi, assegnate a generi diversi e a famiglie, ordini, sottoclassi e classi diverse del tutto ignorando che esistono, ed erano interessate alla distribuzione, specie C3 e specie C4; tuttavia ottenendo un ottimo quadro sistematico, pienamente logico anche se basato solo su differenze specifiche di carattere organografico del tutto estranee ai caratteri C3 e C4. Ora che ci è noto, il carattere C4 può essere sospettato, al microscopio, dagli anatomisti; esige peraltro la conferma dei fisiologi. Ma soprattutto va detto che la conoscenza dei caratteri C3 e C4 non avrebbe in alcun modo evitato che le specie C4, in quel quadro, venissero disseminate qua e là nella maniera più imprevedibile e, addirittura, in maniera priva di ogni logica.

Non sembra dubbio che il carattere C3 sia primitivo, o ancestrale, rispetto al carattere C4 che ne appare derivato sotto la pressione di un fattore ambientale divenuto ostile. Nemmeno sembra dubbio che la novità abbia carattere di miglioramento e, in questo senso, vada considerata come frutto di un processo evolutivo che peraltro sembra, o potrebbe sembrare, del tutto anomalo. L'esame della situazione, infatti, fa ritenere per certo che il mutamento sia avvenuto, indipendentemente, in punti diversi dell'albero filogenetico e pertanto in epoche probabilmente diverse; indipendentemente, inoltre, in aree di diversa distribuzione geografica di specie diverse di diverso o anche dello stesso genere. Quante volte ciò sia, indipendentemente, avvenuto non credo sia possibile precisare. Si può solo tentare delle ipotesi o esprimere delle opinioni da accettare o da respingere con pari incertezza. Mi pare sia però da ritenere che, se ha portato alla medesima risposta evolutiva (l'adozione del sistema C4), il fattore ambientale divenuto ostile è stato ogni volta lo stesso, pertanto comune a tutte le piante e imputabile quindi all'unico, e comune, grande ambiente. Tenuto conto della natura dei mutamenti adottati, del loro risultato, nonché delle acquisizioni di laboratorio, mi pare si possa dire, con buona sicurezza, che l'ostilità ambientale ha sempre riguardato la fotosintesi proprio nel punto in cui, con un processo di carbosilazione, la CO<sub>2</sub> viene fissata. Si tratta dunque di una risposta alla concentrazione, divenuta insufficiente, della CO<sub>2</sub> dell'aria.

Vorrei dire che io attribuisco una certa importanza al rilievo, poco sopra da me espresso, che il passaggio dal tipo C3 al tipo C4 è avvenuto con modalità evolutivamente anomale. E vorrei spiegarmi.

Stabilito che a provocare quel ch'è avvenuto è stato il disagio fotosintetico dovuto alla scarsità della materia prima, è da ritenere che a soffrirne siano state, magari in misura diversa, tutte le piante. Dico in misura diversa perché si può pensare che in piante d'ombra e in piante di pieno sole, oppure in piante abituate per ragioni di bilancio idrico a una diversa regolazione dell'apertura degli stomi, il risentimento sia stato — e sia — variamente pungente. Potrebbe sembrar giusto immaginare che una pianta ('una pianta': è una formula che uso qui in senso generico e che potrebbe valere per 'un individuo', 'una specie' o 'un insieme di specie affini') più di altre sensibile abbia inaugurato la novità e sia stato il fortunato punto di partenza di una nuova dinastia nell'ambito delle cui successive diramazioni siano comparse tutte le specie portatrici di quella novità. (La metto fra parentesi ma è una sottolineatura alla quale non posso rinunciare: novità non necessariamente realizzata in copia conforme dal momento che, se è tale, ogni specie ha una propria specificità; lo dico per via delle 'piante intermedie C3-C4'.) Sarebbe stato un processo evolutivo del tutto normale e avrebbe determinato che una certa regione dell'albero filogenetico delle Angiosperme (dal momento che son tutte tali) sarebbe segnata dal carattere C4 che sarebbe invece mancante nelle altre sezioni. Altrettanta normalità dovrebbe però essere riconosciuta al relativo processo evolutivo se a reagire alla situazione fossero state, contemporaneamente o in momenti successivi, più 'piante' non importa se di uguale o di diversa colloca-

zione tassonomica, ognuna di esse, peraltro, dando al problema una soluzione specifica, immaginando così, e in ogni modo realizzando, un proprio sistema più o meno capace di superare l'avversità e in tutto o in parte diverso dagli altri. Sezioni diverse dell'albero filogenetico potrebbero allora essere contrassegnate, se ha trovato fortuna, da un dispositivo qualificante. Nell'uno come nell'altro caso risulterebbe pieno l'accordo fra Sistematica ed Evoluzione.

Appare invece evolutivamente anomalo e di difficile comprensione quello che, in realtà, è avvenuto: che un numero imprecisabile ma sicuramente cospicuo di piante del tutto diverse dal punto di vista filetico-sistematico (anche se tutte nell'ambito delle Angiosperme), indipendentemente l'una dall'altra e in tempi diversi, abbiano reagito alla sfavorevole situazione 'ideando' sempre, e come se ogni volta fosse la prima, lo stesso identico sistema comprendente, tra l'altro, due contemporanee e reciprocamente condizionanti rivoluzioni, biochimica l'una e anatomica l'altra.

Si può osservare che l'uniformità della risposta non è poi tanto degna di particolare rilievo dal momento che sempre quello ne è anche il movente. Si può anche aggiungere che il problema non appare di tanto difficile soluzione. Se la causa del malessere sta nella pochezza di CO<sub>2</sub>, basta aumentarne la concentrazione e il gioco è fatto. Tutto dunque molto semplice: quanto, e più ancora, dell'uovo di Colombo.

Bisogna riconoscere che, in realtà, il principio-guida della soluzione che è stata scelta è abbastanza ovvio. Ma bisogna anche dire che oggetto di ammirazione e di perplessità sono altri rilievi.

Il primo rilievo, motivo di ammirazione, riguarda il 'geniale' 'tutto o niente' complesso di tanti provvedimenti che, tutti insieme e tutti condizionanti, concorrono alla realizzazione di un processo mirato alla produzione artificiale di un'atmosfera ad alta concentrazione di CO<sub>2</sub>. Una volta ancora, ma molto sinteticamente, ricordo (insisto a farlo perché sia ben presente il fatto che ogni processo, ogni situazione, ogni loro particolare e ogni loro variazione richiedono un preciso, ben coordinato e ben regolato intervento direzionale dell'apparato genico) che di questi provvedimenti fanno parte: la conservazione del metabolismo fotosintetico C<sub>3</sub> in una porzione del parenchima clorofilliano fogliare; l'introduzione di un tipo nuovo di metabolismo fotosintetico, il C<sub>4</sub>, e la sua attribuzione all'altra parte del medesimo parenchima; la realizzazione di una nuova anatomia che, stabilito una giusta proporzione quantitativa fra i due tipi di parenchima clorofilliano, li separi assegnando loro la posizione relativa più conveniente. E il secondo rilievo, motivo, questo, di perplessità è il fatto che tutte queste meraviglie, e tutto il meditato e condizionante intreccio di queste meraviglie, sarebbero state realizzate, ogni volta nella stessa identica maniera, dalla casualità dell'evoluzione, un numero sicuramente molto grande di volte, ogni volta indipendentemente dalle altre, indipendentemente in piante ogni volta diverse e senza relazione con la loro posizione filetica e sistematica al punto da far apparire casuale (e, per dir così, frutto di ripetute iniziative 'personali') la loro distribuzione nell'ambito delle Angiosperme.

Interrompo qui, ma non concludo, lo svolgimento di un tema che riguarda il contrasto, da una parte, tra i più generali caratteri che, come conseguenza dei meccanismi che lo determinano, contrassegnano l'andamento del cammino evolutivo (l'estrema lentezza di un procedere che, frutto di casuali mutamenti, è inevitabilmente disseminato di incertezze, di tentativi sbagliati, di piccoli o parziali progressi e di cui è testimonianza il graduale diramarsi dell'albero filetico e la conseguente logica delle nostre classificazioni); e, dall'altra parte, l'immediata adozione dei giusti e peraltro molto complessi provvedimenti con i quali, diventando C<sub>4</sub>, tante piante sono riuscite a metter riparo al grave disagio fotosintetico dovuto al deteriorarsi della composizione dell'aria. Il contrasto richiede più ampie annotazioni. Il tema dovrà dunque essere ripreso.

## Appendice quarta

LE PIANTE CAM: PER MEGLIO CAPIRLE. – Del sistema fotosintetico C4 non si avvalgono solo le piante di cui questa sigla è abusivo emblema. Allo stesso sistema ricorrono anche le piante CAM. Ricordo che tra piante C4 e piante CAM esiste una molto significativa differenza d'ordine fisiologico. Le piante C4 sono frutto dell'adattamento all'unico grande ambiente aereo, comune a tutte le piante emerse, divenuto troppo povero di CO<sub>2</sub> e troppo ricco di O<sub>2</sub>. Significato teleonomico di tale adattamento è il superamento di una condizione generale che è di freno alla fotosintesi. Le piante CAM, invece, sono frutto dell'adattamento a un tipo del tutto particolare, o locale, di ambiente da considerare dunque, in questo senso, un piccolo ambiente. Le piante CAM, infatti, sono proprie di regioni, o località, o habitat, o nicchie aride quali, tipicamente, i deserti intertropicali, le sabbie o le stazioni rupestri; ma il loro habitat può essere arido anche solo in senso fisiologico: è il caso delle epifite quali sono ad esempio, fra le Bromeliacee, le Tillandsie. Significato teleonomico dell'adattamento delle piante CAM è la difesa del bilancio idrico; difesa che, a causa del difficile rifornimento d'acqua, può essere ottenuta solo riducendo, sino a pressoché annullarle, le perdite d'acqua per traspirazione.

Le piante C4, in obbedienza alla logica del loro problema, tengono parallelamente in funzione, ma strutturalmente compartimentati, i due metabolismi C3 e C4 e in tal modo ottengono che dal mattino alla sera, e tanto più quanto più forte è la luce, il compartimento C4 continui a immagazzinare, sottraendola all'aria, CO<sub>2</sub> che di continuo, e alternativamente, incorpora e cede al compartimento C3. Il compartimento C3 si trova così a poter disporre di CO<sub>2</sub> all'alta concentrazione che gli consente di superare (senza bisogno di aggirarla) la concorrenza dell'O<sub>2</sub>. Nell'unico grande ambiente, dico nell'atmosfera, la concentrazione della CO<sub>2</sub> non basta più a sfamare le piante; ma con l'adattamento che hanno realizzato, le piante C4 hanno risolto il problema.

Anche per le piante CAM il problema è di natura ecologica; ma è, come ho appena detto, del tutto diverso. Si tratta di riuscire a vivere dove, di acqua, c'è estrema carestia. Guerra dunque allo spreco d'acqua, guerra alla troppo allegra traspirazione. È proprio quello che, docili alla logica del loro problema, fanno le piante CAM. Difendersi dalla traspirazione cuticolare è abbastanza facile: in generale le piante CAM sono rivestite di grosse cuticole e/o di uno strato più o meno spesso di cera. Più difficile è difendersi dalla traspirazione stomatica perché la fotosintesi impone di sopportare il sole a stomi aperti quando invece, da canto suo, il bilancio idrico esige che siano chiusi. Quello che le piante CAM riescono a fare è paradossale: fotosintetizzano tranquillamente a stomi chiusi così che niente ne possa uscire ma niente, anche, ne possa entrare. Il meccanismo l'ho più volte richiamato e le ripetizioni non sono mai gradite. Pur consapevole di ciò credo di non poter rinunciare a un nuovo richiamo che mi sembra obbligatorio sia per precisare certi particolari sia per sottolineare l'ingegnosità e, più ancora dell'ingegnosità, la logica del sistema. Di notte il sole non c'è, la temperatura si abbassa e aumenta l'umidità dell'aria; nelle ore notturne è dunque possibile tenere aperti gli stomi senza mettere a repentaglio il bilancio idrico. È regola generale, per le piante, aprire gli stomi di giorno e chiuderli di notte. Le piante CAM fanno invece tutto il contrario: spalancano gli stomi di notte e, per tutta la notte, fanno man bassa di CO<sub>2</sub> <sup>19</sup> che, immagazzinata in debita forma e previa chiusura degli stomi, viene opportunamente liberata durante il giorno e messa a disposizione del processo che la luce rende capace di normale impiego.

La prima delle precisazioni cui mi sembra utile dar rilievo è la seguente. Nelle piante C4 il processo di fissazione della CO<sub>2</sub> e di produzione di acido malico (in una parola: il processo C4) e il processo che utilizza la CO<sub>2</sub> con produzione finale di zuccheri fosforilati e di amido primario (dunque il processo C3) si svolgono contemporaneamente durante tutto il giorno. Proprio perché contemporanei, e perché sia possibile il risultato cui queste complicazioni biochimiche mirano, è necessario che, com'è di fatto, i due processi siano separati in compartimenti diversi e di opportuna diversità di ampiezza. È la logica dell'anatomia delle foglie di queste piante. Nelle piante CAM, per contro, i due processi si svolgono uno dopo l'altro, in successione obbligatoria

<sup>19</sup> In ciò favorita dal fatto che la notturna concentrazione atmosferica di CO<sub>2</sub> è significativamente più alta di quella diurna: un punto sul quale mi riservo di ritornare.

dalle necessità del bilancio idrico, il primo (il C4) di notte e il secondo (il C3) di giorno. Sono dunque già separati e, per ottenere che avvengano regolarmente, non c'è alcun bisogno di compartimentazioni spaziali. L'anatomia delle foglie delle piante CAM infatti, com'è giusto e com'è logico che sia, è quella stessa che è normale (con le eventuali e del tutto normali differenze che la specificità comporta) per le piante C3. Implicitamente, ma è meglio dirlo, tutte le cellule di tutto il parenchima clorofilliano fogliare delle piante CAM sono C4 di notte e tutte sono C3 di giorno.

La seconda precisazione. I due processi – il C4 e il C3 – che nelle foglie delle piante C4 si svolgono durante il giorno, sono (dico sempre nelle piante C4) ambedue processi fotosintetici e ambedue completi di fase luminosa e di fase oscura. La fase luminosa è identica in tutte due e in tutte due si chiude con la produzione di ATP e di NADPH<sub>2</sub>. Diversa è invece la fase oscura che, in ogni caso utilizzando i prodotti della fase luminosa, decorre normalmente e normalmente si chiude nel processo C3 e porta invece alla produzione di acido malico nel C4.

Nelle piante CAM, invece, il processo C3 (che avviene di giorno) mantiene la sua normalità ed è completo di fase luminosa e di fase oscura; ma il processo C4 (che avviene di notte) differisce dal processo C3 non solo per la diversa identità del suo prodotto ma anche, e abbastanza significativamente, perché (com'è imposto dall'adattamento ecologico delle piante CAM) avviene di notte e, in assenza di luce, è per così dire decapitato della fase luminosa. Il sistema C4 delle piante CAM, di conseguenza, è fondamentalmente diverso dal sistema C4 delle piante C4; e, anche se porta alle stesse tappe e ha la medesima conclusione finale, anziché di due diversi processi di fotosintesi è composto di un processo fotosintetico normale (il C3 delle ore del giorno) e di un processo chemiosintetico (il 'C4' notturno) che (a differenza del processo C4 che nelle piante C4 è diurno e pertanto completamente autonomo) utilizza (quanto al risultato non importa se direttamente o indirettamente) i prodotti della fase luminosa del diurno processo C3<sup>(20)</sup>. Ciò significa inoltre che, pur condizionato dal notturno processo C4, il diurno processo C3 ne è al tempo stesso condizione e, in questo senso, si autoalimenta. È del tutto normale che, in ogni tipo di piante, i prodotti della fotosintesi siano indispensabili anche alla stessa fotosintesi (produzione dei relativi pigmenti, sintesi di proteine enzimatiche ecc.); nelle piante CAM, peraltro, una parte (sicuramente una parte non piccola) dei prodotti della diurna fase luminosa viene immediatamente (o anche per una indiretta via metabolica) sequestrata e riciclata nella chemiosintesi, in serie, sia del primo accettore sia del donatore di CO<sub>2</sub>. La disponibilità di fotosintati per il generale metabolismo e le generali funzioni delle piante CAM ne viene, di conseguenza, ridotta; e ciò spiega (o contribuisce a spiegare) il lento accrescimento che è abbastanza generale caratteristica di queste piante. È il condizionante scotto che le piante CAM pagano all'adattamento alla vita in luoghi altrimenti, per la vita, proibitivi.

La terza precisazione. Piante C4 e piante CAM sono entrambe piante C4; ma la somiglianza fra i due tipi di piante, in fondo, si riduce al fatto che sia le une che le altre individuano nella produzione e nella carbossilazione del PEP la chiave che risolve i rispettivi problemi di adattamento all'ambiente. Ed è (o può apparire) abbastanza curioso che a questa medesima chiave venga fatto ricorso per spuntarla su difficoltà di pari impegno ma di tipo assolutamente diverso quali sono l'inadatta composizione dell'aria per le piante C4 e l'aridità del suolo per le piante CAM. Ma l'interesse del rilievo sta proprio nel riconoscere la logica di questa convergenza di scelte. Per le piante C4 non occorrono spiegazioni. Si tratta di far andare la fotosintesi in ambiente avaro di materia prima; e le piante C4 vi riescono rinforzando l'offerta con un processo che corregge la composizione dell'aria e, con azione diretta, rianima la fotosintesi. Per le piante CAM il problema è indubbiamente più complesso perché l'aridità del

<sup>20</sup> L'ATP è indispensabile alla fase oscura C3 sia per la sintesi – ottenuta per fosforilazione del Ru-5-P – del Ru-1,5-P che funziona da accettore di CO<sub>2</sub> e che, per carbossilazione, dà origine all'acido 3-fosfoglicerico; sia per la fosforilazione di questo e la produzione di acido 1,3-fosfoglicerico. Nella fase oscura C4 delle piante CAM (notturna e pertanto non preceduta da una fase luminosa) l'ATP occorre per la sintesi – ottenuta per fosforilazione dell'acido piruvico – del primo accettore di CO<sub>2</sub>, l'acido fosfoenolpiruvico.

L'NADPH<sub>2</sub>, invece, è indispensabile alla fase oscura C3 per il passaggio da acido 1,3-fosfoglicerico a 3-fosfogliceraldeide. E alla fase oscura delle piante CAM l'NADPH<sub>2</sub> è necessario per la notturna produzione di acido malico a partire dall'acido ossalacetico che è il prodotto della carbossilazione del PEP. Almeno a partire dalla carbossilazione del PEP la fase oscura del metodo 'C4/CAM' è, obbligatoriamente, solo (o quasi solo) notturna perché condizionata dalla possibilità di continuo introito di nuova CO<sub>2</sub>, in altre parole dall'apertura degli stomi.

CAM il problema è indubbiamente più complesso perché l'aridità del suolo lo rende duplice. Si tratta di salvare tanto la capra quanto il cavolo e di conciliare due esigenze che, in ambiente arido, sono di tipo opposto e richiedono opposti provvedimenti. È solo un esempio, fra lo sterminato numero di possibili altri, della sconcertante (o stupenda) 'teleonomia' dei mutamenti prodotti – e accettati – dai meccanismi evolutivi: mi riferisco alla 'genialità' della paradossale trovata delle piante CAM che con pochi tocchi e con minimi e abbastanza semplici mutamenti riescono a difendere – e a garantire – la fotosintesi di notte quando è buio e il bilancio idrico di giorno quando scotta il sole e mettono così tutto a posto (nel conto – ed è un particolare che merita d'essere sottolineato – va messo anche l'azzeramento della fotorespirazione cui partecipa, a stomi chiusi, il riciclo della CO<sub>2</sub> da respirazione).

La quarta precisazione. Nelle piante C4 i due separati processi di produzione del trasportatore di CO<sub>2</sub> e dell'utilizzazione di questa nella produzione di zuccheri, una volta innestati, decorrono nelle ore di luce in parallela contemporaneità. Nelle piante CAM, invece, i due processi vengono attuati uno alla volta: il primo di notte e il secondo di giorno. Necessaria conseguenza di questo diverso comportamento è che, a differenza delle C4, le piante CAM abbiano l'habitus di piante succulente. La logicità di questo fatto è presto spiegata. Condizione prima perché l'insieme degli adattamenti funzioni è che, durante la notte, ogni singola cellula del parenchima clorofilliano accumuli una quantità, quanto più grande tanto meglio, di acido malico sufficiente a far lavorare dalla mattina alla sera del giorno dopo, in ogni singola cellula, i rispettivi cloroplasti. Deriva da ciò la necessità che ogni cellula del parenchima clorofilliano abbia un compartimento dove sia possibile accumulare temporaneamente l'acido malico via via che si forma, evitando danni alle strutture citoplasmiche e al loro metabolismo. Per questo ogni cellula presenta un enorme vacuolo nel quale l'acido malico viene immagazzinato in forma di soluzione acquosa, mentre il citoplasma forma uno straterello addossato alla parete. Tutte inturgidite dal grande vacuolo acquoso di cui ciascuna è dotata, le cellule del mesofillo fanno assumere alle piante CAM il carattere di piante succulente; e ciò spiega la logica dell'accoppiata CAM e succulenza. Quanto alla validità di questa accoppiata, bastano pochi esempi (che traggo da Kluge e Ting, 1978) a confermarla. *Hoya carnosa* (Asclepiadaceae) è succulenta ed è pianta CAM; *Hoya bella* non è succulenta e non è pianta CAM. Così pure l'*Euphorbia grandidens* è specie succulenta e CAM; *Euphorbia pulcherrima* non è succulenta e non è CAM. In *Kalanchoë tubiflora* (Crassulaceae) i fillomi più vecchi sono succulenti e hanno il CAM, mentre i giovani fillomi apicali non sono succulenti e non hanno il CAM. Una eccezione a questa regola sembra essere rappresentata da *Tillandsia usneoides* e dalle altre 23 specie dello stesso genere che sono note per essere piante CAM e che tuttavia, esaminate macroscopicamente, non mostrano alcuna succulenza. L'esame microscopico fa tuttavia riconoscere che il mesofillo di queste piante è composto da cellule fornite di un relativamente grande vacuolo e da pochi cloroplasti a conferma che il rapporto fra questi due costituenti cellulari ne giustifica il carattere CAM.

EVOLUZIONE E SISTEMATICA. L'ALBERO FILETICO E LE PIANTE CAM. – Per poter discutere degli aspetti evolutivi delle piante CAM è necessario che i richiami relativi alle caratteristiche morfo-funzionali siano accom-

Famiglia	generi	specie	generi con specie CAM	specie CAM
Piperaceae	12	200	1	1
Cactaceae	150	>1500	25	70
Aizoaceae	100	600	11	15
Didieraceae			2	3
Portulacaceae	14	500	2	2
Euphorbiaceae	283	7300	3	11
Crassulaceae	30	1000	11	60
Oxalidaceae	7	1000	1	1
Geraniaceae	10	850	2	2
Vitaceae	11	600	1	2
Labiatae	200	3200	1	1
Asclepiadaceae	100	1800	3	5
Cucurbitaceae	100	850	1	2
Compositae	950	20000	4	9
Liliaceae	240	4000	4	18
Amaryllidaceae	86	1310	2	6
Bromeliaceae	50	2000	16	57
Orchidaceae	450	20000	19	44
Welwitschiaceae	1	1	1	1
Polypodiaceae	230	>700	2	2

pagnati (come s'è fatto per le piante C4) da un commento sulla distribuzione sistematica delle piante che posseggono il CAM. Come appare dalla tabella alla pag. precedente, che ho costruito utilizzando i dati riferiti da Szarek e Ting (1977), il commento non può che ripetere, in gran parte, quello che ho fatto per le piante C4. Dovrò precisare, anzitutto, che le piante CAM conosciute, nell'ambito delle Angiosperme, alla data del 13 dicembre 1976 appartengono a 309 specie distribuite in 109 generi e 18 famiglie. Il rilievo che per primo salta agli occhi riguarda la presenza di piante CAM in famiglie del tutto disparate senza che sia riconoscibile un qualche sufficientemente stretto legame filético capace di giustificare la presenza di specie CAM nelle famiglie incluse nell'elenco nonché la loro mancanza nelle famiglie che dell'elenco non fanno parte. Le famiglie più ricche di specie CAM sono, nell'ordine, le *Cactaceae*, le *Crassulaceae*, le *Bromeliaceae* e le *Orchidaceae*. Esistono invece famiglie altrettanto o anche assai più importanti, quali le *Liliaceae*, le *Euphorbiaceae*, le *Compositae*, le *Labiatae* ecc., la cui rappresentanza di specie CAM è del tutto esigua. In tutte le famiglie comprese nell'elenco il numero dei generi e delle specie CAM è sempre una più o meno piccola frazione del numero rispettivamente totale; ciò significa che nella stessa famiglia, e nello stesso genere, coesistono piante CAM e piante C3. La constatazione ripete quella, del tutto analoga, relativa alle piante C4. Vi sono famiglie (*Aizoaceae*, *Asclepiadaceae*, *Compositae*, *Euphorbiaceae*, *Portulacaceae*, *Liliaceae*) che compaiono sia nell'elenco delle famiglie con specie C4 che in quello delle famiglie con specie CAM. Altre famiglie sono esclusive dell'elenco C4 (*Acanthaceae*, *Amaranthaceae*, *Boraginaceae*, *Capparidaceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Nyctaginaceae*, *Polygalaceae*, *Scrophulariaceae*, *Zygophyllaceae*, *Cyperaceae* e *Graminaceae*); ed altre sono esclusive dell'elenco CAM (*Cactaceae*, *Crassulaceae*, *Cucurbitaceae*, *Didieraceae*, *Geraniaceae*, *Labiatae*, *Oxalidaceae*, *Piperaceae*, *Vitaceae*, *Agavaceae*, *Bromeliaceae* e *Orchidaceae*). Molto interessante è poi il rilievo che talune famiglie fra quelle presenti in entrambi gli elenchi comprendono generi che noverano sia specie C4, sia specie CAM, sia specie C3. Così, nella famiglia delle *Euphorbiaceae* 68 specie del genere *Euphorbia* sono C4 e altre 9 sono CAM; nella famiglia delle *Aizoaceae* il genere *Lithops* contiene 2 specie C4 e 3 CAM; e, fra le *Asclepiadaceae*, al genere *Stapelia* appartiene 1 specie C4 mentre altre 3 specie sono CAM. In tutti questi generi sono presenti anche specie C3. Ma il rilievo sotto un certo aspetto più degno di nota è la presenza, nell'elenco delle piante CAM, di una Gimnosperma la *Welwitschia mirabilis* delle *Gnetinae* nonché di 2 *Polypodiaceae*.

Le considerazioni che i dati relativi alla distribuzione delle piante CAM nel quadro generale delle Angiosperme sembrano suggerire ripetono quelle già esposte che si riferiscono alle C4 e che sommariamente riassumo. La presenza del CAM non ha alcun valore sistematico. Non è possibile riconoscere alcuna logica filético-evolutiva che ne spieghi la distribuzione. Se non di tipo filogenetico, tuttavia, un legame che in qualche modo accomuna tutte le piante CAM esiste ed è di tipo ecologico. Si tratta di piante alle quali le particolari caratteristiche dell'ambiente in cui si sono specializzate a vivere pongono gravi problemi di rifornimento d'acqua. Ma quel che più merita gran rilievo è il fatto che, capitate in ambienti di questo genere, le piante che hanno ottenuto di vincerne i problemi e di adattarsi a viverci sono riuscite a farlo adottando tutte – indipendentemente dall'esistenza o dall'inesistenza di vincoli parentali non troppo remoti – il medesimo sistema, identico in tutti i punti-guida e come se ogni volta fosse la prima. A questo proposito devo peraltro fare una riserva che chiarirò poco più avanti.

C4, CAM, EVOLUZIONE, SISTEMATICA, ECOLOGIA. – In natura tutto si tiene e tutto ha un preciso significato. È una regola che, specialmente in Biologia, non ammette eccezioni. La 'casualità' della distribuzione tassonomica sia delle piante C4 che delle piante CAM – distribuzione che, in ogni caso, ignora la sistematica – non può non avere una spiegazione e, addirittura, non essere prova di qualche cosa. Alla stessa conclusione deve sicuramente condurre il fatto che non esistono ordini, o famiglie, o generi di C4 né ordini, o famiglie, o generi CAM. Esistono solo specie C4 e specie CAM che si trovano, o possono trovarsi, mescolate insieme, e in ogni modo assieme a specie C3, senza alcun rispetto per la tassonomia, nello stesso ordine, nella stessa famiglia e persino nello stesso genere. Proprio questi – la casualità della distribuzione e la 'casuale' coabitazione nella stessa famiglia, e addirittura nello stesso genere, dei tre caratteri C3, C4 e CAM – potrebbero essere i due punti-chiave capaci di chiarire questi fatti e di suggerirne il significato.

Penso che dall'insieme delle notizie sulle piante C4 e sulle piante CAM che ho in precedenza fornito, e dai commenti con i quali ho cercato di dar sottolineatura a particolari fatti e a particolari situazioni, sia possibile trarre qualche orientamento a carattere pre-conclusivo su quello che la loro esistenza significa. A suggerirlo, questo orientamento, sono due rilievi, uno in positivo e l'altro in negativo, entrambi relativi a dati o a situazioni di fatto e tutte due, io credo, di pari e grande importanza. Lo dico anche a giustificazione delle mie tanto insistite ripetizioni.

Il primo rilievo, quello in positivo, è che con le loro deviazioni rispetto alle piante di tipo 'normale', quali sono le C3, sia le piante C4 che le piante CAM ottengono un preciso adattamento a precise condizioni ambientali sfavorevoli – direttamente per le C4 e indirettamente per le CAM – alla fotosintesi (o, che di ciò è la conclusiva conseguenza, sfavorevoli alla vita delle piante). La rispettiva causa di disagio è, per i due tipi di piante, diversa; ma il sistema di adattamento al quale sia le piante C4 che le piante CAM fanno ricorso ha nel succedersi di un processo di acidificazione e di un processo di deacidificazione un punto chiave.

Il secondo rilievo, questo di carattere negativo, è l'inesistenza (o la non riconoscibile esistenza) di collegamenti filettici che in qualche modo spieghino la storia evolutiva della comparsa dei caratteri C4 e CAM. Tale inesistenza appare documentata dalla casualità e dall'assoluta e manifesta illogicità della distribuzione di tali caratteri nel quadro tassonomico e filogenetico o, per dirla con Linneo, nel *Systema naturae*; inoltre dalla casuale coabitazione nello stesso ordine, nella stessa famiglia e addirittura nello stesso genere, di specie C3, di specie C4 e di specie CAM; ciò che vieta di attribuire valore sistematico ai due, per dir così, particolari caratteri: il C4 e il CAM (quanto al C3, si tratta del carattere generale – o meglio generico – del regno vegetale).

I tentativi di ricostruire la genealogia delle piante C4 e delle piante CAM, così da identificare gli eventuali legami di comune origine, hanno solo portato a riconoscere che, via via risalendo (dunque con cammino a ritroso) le ramificazioni filettiche che portano a ordini comprendenti specie C4 o CAM, si arriva a talune grandi linee che, indipendentemente l'una dall'altra, si innestano sulle *Ranales* di Engler che ne sarebbero dunque il ceppo comune col quale, peraltro, comincia la storia di tutte le Angiosperme viventi. Tanto vale a dire che i due caratteri in questione condividono l'appartenenza – esclusiva – alle Angiosperme. L'affermazione è tuttavia smentita dai fatti. Quanto al CAM, esso è stato riconosciuto presente e funzionante in *Welwitschia mirabilis* delle Gnetine che, come ho ricordato nella 3<sup>a</sup> puntata del testo, sono le forme più avanzate di Gimnosperme. È interessante annotare che la *Welwitschia* è elencata (Jacobsen, 1960) tra le piante succulente; ed è anche interessante constatare (a conferma dell'indipendenza dalla Sistematica) che il CAM è stato invano cercato in altre Gnetine dei generi *Ephedra* e *Gnetum* che si sono invece dimostrate essere piante C3 e non succulente. Non basta: sono state riconosciute piante CAM il *Drymoglossum piloselloides* e la *Pyrrosia longifolia*, due *Pofypodiaceae* (Felci) che vivono epifite in talune foreste tropicali e che sono entrambe succulente. Ma ancora non basta. Ricerche di Dohler (1974) avrebbero dimostrato che un'alga azzurra (*Anacystis nidulans*) possiede il metodo C4 di fissazione fotosintetica di CO<sub>2</sub>. Questo reperto è stato confermato, per l'*Anacystis nidulans*, da Colman/Cheng e Ingle (1976) ed esteso ad altre due Cianofite (*Anaboena flos-aquae*) e *Oscillatoria sp.*) e a un'alga verde unicellulare, la *Chiarella pyrenoidosa* (*Chlorococcales*). Gli autori di quest'ultima ricerca non esitano a concludere che l'alto livello dell'attività fosfoenolpiruvato-carbossilasica suggerisce che queste alghe possano essere in possesso della capacità di fissare CO<sub>2</sub> col sistema C4.

La conclusione che emerge dalla coniugazione dei due sopraespressi rilievi, quello positivo e quello negativo, è del tutto ovvia e addirittura riporta alle premesse; ma, se anche di carattere ovvio (e non ancora definitivo) la conclusione è, per più aspetti, estremamente importante: i caratteri C4 e CAM non hanno alcun rapporto con la Ologenesi evolutiva. Inaspettatamente – ma non illogicamente – possono comparire, con logica casualità, nei punti più diversi del gran quadro tassonomico, addirittura tra le pre-Antofite (intendo alludere alle Felci), tra le più primitive fra le piante superiori (le Gimnosperme), persino nelle alghe verdi unicellulari e da ultimo (perché di più primitive non ve ne sono) nelle alghe procariotiche. I caratteri C4 e CAM danno testimonianza di una diffusa (o generica?) capacità di adattamento. Le piante C4 e le piante CAM sono ecotipi.

ECOLOGIA, EVOLUZIONE E SISTEMATICA. – Che i diversi sistemi di organizzazione fotosintetica della CO<sub>2</sub> dell'aria abbiano valore ecologico non occorre rilevarlo e, in ogni modo, è cosa ovvia trattandosi di fenomeni che, esemplarmente, danno testimonianza della capacità, o della possibilità, da parte delle piante di assumere le caratteristiche che, in funzione di quelle ambientali, danno garanzia (o una certa garanzia) di adattamento. Non si scopre nulla quando si sostenga che il diverso tasso di produzione di fotosintati si ripercuote sulla generale funzionalità delle piante così da poter concorrere, assieme ad altri fattori, a determinarne il comportamento e la capacità di sopravvivenza in ambienti di vario tipo. È persino intuitivo, d'altra parte, che la capacità di crescita e di riproduzione in determinate condizioni ambientali è condizionata dalla capacità di fissazione fotosintetica di CO<sub>2</sub> in quelle particolari condizioni d'ambiente. È anche indubbio che i sistemi C4 e CAM consentono dei vantaggi alle piante che vi fanno ricorso in risposta a particolari condizioni che sono di più o meno diretto ostacolo alla fotosintesi. L'intera storia delle piante è una storia di adattamento all'ambiente: addirittura è la storia degli adattamenti ecologici. In ciò consiste il senso stesso dell'intera evoluzione delle piante: il conseguimento di tipi ecologici. Questo e non altro è dunque il significato del lento succedersi di grandi tipi di piante quali sono le Brionie, le Pteridofite, le Gimnosperme e le Angiosperme: più o meno complesse categorie di forme che segnano le grandi tappe dell'adattamento ecologico all'ambiente emerso. E analogo significato ecologico ha anche il successivo diramarsi delle grandi linee filetiche, dalle grandi classi alle singole specie: quello (talvolta più, talvolta meno evidente) di specializzati adattamenti alle caratteristiche sempre più particolari dei tanti tipi di habitat di cui è prodigo l'ambiente emerso. Mi resta dunque da chiarire che la conclusione poc'anzi annunciata (che le piante C4 e le CAM sono ecotipi) vuole sottintendere, di questa qualifica, un significato diverso da quello corrente; e, in particolare, vuole essere privo di implicazioni sistematiche. Ma, qui solo preannunciato, questo intendimento verrà concettualmente ripreso più avanti. Va comunque ricordato che sono molti i fattori che, tutti insieme, concorrono a caratterizzare un ambiente; e che la risposta della fotosintesi al complesso dei fattori ambientali non è che uno – e non necessariamente il più sensibile – dei processi fisiologici che stabiliscono i limiti di tolleranza delle diverse piante ai diversi tipi di ambiente.

Il capitolo della fisiologia vegetale che riguarda l'ecologia comparata delle piante C3, C4 e CAM presenta motivi di grande interesse ma anche di grande complessità. Ne danno testimonianza le sconcertanti sorprese che attendono chi pensasse di poter dare automatica interpretazione della distribuzione geografica dei tre tipi di piante solo sulla base del rispettivo sistema di fotosintesi. La materia, tuttora fluida, rimane ancora estranea ai trattati. La relativa letteratura è peraltro già molto vasta e chi volesse allargare le proprie conoscenze su questo importante aspetto della vita delle piante può farlo (o almeno cominciare a farlo) ricorrendo alla lettura degli scritti monografici che già esistono. Fra questi mi permetto di suggerire l'ottima relazione di Orsenigo che si segnala, fra l'altro, per la chiarezza e la completezza, seppur schematica, dell'esposizione; e, fra le rassegne straniere, quella, assai più larga e di più impegnativa lettura, di Osmond et al. Sia l'una che l'altra trattazione sono corredate di una ricca bibliografia e di ciò io approfitto per esimermi (tenuto conto del carattere del presente scritto) dall'obbligo di dare puntuale indicazione delle fonti e degli studiosi responsabili delle acquisizioni che già mi è accaduto e ancora mi accadrà di citare.

L'argomento è molto suggestivo ed è capace di offrire spunti di grande interesse sia per lo studioso di laboratorio che per il naturalista di campagna. La sua illustrazione è tuttavia fuori del mio assunto. Credo che il significato evolutivo di qualsiasi funzione o di qualsiasi organo possa essere riguardato sotto più aspetti fra i quali ho dedicato e ancora intendo dedicare attenzione a quello relativo al conseguimento di vantaggi funzionali in rapporto all'ambiente e a quello delle relazioni filetiche e sistematiche fra piante portatori delle medesime vantaggiose acquisizioni.

Per evitare una loro non corretta interpretazione, e per trame spunto a qualche considerazione, ritorno su certi rilievi suggeriti dal commento alla distribuzione sistematica delle piante C4 e delle CAM. Avevo parlato di inesistenza di collegamenti filetici capaci di spiegare la storia evolutiva della comparsa dei caratteri C4 e CAM; e avevo dato rilievo all'assoluta illogicità della distribuzione di questi caratteri nel quadro tassonomico delle piante. Avevo posto un interrogativo sulla possibilità di contraddizioni tra Evoluzione e Sistematica e, implicitamente, avevo messo in dubbio la possibilità di includere le piante C4 e le piante CAM nel catalogo dei prodot-

ti sia della grande che della piccola evoluzione. Osservazioni tutte che, come spiegherò, possono allargarsi all'apprezzamento generale di importanti aspetti dei processi evolutivi. In realtà, il grande interesse che le piante C4 e le piante CAM suggeriscono (o concorrono a suggerire) non riguarda il contrasto (in verità nulla più che apparente) tra le rispettive posizioni sistematiche e le corrispondenti storie filetico-evolutive. Tutte le specie C4 e tutte le specie CAM occupano in realtà, nel quadro filetico-sistematico, l'esatto posto che loro compete. Posto che i sistematici hanno loro riconosciuto affidandosi alla razionalità tassonomica e al tempo stesso ottenendo piena aderenza fra sistematica e storia evolutiva. Il carattere specifico dei due tipi di piante e la naturale posizione sistematica di queste, infatti, non sono in alcun modo espressi dai marchinegni fotosintetici cui esse fanno ricorso, quanto invece dal complesso di caratteri organografia che intendiamo riassunti nel nome della specie, della famiglia, dell'ordine ecc. di cui sono parte. Questa elencazione delle categorie sistematiche cui le piante in questione appartengono descrive fedelmente, seppure a ritroso, la storia della loro filogenesi. È, per dirla in altri termini, la storia delle vicende evolutive che hanno portato al costituirsi – in settori diversi e non importa quanto fra loro lontani della chioma dell'albero filetico – delle specie di cui si tratta. Nel determinare la già ricordata 'casualità' della distribuzione dei caratteri C4 e CAM né l'evoluzione né la sistematica hanno sbagliato; e la giusta conclusione può essere solo la seguente: i caratteri C4 e CAM non hanno alcun valore sistematico, ciò che ampiamente giustifica l'inesistenza di una qualche relazione tra il possesso di questi caratteri e le caratteristiche morfologiche di sicuro valore filetico-sistematico delle specie riconosciute C4 oppure CAM. Avevo già osservato, del resto, che tanto le specie C4 quanto le CAM sono state individuate come specie a sé in base ai caratteri morfologici riconosciuti come specifici del tutto ignorando che, in queste specie, la fotosintesi decorre con modalità particolari. Se dunque i caratteri C4 e CAM non hanno alcun valore sistematico non può, né deve, stupire ch'essi non rispettino la sistematica. Ne viene che la discordanza tra la loro distribuzione nel quadro sistematico, e quella che sarebbe legittimo aspettarsi se il avessero valore filetico, è una falsa discordanza (anche se ciò sia motivo di delusione per chi cercasse, o abbia cercato, di individuare – dei caratteri C4 e CAM – un percorso filetico-evolutivo capace di spiegarne la distribuzione sistematica).

L'interesse di questi rilievi è sicuramente grande. Lo è tanto più in quanto è facile accorgersi che la loro importanza sta proprio nel fatto ch'essi non hanno alcun carattere conclusivo e che, invece di risolverlo, essi ripropongono, in termini nemmeno tanto mutati, il medesimo problema. La sistematica è il frutto naturale dell'evoluzione. Ho già avuto occasione di dire che la sistematica è la materializzazione del concetto di processo evolutivo. Cosicché resta da capire se e quale parte debba essere riconosciuta – o possa essere riconosciuta – all'evoluzione nel disperso costituirsi di importanti caratteri morfo-funzionali privi peraltro di valore sistematico. Il problema, insomma, può essere così enunciato: «Evoluzione e origine di caratteri adattativi a distribuzione fileticamente incongrua».

L'asserto di fondo al quale tutto il mio lungo scritto mira dar testimonianza è che tutto, in Biologia, ha un preciso significato. Proprio sotto questo aspetto mi pare che il presentarsi di caratteri cui va riconosciuta primaria o addirittura decisiva importanza funzionale, e tuttavia privi di valore filetico-sistematico, ponga un interrogativo al quale, più o meno velatamente, ho fatto già più volte allusione e sul quale, ancora una volta, mi riservo di ritornare bastandomi qui farne una sintetica impostazione. Che cosa sono le forme C4 e CAM? Qual è il loro significato e di che cosa danno prova? Le domande non riguardano il loro significato funzionale né, quindi, il problema che con la loro comparsa esse risolvono. I due interrogativi riguardano il meccanismo della loro origine che – come appena poche righe prima (utilizzando una distinzione proposta nella 3<sup>a</sup> puntata del testo) già ho osservato – non sembra attribuibile né alla grande né alla piccola evoluzione e fa pensare a 'manifestazioni evolutive' (o anche, – perché no? – di altro carattere) realizzabili in altra maniera. Un più esplicito tentativo di impostazione della relativa problematica non può esser fatto se non dopo talune altre considerazioni e dopo il richiamo ad alcuni altri fatti.

LE SPECIE C4 E LE SPECIE CAM SONO SPECIE C3. – Le 'buone specie' di sicuro valore sistematico, tutte figlie della piccola evoluzione, sono quelle che sono e che troviamo riconosciute, elencate e descritte nei trattati. Capita che talune di esse, senza connessione alcuna con la loro posizione

sistematico-filetica, siano in possesso dei metodi fotosintetici C4 oppure CAM nonché della relativa struttura anatomica delle foglie.

Confesso che l'insistenza con la quale continuo a riproporre lo stesso concetto nonché i fatti che ne sono il sostegno, è dovuta all'esitazione di formulare quella che a me sembra esserne l'unica spiegazione (utile per gli elementi che fornisce ma che tuttavia conserva il difetto di non essere conclusiva).

Il metodo C4 e il metodo CAM, secondo l'interpretazione che propongo e che mi appare priva di alternativa, sono stati messi in opera, senza connessione alcuna con la loro posizione sistematico-filogenetica, da individui cui l'ambiente nel quale si erano trovati a vivere opponeva determinate difficoltà. Non si tratta, dunque, di un'acquisizione di carattere evolutivo, quanto piuttosto di una manifestazione di accomodamento ecologico realizzata (come 'iniziativa di carattere personale': lo scrivo fra parentesi solo come richiamo a un'espressione cui già un'altra volta ho fatto ricorso) da individui appartenenti a specie di posizione sistematica la più diversa, quale risposta all'ostilità ambientale.

Penso che l'affermazione secondo la quale l'acquisizione dei metodi C4 oppure CAM non ha carattere evolutivo, meriti particolare rilievo e richieda un altro commento.

Per risolvere i rispettivi problemi ambientali, il ricorso al metodo C4 e al CAM è stato fatto dalle piante alle quali – indipendentemente dalla posizione sistematica delle diverse specie di appartenenza – è capitato di doversi confrontare con questi problemi. Queste specie di appartenenza dovevano essere già tali quando ancora erano C3 e dunque prima di diventar piante C4 o piante CAM. La tale era già la tale; la tal'altra era già la tal'altra. Infatti, 'erano' C3; ma dal momento che il ritocco del metodo di fotosintesi non ha comportato alcuna variante alle loro caratteristiche specifiche, dal punto di vista tassonomico la posizione e la relativa denominazione specifica delle C4 e delle CAM sono di diritto rimaste quelle stesse ch'esse si erano conquistate come piante C3 e che i sistematici, ignari di queste bazzecole, hanno loro assegnato. Con queste bazzecole, insomma, la Sistematica non c'entra e non c'è proprio da meravigliarsi se le piante C4 e le CAM non la rispettano. È però da osservare (ma è un'osservazione che mi metto da parte per riprenderla più avanti) che se la Sistematica non c'entra non si vede proprio come possa entrarci l'Evoluzione. Per dirla in forma provvisoria (che in seguito si dovrebbe cercar di aggiustare) si direbbe che esiste (e non sia poi tanto rara) la possibilità che, sulla morfo-fisiologia delle piante, all'Evoluzione si sostituisca – in maniera diretta tra causa ed effetto immediatamente definitivo – la pressione dei fattori ambientali: in una parola l'Ecologia (intesa come complesso dei fattori che, diversi in ogni tipo di ambiente, hanno influenza sulla vita delle piante)<sup>(21)</sup>. Occorre rilevare peraltro che l'Ecologia, a differenza dell'Evoluzione, è madre non di specie ma di ecotipi; e che, per riassumere quel che precede, il carattere 'ecotipo' non ha (almeno in questo caso) valore sistematico né evolutivo; è un carattere che certe specie, o certi individui di certe specie, hanno messo in funzione in risposta a certe condizioni così da ottenere vivibilità (e una buona o comunque accettabile resa fotosintetica) superando determinate avversità ambientali.

Due precisazioni sono, a questo punto, da fare. La prima riprende il fatto che diventando C4 o CAM le piante interessate hanno conservato le caratteristiche, e la specificità, che già avevano quando erano C3. Per meglio chiarire la cosa va detto che queste piante, pur diventando C4 o CAM, sono in realtà — e letteralmente — rimaste piante C3. Le sigle C4 e CAM vanno conservate; ma solo per non introdurre altre complicazioni. Queste sigle, in ogni modo, sembrano fatte apposta per confondere le idee. Il chimismo cui le due sigle fanno riferimento (e che si conclude con la sintesi di acido malico) non è parte del chimismo fotosintetico (il cosiddetto chimismo C3) e, di questo chimismo, non tocca né la fase oscura né, tanto meno, quella luminosa che la precede. L'etichetta 'C3' che – per contrapposto alle altre due – gli è stata messa addosso suggerisce idee sbagliate perché sembra includerlo (sia pure al primo posto) in un elenco dei diversi tipi di chimismo fotosintetico. Ebbene, questo elenco sarebbe improponibile perché esiste solo un unico tipo di chimismo fotosintetico: sempre e solo il C3 da quando le piante vivono. L'altro, nelle due versioni C4 e CAM, è solo un (peraltro naturale) artefatto che rimane estraneo al chimismo fotosintetico del quale è solo una premessa che aiuta l'aria a fare quello

<sup>21</sup> È chiaro che tutta l'evoluzione è espressione dell'adattamento all'ambiente ed è dunque figlia dell'Ecologia. Il senso della mia distinzione, qui non abbastanza chiaramente spiegato, verrà in seguito ripreso e discusso.

che, da sola, non riesce più a fare: rifornire di materia prima in concentrazione adeguata il settore chemiosintetico (la fase oscura) del processo di sintesi clorofilliana che decorre in identica maniera in tutte le piante (comprese le C4 e le CAM che, dunque, continuano ad essere C3).

LE PIANTE C4 E LE PIANTE CAM SONO ECOTIPI. – La seconda precisazione intende insistere su un tasto già ripetutamente battuto. Le piante C4 e le CAM non sono specie in senso sistematico ma solo ecotipi di specie che potrebbero anche non esserlo. Voglio dire che la medesima specie che in ambienti ecologicamente particolari sono rappresentate da individui C4 o CAM continuano, o possono continuare, ad essere rappresentate da individui C3 in ambienti ecologicamente più accoglienti senza che il sistematico nemmeno se ne accorga. Ma può accadere, e accade anche più spesso, che, pure in possesso di un genotipo opportunamente ritoccato, individui della stessa specie, o addirittura i medesimi individui in ambienti diversi o in periodi diversi del proprio ciclo ontogenetico, si esprimano funzionalmente con fenotipi C3 o con fenotipi C4 oppure (a seconda del tipo di adattamento) con fenotipi CAM.

Gli esempi non mancano, sono anzi numerosi e già se n'era parlato nella 3<sup>a</sup> puntata di questa Appendice. Mi limito a qualche citazione rimandando – sia per le particolarità che per le notizie bibliografiche – alle relazioni monografiche già in precedenza ricordate.

In individui di *Mollugo verticillata* provenienti dallo Iowa, dal Massachusetts o dal Messico è stato riscontrato il metabolismo fotosintetico C3; in altri individui provenienti dal Kansas, invece, il metabolismo C4. Analogamente, in individui di *Alloteropsis semialata* (Graminacee) è stato riscontrato il metodo C4 oppure il C3 a seconda della provenienza del materiale; e in popolazioni sudafricane della medesima specie si sono trovate, in stretta vicinanza, piante con anatomia fogliare di tipo C4 e caratteristiche fisiologiche C3. La scelta tra la fisionomia C3 e la C4 costituisce, in questo tipo di casi, un adeguamento ai locali caratteri ambientali. Ma già ho ricordato (ancora nella 3<sup>a</sup> puntata d'Appendice) come, in altri casi, il genotipo esprima un fenotipo C3 mentre la pianta è in età giovanile e un fenotipo C4 quando la pianta si è fatta più adulta. La stessa *Mollugo verticillata* è pianta C3 da giovane e diventa C4 da adulta. Così pure il Granoturco (*Zea mays*) nasce da seme come pianta C3 e passa, mentre cresce, al sistema C4 pur restando sempre *Zea mays* e conservando immutato il medesimo genotipo.

Comportamenti analoghi sono noti, e sono anche assai più diffusi, tra le piante CAM che – a quanto se ne sa – addirittura sono obbligatoriamente tali solo in piccola minoranza. Fra le altre caratteristiche delle piante CAM ricordo l'habitus di piante succulente e la diurna chiusura degli stomi: particolari che consentono alle piante CAM la tolleranza a climi o a microclimi aridi o semiaridi e il contenimento della traspirazione e della fotorespirazione altrimenti stimolate dall'alta temperatura e dalla forte luminosità che, per lo più, accompagnano questi tipi di ambienti. Se tuttavia, per motivi stagionali o per l'intervento di più favorevoli condizioni climatiche od altro, diventa possibile tenere aperti gli stomi anche durante il giorno, le piante CAM lasciano anche solo temporaneamente il CAM e passano al sistema C3. La maggior parte delle piante CAM, in altri termini, sono CAM-facoltative; e il ricorso alla PEP-carbossilasi varia col variare delle condizioni ambientali (disponibilità d'acqua, luce, temperatura, persino fotoperiodo). Ciò determina che, anche in micro-habitat vicini ma con discordanti caratteri, individui diversi della stessa specie, o addirittura parti diverse dello stesso individuo, facciano uso unicamente del CAM o unicamente del metodo C3 o, col variare delle condizioni, ricorrano all'uno o all'altro dei due sistemi.

Almeno un esempio credo di non poterlo evitare. Piante di *Mesembryanthemum crystallinum* (una popolazione naturale che cresceva su una scogliera non lontana da Cesarea, sulla costa mediterranea di Israele), nate come piante C3 a metà dicembre nel mezzo della stagione delle piogge, rimasero C3 sino alla fine di marzo, cioè sino all'inizio della stagione secca, e d'allora (sino alla fioritura e alla morte che, in queste piante avvengono regolarmente alla fine dell'estate) si comportarono come piante CAM; metamorfosi che è stata provocata anche sperimentalmente – nel giro di un giorno – innaffiando il terreno con soluzione 0,5 M di NaCl e in tal modo determinando problemi d'assunzione d'acqua a causa della salinità del suolo. Lo stesso risultato si ottenne lasciando il terreno a secco e in ogni caso le piante ritornarono al sistema C3 col ripristino di condizioni favorevoli (Winter K., Luttge U. e Winter E., 1978).

È stato anche accertato che in occasione di estrema sofferenza per stress idrico numerose piante CAM tengono continuamente chiusi gli stomi sia di giorno che di notte. È evidente che,

in questa situazione, rimane preclusa ogni possibilità di acquisizione di CO<sub>2</sub> dall'aria esterna; e tuttavia la fotosintesi non viene interrotta del tutto com'è dimostrato dalla continuità del – sia pur ridotto – ciclo giornaliero dei processi di acidificazione e di deacidificazione. La fotosintesi, dunque, continua; ma, senza guadagno alcuno e tuttavia non inutilmente, va 'in folle' semplicemente riciclando la CO<sub>2</sub> che viene dalla respirazione, ciò che consente la conservazione (con non trascurabile vantaggio di economia adattativa) del carbonio durante i periodi di estrema siccità. Va pure precisato che di tale vantaggio sono capaci di beneficiare anche talune piante C3 come la *Peperomia obtusifolia*, alcune specie di *Pereskia*, alcune Orchidacee, Bromeliacee e Crassulacee che passano dal C3 attivo al C3 'in folle' in caso di stress idrico. Due osservazioni ancora per meglio valutare il significato del CAM. Chiaramente (è la prima osservazione) la diurna chiusura degli stomi, propria del metodo, pone dei limiti alla produttività fotosintetica delle piante CAM il cui valore adattativo si fa evidente solo negli ambienti dove la produttività delle altre specie di piante è seriamente pregiudicata da altri fattori quali, soprattutto, l'intensità della fotorespirazione stimolata, come ho appena ricordato, dalla forte luminosità e dalla elevata temperatura. Le piante CAM, insomma, beneficiano di vantaggi competitivi soprattutto, o esclusivamente, dove altre piante difficilmente potrebbero allignare. In condizioni 'normali' invece le piante CAM non sono favorite e si comportano come C3: ciò che contribuisce a spiegare il piccolo numero di specie CAM riconosciute come tali.

La seconda osservazione è poi la seguente. Indubbiamente la succulenza e le altre modificazioni strutturali che sono proprie delle piante CAM sono adattamenti che, consentendo una drastica riduzione della perdita d'acqua per traspirazione e insieme garantendo una fotosintesi a stomi chiusi, favoriscono – a una quantità di xerofite – la vita in ambienti aridi; e, di questo vantaggio, le piante CAM indubbiamente godono. Ma se ben si guarda a quello che con questo adattamento le piante CAM ottengono (e che è il carattere funzionale in assoluto proprio del metodo) c'è da chiedersi se gli adattamenti che accompagnano il CAM, e che le piante CAM hanno in qualche modo acquisito, altro non siano che il mezzo per ottenere la soppressione della fotorespirazione: fattore che, già fortemente limitante in ogni ambiente (a causa del rapporto CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> divenuto genericamente sfavorevole e che già spiega le piante C4) lo è in modo particolare quando le condizioni ambientali hanno, sulla fotorespirazione, un'azione fortemente stimolante (<sup>22</sup>).

Credo che, per superare le perplessità che il contenuto di queste ultime pagine può aver provocato in chi le ha lette, sia necessario ritornarci su. Si tratta della facilità con la quale le piante C4 e le piante CAM (se proprio tutte non si sa) passano dall'uno all'altro sistema (quello che le distingue e il 'normale' C3) a seconda che, per così dire a loro giudizio, le condizioni ambientali rendano più vantaggioso il vecchio metodo C3 oppure quello che rispettivamente le caratterizza e al quale si riconosce il valore di adattamento capace di superare le particolari avversità ambientali.

Non va dimenticato che i metodi C4 e CAM comportano, entrambi, due innovazioni, di carattere biochimico l'uno (l'uso del PEP in sostituzione del Ru-1-P quale primo accettore di CO<sub>2</sub>) comune a entrambi i metodi; e di carattere strutturale l'altro (l'anatomia delle foglie e la separazione di due parenchimi clorofilliani rispettivamente C4 e C3 per quel che riguarda le piante C4; e i grandi vacuoli acquiferi in tutte le cellule del parenchima clorofilliano nelle piante CAM). È anche da ricordare che tutto funziona (quanto al risultato) solo se entrambe le innovazioni sono

---

<sup>22</sup> Ho poco sopra incluso il fotoperiodismo tra i fattori capaci di esercitare un'influenza sull'induzione del CAM e, anche se solo di carattere nozionistico, un cenno a questo proposito ritengo che non si possa evitare non fosse che per suggerire l'idea di quanto questi fenomeni siano complessi e di quanto sia complesso il loro controllo. In ogni caso è da dire che, siano poste a piè di pagina o siano riunite in un'appendice, la nozionistica, nelle note, ha pieno diritto di cittadinanza.

L'induzione del CAM in *Kalanchoë blossfeldiana* esige il giorno breve (che, nel Madagascar del Sud, patria d'origine di questa pianta, coincide con la stagione secca); in *K. daigremontiana*, invece, il CAM è indotto dal giorno lungo (15 h) preceduto da un periodo a giorno breve (9 h). *Peperomia comptotricha* (altra Crassulacea) diviene CAM a giorno breve. In *Mesembryanthemum crystallinum* l'azione stimolante del sale sul CAM è favorita dal giorno breve e da un basso rapporto rosso/infrarosso. Andrei certo fuori tema se entrassi nei particolari dei meccanismi di questi fenomeni; vale però la pena di dire che la sensibilità del CAM al fotoperiodo viene ritenuta essere un fatto largamente comune.

presenti e funzionanti cosicché basta che ne manchi una, o che una non sia funzionante, perché la fotosintesi possa sì funzionare, ma solo col metodo C3.

È evidente che né l'adozione del metodo C4 oppure del CAM da parte di individui diversi della medesima specie che crescono in luoghi diversi; né il passaggio, da parte dello stesso individuo, dall'uso del C4 (o del CAM) invece del C3, o del C3 in luogo del C4 (o del CAM) possono essere ottenuti cambiando le strutture. D disinnesco di un sistema (il C3) e il corrispondente innesco di un altro sistema (il C4 oppure il CAM) e, viceversa, il disinnesco del C4 (o del CAM) e il contemporaneo innesco del C3 costituiscono invece un'operazione molto semplice e molto rapida. Basta sospendere la produzione di acido fosfoenolpiruvico (produzione propria del metodo C4 e del CAM e che si ottiene per fosforilazione, con ATP, dell'acido piruvico) e dirottare tutto l'ATP (prodotto della fase luminosa della fotosintesi di tutti e tre i tipi di piante) sulla produzione (che si ottiene per fosforilazione del Ru-5-P) di Ru-1, 5-P; e (per fosforilazione dell'acido 3-fosfoglicerico che deriva dalla carbossilazione del Ru-1,5-P) di acido 1,3-fosfoglicerico. Un dirottamento, fra l'altro, che – se reso possibile da condizioni favorevoli al bilancio idrico – libera le piante CAM dalla necessità di ripartire l'ATP prodotto di giorno fra il diurno processo C3 e la notturna sintesi di PEP (particolari del biochimismo fotosintetico CAM che già ho fatto oggetto di commento nella prima parte di questa stessa puntata). Ciò che può spiegare la maggior prontezza delle piante CAM, in confronto alle C4, a passare al metodo C3 se le condizioni si fanno propizie.

Non sempre le specie (o gli individui) che al fisiologo risultano C3 lo sono veramente. E, forse molto più frequentemente di quanto si immagini, specie (o individui) ritenuti C3 sono invece C4 (o CAM) che in quel luogo, o in quelle condizioni o, addirittura, nel momento in cui sono state prelevate, si trovavano meglio col metodo C3. Il riconoscimento spetta al morfologo che molto facilmente e molto rapidamente può farlo dando un'occhiata all'anatomia delle foglie o alla citologia delle cellule del parenchima clorofilliano. Solo questi esami possono decidere se una specie (o un individuo) sia C3, C4 o CAM. Solo l'anatomia (o la citologia), infatti, sono caratteri definitivamente stabili (nelle foglie in cui sono stati adottati) mentre è facilmente mutabile l'uso di un trasportatore di energia. Se, quando compiono i loro rilievi e poi compilano le loro statistiche, i fitosociologi tenessero conto di questi fatti e volessero farne la verifica al microscopio, potrebbero ricavare oggettive informazioni utili a spiegare la composizione floristica delle vegetazioni studiate.

Numerosi sono i fattori che danno carattere all'ambiente e dai quali dipende che le piante vi possano prosperare. Ve ne sono di fisici, ve ne sono di chimici ma ve ne sono anche di biologici; e tutti o quasi tutti (quelli biologici compresi) sono, o possono essere, più o meno mutevoli (su questo punto, e con riferimento all'importanza dei fattori biologici, mi sono già impegnato di ritornare più avanti). La capacità delle piante di scegliere (in rapida alternativa quando occorra) il tipo di chimismo fotosintetico che meglio funziona nelle mutevoli condizioni del medesimo ambiente, oppure in condizioni diverse da luogo a luogo, costituisce un evidente e decisivo vantaggio. Si tratta di un privilegio di cui godono le poche C4 e le poche CAM che ci sono note oppure è una comodità estesa ad altre specie? e, se tale, quanto estesa o quanto generalizzabile? Sono interrogativi che non hanno ancora risposta e che meriterebbero d'esser materia di larghe e metodiche indagini. In ogni modo sono interrogativi che ne pongono altri. Piante C4-facoltative e piante CAM-facoltative: che cosa rappresentano nella storia dell'evoluzione? Quanto recenti (e ristrette) o quanto antiche (ed estese) sono queste conquiste? Sono veramente, oppure non sono, in disaccordo con l'evoluzione? Non lo sappiamo; ma anche questo è un punto che dovrà essere ripreso.

## Appendice quinta

SPECIE ECOLOGICHE E FORME ECOLOGICHE. – Già ripetutamente – e anche nella precedente puntata alla quale in particolare intendo fare riferimento – mi è accaduto di osservare che tutta la storia delle piante è una storia di progressivo adattamento agli ambienti: a quello grande e comune a tutte le piante e ai tanti piccoli e fra loro diversi. Il significato di questa storia è sempre lo stesso: conquistare alla vita vegetale la capacità di estendersi a qualsiasi tipo di ambiente, per ostile o addirittura assurdo che sia; e, in termini più concreti, ottenere che in ciascun tipo d'ambiente si costituiscano piante atte a viverci, a prosperarvi e (che è poi quel che conta) a regolarmente riprodursi. Ciò spiega l'enorme varietà di piante che di questa storia sono il prodotto: ma ciò significa anche che tutte le piante sono (e, al tempo loro, lo sono stante anche quelle mal riuscite e per questo abbandonate ed estinte) «forme ecologiche».

Soffermarmi qui a cercar d'illustrare la logica dei mutamenti evolutivi imposti alle piante dalle caratteristiche ambientali non sarebbe certo un uscir dal tema. Richiederebbe peraltro un troppo lungo discorso che finirebbe per diventare, se qui inserito, un non opportuno e pertanto ingombrante inciso. Basterà dunque rilevare come questo insistente mutar di particolari e provar varianti e sperimentar nuove forme così da ottenerne di sempre più fedelmente modellate sulle caratteristiche dell'unico grande e di ciascuno degli innumerevoli tipi di piccoli ambienti è il risultato composito dei comportamenti o dei ritocchi ai quali – pur conservando la caratteristica capacità di riproduzione invariante – appare essere, ed essere sempre stato, disponibile l'apparato genico.

Di questi comportamenti e di questi ritocchi del genoma, dei meccanismi che li determinano e che ne spiegano i risultati non mi propongo di fare in alcun modo, nemmeno per sommi capi, un'analisi né tanto meno di proporre alcuna, sia pur sommessa, interpretazione. Non è mio compito e non me ne riconosco la competenza. Qualche considerazione, in ogni modo, e pur fermandomi alla soglia del problema, la dovrò pur fare non fosse che per giustificare il mio tanto parlar delle piante C4 e delle CAM. Ma per tentare di farle, queste considerazioni, bisogna che ancora una volta io mi rifaccia a talune, e più generali, caratteristiche del processo evolutivo.

Che si tratti di un processo molto lento e che il suo procedere sia stato e sia molto incerto, l'ho già e anche più volte detto (si veda per es. a pag. 104). Di generazione in generazione l'automatica, non evitabile continuità della sperimentale e selettiva valutazione – da parte di ogni singolo individuo – di ogni eventuale e comunque intervenuta variante del patrimonio genico, spiega il tenace cammino dell'evolutivo adattamento agli ambienti; spiega, intendo dire, il crescere e il ramificarsi dell'albero filetico dai rami principali e più grossi a quelli via via più sottili sino agli ultimi e più minuti rametti terminali. Notazione cui vorrei dar rilievo per l'implicito suo riferimento al significato delle ramificazioni dell'albero filetico in rapporto all'insistente tentativo di adattamento, via via più pieno, alle caratteristiche del grande e, insieme, dei piccoli ambienti.

Implicito, nelle precedenti notazioni, è un altro fatto che credo meriti esplicita sottolineatura. Mentre costruisce la genealogia delle forme cui, crescendo, da origine, e ne spiega i rapporti filefici, il cammino evolutivo lascia automatica e piena autonomia a ogni ramo dell'albero che di questo cammino è simbolica raffigurazione. Voglio dire che ogni ramo, in qualsiasi punto dell'albero genealogico abbia tratto origine, ha poi continuato ad allungarsi e a ramificarsi perseguendo i medesimi risultati e selezionando (col medesimo metodo di sperimentale valutazione della bontà o della non bontà di adattamento ambientale) i propri prodotti. Ogni ramo (e per ogni sua nuova ramificazione) pur dando origine a forme rispettivamente diverse e partecipando in tal modo alla costruzione della Sistematica, continua per proprio conto la stessa evoluzione. Il risultato che mi preme segnalare è che in ogni tipo di piccolo ambiente è, o può essere, possibile trovar specie che peraltro, nella periferia della chioma filetica, occupano le più diverse e più distanti posizioni; o (che poi è lo stesso) che in ogni ordine, o famiglia, o genere possono essere comprese specie (fra di loro ovviamente diverse) adattate quale all'uno e quale all'altro tipo di diversissimi ambienti. Ciò significa (lo dico per ottenere più chiarezza) che le specie che compongono l'elenco floristico dei singoli ambienti non sono selezionate dalla sistematica ma dalle caratteristiche dei diversi ambienti; e che tuttavia le specie proprie di ogni singolo ambiente

mantengono stretto parentamento filético con le specie rispettivamente appartenenti allo stesso genere ma che, peraltro, crescono in ambienti del tutto diversi (<sup>23</sup>)

Gli esempi non avrebbero fine e potrebbero comprendere non dirò tutte ma certo la più gran parte delle piante; ma quelli che ho messo nella prima parte della nota bastano a far concludere: 1) che la nomenclatura binomia delle singole specie vale a esprimerne la storia filética e la posizione sistematica; 2) che ogni specie altro non è che un ecotipo; 3) che specie appartenenti a generi o famiglie o ordini diversi possono confluire nel medesimo ecotipo o – detto in altro modo – che lo stesso ecotipo, inteso come l'insieme degli adattamenti che consentono la vita in un determinato tipo di habitat, può essere rappresentato da specie le più diverse.

È ancora da aggiungere che la specializzazione al proprio ambiente è, genericamente, tale che le specie che gli corrispondono addirittura ne sono le contropartite e lo esigono al punto che, capitate in altri ambienti teoricamente più facili o più favorevoli, non vi potrebbero vivere: ogni specie è un «ecotipo di valore tassonomico» che ha sposato in maniera indissolubile il proprio ambiente (agli esempi è dedicata la *T* parte della nota) cosicché non può più cessare, né definitivamente né temporaneamente, d'essere tale in corrispondenza a eventuali variazioni dei caratteri ambientali.

Ho appena detto che ogni specie altro non è che un ecotipo. L'affermazione regge ma non ne reggerebbe l'affermazione reciproca (che, cioè, ogni ecotipo costituisce una specie). Avevo infatti premesso che il nome della specie (intendo il suo binomio) ne riassume la storia filética e ne precisa la posizione sistematica; e avevo poi aggiunto che specie diverse possono confluire nel medesimo ecotipo il quale, dunque, può essere rappresentato da specie le più diverse. Incessante stimolo dell'evoluzione, e pertanto della sistematica, è sicuramente l'ecologia (voglio dire l'incessante stimolo all'adattamento alle proprie caratteristiche esercitato, da ogni ambiente, sulle piante che ne sono, o tentano d'esserne, abitatrici). I concetti di «forma ecologica» e di «specie ecologica» sono certo appaiabili ma non sono sovrapponibili né, tanto meno, sono equivalenti. L'assegnazione alle «forme ecologiche» del valore di «specie» in senso sistematico è basata sulle particolarità strutturali cui vien riconosciuto d'essere caratteri-guida; caratteri che sono il risultato di un cammino evolutivo che, almeno in teoria, è facile ricostruire e che, per ogni specie, già è descritto dalla loro appartenenza, in serie, a un certo genere, a una certa famiglia e ordine e classe ecc. Le «vere» specie (quelle riconoscibili come tali dai sistematici) sono non soltanto «forme ecologiche»; sono anche, di diritto, «specie ecologiche» la cui filogenesi evolutiva ha nel primo adattamento alla vita emersa (dunque nelle Pteridofite più arcaiche o addirittura nelle più arcaiche Briofite) la prima lontanissima origine. Ciò che, in base alla varia acquisizione e al vario distribuirsi dei caratteri comuni nel successivo diramarsi delle categorie sistematiche, da quelle massime a quelle minime – le specie appunto – permette di riconoscerne il grado, quand'anche lontanissimo o addirittura remoto, di affinità sistematica. Parlar di «specie ecologiche», in ogni modo, è un parlar pleonastico o tautologico perché il concetto di adattamento ecologico è già implicito nel concetto di «specie» come prodotto ecologico terminale – al tempo loro ogni singola e diversa specie – dell'evoluzione. La realtà dei fatti evolutivi, e il loro significato, escludono dunque la possibilità d'esistenza di specie non ecologiche; e tuttavia i fatti evolutivi danno piena validità alla distinzione concettuale tra «specie ecologiche» e «forme

<sup>23</sup> Il *Ranunculus arvensis* e il *R. glacialis*, il *R. aquatilis* e il *R. nemorosus*, il *thora* e il *repens* sono tutte specie affratellate dalla sicura appartenenza al medesimo genere, ma sono il differente prodotto di adattamento evolutivo a differenti condizioni ambientali. Così sono tutte Primule, ma tutte proprie di ambienti diversi, la *P. veris*, la *elatior*, la *glutinosa* e l'*auricola*; sono Salici il *Salix repens*, il *caprea* e l'*herbacea*; sono allo stesso titolo Astri l'*Aster amellus*, il *tripolium* e l'*alpinum*, così pure – a livello di genere o addirittura di famiglia – sono tutte felci il *Botrichium lunaria*, l'*Adiantum capillus-veneris*, il *Ceterach officinarum* e la *Salvinia natans*.

Il *Ranunculus arvensis* vive negli incolti aridi o nei campi di frumento, il *glacialis* nelle pietraie d'alta quota presso le nevi fondenti, l'*aquatilis* è specie acquatica di pianura o di bassa quota, il *nemorosus* sta nei boschi, il *thora* nei pascoli aridi d'alta quota, il *repens* cresce nei prati umidi o nelle radure dei boschi. La *Primula veris* è propria dei prati aridi, l'*elatior* sta nei prati umidi, la *glutinosa* nelle vallette nivali, l'*auricola* cresce in montagna su rupi verticali. Il *Salix repens* sta nelle torbiere, il *caprea* cresce nei boschi umidi, l'*herbacea* nelle vallette nivali d'alta montagna. L'*Aster amellus* si trova al bordo dei boschi o fra i cespugli, il *tripolium* vive sulle arene salate e l'*alpinum* nei pascoli alpini o nelle fessure delle rupi. Il *Botrichium lunaria* cresce nei pascoli alpini, l'*Adiantum capillus-veneris* è proprio degli stillicidi delle grotte, il *Ceterach officinarum* cresce sui muri e la *Salvinia natans* galleggia sulle acque stagnanti.

ecologiche» e di quest'ultime, implicitamente, attestano la realtà. Considerazioni che intendono portare alla seguente precisazione: che tutte le specie (le vere specie, quelle di valore filetico-sistemico) sono anche forme ecologiche; ma che «forme ecologiche» possono esistere che né hanno valore filetico-sistemico né, di conseguenza, sono da considerarsi specie.

PER SCUSARMI E PER SPIEGARMI. – È molto probabile che, annoiato da tutte queste chiacchiere, il lettore si chieda se di piante C4 e di piante CAM non si sia già troppo parlato e non sia ora di cambiare argomento, posto che di un altro argomento io abbia qualche cosa di davvero interessante da dire; o, se così non è, non sia arrivato il momento di chiudere definitivamente una tirata di cui nessuno più avrebbe l'animo di continuare la lettura. Ben conscio di ciò, e pur di non perdere anche l'ultimo volenteroso e rassegnato lettore, introduco qui una digressione per tentar di sollevarne lo spirito; preavvertendolo tuttavia che a digressione ultimata le piante C4 e le piante CAM torneranno ad esser di scena.

È vero: ho abusato della tolleranza del mio lettore e ora, nel tentativo di giustificarmene, vorrei ricordargli che – al pari dell'Universo – la scienza della vita non ha confini; che illimitato è il suo interesse e senza numero sono i problemi ch'essa suggerisce; e che, grandi o piccoli che siano, tutti i problemi che riguardano la vita sono fra loro collegati in modo che anche i minimi hanno diritto allo stesso attento studio e paziente meditazione di cui riconosciamo degni quelli massimi perché tutti insieme convergono in quello unico e fondamentale.

Le piante C4 e le piante CAM: innegabilmente, se circoscritto, si tratta di un problemino microscopico, di valore niente più che episodico. Ma non va dimenticato che, unicamente per tentar di capire il peculiare funzionamento dei rispettivi meccanismi, i mille e mille fatti della vita possono venir considerati separatamente e separatamente studiati. In realtà, per diversi che siano e per quanto appaiano indipendenti, essi sono tutti immediata espressione di un fatto unico e di un unico problema: quello cui intendevo riferirmi poco sopra e che riguarda la realtà di ciò che di fatto, e puntualmente, è avvenuto: il razionale e non eludibile prodursi di innumerevoli tipi di viventi, messo in moto dall'apparire primo di un'unica forma primordiale, assolutamente arcaica e tuttavia capace (o forse obbligata, dal momento che già era dotata dei necessari e già perfettamente funzionanti meccanismi) d'essere origine di tutto quello ch'è successivamente avvenuto e che, a sua volta, è espressione di un altro non eludibile problema che sta a monte di tutto: quello dell'origine della vita e addirittura, o più globalmente, dell'universo.

LE PIANTE C4 E LE PIANTE CAM. CHE COSA SONO E DI CHE COSA DANNO PROVA. – Di tutto quello che ho detto e ridetto, sottolineato e posto in risalto, il breve succo è il seguente. L'albero genealogico le ignora. Non hanno, né fra di loro né con le piante C3, alcun rapporto filetico. L'una ignora l'altra e invano si cercherebbe un qualche collegamento evolutivo che le apparenti e ne spieghi l'origine. Ignorate dalla filogenesi, sono ignorate anche dall'evoluzione e sono ignorate dalla sistematica. In conclusione: si direbbero (o addirittura: sono) nate tutte per la prima volta, ciascuna per proprio conto, per iniziativa personale, senza vincoli di parentela e solo in risposta a particolari difficoltà ambientali. Del tutto prive di un qualche gentilizio, nemmeno è possibile attribuire loro il valore di specie. È proprio così: non sono specie, sono soltanto «forme ecologiche».

È vero: sono «soltanto» forme ecologiche. Ma son tutt'altro che delle trovatelle. Bisogna ch'io mi riferisca alle due precedenti puntate. In verità, anche le piante C4 e anche le piante CAM hanno, per così dire alle spalle, una genealogia che ne ricostruisce la lunga storia e la regolare derivazione filetica da antichi tronchi e dai rami via via più recenti che ne sono derivati; ma solo perché sono piante C3 in piena regola, come tali, con l'evoluzione e con la sistematica. In quanto specie C3 anche le piante C4 e CAM sono infatti il prodotto terminale di una lunga storia evolutiva e dal tormento evolutivo adattate a vivere in determinati ambienti. Al tocco finale, quello che ne perfeziona l'adattamento sino a condizionarlo – dico il possesso del congegno C4 o del congegno CAM – l'evoluzione è peraltro estranea e parimenti estranea è la sistematica. Ebbene: proprio qui sta il punto, proprio questa situazione suggerisce di allargare il discorso e di collegarlo a un problema che io dovrò limitarmi a sfiorare ma che, indubbiamente, è uno dei massimi problemi che la vita pone al biologo e non soltanto al biologo (l'evoluzione è mirata? e, se lo è, è guidata?). Ma per ben valutare l'interesse del problema suggerito da queste piante bisogna ch'io ne richiami, il più sinteticamente possibile, le principali particolarità.

Le C4 e le CAM, in definitiva, sono specie C3 evolutivamente adattate – in quanto specie C3 – a tollerare particolari difficoltà ambientali e pertanto specializzate a vivere in determinati habitat. Non necessariamente, ma con casuale frequenza, in quegli habitat esse si sono trovate a convivere con altre specie proprie, esse pure, dei medesimi tipi di ambienti. È avvenuto (e questo è uno dei principali aspetti del problema) che talune delle conviventi specie C3 sono riuscite ad avvantaggiarsi rispetto alle altre adottando un sistema che assicura al processo fotosintetico C3 (che peraltro rimane inalterato) condizioni che ne potenziano il funzionamento. Rimanendo specie C3 (riconosciute dai sistematici) queste piante sono divenute forme ecologiche C4, o rispettivamente CAM, capaci di sopportare meglio delle altre l'ostilità ambientale e, molto meglio delle altre, di affermarsi in ambienti di tipo particolare.

Il fatto è dunque questo: che *specie* C3 sono pervenute a potenziare il loro adattamento a determinate difficoltà ambientali assumendo il carattere di *forme ecologiche*. E questa è la domanda: come può essere avvenuto che specie il cui apparentamento riguarda esclusivamente le preferenze ecologiche abbiano potuto individuare nell'adozione del medesimo meccanismo (il C4 o il CAM a seconda del tipo di ambiente) il sistema risolutivo e lo abbiano attuato tutte, e indipendentemente l'una dall'altra, in identica maniera e con la medesima logica? Certo, molte di queste specie fanno parte dello stesso genere; ma lo stesso genere comprende sempre altre specie – spesso in numero prevalente – che, proprie di ambienti di più facile abitabilità (ma se questo particolare sia sempre vero andrebbe controllato), sono rimaste C3 immutate; in molti generi sono comprese C3 e «specie» (in realtà forme) sia C4 che CAM; e in ogni modo le «specie» C4 e CAM sono disseminate, nel quadro sistematico, senza ordine alcuno.

Credo che i fatti esposti in questa e nelle due precedenti puntate d'appendice, e le considerazioni che ne hanno accompagnato l'esposizione, rendano possibile, o addirittura reclamino, un tentativo, se non proprio di conclusione, almeno di interpretazione. Qui esposta in forma di bozza preventiva che mi riservo di render definitiva più avanti, la conclusione (o l'interpretazione) potrebbe essere la seguente. Le «specie ecologiche» (ma l'aggettivo è superfluo) sono frutto della evoluzione «classica» e dunque di mutazioni geniche selezionate sperimentalmente e di lenti progressi definitivamente accettati e definitivamente mantenuti. Le «forme ecologiche» (qui l'aggettivo è obbligatorio) sono invece il pronto, immediato frutto della messa in opera di «attività geniche» che possono essere nuovamente e prontamente riposte col ritorno alla situazione precedente: un ritocco consigliato dalla situazione e che può essere realizzato e poi annullato anche più volte successive. Alla immutabile fissità dei caratteri (o degli adattamenti evolutivi) delle «specie» si contrappone la disponibilità delle «forme ecologiche» a esprimere caratteristiche diverse mediante appropriato uso – o attivazione – di possibilità geniche già disponibili e già presenti nel comune bagaglio genico (ma presenti da quando?).

Per meglio chiarirlo, voglio ripetere l'avvertimento poc'anzi dato. Sul concetto che qui persino troppo sbrigativamente e solo di passata ho esposto, ritornerò poco più avanti non già per proporre conclusioni che richiederebbero una più appropriata e più specializzata competenza; ma perché ritengo che l'interesse dei problemi – di per sé ben delimitati – che ho esposto sia facilmente estensibile a una problematica generale di cui i fatti esposti sono una sia pur minima, peraltro valida, dimostrazione. Sono peraltro consapevole che, posto pure che corrispondano a verità, i rilievi e le considerazioni che m'è sembrato di poterne trarre si riferiscono a fatti troppo particolari e troppo delimitati per giustificare interpretazioni di ampio raggio e di qualche validità. Mi basterà dunque osservare che i fatti che sia pur confusamente e in maniera anche troppo prolissa ho esposto, sembrano attestare che la storia del genotipo è una storia composita che documenta (o sembra documentare) da una parte la capacità di selettivo autoarricchimento e di più ampia e più appropriata capacità di espressione del genotipo in rapporto al variare delle condizioni ambientali; e, dall'altra, la presenza, nel genotipo, di «possibilità geniche» da mantenere silenti o da mettere in funzione – in combinazione opportuna – a seconda delle differenti e mutevoli necessità.

Della duplice storia del genotipo (molto semplicisticamente così immaginata) duplici sembrano essere anche le manifestazioni. Per comodità schematica sdoppiata nelle sue due componenti, espressione concreta della prima componente (che, quanto ai risultati concreti del suo procedere, più si avvicina al concetto tradizionale e più o meno ortodosso di evoluzione) appare essere la lenta costruzione dell'albero filetico, dunque la sistematica con le sue rigide categorie che ammettono l'abbandono (pertanto i rami secchi) ma non il ritorno; mentre espressione della

seconda componente appare essere (forse – o probabilmente – solo come esempio) l'improvvisa (e non necessariamente irreversibile) comparsa di un carattere di decisiva importanza per quel che riguarda l'adattamento a precise condizioni ambientali ma che, pur trasmissibile di generazione in generazione, rimane estraneo tanto alla sistematica che all'evoluzione.

Son consapevole che di chiaro, in questo discorso, c'è solo un riferimento (peraltro sottaciuto) sia ai proposti concetti di «specie» e di «forma ecologica», sia al diverso significato delle specie C3 da una parte e delle forme C4 e CAM dall'altra. Per uscire dal vago e per chiarire quello che le mie ruminazioni su questo aspetto della biologia mi sembrano suggerire (o quanto meno hanno suggerito a me) bisogna ch'io faccia un nuovo, ma questa volta definitivo, richiamo a ciò che da contrastante e pertanto peculiare carattere alle «specie» C3 e alle «forme» C4 e CAM. Ecco dunque il quadro comparativo delle già esposte e già ripetute caratteristiche dei due tipi di piante, riunite sotto forma di note caratteristiche.

*Le piante C3 (specie ecologiche) e le piante C4 e CAM (forme ecologiche): uno schematico raffronto.*

A) *Le piante C3.* – Sono il prodotto di una filogenesi evolutiva che – in base alla varia acquisizione e al corrispondente vario distribuirsi di caratteri comuni nel successivo diramarsi delle categorie sistematiche – permette di riconoscere sia il grado di affinità sistematica, sia la logica della rispettiva loro posizione nel quadro della Sistematica. Cfr. pagg.106-107 e pag.114.

*Le piante C4 e CAM.* – L'albero genealogico le ignora. Non hanno, né fra di loro né con le piante C3, alcun rapporto filetico. L'una ignora l'altra e invano si cercherebbe un qualche collegamento evolutivo che le apparenti o ne spieghi l'origine. Ignorate dalla filogenesi, sono ignorate anche dell'Evoluzione e – come piante C4 e CAM – sono ignorate dalla Sistematica. Addirittura: non sono specie. Cfr. pagg. 106-107 e pagg.113-114. Sono soltanto forme ecologiche.

B) *Le piante C3.* – Sono frutto di una lunghissima storia di adattamento all'ambiente, di lentissimi progressi frammezzati da incerti tentativi concretati in modelli morfo-funzionali documentati in gran parte dai residui fossili e che, tramandati di generazione in generazione, sono stati lentamente migliorati sotto l'automatico controllo della selezione naturale. Cfr. pagg. 122-123.

*Le piante C4 e CAM.* – Non sono frutto di un lungo cammino evolutivo frammezzato da tentativi, errori, incertezze e lenti progressi. Autonoma risposta a particolari difficoltà ambientali, le piante C4 e le CAM, in quanto dotate del dispositivo che rispettivamente le caratterizza, non presentano alcuna ascendenza fileticamente riconoscibile in categorie sistematiche via via maggiori. Sono (mi riferisco sempre alle piante C4 e CAM) forme individuali che non danno carattere fisso e sistematicamente valido alla specie cui appartengono e che, in questo senso, si sono formate indipendentemente l'una dall'altra, tutte per la prima volta, ciascuna per proprio conto e come iniziativa personale. Va ricordato (pag.118 e segg.) che, in realtà, le piante C4 e le piante CAM sono piante C3 che hanno imparato a far ricorso al metodo che rispettivamente le caratterizza. In quanto specie C3 (già l'avevo detto a pag.124, ma la ripetizione non può essere evitata perché sto compilando la scheda caratteristica di queste piante) anche le piante C4 e le piante CAM hanno per dir così alle spalle una genealogia che ne ricostruisce la lunga storia e la regolare derivazione filetica da antichi tronchi e dai rami via via più recenti che ne sono derivati; e, come specie C3, sia le piante C4 che le piante CAM sono in piena regola tanto con l'Evoluzione quanto con la Sistematica. In quanto specie C3, anche le «forme ecologiche» C4 e CAM sono il prodotto terminale di una lunga storia evolutiva e dal tormento evolutivo adattate a vivere in particolari ambienti. Improvviso, per così dire anomalo e risultato di iniziativa autonoma è, invece, il possesso (o l'uso?) completo di un meccanismo (il C4 e il CAM) che di queste piante è la caratteristica e che a queste piante perfeziona – sino a condizionarlo – l'adattamento ecologico. Di «casuale» distribuzione sistematica, in tutte le piante C4 e CAM il congegno che le caratterizza è esattamente lo stesso ed è fondato su principi funzionali e strutturali esattamente identici. Non sempre manifesti, e solo preferenzialmente usati, entrambi i meccanismi vengono regolarmente trasmessi per via ereditaria (o ne vien trasmessa la regolarità dell'impiego).

C) *Le piante C3.* – Specie diverse dello stesso genere possono essersi adattate ad ambienti del tutto diversi senza che ne risulti in alcun modo menomata la stretta parentela filetico-sistematica. Ma lo spinto adattamento ai caratteri del proprio ambiente ha determinato che ogni

specie che vi corrisponde risulti anche legata al proprio ambiente così da farne l'esclusivo habitat (v. alle pagg. 122-123). *Le piante C4 e CAM*. In fasi diverse del ciclo ontogenetico, e soprattutto a seconda che le condizioni ambientali siano ecologicamente ostili oppure ecologicamente accoglienti, il loro genotipo può esprimersi con fenotipi C4 (o rispettivamente CAM) oppure C3, ciò che le rende capaci di sopportare condizioni diverse e di vivere in ambienti di tipo diverso conservando in ogni caso immutate le caratteristiche strutturali di valore specifico. Sono spesso (e forse genericamente) «facoltative». Vuoi dire che sono specie C3 con facoltà di ricorrere, o di non ricorrere a seconda dei casi, al metodo C4 o al CAM; metodi che, di conseguenza, non hanno implicazioni sistematiche.

Parlar di genetica e proporre spiegazioni fondate sui meccanismi genetici – se non uno sprovveduto o, peggio, un temerario – può farlo solo chi alla Genetica ha dedicato la sua vita di studioso. Non è il caso mio e, come già ho avvertito, mi guardo dal correre irresponsabili rischi e non intendo formulare ipotesi o, tanto meno, avanzare teorie. Per dare un senso alla lunga presentazione di fatti e alla tanto meticolosa esposizione di dati cui ho dedicato la 3<sup>a</sup> e la 4<sup>a</sup> parte d'Appendice nonché le precedenti pagine di questa 5<sup>a</sup> puntata, qualche considerazione, come già ho avvertito, dovrò pur farla. Dovrò anche far qualche commento riassuntivo dei tanti che ho disseminato nelle puntate e nelle pagine che precedono. Ma se voglio tentar di giustificare l'interesse che m'è sembrato giusto attribuire ai problemi che ho preso in considerazione, e soprattutto se voglio dar qualche puntello all'orientamento delle mie deduzioni, ai commenti già fatti bisognerà anche che ne aggiunga di nuovi e, se non proprio di tipo conclusivo, di tipo almeno per ora finale.

EVOLUZIONE, SISTEMATICA, PIANTE C4 E PIANTE CAM: IL GENOTIPO HA BUONA MEMORIA. – Che l'Evoluzione adatti ai diversi ambienti piante diverse fornendo loro gli opportuni provvedimenti, è cosa abbastanza facile da intendere. Tutta la storia delle piante «emerse» è una storia di gradualità adattamenti il cui rilevamento e la cui interpretazione da parte degli studiosi costituisce la struttura portante della disciplina scientifica che conosciamo col nome di Sistematica; adattamenti che, rilevabili dagli studiosi come caratteri-guida, permettono di affermare che l'Evoluzione si esprime con la Sistematica (o che la Sistematica è espressione dell'Evoluzione). Quanto alle piante che col nome che le qualifica e con la loro problematica hanno riempito le pagine di questa appendice (alludo alle C4 e alle CAM), le cose si sono svolte del tutto regolarmente sia rispetto all'Evoluzione che alla Sistematica sino alla costituzione della categoria «specie» e al loro riconoscimento e descrizione, da parte dei sistematici, come specie alla pari di tutte le altre (vale a dire come specie C3). Il problema vien dopo e si riferisce al fatto che specie diverse – talvolta appartenenti allo stesso genere e pertanto appartenenti anche alla stessa famiglia e allo stesso ordine, ma anche più spesso a generi diversi di diverse famiglie di ordini i più diversi (specie peraltro ecologicamente affini perché abitatrici dello stesso tipo di difficili ambienti) – hanno messo su il sistema C4 oppure il CAM a seconda che si trattava di vincere la scarsità di CO<sub>2</sub> o la difficoltà del bilancio idrico. È stata una decisione improvvisa di cui si sono dimostrate capaci piante che, pur nell'ambito delle Angiosperme, hanno la più disparata posizione sistematica provenendo, con l'intermediaria formazione di successive categorie di ramificazioni, da rami di tanto tassonomicamente diversa e reciprocamente molto lontana origine nonché di autonoma e molto diversa evoluzione. Sia pur sotto forma di domanda, credo che la conclusione non possa non essere che la seguente: indipendenti dalla sistematica, le piante C4 e CAM sono dunque indipendenti anche dall'Evoluzione? Se così fosse si dovrebbe riconoscere l'inconsistenza della possibilità di conflitti tra evoluzione e sistematica e verrebbe per contrapposto rafforzata l'idea che le piante in questione (peraltro limitatamente al meccanismo che le distingue e che si sovrappone, lasciandola inalterata, alla loro identità filetico-sistematica di piante C3) *non sono frutto dell'Evoluzione*.

L'affermazione (che è tale anche se espressa in forma negativa) non può non lasciare interdetti e dovrà certo esser corretta o, quanto meno, chiarita. Nondimeno, e a mio parere, essa vanta dalla sua il sostegno di indiscutibili fatti che, esposti e riesposti per esteso nelle pagine e nelle puntate precedenti, io riassumo 1) nell'improvvisa comparsa dei tanti peculiari adattamenti in specie il cui unico legame è d'esser tutte Angiosperme (ma anche a questo proposito mi correggerò); 2) nella constatazione che il meccanismo di adattamento è sempre e fedelmente lo

stesso in entrambi i tipi di piante alle quali questo mio lungo scritto si riferisce e, pur con i precisi ritocchi che li adatta all'uno o all'altro tipo di ambienti, comprende due provvedimenti, di carattere biochimico l'uno e di carattere strutturale l'altro; provvedimenti che ottengono di offrire CO<sub>2</sub> ai plastidi clorofilliani nell'alta concentrazione che ne eleva la resa fotosintetica, ne annulla la fotorespirazione e ne salva il bilancio idrico; 3) nella presunzione (o del tutto verosimile certezza) che le tanto tassonomicamente diverse specie C3 che hanno adottato, o messo in funzione, il sistema C4 o il CAM non l'hanno fatto tutte contemporaneamente (né potevano farlo perché, prodotto terminale di disparate ramificazioni filetiche, esse stesse formatesi evolutivamente con altrettanta disparità cronologica); ma indipendentemente l'una dall'altra come risposta alle difficoltà opposte dall'ambiente nel quale è capitato loro di trovarsi. Eppure quando vi hanno fatto ricorso l'hanno fatto tutte allo stesso modo, fedelmente realizzando, in ogni suo particolare, lo stesso tanto complicato ma tanto ingegnoso sistema.

La domanda, non più a lungo evitabile, è ora la seguente. Se questi sono i fatti, qual è la loro spiegazione?

Una risposta autorevole possono darla solo i genetisti o gli specialisti dell'evoluzione. Per parte mia un'idea me la sono formata e, se pur sommessamente e pur pronto a mutarla (l'evoluzione insegna che la disponibilità alle mutazioni è condizione di progresso) l'ho già più volte fatta trasparire. Non si tratta di adattamenti evolutivi realizzati dalle specie C3 che son divenute C4 oppure CAM. L'evoluzione (qui e ora) è estranea. Qui e ora interviene piuttosto la regolazione del differenziamento. Nel bagaglio genico di queste piante, tenuta riposta per ogni evenienza, la formula o la ricetta o la capacità di montare il dispositivo risolutore c'era già. Senza incertezze e senza bisogno di successivi aggiustamenti, la regolazione del differenziamento l'ha fatta scattare quando è abbisognato. Ciò è avvenuto quando gli irresistibili progressi evolutivi della conquista di ogni tipo di ambienti hanno determinato che in punti i più diversi della estrema periferia della chioma dell'albero filetico (dove la categoria sistematica è la «specie») specie non importa se di vicina o di disparata posizione sistematico-filetica si sono trovate a dover combattere particolari difficoltà ecologiche. L'ordigno è, allora, stato messo in funzione; ma era da molto tempo in dotazione (o da molto tempo erano conservate le istruzioni del come assemblarlo) e, anche se inoperoso, pronto a entrare in funzione ma pronto anche a esser riposto e a tornar di riserva.

Si tratta di dati di fatto che qualche cosa devono pur significare e che, messi insieme, di qualche cosa devono pur dar prova. Non genetista, mi corre l'obbligo di usar molta cautela; ma insomma un'idea me la son pur fatta ed è che questi fatti diano testimonianza della (possibile) presenza «silenziosa», nel patrimonio genico, di attività quali i sistemi C4 e CAM e della loro capacità di «svegliarsi» quando occorra e di «riprendere il sonno» quando (anche solo temporaneamente) non occorra.

È (questo cui ho fatto ora allusione) il caso delle piante dette «intermedie» delle quali ho parlato alle pagg.104 e seguenti. Molto riassuntivamente ricordo che si tratta di piante che passano dal sistema C3 al C4 durante l'ontogenesi e che, nate da seme come piante C3, raggiunta una certa maturità diventano C4 per tornar C3 nell'embrione dei semi. In queste piante, dunque, il carattere C4 è presente, seppur non manifesto, anche nell'età (o fase di sviluppo) C3; non si tratta di una innovazione ma del ricorso, di carattere non evolutivo, a un meccanismo già posseduto e tenuto di riserva. Ho ripreso l'argomento alle pagg. 119 e seguenti estendendolo anche alle piante CAM e osservando che sia le C4 che le CAM non sono specie in senso sistematico ma solo ecotipi di specie che potrebbero anche non esserlo. Individui della stessa specie, infatti, si esprimono con fenotipi C3 oppure C4 (o, rispettivamente, CAM) a seconda che l'ambiente sia più favorevole o più avverso (si parla di piante C4 – o CAM – facoltative); e, a seconda del variare delle caratteristiche ambientali col passar dall'una all'altra stagione o a seguito di interventi sperimentali, i medesimi individui possono passare dall'uno all'altro metodo di fotosintesi. Mi limito qui a questi sobri richiami e per più estesi particolari rimando il lettore alle pagine che ho indicato.

I CARATTERI C4 E CAM: UNA LUNGA E PERIODICA STORIA DI SCOMPARE E DI RICOMPARE. – Se regge, la mia interpretazione allarga il problema ed esige che si dia risposta a un'altra (o ad altre) domande. Quando e a quale livello dell'albero evolutivo le piante hanno imparato a montare – in due versioni – il meccanismo sul quale ho cercato di attirare l'interesse del lettore?

Una risposta netta e precisa non è possibile. Ci mancano i dati. Per poter rispondere con sicurezza bisognerà fare un'accurata indagine conoscitiva estesa all'intero mondo vegetale così da ottenere una mappa precisa non solo della diffusione in atto, ma anche della presenza silenziosa dei metodi in questione. Anche se a titolo prudenzialmente provvisorio qualche cosa, e qualche considerazione, i pochi dati di cui siamo in possesso possono però già suggerire.

Ho ripetutamente osservato, e fatto osservare, che non esistono interi ordini o intere famiglie o generi di piante C4 o CAM. Esistono solo specie, anzi solo ecotipi con questi caratteri. Questi caratteri, dunque, compaiono solo alla superficie estrema della chioma dell'albero filetico e quindi sempre a livello di specie e sotto forma di ecotipi. Questi caratteri, inoltre, non sono mai ristretti a settori ben delimitati ma sono distribuiti con assoluta irregolarità su tutta l'estensione di questa superficie. Ciò significa che le «silenziose» capacità C4 e CAM non sono il frutto evolutivo di uno o più singoli grossi rami; e si rivelano alla superficie non come nuove acquisizioni evolutive ma come manifestazioni indotte da particolari condizioni ambientali. La presenza silenziosa dei due congegni, in altre parole, non comincia solo in questo o quel più o meno grosso ramo ma è estesa a tutte le diramazioni dell'unico tronco al quale la silenziosa presenza deve pertanto risalire.

Rimane, rafforzata, la domanda: quando e a quale livello evolutivo è comparso (con le sue due versioni) il meccanismo in questione? A questa domanda se ne aggiunge ora una seconda: com'è possibile che un carattere accettato dalla selezione evolutiva e implicitamente riconosciuto come utile fattore di adattamento all'ambiente in seguito scompaia e non venga più utilizzato durante il ripetuto costituirsi e lento affermarsi di categorie sistematiche via via più ristrette per riaffiorare solo in caso di necessità come «forma ecologica» di «specie sistematiche», pertanto in posizione qua e là terminale (o come sovrapposizione facoltativa a forme terminali) del tanto diramarsi dell'albero genealogico?

L'interesse di questa seconda questione è evidente perché investe le caratteristiche generali dei meccanismi evolutivi. Una risposta potrebbe però esser tentata solo se conoscessimo la risposta alla prima domanda e se fossimo informati di quel eh'è avvenuto durante il crescere e il diramarsi dell'albero filetico. Sappiamo solo che non esistono categorie sistematiche non-individuali (voglio dire più comprensive della specie: generi, famiglie, ordine, ecc.) costituite interamente da piante C4 o CAM. Sappiamo anche che la capacità di mettere in funzione questi sistemi vien tramandata di generazione in generazione ed è pertanto presente in tutti gli individui delle specie che ne sono qualificate. E tuttavia l'attuazione del sistema C4 (sia a riguardo del biochimismo che dell'anatomia fogliare) rappresenta (genericamente) un fatto individuale che (di regola oppure solo in risposta alle condizioni ambientali) viene, o può venire, utilizzato solo a un certo momento del personale ciclo ontogenetico e vien poi consegnato in forma silente alla nuova generazione. Analogamente nelle CAM (il cui sistema non richiede modificazioni anatomiche delle foglie) l'individuo può mettere o non mettere, ma anche tenere o non tenere in funzione il sistema che ha ereditato. Rilievi tutti che sembrano indicare che, escogitato che abbia un sistema che assicura alla pianta la capacità di superare certe situazioni, l'evoluzione non distrugge, o può non distruggere, il suo marchingegno quando la situazione lo renda non più necessario ma semplicemente lo ripone e lo tien di riserva per quando, sia pure dopo tempi di geologica lunghezza, e in forme di più avanzata e cronologicamente – a quel momento – ultima evoluzione, il suo uso potrà tornare utile e aver valore condizionante. La domanda (era la seconda delle due poc'anzi proposte) non ha ricevuto una risposta. Quanto meno, peraltro, le circostanze che ho richiamato mi sembrano dar conferma alla reale esistenza del problema. Su scala sia pur diversa, del resto, tutta la vita di ogni individuo in ogni forma vivente è regolata, e addirittura ne è funzione, dal tempestivo intervento, o dal tempestivo tacere, di una folla di attività. Basti pensare che ogni cellula è sede di un perfettamente regolato metabolismo. Vuoi dire che, durante tutta la vita della cellula, il suo apparato genico induce (con i meccanismi che sappiamo) la perfettamente regolata sintesi della moltitudine di enzimi in quel momento necessari perché ognuna della folla di catene di reazioni chimiche – tutte fra loro perfettamente coordinate – decorra con la necessaria puntualità. Un lavoro reso necessariamente immane perché solo l'estrema brevità di vita degli enzimi (cui consegue che in ogni momento sono presenti e funzionano solo i tantissimi in quel momento necessari) assicura la regolarità del tutto. È come, ma su ben altra scala, la tastiera di un pianoforte durante una esecuzione musicale. In ogni momento cambia l'identità dei tasti che devono essere oppure devono non essere battuti; e cambia il ripe-

tuto o addirittura insistito battere certi tasti e il lungo riposare di altri. Ciò che rende possibile, sulla stessa tastiera, l'esecuzione di spartiti diversi e, in ogni momento, la scelta di quello in quel momento preferito. La similitudine è, certo, imparagonabilmente riduttiva ma, *si licet parva componere magnis*, può rendere, sia pur tanto sbiadita, l'idea di quel che volevo dire. Sicuramente, sull'evoluzione e quindi sulle mutazioni, può avere influenza anche il caso; ma sulle mutazioni stesse, sulle loro conseguenze e, in generale, sulla funzionalità del sistema genico; sulla inimmaginabile regolarità degli interventi di questo sistema e sulle modalità dei suoi comportamenti in funzione delle condizioni del momento, chi tiene la bacchetta del comando è la regolazione del differenziamento (che poi non sappiamo che sia e chi, a sua volta, la regoli).

La prima domanda (delle due dianzi proposte): a che punto della sistematica, o a che livello di adattamento evolutivo, le piante sono divenute capaci di mettere insieme i dispositivi che di tutta questa storia sono i protagonisti? Quel che sappiamo è pochissimo, poco più che niente. Ma quel pochissimo non manca di logica né, in ogni modo, di interesse. I due caratteri C4 e CAM sono presenti (o, più correttamente, sono funzionanti) solo a livello di specie, quanto a dire nella categoria sistematica con la quale hanno estremo termine le ultime ramificazioni filetiche. In senso filetico-sistematico, e per quel che riguarda i due caratteri C4 e CAM, alle spalle delle specie c'è il vuoto. Tante volte l'ho detto e vorrei proprio non ripeterlo più: il significato di questo vuoto è che non esistono generi o famiglie o ordini di cui tutte le specie siano C4 o CAM. Se i due caratteri fossero presenti, in attività, in categorie sistematiche maggiori, tutte le specie che vi appartengono, di conseguenza, sarebbero abitatrici dello stesso particolare tipo di ambiente in contraddizione al fatto che in ogni genere, famiglia e ordine esistono, o possono esistere, specie adattate a vivere in ambienti i più diversi. Ciò vuoi dire (o almeno mi sembra voglia dire) che nelle grandi categorie sistematiche, fino al genere, i due famosi caratteri o non esistono o (come ritengo molto più probabile) esistono ma sono silenti. Del resto, il fatto stesso che nel medesimo genere sono, o possono essere, comprese specie C4, specie CAM e specie C3 prova (o sembra provare) che caratteri (quali i due qui considerati) presenti allo stato latente nel patrimonio genico di tutto il genere, o della famiglia, ordine, classe e divisione, vengono messi (o possono essere messi) in funzione solo per iniziativa «personale» o «individuale» delle specie che, pure dello stesso genere ma a differenza di altre che vivono in ambienti diversi, si sono fatte (o comunque son diventate) proprie di particolari condizioni ambientali. Il fatto poi che le specie C4 e CAM sono sparse e qua e là disseminate nelle più varie posizioni della sistematica delle

Angiosperme vuoi dire (o almeno sembra voler dire) che tutti e anche i più grossi rami dell'albero filetico di questa grande categoria di piante superiori (le Angiosperme) già hanno ricevuto, e hanno ognuno trasmesso, la capacità, tenuta peraltro silente, di mettere in funzione i due sistemi C4 e CAM che, quando messi in funzione, adattano singole specie a determinate situazioni. E fa pensare che al tronco ancestrale dalle cui ramificazioni hanno avuto origine tutte le Angiosperme, i sistemi in questione sono stati trasmessi – assieme a una quantità di altre caratteristiche (estese al tipo di metagenesi, ai meccanismi della riproduzione, all'istologia, all'anatomia ecc.) – da forme precedenti.

La validità di questa conclusione sembra richiedere il verificarsi di due circostanze. La prima: che nel tronco già delle Angiosperme, e comune a tutte queste piante, non sia identificabile nessun punto di partenza di caratteri C4 e CAM che, quando riconoscibili, lo sono soltanto al termine delle sue ramificazioni. Così, per quanto se ne sa, è di fatto. La seconda circostanza: che nella categoria sistematica, che nella storia evolutiva precede le Angiosperme di cui è ritenuta essere la genitrice, i caratteri in questione siano già presenti.

La grande categoria di piante superiori che precede quella delle Angiosperme, e dalla quale le Angiosperme si ritiene abbiano tratto origine, è quella delle Gimnosperme. E nell'ambito delle Gimnosperme è stata accertata la presenza del CAM.

Dal punto di vista morfo-funzionale e pertanto di adattamento al grande ambiente emerso si potrebbe affermare che le Angiosperme altro non sono che Gimnosperme rivedute, corrette ed evolutivamente più avanzate. È tuttavia difficile identificare con sufficiente sicurezza quale, delle sette classi nelle quali vengono smistate le Gimnosperme, abbia offerto all'evoluzione il materiale con la cui opportuna rielaborazione è stato dato avvio alla genesi ed esplosiva affermazione delle Angiosperme. Come già ho ricordato a pag. 29, di tre delle sette classi di Gimnosperme l'esistenza ci è documentata esclusivamente dai fossili e nulla è possibile sapere della

passata loro attività funzionale. Di altre due classi sappiamo solo che sono in piena decadenza e che sono oggi rappresentate da relitti dei quali, quanto a quello che qui ci interessa, non si sa nulla. Una sesta classe è quella delle Conifere che meritano grande rilievo per gli importanti progressi evolutivi che hanno realizzato ma che non sfuggono al relativamente rapido decadimento al quale sono condannate tutte le forme evolutivamente superate da altre (nella fattispecie dalle Angiosperme). Rimane la settima classe, quella delle Gnetine: una classe, come ho spiegato nella nota a pag. 29, per più motivi misteriosa e piena di contraddizioni. Possono essere state le progenitrici delle Angiosperme? Vi sono buoni motivi per dire di sì e buoni motivi per dir di no. Fra le Gnetine, in ogni modo, esiste una stranissima pianta che vive nei deserti dell'Africa sud-occidentale, la *Welwitschia mirabilis*, che per certi caratteri potrebbe configurarsi come una quasi-Angiosperma e che è una pianta CAM in piena funzione: ne avevo fatto citazione a pag. 187 della IV puntata di Appendice. La capacità di adattamento alla vita nel tanto particolare ambiente qual è il deserto, realizzata col ricorso al metodo CAM in piena funzione, è dunque nota e presente nella divisione di Fanerogame, quale quella delle Gimnosperme, sicuramente più primitiva, sotto l'aspetto filetico-cronologico, delle Angiosperme.

E prima delle Gimnosperme?

Prima delle Gimnosperme (che sono Fanerogame e, come tali, sono piante superiori) la filogenesi e la cronologia hanno prodotto le Pteridofite che sono piante inferiori. Ebbene: il CAM è stato riconosciuto funzionante in due *Polypodiaceae* (*Filicales*) che vivono come epifite nelle foreste tropicali: il *Drymoglossum piloselloides* (dal Madagascar alle Isole Salomone) e la *Pyrrosia lancifolia* (Tailandia, Malaysia, Nuova Guinea, Polynesia, Australia); cfr. a pag. 115.

Con le Pteridofite (come ho spiegato alle pagg. 22 e segg.) siamo a un livello evolutivo molto basso e a un grado molto modesto di adattamento alla vita in ambiente emerso. Eppure mettendo in funzione il CAM le due appena nominate Felci riescono a vivere, addirittura sollevate da terra e attaccate al tronco di alberi, nel clima caldo-umido della foresta tropicale. La classe delle *Leptosporangiatae* (di cui fa parte l'ordine delle *Filicales*) è sorta alla fine del Paleozoico, circa 200 milioni d'anni fa. Ma l'origine delle Pteridofite vien fatta risalire a circa 380 milioni d'anni or sono e, a meno di immaginarsi che l'attività fosfoenolpiruvato-carbossilasica sia stata ideata nell'ambito delle *Polypodiaceae* (opinione che sembra smentita dai fatti) l'«invenzione» (se è stata tale) dovrebbe essere avvenuta in epoca molto più remota e risalire almeno alla fine del Siluriano quando sono sorte le Pteridofite più antiche e da tempo estinte.

E prima delle Pteridofite?

Prima delle Pteridofite c'erano – e ci sono – le Alghe: termine che non ha alcun valore sistematico e col quale vengono genericamente indicate tutte le forme vegetali inferiori che hanno (ancora genericamente) vita acquatica e nutrizione autotrofa assicurata dalla fotosintesi. Nei limiti di queste caratteristiche sono riconoscibili otto grandi divisioni una delle quali è quella delle Alghe verdi o *Chlorophyta* con l'unica classe delle *Chlorophyceae* di cui uno della dozzina di ordini è quello delle *Chlorococcales* che, assieme ad altre numerose famiglie, novera quella delle *Oocystaceae* alla quale appartiene il genere *Chiarella* i cui componenti, come tutti quelli che appartengono alla stessa famiglia, sono forme unicellulari molto semplici e molto primitive (ma si tratta sempre di eucarioti). Mi scuso per la sequela di tutti questi particolari nei quali sono entrato solo per «situare» alla meno peggio quello che, detto già alla pag. 114 (Appendice quarta), mi occorre ricordare: il sistema C4 è stato riscontrato in *Chiarella pyrenoidosa*. E prima delle *Chlorophyceae*?

Prima delle *Chlorophyceae*, e ancora nella categoria biologica delle Alghe, c'è un'altra classe, quella delle Alghe azzurre o *Cyanophyceae*, che dell'albero filetico si trovano proprio alla base così da rappresentare, assieme agli *Schizomycetes*, le più primitive tra le forme di vita: i procarioti. Ebbene, come detto già nella citata pag. 187 della IV puntata d'Appendice, il metodo C4 è stato dimostrato in *Anacystis nidulans*, *Anaboena flos-aquae* e *Oscillatoria* sp., tutte Alghe azzurre.

Per essere sicuramente accettabile, una conclusione dovrebbe avere il conforto di una indagine molto estesa e di una metodica raccolta di dati e di sicure conferme. Pur tanto scarse, le conoscenze in nostro possesso hanno peraltro il pregio di riferirsi, in serie, a tutte le più fondamentali tappe del percorso evolutivo delle piante. Anche se tanto poco, e quel poco probabilmente bisognoso di ripetuti controlli, quel che si è trovato una qualche idea può peraltro sugge-

riarla. Il genotipo ha buona memoria; e questa è l'idea che mi sono formata: che un carattere messo dall'Evoluzione «in sonno» non sempre, e non necessariamente significa un carattere «dismesso» perché superato. Caratteri antichi e di sperimentata utilità possono essere tenuti allo stato latente per tempi lunghissimi e peraltro riapparire in funzione nei casi di particolare emergenza. Non è una teoria, questa che propongo; è solo il rozzo tentativo di interpretare il significato di una serie di fatti. Non mi sfugge peraltro che, dal momento che ignoro del tutto i meccanismi che determinano il passaggio dallo stato di «sonno» a quello di attività, e viceversa, questa che ho dato non è una spiegazione ma niente più che una constatazione di fatti cui ho dato risalto senza peraltro tentar di interpretarne i meccanismi. Non sono un genetista; ma, pur rimanendo nel generico e nel vago, a un tentativo di interpretazione penso di non potermi sottrarre.

Più che a una mutazione dei geni che dettano il sistema C3 e che, sotto l'azione di particolari condizioni ambientali, passerebbero a determinare il sistema C4 o il CAM, e più che a uno specifico intervento evolutivo, mi sembra che i fatti che ho riferito facciano pensare che, in maniera molto più generale, l'ambiente agisca sulla regolazione del differenziamento. Se, come sembra lecito ritenere, i dati che ho elencato sono veritieri, si dovrebbe concludere che tutte le piante, a ogni livello evolutivo, abbiano posseduto, e posseggano, sia i geni C3 che C4 e CAM che potrebbero sussistere in un sistema unico capace di indurre effetti diversi a seconda delle parti in cui è attivato oppure inibito; e che, più che da mutazioni geniche, l'induzione dei metodi C3, C4 e CAM dipenda da una diversa azione della regolazione del differenziamento sui componenti dell'unico sistema genico. Si tratterebbe, insomma, di un gioco di repressori e di attivatori che agendo su una opportuna combinazione di geni ne attiverebbero o ne bloccherebbero la sintesi di messaggeri e quella, conseguente, di una opportuna combinazione di proteine enzimatiche. Come provoca la formazione di foglie di conformazione diversa a seconda della fase di sviluppo (nell'Appendice terza avevo fatto l'esempio dell'*Acacia pycnantha* ma il fatto, anche se in maniera diversa, è generalizzabile in tutte le Angiosperme: si pensi alla serie embriofilli, nomofilli, catafilli, ipsofilli, antofilli, sporofilli distinti in foglie staminali e foglie carpellari che è regola dell'ontogenesi fogliare di tutte le Angiosperme), la regolazione del differenziamento potrebbe esser l'agente che nelle piante cosiddette intermedie (v. alla pag. appena citata) provoca il passaggio, nello stesso individuo e in fasi diverse di sviluppo, dal sistema C3 al C4 e, più tardi, il ritorno al C3. Nella IV puntata d'App. avevo detto che i sistemi C4 e CAM altro non sono che fenotipi di piante C3 nelle quali il medesimo genotipo si esprime – facoltativamente – con fenotipi diversi a seconda delle condizioni ambientali o anche a seguito di interventi sperimentali; e avevo anche insistito a rilevare il carattere facoltativo dell'adozione del metodo C4 (o del CAM) e la capacità di ritornare al C3 col variare, in senso favorevole, della situazione ambientale.

A parte l'interpretazione (che altro non è che un tentativo del tutto privo di pretese), quelli che ho esposto sono fatti. Possono, questi fatti, suggerire una qualche spiegazione dell'inesistenza o (forse più probabilmente) della mancanza di manifestazione dei sistemi C4 e CAM in tutte le categorie sistematiche che vanno dalla classe al genere (intendo dire: in tutte le piante di una certa classe o ordine o famiglia o genere) delle piante superiori (Gimno- e Angiosperme) e della loro disordinata comparsa solo a livello di singole specie? La risposta va lasciata a chi, nel campo della genetica, possiede la specializzata competenza. Per mio conto ritorno all'incanto della teoria del «come se». I fatti (che sono reali) si sono svolti, e si presentano, «come se», o-ramai conseguito – per via evolutiva – un congruo adattamento sia al grande ambiente che alla generalità dei tipi più o meno facilmente abordabili di piccoli ambienti, le piante superiori abbiano messo in sonno i sistemi fotosintetici di emergenza e li abbiano rimessi in funzione con le singole specie che hanno affrontato ambienti per uno o per altro verso particolarmente ostili; conservando tuttavia al provvedimento il carattere per dir così di «transizione transeunte».

L'adattamento che ha consentito e tuttavia consente il sonno di quei sistemi l'hanno pagato le Pteridofite e le Gimnosperme con l'estinzione della maggior parte dei loro modelli. All'incompletezza dei risultati (peraltro importanti) conseguiti, le Pteridofite viventi suppliscono col domicilio coatto in luoghi molto favorevoli e, al bisogno, svegliando quei sistemi nelle epifite studiate (e sarebbe interessante controllare specie, quali l'*Asplenium septentrionale*, i *Ceterach* e i *Botrychium*, che vivono in luoghi che richiedono molto saper fare). Le Gimnosperme se la cavano (ma sono ancora da studiare) con la rinuncia al lembo fogliare ma ricorrono al CAM con la *Welwitschia* che sta nei deserti (e bisognerebbe controllare il *Gingko*).

Potrà forse esser motivo di perplessità, o potrà quanto meno stupire, che il C4 sia già presente in alghe verdi unicellulari (che peraltro sono eucariotiche) e, addirittura, nelle alghe azzurre che sono procariotiche. Ebbene, si consideri che i procarioti, per primitivi che siano, sono forme di vita; che dunque, come tali, già sono in possesso della capacità di vivere; e che ogni cellula vivente, di qualsiasi organismo unicellulare o pluricellulare che sia, anche solo a considerare il metabolismo che è condizione della vita, è un mondo immenso di processi chimici e fisici ognuno sapientemente provocato e ognuno sottoposto al più sapiente e rigoroso controllo. Il possesso del sistema C3, oppure del C4, non è che un particolare tra migliaia di altri. Si tratti di eucarioti o di procarioti, la vita è un tutto o niente. L'idea, e la sapienza, della vita non possono esistere materialmente se non in forma perfetta. Per vivere, insisto a ripetere, occorre saper vivere, essere in grado di vivere e dunque essere in grado di far tutto quello che occorre per vivere. Quando è comparsa o, se si preferisce, si è formata (sotto forma di procariote), la vita doveva di necessità esser perfetta e dunque non più perfezionabile. L'evoluzione non ha riguardato, e non poteva riguardare, la vita in sé stessa ma solo le sue – queste sì mutabili – espressioni.

La grandiosità dell'evento, mi riferisco ancora alla nascita della vita, non sta dunque nella produzione di un procariote quanto nella produzione (o nella realizzazione, o nella creazione) della vita. L'evoluzione ha, e ha avuto, bisogno della vita ma la vita (dico il fenomeno vita) non ha e non ha mai avuto bisogno dell'evoluzione. Ne è prova il fatto che, con tutto il cammino evolutivo, continuato per trenta milioni di secoli e che di tante trasformazioni e ripudi e selezionate scelte è stato mirabile artefice, l'affermazione della forma primigenia, quale espressione già perfetta di vita e di vivente, non ha mai conosciuto il minimo declino. Oggi ancora le popolazioni procariotiche non solo persistono ma, sia come diffusione in ogni tipo di ambienti sia come densità numerica di individui, sono di gran lunga soverchianti a confronto dell'intero insieme delle popolazioni eucariotiche di ogni tipo e di ogni grado di evoluzione. C'è del resto un fatto trasudante di significati, ed è che una grandissima parte delle nostre conoscenze di biologia cellulare, di biochimica, di genetica ecc. ce l'ha fornita lo studio dei procarioti i quali (e assieme ai quali si sono intruppati i micromiceti unicellulari come i lieviti) sono l'unico gruppo di viventi importanti per la ricerca al punto d'essere titolari di una tra le più fondamentali discipline biologiche qual è la microbiologia.

IL C4 E IL CAM: GENERICI COMMENTI. – Per finirla con il C4 e con il CAM mi rimangono da fare due considerazioni, entrambe suggerite da quel che ho detto in queste ultime pagine ma entrambe, e la seconda in modo particolare, di carattere generale.

La prima considerazione è la seguente. Se è vero che un importante carattere di adattamento come il C4, o rispettivamente il CAM, potenzialmente presente nel corredo genico delle piante vi possa essere mantenuto in stato di inattività per lungo volger di tempo e per lunghissimo susseguirsi di generazioni e cambiar d'assetto strutturale e di costume metagenetico e di fisiologia sistematica, ed essere inaspettatamente messo in funzione da tante singole e tanto disparate specie all'impatto con uguali e ben precisate difficoltà ambientali altrimenti non superabili; se tutto questo è vero è difficile immaginare che questo metodo, e questa possibilità, riguardino solo gli imbarazzi fotosintetici e non vi siano altri caratteri che, prima tenuti latenti, al bisogno non compaiano in specie del tutto diverse, coerentemente con l'Ecologia e indipendentemente, invece, dalla Sistematica. Trovare di questi casi non è, infatti, difficile ma evidenti motivi di discrezione mi obbligano alla nuda citazione di solo qualche esempio.

Un primo esempio è quello della succulenza che tante piante di luoghi più o meno secchi adottano per far scorta d'acqua quando ce n'è anche per quando non ce n'è. Faccio volentieri questo esempio per chiarire come mai, a proposito delle piante CAM, invece di dire che sono succulente ho tante volte detto che presentano l'habitus di piante succulente. Non è un cavillo: è una precisazione di carattere isto-anatomico. Piante succulente sono quelle che, nelle foglie o altrove, posseggono un «parenchima acquifero» specializzato alla sola funzione di far da serbatoio d'acqua e le cui cellule, coerentemente con la loro funzione, hanno un grandissimo vacuolo «acquifero» e sono invece prive di cloroplasti. Si tratta dunque di un parenchima non verde, che non ha funzioni fotosintetiche e che richiede, nelle foglie o in eventuali altre parti verdi della pianta, d'esser accompagnato da un «parenchima clorofilliano» le cui cellule, fornite di cloroplasti, non hanno grandi vacuoli e pensano solo alla fotosintesi. Nelle CAM, invece, non esiste un parenchima acquifero ed è lo stesso parenchima clorofilliano che – in un certo senso ibrido o

bivalente – in tutte le sue cellule possiede sia cloroplasti che grandi vacuoli «acquiferi». Ciò detto aggiungo che la succulenza (quella vera) è conosciuta in una sessantina di famiglie, le più disparate, di Angiosperme, talora in singole specie, altre volte in tutte le specie dello stesso genere, solo in uno, solo in pochi o anche in tutti i generi della stessa famiglia. Le Crassulacee offrono l'esempio più noto di questo ultimo caso e danno il nome della loro famiglia al CAM, ma non tutte sono CAM. Si direbbe dunque che il sistema di ricorrere alla succulenza in caso di necessità, silente in tutte le altre piante, sia stato svegliato a livello di singole specie. Aggiungo che le vere succulente sono piante C3; e che la stessa famiglia, o lo stesso genere, possono comprendere oltre alle succulente C3 e oltre a specie C4 anche specie CAM con l'habitus di succulente.

Un altro esempio è costituito dal parenchima aerifero che, diffuso indipendentemente dalla Sistematica, garantisce la respirazione delle radici delle specie proprie di terreni compatti o paludosi, dei fossati o, comunque, dei luoghi sommersi dove subacqueo è solo l'apparato radicale.

Altri esempi (di cui basterà la citazione) riguardano le categorie biologiche di Raunkiaer nelle quali sono classificate le piante a seconda della situazione con la quale affrontano la quiescenza invernale. Non entro in particolari che richiederebbero alcune pagine e solo osservo che ogni categoria comprende specie del tutto diverse quanto a posizione sistematica. La stessa constatazione può essere fatta (ed è un altro esempio) a riguardo del tipo di apparati di riserva. Infine, e perché non manchi un esempio di tipo fisiologico, ricordo come le caratteristiche fotoperiodiche siano distribuite, nelle Fanerogame, senza riscontro alcuno con la Sistematica così da potersi riscontrare comportamenti fotoperiodici del tutto diversi anche in specie diverse dello stesso genere.

La seconda considerazione, di carattere - come s'è detto - assolutamente generale, riprende il discorso di poc'anzi e si rifà alle analoghe riflessioni qua e là esposte già a partire dalla 1<sup>a</sup> puntata del testo.

Per esistere, e per affermarsi, la vita non ha né mai ha avuto alcun bisogno di evolversi. Necessariamente – se capace di vivere – già perfetta, la prima forma di vita continua ancora a vivere senza essersi in alcun modo evoluta così da essere oggi ancora rappresentata da suoi immutati discendenti. Altri suoi discendenti – tutti gli eucarioti di ogni livello, autotrofi oppure eterotrofi che siano – sono frutto di un insistente, e addirittura inevitabile, processo evolutivo. È una realtà piena di significati che esaltano, ma anche ridimensionano, l'importanza, o la dignità, della prima forma di vita. La quale alla capacità di vivere già univa altre caratteristiche: la capacità di riprodursi e la disponibilità alle mutazioni. Vuoi dire – così pare a me – che il Caso, o la Natura e le sue leggi, o la Forza pensante o trascendentale che le ha dato origine non esauriva con la produzione di quella primitiva forma il proprio intento. La prima forma di vita già era dotata della capacità di riproduzione: doveva dunque riprodursi, aveva l'obbligo di farlo e, messo in moto un non più interrotto ripetersi di processi riproduttivi, doveva esser la capostipite di un interminato susseguirsi di generazioni e assumere per tal modo la dignità di madre di tutti i viventi. Era inoltre dotata, la prima forma di vita, della capacità di mutare: suo compito era quello di dare l'avvio all'epos glorioso delle vicende evolutive che dovevano portare ai risultati che vediamo.

Se ho dei lettori, ognuno potrà dare, di questo fatto, l'interpretazione a suo parere più accettabile. Per quel che pare a me, a questo – fornendo la vita non solo della capacità di vivere ma anche di riprodursi e di mutare – il Caso o la Natura o l'Ente che l'ha suscitata mirava: a ottenere i risultati che abbiamo sotto gli occhi e dei quali siamo noi stessi parte (seppero la vita era mirata, bisogna convenire che né il Caso né la Natura possono ambire d'esserne all'origine).

Non senza enfasi avevo osservato che, per sussistere, la vita non ha bisogno dell'evoluzione. Bisogna però riconoscere che se proprio l'evoluzione e i suoi frutti ultimi erano l'obiettivo cui mirava l'Autore (qual che sia stato) della nascita della vita, l'importanza, o il significato, della vita sono sopravanzati dall'importanza e dal significato dell'evoluzione. Ma si deve anche riconoscere che vita ed evoluzione sono componenti non separabili di un unico evento che proprio dal loro mutuo completarsi riceve il suo incomparabile significato e la irripetibile sua grandiosità.

Un commento, peraltro del tutto secondario al confronto della ora proposta conclusione, va ancora fatto non fosse che per conferma di quanto detto al termine della capitolo primo (e in al-

tre puntate ripreso). La dotazione degli appositi meccanismi già nella prima forma di vita le ha reso inevitabile la riproduzione e, addirittura, l'ha obbligata a riprodursi. Sin dall'inizio della vita, ciò ha comportato la morte. Riprodottosi, e così resa possibile l'evoluzione, ogni individuo che è nato, che nasce o che nascerà non serve più e diviene un ingombro. Frutto di un processo del quale è nulla più che il mezzo ma, al tempo stesso, anche il fine, l'importanza – obiettivamente immensa – dell'individuo, nella realtà dei fatti si riduce al suo esser niente più che un congegno o un componente (certo il più essenziale) inserito in un meccanismo di cui le parole sarebbero impari a descrivere l'assoluta coerenza con i risultati ottenuti (o assegnati?) e che da trenta milioni di secoli continua ininterrottamente a produrre una sempre più sovrabbondante e varia e nuova progenie di frutti che presto usati, presto riprodottisi e presto logori sono presto eliminati come ingombranti scorie. Questo è dunque l'individuo? A questo si riduce il suo significato? Solo per morire – conseguita che abbia una sua breve esperienza di vita e l'abbia donata alla sua discendenza – nasce l'individuo? Non per i viventi è dunque nata la vita ma per la gloria dall'evoluzione e per la pompa della sterminata varietà di viventi in ogni momento morituri e in ogni momento dall'evoluzione stessa – lei sola immortale, lei costruttrice della vita – sostituiti con altri di più raffinata struttura ma invariabilmente destinati a morire e a far posto ad altri così che continui il drammatico, rapido succedersi delle nascite e delle morti? Solo per questo tanto splendido e tanto crudele e mai conclusivo gioco di cui l'evoluzione è animatrice e inflessibile arbitro è sorta la vita? Ogni cosa, ogni struttura, ogni funzione, tutto, in Biologia, ha un preciso intento e tutto riceve un preciso significato dall'esecuzione di un compito ben preciso, tutto è genialmente mirato a sostenere e a perpetuare la vita. La vita stessa è, invece, priva di giustificazione? Quando il Caso, ovvero la Natura, o l'Ente trascendentale l'ha fatta sorgere, subito capace di riprodursi e subito capace di evolversi, non le ha dato una ragion d'essere, un significato, una meta?

Il discorso dovrà essere ripreso.

## Appendice sesta

INTRODUZIONE GENERALE. IL PROBLEMA. – Il problema cui queste pagine sono dedicate riguarda l'origine della vita. Scopo di questa precisazione è di ottenere che chi le legge, e mentre ne fa lettura, possa valutare le considerazioni che vi sono contenute sotto un ben preciso e chiaramente preannunciato aspetto.

Il tema era già stato trattato nella parte essenziale dell'ultima puntata di testo e di questioni che direttamente lo toccano mi ero qua e là occupato anche in altre puntate sia di testo che di appendice. Ciò mi consentirà di farne, quando occorresse, il semplice richiamo o di riprenderle in maniera il più possibile ristretta.

Di per sé i termini del problema sono estremamente semplici. Esistono due scuole di pensiero che, in alternativa fra di loro, attribuiscono l'origine della vita alla pura casualità, l'una, e a un intervento creativo l'altra. Si sarebbe dunque trattato o di una autogenerazione spontanea favorita dalle condizioni fisiche e chimiche a quell'epoca proprie del nostro pianeta e, in ogni modo, di un evento pienamente conforme alle già esistenti leggi della fisica e della chimica; oppure, e all'opposto, si tratterebbe dell'intervento di una preesistente forza di natura a noi non nota, non conoscibile e solo vagamente definibile come trascendentale o come puro spirito; una forza in ogni modo già viva, dotata di infinita sapienza, di infinita potenza e già autrice del cosmo e delle sue leggi.

Caso o creazione? Già ho avuto l'occasione (e l'occasione certo si ripresenterà) di dire che la questione è fuori dell'oggettività scientifica e che il metodo sperimentale è impotente a dare, alla più fondamentale di qualsiasi altra domanda, una acquietante risposta. Per puro scrupolo devo però riconoscere che nel parlar comune (di non-scienziati ma anche di scienziati) l'appena enunciato dilemma potrebbe esser non tale perché, quando messi alle strette di fronte a fatti o a fenomeni suscettibili di particolareggiate descrizioni quanto alle leggi che li governano, ma che rimangono fuori della nostra capacità conoscitiva quanto all'origine di queste leggi, usiamo carverela dicendo che si tratta di fatti, o di fenomeni, naturali che obbediscono, appunto, alle leggi di natura. Esisterebbe dunque un ente (la Natura con l'iniziale maiuscola) capace di promulgare non violabili leggi che governano, in tutti i suoi aspetti, l'universo. Ma davvero esiste, come terzo possibile ente di governo, la Natura? Oppure è solo un modo di dire quando non disponiamo di più concrete – o scientificamente più appaganti – spiegazioni? Un modo di dire che, in realtà, dovrebbe riferirsi all'uno oppure all'altro componente del sopra riproposto dilemma?

Concretamente, infatti, questo modo di dire, solo in apparenza banale, riconosce, e implicitamente dichiara, che l'intero cosmo e il suo generale comportamento, la materia e la struttura della materia, le leggi fisiche e le leggi chimiche, la comparsa della vita e la sua non eludibile tendenza evolutiva sono semplice espressione di eventi del tutto accidentali e dovuti esclusivamente al caso; oppure, e in alternativa, sono manifestazioni di una forza trascendentale e creatrice, principio dell'universo e delle leggi che in ogni suo aspetto lo regolano.

Credo, in ogni modo, che l'alternativa sia tale da giustificare una impostazione meno grossolana e meglio consona alle odierne conoscenze. Credo che entrambe le concezioni convergano nel riconoscere che l'universo ha una storia che da non discutibile attestato di una realtà di decisiva importanza. Che, cioè, esiste una continuità tra la materia inerte e la materia vivente; che sin dal «principio» esiste, in altre parole, una tendenza della materia a organizzarsi partendo dalle più primitive particelle X sino a stati via via più ordinati e più complessi così da dar forma, al termine di un cammino durato dodici miliardi di anni, a cellule operanti, vive e a loro volta capaci di evoluzione coronata dalla comparsa dell'Uomo.

La differenza tra le due scuole di pensiero può essere allora molto sinteticamente espressa nei seguenti termini. Tutto, secondo la prima spiegazione, sarebbe avvenuto per caso. Per caso sarebbe comparso l'universo, per caso dalla materia inerte sarebbe stata prodotta la vita e figlie del caso sarebbero anche l'umana intelligenza e, addirittura, l'umana coscienza. In alternativa, la seconda concezione riconosce un senso nella storia dell'universo e nella continuità della materia; un senso che darebbe prova di un pensiero, di una intelligenza e, insomma, di una causa che trascende la comprensione e l'umana capacità conoscitiva, dalla quale è dipeso il costante progresso della materia verso stati sempre più ordinati, la comparsa della vita e la sua evoluzione sino alla nascita dell'Uomo. Ancora una volta, dunque: caso o creazione?

Per ottenere chiarezza, ma anche per fare un po' di programma, voglio rifarmi alle precisazioni con le quali ho avviato la prima puntata di questa Appendice. Do per scontata la piena conoscenza, da parte del lettore, dei fatti, delle strutture e delle funzioni genericamente proprie della vita. Qui, peraltro, siamo in Appendice: una aggiunta al testo fatta con l'intento di ottenere, dal lettore, il superamento della semplice conoscenza dei fatti della vita e di stimolarlo alla paziente riflessione sulla logica dei tanti problemi e della loro perfetta soluzione; e di suggerirgli disponibilità alla meditazione sul «come» e sul «quando». Pensieri e ruminazioni che portano direttamente al problema dell'origine.

Per prevenire il lettore su quel che troverebbe – se decidesse di leggerle – nelle pagine seguenti; e per risparmiargli l'eventualmente inutile fatica, voglio precisare che quel che mi propongo è una rassegna di taluni fra i principali o più evidenti problemi relativi all'insorgere della vita nonché al suo mantenersi e all'evolversi dei viventi; e di tentare un commento sulla logica razionalità sia dei problemi stessi sia della soluzione che troviamo essere adottata. Si tratterà dunque di un approfondimento (o, appunto, di una «Appendice») di una tematica discussa già nelle pagine di «Testo», ciò che renderà non evitabile e addirittura essenziale il richiamo a cose già dette. Premessa che, insieme, intende dar ragione delle ripetizioni e di chiedere, di ciò, tolleranza.

IL DISORDINE DEL CHIMISMO PREBIOTICO E IL SUO ORDINATO CONTROLLO COME CONDIZIONE PER LA VITA. – Si tratti di organismi unicellulari o di organismi pluricellulari, si tratti di procarioti o di eucarioti, indifferentemente se piante o animali e del tutto indipendentemente dal raggiunto grado di evoluzione, i componenti non certo esclusivi ma con assoluta certezza più fondamentali di ogni cellula sono proteine e acidi nucleici. È un fatto che non ha eccezioni. La vita si esprime con proteine e acidi nucleici o, più esattamente, il funzionamento della vita è espressione delle proprietà funzionali delle proteine e degli acidi nucleici. La prima domanda è allora questa: ciò è vero anche per la prima forma di vita? e questa è la risposta: se la vita che ha animato la forma antesignana era quella stessa che conosciamo nei viventi attuali e in tutti quelli che raccordano gli attuali alle forme primigenie, le soprastanti affermazioni hanno piena validità anche per la forma iniziale. E la seconda domanda: come mai la prima forma di vita ha potuto entrare in possesso delle indispensabili proteine e degli indispensabili acidi nucleici? La relativa risposta è: non lo sappiamo.

La questione introdotta dalla seconda domanda, infatti, è fuori dei confini della scienza e la scienza è impotente a rispondere. Anche se non sperimentalmente dimostrabili, congetture sono peraltro possibili. I fatti certi non mancano e sulla base di questi fatti e dell'interpretazione che si ritiene di poterne dare, la discussione è possibile ed è persino razionale. La presentazione di questi fatti (o il richiamo a quanto già ne è stato detto nelle otto puntate di testo): questo è quanto mi propongo di fare in quel che segue.

È acquisizione scientifica che in epoche molto lontane, lontanissime anche rispetto alla nascita della vita, le condizioni dell'ambiente terrestre erano tali, e in relazione a ciò tale era il comportamento della materia, da risultare favorevoli alla sintesi spontanea di composti organici del tipo di quelli propri dei sistemi biologici quali, fra altri, le proteine e gli acidi nucleici. Indipendentemente dall'interpretazione che se ne voglia dare come condizione per il sorgere e per il mantenimento della vita, il fatto non è solo interessante. Soprattutto il fatto è oltremodo importante non soltanto perché documenta che già in epoca remotamente prebiotica le leggi della fisica e della chimica sicuramente consentivano il costituirsi di macromolecole organiche come quelle appena indicate; ma anche perché suggerisce (o può suggerire) l'idea che, favorendo un vario aggregarsi di tipi diversi di tali macromolecole, le stesse leggi avrebbero potuto dare origine – del tutto casualmente – a dei complessi capaci di mantenersi, di riprodursi e di perpetuarsi. Tale potrebbe essere stata, in via ipotetica, l'origine della vita. Sta comunque il fatto che, casualmente costituitesi oppure non casualmente promanate, le leggi della materia brutta continuano a governare la fisica, la chimica e il comportamento anche della materia viva e la sussistenza stessa della vita. Non si tratta di ipotesi; si tratta di acquisizioni rese certe dal metodo sperimentale e dalla dimostrata possibilità di ottenere in vitro – nelle condizioni che fedelmente riproducono quelle che erano allora naturali – la sintesi di complessi organici quali sono i polipeptidi e i polinucleotidi.

Alle conclusioni che queste acquisizioni sembrano suggerire si oppongono tuttavia altre e non meno certe conoscenze che, per essere sperimentalmente dimostrabili, godono esse pure del carattere di conoscenze scientifiche. Che in remote fasi del suo decorso l'evoluzione dell'universo abbia comportato la possibilità dello spontaneo costituirsi, nel naturale libero ambiente, di proteine e di acidi nucleici è da ritenersi dimostrato. Il metodo per arrivare alla sintesi naturale di queste sostanze era da gran tempo noto alle leggi di natura e da gran tempo, con pieno successo, dalla natura sperimentato. E tuttavia, a partire da un'epoca remotamente lontana e per tutto il lento decorrere dell'era prebiotica, il nemico maggiore della vita e il maggiore ostacolo al suo sorgere è stato costituito dall'incontrollato impero delle leggi che determinano la struttura e il comportamento della materia e già pienamente vigenti.

La vita (l'ho già più volte ripetuto e se insisto a farlo è perché questo è un punto essenziale) è espressione di un fittissimo, intricato e ininterrotto decorrere di molte migliaia di reazioni chimiche.

Ne consegue che, per essere e per mantenersi, la vita ha bisogno che tutto il suo chimismo si svolga nella più assoluta regolarità e nell'ordine più pieno; e di qui la condizionante realtà di un fatto: che cioè, una volta ancora per essere e per mantenersi, la vita deve poter fondare il proprio metabolismo su reazioni la cui tendenza a svolgersi è contrastata dall'alto valore della necessaria energia di attivazione. Il prebiotico ostacolo alla nascita della vita non è stato dunque costituito dalle leggi della fisica e della chimica, che anzi sono necessario fondamento della chimica di tutti i viventi, quanto dal fatto che le remote condizioni ambientali – in particolare l'alta temperatura e l'azione riducente dell'atmosfera ricca, assieme ad altri componenti, di idrogeno e priva invece di ossigeno molecolare – consentivano che molte reazioni (molto spesso le medesime cui ricorre la vita) potessero svolgersi, e di fatto si svolgessero, nel libero ambiente, in tumultuoso e sregolato disordine senza possibilità di eventuali controlli e portando spesso alla produzione delle medesime e complesse strutture macromolecolari che sostengono la

Quando dunque le condizioni ambientali rendevano possibile la sintesi spontanea dei composti che della vita sono l'indispensabile substrato, e perciò stesso che di questi composti era possibile la sintesi spontanea, la vita si è rivelata impossibile come lo sarebbe anche oggi se, naturalmente o sperimentalmente, si ripristinassero le condizioni prebiotiche di temperatura e di assenza di ossigeno molecolare nell'acqua come nell'atmosfera. È scientificamente accertato, infatti, che la vita ha potuto sorgere solo quando le vicende evolutive dell'universo e il forte abbassamento della temperatura ambientale del nostro pianeta ebbero tolto alle reazioni favorite dall'alto grado termico il precedente carattere di libertà così rendendo non più possibile, d'allora in avanti, la sintesi spontanea di composti organici quali le proteine e gli acidi nucleici.

Vale la pena di annotare che sono le medesime leggi naturali della chimica e della fisica che, tenuto conto delle mutate condizioni d'ambiente, hanno bloccato lo svolgimento spontaneo di procedimenti di cui erano prima fautrici, assoggettandolo a precise condizioni. Sia pure in forma grossolanamente enfatica si può dunque dire che durante il lento decorrere di lontanissime, o anche non più tanto lontane, ere geologiche, la crosta terrestre e le acque dei suoi oramai esistenti oceani potevano bensì essere popolate da molecole di proteine e di acidi nucleici; ma proprio perché questo fu possibile, e fintantoché questo fu possibile, la Terra (cui viene accreditata un'età di 4 miliardi e mezzo di anni), dal punto di vista biologico non poteva essere altro che uno sterile deserto. Rispetto all'età dell'Universo (15 miliardi di anni) e della stessa Terra, infatti, la nascita della vita (3 miliardi di anni fa) è cosa recente. Sono fatti che appartengono all'oggettività scientifica perché la vita stessa ne ha dato, e ne da ogni volta che si voglia controllarli, la dimostrazione sperimentale.

La conclusione cui questi fatti danno supporto è dunque la seguente: condizione assoluta per l'esistenza della vita (per la sua nascita e per la sua sussistenza) è l'assoluta impossibilità, o quanto meno l'impossibilità pratica, della formazione spontanea delle sostanze che della vita sono il fondamento; ciò che rese condizionante, per la nascita della vita e per il suo mantenimento, un altro adempimento: quello d'essere accompagnata, sin dall'inizio, dalla capacità di dominare la chimica e la fisica in certo modo restituendo una «guidata spontaneità» alle reazioni non più spontanee. Di qui il metodo cui è stato fatto ricorso, di qui la sua mirabile razionalità e di qui – tra altri – il fatto che la vita e gli enzimi sono inseparabili e reciprocamente si condizionano. Un punto sul quale ritornerò più avanti.

Determinanti della nascita stessa della materia, le leggi della fisica hanno guidato l'evoluzione della sua struttura, il costituirsi delle sue particelle elementari, il conformarsi degli elementi chimici, lo stabilirsi delle leggi che ad elementi di struttura diversa impongono capacità e comportamenti diversi, il costituirsi di composti molecolari semplici o via via più complessi dapprima di carattere minerale poi di tipo organico come amminoacidi, zuccheri, basi puriniche, basi pirimidiniche, nucleotidi, catene polipeptidiche, catene polinucleotidiche, addirittura acido ribonucleico, addirittura proteine. Risultati, quelli di quest'ultimo gruppo, naturalmente favoriti – molto prima dell'apparire della vita – dalle condizioni ambientali. Si tratta di conoscenze di appassionante interesse perché relative a fatti del tutto naturali che danno testimonianza del meraviglioso cammino evolutivo che la materia inerte ha saputo – o ha dovuto – compiere sotto la guida, o l'impulso, o la costrizione delle leggi (di lei più antiche) della fisica e di quelle (che delle leggi fisiche sono un prodotto) della chimica. Tutto ciò da, inoltre, irrefutabile documentazione di altri fatti di ancor più palpitante interesse perché legati, oltre che alla continuità della materia, alla nascita della vita.

Per nascere, la vita non ha dovuto inventare – o, tanto meno, stravolgere – né la fisica né la chimica né la maniera di utilizzarne le leggi per ottenere la produzione dei materiali con i quali essa si esprime e che le assicurano funzionalità e sostegno. Da gran tempo tutto era pronto, tutto era stato sperimentato e le tecniche per ottenere i necessari prodotti di sintesi, provate e riprovate, già erano state messe a punto con piena soddisfazione della vita che, quando nacque, ne fece immediato e non più abbandonato profitto. Il punto, dunque, non sta qui.

Il punto relativo al passaggio della materia dallo stato di inerzia alla vita è un altro. Già ne ho ripetutamente parlato e sicuramente ancora ne parlerò incurante delle ripetizioni non per indifferenza del fastidio del lettore ma perché questo è il punto che ritengo essenziale e sul quale vorrei che il lettore fermasse la sua attenzione: questa, addirittura, è la chiave (o una delle chiavi) di tutto.

La chimica biologica consuma energia. Per funzionare, essa richiede d'esserne continuamente rifornita. Questo vale sia per la chimica «biologica» (o di «tipo biologico») prebiotica (e dunque della materia inerte) sia per la vera chimica biologica: quella della vita.

La fonte dell'energia che faceva andare la «biochimica» prebiotica era l'ambiente. L'energia era fornita dalla luce mentre l'alta temperatura assicurava una catalisi, anche se poco specifica. Né sulla fonte né sul tipo di energia che riceveva, la chimica prebiotica poteva esercitare qualche azione regolatrice. Poteva solo recepire passivamente lo stimolo dell'elevata temperatura e passivamente obbedirgli a norma delle stesse sue proprie leggi. Va aggiunto che tutti i singoli «individui» chimici (voglio dire singole molecole elementari, piccoli composti, composti plurimolecolari di medie dimensioni o grossi edifici macromolecolari che fossero) sollecitati tutti e tutti in continuità dallo stesso immutato, monotono stimolo energetico di provenienza ambientale, dovevano dare tutti, e tutti individualmente, la reazione che a ciascuno competeva. Di qui l'impossibilità della formazione di aggregati composti di cui tutti i componenti collaborassero all'ottenimento di un certo risultato intervenendo ciascuno a tempo debito e con esatta sequenza. Di sicuro un'intensa attività della materia c'era già. C'era la fisica, c'era la chimica e la materia, sollecitata dalle condizioni ambientali obbediva meravigliosamente alle loro leggi. Biologicamente inerte, peraltro docile a queste leggi, la materia non rifiutava alcun lavoro; all'insegna però del più completo disordine, pertanto in condizioni negatrici della vita di cui condizione, e simbolo, è la perfezione dell'ordine.

La vita è un tutto o niente. L'ordine, la vita non ha potuto ottenerlo a poco a poco con paziente gradualità. Nel primo bionte, quando nacque, tutto doveva essere già in ordine e nella prima forma di vita (sia pure molto più semplice delle forme attuali) le condizioni dovevano essere già tali da garantire che tutto funzionasse con sufficiente ordine. E se guardiamo a quello che poi è accaduto e confrontiamo sotto questo aspetto le forme più arcaiche e primitive con altre di progredita evoluzione, addirittura sino a noi che siamo simbolo della raggiunta perfezione, possiamo constatare – e non c'è motivo di stupore dal momento che la vita è, e non può non essere, un tutto o nulla – che i meccanismi della vita sono rimasti (almeno come strategia generale) sempre gli stessi e che l'ordinato svolgersi dei loro funzionamenti è sempre assicurato allo stesso modo.

Condizione prima perché la vita sia tale è che l'uso dell'energia che la sostiene sia facilmente regolabile in modo da poter essere fornita, in ogni momento, solo – ma a tutti – i composti ai quali, nello stesso momento, è richiesta una certa reazione. In altre parole: condizione prima perché la vita sia tale e sia sostenuta da un chimismo rigorosamente ordinato è una temperatura tanto bassa quanto occorre per esser d'ostacolo all'automatico svolgersi di reazioni biologicamente importanti. Qualora superi un certo grado – in assoluto molto basso – la temperatura non consente la vita. In parole ancora diverse, condizione prima perché la vita sia tale è il sicuro controllo dell'uso dell'energia chimica ottenuto con l'impiego di catalizzatori specifici prodotti, in ogni forma di vita, nel proprio interno. Teoricamente di secondaria importanza, ma praticamente d'importanza primaria che ne consegue, è, inoltre, che delle varie forme di energia chimica la vita sappia accumularsi opportune riserve. Essenziale, infine, è ch'essa sappia farne il giusto uso.

L'importanza di quel che a un certo momento è avvenuto non ha confini. La materia è rimasta la stessa. Chimica e fisica non sono mutate. Ma quando, investita da certe particelle – i fotoni – la materia ha imparato a trarre energia e a servirsene (o si è trovata capace di farlo), è cambiato tutto. Da quel momento, e poi per sempre, è finita l'era della chimica «biologica» condizionata dal gran caldo. È finita l'epoca del chimismo obbediente bensì alle proprietà della materia ma governato esclusivamente dal casuale incontro di elementi, o composti, o materiali diversi. Per la massima parte scomparso a causa del raffreddamento terrestre, il chimismo reso spontaneo dall'alta temperatura ambientale, il chimismo del disordine, il chimismo non finalizzato all'ottenimento di un certo risultato è scomparso. Ora è nato un altro tipo di chimismo, estremamente più ricco, più frenetico, estremamente complesso. Soprattutto è nato il chimismo dell'ordine, coordinato e in ogni momento mirato a realizzare un certo processo, una precisa funzione. È il chimismo della vita. Si chiama metabolismo e la vita, che ora ne è nata – che ne è condizionata e che lo condiziona – lo controlla, lo domina e lo dirige in ogni suo punto. Di tanto la vita è capace perché il suo chimismo, la vita, sa farlo andare a energia di potenziale chimico ch'essa stessa sa ottenere dall'ambiente e regolare nell'uso. Tutti sanno che, per funzionare, il metabolismo, o più genericamente la vita, richiede tutto un complesso insieme di molte cose. Richiede strutture molecolari molto complesse e molto complesse strutture citologiche riconoscibili, talune, anche in microscopia elettronica o addirittura ottica. Richiede la capacità di ricavare energia chimica dalla degradazione di sostanze organiche abbastanza semplici come il glucosio fabbricato con energia di origine fotonica. Richiede la presenza di catalizzatori variamente specializzati ad abbassare l'energia di attivazione di reazioni corrispondentemente diverse così da renderle possibili a basse temperature. Richiede dei trasportatori di energia o di potere riducente da usare dove occorre che le reazioni abbiano decorso pressoché istantaneo. Ma soprattutto, e fra molte altre cose, richiede la capacità di una corrispondente struttura di dirigere, in ogni momento e con assoluta precisione, tutto l'ininterrotto e immane concerto della chimica e della fisiologia di ogni vivente, sia esso alla vetta o sia alla base della scala evolutiva, sia dotato

di apparati specializzati diversi e sia costituito da miliardi di cellule o non comprenda che una unica cellula. Di tutto questo, perché la vita fosse vita, doveva essere obbligatoriamente dotata la forma che, senza mutare e senza innovare le leggi della materia, ma sapientemente utilizzandole, segnò il passaggio della materia dal disordine all'ordine e alla finalizzata programmazione dei suoi comportamenti; segnò, in una parola, il costituirsi primo della vita.

Non ho certo bisogno di spiegare quali siano le strutture e quali le funzioni che, insieme, danno realtà alla vita e ne assicurano la capacità di riprodursi e di evolversi. Penso invece che un commento, o una riflessione, sui principali tra i molti problemi che - contestualmente alla sua nascita e poi per sempre - la vita ha dovuto affrontare per ottenere d'essere e di continuare ad essere; e un commento relativo alla «razionalità» e alla «genialità» delle soluzioni adottate possano essere d'aiuto ad orientare, nella direzione che individualmente apparirà più convincente, la risposta alla ritornante domanda: caso o creazione?

VECCHIE E NUOVE SINTESI. CASO O CREAZIONE? – Credo sia già possibile, a questo punto, proporre qualche riflessione di carattere non definitivamente conclusivo e peraltro utile, a mio parere, a orientare, o forse a rivedere, la scelta relativa al dilemma di fondo.

L'antica sintesi spontanea, da parte della materia inerte, di composti propri del mondo organico e da tre miliardi di anni divenuti esclusivi della materia vivente, è un fatto certamente interessante ma che non può in alcun modo stupire. In quelle remote condizioni ambientali,

teressante ma che non può in alcun modo stupire. In quelle remote condizioni ambientali, infatti, si trattava di un fenomeno del tutto naturale e addirittura ovvio dal momento che si realizzava in esatta obbedienza alle leggi di natura che regolano il comportamento della materia. Del tutto ovvio e pienamente logico, d'altra parte, è anche il fatto che proprio le medesime leggi naturali – e addirittura la sintesi naturalmente spontanea delle sostanze che danno supporto alla vita – fossero causa dell'impossibilità della sua nascita. Evento che, come già ripetutamente ho sottolineato, poté verificarsi solo quando le mutate condizioni ambientali resero nulla la possibilità della sintesi spontanea delle dette sostanze. Quando poi nacque, contestualmente alla sua nascita, la vita riavviò la sintesi delle medesime e per essa indispensabili sostanze.

La prima riflessione è la seguente. Quanto all'aspetto chimico i due avvenimenti (l'antica sintesi condotta dalla materia inerte e la recente sintesi condotta dalla materia vivente) collimano sia nei confronti del risultato che, verosimilmente, delle tappe intermedie. Tra i due eventi, tuttavia, vi fu un rifiuto di contemporaneità. Tra la fine dell'uno e l'avviarsi dell'altro, a causa della lentezza del raffreddamento della crosta terrestre vi fu sicuramente un intervallo di tempo – probabilmente misurabile a decine o forse a centinaia di secoli – durante il quale il primo non era più e il secondo non era ancora possibile. Sarebbe interessante verificare sperimentalmente quale sia la temperatura minima alla quale (in condizioni sperimentali che riproducano esattamente quelle ritenute a suo tempo reali) è ancora possibile la sintesi spontanea di proteine e di acidi nucleici; e quale sia la temperatura massima che consente la vita normalmente attiva di procarioti-cavie.

La seconda osservazione. Le leggi fisiche e chimiche della materia, quelle che regolandone il comportamento resero possibile le «vecchie» sintesi operate (o sopportate) dalla materia inerte, nonché le «nuove» sintesi operate (o controllate) dalla materia vivente, sono rimaste immutatamente le stesse. Tenuto conto di ciò e tenuto conto anche del lungo intervallo di tempo che ha separato le due attività di sintesi (la vecchia spontanea e la nuova indotta) non sembra probabile che la nuova sia avvenuta grazie alla vecchia. Che la nuova, in altre parole, abbia imparato dalla vecchia o che la vecchia abbia offerto alla nuova i suoi prodotti in tal modo rendendo possibile l'avvio della vita. La vita rifiuta l'accidentalità e reclama il rigore e la logica dell'ordine. Un legame diretto fra le due chimiche né appare necessario né appare probabile. Le reazioni di sintesi che hanno interesse biologico (o che interessano i biologi) sono reazioni endergoniche. Nel lontano passato esse avvenivano, senza controllo alcuno, perché la necessaria energia era loro fornita dall'ambiente sotto forma di energia elettromagnetica nonché di elevata temperatura. Nei viventi, e già a partire dalla prima manifestazione di vita, le stesse reazioni sono sottoposte a regolari controlli e sono attivamente indotte – così da costituire una manifestazione di vita – perché la vita ha la capacità sia di abbassarne l'energia di attivazione sia di fornirle di energia di legame chimico. La conoscenza del fatto che molto prima che la vita nascesse la materia inerte poteva dare spontaneamente reazioni chimiche che si concludevano con la sintesi di macromolecole organiche è, culturalmente, interessante soprattutto perché se ne possono ricavare notizie relative alle condizioni ambientali proprie di quell'epoca. Il fatto, invece, non presenta alcun interesse biologico perché non ha alcun rapporto con la nascita della vita e solo dimostra che le leggi che regolano la fisica e la chimica della materia, oggi ancora vigenti e alle quali anche la vita è sottoposta (o alle quali anche la vita ricorre), erano già da gran tempo (o «da sempre») operanti.

La terza osservazione. Le leggi della fisica (e pertanto anche della chimica) sono da ritenere preesistenti (o quanto meno contemporanee) alla nascita della materia della quale, in ogni modo, hanno dettato la struttura e di questa struttura hanno guidato – loro e non le tappe della storia dell'Universo – tutta la successione di episodi, di eventi e di risultati. Sempre le stesse antiche leggi, sia passivamente che attivamente, hanno costituito, e costituiscono, la prima e più fondamentale condizione per la nascita e per il funzionamento della vita. «Passivamente» perché hanno assicurato, e assicurano, il blocco del verificarsi automatico delle reazioni biologicamente importanti ad alta energia di attivazione. «Attivamente» perché hanno garantito, e garantiscono, il controllo dello svolgimento indotto delle medesime reazioni così da rendere possibile la nascita della vita e, alla vita, un regolare e in ogni momento mirato svolgimento dell'intero suo chimismo. Le leggi fisico-chimiche del comportamento della materia sono rimaste invariabilmente valide per la materia inerte e per la materia vivente della quale hanno condizionato la nascita e continuano a condizionare l'esistenza.

Con la quarta osservazione mi ricollego alle considerazioni con le quali ho chiuso l'ultima puntata del testo. Dalla prima gigantesca esplosione al formarsi delle prime stelle giganti; dalle successive esplosioni di queste al costituirsi delle stelle di seconda generazione; dalla formazione di miliardi di galassie e, in una di queste e fra centinaia di miliardi di altri, il costituirsi del sistema solare; e finalmente, quattro miliardi e mezzo di anni or sono, il nascere della Terra e, per quel che la riguarda, l'evoluzione della materia inerte sino a preparare la vita e a render possibile che la vita nascesse e poi ancora, dopo la nascita della vita, nei viventi; tutto quel che è avvenuto, tutto è stato indotto e tutto è stato condotto e minuziosamente regolato dalla struttura della materia e tutto è frutto delle inviolabili leggi che ne regolano, o ne impongono, il comportamento. C'è un senso in tutto ciò? L'immane storia del Cosmo e il lineare succedersi di eventi inconcepibili per la mente umana hanno un significato? Hanno avuto uno scopo?

Sono così ritornato al grande dilemma che qui riprendo solo per esplicitare talune sue implicazioni.

Optare per una certa scelta vuoi dire ammettere che la possibilità (o la sicurezza) che, in un futuro lontano 12 miliardi di anni, dalla materia inerte sarebbe nata la vita, si è concretata (o è stata resa concreta) nel momento in cui sono nate (o sono state fissate) le leggi che della materia inerte avrebbero governato la struttura e il comportamento. La vita (afferma ancora la medesima scelta) è il prodotto di leggi fissate «in principio». In termini anche più espliciti; una Forza (o una Mente) che è all'origine di tutto ha immaginato queste immutabili e tanto determinanti leggi proprio per arrivare alla vita e, dell'evoluzione della vita, al suo ultimo frutto. O addirittura: l'Universo è stato creato; ed è stato creato per arrivare all'Uomo.

In alternativa alla precedente, secondo l'altra scelta, le riflessioni, le considerazioni e le argomentazioni che dovrebbero dar dimostrazione di un intervento trascendentale sono vere per quel che riguarda i fatti che le suggeriscono; ma per quanto riguarda l'interpretazione di questi fatti, si tratta soltanto di ipotesi interessanti, peraltro di carattere fantasioso perché non, sperimentalmente, dimostrabili. Fintantoché l'esistenza del trascendente non avrà il riscontro dell'oggettività scientifica e fintantoché il problema non sarà ricondotto nell'ambito di tale oggettività, la scelta della scienza è, obbligatoriamente, a favore del caso.

Il problema rimane, così, aperto. Ma se aperto rimane vuoi dire che una delle due scelte poggia su argomenti capziosi cosicché aperta resta anche la discussione. Ciò che giustifica la stesura delle pagine seguenti.

**LE TRE PRINCIPALI CARATTERISTICHE DELLA VITA.** – Devo prenderla alla larga. Tali sono infatti i problemi relativi all'origine e alla continuità della vita, e tale inesauribile fonte di spunti su cui meditare sono le questioni che li riguardano, che per tentar di spremere qualche poco del tanto sugo ch'essi contengono occorre molta pazienza e molta disponibilità alla riflessione. Messe in tal modo le mani avanti, cercherò di contenere in un piccolo secchiello un campione, il più possibile significativo, del grande mare.

La storia dell'Universo è sicuramente ricca di eventi meravigliosi in sé stessi e per l'importanza di quello che hanno reso possibile. Credo che fra i tanti, per la grandiosità del fenomeno in sé, per la straordinarietà di tutto quello che ne è seguito e, ritengo più ancora, per il suo significato, nessun evento possa competere con quello che ha segnato, sulla nostra Terra, la nascita della vita: l'acquisizione cioè da parte della materia inerte, o l'attribuzione alla materia inerte, dell'ordinata capacità di crescere (con l'implicito avvio di un complesso metabolismo materiale ed energetico) e dell'ordinata capacità di perpetuarsi (con l'implicito avvio di una complessa sequenza di processi che si concludono con la riproduzione).

Non meno e forse ancor più degna di approfondita riflessione è tutta una serie di fatti che sono componenti o conseguenza dei due cui ho appena dato risalto, ognuno dei quali, e il logico concatenamento dei quali, non possono non avere un ben preciso significato. La capacità di crescere (o di mantenersi individualmente) e la capacità di riproduzione non esauriscono l'elenco delle più fondamentali caratteristiche della vita. Ve n'è una terza che consiste nel fatto che la comparsa della prima forma di vita sulla Terra ha segnato l'avvio del processo evolutivo ed è dunque nata, sulla Terra, l'evoluzione biologica: sotto ogni aspetto (e ovviamente a parte la vita stessa) il massimo dei fenomeni naturali conosciuti o conoscibili.

Se pure schematicamente, si può dire che le manifestazioni che in maniera più essenziale valgono a definire o a dar carattere alla vita sono le tre dianzi citate capacità: la capacità di crescere (o di mantenersi individualmente), la capacità di perpetuarsi (e dunque di riprodursi) e la capacità di evolversi. Ma va subito aggiunto che se è tale, e per essere tale e non un casuale insieme di composti organici, la vita esige la contemporanea realizzazione di un'enorme quantità di precisi fatti, di precise situazioni, di precisi fenomeni, addirittura di precise e perfettamente controllate funzioni, di un prodigioso insieme di cose altamente improbabili o addirittura - fuori della vita e nelle condizioni richieste dalla vita - impossibili, di complessi e finissimi meccanismi che una volta messi in moto non dovevano - né devono - mai più fermarsi, di capacità mirate a un certo risultato e tutte reciprocamente condizionantesi, insomma di una folla di eventi fra loro perfettamente regolamentati. Non si tratta di ipotesi e nemmeno di previsioni in sé ragionevoli ma bisognose di conferma. Si tratta invece di acquisizioni rese certe dalla ricerca scientifica. Sicuramente, dunque, siamo nell'ambito dell'oggetti vita scientifica; ciò che perentoriamente pone, e scientificamente autorizza, il problema cui queste pagine sono dedicate: quello dell'origine della vita. Qui peraltro mi limito a insistere sulla realtà di un fatto: la vita è un tutto o niente, e niente di quel eh'è necessario alla vita «evoluta» è possibile mancasse alla vita «iniziale» (almeno come nascosta potenzialità di sviluppo). È evidente che l'evoluto arricchimento delle possibilità della vita ha richiesto appropriate aggiunte a ciò di cui la vita primordiale già era necessariamente dotata; ma l'essenziale (quello che sotto l'aspetto strutturale, biochimico e funzionale era, ed è, condizione di vita) era presente già nella prima forma di vita ed è tuttora rimasto inalterato anche nelle forme più avanzate.

Credo che questa affermazione abbia in sé stessa sufficiente sostegno; alcune osservazioni e qualche considerazione potranno in ogni modo servire a ricavarne motivi di riflessione.

Se la prima forma di vita ha vissuto, e se la vita si è mantenuta, significa che quella prima forma di vita è stata capace di vivere e di riprodursi. Insisto a ripeterlo perché mi pare che proprio questo sia il fatto (per quel che la riguarda) centrale e che più lascia interdetti o più colpisce la nostra capacità intellettuale: che la prima forma di vita aveva già (non poteva non avere) tutto quello che occorre per essere viva: la capacità di mantenersi viva individualmente e la capacità di generare altri viventi così dando immediato principio al susseguirsi non più interrotto di generazioni e, già come prima partecipe, dando il via al processo evolutivo.

Per essere conclusivamente utilizzabile, tutto quel che ho detto dovrebbe essere documentato. Ma dal momento che una documentazione sufficientemente ampia chi la volesse può ricavarla dalla rilettura delle precedenti puntate di testo, e per non diluire il discorso con tanto numerose e soprattutto lunghe ripetizioni, mi limiterò a brevi e il più possibile essenziali richiami accompagnati dalla citazione delle pagine di testo dove le relative esposizioni sono quanto basta distese. Nelle mie intenzioni ciò dovrà servire di (mirato) commento alle tre sopra elencate caratteristiche della vita.

LA PRIMA CAPACITÀ DELLA VITA. – Delle tre elencate capacità della vita, la prima riguarda la vita individuale: la capacità cioè, da parte di ogni individuo, di sussistere, di crescere, in breve di fare tutto quel che occorre per essere vivo e per mantenersi in vita. L'impresa riguarda tutti gli individui e, indipendentemente dalla loro complessità, riguarda le loro cellule: l'unica cellula degli unicellulari e le singole cellule vive dei pluricellulari. Il problema che in queste pagine mi occupa riguarda peraltro l'origine della vita cosicché, pur trattandosi di caratteristiche assolutamente generali, mentre scrivo io penso agli unicellulari più primitivi quali sono i procarioti e, più precisamente, ai procarioti autotrofi (con pochissimi aggiustamenti, peraltro, i richiami che seguono hanno validità generale).

La vita consuma. Il rilievo è stato fatto già nel capitolo primo ed è stato ripreso, in questa stessa puntata, nelle pagine introduttive. La vita consuma materia. Per costruirsi mentre cresce, per mantenersi e per riprodursi la vita ha continuo bisogno di introdurre, dall'esterno, materia bruta di natura inorganica (il riferimento è alle forme autotrofe) e dev'essere capace di farlo. Partendo dunque da composti di semplicissima struttura, di basso peso molecolare e povere di energia di potenziale chimico, la vita deve ottenere di trasformarli in grandi molecole organiche ricche di energia libera. Va aggiunto che i sistemi biologici, tanto più quanto più grandi e complessi, vanno soggetti a un rapido decadimento a cagione della loro lontananza dalla condizione di equilibrio termodinamico. Per sopravvivere, di conseguenza, ogni forma vivente è costretta a

una continua risintesi di proteine, di acidi nucleici e di altri biopolimeri. Ciò presuppone il prodigioso complesso di attività chimiche cui diamo il nome di metabolismo (cfr. capitoli sesto e settimo). La produzione dei costituenti più essenziali di qualsiasi cellula è infatti il risultato di un immenso intreccio di sequenze metaboliche, comprendenti insieme migliaia di reazioni chimiche e la sintesi di parecchie centinaia di prodotti organici diversi, atti ad assicurare la costruzione di numerose migliaia di specie macromolecolari ogni molecola delle quali è costituita da decine o da centinaia di migliaia di atomi. È sufficiente rilevare che nelle cellule di tutti i viventi le proteine sono contenute in un numero elevatissimo di tipi diversi: circa 2500 nelle cellule procariotiche di *Escherichia coli*, 1.000.000 nell'uomo (cfr. capitolo sesto). Ciò comporta un importante problema la cui soluzione ha immediatamente condizionato l'instaurarsi stesso della vita. È indispensabile che l'enorme attività chimica che la sostiene sia ininterrottamente sottoposta a un minuzioso controllo così da regolarla e da adattarla in ogni momento alla variabilità del bisogno. È indispensabile, in altri termini, che la casualità delle reazioni chimiche sia rigorosamente bandita (cfr. capitolo sesto). Fondamentalmente, e in maniera del tutto radicale, questo risultato, già dalla sua prima manifestazione, la vita l'ha ottenuto con la rinuncia, da parte del chimismo cellulare, a ogni reazione «spontanea». Di qui la necessità che il metabolismo materiale fosse affiancato, già nella primissima forma di vita, da un metabolismo energetico capace di fornire alla cellula, con tempestiva regolarità e in forma prontamente utilizzabile, l'energia di potenziale chimico necessaria al compimento di ognuna delle reazioni endergoniche che sono parte di ogni singola sequenza metabolica e che concorrono alla costruzione e al mantenimento delle strutture cellulari. Va aggiunto che, implicitamente, il metabolismo respiratorio richiede la disponibilità di substrati respiratori da demolire generalmente per via ossidativa – ciò che implica la continua disponibilità di ossigeno – nonché di opportuni sistemi di trasportatori di energia in forma prontamente utilizzabile sia per il lavoro metabolico che per il mantenimento, contro entropia, delle strutture molecolari e morfologiche (cfr. capitolo secondo). Ma anche più in generale di questo, e a monte di questo, esiste un altro fatto che spiega l'ininterrotto bisogno di energia da parte di ogni cellula vivente. In piccolissimo volume, ogni microscopica cellula si caratterizza per un altissimo grado di organizzazione, o di entropia negativa, non solo a livello delle complicatissime strutture macromolecolari che la compongono, ma a livello anche delle complicatissime strutture morfologiche che traggono origine dall'ordine rigoroso col quale, per assicurare le loro funzioni, queste molecole devono essere disposte. In ogni suo particolare la cellula rappresenta un sistema termodinamicamente assurdo, estremamente fragile, estremamente instabile e, da un punto di vista termodinamico, estremamente improbabile, il cui semplice mantenimento in condizione stazionaria abbisogna della disponibilità continua di una fonte di energia libera rappresentata da edifici molecolari più o meno complessi la cui demolizione – generalmente,

Mi voglio qui permettere una piccola digressione. Si tratta, in realtà, di un'osservazione che ritengo interessante perché – qui suggerita dai fatti sopra esposti – potrebbe essere ripetuta per innumerevoli altri e conserva la sua validità per ogni tipo di viventi. A partire dalla forma primitiva con la quale l'evoluzione ha preso le mosse sino a quella che, dell'evoluzione, rappresenta l'ultimo traguardo, tra i mille prodigi e i mille misteri della vita abitualmente liquidati come fatti naturali e pertanto ovvii, mi torna il destro di dare rilievo a uno che, se anche non più di moltissimi altri, è generica condizione di vita. Per sussistere – lo sanno anche i non-biologi – la vita deve avere la possibilità, e la relativa capacità, di continua introduzione, dal mondo esterno, di energia e di materia di cui fare uso per la sintesi dei composti che della vita sono il substrato. Il feto (alludo proprio a quello umano e dunque a un episodio che interessa, dell'evoluzione, il coronamento) non ha bisogno che glielo spieghino e, appena espulso dal grembo materno, da immediato avvio all'alterno processo di inspirazione e di espirazione, che dovrà poi continuare ininterrottamente sino alla morte. Subito inoltre si attacca al seno della madre e da così non meno immediato avvio al rifornimento di materiale nutritivo. Ebbene, in maniera incomparabilmente più meravigliosa la primissima forma di vita, se era viva e se ha vissuto, queste cose già «le sapeva» o, più realisticamente, le seppe fare e, se si è mantenuta, vuoi dire che nel momento stesso in cui si è trovata ad esistere, ha subito cominciato a far quel che doveva: ha introdotto dall'esterno energia e materia bruta, ha immediatamente cominciato a respirare e ha dato immediato avvio ai processi – che d'allora, e per l'infinito succedersi di viventi, non son più cessati – di metabolismo materiale e di metabolismo energetico che, della vita, condizionano la sussi-

stenza, la crescita, la riproduzione e il corso stesso dell'evoluzione. Implicitamente questo significa anche che la prima (e anche se primordiale) forma vivente si è trovata pienamente capace di far tutto ciò. In particolare, questo vuoi dire che la prima forma di vita già si è trovata a disporre dei meccanismi che le garantirono la capacità di suscitare e di condurre un estremamente complicato chimismo di cui è condizione lo sfruttamento di materia e di energia, l'una e l'altra tratte dal mondo esterno. Ma il problema assolutamente fondamentale, quello capace, se non risolto, d'impedire la realizzazione dell'idea stessa di vita, riguarda la scelta del tipo di energia, la sua fonte e il modo di utilizzarla. Se dunque visse, la primordiale forma di vita questo problema dovette trovarlo risolto nel momento stesso in cui nacque.

La Terra era già da gran tempo satellite del Sole. Dal Sole già pioveva sulla Terra una enorme quantità di energia elettromagnetica. Le leggi della fisica già da gran tempo erano in piena funzione. E, in perfetta sintonia con questo tanto pregresso stato di cose, accadde che, insisto a ripetere: nel momento stesso in cui nacque, la prima manifestazione di vita già si trovò ad essere in possesso sia di una sostanza (in realtà di un complesso insieme di sostanze) capace di assorbire, tra ca. 4000 e poco meno di 7000 Å e quindi come luce, l'energia che le veniva dal cielo; sia di un mirabile sistema di trasportatori di elettroni che - attraverso un processo troppo ricco di brillanti applicazioni delle leggi fisiche della materia per poter essere qui ridotto a un sintetico schema - ottiene (oltre alla liberazione di ossigeno molecolare per scomposizione di acqua) la trasformazione (o la transduzione) dell'energia luminosa in energia di potenziale chimico (sotto forma di ATP) nonché la produzione di un donatore di elettroni (sotto forma di NADPH): composti che, attraverso un chimismo «oscuro» (voglio dire ormai senza più intervento diretto della luce), e partendo dalla presupposta disponibilità di ribuloso-5-fosfato, utilizzano la CO<sub>2</sub> e l'H<sub>2</sub>O per ottenere la produzione di 3-fosfogliceraldeide e quindi (come prodotto finale di una breve serie di reazioni) di glucosio.

Credo che l'importanza del rilievo non abbia confini: l'avvio della vita ha segnato l'immediata e non più interrotta produzione di glucosio e di ossigeno molecolare: le due sostanze-base per il chimismo materiale ed energetico di ogni forma di vita, vegetale o animale che sia.

Redigendo il capitoletto che chiude la seconda puntata di testo, io mi ero ingegnato di comporre un commento sul significato della fotosintesi come essenziale congegno dal quale dipende il funzionamento della vita: della vita, dico, come la conosciamo e come esiste sul nostro pianeta. E qui lo riprendo per completarlo tenendo in mente il problema dell'origine della vita.

«Raffinando», come materia prima, la luce solare, l'apparato fotosintetico è il macchinario che produce e fornisce l'energia di potenziale chimico che rende possibile la vita, la quale, impossibile al caldo prebiotico, sarebbe altrimenti impossibile anche al freddo dell'era attuale. Ciò consente che, messa al riparo dall'automatico svolgersi delle reazioni chimiche verso l'equilibrio, la vita possa fondare l'intero suo chimismo sulle medesime, ma non più «automatiche», reazioni. E, mentre da sufficiente stabilità ai grandi e complessi edifici molecolari quali le proteine e l'acido desossiribonucleico, ciò da senso all'esistenza dell'apparato genico e ne realizza la possibilità di dirigere, dominandola, l'intera fenomenologia della vita. Si può dunque dire che la fotoproduzione di energia di legame chimico prepara, o rende possibile, la vita e ne è, in certo modo, la necessaria premessa. Tuttavia, dal momento che, consegnato che abbia il suo prodotto, il processo fotosintetico non vi ha più parte diretta, esso rimane estraneo allo svolgersi della vita cui non partecipa direttamente più di quanto faccia l'energia fisica della luce solare. Esemplarmente, la disgiunzione tra fotoproduzione di energia di potenziale chimico (o trasferimento di energia dal mondo fisico al mondo biologico) e realizzazione, resa in tal modo possibile, della vita, è normale e addirittura ostentata caratteristica della vita eterotrofa. Resta che volare senz'ali è bensì possibile; occorre però disporre di un velivolo dal quale farsi trasportare. Resta altresì che, negli autotrofi, la formazione dell'apparato clorofilliano è determinata, ed è controllata, dall'apparato genico ed è resa possibile dall'intervento di tutta una serie di proteine dotate di attività catalitiche quali sono gli enzimi; e che la sintesi e il funzionamento dell'apparato genico nonché la sintesi dell'apparato proteico hanno, come indispensabile presupposto, la disponibilità di energia di potenziale chimico di cui è produttore e fornitore, mediante il processo fotosintetico che vi ha sede, l'apparato clorofilliano. Il cerchio - un cerchio davvero prodigioso - così si chiude. E davvero prodigiosa è la determinante logica delle due co-

se e, delle due cose, la contemporanea realtà; voglio dire l'assoluta necessità di una appropriata forma di energia perché la vita possa essere e possa continuare, e la condizionante parallela esistenza di un apparato e di un processo capaci di soddisfare le esigenze della vita che riforniscono di energia trasformando in forma adatta l'energia che, in forma non utilizzabile dalla vita, proviene dal Sole. In fondo, quello fotosintetico non è che un processo fisico di trasformazione di energia mediante eccitazione elettronica; e il prodigio, in fondo, non sta qui. Sta piuttosto nella correlata capacità di utilizzazione di questa energia da parte di un già perfettissimo macchinario biochimico (voglio dire l'assolutamente improbabile, astronomico numero e l'enorme varietà delle indispensabili, specifiche e complesse strutture macromolecolari il cui – abiologicamente assurdo – insieme è la cellula e, necessariamente, già la prima cellula) il cui funzionamento è condizione per l'esistenza, il mantenimento individuale, la riproduzione e l'evoluzione della vita.

La vita, tutta la vita sulla Terra è dunque legata alla «simbiosi» stabilita tra l'infuocata nostra stella solare e l'apparato clorofilliano; simbiosi, peraltro a senso unico, di cui punto chiave è l'eccitazione elettronica delle molecole clorofilliane. Si potrebbe dire che, irraggiandole, il Sole accende la vita e ne garantisce la continuità cosicché se dovesse spegnersi il Sole subito si spegnerebbe anche la vita. Un mistero, peraltro, rimane. Come si è instaurata questa simbiosi? Sicuramente le radiazioni solari condizionano la vita; ma, sin dal primo avviarsi della vita, per ottenere questi risultati le radiazioni solari hanno dovuto trovare la clorofilla strutturata già – assieme a un complesso di pigmenti accessori, di proteine enzimatiche, di proteine strutturali, di lipidi, di coenzimi e di acidi nucleici (necessari ad assicurare l'utilizzazione dell'energia di eccitazione donata dai quanti di luce assorbita) – nelle lamelle fotosintetiche bistratificate, dotate di una precisa organizzazione e presenti già nei procarioti autotrofi e, già in questi, perfettamente funzionanti.

Riprendo un discorso in precedenza avviato e che qui concludo per potergli collegare una successiva considerazione. Ho più volte ricordato (anche nelle puntate del testo) che il metabolismo cellulare comprende un enorme numero di reazioni chimiche il cui controllo – essenziale per la vita – è dalla vita ottenuto con la rinuncia ad ogni reazione «automatica». Sono dunque due, e sono di natura del tutto diversa, i problemi che andavano risolti per consentire la nascita della vita. Ed è solo la soluzione del primo che ha dato senso all'impostazione del secondo problema. Direttamente, infatti, il primo problema riguarda non la vita ma l'ambiente. Non si è trattato di adattare le caratteristiche della vita all'ambiente ma le caratteristiche dell'ambiente alla vita che, di conseguenza, ha potuto comparire solo quando l'evoluzione del cosmo, e in particolare della Terra, ha determinato (ma ciò ha richiesto il lento scorrere di circa un miliardo e mezzo di anni e secoli di ininterrotta pioggia) che la temperatura del suolo e della biosfera si abbassasse sino a valori assai vicini allo zero così da ridurre sino a pressoché *azzerare* la velocità delle reazioni che interessano il metabolismo; per tal modo determinando che si comportino come «non-automatiche» reazioni che nelle precedenti condizioni termiche dell'ambiente si comportavano invece come «automatiche».

Ciò ha posto, per la vita, l'obbligo di risolvere (questo sì per via biologica) il secondo problema. Diventate non più «automatiche» tutte le reazioni che alle temperature attuali sono impedita da un'alta energia di attivazione, il funzionamento del chimismo metabolico sarebbe divenuto impossibile senza un metabolismo energetico accompagnato da opportuni attivatori o catalizzatori che, per non ricadere nelle condizioni di impossibile controllo, devono possedere una serie di importanti e non rinunciabili requisiti.

Il primo requisito è che la loro attività catalitica non possa esercitarsi genericamente su qualsiasi reazione ma sia strettamente specifica tanto relativamente al tipo di reazione quanto al substrato che ne è interessato. Ebbene: già con il primo apparire della vita il problema doveva necessariamente essere, e necessariamente era, risolto. Il metabolismo che sostiene la vita comporta il continuo, rapidissimo realizzarsi di un numero immenso di reazioni chimiche; e ciò è reso possibile (ed era un altro gravissimo problema) da un parimenti immenso numero di tipi diversi di biocatalizzatori – gli enzimi – che, dal punto di vista funzionale, si caratterizzano per la doppia specificità e di reazione e di substrato.

Ogni problema risolto ne comporta un altro. La doppia specificità degli enzimi sembra proporre un rompicapo chimico e comportare un'insopportabile complicazione al funzionamento del laboratorio dal quale deve uscire un così enorme numero (decine di migliaia) di tipi diversi di enzimi. La soluzione, già funzionante al principio della vita, è, per dir così, molto semplice. Tutti gli enzimi sono proteine (più precisamente: sono proteine dotate di attività catalitica. Lo dico perché non tutte le proteine sono enzimi) e tutte le proteine sono costituite da sequenze lineari di sempre i medesimi venti diversi tipi di radicali amminoacidici. Mettendo in fila un numero complessivo diverso (da 100 a 10.000 circa) con diverso ordine sequenziale e diversa frequenza relativa, radicali amminoacidici di specie diversa, ogni cellula è in grado di produrre, senza particolari complicazioni e sempre col medesimo sistema, tutti gli enzimi di cui abbisogna.

Immane, nasce da qui un altro problema. La contemporanea presenza, nella cellula, di tutte le specie di enzimi di cui il metabolismo ha, o può avere, bisogno, annullerebbe la possibilità di controllo e renderebbe inevitabile il caos. Di problema in problema, la soluzione si fa sempre più difficile. A quest'ultimo (ma non certo finale) problema la soluzione può essere raggiunta solo ottenendo che in ogni momento siano presenti, e siano funzionanti, esclusivamente gli enzimi che in quel preciso momento e in quella precisa situazione metabolica sono indispensabili. Se si riflette che il metabolismo richiede un vorticoso turbine di reazioni e di catene di reazioni chimiche di momento in momento diverse, si direbbe nulla la possibilità di realizzare l'appena accennata soluzione. Eppure è proprio quello che avviene (e che deve necessariamente essere – sia pur rozzamente – avvenuto già nella prima cellula vivente).

La composizione dell'immensa popolazione di enzimi che fanno andare la macchina metabolica cambia incessantemente e per tal modo incessantemente garantisce il regolare svolgimento del metabolismo materiale e del metabolismo energetico. Del metabolismo cellulare, del resto, fa parte – ed è parte essenziale – anche la stessa incessante costruzione di proteine enzimatiche cui fa riscontro il rapido decadimento di quelle che, se persistessero, sarebbero causa di grave disturbo. Ma tutto questo è ancora niente.

Il problema centrale è molto più complesso ed ha aspetti ed esigenze diverse. Di questi aspetti, uno è il regolare, continuo svolgimento del metabolismo e la continua necessità del suo controllo. L'ottenimento di questo risultato comporta sia la necessità della continua scomparsa degli enzimi che nel succedersi continuo (ma anche nel continuo riapparire) di tipi diversi di reazioni chimiche possono impedire anche solo momentaneamente l'indispensabile controllo (e a questo automaticamente provvedono la grandiosità della molecola enzimatica e la complessità della sua struttura tridimensionale: caratteri che concorrono a determinare la tanto breve vita individuale delle molecole enzimatiche, il loro rapido decadimento e, almeno dal punto di vista funzionale, la loro scomparsa); sia la continua produzione di nuovi enzimi (fra i quali un rifacimento tempestivo di quelli appena scomparsi ma di nuovo necessari) così che la popolazione enzimatica, come quantità e come qualità, sia in ogni momento quella necessaria.

È stato solo un breve elenco: probabilmente anche troppo diluito, certamente anche troppo grossolano. Non era mio intento, in ogni modo, la spiegazione dei meccanismi. Mi bastava ricordare che l'esistenza – e la nascita – della vita sono, e già dall'inizio sono state, condizionate dal superamento di tutta una lunga serie di problemi di assai vario tipo. Ne ho sin qui citato solo alcuni tra i principali ed è ora il turno di quello massimo.

Quello massimo, in realtà, è un grappolo di problemi. Ma quel che sconcerta, e lascia interdetti, non sono i meccanismi che, dopo tutto, sono quelli soliti che fanno andare il metabolismo: reazioni chimiche abbastanza semplici attivate dai soliti, peraltro specifici, enzimi e facilitate da un opportuno apporto di potenziale chimico. Meccanismi, in ogni modo, il cui approfondimento conoscitivo da parte degli studiosi è stato spesso, e più che altro, una questione di tecniche di laboratorio. Ciò che davvero sbalordisce e non può non lasciar pensosi, è anche, ma non principalmente, il perfetto funzionamento degli interventi di tutti i componenti del complesso macchinario. Quello che, a mio parere rimane non spiegabile dalla scienza non è tanto l'aspetto materiale dell'esistenza – o dell'intervento – di tanti e tanto ben funzionanti ingranaggi, quanto l'identificazione, la scelta e l'attuazione dei principi che – del tutto estranei alle leggi della fisica e della chimica, che peraltro vengono regolarmente osservate e regolarmente utilizzate – sono la base e, insieme, l'ininterrotta guida del tutto.

Si pone, a questo punto, un gruppetto di questioni che, assieme a numerose altre, concorrono a suggerire, chiarendone la complessità, il problema centrale.

Come viene ottenuta, in ogni momento, la produzione delle proteine, enzimatiche o non, in quel preciso momento necessarie? La questione riguarda i meccanismi che eseguono l'ordine di immediata produzione di questi, di quest'altri e ancora di quest'altri tipi di proteine e, allo stesso momento, l'ordine di continuare la produzione di altri, magari modificandone la quantità, e d'interrompere quella di altri tipi ancora. La stessa questione riguarda inoltre i meccanismi che assicurano sia la continuata trasmissione sia la continuata ricezione degli ordini. Credo che ai problemi impliciti in queste questioni tutti sappiamo dare una pronta risposta. Ma il punto non riguarda la, sia pur particolareggiata e sia pur fedele, descrizione di quel che avviene; che, se di questo si trattasse, qui non occorrerebbe parlarne. Il punto riguarda piuttosto la razionalità, la logica e la mirabile attuazione dei meccanismi (questi assieme a molti altri) che sin dalla sua prima manifestazione condizionano la vita. Il punto centrale della questione sopra impostata è il seguente: come viene immediatamente percepita una certa necessità, come viene immediatamente identificato il fabbisogno, immediatamente deciso il provvedimento e immediatamente messo in moto un certo meccanismo, rallentato o intensificato un altro e un altro ancora arrestato. Va aggiunto che il fabbisogno non riguarda (di solito) un singolo enzima né una sua singola molecola, ma sempre (o quasi) un insieme di enzimi e, di ciascuno, la quantità di molecole; e riguarda, oltre alle enzimatiche, anche altri tipi di proteine.

## Appendice settima

ANCORA SULLA PRIMA CAPACITÀ DELLA VITA: QUELLA DI SUSSISTERE INDIVIDUALMENTE. – Ho dedicato l'ultima parte della precedente puntata all'esposizione di una serie di fatti; e a un'esposizione di un'altra serie di fatti mi accingo a dedicare anche le pagine di questa puntata. Ho peraltro una ricorrente preoccupazione, conseguenza della quale è l'altrettanto ricorrente precisazione che anche qui segue e della quale mi scuso. Non vorrei si pensasse che con queste esposizioni io abbia inteso e ancora intenda fare della didattica. A smentire questa interpretazione credo basterebbero, da una parte, la superficialità, l'incompletezza e lo stesso confidenziale e sommario gergo usato nei miei richiami; e, dall'altra, il fatto stesso che la materia del mio scritto appartiene alla biologia generale, che biologi ne sono gli eventuali lettori e che non esiste biologo né, credo, studente di biologia che per seguirmi nel mio discorso abbia bisogno dei miei insegnamenti.

I miei intendimenti erano, e sono, 1° – quello di richiamare l'attenzione e, se possibile, la riflessione del lettore sulla logica e sulla razionalità dei problemi che sono propri della vita e dei quali ho scelto solo qualche esempio fra quelli più immediatamente identificabili; 2° – quello di richiamare l'attenzione e la riflessione del lettore sulla logica, la razionalità, la bellezza e, perché no?, la sapienza con cui a problemi (e a folle di concomitanti problemi) per la mente umana irresolubili è data, in ogni forma vivente, la più piena e più mirabile soluzione.

Fatta (o nuovamente rifatta) questa precisazione, mi ricollego al tema della precedente puntata e riprendo il discorso direttamente al punto in cui l'ho bruscamente interrotto.

A parte la complicata (e peraltro essenziale) architettura tridimensionale, la struttura chimica delle proteine è molto semplice, e abbastanza semplice di conseguenza è anche il sistema di costruirle. Basta mettere in fila, e dunque fianco a fianco, delle molecole di amminoacidi e legarle, ciascuna con quella adiacente, mediante un legame peptidico che va dal gruppo carbossilico dell'una al gruppo amminico dell'altra: il risultato è un polipeptide che può essere una proteina enzimatica. Faccio questa precisazione per ricordare che, di proteine, ogni cellula vivente (e già quella che per prima ha inaugurato la vita) ne possiede di più categorie e (specialmente per quel che riguarda le proteine enzimatiche) di una enorme varietà di tipi tra loro diversi non solo a riguardo della specificità ma anche della funzione. In che modo, con i medesimi amminoacidi, venga realizzata l'immensa varietà di proteine l'ho ricordato nella precedente puntata. Il problema, peraltro di facile soluzione, è come ottenere, affiancando in vario numero e in varia posizione i medesimi (ma fra loro diversi) componenti, il risultato specifico. Rifare il gioco con un modello artigianale sarebbe una cosa da niente. Basterebbe stendere sul banco di lavoro una striscia nastriforme sulla quale, con numeri diversi o con diverse sigle, sia indicata, una a fianco dell'altra, la posizione lineare dei tipi diversi di componenti (rappresentati per esempio da pedine del gioco della dama opportunamente siglate) e, cominciando da un'estremità del nastro e seguendone le istruzioni, disporvi sopra, una dopo l'altra, le pedine corrispondenti. Se poi si era predisposto un qualche sistema di agganciamento, in pochi minuti il modello di proteina è fatto.

Lo schema, realizzato in grande e manovrato a mano, è molto semplice e, almeno come principio, molto semplice può essere considerata anche la sua realizzazione nelle cellule viventi. Nel vero, in realtà, si tratta di un meccanismo molto complesso i cui diversi congegni danno garanzia di un perfetto risultato solo se, ingranati l'uno nell'altro, funzionano tutti con la massima precisione così da costituire una delle maggiori meraviglie dei sistemi viventi. Tutti i componenti di questo meccanismo erano tuttavia riconoscibili e difatti, grazie all'affinamento delle tecniche e della strumentazione, e grazie soprattutto alla genialità dei tanti ricercatori che ne hanno affrontato lo studio, sono oggi in gran parte conosciuti. Il risultato è frutto della collaborazione, ognuno con compiti diversi, di un trio di tipi diversi di acido ribonucleico. Chi legge, queste cose le sa ed entrare nei particolari non occorre. Molto semplicemente, e ancor più grossolanamente, basterà dire che uno dei tre tipi di RNA funziona da banco di lavoro, uno funziona da stampo e il terzo da operaio che mette successivamente al posto giusto, una dopo l'altra, le molecole di amminoacidi. Qualche precisazione è però indispensabile.

Il primo RNA, quello che funziona da banco di lavoro, partecipa col 50% alla costituzione dei ribosomi (l'altro 50% è fornito da proteine di una ventina di tipi) ed è chiamato, ap-

punto, RNA ribosomiale. Il secondo RNA è quello che funziona da stampo ed è dunque latore delle informazioni relative all'identità, alla sequenza e alla quantità di amminoacidi che vanno legati in serie lineare per ottenere la proteina desiderata, enzimatica o d'altro tipo che sia. Il suo nome, RNA messaggero, intende alludere alla sua funzione. Il terzo tipo di RNA, chiamato RNA di trasporto, è l'operaio che, in piena obbedienza alle informazioni scritte sullo stampo, porta al punto giusto il giusto amminoacido col quale dare inizio, oppure via via allungare, la catena proteica in corso di costruzione sino a completarla.

Per dar giusto rilievo alla complessità, alla logica e alla indispensabile precisione con cui funziona la fabbrica delle proteine, a un qualche commento credo di non poter rinunciare.

Il semplice mantenimento della vita richiede una continua produzione di proteine: basta pensare, come esempio all'enorme varietà e quantità di enzimi che catalizzano il metabolismo. Ciò presuppone che nel citoplasma sia sempre presente, e sia continuamente rifornita, una riserva di amminoacidi con i quali far fronte alla richiesta della fabbrica di proteine. Non si dimentichi che sono 20 (o poco più) i diversi tipi di amminoacidi che, nella produzione di polipeptidi, servono da materia prima; e nemmeno si dimentichi che la stessa sintesi di amminoacidi, a seconda del loro tipo e della loro complessità, richiede l'intervento di più o meno numerosi enzimi. Gli enzimi sono proteine e già avviando la precedente puntata avevo osservato che le proteine sono indispensabili (ma l'esempio non esaurisce il fatto) per la produzione di proteine. La prima, e peraltro essenziale condizione perché la macchina funzioni, è dunque che la cellula posseda un laboratorio capace di intensa e ininterrotta produzione di amminoacidi di tipi diversi. Ricordo che proteine - e quindi enzimi - sono necessarie anche per la costruzione di ribosomi che, come ho appena rammentato, sono fatti da RNA<sub>r</sub> e da materiale proteico.

Le istruzioni relative alla scelta degli amminoacidi, al loro allineamento sequenziale e alla loro quantità sono portate dall'RNA<sub>m</sub>. Ciò significa che lo stampo, voglio dire ogni molecola di RNA<sub>m</sub>, trova impiego strettamente specifico per la produzione di un unico tipo di proteine. Ne viene che enorme essendo la varietà e la quantità di proteine enzimatiche e non enzimatiche in ogni momento necessarie alla vita delle cellule, una seconda condizione perché tutto funzioni è che parimenti enorme, in ogni corrispondente momento, debba essere la varietà e la quantità di molecole-stampo di RNA<sub>r</sub>. Implicitamente, l'esigenza del controllo impone che in ogni momento siano presenti nelle cellule solo - e solo nella giusta quantità - gli stampi che occorrono per la sintesi delle proteine nello stesso momento necessarie. A ottenere questo risultato provvede il fatto che la vita delle molecole di RNA<sub>m</sub>, al pari di quella delle molecole enzimatiche, non va al di là di qualche minuto. Ma tutto questo impone, e spiega, un'altra delle meraviglie proprie della vita: che la vita di ogni cellula è sostenuta - ed è, fra tanto altro, condizionata - da una ininterrotta, rapidissima sintesi di molecole di RNA<sub>m</sub> così da ottenere che la loro popolazione, per quantità e composizione, sia di continuo quella occorrente per la continua sintesi delle proteine - prevalentemente enzimatiche - necessarie, in ogni diverso momento, al mantenimento e al funzionamento della vita.

Non meno raffinato, e non meno mirato a garantire una sua esatta partecipazione al lavoro di sintesi proteica, è l'intervento del terzo tipo di RNA, quello operaio o di trasporto (o, e forse anche meglio, adattatore). Sono due le condizioni dalle quali dipende il buon esito del suo lavoro. La prima è che, pescando nella riserva citoplasmica di amminoacidi, l'RNA<sub>t</sub> sappia individuare con sicurezza l'amminoacido occorrente e, legatolo a sé, sappia farne il trasporto; e la seconda è che con pari sicurezza sappia riconoscere, nella molecola nastriforme del messaggero, il posto giusto dove, al giusto momento, va depositato (o adattato) l'amminoacido prima catturato.

Sono cose note a tutti che abbiano anche una semplice infarinatura di conoscenze biologiche e, in ogni modo, chi volesse rinfrescarsi la memoria i libri non mancano. A me, qui, non interessa descrivere passo passo come si avvii e come si conduca a termine l'impresa - peraltro nel suo insieme e in ogni suo momento fantastica - di costruire una ben precisa proteina. A me basta richiamare alla riflessione, da una parte, come l'impegno non possa non apparire assurdo, tali e tante ne sono le difficoltà; e, d'altra parte, con quanta raffinata logica e mirabile semplicità a ogni problema venga data - in ogni microscopica cellula e durante tutta la sua vita - rigorosa soluzione.

La soluzione al primo problema (come fa l'RNA<sub>t</sub> a riconoscere l'amminoacido giusto e in che modo se lo prende in consegna?) non potrebbe essere più radicale. Tra RNA<sub>t</sub> e amminoacidi

esiste una specificità rigorosamente reciproca. Gli amminoacidi sono di 20 diversi tipi e di (almeno) 20 corrispondenti tipi sono anche gli RNA<sub>t</sub>, così da assicurare che ogni tipo di RNA<sub>t</sub> non possa associarsi che con un certo tipo di amminoacido e reciprocamente. Una garanzia a questo risultato è inoltre assicurata dalle modalità con le quali RNA<sub>t</sub> e amminoacido si legano assieme. Ricordo che tutte le molecole di RNA<sub>t</sub> di qualsiasi tipo sono variamente ripiegate su sé stesse (variamente nelle diverse interpretazioni dei diversi studiosi) ma, in ogni modo, da una estremità della figura che ne risulta sporge sempre una codetta terminale costituita sempre da una medesima sequenza trinucleotidica immutabilmente costituita da due nucleotidi a citosina e da uno (il terminale) ad adenina (-CCA). L'operazione di legame tra RNA<sub>t</sub> e amminoacido si avvia con un processo di fosforilazione (da ATP) dell'amminoacido che ne risulta in tal modo arricchito di energia e così attivato. La reazione è catalizzata da un enzima (una amminoacilsintetasi) strettamente specifica per ogni singolo tipo di amminoacido e il prodotto che ne risulta (un aciladenilato ora attivo) si unisce con la molecola di RNA<sub>t</sub> mediante un legame estereo con un ossidrilico dell'adenina con cui termina l'estremità sporgente dell'RNA<sub>t</sub>. Anche questa reazione è catalizzata dal medesimo enzima attivante specifico e, a questo punto, il trasportatore è pronto a portare sullo stampo il suo carico.

Il secondo problema: come fa l'RNA<sub>t</sub> a riconoscere il posto giusto dove depositare il carico e, implicitamente, come fa l'RNA<sub>t</sub> a riconoscere, e ad accettare come giusto, l'amminoacido col quale iniziare la costruzione della catena polipeptidica e col quale via via affiancare il nuovo all'amminoacido precedente?

Do una risposta, il più possibile sommaria, all'interrogativo non perché il lettore ne abbia bisogno ma solo per dare ulteriore risalto sia alla complessità dei tantissimi problemi dalla cui soluzione dipende la vita di una cellula, sia alla straordinaria, puntuale sicurezza con la quale ogni difficoltà vien superata.

Il problema è felicemente risolto mediante ricorso alla complementarità delle basi azotate (2 basi puriniche: adenina oppure guanina; e due basi pirimidiniche: citosina e - nell'RNA - uracile partecipano, assieme ad altri due componenti, alla costituzione di ogni singolo nucleotide). La complementarità intercorre tra una base purinica e una base pirimidinica, e il ponte di idrogeno che consente l'appaiamento di due nucleotidi si stabilisce solo fra guanina e citosina oppure fra adenina e uracile. Sia l'RNA<sub>m</sub> che l'RNA<sub>t</sub> sono costituiti da una fila di nucleotidi. Gli amminoacidi sono di 20 tipi e i nucleotidi solo di quattro. La sigla che permette al trasportatore di riconoscere sul messaggero il posto giusto dove portare il proprio amminoacido, e al messaggero di riconoscerlo come giusto, deve comprendere di conseguenza almeno tre basi e quindi tre nucleotidi. Così è di fatto. Il codice è costituito da una tripletta di basi e la molecola di RNA<sub>m</sub> va pensata come una fila di triplette. Si ricava da ciò l'idea che la lunghezza della molecola di RNA<sub>m</sub> sia sempre correlata alla quantità di amminoacidi che costituiranno la proteina: se 100 sono gli amminoacidi, almeno 300 devono essere i nucleotidi, se 100.000 gli amminoacidi, almeno 300.000 i nucleotidi. La possibilità di assumere la giusta struttura spaziale e di dare la sua giusta esposizione al suo sito attivo è garantita a ogni proteina enzimatica dalla precisa e specifica seriazione, nel messaggero, dei diversi tipi di nucleotidi e quindi di tipi di triplette o, per dirla in gergo, di codoni. E infatti la specifica seriazione dei nucleotidi nella molecola di RNA<sub>m</sub> che si traduce, nella proteina, nella specifica seriazione di amminoacidi.

Né l'uno né l'altro di questi rapporti con la struttura delle molecole proteiche riguardano invece l'RNA<sub>t</sub> la cui duplice specificità è dapprima strettamente legata al riconoscimento della strettamente specifica amminoacilsintetasi capace di propiziare l'unione con un unico e ben preciso tipo di amminoacido, nei confronti del quale il medesimo enzima è parimenti specifico; e successivamente – sotto forma di complesso amminoacil-RNA<sub>t</sub> – al riconoscimento della corrispondente tripletta del messaggero.

Vale la pena di rilevare che, al confronto degli altri due tipi di RNA, la catena molecolare di RNA<sub>t</sub> è tanto corta da aver suggerito per questo RNA l'uso, meno frequente, del termine di RNA solubile. Lo dico perché si tratta di una caratteristica resa del tutto logica dal tipo di funzione ch'esso esercita e che contribuisce, inoltre, ad assicurargli una vita, rispetto a quella del messaggero, molto più lunga. Quanto al recapito dell'amminoacido al posto giusto del messaggero, e al meccanismo che porta alla sintesi della proteina codificata dal messaggero, troppe sarebbero le cose da dire, troppi i particolari e troppo lunga ne sarebbe una trattazione che peraltro sarebbe del tutto estranea ai miei intenti. Per sottolineare la finezza e la precisione dell'intero

processo ritengo sufficienti pochi richiami, accompagnati quando occorre da un breve commento.

Anche l' $\text{RNA}_t$ , al pari del messaggero, è costituito da una fila di nucleotidi; ma, a differenza del messaggero (e in questo al pari del ribosomiale che è peraltro del tutto aspecifico), solo in un unico punto la seriazione dei nucleotidi forma una tripletta valida come sigla complementare rispetto a quella con la quale unirsi, così da funzionare come specifico anticodone rispetto a uno specifico codone del messaggero. Se, per comodità schematica, immaginiamo che la configurazione dell' $\text{RNA}_t$  sia quella che risulta dal suo ripiegamento su sé stesso così da quasi appaiare le sue due estremità (il trinucleotide -CCA ne deve in ogni caso sporgere), l'anticodone è situato a circa metà del filamento, in corrispondenza al punto dov'esso si ripiega. Ne viene che, nel complesso amminoacil- $\text{RNA}_t$ , anticodone e amminoacido (o, più precisamente, amminoaciladenilato) sono situati in posizione opposta e risultano il più possibile l'uno dall'altro lontani. Il particolare ha un preciso significato funzionale. Durante la costruzione della proteina, soltanto gli anticodoni dei successivi trasportatori prendono contatto diretto, in corrispondenza ai codoni ai quali si legano, con la molecola del messaggero; mentre gli amminoacidi ne rimangono sempre staccati e relativamente lontani. La logica spiegazione è la seguente. L'importanza sia del messaggero che del trasportatore - quali garanti della specificità del prodotto - è assoluta; ma nella formazione del polipeptide essi non hanno alcuna partecipazione diretta. Voglio dire ch'essi non hanno alcuna interazione diretta nella produzione dei legami peptidici che realizzano la catena proteica.

Quanto alle modalità con le quali si svolge il processo cui assieme collaborano i tre tipi di RNA, un sobrio richiamo ai punti che appaiono più ricchi di significato sarà più che sufficiente.

Ricordo che in determinate posizioni della lunga molecola del messaggero (solo schematicamente: all'estremità N-terminale dove comincia sempre la formazione della catena polipeptidica e a quella C-terminale dove la catena avrà fine) esistono delle triplette di basi alle quali non corrisponde alcun amminoacido. Non si tratta di codoni; sono peraltro importanti segnali che indicano il punto di partenza e il punto terminale della costruzione della catena polipeptidica.

Il processo si avvia con l'associazione del messaggero, in corrispondenza del suo primo codone, con un preciso sito dell'unità 70 S di un ribosoma. Indulgo a questi particolari solo per sottolineare come la garanzia del risultato sia legata, in ogni punto dell'intero processo, al realizzarsi di preordinate condizioni e al funzionamento di previsti e ben precisi stimoli.

Così associati, sito ribosomico e codone del messaggero si sono resi capaci di attivare una 'attrazione' nei confronti di un anticodone specifico. A esercitare questa forza cooperano insieme sito ribosomico e codone; ma la specificità del richiamo va attribuita esclusivamente al codone. Un anticodone complementare - ovviamente con l'intero  $\text{RNA}_t$ -amminoaciladenilato della cui filamentosa molecola è solo una minima parte - allora arriva e, mediante labili ponti di idrogeno, si lega al codone (siamo sempre al primo) dal quale è partito il richiamo. Ho già precisato che l'aciladenilato (insomma: l'amminoacido destinato a diventare il primo anello della futura catena polipeptidica) né direttamente si lega e neppure prende diretto contatto col messaggero dal quale anzi rimane lontano, all'opposta estremità del suo trasportatore (osservazione che rimane valida per tutti gli amminoacidi che lo seguiranno). Utilizzando l'energia che si libera dall'idrolisi di GTP (la cui presenza appare necessaria durante l'intero processo) comincia allora un movimento relativo del ribosoma e del filamento di  $\text{RNA}_m$  mediante un meccanismo che qualcuno ha definito "a ingranaggio". Il risultato è che il messaggero scorre sul ribosoma sul cui sito attivo, in tal modo, perviene a posizionare a turno, uno dopo l'altro, tutti i suoi codoni. Dopo che al primo codone si è associato il corrispondente amminoacil- $\text{RNA}_t$ , il movimento del messaggero ottiene di spostare - con tutto il suo carico - il primo codone dal sito ribosomico sul quale, in questo modo, viene ora a trovarsi il secondo codone. Associato al sito ribosomico, e così attivato, il secondo codone si associa allora al secondo (e ad esso complementare) complesso amminoacil-trasportatore. Il processo continua ottenendo che, con regolare successione, su tutti i codoni del messaggero arrivi, col proprio specifico carico, un corrispondente trasportatore che ogni volta, prendendo posizione, si affianca al precedente. Ma, già a partire dal secondo trasportatore, avviene anche che ogni volta che quello di turno si affianca al precedente, lontano dal messaggero e sotto forma di amminoaciladenilato, anche il suo amminoacido si affianchi al precedente. E avviene altresì che, già a partire dal primo complesso  $\text{RNA}_t$ -amminoacido, ogni

volta che uno nuovo si affianchi al precedente, tra il gruppo carbossilico della precedente e il gruppo amminico della nuova molecola di amminoacido si forma un legame peptidico catalizzato da un sistema enzimatico detto di trasporto di cui fanno parte almeno due diversi enzimi, ma del quale poco si sa. Quando ciò avviene, già a partire dal primo complesso e poi regolarmente sino al completamento della proteina, avvengono anche tre altre cose: l' $\text{RNA}_i$  si separa dalla sua molecola di amminoacido che resta invece legata a quella che, recata dal suo trasportatore, l'ha affiancata; il trasportatore, a sua volta liberato dal suo carico, si stacca dal codone che - abbandonato il sito cromosomico e così disattivato - più non lo trattiene e può andarsene in cerca di una nuova specifica molecola amminoacilica da offrire allo stesso o ad altro messaggero; e intanto, dal banco di lavoro spunta, e va progressivamente allungandosi, la parte già "lavorata" del messaggero che, prima ancora d'essere stata tutta tradotta in proteina, può cominciare ad essere una, o anche più d'una volta riutilizzata come stampo.

Oltre alla pazienza del lettore, la lettura di questo mio racconto (peraltro molto riassuntivo, molto lacunoso e, se fosse da inserire in un testo, troppo incompleto) richiederà non meno di una ventina di minuti. Ebbene, nello stesso tempo una terna dei suoi protagonisti (mi riferisco al terzetto di differenti RNA) avrebbe sicuramente condotto a termine la costruzione di almeno 15 - 20 o anche più molecole proteiche. A mio parere, un prodigio nel prodigio. Per rendersene conto bisognerebbe che il discorso fosse ripreso e rimpolpato di altre notizie e di altri particolari che sarebbero certamente troppi ma anche utili a sottolineare come la garanzia del risultato sia legata, in ogni punto dell'intero processo, al realizzarsi di preordinate condizioni, e al funzionamento di previsti e ben precisi stimoli e di non meno precisi regolatori. Rinunzio a farlo e - solo come testimonianza del fatto che ogni particolare ha un preciso significato ed è predisposto e condotto com'è necessario per ottenere che il tutto funzioni e il congegno produca così quel che deve produrre - mi limito a citare ancora solo due esempi.

A ottenere la sintesi di una molecola proteica (questo è il primo esempio) collaborano tre diversi tipi di RNA. Tutti e tre sono polinucleotidi, ma ad ognuno è affidato un compito diverso dagli altri due. Si può dunque prevedere che, sebbene di uguale tipo chimico, per consentire comportamenti diversi la loro struttura debba presentare importanti e decisive differenze. Una prima differenza riguarda la grandezza della loro molecola: grandezza che è massima per il ribosomiale e minima per il trasportatore. Un'altra differenza (relativa, questa, al continuo e immediato adeguamento della produzione, sia in più che in meno, al fabbisogno della cellula) riguarda la loro longevità che è massima per il ribosomiale e minima per il messaggero. Sotto l'aspetto funzionale, peraltro, la differenza più importante (anche se a tutta prima può lasciare un poco interdetti) è relativa alla specificità.

Quel che, almeno in un certo senso, primeggia è il trasportatore che è dotato di una doppia specificità, relativa una all'amminoacido da caricare, e la seconda al codone del messaggero al quale l'amminoacido va recapitato. In entrambi i casi la specificità è strettamente legata a una terna nucleotidica: quella che costituisce la codetta a un capo del filamento e, in posizione opposta, quella che costituisce l'anticodone complementare a uno specifico codone di stampo. Il messaggero, invece, non ha che un tipo di specificità: quella che gli fa decidere se accogliere o meno l'anticodone che gli si presenta. In realtà, anche se di tipo unico, la specificità del messaggero è diversa per ognuno dei 20 diversi tipi di amminoacidi, e l'intera molecola del messaggero è fatta da una fila specifica di codoni, specifici ognuno nei riguardi di un unico e corrispondente tipo di anticodone. Stupisce, o può sulle prime stupire, che di nessuna specificità sia invece dotato il ribosomiale. La collaborazione del ribosoma è decisiva sia per l'ordinata costruzione della proteina sia per lo specifico accoglimento, o specifico non accoglimento, dell'anticodone che si presenta al messaggero. Eppure il ribosoma, e il suo componente  $\text{RNA}_r$ , sono del tutto aspecifici. Lo dimostra il fatto che col medesimo ribosoma - e sul medesimo suo sito - si associano, uno dopo l'altro, tutti i diversi codoni di cui è costituito il messaggero, e tutti trovano la stessa positiva accoglienza.

Il secondo esempio, in realtà, non è che un completamento del primo dal quale lo separo solo per dargli il meritato risalto. Può a tutta prima lasciare interdetti il fatto che il sito attivo (che dunque non comprende l'intero ribosoma, ma solo una sua piccola parte che ha una sua precisa ubicazione in una sua precisa subunità) né abbia alcuna specificità rispetto ai diversi tipi di codoni del messaggero con tutti i quali è disposto ad associarsi, né - pur essendone

l'irrinunciabile attivatore - abbia parte, assieme al codone del messaggero, nella specifica attrazione di un anticodone complementare. Va aggiunto che la aspecifica disponibilità del sito ribosomiale ad associarsi a qualsiasi codone del messaggero è pienamente ricambiata da parte di tutti i codoni del messaggero nei confronti del sito attivo del medesimo ribosoma. Ebbene, per darsi conto di quanto tutto ciò sia logico e addirittura condizioni il perfetto funzionamento dell'intero apparato, basta riflettere alle conseguenze che deriverebbero da una reciproca specificità tra codone del messaggero e sito ribosomiale. Un unico ribosoma aspecifico assicura la rapida attivazione, uno dopo l'altro, di tutti i codoni del messaggero; ma se il sito ribosomiale fosse specifico, di codone in codone del messaggero sarebbe ogni volta necessario l'intervento di un nuovo e corrispondente ribosoma. La "macchina" dovrebbe essere ogni volta smontata e poi rimontata con un tipo adatto di ribosoma, e di ribosomi, nella cellula, ne dovrebbero esistere tanti tipi (20 o più) quanti sono i possibili tipi di codoni. Invece di un unico ribosoma la sintesi di una molecola proteica impegnerebbe una sempre grande quantità di ribosomi il cui affollamento lungo il messaggero sarebbe probabile causa di confusione e, più ancora, di insopportabile rallentamento dell'operazione di sintesi. Un meccanismo del genere, oltre a tutto, richiederebbe nella cellula - che già ne è piena - la presenza di una quantità di ribosomi almeno venti volte maggiore, e se non si dimentica che i messaggeri impegnati contemporaneamente in operazioni di sintesi sono sempre molti, o più realisticamente moltissimi, non si può non ammirare la logica della scelta a favore dell'aspecificità ribosomiale. Tanto più che un'ulteriore complicazione sarebbe conseguenza del fatto che la specificità comporterebbe la capacità di reciproco riconoscimento tra codone del messaggero e ribosoma, e quindi la dotazione in entrambi di un aggiuntivo sistema tipo codone-anticodone, con le complicazioni di natura molecolare che ne deriverebbero.

Due che ne deriverebbero. Una logica della struttura e del funzionamento del macchinario che produce proteine, i particolari su cui mi sono soffermato penso siano utili a chiarire il significato della aspecifica partecipazione dei ribosomi. Come funzionino, nei ribosomi, i due loro componenti (le proteine e l' $\text{RNA}_r$ ), le due subunità (diverse per dimensioni, coefficiente di sedimentazione e dimensione dell'unica grande molecola di RNA che contengono) e l'unico sito attivo, è tutt'altro che chiaro. Ma la non specifica loro collaborazione alla sintesi proteica mi sembra suggerire che il compito dei ribosomi non è il selettivo riconoscimento dell'anticodone complementare da parte del codone di turno del messaggero, ma solo (o piuttosto) l'attivazione di questo (intendo: del codone). Se è vero, ciò significa che i codoni, pur dotati della capacità di identificare l'anticodone complementare (non sarebbero codoni se così non fosse) diventano capaci anche di "attirarlo" solo se associati al sito attivo - e quindi uno alla volta in regolare successione - dell'unico ribosoma che collabora alla sintesi d'una proteina. Questa è (o quanto meno sembra essere) l'importanza dell' $\text{RNA}_r$  quale membro del trio di differenti RNA che insieme collaborano al risultato (ma più che di  $\text{RNA}_r$  si dovrebbe parlare di complesso  $\text{RNA}_r$ -proteine specifiche o, in definitiva, di ribosomi): quello di assicurare allo svolgimento del processo il massimo ordine necessario a ottenere l'esatta traduzione del messaggero nella corrispondente struttura primaria della proteina: risultato difficilmente ottenibile se, in assenza di ribosomi, tutti i codoni del messaggero fossero contemporaneamente e già dappprincipio capaci di sia pur specifico richiamo così provocando sull'intera lunghezza del messaggero una ressa (e fors'anche una rissa) di anticodoni (in realtà di complessi amminoacil- $\text{RNA}_t$ ) smaniosi di arrivare a una tripletta di gradimento. A parte gli eventuali errori di accoppiamento, il disordinato, irregolare e in ogni modo non lineare andamento degli accoppiamenti tra anticodoni e codoni difficilmente eviterebbe sia un irregolare, lacunoso legame peptidico tra amminoacidi, sia il distacco di gruppi di amminoacidi oramai liberi da trasportatori, così ottenendosi non delle molecole ma dei brandelli di molecole proteiche.

L'ultima osservazione intende dar risalto a un altro particolare che ancora riguarda la fabbrica di proteine. Avevo già detto, ma senza alcun commento, che in ogni cellula vivente non esiste un unico trio di acidi ribonucleici. Ogni messaggero consente la produzione di un unico tipo di proteine, e dal momento che di proteine - specialmente enzimatiche - ne occorrono sempre di moltissimi tipi, di terzetti operatori ce ne sono sempre moltissimi. Se si guarda una micrografia di una cellula in attività di servizio non può non sbalordire l'enorme quantità di ribosomi ch'essa contiene. Almeno in teoria si dovrebbe ritenere presente, nella stessa cellula, una identica dotazione di  $\text{RNA}_m$  e di un numero almeno venti volte più grande di molecole di  $\text{RNA}_t$ . In realtà la valutazione è un poco teorica perché non è detto che tutti i ribosomi siano contempo-

raneamente in funzione; ma vi sono anche argomenti che fanno pensare che gli altri due tipi di RNA siano presenti in quantità proporzionalmente anche maggiore. Non va poi dimenticato che la regolarità del metabolismo esige il rapido decadimento delle molecole di RNA<sub>m</sub> e la loro rapida ricostruzione (in qualità e quantità relative al bisogno) ogni volta che occorre. Scopo dell'osservazione, in ogni modo, è di suggerire un'idea, sia pur vaga e sicuramente limitata, della frenetica attività che - condizione di vita - ininterrottamente ferve in questo microscopico e ad occhio nudo invisibile opificio: una cellula.

Vorrei concludere queste osservazioni col dar rilievo a un altro fatto: che cioè garante della specificità proteica è solo l'RNA<sub>m</sub>. Dei tre tipi di RNA, infatti, solo il messaggero è esso stesso specifico rispetto alla molecola proteica di cui è richiesta la produzione e la cui specifica composizione dovrà essere la traduzione, in chiave polipeptidica, della specifica composizione polinucleotidica del messaggero. Indubbiamente, anche l'RNA<sub>t</sub> è specifico; non però rispetto alla costruenda proteina, ma solo rispetto all'unico tipo di amminoacido da portare al posto giusto nel momento giusto. Il ribosomiale (o meglio: il ribosoma), infine, è del tutto aspecifico. Diversa conseguenza di ciò è che il medesimo ribosoma può partecipare alla costruzione di un numero indefinito di molecole proteiche di diversa specificità; che lo stesso trasportatore può rinnovare abbastanza a lungo l'offerta del medesimo tipo di amminoacido alla costruzione della stessa o di altre proteine, anche di diversa specificità; e che la stessa molecola di RNA<sub>m</sub> (a seconda anche della sua diversa lunghezza e quindi anche diversa longevità) può partecipare alla costruzione solo di pochissime, o più probabilmente di non più di un'unica molecola proteica, in ogni caso di tipo specificamente complementare. Ciò non è privo di importanti conseguenze. La costruzione di messaggeri è praticamente ininterrotta tanto da apparire affannosa ed è invece poco più che episodica - o quanto meno tranquilla - per il trasportatore e, rispettivamente, per il ribosomiale. Fatti che danno testimonianza, al pari di tanti altri, della equilibrata e saggia razionalità che caratterizza ogni aspetto della biologia cellulare.

Vengo al punto fondamentale. L'RNA<sub>m</sub> non è niente più che il latore di precise istruzioni per l'esecuzione di istruzioni programmate altrove. È un portaordini. Più che un messaggero è lui stesso il messaggio o addirittura lo stampo sul quale costruire una ben precisa molecola proteica. Insisto in questi particolari per rilevare che, tutto sommato, la sua partecipazione all'impresa è sicuramente determinante ma del tutto passiva. Estraneo alla decisione di impartire l'ordine di servizio di cui è latore, rimane estraneo alla sua stessa stesura materiale; e ancora passivamente subisce poi la realizzazione della molecola proteica che i due operai (il trasportatore e l'attivatore delle sue triplette) costruiranno poi su di lui. A chi, dunque, spetta di impartire l'ordine che venga formulato e sia immediatamente spedito un ben determinato messaggio e ad esso venga data immediata esecuzione?

So benissimo che chi legge ha già dato pronta e precisa risposta. Ma non a questo mirava la mia domanda che, invece, voleva essere un invito a pensarci su.

Fra le innumerevoli meraviglie della vita non mi azzardo a dire che questa sia la massima. È, in ogni modo, una delle massime, anche perché è un complicato insieme di grandi meraviglie. Ogni cellula, tutte le cellule vive di ogni vivente (e già la cellula - o la protocellula - che della vita è stata la prima e più primitiva manifestazione) sa tutto quello che deve fare o che è possibile debba fare. Anche i fenomeni fisici, anche quelli chimici hanno delle informazioni, e tante più ne hanno quanto più sono complessi. Informazioni che, in ogni caso, sono espressione delle leggi fondamentali che hanno guidato e guidano il costituirsi dell'universo e l'evolversi della materia. Ma l'acquisto della vita da parte della materia inerte è stato accompagnato - ed è stato condizionato - da un'immediata e (anche se suscettibile di ulteriore incremento) irripetibile acquisizione di informazioni tale da consentire alla vita non di disobbedire alle leggi fondamentali della materia, ma certo di servirsene e sfruttarle e farne guidata condizione per lo stesso stabilirsi della vita e per lo splendido evolversi dei viventi.

Ogni cellula "sa" quello che deve fare, quello che è possibile debba fare e a quali risultati debba mirare. Le informazioni di cui ogni cellula è dotata sono di natura materiale e chimicamente riconoscibili. Il paragone che segue è molto riduttivo ma un servizio lo può fare. Completamente impressionato e già sviluppato che sia, un rotolo di pellicola fotografica è, in negativo, una serie di definitivamente immutabili immagini di cui è possibile ottenere, ogni volta che occorra, la stampa in positivo. La cellula, ogni microscopica cellula vivente, possiede una specie di perfettamente dotato e perfettamente funzionante studio fotografico; e possiede quanto meno

una lunga pellicola con una corrispondentemente lunga serie di immagini in negativo, ogni volta che occorra utilizzabili per farne (o costruirne) la stampa in positivo. Della cellula, questo “studio fotografico” è il centro; lo è non con riferimento alla sua collocazione che può essere la più diversa, ma perché è il centro direzionale dal quale tutto dipende al punto da essere l'animatore o l'anima stessa della vita. È la doppia spirale del DNA. Tutti sanno che esiste, tutti ne hanno sentito parlare, e tutti ne parlano anche se non abbiano alcuna idea di che cosa si tratti. Di che cosa si tratti, in realtà, lo sanno (e sono in piccola minoranza) solo gli addetti. Ebbene, è come un rotolo già sviluppato di pellicola fotografica. Solo che, nella cellula, il DNA (l'acido desossiribonucleico) non forma un rotolo ma è disteso; non comprende 20 o 30 o poche più immagini in negativo, ma un numero in ogni caso assolutamente enorme, perché ognuna delle tante migliaia di specie diverse di proteine enzimatiche, strutturali o regolatrici che lavorano (o possono lavorare) in una cellula hanno la loro immagine (in negativo) sul DNA. Al pari dei tre tipi di RNA, anche il DNA è un polinucleotide; ma, mentre l'RNA è fatto da un'unica serie o da un'unica catena di ribonucleotidi, il DNA è fatto da una doppia serie, o doppia catena, di desossiribonucleotidi. Tanti altri particolari (del resto sicuramente noti al lettore, e comunque ricordati già alla VII puntata del testo) non vorrei aggiungere. Basti solo ricordare che, nel DNA, le due catene parallele sono tenute assieme da legami a idrogeno che si stabiliscono fra le prospicienti basi puriniche e rispettivamente pirimidiniche che si comportano come complementari (fra guanina e citosina e fra adenina e timina); e che sono questi legami (e le diverse dimensioni della basi complementari che ne sono interessate) che determinano l'avvolgimento a spirale della doppia catena.

Come funziona il DNA? I miei lettori sono tutti addetti e già le soprastanti informazioni erano, per loro, del tutto superflue. Nonpertanto io mi permetto di ricordare altri (anche se agli addetti conosciutissimi) particolari perché può capitare – e capita – che anche gli addetti, paghi dell'approfondita conoscenza dei fatti, non siano poi disposti a riflettere e a meditare su quello che i fatti scientificamente conosciuti possono suggerire relativamente a problematiche che superano i limiti delle conoscenze sperimentali; che delle conoscenze sperimentali sono senza confronto più fondamentali; e alle quali peraltro le conoscenze fondamentali non sono estranee, tanto da poter contribuire – in un senso o nell'altro – alla loro soluzione.

Compito del DNA è di costruire, come e quando occorra, i messaggeri: e, per farlo, ricorre lui stesso alla tecnica di cui fornisce il messaggero. Il messaggero ottiene di dare specifica costituzione alla costruenda proteina assicurandole specifica seriazione di specifici amminoacidi. Di ciò è condizione ch'egli sappia riconoscere, uno dopo l'altro, lo specifico amminoacido di turno: risultato che vien garantito dalla collaborazione, una dopo l'altra in serie, delle sue specifiche triplette di ribonucleotidi e della specifica tripletta di volta in volta propria dei vari tipi di trasportatori. Il messaggero, in definitiva, non è che una fila di triplette di ribonucleotidi di opportuna identità, e di numero pari o poco più che pari a quello degli amminoacidi che comporranno il polipeptide. Questa struttura del messaggero, e questa sua capacità funzionale, non sono che la riproduzione (come schema) della struttura e della capacità funzionale del DNA.

Anche il DNA può essere visto come una serie – o una catena – di triplette, peraltro di desossiribonucleotidi (<sup>24</sup>). Quando non è in funzione, come già poco sopra ho ricordato, tutti i desossiribonucleotidi di ogni singola tripletta sono legati, mediante ponti di idrogeno che si stabiliscono tra le rispettive basi azotate, con altri desossiribonucleotidi reciprocamente complementari. La catena, allora doppia, è in stato, per dir così, di inerzia; ma quando occorra l'intervento – e pertanto la produzione di una ben determinata proteina - un ben determinato segmento della doppia catena (diciamo il negativo di quella che, in positivo, dovrà essere la proteina) si sdoppia, e immediatamente uno degli ora due (e ora semplici) segmenti nuovamente - e rapidamente – si raddoppia perché su ognuno dei desossiribonucleotidi che la compongono viene a saldarsi, ancora con ponti a idrogeno, un ribonucleotide-trifosfato complementare (con uracile al posto di timina i complementari a desossiribonucleotidi adeninici). Staccatosi, il messaggero va allora al suo lavoro e le due temporaneamente singole frazioni di DNA immediatamente si ricol-

<sup>24</sup> Per puro scrupolo rivolto ai non-addetti ricordo che nei diversi tipi di viventi la composizione della doppia catena di DNA è variabilissima nei riguardi della sequenza dei vari tipi di triplette, per il numero di ognuna di esse, per la loro quantità complessiva, per la lunghezza della serie, per il numero di serie e la rispettiva composizione. Da ciò dipende la tipizzazione delle diverse specie.

legano e, mentre - per quanto le riguarda - reintegrano la duplicità della catena, ottengono anche la loro (prevedibilmente breve) disattivazione.

Io mi studio di omettere quanti più particolari è possibile; ma se voglio sottolineare la scrupolosa precisione necessaria ad assicurare l'assoluta garanzia del prodotto, devo ancora ricordare che, sia nel DNA che nell'RNA, i singoli nucleotidi vengono tra di loro collegati in catena mediante legami fosfodiesteri-internucleotidici specifici che richiedono l'intervento di specifiche polimerasi: DNA-polimerasi in un caso, RNA-polimerasi nell'altro; capaci entrambe di reazioni pirofosforilasiche fortemente esergoniche. Un particolare, anche questo, che insieme a una folla di altri dà testimonianza del rigore (casuale o predisposto che sia) col quale, in ogni suo punto, viene assicurato il perfetto svolgimento di ogni processo proprio della vita.

La mia descrizione, in verità, non ha dato nemmeno una pallida idea di quello che effettivamente avviene: intendo dire del fervore, addirittura del turbine di operazioni necessarie ad assicurare, in ogni istante, il regolare, tranquillo funzionamento della vita. Il normale funzionamento della vita, del metabolismo che la sostiene e degli avvenimenti morfo-funzionali che l'accompagnano non richiede la produzione, di quando in quando, di una molecola di una proteina enzimatica o d'altro tipo. Si contano a migliaia o a decine o a centinaia di migliaia (a seconda della complessità delle diverse categorie di viventi) i tipi di proteine strutturali, enzimatiche e regolatrici necessarie al mantenimento dell'attività cellulare; ed è la tempestività della loro continua o variamente ripetuta, intermittente o solo episodica sintesi, che garantisce la perfetta regolazione dei processi vitali. Di ogni singolo tipo di proteine, in ogni modo, ogni singola cellula deve possedere lo stampo originale in forma di codice costituito da un preciso, specifico allineamento di triplette di desossiribonucleotidi; triplette che, individualmente, codificano un determinato amminoacido, e nell'insieme programmano una ben precisa proteina. Nota la struttura della proteina e in qualche modo calcolata la sua lunghezza (relativa alla sua struttura primaria) è in qualche modo valutabile anche la lunghezza del segmento di DNA che ne è lo stampo. Ma della lunghezza complessiva della doppia spirale di DNA si può solo dire che, legata alla varietà del numero di diversi tipi di proteine di cui, in organismi diversi, la cellula è fornita (e pure ammesso che di ogni singolo tipo di proteine nella catena di DNA sia presente, e basti, un unico stampo), la lunghezza complessiva del DNA non può essere che molto variabile e in qualche maniera corrispondente alla complessità morfo-funzionale del vivente di cui fa parte. Nei Procarioti (nei quali non è compartimentata) una unica e sempre lunga catena è sufficiente a tenere in fila tutti i negativi (o cistroni, o geni) di tutti i necessari tipi di proteine; negli Eucarioti il più complesso, e ora compartimentato, patrimonio genico è distribuito in un numero variabile (ma caratteristico della specie di appartenenza) di variabilmente più lunghe o più corte doppie catene di DNA strutturate nei cromosomi.

Dirigendo, attraverso la produzione dei tre tipi di RNA, la sintesi di proteine enzimatiche, le catene polinucleotidiche di DNA rendono possibile - fra tanto altro - il regolare svolgimento di un metabolismo materiale capace di garantire, come prodotto di primaria importanza, la continua sintesi di ribonucleotidi in quantità sufficiente a consentire la continua produzione di acidi ribonucleici necessari alla continua sintesi di proteine (per la maggior parte enzimatiche) a loro volta capaci di garantire la continuità di un controllato e più generale metabolismo. Se si riflette all'enorme varietà di enzimi in ogni momento necessari; al mutare, di momento in momento, di tale varietà; al numero di geni in ogni momento attivi per la sintesi dei tre tipi di RNA (<sup>25</sup>); e all'enorme numero di nucleotidi che, per assicurare specificità alle proteine che vengono prodotte, compongono le molecole di RNA (e pertanto i corrispondenti geni), ci si può rendere conto dell'enorme attività di sintesi di nucleotidi trifosfati che, in ogni cellula, affiancano quella di sintesi proteica, a sua volta condizionata dalla continua sintesi di amminoacidi. E ancora: amminoacidi, nucleotidi, proteine e acidi nucleici: direttamente o indirettamente ognuno di questi composti condiziona la sintesi degli altri tre. Sono essi stessi un prodotto del metabolismo cellulare; ma del metabolismo cellulare, e dell'incessante turbine di reazioni chimiche che - dalla sua nascita alla sua morte - accompagna la vita sono le assi portanti. "Turbine": ho usato questo

---

<sup>25</sup> L'RNA ribosomiale e l'RNA di trasporto non si traducono in polipeptidi. Esistono tuttavia argomenti che fanno ritenere che essi pure, al pari dell'RNA messaggero, risultino dalla trascrizione di tratti della catena di DNA.

termine perché capace di abbastanza ben suggerire l'idea di "frenetico" che si ricava dall'insieme del biochimismo cellulare. Ma lo stesso termine sarebbe clamorosamente bugiardo se interpretato come espressione di disordine. Che cosa sia, in che consista, e perché sia indispensabile l'enorme attività chimica, intendo dire il metabolismo che accompagna la vita di ogni cellula, non occorre ch'io lo spieghi: chi legge lo sa e, in ogni modo, già ne ho fatto ripetuti esempi. Mi limito dunque a ricordare che si tratta di un intreccio immane di migliaia di reazioni chimiche ordinatamente legate in opportune sequenze che, in ogni momento, soddisfano le contemporanee esigenze della cellula. Non perché sia necessario al lettore, ma solo per fissare i punti cui voglio dar rilievo, aggiungo che si tratta, genericamente, di reazioni ad alta energia di attivazione, ciò che consente la possibilità di ottenere che, facendo ricorso all'intervento di catalizzatori strettamente specifici, di trasportatori di energia di potenziale chimico e di donatori di potere riducente, l'enorme e altrimenti distruttivamente caotico concorso di processi chimici si svolga invece nel massimo ordine garantendo, in ogni momento, i risultati in quello stesso momento necessari.

L'ordine è addirittura contro natura. La vita stessa, in quanto condizionata dalla perfezione dell'ordine, è contro natura, cosicché sarebbe impossibile se si trattasse di un sistema isolato, incapace di ricavare dall'ambiente energia elettromagnetica oppure di legame chimico. Chi legge, anche questo lo sa; a me occorre tuttavia ricordarlo per poter arrivare a una certa conclusione. L'enorme intreccio di reazioni chimiche che compongono il metabolismo di ogni microscopica cellula può essere paragonato a un meraviglioso concerto musicale alla cui esecuzione provvede un meraviglioso complesso di migliaia e migliaia di orchestrali. Il termine di paragone è difficilmente realizzabile persino nella fantasia. Nessun direttore d'orchestra potrebbe tenere a bada, assicurandone l'ordine, l'intervento di migliaia o forse centinaia di migliaia di tipi diversi di esecutori. Eppure il metabolismo cellulare funziona, e funziona perfettamente e senza sosta (prescindendo dagli eventuali periodi di quiescenza) durante l'intera vita della cellula. Un giusto merito va riconosciuto agli esecutori che traducono gli ordini in realtà. Ma il prodigio della riuscita e, più ancora della riuscita, dell'esistenza stessa dell'impresa sta nel fatto che, la sua musica, il direttore della metabolica orchestra - pur senza mai uscire dal suo tema - la compone, la modifica, la ritocca e la ricomponde nel momento stesso che la dirige in tal modo ottenendone il continuo, perfetto adattamento alla variabilità della situazione che la cellula si trova a dover affrontare.

Il prodigio massimo in questi fatti è però un altro. Senza un tal direttore la funzionalità dell'immane orchestra sarebbe impossibile. È lui, è il direttore, che ne suscita i suoni e al tempo stesso li compone armonicamente in musica. Ebbene: nella cellula questo direttore c'è ed è lui che ne condiziona e ne garantisce e ne ricava la vita. I questi fatti si accentra lo stupore, l'ammirazione (ma anche la perplessità) del biologo (e di quanti, non biologi, si ricordano che la vita c'è e ha avuto un principio). Il portatore della vita e il suo continuatore è sempre lui, e si può dire che la vita (credo sia evidente ch'io sto pensando alla materialità della vita) consiste e si realizza nei rapporti tra lui - il direttore d'orchestra - e i suoi esecutori, dai quali egli ottiene esatta obbedienza perché lui stesso, mediante l'intervento di operai che sono sua diretta emanazione, ne ha determinato e ne determina la produzione e la specificità delle mansioni.

La meraviglia di questo congegno e del risultato ch'esso assicura non è però la sola e nemmeno è la maggiore; è soltanto una di un complesso insieme di altre e anche più grandi meraviglie. Ritorno così (e chiedo scusa per la ripetizione) a cose già dette. La specificità enzimatica comporta che ogni enzima sia capace di attivare esclusivamente un certo tipo di reazione a carico di un unico e ben determinato tipo di substrato. Ogni enzima, in altre parole, gode - quella e non altra - della sola capacità di attivazione che gli deriva dalla struttura poliamminoacilica che, su ordine di un determinato gene, gli è stata conferita dalla cooperazione dei tre tipi di RNA; e ogni gene può ordinare la produzione del solo tipo di proteine che è controfigura della sua struttura polinucleotidica. Ciò significa che l'enorme e varia e di momento in momento variabile attività biochimica che ne realizza il metabolismo impone alla cellula il possesso della quantità e della varietà di geni (confezionati nella doppia spirale di DNA) indispensabili a garantire l'automatica e sicura presenza dell'enorme e varia e variabile quantità di corrispondenti e specifici enzimi in ogni momento necessari.

Fosse visivamente immaginabile, la scena ci farebbe assistere a un enorme, frenetico, turbolento, contemporaneo disaccoppiarsi (mediante rottura dei legami di idrogeno) e pronto riac-

coppiarsi (per rifacimento dei legami di idrogeno) da un capo all'altro della lunghissima doppia catena di DNA di un grandissimo numero di precisi e ben delimitati "segmenti". Impossibile riconoscere, in ogni momento, quanti e quali e - quanti e quali - quante volte ripetutamente interessati. Fosse sonora, la scena sarebbe assordante. L'impressione sarebbe di un indescrivibile disordine e la confusione sarebbe resa ancor più pazza dal continuo affollarsi e correre di ossiribonucleidi-trifosfati lungo il gran serpente desossiribonucleico e l'ininterrotto sciamare dei messaggeri. Tutto invece (ed è un'altra meraviglia) si svolge col massimo ordine e con la massima precisione; e la grande, microscopica macchina del metabolismo continua ad andare.

Questa non è certo tutta la vita; è però una parte essenziale e non rinunciabile della vita di ogni cellula. La realizzazione e l'esistenza della vita, in altre parole, sono condizionate dal possesso e dal perfetto funzionamento del gran meccanismo che, elaborando materia bruta (o comunque estranea) tratta dall'ambiente, le assicura sostentamento materiale e sostentamento energetico.

C'è, però, dell'altro. L'attivazione, la continuità e il perfetto andamento del metabolismo son tutte cose che si spiegano. C'è un magico e pressoché infallibile direttore d'orchestra. C'è la doppia spirale, c'è un corredo genico capace di manifestarsi e di tradursi negli effetti che regolarmente provoca. Ma il direttore d'orchestra chi, e come, lo dirige? Lo spartito, chi glie l'ha scritto e come fa, il direttore, a leggerlo? Oppure tutto dipende dalla capacità di pensiero, di giudizio e di autonoma decisione di cui il direttore sarebbe dotato? L'ipotesi non merita considerazione. I geni, in ogni modo, non son tutti contemporaneamente in funzione, che sarebbe il caos. Il loro intervento è - in ogni momento e in maniera perfetta - regolato così da ottenere sempre quel che si deve ottenere. Non si dimentichi che il metabolismo non è tutto né è fine a sé stesso; e che dall'azione diretta del genoma dipende anche il differenziamento, l'ontogenesi, la struttura e l'attività funzionale di ogni organismo, dei suoi organi e dei suoi tessuti. Ci sono dunque dei meccanismi capaci di regolare l'attività dell'apparato genico e dei singoli geni che ne sono parte. Quel che di questi meccanismi si sa è ancora poco, tuttavia sufficiente a provocare interesse e puntuale ammirazione per la razionalità - ma anche la lineare semplicità - del mirato impiego dei propri mezzi, tale da consentire alla cellula di ottenere risultati di vitale importanza. Di questi meccanismi già se ne conoscono alcuni e già possiamo ammirarne il funzionamento e il razionale loro uso. Si sa anche ch'essi non sono operanti in continuità ma sono pronti a intervenire quando occorra. Anch'essi dunque sono sottoposti a precise regolazioni. La problematica, com'è da aspettarsi, non finisce mai, e bisogna riconoscere che le nostre conoscenze a questo riguardo sono bensì quanto mai stimolanti, ma ancora scarse e, più che avere carattere definitivo, sono non di rado frutto di interpretazioni sicuramente fondate ma bisognose di altre conferme sperimentali. Voglio dire che quel che conosciamo è già molto importante e molto bello; ma che la sua bellezza tanto più è destinata a divenire splendore quanto più ampio e approfondito diverrà, a questo proposito, il campo delle nostre certezze.

A questo argomento ho già dedicato un certo spazio nel sesto capitolo e qui vorrei sbrigarmela rimandando a quella lettura. Un cenno che serva di sia pur telegrafico richiamo, credo però di non poter evitarlo. I meccanismi che consentono alla cellula il continuo controllo della propria attività metabolica sono, per quanto si sa, di due diversi tipi. Quelli del primo tipo esercitano la loro azione direttamente sull'attività degli enzimi favorendola o, al contrario, inibendola; indirettamente, lo stesso risultato ottengono quelli del secondo tipo che, col loro intervento, pervengono a regolare la stessa produzione di enzimi.

Il funzionamento del primo tipo di meccanismi è affidato alle cosiddette interazioni allosteriche. Ricordo che sono chiamati allosterici gli enzimi che alle normali proprietà enzimatiche associano la capacità di riconoscere altri composti di struttura simile a quelli "legittimi" e che, legati in maniera reversibile all'enzima, si comportano come "effettori" e ne modificano l'attività inibendola oppure incrementandola. A funzionare da effettori sono in generale i prodotti finali, o intermedi, di assai varie sequenze metaboliche, e la loro azione attivante oppure inibente a carico dell'enzima allosterico che lo riconosce è legata alla loro identità, alla loro concentrazione e all'eventuale cooperazione, oppure antagonismo, di più o meno numerosi effettori. L'interesse dell'argomento meriterebbe lo spazio di un bel po' di pagine; tuttavia, le poche righe ch'io gli dedico (ma ne avevo già parlato al VI capitolo) credo bastino a concludere che l'esistenza e la dotazione di enzimi allosterici assicura alla cellula un autonomo controllo

del proprio metabolismo, basato sulla valutazione dell'identità e della concentrazione degli stessi propri metaboliti.

Più complesso, ma anche più scarsamente conosciuto, è il meccanismo che consente alla cellula di coordinare la propria attività metabolica influenzando sulla sintesi degli RNA<sub>m</sub>, e conseguentemente sulla sintesi delle corrispondenti proteine enzimatiche. Ridotto in strettissimo schema, il funzionamento è basato sull'esistenza - oltre ai normali geni strutturali - di geni "regolatori" capaci di controllare in maniera specifica la sintesi dei messaggeri da parte dei relativi geni strutturali. A tanto i geni regolatori pervengono codificando la sintesi di catene proteiche che, associandosi reversibilmente a corrispondenti geni strutturali, ottengono di bloccarne la produzione di messaggeri, ed esercitano in tal modo la funzione di "repressori" con le conseguenze che ciò comporta. In presenza peraltro del prodotto il cui impiego richieda l'intervento di enzimi di cui è bloccata la produzione, il repressore sa riconoscerlo, gli si associa reversibilmente, e nel farlo si dissocia dal gene strutturale dando così via libera alla produzione dei relativi messaggeri.

Il commento a questo prodigioso insieme di sistemi di sicurezza e di controllo l'ho già fatto alle poco sopra citate pagine del VI capitolo e, per non ripetermi oltre, ad esse rimando. Voglio solo dare ulteriore rilievo al fatto che tutti questi congegni e tutti questi tanto razionali meccanismi sono presenti in ogni cellula indipendentemente dalla posizione sistematico-evolutiva dell'organismo cui la cellula appartiene o che - da sola - costituisce. Essi sono dunque condizione di vita. Addirittura, essi - intendo dire tutto il loro insieme - sono, o quanto meno realizzano, la vita (o, più prudentemente, sono fondamento essenziale della vita). L'ancora scarsa e sicuramente incompleta conoscenza dei meccanismi che consentono all'apparato genico il più rigoroso controllo dell'attività cellulare è dovuta alla difficoltà di lavorare sull'unico - o pressoché unico - materiale che si presta per questo genere di ricerche: materiale rappresentato da cellule batteriche, dunque da procarioti. Per vivere, dunque, le forme più primitive, addirittura le forme primordiali e dunque prive di ascendenti, già avevano tutto quanto concorre a realizzare la vita. Voglio qui anticipare, ma senza commentarla, una conclusione che peraltro mi riservo di riprendere: la vita (l'essenziale della vita) non si è evoluta; si sono evoluti i viventi.

## Appendice ottava

C'è una legge, in Biologia, dall'osservanza della quale dipendono la continuità della vita e, della vita, l'esistenza stessa. È un'affermazione sicuramente molto grave, molto solenne e persino troppo gonfia se si tien conto della semplicità o addirittura della modestia delle prestazioni – dico delle prestazioni dirette – ch'essa impone. Nei testi di Biologia e, in particolare, di genetica essa è – di necessità – citata; ma sempre con toni sbrigativi che non le danno il meritato risalto. Sta di fatto che per la scelta dei momenti in cui intervenire e per il significato di quello che ottiene, questa legge è di molto grande – e forse ineguagliabile – interesse. Dovrò presto occuparmene e anche più volte riprenderla e qui ne faccio solo un'anticipazione per poter rilevare che senza le strutture e le attività che questa legge consente (lo voglio ribadire) la vita né potrebbe sussistere né avrebbe potuto partire; cosicché già nella prima e quanto si voglia primitiva forma di vita questa legge esisteva ed era in piena funzione, e in piena funzione potevano pertanto essere le conseguenze ch'essa rende tuttora possibili, oppure la vita mai sarebbe nata.

È una legge ferrea, manifestazione della cui obbedienza è l'andar stesso della vita; della vita, intendo dire, di ogni individuo di qualsiasi specie e di ogni sua singola cellula. Aggiungo che si tratta di una legge molto remissiva, molto previdente e anche molto semplice. È molto remissiva nel senso che vi sono situazioni in cui quel ch'essa prescrive è di rimanere ignorata. Altre ve ne sono per le quali è previsto che l'ordine venga puntualmente eseguito, peraltro in maniera diversa da quella che – per la sua gran prevalenza – si direbbe più propria. Ed è infine molto semplice perché altro non è che la legge del complementare riconoscimento, reciproca attrazione e legame chimico fra determinate basi azotate eterocicliche.

Credo d'aver fatto capire, con quest'ultimo rilievo, che protagonista delle pagine che seguono sarà il DNA: la molecola che si può ben definire l'anima della vita. Mi basterà dunque precisare che del DNA cercherò di fare – quanto e come posso – qualche commento relativo alla sua strutturazione e alla sua attività funzionale. Inevitabilmente ciò comporterà frequenti richiami a nozioni di elementare conoscenza: vorrei che il lettore non ne provasse fastidio e mi affido alla sua comprensione.

La critica che vorrei prevenire, e che ritengo inevitabile, è la seguente. Mi aspetto che l'incerto interesse e la sperata benevolenza del lettore siano messi a dura prova dalla ripetuta e progressivamente confermata constatazione che niente, nelle pagine che seguono, è possibile trovare che già non sia noto a chiunque posseda una sia pur modesta cultura biologica o già non sia esposto – in termini più approfonditi e meglio esplicativi – in qualsiasi testo per studenti; immaginiamoci per docenti o professionisti della ricerca. Ebbene, il 'difetto' sicuramente esiste. Esiste ma è stato deliberato. Nel redigere le pagine che seguono, io non mi sono mai proposto d'insegnare quello che, in termini più approfonditi o più rigorosi e con metodi didatticamente più fertili, è spiegato nei corsi e nei libri di biologia. Quel che invece mi sono proposto è di suggerire qualche riflessione sulle cose che si sono apprese, si conoscono già bene e bene si insegnano e che, lo si dica o non lo si dica (non lo si dice mai) hanno attinenza con un problema obiettivamente di fondamentale interesse come quello dell'origine della vita: caso o creazione? Obiettivamente, l'interrogativo, anche se possa essere non gradito, esiste e a tutti – se sanno e se amano pensare – si pone. Specialmente si pone, così da non potergli sfuggire, a chi della vita, dei suoi meccanismi, del suo andare e della sua evoluzione ha fatto oggetto – tanto più quanto più approfonditi – di studi. Ma poi, perché sfuggirgli? 150 milioni di secoli or sono il grande scoppio di un granello di materia ha dato il via alla formazione del nostro Universo; quanto meno tutti gli studiosi di fisica, di astrofisica e di biologia sanno pure che dopo 120 milioni di secoli di immani vicende che portarono al formarsi, tra folle di altri, del nostro sistema solare, 30 o forse più milioni di secoli or sono nacque – sul pianeta Terra – la vita. Le forme più primordiali a noi conoscibili sono i Procarioti; è possibile – ed è persino probabile – che le forme con le quali la vita nacque fossero ancora più semplici; ma, se gli attuali Procarioti ne sono un derivato, significa che le forme primigenie erano dotate già di tutto quanto, per vivere, occorre; vuol dire che vissero, si riprodussero e seppero dare il via all'evoluzione: un processo – quest'ultimo – (credo che il rilievo meriti d'esser fatto) non necessario alla vita; che della vita è tuttavia un prezioso emblema che ha condizionato il popolamento di ambienti diversi con forme opportunamente e sempre meglio adattate. Se peraltro le forme oggi ancora più ubiquamente e più abbon-

dantemente diffuse nei più diversi tipi di ambienti sono i Procarioti, c'è da chiedersi, io penso, se l'adattamento ambientale sia davvero l'unico – o il principale – significato del privilegio di cui, in confronto della materia inerte, la vita ha sin dappprincipio goduto; e se non ci sia da domandarsi se, non certo il solo, ma il principale e ultimo significato dell'evoluzione (oltre all'ottenimento di una illimitata varietà di forme tutte insieme capaci di garantire – in maniera diversa – la vivibilità sulla Terra) non sia la produzione di forme che, pur conservando – a livello cellulare – le stesse strutture e le stesse funzioni, la stessa chimica e la stessa fisiologia che inaugurarono la vita, a livello di morfologia generale, a livello anatomico e, soprattutto, a livello di apparato nervoso e di sviluppo cerebrale fossero progressivamente capaci di realizzare la forma vivente che parla, che pensa e che è dotata di coscienza.

Deliberatamente, io ho portato il problema all'estremo. Ma anche senza arrivare a questo, pur fermandomi all'origine della vita e solo non dimenticando che il mantenimento individuale, la riproduzione e l'evoluzione l'hanno accompagnata sin dall'origine, credo che ce ne sia abbastanza per imporre il sopraricordato quesito: caso o creazione? Penso che tale sia il significato di questa alternativa, e tali siano le conseguenze che, implicitamente, questa alternativa comporta, che a non pensarci più si dovrebbe riuscire solo dopo aver acquisito la sicurezza d'averne fatta la giusta scelta.

In questa puntata, come nelle due precedenti, io ho cercato di elencare alcune particolarità che, indispensabili o – meglio – irrinunciabili condizioni di vita, la assicurano a tutte le cellule degli attuali viventi, indipendentemente dalla loro più recente o più remota origine; strutture che, dal momento che ha avuto la vita, ha vissuto e si è riprodotta così rendendo possibile l'evoluzione, hanno consentito alla sua prima espressione sia l'avviamento della vita che, della vita, la non più interrotta continuità.

La vita è animata, ed è mantenuta, dalla fisica e dalla chimica e sono numerosi i composti – o gli elementi – che insieme la realizzano, la mantengono e la fanno andare. Non tutti peraltro, seppure presenti, ne sono generica condizione tant'è vero che, in specie diverse o anche in tessuti diversi o diversi organi dello stesso individuo, il loro elenco può presentare – ed è logico che presenti – importanti differenze. Assolutamente essenziali e rigorosamente indispensabili alla vita sono soltanto due tipi di composti chimici: gli acidi nucleici e le proteine. Da questo dipende l'essenzialità degli acidi nucleici e delle proteine: che la produzione di tutti altri composti cui la vita è legata, è indotta ed è governata dagli acidi nucleici e dalle proteine: che dunque, e per dir così, ne sono i progenitori.

Vorrei proporre, a questo punto, alcuni rilievi meritevoli, io credo, di attenta riflessione.

È certo che in assenza di proteine (si pensi a un'assenza di enzimi e pertanto dei prodotti condizionati dal loro intervento) non è possibile la costruzione di acidi nucleici. Altrettanto certo è che in assenza di acidi nucleici non è possibile la costruzione di proteine (lo dico con riferimento al problema dell'origine degli uni come delle altre). È un circolo chiuso; è un po' la storia dell'uovo e della gallina. Un punto di partenza, in questo circolo chiuso, deve comunque esserci e – in particolare – dev'esserci stato. Sembrerebbe giusto doversi ritenere che ad innescare, e poi subito a mantenere il perpetuarsi del giro – mediante la produzione di proteine – sia, e sin dall'inizio sia stato, l'intervento di preesistenti acidi nucleici. Ai quali dunque va (o andrebbe) riconosciuto d'essere (quanto meno materialmente) il fattore primo della vita e di quanto è indispensabile al mantenimento, alla riproduzione e all'evoluzione della vita.

Che, una volta realizzata la vita, proprio questo sia il compito degli acidi nucleici, nessuno ne dubita. Ma una scuola di pensiero esiste secondo la quale gli acidi nucleici sono entrati in funzione solo dopo essere stati sintetizzati ad opera di preesistenti – e casualmente preformati – proteine.

In ogni cellula vivente, in ogni modo, di acidi nucleici ne esistono due tipi: gli acidi ribonucleici (RNA) e i desossiribonucleici (DNA). La differenza – si direbbe minima – consiste nel fatto che nel DNA un atomo di idrogeno sostituisce l'ossidrile in posizione 2 del D-ribosio che partecipa alla costruzione delle molecole – nel resto uguali – di RNA come di DNA. In realtà la differenza è minima solo limitatamente al confronto tra ribonucleotidi e desossiribonucleotidi. Ma se, com'è giusto, il confronto vien fatto non fra nucleotidi ma fra le strutture molecolari cui i nucleotidi danno origine per polimerizzazione, e che solo per polimerizzazione sono diventate molecole di acidi nucleici, le differenze tra DNA e RNA sono addirittura enormi. Enormi per

quel che riguarda la struttura; enormi per quel che riguarda le funzioni e, in modo particolare, enormi per quel che ne riguarda l'origine.

Per dirla alla buona (ma tutti sanno come ciò si realizzi nella cellula vivente) l'RNA vien generato dal DNA e ciò avviene di continuo durante l'intera vita di ogni cellula fintantoché essa non muoia. L'RNA, generato con conformazioni e compiti di tre diversi tipi, ha vita molto breve e, al pari delle molecole proteiche di cui ha ottenuto la produzione, molto presto scompare; ma, sempre ad opera del DNA, ne viene di continuo rigenerato con caratteristiche di continuo adatte al variare dei bisogni e, pertanto, delle mansioni. Nei particolari non entro; mi preme invece rilevare che dunque, in ogni cellula vivente, l'esistenza dell'RNA è condizionata da quella, necessariamente preesistente, del DNA. In ogni individuo, e in ogni sua cellula, anima e animatore della vita è il DNA. Nessuna forma vitale, nessuna cellula potrebbe vivere, né esistere, senza il DNA. Nessuna cellula che l'avesse perduto sarebbe in grado di rifarselo: tutte le strutture e tutte le funzioni di ogni individuo e di ogni sua cellula sono infatti realizzate, e sono realizzabili, solo su iniziativa, e su istruzione, del DNA. Il fatto che ne consegue è di enorme importanza e il suo significato è fondamentale. Tutti i viventi, e tutte le loro cellule, il DNA ce l'hanno solo perché l'hanno ricevuto. Dal primissimo avvio della vita, 'nudo' nei procarioti, strutturato nei cromosomi e compartimentato nel nucleo degli eucarioti, il primo doppio filamento di DNA ha continuato a trasmettersi, senza mai morire, di generazione in generazione di cellule e di individui in copia strutturalmente e funzionalmente identica alla progenitrice prima, e peraltro singolarmente disponibile a importanti incrementi quantitativi (ma non solo quantitativi); in ogni caso portatore di vita e regolatore dell'attività cellulare; in ogni caso sede e protagonista dei processi di riproduzione e di evoluzione. Il numero di forme viventi e quello complessivo di individui che nel giro di tre (o forse quattro) miliardi di anni hanno popolato e popolano la Terra è da ritenersi un elevato multiplo (si pensi solo alle popolazioni batteriche) del numero dei corpi che ruotano negli spazi celesti. Ebbene, il DNA che ha operato e opera in ogni singola cellula – si tratti di forme unicellulari, si tratti di forme pluricellulari (e addirittura quella di noi umani) – vi è esistito, e continua ad esistervi, grazie al fatto che a un certo remotissimo istante “è nata” una doppia spirale dotata già – al pari di tutte quelle che ne sarebbero derivate – della regolare e ben regolata capacità di sdoppiarsi e poi di raddoppiarsi, si nuovamente sdoppiarsi e nuovamente raddoppiarsi e così, del tutto regolarmente, ancora oggi di seguito. In ogni cellula essa vi esercita le sue mirabili funzioni perché già la prima doppia spirale ne era capace.

La conclusione di quanto immediatamente precede potrebbe essere la seguente. Caratteristiche fondamentali, comuni a tutti i viventi, sono la capacità di vivere individualmente e la capacità di riprodursi. Entrambe queste capacità – la vita di ogni singolo individuo, la sua riproduzione e l'evoluzione dei viventi – sono rese possibili dalla presenza, in ogni cellula, di una struttura capace di indurre, così regolandola, ogni sua attività. Vuol dire che già la prima forma di vita (se di vita è stata capace) era dotata della struttura morfo-chimica che già a quella prima forma, e poi a tutti i viventi, ha garantito, e continua a garantire, la capacità di vivere e di riprodursi. Voglio ancora ricordare che compito essenziale del DNA (col quale il DNA esaurisce il suo diretto intervento) è (attraverso l'intermediaria formazione dell'RNA) la continua produzione di proteine.

Ho prima ricordato che gli acidi nucleici e le proteine sono i costituenti essenziali, già dalle forme più antiche, delle cellule di tutti i viventi; il rilievo che ora aggiungo è che sempre, nelle forme più antiche come in quelle attuali, a costituire gli acidi nucleici continuano ad essere gli stessi quattro tipi di nucleotidi e sempre gli stessi venti tipi di amminoacidi continuano ad essere i componenti di tutte le proteine. Se tratta, senza dubbio, di rilievi del più alto interesse; ma soprattutto si tratta di rilievi estremamente importanti per quello ch'essi significano quanto all'origine della vita: che la nascita, e poi l'illimitata sussistenza della vita, sono state condizionate dal possesso – già nella protocellula iniziale – di una molecola di DNA che peraltro, per entrare in funzione e per dare in tal modo il via alla vita, doveva necessariamente disporre della presenza (tutti in elevato numero) di altri tipi di composti (essenzialmente quattro tipi di ribonucleotidi e venti tipi di amminoacidi).

Nasce, da questa affermazione, tutta una grande problematica. Per esporla, e per commentarla, vorrei che il lettore richiamasse alla mente una serie di fatti la cui valutazione potrà essere

utile per una discussione o, addirittura, per una conclusione finale (di cui ognuno – se confortato da serena convinzione – sarà comunque libero di decidere il senso).

Riprendo il discorso da cui ero partito. Si trattava della complementare e reciproca attrazione fra talune, stericamente ben determinate, basi azotate. Potrà stupire che io abbia deciso di cominciare questo mio componimento chiedendo attenzione a un certo tema e subito interrompendone lo svolgimento. Ma se a questa stranezza sono ricorso è stato per sottolineare il decisivo significato e la fondamentale importanza di un particolare che tutti i libri che ho visto ricordano, cavandosela peraltro con poche parole insufficienti a metterne in mostra, e a farne comprendere, il gran valore.

Ricordo che a formare un nucleotide concorrono tre diversi componenti che sono: a) una molecola di uno zucchero a 5 atomi di C che è il ribosio (più precisamente: il D-ribosio nei ribonucleotidi e il 2-desossi-D-ribosio nei desossiribonucleotidi); b) un gruppo fosforico; c) un anello eterociclico azotato chiamato 'base' nella terminologia corrente. Le basi azotate che partecipano alla costruzione dei diversi tipi di nucleotidi sono in tutto di 5 specie e appartengono a due diverse categorie: basi puriniche (adenina oppure guanina), la molecola delle quali è formata da due anelli rispettivamente esa- o penta-atomici; e 3 basi pirimidiniche costituite da un singolo anello esa-atomico (timina e citosina nei desossiribo- e timina e uracile nei ribonucleotidi). Ricordo altresì che tanto la base azotata quanto il gruppo fosforico sono legati allo zucchero e precisamente al C in posizione 1 le basi azotate e al C in posizione 3 o 5 il gruppo fosforico<sup>26</sup>.

Chiedersi quale dei tre costituenti della molecola dei nucleotidi sia più importante non avrebbe molto senso. Anche se con funzioni diverse, tutti e tre collaborano sia alla costruzione dei nucleotidi sia alla loro utilizzazione per la formazione degli acidi nucleici e in particolare del DNA (del quale soltanto intendo ora occuparmi riservandomi, al momento opportuno, qualche rilievo sull'RNA). Compito fondamentale dello zucchero è di tenere insieme, in una sola molecola, gli altri due componenti da uno dei quali (in collaborazione con l'altro) dipende la formazione e la funzionalità del DNA. Compito del gruppo fosforico è la polimerizzazione dei nucleotidi e pertanto la produzione di una lunga struttura filamentosa – un polidesossiribonucleotide – tenuta assieme da legami fosfodiesterici che vanno dal C in posizione 5 di ogni molecola di zucchero al carbonio in posizione 3 della molecola che lo segue. Compito della base azotata è la realizzazione delle capacità funzionali di questo tanto peculiare composto.

Del tutto inattiva finché sono liberi nel citoplasma ma a questo punto (cioè con l'avvio della costruzione del filamento di polidesossiribonucleotidi) già in funzione è la complementare attrazione fra le quattro basi puriniche e pirimidiniche. Per evitare ripetizioni (e anche perché come le cose si svolgono è a tutti noto) vorrei richiamare subito il risultato finale dell'operazione di costruzione di una molecola di DNA. Ne anticipo una descrizione provvisoria (e largamente inesatta) che penso utile alla precisazione di alcuni particolari. I filamenti di polidesossiribonucleotidi non restano mai singoli ma, a mano a mano che si formano e si allungano, si accoppiano col risultato di dar così origine a una molecola di DNA. L'importante processo è conseguenza della ora limitata attività delle basi azotate dei singoli nucleotidi di attirarsi reciprocamente e di legarsi fra loro mediante ponti di idrogeno. Quelli che erano (più precisamente: che sarebbero stati) dei filamenti semplici divengono invece delle coppie di filamenti, quanto a dire delle molecole di DNA.

La prima precisazione relativa alla struttura del DNA è allora la seguente: la molecola del DNA è – sempre e necessariamente – costituita da due filamenti paralleli e, per motivi sterici, insieme avvolti a spirale così da formare una doppia elica. L'asse di ognuno dei due filamenti è costituito dalla molecola di ribosio; le basi azotate sporgono verso l'interno della doppia elica e i gruppi fosforici che, in ognuna delle due catene, ne saldano la continuità, sporgono all'esterno. Una importante conseguenza della loro diversa struttura è che le basi puriniche sporgono verso l'interno della doppia spirale più delle basi pirimidiniche. Ciò nonostante la perfetta equidistanza e il perfetto parallelismo tra le due catene è garantito dalle leggi che regolano la complementare attrazione e il complementare accoppiamento tra le basi azotate. Restrizioni steriche, infatti,

---

<sup>26</sup> Ricordo che oltre a far parte degli acidi nucleici, taluni nucleotidi sono normalmente presenti in tutte le cellule solo allo stato libero e del chimismo cellulare sono indispensabili partecipi. Notissimo, per la sua particolare importanza, è l'adenosintrifosfato (ATP).

determinano che l'accoppiamento sia possibile solo tra una base purinica e una base pirimidinica. Ognuna delle due basi puriniche (o pirimidiniche), inoltre, può legarsi solo con una delle due basi pirimidiniche (o puriniche). In pratica, la complementarità è operante esclusivamente fra adenina e timina oppure fra guanina e citosina. Importante conseguenza di ciò è che in corrispondenza di una purina in un filamento, nell'altro si trovi sicuramente una pirimidina e dove in uno c'è una pirimidina ci sia, nell'altro, una purina. La somma delle due sporgenze, in conseguenza di ciò, è sempre esattamente la stessa e sempre la stessa, lungo la doppia spirale, è anche la distanza fra le due catene (3,4 Å)<sup>(27)</sup>. Ricordo altresì che l'attrazione fra basi complementari viene stabilizzata con legami a idrogeno che risultano sempre di tipo N-H - - O, oppure N-H - - N. È un particolare, quest'ultimo, che qui preciso riservandomi di spiegarne l'importanza in altra occasione.

Ancora non basta e ancora una volta devo prenderla alla larga. La legge della complementare ed esclusiva attrazione fra le basi azotate ci offre delle informazioni molto interessanti relative al metodo di costruzione della molecola di DNA. La molecola di DNA (dico la prima, quella che ha inaugurato la vita e che è stata - ed è - la madre di tutto il DNA di tutti i viventi) non è nata singola e si è poi raddoppiata. La molecola di DNA è nata doppia e doppia si è mantenuta sin dall'avvio della sua costruzione. Voglio dire che non c'è mai stata una fase della sua costruzione durante la quale il filamento era semplice in tutta la sua lunghezza. Non c'è mai stato un filamento semplice al quale un altro filamento semplice, e complementare, si è poi accostato, oppure sul quale si è costruito un filamento complementare per giustapposizione di singoli nucleotidi, l'un con l'altro via via saldati grazie ai rispettivi gruppi fosforici.

Alla base di tutto, che tutto regola e dal quale tutto dipende c'è, nella struttura del DNA, un particolare che tutti conoscono, che tutti sanno essere di fondamentale importanza, ma al quale (forse perché di nessun risalto morfologico o forse perché troppo semplice rispetto al compito che gli è affidato, o perché può essere causa d'imbarazzo) è molto difficile dare una spiegazione. La seriazione delle basi azotate non è mai, e mai è stata, casuale. Si tratta, infatti, di un rigoroso cifrario che prescrive, a chi tocca, la struttura e la funzionalità. È un cifrario chimico redatto non in cifre ma in molecole di basi, e a guidarne la redazione, e al tempo stesso la costruzione del doppio filamento, sono le basi stesse. Se ne dovrà riparlarne.

Il DNA è sempre stato doppio. L'affermazione è suggerita dal fatto che un filamento semplice nessuno ha mai potuto vederlo, ed è confermata dalla assoluta razionalità di questo fatto; che peraltro, proprio per la sua razionalità, pone numerosi problemi. Il primo dei quali è relativo alle origini.

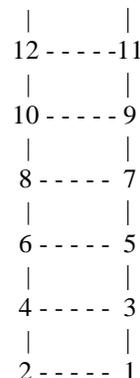
Com'è nato il DNA? L'alternativa è inevitabile: o è nato per caso, o perché ne è stata disposta la nascita. Il problema, evidentemente, non è ristretto al DNA; il suo carattere, anzi, è del tutto generale e potrà essere discusso - o quanto meno posto - a chiusura di questi scritti. Qui basterà estrarne un solo particolare che però, seppure singolo, suggerisce parecchie importanti questioni e pone, fra altri e per quanto qui interessa, due interrogativi. A uno di essi, peraltro, già è stato più sopra in un certo modo risposto, cosicché esso vien qui riproposto solo per memoria. L'interrogativo è il seguente: la prima molecola di DNA è nata già doppia oppure come filamento semplice che si è poi - immediatamente - raddoppiato? Ebbene, se si è trattato di creazione sono egualmente possibili entrambe le alternative; se invece si è trattato di "casualità" è da ritenere valida solo la prima alternativa. Fino a prova contraria, e anche per quello che avviene durante la vita del DNA, i fatti conosciuti danno concorde dimostrazione della necessità, per il DNA, d'essere sempre stato costituito da una doppia catena.

La seconda questione posta dal precedente interrogativo può essere così formulata: con quali modalità è avvenuta la costruzione della prima doppia catena del DNA? Non va dimenticato che l'avvenimento si è verificato una sola volta e ha segnato (o ha contribuito a segnare) l'avvio della vita. Lo dico a giustificazione del fatto che, nessuno avendo potuto assistervi, nessuno può garantire la descrizione da lui eventualmente proposta. Immaginare una possibile ricostruzione

---

<sup>27</sup> Ossia 3,4 decimilionesimi di millimetro. Ne preciso il valore solo per ricordare che l'unità di misura, nel complesso macchinario delle cellule, ne documenta l'indispensabile precisione e, insieme, ne esalta la meraviglia.

dei fatti non è difficile e questa è quella che (riservandomene la valutazione) io propongo. Un d-ribonucleotide ha dato il via alla complementare attrazione esercitata dalla sua base azotata e, come immediata conseguenza, sono avvenuti due fatti: un secondo d-ribonucleotide, con base azotata complementare, si è immediatamente legato al primo con ponte di idrogeno fra le rispettive basi azotate e contemporaneamente un terzo d-ribonucleotide si è legato al primo con legame fosforico fra le rispettive molecole di 2-desossi-D-ribosio. Nello stesso tempo la base azotata del d-ribonucleotide numero 3 ha fatto partire il suo richiamo e, mentre un quarto d-ribonucleotide con base ad essa complementare rispondeva alla chiamata e stabiliva un legame a idrogeno fra la propria base azotata e quella del d-ribonucleotide numero 3, il nucleotide numero 2 stabiliva un legame fosforico tra il proprio ribosio e quello del d-ribonucleotide numero 4. Un quinto d-ribonucleotide, frattanto, legava il proprio ribosio a quello del terzo con legame fosforico e, con legami complementari, la propria con la base di un sesto d-ribonucleotide; contemporaneamente un legame fosforico si stabiliva tra le molecole di ribosio del quinto e del sesto d-ribonucleotide. E così via (vedi la figura).



Si è trattato, insomma, di un rapido, successivo formarsi di coppie complementari di d-ribonucleotidi fra loro legati da ponti di idrogeno; coppie che contemporaneamente (a partire dalla seconda) legavano - con legame fosforico - il rispettivo zucchero a quello del d-ribonucleotide momentaneamente terminale del proprio filamento, dando in tal modo rapida origine a una molecola di DNA costituita, sin dall'inizio, da due filamenti fra loro complementari. Quanto lunga o, in altri termini, a quale lunghezza la doppia catena ha fermato - o ne venne fatta fermare - la crescita? La domanda è molto interessante e verrà ripresa (o solo ampliata) più avanti, dopo una piccola serie di considerazioni o di commenti. Qui basterà dire, del tutto genericamente, che la lunghezza della doppia spirale è stata determinata (evidentemente mi riferisco alla protocellula) dalla quantità di tipi diversi di proteine di cui la cellula abbisognava.

Un primo commento riguarda la complementarità dei due filamenti che, del DNA, compongono la catena; e intende essere una precisazione relativa a un precedente commento sulla complementarità delle basi azotate. Avevo detto (o questo ne era il sugo) che, dal momento che restrizioni steriche determinano che ciascuna delle quattro basi azotate (mi riferisco sempre alla nascita della vita e alla protoproduzione del DNA) poteva legarsi in maniera complementare con uno solo - di categoria diversa e sempre solo con quello - degli altri tre tipi di basi (con la conseguenza che i filamenti che compongono la catena di DNA non potevano (e sempre non possono) essere più di due, era indispensabile che nei due antistanti filamenti la distribuzione delle basi - e pertanto dei d-ribonucleotidi che ne erano portatori - fosse tale da dare a questa necessità piena soddisfazione. La cosa è certamente vera; ma solo come risultato. Così com'era fatta, l'interpretazione del rilievo poteva tradire la verità e far pensare che il raddoppio che ha segnato la nascita del DNA sia avvenuto fra filamenti già del tutto costruiti e di cui la reciproca accettazione è stata condizionata dalla casuale complementarità sull'intera loro lunghezza. L'eventuale, o probabile, equivoco andava chiarito; ma per farlo mi occorreva prima riaffermare - e così giustificare l'equivoca informazione - che la catena del DNA non è mai stata semplice, che sin dappprincipio essa è nata doppia e che a ottenere il risultato finale è stato il fatto che l'accoppiamento è sempre avvenuto tra d-ribonucleotidi che, solo per rendere definitivi sia il loro legame che la loro seriazione, si sono saldati l'un con l'altro - mediante legami fosforici - lungo tutta la doppia catena che così ne è nata.

Altri interrogativi a questo punto si presentano e altri problemi ne nascono. Di essi mi riservo di parlare in altre occasioni ma, fra i tanti, uno ce n'è su cui certamente si dovrà più avanti ritornare, ma che già qui vorrei proporre alla riflessione del lettore. Si tratta del problema della seriazione delle basi azotate lungo la doppia spirale del DNA. Un cenno già ne ho fatto poco addietro. Il problema è molto complesso ma soprattutto è molto importante. La seriazione delle basi del DNA detta, infatti, la composizione dei tanti diversi tipi di proteine che, per vivere, la cellula dev'essere in grado di sintetizzare. La seriazione delle basi del DNA, in altri termini, realizza, e regola, l'intera attività vitale della cellula. O anche: la seriazione delle basi del DNA

è il programma di vita delle cellule; o addirittura: la seriazione delle basi è la vita, la condiziona e, quanto meno, ne è la guida; detta le caratteristiche morfo-funzionali di ogni tipo di cellule, di ogni tessuto, di ogni organo e di ogni individuo di ogni specie già, necessariamente, dalla cellula che ha dato il via alla vita. Persino la trasmissione inalterata o più o meno ritoccata dei caratteri ereditari, di generazione in generazione, in questo consiste: nel trasmettere intatta, o con programmi ritoccati, la seriazione delle basi lungo la doppia spirale. Questo, addirittura, è il significato e questa è l'importanza della sessualità (lo dico con estrema grossolanità): il rimescolare in qualche modo, nel risultato della fecondazione, l'insieme di due seriazioni in qualche modo e più o meno diverse, così da sperimentarne i possibili vantaggi (<sup>28</sup>). In sintesi: nessuna cellula - si tratti di organismi unicellulari o, indifferentemente, pluricellulari - potrebbe aver vita, e vivere, se priva del *primum movens* costituito da basi azotate che, nel DNA della prima forma vivente, avevano ricevuto una condizionante seriazione.

Questi che ho elencato sono dati di fatto; e tanto più sono di particolare interesse in quanto - anche se non più di tanti altri - possono essere di valido aiuto nella scelta fra le alternative di cui al tanto spesso riproposto interrogativo.

La molecola del DNA: credo che i rilievi testé fatti consentano di affermare che nessun'altra molecola esista che possa, non dirò superare, ma nemmeno pareggiarne l'importanza. È la molecola del DNA che fa andare, e così realizza, la vita. I meccanismi della vita esigono la partecipazione di un complesso e complicato insieme di molti altri tipi di portentose molecole; ma tutte, per esistere e per poter funzionare, fanno capo al DNA. La struttura della cui molecola spicca, fra quella di tutti i tanti altri componenti della cellula, per la curiosa e ineguagliabile sua architettura: una lunga, incredibilmente lunga scala a pioli di cui i due fianchi sono il risultato del saldarsi insieme, uno dopo l'altro, in lunga fila, di un gran numero di corti segmenti elementari sostanzialmente tutti fra loro uguali; mentre i corti pioli che li tengono trasversalmente uniti si formano a seguito di un legame chimico fra antistanti radicali. Ebbene, l'edificio del DNA è (in scala microscopica) molto grande e, nel suo insieme, molto complesso: due caratteristiche ricche, entrambe, di significato e meritevoli, entrambe, di un commento.

Il DNA è un polimero. Entrambi i suoi filamenti costituiscono il risultato del legarsi in fila, uno dopo l'altro, di un numero, variabile in specie diverse di organismi ma sempre molto grande (e molto grande già nella molecola che ha dato l'avvio alla vita) di molecole di desossiribonucleotidi. Ho già ricordato che già ogni singola molecola di desossiribonucleotide ha una struttura piuttosto complessa perché risultante dal legarsi insieme di diversi componenti: un gruppo fosforico, uno zucchero e una base azotata. Ebbene: il punto importante, quello che determina - e spiega - assolutamente tutto (la lunghissima doppia catena, la sua conformazione e la sua razionalità) è il fatto che, dei tre componenti la molecola del nucleotide, uno solo esercita l'attività che realizza e che fa andare la vita ed è la base azotata, mentre gli altri due "non fanno niente". La vita è una cosa molto complessa e, per la vita, per avviarla e poi per farla andare, di basi azotate ne occorrono sempre moltissime. Per questo i desossiribonucleotidi, finché sono soli, non sono viventi. Bisogna metterne insieme uno stuolo, ma bisogna anche poter disporli in un determinato ordine: necessità che condiziona tutto il resto e il cui appagamento, mentre ha comportato tutta una serie di mirabili realizzazioni, dà piena ragione di perché il DNA e delle modalità del suo funzionamento. Per darne conto - qui a grandi linee e con riserva di entrare in qualche particolare in una prossima puntata - dovrò far qualche aggiunta e qualche ritocco alla precedente e genericamente schematica descrizione della natale, e primogenita, formazione del DNA.

La prima cosa cui dare il massimo rilievo è, di per sé, molto modesta: è una chimica - vorrei dire - da poco e quanto mai elementare. Si tratta della capacità di reciproca attrazione e formazione di legami a idrogeno (deboli al punto di farsi e disfarsi con estrema facilità) fra una base azotata purinica e una base azotata pirimidinica reciprocamente complementari: adenina con timina oppure guanina con citosina. È un particolare, si direbbe, da niente; eppure su di esso è nata e su di esso tuttora poggia la vita. Addirittura si può dire che più di questo, anche quando è nel trionfale pieno delle sue funzioni, il DNA non fa: a due a due le sue basi azotate complementari quando occorre si accoppiano e quando occorre si disaccoppiano, in tal modo ottenendo

<sup>28</sup> Si tratta del risultato che l'intervento della meiosi ottiene dalla gamia. Chi ne conservasse solo sbiaditi ricordi dovrebbe rinfrescarli senza attendere che, solo alla fine di questa serie di scritti, io ne parli

che la cellula viva e che la vita continui, si riproduca e si evolva. Di qui il grande rispetto e la giusta e non meno grande considerazione cui ha diritto la legge con la cui celebrazione ho avviato il presente scritto: quello della reciproca attrazione fra basi azotate complementari.

Perché tutto ciò si realizzi però, e come poco sopra avevo detto, una sola coppia di basi azotate non basta e ne occorrono anzi moltissime messe in fila in un particolare (“fortunato” e - in ogni modo - sapiente) ordine. Importante conseguenza di questa assoluta necessità è che quest’ordine col quale le coppie di basi si sono una dopo l’altra formate sia rigidamente mantenuto per sempre: voglio dire nella cellula che ha inaugurato la vita e poi, di generazione in generazione, in tutte le cellule figlie e, di generazione in generazione, in tutti i viventi (fatte salve le modifiche che stanno alla base dell’evoluzione)

Nessuno ha assistito allo svolgimento dei fatti e nessuno può presumere di poterne fare una esatta descrizione. Il risultato dei fatti, voglio dire quale ne sia la struttura e in che modo il DNA funzioni, lo conosciamo peraltro abbastanza da proporre una interpretazione del come e del perché si sono svolti i fatti che, una volta per sempre, hanno dato origine alla vita (o, più modestamente, ne hanno consentito la realizzazione) e del perché delle caratteristiche morfo-funzionali assegnate alla doppia spirale.

Come ho detto nella precedente - e persino troppo schematica - descrizione, la costruzione del DNA è cominciata con l’attrazione di una base azotata nei confronti della sua complementare e l’accoppiarsi delle due basi mediante ponti di idrogeno. Questo mio modo di esporre il fatto potrà essere causa, al lettore, di qualche perplessità; più correttamente avrei dovuto dire che due basi reciprocamente complementari, reciprocamente attrattesi, si sono reciprocamente saldate insieme. Ma se già nella precedente sommaria descrizione io avevo preferito dar conto del fatto nella maniera usata qualche riga più su, un motivo c’è, è di decisiva importanza, e lo spiegherò poche righe più avanti.

Un mattone, il primo mattone, può essere il punto di partenza per la costruzione di una torre ma, per ottenere la torre, moltissimi altri mattoni dovranno esservi via via sistemati sopra. La stessa cosa è dovuta essere fatta per ottenere una operante molecola di DNA: moltissime altre coppie di basi si sono dovute porre una sopra (più esattamente: di fianco) all’altra per ottenere la lunga, lunghissima doppia fila cui spetta di dare anima alla vita. (Si potrebbe anche osservare che per costruire la torre non basta mettere mattoni sopra mattoni. Bisognerebbe avere, in mano o in testa, un preciso e ben ponderato progetto. Ma con questa osservazione si va nel difficile e basterà osservare che la costruzione è riuscita “come se” fosse stata la realizzazione di un sapiente progetto).

Una lunghissima doppia fila, ho detto. Ma devo subito aggiungere che per comporre la fila, perché la fila resista nello stesso ordine, perché non si scomponga e perché funzioni non basta aggiungere alla prima una seconda coppia di basi, poi una terza alla seconda, una quarta alla terza e così via, una dopo l’altra, un grande, grandissimo numero di coppie di basi. Bisogna soddisfare a due tipi di necessità. Prima di tutto bisogna dare consistenza alla costruzione, così che possa reggere senza limiti di tempo; inoltre bisogna che la composizione delle singole coppie, la loro quantità e l’ordine della loro seriazione siano tali da garantire, al tutto, la necessaria funzionalità.

Quanto all’armatura che regge la doppia fila, la prima cosa da dire è che ad essa è richiesta esclusivamente la capacità di sostenere la costruzione, peraltro senza partecipare alla sua attività funzionale e senza intralciarla. Una volta costruita, dunque, la doppia fila deve durare senza limiti di tempo: voglio dire finché la cellula non muoia o, addirittura, se la cellula si divide in due cellule figlie, deve poter trasmettersi, intatta, a entrambe le cellule figlie. Va peraltro chiarito che più che di sostegno in senso letterale, compito della “armatura” è di tener legate definitivamente insieme, nell’ordine col quale sono state costruite, le coppie di basi.

Mi si consenta una descrizione personale dello svolgimento dei fatti che hanno portato alla realizzazione del DNA e, con quella del DNA, alla realizzazione della vita. L’interpretazione è personale e non pretende d’essere realistica in ogni suo punto; ma, rispetto a quella convenzionale, ha forse il pregio di far intendere meglio, e meglio valutare, il risultato ottenuto e il suo perché.

La prima cosa da sottolineare è che il meccanismo, peraltro identico, viene applicato contemporaneamente ma separatamente, a ognuna delle due già accoppiate basi. Il particolare è di

fondamentale importanza perché, terminata che sia la costruzione della doppia catena, garantisce ai due filamenti l'indispensabile libertà di momentanea separazione che ne condiziona la funzionalità.

La seconda cosa da precisare è che la costruzione del congegno è frutto di due distinti processi, probabilmente successivi ma pressoché contemporanei. Prima di tutto entrambe le basi azotate, già complementariamente accoppiate, saldano a sé, ciascuna per proprio conto, una molecola di desossiribosio mediante un legame tra il proprio azoto - in posizione 9 se si tratta di una purina (adenina o guanina) e in posizione 3 se si tratta di una pirimidina (citosina o timina) - e il carbonio in posizione 1 del desossiribosio. A questo momento il risultato di tale unione (risultato che, ovviamente, viene conseguito specularmente da entrambe le basi) è la formazione di un nucleoside; che peraltro diventa subito un nucleotide perché immediatamente, e a mano a mano che la formazione della doppia catena procede, un legame fosforico (che - come già ho avuto occasione di dire - ogni volta va dal carbonio in posizione 5 della precedente al carbonio in posizione 3 della successiva molecola di zucchero) riunisce in maniera definitiva la prima coppia alla seconda, la seconda alla terza, e così via.

Due annotazioni vorrei fare qui, e questa è la prima. Evidentemente la prima coppia di d-ribonucleotidi non è ancora un polimero e tanto meno è già DNA. Del quale peraltro, fattasi pronta a legare a sé una seconda coppia, la prima coppia ha già rivelato le caratteristiche strutturali che, già a questo punto della sua formazione, sono proprie del DNA; e che - nel momento in cui la doppia fila avesse raggiunto una sufficiente lunghezza - del DNA sarà atta a realizzare anche le funzioni. A quale numero di coppie di basi la doppia fila ne diviene capace? Un numero fisso non c'è ma una risposta si può dare: la doppia fila potrà essere chiamata DNA quando avrà raggiunto il numero di coppie occorrenti alla formazione di un cistrone. Ma il numero non è fisso e, inoltre, una molecola di DNA fornita di un solo cistrone non è pensabile nemmeno come ipotesi. Per vivere, una qualsiasi cellula abbisogna di un grandissimo numero di enzimi; ne viene che con un solo cistrone la vita non sarebbe mai nata.

La seconda annotazione. Ho appena fatto osservare che, da sola, la prima coppia di basi complementari non ha - e infatti non è possibile che possa avere - le caratteristiche funzionali del DNA. Eppure già è in possesso delle caratteristiche fondamentali dalle quali dipende che il DNA possa fare quello che da lui si aspetta e che è condizione di vita.

I fattori principali su cui poggia la vita sono il DNA e le proteine. Quanto alle proteine, che sono le realizzatrici sia delle strutture che del chimismo di ogni cellula, esse sono sempre presenti nel grandissimo numero di tipi diversi che è richiesto dal chimismo della vita. In ogni caso le proteine sono dei lunghi filamenti che risultano dal concatenarsi assieme di un numero variabilissimo ma sempre cospicuo di amminoacidi che, alla realizzazione di queste file, concorrono in venti diversi tipi, non tutti necessariamente, né tutti presenti in egual numero. Oltre che per le differenze che da ciò derivano, i diversi tipi di proteine si distinguono per l'identità e l'ordine con cui, nella lunga fila, i diversi tipi di amminoacidi si susseguono. È dalla variabilità di questi fattori che dipende la variamente specializzata capacità funzionale dei diversi tipi di proteine.

Mi scuso per la lezioncina sicuramente superflua per il lettore, ma necessaria a me per dar ragionevolezza al mio esposto. Per analogo motivo devo ricordare che, ordinare la produzione di proteine e dettarne, in ogni suo particolare, la struttura: questo, e non altro che questo, è il compito la cui scrupolosa e minuziosa esecuzione fa del DNA - una volta lui stesso costruito, e costruito una volta per sempre - il regolatore e, in certo senso, il donatore e il reggitore della vita di ogni singola cellula di ogni vivente già a partire da quello primo.

Per funzionare il DNA deve sapere di quali necessità, in ogni singolo e successivo momento della sua vita, ha bisogno la cellula; e deve sapere quale composizione devono avere le proteine per essere capaci di soddisfarne il bisogno. Come si svolgano le cose il lettore lo sa e questo basta. Un particolare, peraltro, ritengo solleciti la nostra riflessione.

Si disputa se la nascita della vita sia stata resa possibile dalla preesistenza delle proteine rispetto agli acidi nucleici o dalla preesistenza degli acidi nucleici rispetto alle proteine. Effettivamente, in epoca prebiotica le condizioni ambientali (non tollerabili dalla vita) favorivano la sintesi spontanea di una quantità di composti organici quali (fra numerosi altri) acidi nucleici e proteine. Diamo per scontato che questi composti si siano conservati così da essere ancora pre-

senti quando le condizioni ambientali non ne consentivano più la produzione spontanea e favorivano, invece, la nascita della vita della quale avrebbero determinato la comparsa. Il fatto è peraltro che, per funzionare, alla vita non basta la generica disponibilità di composti poliamminocidici e polinucleotidici. Per poterli utilizzare, la vita esige dalle proteine (per brevità mi riferisco solo alle enzimatiche) la più stretta specificità sia di substrato che di reazione. Ciò comporta una altrettanto stretta specificità di struttura; struttura che per ogni singola molecola proteica che viene sintetizzata, e durante tutta la vita della cellula, viene dettata, e addirittura imposta, dal DNA. Le proteine, dunque, sono figlie del DNA. DNA significa acido polidesossiribonucleico e anche di questo acido l'ambiente prebiotico consentiva la sintesi, del tutto casuale, di tipi più diversi sia per la quantità che per l'ordine dei monomeri, con questa importante conseguenza: che le proteine di cui questi polinucleotidi potevano indurre la sintesi erano inutilizzabili o addirittura erano d'ostacolo alla nascita della vita.

Gli studiosi della nascita della vita sono stati, e continuano a essere, tanti. Ovviamente, peraltro, alla nascita della vita nessuno ha assistito e di ciò l'ovvia conseguenza è che tutti hanno il diritto di tentarne la descrizione e di immaginarne il succedersi - garanti le leggi della fisica e della chimica - di altri fatti. Ma i fatti conosciuti come certi non sono (né, del resto, possono essere) d'aiuto alle tesi proposte. L'unico fatto certo è che la verità delle proposte spiegazioni non è mai sperimentalmente dimostrabile, cosicché una loro ragionevole critica non può considerarle altro che accettabili, o anche non accettabili, ipotesi. Il problema è sempre quello: caso o creazione? V'è chi la pensa in un modo e chi nell'altro; ma c'è anche chi - tanto onestamente quanto lodevolmente - è tormentato dal dubbio.

Vi sono fatti - accertabili - che (anche questo, peraltro, è soltanto un parere) possono dare un qualche orientamento nei confronti del ritornante interrogativo. Di questi fatti, uno riguarda il DNA e, di questa molecola, la costruzione: il suo andamento e, del suo andamento, il significato. Questo andamento, per cercar di capirlo, io mi permetto di scomporlo in fasi successive così da poterne fare un certo commento: lo dico perché, il succedersi dei fatti, non è detto che, nella realtà, sia stato conforme alla esposizione che qui di seguito mi permetto di farne. Per questo motivo, e per non pretendere troppo, userò i verbi al tempo presente (che non ha, come avrebbe invece il tempo passato, la presunzione d'essere fedele alla realtà storica).

Per ottenere il risultato (a seconda dell'interpretazione dello studioso: razionalmente oppure casualmente prescelto) la costruzione della molecola di DNA deve necessariamente cominciare con la scelta della base azotata cui attivare il potere di specifica e complementare attrazione della base cui accoppiarsi. Mi permetto di ricordare che, libere nel citoplasma, le basi azotate dei nucleotidi non si attirano, e che, attivata che sia, la molecola della prescelta base azotata, evidentemente, non è il DNA; però ne è già parte. Ciò significa che, con la sua posizione nella costruenda molecola di DNA, la prima base azotata già decide - del primo cistrone di questa molecola - su quel che riguarda l'attività funzionale. Non è ancora il DNA, questa prima base azotata; ma, prescelta che sia, già ne esercita le funzioni. Non va dimenticato che l'attività di ogni proteina è garantita dalla giusta seriazione dei vari tipi di amminoacidi che la compongono; e che questa seriazione dei vari tipi di amminoacidi proteici è la controfigura della seriazione delle basi azotate lungo la molecola del DNA; del quale, di conseguenza, già la prima base deve avere una ben determinata identità. Che se invece è sbagliata, sbagliata risulterà anche l'iniziale seriazione degli amminoacidi nelle proteine di cui verrà comandata la costruzione.

A far da capofila della nascente (o ancora nascitura) molecola di DNA non può dunque essere una qualsiasi base azotata ma quella, e solo quella, capace di garantire (assieme alle altre basi azotate) la giusta scelta dell'amminoacido (e solo di quello) che sarà capofila della proteina di cui occorre la costruzione. Ma a far la giusta scelta una sola base non può bastare; se così fosse ne occorrerebbero di tanti diversi tipi quanti sono i tipi di amminoacidi tra i quali via via individuare quello giusto; ma, mentre di amminoacidi ne esiste una ventina di tipi diversi, le basi azotate che la vita usa in queste faccende sono solo quattro (mi scuso se ancora una volta rammento particolari già richiamati sia in questa che in precedenti puntate). La difficoltà - dunque già prevista e già superata - è risolta con lo stabilire che alla individuazione dei diversi amminoacidi cooperi insieme, nel messaggero, una tripletta di basi. Ne deriva che, nel linguaggio degli studiosi, ma anche nella pratica dell'attività cellulare (sebbene con diverso linguaggio) a ogni singolo amminoacido corrisponda una sigla che in due modi precisa il corrispondente ammino-

cido: con l'iniziale maiuscola del nome di tre basi e con l'ordine col quale, nella sigla, le tre iniziali si succedono.

Da sola, dunque, la prima base azotata non può far nulla oltre a quello che già fa e che già è molto: è già una, e già ne è la prima, del primo terzetto di terne cui corrisponde - attraverso la formazione di un messaggero - un preciso amminoacido. Nell'attesa che il terzetto di terne si completi, e nell'attesa ancora che ne venga richiesto l'intervento, la complementare attrazione delle basi vien soddisfatta - e così tacitata - col loro complementare accoppiamento con un'altra base. Il risultato è la formazioni della prima coppia di basi azotate complementari. Ciascuno dei componenti di questa prima, allora, subito fa quello che poi faranno, ognuno per proprio conto, i due componenti delle successive coppie: provvedono cioè, ognuno per proprio conto, a legarsi con una molecola di d-ribosio dalla quale partirà un legame fosforico che aggancerà, separatamente l'una dall'altra, le due basi che subito costituiranno la seconda coppia e così, una dopo l'altra, la terza, la quarta, la quinta e via di seguito.

Un commento chiarificatore ritengo sia necessario. Credo che ogni lettore di quel che precede ne sia rimasto scandalizzato. I libri di testo, per lo più, la raccontano in maniera del tutto diversa e io la riassumo in due parole. Effettuata la sintesi delle quattro basi azotate cicliche prescelte, il citoplasma cellulare le utilizza per ottenere la sintesi dei nucleotidi e, in particolare, dei d-ribonucleotidi. Per questo le basi azotate vengono legate a uno zucchero, il 2-desossi-D-ribosio fosforilato, e i d-ribonucleotidi così sintetizzati sfruttano l'attrazione complementare che, inesistente finché erano liberi, si è attivata, nelle basi azotate, col loro particolare impiego; e legandosi in fila con legami fosforici, e via via accoppiandosi con d-ribonucleotidi via via complementari alle rispettive basi, costruiscono la doppia fila del DNA.

Ebbene, questo racconto è un inganno. Le cose non si svolgono così. Addirittura il DNA non viene mai costruito. L'errore sta nell'uso del verbo al tempo presente. La formazione del DNA è avvenuta un'unica volta: quando è nata la vita; e il fatto non si è mai più ripetuto. Il DNA si trasmette e, sin dall'origine della vita, si è trasmesso di cellula in cellula e di generazione in generazione. Quando una cellula si divide, entrambe le due cellule figlie si trovano a essere dotate di una doppia catena di DNA; ma non se lo sono fatto loro *ex novo*: nessuna cellula, dopo la prima, ne è stata capace e, fra l'altro, questo dimostra che se la prima forma di vita non fosse stata capace di fare quello che poi hanno fatto, fanno e sempre faranno tutte le cellule che per riprodursi si dividono, con la morte della prima cellula sarebbe morta anche la vita.

Quel che avviene quando, per riprodursi, una cellula si divide, è molto semplice; e io approfitto dell'occasione per farne, qui, un piccolo commento. Per darne un'idea concreta basterà dire che, per trasmettersi, la doppia catena del DNA fa quello che già ripetutamente ha fatto durante la vita della sua cellula quando ordinava la sintesi dei messaggeri: separa i due filamenti della sua doppia catena. Li separa, peraltro, non solo su uno o su alcuni tratti, ma sull'intera sua lunghezza; e immediatamente non uno solo ma entrambi i due filamenti, ognuno per conto proprio, provvedono a saldarsi in maniera complementare non con ribonucleotidi (come quando si trattava di formare i messaggeri) ma con d-ribonucleotidi. Per dare un'idea meno vaga di quello che realmente avviene, credo di dover precisare che lo sdoppiamento della doppia catena non è mai contemporaneo su tutta la sua lunghezza ma, come schema più o meno generale, comincia a una sua estremità e progressivamente (ma anche molto rapidamente) si sposta sino all'estremità opposta; e, a mano a mano che lo sdoppiamento procede, ognuna delle basi interessate e momentaneamente semplici - dell'uno come dell'altro filamento - immediatamente si raddoppia, ciascuna per proprio conto, in maniera complementare. Come se, raddoppiandosi, la doppia catena generasse due doppie catene figlie, in tutto e per tutto identiche - per l'identità, la complementarità e la seriazione delle basi che le compongono - rispetto alla doppia catena "materna". La cellula allora si divide ed entrambe le cellule figlie si trovano ad avere lo stesso identico patrimonio che aveva la cellula madre (non è - qui - il caso di complicare le cose con l'evoluzione). Un particolare ancora val la pena di sottolineare. Il proprio patrimonio genico nessuna cellula se l'è fatto da sé; gliel'ha fatto, e gliel'ha trasmesso, la cellula madre che, a sua volta, l'aveva ricevuto dalla sua. E una conclusione merita di essere sottolineata: fatto salvo il caso delle cellule dei tessuti embrionali (e quindi anche quelle degli unicellulari), interessatissimo alla produzione di ribonucleotidi e di acidi ribonucleici, il metabolismo cellulare non è mai interessato alla produzione di d-ribonucleotidi né, tanto meno, ai loro polimeri (lo diviene peraltro, come subito dirò, se la cellula deve dividersi). Definitivamente confezionato in doppia

rò, se la cellula deve dividersi). Definitivamente confezionato in doppia spirale, il proprio patrimonio genico - a ogni cellula e a ogni individuo unicellulare - gliel'hanno confezionato direttamente i rispettivi genitori e indirettamente (una volta ancora: a parte le varianti evolutive) la cellula che, per prima, ha inaugurato la vita. Come si costruisce il DNA ? I libri lo spiegano benissimo, ma dovrebbero usare i verbi esclusivamente al passato remoto.

Faccio qui, e come fra parentesi, un'osservazione che reputo interessante ma che, se fatta poco sopra, avrebbe inopportuno interrotto il filo del discorso. Quel che caratterizza - e addirittura realizza l'intera vita sia degli unicellulari che delle cellule dei tessuti adulti o definitivi dei pluricellulari - è l'ininterrotto sdoppiarsi e raddoppiarsi di tratti (i cistroni a ogni momento interessati) dei due filamenti che compongono ogni molecola di DNA. E quello che, con questo suo continuo palpitare, la doppia catena del DNA ottiene è l'ininterrotto e sempre controllato andare del metabolismo, condizione di vita. La realizzazione di questo obiettivo è, com'è ovvio, affidata al comportamento delle due, ora qua e là disaccoppiate, catene. Sdoppiata che si sia (in corrispondenza ai cistroni in ogni momento interessati), una di esse, e sempre la medesima, subito si riaccoppia lungo tutta la fila ma, per farlo, accetta esclusivamente le molecole di ribonucleotidi necessarie per la confezione dell'RNA messaggero. Il filamento gemello, invece, rifiuta ogni nuovo accoppiamento e, per farlo, aspetta che, licenziato il messaggero, il filamento fratello sia tornato libero. Del tutto diverso è il comportamento del DNA allorché la cellula deve riprodursi e deve, per questo, dividersi. Ne ho già fatto, poco addietro, la descrizione e qui ne basta il richiamo. A mano a mano che si separano, non più uno solo ma entrambi i filamenti lavorano ed entrambi si raddoppiano accettando, l'uno e l'altro, non più ribonucleotidi ma - radicalmente mutando (per quanto riguarda il filamento che costruisce il messaggero) l'ordinario comportamento delle medesime strutture - esclusivamente d-ribonucleotidi.

Il commento. Prima di dividersi la cellula aveva esercitato, per un tempo più o meno lungo, una "normale" attività vegetativa caratterizzata, per quanto riguarda i due filamenti del DNA, da un ben preciso e del tutto caratteristico comportamento. Ma lo cambiano entrambi radicalmente se "avvertiti" che la cellula deve dividersi; e ciò avviene sia negli uni- che nei pluricellulari. Ho fatto questo rilievo non perché si tratti di un fatto misterioso, ma perché esemplare dell'estrema finezza - o forse sapienza - con la quale sono previste (già nella forma che per prima ha saputo sia vivere che riprodursi) le tanto diverse necessità dell'attività vegetativa e dell'attività riproduttiva nonché le modalità di risolverle.

Implicito, in quanto ora detto, c'è un particolare che, sebbene ovvio, ritengo meriti d'essere esplicitamente richiamato. Quando, per moltiplicarsi, una cellula abbandona l'attività vegetativa e, per divenire cellula madre, dà un indirizzo per lei del tutto nuovo al metabolismo relativo alla produzione di acidi nucleici e poi si divide in due, divisa che si sia quella cellula non c'è più e, al suo posto, ci sono due cellule figlie.

Ancorché ovvio, qualche rilievo merita d'esser fatto. Il metabolismo cellulare che porta alla produzione di acidi desossiribo- al posto (quanto meno parziale) degli acidi ribonucleici, viene effettuato non più di un'unica volta nella vita della cellula: cosa ovvia dal momento che la divisione cellulare porta alla scomparsa della cellula madre. Che l'impiego di questo "nuovo" tipo di metabolismo sia legato a questa riproduzione lo dimostra il fatto ch'esso non compare mai durante la vita vegetativa e rimane "ignoto" alle cellule (come quelle dei tessuti adulti) che non si riproducono e che, prima o poi, finiranno col morire senza aver mai rivelata la nascosta capacità di farne ricorso. Ciò che può peraltro avvenire a seguito di stimoli sperimentali, o anche naturali, ma di non normale intervento.

Ho appena affermato che la produzione di acidi d-ribonucleici avviene una volta sola e solo nelle cellule che devono dividersi e così, e come tali, scomparire. La verità dell'affermazione è ovvia ma esige un commento. Qual è il significato di questa regola? Anche la risposta è ovvia: il DNA è un polimero costituito da due parallele catene di molecole di acidi desossiribonucleici; per dar luogo alla produzione di due cellule figlie la cellula madre si divide letteralmente in due metà e attribuisce una delle due catene a una e l'altra catena all'altra delle due, a questo punto non ancora separate, cellule figlie. Prima ancora di farne la consegna, che sarebbe un'eredità incompleta e non utilizzabile, la cellula madre provvede alla costruzione - su ognuna delle due momentaneamente singole catene - della catena rispettivamente complementare (per risparmiare parole il richiamo è del tutto schematico; ma, come vadano realmente le cose l'ho già ricordato

poco addietro). Le due doppie catene in tal modo generate sono rigorosamente identiche sia fra loro che rispetto a quella che era la doppia catena della cellula madre. Lo sono addirittura al punto che ognuna di esse si trova ad avere ereditato una delle due catene che insieme formavano il DNA della cellula madre. Ciò spiega perché la cellula madre non possa sopravvivere alla sua riproduzione per divisione; ma è anche la dimostrazione del fatto che la morte della cellula madre (o, più corrispondente al vero: la scomparsa - come tale - della cellula madre, tutti i componenti della quale rimangono peraltro vivi e vivi si tramandano) non comporta la morte, e tanto meno l'inattivazione, del suo DNA che anzi, pur dividendosi e immediatamente raddoppiandosi a mano a mano che si sdoppia, si tramanda di cellula in cellula o - sin dalla prima volta sempre lui o sempre in nuove copie - di generazione in generazione di viventi.

In sintesi. Prima di dividersi la cellula madre provvede al raddoppio d'entrambe le catene del suo DNA, cosicché quelle che le due cellule figlie - una per ciascuna - ereditano sono già due doppie catene perfettamente complete e identiche sia fra loro che rispetto a quella che dava vita alla cellula madre. Una differenza peraltro c'è; l'ho già poco sopra segnalata e se ora la riprendo è per le considerazioni ch'essa consente.

È regola generale che dei due filamenti del DNA uno solo, e sempre quello, provveda alla costruzione dei messaggeri, mentre l'altro sopporta passivamente il temporaneo disaccoppiamento dei suoi cistroni. Di qui il nome di "elica (o filamento) trascrivente" che sottolinea questo fatto. Ebbene, l'eredità che le due cellule figlie ricevono non è (o non appare) uguale nel senso che a una vien dato il filamento trascrivente e all'altra il filamento che, per intenderci, chiamerò "inoperoso". Prima di separarsi definitivamente, in realtà, entrambi i filamenti si raddoppiano cosicché la doppia catena che una cellula figlia riceverà è frutto del raddoppio di quello che, nella cellula madre, era il filamento trascrivente; mentre all'altra cellula andrà il raddoppio del filamento "inoperoso". Il risultato è che il filamento trascrivente, raddoppiandosi, genera un filamento "inoperoso"; mentre, raddoppiandosi, il filamento "inoperoso" dà origine a un filamento "trascrivente". Utilizzando la complementarità i due filamenti si scambiano le funzioni e tutto procede regolarmente.

Una domanda. Credo sia lecito ritenere che i fatti che avvengono oggi nelle cellule che - per riprodursi per via vegetativa - si dividono, ripetano esattamente quelli che hanno accompagnato la riproduzione "per divisione" della cellula che per prima ha vissuto e si è per prima riprodotta. E ritengo che il fatto cui vorrei dar rilievo meriti per due motivi particolare interesse. Il primo motivo è ch'esso dimostra che per vivere (perché la vita si accenda, continui e si trasmetta; in sintesi: perché la vita sia) i filamenti del DNA devono obbligatoriamente essere due. La dimostrazione visiva di ciò continua a offrircela il rigoroso cerimoniale che - quando una cellula si divide - regola lo sdoppiamento della doppia molecola di DNA e l'immediato raddoppiamento dei suoi due filamenti. Benché rapidissimo su tutta la sua estensione, lo sdoppiamento della doppia molecola non è mai assolutamente contemporaneo su tutta la sua estensione cosicché, fino all'ultimo, i due filamenti sono tenuti assieme. Il raddoppiamento di entrambi è in ogni modo immediato, cosicché lo sdoppiamento dei due filamenti si conclude con la produzione di due nuove coppie di filamenti; e in ognuna delle due coppie un filamento era parte della coppia originaria mentre l'altro filamento è di nuova generazione. La doppia catena della cellula madre si è dunque divisa in modo da trasmettere alle due cellule figlie, intatto e per intero, il suo programma d'azione; ma, contemporaneamente, in modo che la doppia catena, e il patrimonio genetico della sua doppia catena, vengano ereditati - immutati - da entrambe le due cellule figlie. Ed è per ottenere questo risultato che a questo momento, e dunque mentre si separano, avviene che entrambi i due filamenti cambiano radicalmente il loro comportamento.

Compito del filamento trascrivente, fino a questo momento (cioè fintantoché era parte funzionale della doppia catena della cellula madre) era infatti la sintesi dei messaggeri. L' $\text{RNA}_m$  è un polimero di acidi ribonucleici e, per ottenere la formazione dei messaggi, i cistroni del filamento interessato erano abituati a ricorrere alla reciproca attrazione complementare così da allineare su di sé, in opportuna sequenza, sempre e solo acidi ribonucleici. Ma a questo momento - per la prima e ultima volta nella vita di cui è stato parte - il filamento trascrivente cambia lavoro e chiama a sé (con pari ricorso alla complementare attrazione delle rispettive basi) esclusivamente acidi d-ribonucleici così da ottenere *una tantum* - in ogni suo cistrone e mentre è ancora parte della cellula madre - non già la compilazione di un messaggio ma la costruzione su di sé di

un nuovo e complementare filamento inoperoso, per tal modo ottenendo il ripristino del normale raddoppio e della normale struttura di una nuova catena di DNA composta da un filamento trascrivente, produttore di messaggi (quello ereditato dalla cellula madre) e da un filamento inoperoso (quello di nuova produzione) costituiti, entrambi, da acidi d-ribonucleici.

Opposto, ma peraltro corrispondentemente analogo, è il comportamento del filamento che durante l'intera vita della cellula madre doveva rimanere inoperoso. Separatosi dal suo complementare (e a mano a mano che si sdoppia) esso entra in attività e, per la prima e (per ora e probabilmente) ultima volta, si raddoppia costruendo su di sé un nuovo filamento complementare trascrivente (ciò che ovviamente richiede l'esclusivo richiamo, e l'esclusiva accettazione, di d-ribonucleidi). Per tal modo, e analogamente alla gemella, anche questa nuova catena di DNA risulta costituita da due filamenti; ma ereditato dalla cellula madre quello inoperoso e di nuova costruzione quello trascrivente.

Alla formazione e alla separazione delle due doppie catene fa seguito la separazione in due parti del protoplasto materno; separazione che viene resa definitiva con la produzione della rispettiva parete da parte delle oramai due nuove cellule; e, così ritornato alla normalità strutturale, il DNA di ciascuna cellula immediatamente ritorna anche alla normalità funzionale che è condizione di vita: in ognuna delle due cellule figlie una delle due catene (evidentemente non una a caso, ma infallibilmente quella cui spettava di farlo) ritorna alla sua normale inoperosità; mentre l'altra catena (quella trascrivente) senza indugi riprende i suoi richiami alle molecole di acidi ribonucleici e alla regolare e incessante dettatura di messaggi mediante i quali dominare - e così regolare, attraverso il metabolismo - la vita.

*Ovvi motivi di spazio mi obbligano a rinviare alle prossime puntate la conclusione delle cose che in questa sono state dette. Tra queste cose, peraltro, ve ne sono che, quanto meno per quel che riguarda la loro interpretazione, sembrano contraddirmi. Non solo per motivi di spazio, ma ancor più perché queste apparenti contraddizioni troveranno nelle prossime automatica spiegazione, chiudo qui la presente puntata.*

#### NOTA DEL REDATTORE

Le «prossime puntate» non sono state portate a termine. All'alba del 18 novembre 1998, all'età di quasi 93 anni, Sergio Tonzig cessava di vivere.