

ATTI

- 6 -

La logica dell'evoluzione dei viventi

Spunti di riflessione

Atti del XII Convegno del Gruppo Italiano di Biologia Evoluzionistica
Firenze, 18-21 febbraio 2004

A cura di
Felicità Scapini

Firenze University Press
2005

La logica dell'evoluzione dei viventi : spunti di riflessione : atti del XII convegno del gruppo italiano di biologia evolutiva : Firenze, 18-21 febbraio 2004 / a cura di Felicita Scapini. – Firenze : Firenze University Press, 2005.

(Atti ; 6)

<http://digital.casalini.it/8884533686>

Stampa a richiesta disponibile su <http://epress.unifi.it>

ISBN 88-8453-368-6 (online)

ISBN 88-8453-369-4 (print)

575 (ed. 20)

Evoluzione

Immagini di copertina e di retrocopertina: Silvia Amodio

© 2005 Firenze University Press

Università degli Studi di Firenze

Firenze University Press

Borgo Albizi, 28, 50122 Firenze, Italy

<http://epress.unifi.it/>

Printed in Italy

Indice

| | | |
|--|-----|--|
| <i>Felicità Scapini</i> | 1 | Una logica al maschile o al femminile? |
| <i>Giulio Barsanti</i> | 7 | Il pluralismo di Darwin |
| <i>Michele Sarà</i> | 11 | Una teoria d'evoluzione costruttiva estesa a biologia, fisica e cultura |
| <i>Roberto Fondi</i> | 25 | Evoluzionismo e olismo: due paradigmi interpretativi differenti per il fenomeno dell'evoluzione biologica |
| <i>Federico Masini</i> | 45 | Paesaggi adattativi, innovazioni evolutive e comportamento |
| <i>Giuseppe Damiani e Paola Della Franca</i> | 61 | Lo Yin e Yang dell'evoluzione biologica |
| <i>Pietro Ramellini</i> | 87 | Simbiosi e patologia |
| <i>Pasquino Paoli</i> | 107 | Perché la coscienza è uno dei grandi misteri irrisolti della scienza |
| <i>Alberto Simonetta</i> | 121 | Riflessioni sulle implicazioni desumibili dalla presenza di un mollusco nell'Ediacariano (=Vendiano) e sulle prime fasi della radiazione dei Metazoi |
| <i>Michelangelo Bisconti</i> | 133 | Paleontologia e conservazione: il caso della balena della Groenlandia |
| <i>Luca Sineo e Daniela Carrillo</i> | 143 | L'anello mancato |
| <i>Brunetto Chiarelli</i> | 153 | Quale futuro per l'umanità? |
| <i>Silvia Amodio</i> | 157 | Animalità |
| <i>Pietro Omodeo</i> | 161 | Postfazione |
| | 169 | Indirizzi degli autori |

Una logica al maschile o al femminile?

Felicita Scapini

Nella storia del pensiero evoluzionistico ritroviamo continuamente e ripetutamente la dicotomia olismo-riduzionismo. In alcuni momenti fondamentali la questione è stata apparentemente risolta a favore del riduzionismo, come è avvenuto per le grandi rivoluzioni di Darwin e della Sintesi, ma l'altra faccia della medaglia non ha mancato di ritornare regolarmente alla ribalta. Caughillem (1976, pp. 127-128) ha bene espresso questo «pendolare» del pensiero scientifico:

« Sul problema delle strutture e delle funzioni, stanno l'uno di fronte all'altro *meccanicismo* e *vitalismo*; sul problema della successione delle forme, si fronteggiano *discontinuità* e *continuità*; sul problema dello sviluppo degli esseri, *preformazione* ed *epigenesi*; sul problema dell'individualità, *atomicità* e *totalità*».

E si chiedeva se questa «oscillazione permanente» non fosse una caratteristica inerente all'oggetto stesso dello studio, alla vita cioè.

In questa mia riflessione, che introduce un volume scritto a più mani, nato da un confronto di punti di vista, di risultati scientifici e di riflessioni nell'ambito del convegno di Biologia Evoluzionistica, tenutosi presso l'Università degli Studi di Firenze il 18-20 febbraio 2004, pongo l'accento piuttosto sul soggetto, cioè sullo sperimentatore o sul teorico dell'evoluzione.

Nel suo stimolante libro *La morte della natura*, Carolyn Merchant (1988) sottolinea il carattere "femminile" dell'approccio ecologista (non ecologico!) e lo contrappone a quello "maschile" iniziato con la Rivoluzione Scientifica e basato su regole economiche. Come si esprime la Merchant, la Natura è donna e l'uomo vuole possederla e dominarla attraverso la tecnologia, come lo sfruttamento dei minerali del sottosuolo, ma anche attraverso il pensiero scientifico. Con la rivoluzione scientifica l'uomo avrebbe acquisito potere sulla natura, comprendendola, con la scienza, e sfruttandola, con la tecnologia. È tipico invece delle culture tradizionali, che rimangono tutte per molti aspetti animistiche, considerare la Natura come un organismo e come tale trattarlo, cioè con rispetto e insieme timore. Le donne, per il particolare ruolo che occupano nella società, di madri soprattutto, poi di educatrici, di organizzatrici della famiglia o di altre entità sociali, tendono a mantenere questo rapporto anche con la Natura Madre, un po' da pari a pari, comunque da essere vivente a essere vivente. Nelle società agricole tradizionali questo tipo di rapporto ha risvolti nelle pratiche agricole (agricoltura di sussistenza) e nella sostenibilità ambientale, che si contrappongono all'agricoltura industrializzata e produttrice di ricchezza. Nelle società sviluppate, è rimasta una tendenza femminista-ecologista, forse legata alla natura stessa della

donna. Eibl-Eibesfeldt (1993) presenta un'ampia base di dati ed una ricca bibliografia etologica e psicologica a sostegno di una differenziazione tra comportamento maschile e femminile fin dalle prime fasi dello sviluppo del bambino. Tra le caratteristiche considerate femminili vi è quella di porsi in relazione con gli altri, ed è dimostrata la maggiore attitudine a comunicare delle donne rispetto agli uomini.

Mi sono chiesta se anche nelle scienze dell'evoluzione si possano ritrovare i due diversi approcci, al maschile ed al femminile. Un'analisi della *sex ratio* nelle scienze dell'evoluzione non sarebbe statisticamente significativa, perché uno dei due gruppi analizzati ha troppi pochi rappresentanti. Mayr, nel suo *Un lungo ragionamento* (1993) in cui analizza il pensiero darwiniano e il darwinismo, nomina pochissime voci femminili. Tra queste, Sandra Herbert che «per prima comprese chiaramente l'intuizione cruciale che Darwin ebbe dopo la lettura di Malthus; già in precedenza, comunque, Mayr e Ghiselin avevano indicato la natura popolazionale della selezione» (Mayr 1993, pag. 93). È interessante l'atteggiamento maschilista di Mayr che non riconosce pienamente una priorità di riflessione ad una collega. In effetti, la linea di pensiero che dalla Rivoluzione Scientifica ha portato a Darwin e alla Sintesi è tipicamente maschile. Fin dalle rivoluzioni scientifica e tecnologica, sia lo sfruttamento sia la conoscenza della natura sono regolati da un paradigma riduzionista e meccanicista centrato sull'uomo, e quindi maschilista (Merchant 1988). La quantificazione dei fenomeni, la misura, la ricerca di leggi e di regolarità, proprie del pensiero scientifico, caratterizzano anche l'economia. Il ruolo che la lettura di Malthus ha avuto su Darwin è innegabile, ed è interessante come le metafore economiche siano rimaste a caratterizzare il darwinismo ed il neo-darwinismo, applicate fino all'eccesso nella moderna Sociobiologia introdotta da Wilson (1979; si veda Campan & Scapini 2004, pp. 227-228).

La regola (sarebbe interessante analizzarne le eccezioni) che il pensiero scientifico è una caratteristica maschile non può essere dipesa da soli motivi sociali, dato che letteratura e arti figurative hanno avuto una ben più vasta, e riconosciuta, rappresentanza femminile. Ma più che il sesso dello scienziato, che oggi, dopo la scolarizzazione obbligatoria, non può certo essere considerato una discriminante, è interessante considerare se esista effettivamente un tipo di approccio "femminile", *sensu* Merchant, negli studi sull'evoluzione, attento alle relazioni e più olistico di quello "maschile".

Lynn Margulis (1993) ha contribuito alla teoria evoluzionistica in modo assolutamente innovativo, sottolineando il fattore simbiosi e cooperazione piuttosto che la lotta per l'esistenza, reintroducendo quindi un modo di pensare olistico, che sembrava assolutamente superato dai successi del riduzionismo. Il simbiote, cioè il nuovo essere nato da una cooperazione, è più delle parti che lo costituiscono, e presenta proprietà emergenti non possedute dai componenti primordiali, ora non più separabili (Ramellini, questo volume).

L'innovazione teorica introdotta da Eva Jablonka e Marion Lamb (1995), che sottolineano il ruolo dei fattori epigenetici nell'evoluzione, nasce più in sordina, con una paziente ricerca dei fatti, soprattutto rappresentati dalle nuove scoperte nell'ambito della biologia molecolare (Sarà e Damiani & Della Franca, questo volume). L'altra

faccia della medaglia, di cui parlavo all'inizio, si manifesta da sola agli increduli ricercatori come un aspetto della fondamentale caratteristica pendolare della vita immaginata da Caughillem (1976). Ma una volta rotto il ghiaccio, una volta aperta la possibilità dell'influenza dell'ambiente sul genotipo, che era stata esclusa con autorità (maschilista?) da Weismann, la *August Weismann's legacy* (Buss 1987, pp. 1-25), ecco che si apre la strada alla teoria al femminile, che rivaluta il ruolo delle madri.

Avital e Jablonka (2000), con uno straordinario salto di livello di organizzazione, dalle molecole al comportamento, vedono nelle attività di cura della prole messe in atto da molti animali, insetti sociali, uccelli, mammiferi, e soprattutto dall'uomo, una strategia evolutiva, perché vengano trasmesse alla prole quelle particolari relazioni con l'ambiente che si sono instaurate durante la vita dell'organismo. Lo studio dell'evoluzione del comportamento è "femminile" non solo perché le ricercatrici sono più adatte ad effettuare pazienti studi di allevamenti e di incroci di animali di laboratorio, ma soprattutto perché è "femminile" l'attitudine a dare importanza alle relazioni.

Le relazioni tra organismo e ambiente sono considerate la vita stessa e la loro trasmissione alle generazioni che seguono diviene la chiave dell'evoluzione. Non c'è organismo che possa essere considerato avulso dall'ambiente; il comportamento e tutte le attività vitali in senso lato si svolgono in un ambiente. Un animale "si comporta" *hic et nunc*, vale a dire mette in atto come individuo un comportamento in un luogo ed un istante determinati (Campan & Scapini 2004, pp. 27-29, 104-107). Intendiamo come individuo un "sistema organismo", che sia il risultato di un processo di sviluppo, avvenuto nel tempo e nello spazio con interazioni complesse tra geni e ambiente. Molti comportamenti inoltre sono messi in atto da sistemi di livello superiore a quello individuale, ad esempio da due o più individui (comunicazione, comportamenti sociali), o da un simbiote (Ramellini, questo volume).

A differenza di un qualsiasi carattere morfologico, l'espressione di un comportamento è istantanea e labile nel tempo. Tracce dei comportamenti effettuati nel passato restano sempre nell'individuo (apprendimento in senso lato, memoria a breve o a lungo termine), negli altri individui a cui i comportamenti erano diretti, e nei loro effetti sull'ambiente (nido, tana, oggetto spostato o divorato, eccetera). Ne consegue che ogni espressione comportamentale è un evento, mai uguale al precedente. La misura di un comportamento sarà quindi: a) una quantificazione dei suoi effetti; b) una serie temporale di azioni compiute da un individuo; c) una media di comportamenti espressi in una popolazione. Nelle attività di cura della prole, i genitori, e soprattutto le madri, trasmettono alla prole delle abitudini, cioè dei modi di relazionarsi con l'ambiente, ad esempio un luogo dove vivere, una preferenza alimentare, una strategia per procacciarsi il cibo (Avital & Jablonka 2000).

L'etologia classicamente si propone di rispondere alle quattro domande fondamentali della biologia: sui meccanismi (etofisiologia), sullo sviluppo (genetica ed ontogenesi del comportamento), sulla funzione (ecologia comportamentale) e sull'evoluzione. Tuttavia, una troppo netta distinzione degli interrogativi, che oggi giorno si esprime in una serie di sottodiscipline etologiche, se è utile a chiarire il pensiero, ci fa spesso perdere la peculiarità del comportamento rispetto ad altri caratteri, morfologici

e fisiologici. Riguardo ai meccanismi, sappiamo che uno stesso comportamento può essere prodotto da basi fisiologiche diverse, e diverso sarà il risultato della selezione naturale su un certo carattere fenotipico. Riguardo allo sviluppo, se per un carattere morfologico si può parlare di completamento dello sviluppo, il fatto che un comportamento sia espresso ogni volta come un nuovo evento, influenzato in vario modo dagli eventi precedenti, ci obbliga a considerare come sviluppo tutto l'arco vitale dell'individuo. Riguardo alla funzione, questa può essere diversa a seconda del luogo (dove) e del momento (quando) un dato comportamento venga espresso. Inoltre, se molti comportamenti sono determinati dalle condizioni ambientali in cui vengono effettuati, esprimendo il risultato della selezione naturale, ogni individuo può "interpretare" in modo creativo e innovativo il proprio comportamento. Riguardo all'evoluzione, infine, se è il genotipo che evolve, la selezione naturale "sceglie" individui o gruppi di individui che abbiano effettivamente espresso un determinato comportamento (fenotipo comportamentale) e non può operare su semplici "capacità". I genotipi, risultato della selezione naturale, definiscono potenzialità, che vengono eventualmente espresse dagli individui, in una grande libertà di interazione con l'ambiente, che spesso comporta una partecipazione attiva dell'individuo.

Libertà e plasticità, contingenza e labilità sono tutte peculiarità del fenotipo comportamentale. La dimensione temporale (la storia individuale vissuta) è l'altra fondamentale caratteristica dei caratteri comportamentali che dobbiamo considerare nella teoria dell'evoluzione del comportamento. Lo sforzo dell'etologia classica di ridurre il comportamento ad una catena di azioni in risposta a stimoli specifici, che ha reso scientifico lo studio del comportamento animale, va integrato con una nuova concezione olistica o sistemica del comportamento, che consideri lo sviluppo e l'evoluzione del complesso o, meglio, del sistema animale-ambiente (Campan & Scapini 2004). Analogamente, lo studio della trasmissione "ereditaria" dei comportamenti deve essere integrato da quello, lamarckiano, della trasmissione "culturale".

L'olismo nelle sue espressioni più estreme, ad esempio quello di Teilhard de Chardin (1955) o di Lovelock (1996), non è tuttavia "femminile", forse perché la donna non osa andare "oltre" nel pensiero, affacciandosi alle grandi sintesi. Le immagini che rappresentano l'evoluzione dei viventi, per questi autori di grandi sintesi oliste, sono visioni di montagne, come lo è la piramide immaginata da Teilhard de Chardin per descrivere la "emergenza" dell'Uomo, o di vulcani, come viene proposto nella copertina dell'edizione italiana di *Il corpo di Gaia* (Volk 2001). Questa è un'evoluzione cosmica, un grande evento, una torre di Babele elevata dall'uomo, che una mentalità femminile non ardirebbe concepire. Le donne contrappongono *Microcosmi* (Lynn Margulis, foto di copertina, in: Margulis & Sagan 1997) o macachi che spulciano i propri piccoli (Avital & Jablonka 2000), tutti aspetti chiave della storia dei viventi raccontata al femminile. Noi, per la copertina di questo volume, abbiamo scelto una foto scattata dalla sensibilità di Silvia Amodio, che cerca di "capire" la nostra storia evolutiva guardando negli occhi degli animali. In questa sua ricerca, Silvia Amodio, programmaticamente, si contrappone al paleontologo, che cerca nelle rocce le chiavi dell'evoluzione e delle nostre origini.

BIBLIOGRAFIA

- Avital E. & Jablonka E. 2000. *Animal Traditions. Behavioural Inheritance in Evolution*. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
- Buss L.W. 1987. *The evolution of individuality*. Princeton, Princeton University Press.
- Campan R. & Scapini F. 2004. *Etologia*. Bologna, Zanichelli.
- Caughillem G. 1976. *La conoscenza della vita*. Bologna, Il Mulino.
- Eibl-Eibesfeldt I. 1993. *Etologia umana. Le basi biologiche e culturali del comportamento*. Torino, Bollati Boringhieri.
- Jablonka E. & Lamb M.J. 1995. *Epigenetic Inheritance and Evolution. The Lamarckian Dimension*. Oxford, Oxford University Press.
- Lovelock J.E. 1996. *The Gaia Hypothesis*. In: *Gaia in Action. Science of the Living Hearth*. Bunyard P. (ed.). Edinburgh, Floris Books.
- Margulis L. 1993. *Symbiosis in Cell Evolution*. New York, W.H. Freeman.
- Margulis L. & Sagan D. 1997. *Microcosmos. Four billion years of microbial evolution*. Berkeley, University of California Press.
- Mayr, E. 1994. *Un lungo ragionamento*. Torino, Bollati Boringhieri.
- Merchant C. 1988. *La morte della natura. Donne, ecologia e Rivoluzione scientifica. Dalla Natura come organismo alla natura come macchina*. Milano, Garzanti.
- Teilhard de Chardin P. 1955. *Le Phénomène humain*. Paris, Editions de Seuil.
- Volk T. 2001. *Il corpo di Gaia. Fisiologia del pianeta vivente*. Torino, UTET.
- Wilson E.O. 1979. *La nuova sintesi*. Bologna, Zanichelli.

Il pluralismo di Darwin

Giulio Barsanti

Il pluralismo, fenomenico ed esplicativo, di Darwin è funzione del suo agnosticismo, filosofico e scientifico.

Il naturalista inglese aveva progressivamente perso la fede: «sul *Beagle* ero assolutamente ortodosso – avrebbe riconosciuto nell'autobiografia – ma già a quell'epoca ero a poco a poco giunto a capire che l'Antico Testamento, con la sua storia della creazione così palesemente falsa, con la torre di Babele, con l'arcobaleno segnale di Dio, con l'attribuire a Dio i sentimenti di un tiranno vendicativo e via dicendo, non meritava più fiducia dei libri sacri degli Indù, o delle credenze dei Barbari» (Darwin 1876-1881, p. 43). Così Darwin dapprima si chiese, beffardamente: «che cosa penserebbe l'astronomo della teoria secondo cui i pianeti si muovono non secondo le leggi di gravità ma per un desiderio del Creatore, che ha voluto che ciascun pianeta si muovesse nella sua orbita particolare?» (Darwin 1842, p. 68). Poi osservò che «sarebbe sorprendente che le specie fossero state formate da distinti atti di creazione e poi agissero l'una sull'altra, nell'accoppiamento, come razze discendenti da un ceppo comune» (Darwin 1844, p. 147). Egli non approdò alla negazione di Dio, ma a quella forma di sospensione del giudizio che più tardi Thomas Huxley, il suo «rappresentante generale», avrebbe chiamato «agnosticismo» (Huxley 1869): espressione che Darwin avrebbe subito fatto propria (Darwin 1876-1881, pp. 43, 48). Egli giudicava che l'ateismo peccasse dello stesso vizio (la stessa, infondata sicumera) di cui peccavano i teisti: come escludeva la possibilità di dimostrare l'esistenza di Dio, così Darwin escludeva la possibilità di dimostrarne la non esistenza. L'unica soluzione ragionevole pareva essere quella di dichiarare la propria ignoranza in proposito, unitamente alla convinzione che all'uomo non fosse dato di superarla.

In questa sede interessa maggiormente, comunque, trattare del suo – per così dire – agnosticismo scientifico: ovvero del suo esercizio del dubbio in campo naturalistico, e della sua consapevolezza del carattere limitato e assolutamente provvisorio delle conoscenze umane. Darwin non esita a riconoscere che le sue teorie non spiegano tutto quanto ambirebbero a comprendere, e quindi si mostra pienamente consapevole del fatto che esse potranno essere non solo modificate, ma anche radicalmente riviste e corrette. «Il dubbio non sarà piacevole – mi piace pensare che egli volesse ricordare – ma la certezza è ridicola» (Voltaire).

Darwin non si è mai nascosto l'inadeguatezza delle sue teorie: nell'*Origine delle specie* definisce ancora «sconosciuti», «oscuri» o «misteriosi» (*unknown, obscure, mysterious*) numerosi fenomeni, e fenomeni di grande rilievo. Per ben trenta volte ri-

corre questa sua dichiarazione di impotenza (confessione di «profonda ignoranza»; Darwin 1859, p. 44), che non per caso lo determina a riscrivere l'opera cinque volte (1860, 1861, 1866, 1869, 1872), e per apportarvi non lievi ritocchi: nell'ultima edizione, l'*Origine delle specie* contiene teorie diverse da quelle del 1859 (Barsanti 2005). Molte obiezioni gli vennero rivolte, e Darwin ebbe l'onestà intellettuale di dedicare loro, a partire dalla quarta edizione dell'opera, un apposito, intero capitolo. Al quale va aggiunto quello sull'*Incompletezza della documentazione geologica*, che contiene – egli ammette candidamente – «un'obiezione formidabile», che rende «quanto mai evidente» la complessità dell'impresa: l'evoluzione è «una storia di cui possediamo solo l'ultimo volume, e un volume di cui si è conservata soltanto qualche pagina, di cui sono leggibili, qua e là, soltanto poche righe» (Darwin 1859, p. 293). Né l'onestà intellettuale di Darwin si limitò a inserire nell'*Origine*, dalla sua quarta edizione, un intero capitolo dedicato alle obiezioni rivolte contro la «teoria della discendenza»: si spinse fino a voler contemplare, già nell'economia della prima edizione, un intero capitolo dedicato, prescindendo dalle obiezioni contingenti, alle difficoltà oggettive della teoria. E vorrei sottolineare il fatto che se da una parte era ovvio che, di edizione in edizione, il capitolo dedicato alle obiezioni si estendesse, dall'altra non era affatto scontato che nell'ultima edizione l'avversario Mivart venisse citato tanto (trenta volte) quanto il funzionale Lyell o il solidale Hooker; né, tantomeno, era ovvio che anche lo spazio dedicato alle difficoltà si accrescesse, finendo per coprire, con quello dedicato alle obiezioni, più del quindici per cento dell'opera – un buon sedici che, con le pagine dedicate all'incompletezza della documentazione paleontologica, saliva a più del ventidue. Così che quasi un quarto dell'*Origine delle specie* risultava volto a indebolire la teoria della selezione naturale, e a fare pubblicità alle teorie dei suoi avversari. Convinto di dover proseguire a esercitare il laico esercizio del dubbio, evidentemente Darwin non si preoccupava del fatto che le sue teorie ponessero sempre più numerosi e gravosi interrogativi. Convinto com'era – mi piace pensare – che «è tipico delle grandi risposte far nascere nuove, grandi domande» (Primo Levi).

Da qui – dalla professione di incertezza che scaturisce dall'ammissione della «profonda ignoranza» – il pluralismo di Darwin: pluralismo fenomenico ed esplicativo. Quanto al suo pluralismo esplicativo, in questi anni di «fondamentalismo» darwiniano (Gould 1997) gioverà ripeterlo: Darwin non puntò mai tutto, esclusivamente sulla selezione naturale. Si possono incontrare difficoltà a riconoscerlo solo se ci si riferisce unicamente al «primo» Darwin e ci si accontenta di una lettura superficiale della prima edizione dell'*Origine delle specie*. Riferirsi unicamente a questa non è – sia chiaro – di per sé un'operazione scorretta: vi si incontra il Darwin più insicuro, quello preso in contropiede dalla comunicazione di Wallace (1858), il Darwin costretto ad abbandonare la stesura della *Natural selection*, quello forzato ad accontentarsi di frettolosamente estrarne un semplice, insoddisfacente «compendio» (l'*Origine* appunto), ma è pur sempre il Darwin della rivoluzione scientifica, quello del grande, fortunato azzardo, che apre il dibattito e ne condiziona tutti gli sviluppi.

Ma il fatto è che neanche il Darwin del 1859 punta solo sulla selezione naturale. Egli intende la lotta per l'esistenza in almeno cinque modi diversi (Darwin 1859, pp. 87-88);

vede la sopravvivenza del più adatto come un esito multifattoriale, che può dipendere dalla forza certo, ma per esempio anche dalla rapidità o dall'astuzia (può dipendere «da qualsiasi lieve cambiamento, strutturale o comportamentale»; Darwin 1859, pp. 101-102, 106-107); e soprattutto assume che neanche questo complesso di caratteri e prestazioni è sufficiente a spiegare l'evoluzione. Puntigliosamente lo stesso Darwin volle ricordare a un avversario che fin dalla prima edizione dell'*Origine* egli aveva contemplato, come cooperanti con la selezione naturale, anche «gli effetti ereditari dell'uso» – che si «combinano» con essa, che ne viene «coadiuvata» (Darwin 1872, pp. 202, 431). Perché – esempio significativo di dichiarazione di impotenza – «è difficile stabilire (...) se siano le abitudini a cambiare prima della struttura, oppure se siano leggere modificazioni della struttura a produrre modificazioni delle abitudini», ovvero «sembra impossibile stabilire, in ogni caso particolare, quanta parte abbiano avuto le conseguenze dell'uso, e quanta la selezione naturale» (Darwin 1872, pp. 175, 210). «Sono convinto – dichiarerò pertanto alla fine dell'Introduzione del 1859 – che la selezione naturale sia stata la causa principale, ma non l'unica, delle modificazioni» (Darwin 1859, p. 44).

Quanto all'«ultimo» Darwin, quello della sesta edizione dell'*Origine* finalmente soddisfatto dell'insieme delle teorie, cui non sentirà più il bisogno di rimetter mano, egli cita sì ventiquattro specie (il lupo, lo scoiattolo volante, il galeopiteco, ...) come esempi di adattamenti conseguiti solo per selezione naturale di variazioni fortuite, ma anche nove specie (l'ornitorinco, il cane, lo struzzo, ...) per le quali viene supposta l'azione congiunta di selezione naturale ed effetti ereditari dell'uso, e ben undici specie (l'anatra, la capra, il porcellino d'India, ...) come esempi di adattamenti funzionali conseguiti solo per gli effetti ereditari dell'uso.

Va inoltre sottolineato il fatto che è quest'ultima soluzione (del meccanismo selettivo coadiuvato da quello istruttivo) che troviamo applicato al caso – delicatissimo – dell'origine ed evoluzione dell'uomo: che sarebbe derivato, da un antenato comune allo scimpanzé, dapprima per le conseguenze dell'abitudine, imposta dalle circostanze, alla stazione eretta, e poi per selezione naturale degli individui bipedi (Darwin 1871, pp. 77-79). Con un'ulteriore complicazione: che se i due fattori possono, congiuntamente, spiegare l'ominazione, per spiegare la diversificazione delle popolazioni umane v'è bisogno di postulare un altro fattore ancora – la selezione sessuale. La quale si intreccia con gli altri due, ma ne è tanto indipendente da far acquisire caratteri che mai potrebbero essere acquisiti per selezione naturale o funzionalmente: perché sono caratteri biologicamente irrilevanti («di natura indifferente»), o che addirittura risultano dannosi nella lotta per l'esistenza, e quindi la selezione naturale non solo non potrebbe accumulare ma certamente sopprimerebbe.

Sembrano banalità ed in effetti lo sono – per chi lavora sulle fonti non accontentandosi della vulgata. Ma sono banalità che val la pena di ripetere perché è invalso l'uso di parlare della teoria darwiniana: che in realtà è un complesso di teorie (la lotta per l'esistenza, la natura delle «piccole differenze individuali», il ruolo del caso, la selezione naturale, gli effetti ereditari dell'uso, la correlazione dello sviluppo, l'incidenza dell'isolamento geografico, la divergenza dei caratteri, il coadattamento e la coevoluzione, la pangenesi, la selezione sessuale, l'origine degli istinti, la dinamica degli psi-

chismi, ...): un complesso che si è evoluto, di teorie multifattoriali. E che rinvia a un fenomeno che si è configurato diversamente nel corso del tempo: nel senso che anche l'evoluzione si è evoluta – che è un'altra banalità, ma è stato Darwin a rendere tale.

Il naturalista inglese è pluralista ad entrambi i livelli: a quello esplicativo perché punta su una molteplicità di fattori cooperanti, a quello fenomenico perché vede una successione di tre diverse modalità di evoluzione – quella governata dalla sola selezione naturale, quella determinata dalla selezione naturale e dagli «effetti ereditari dell'uso» e quella diretta anche dalla selezione sessuale. Il pluralismo esplicativo non richiede, di per sé, quello fenomenico, perché si può ben pensare che l'evoluzione sia multifattoriale e tuttavia unica: ma non è il caso di Darwin, che come vede all'opera più di un fattore, così vede profilarsi più di un'evoluzione – una serie di evoluzioni, progressivamente più complesse.

Forse non è un caso che Darwin avesse cominciato a scrivere una *Natural selection* e abbia poi pubblicato un'*Origin of species*: dove il riferimento alla selezione naturale viene sì mantenuto (poiché anche per l'«ultimo» Darwin essa resta «l'agente principale dei mutamenti»; Darwin 1871, p. 87), ma retrocede nel sottotitolo – poiché non è l'unico agente. E forse non è casuale neppure che il darwinismo detenga, nella storia delle teorie evoluzionistiche, il record della longevità – grazie al suo agnosticismo, che gli consente ampi margini di integrazione, e al suo pluralismo che gli permette ampi margini di manovra.

BIBLIOGRAFIA

- Barsanti G. 2005. *Una lunga pazienza cieca. Storia dell'evoluzionismo*. Torino, Einaudi.
- Darwin C. 1842. *L'origine delle specie. Abbozzo del 1842*. In: Darwin & Wallace 1842-1858, pp. 45-100.
- Darwin C. 1844. *L'origine delle specie. Saggio del 1844*. In: Darwin & Wallace 1842-1858, pp. 101-273.
- Darwin C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. London, Murray; trad. it. *L'origine delle specie per selezione naturale, con le appendici e le varianti della sesta edizione*. Roma, Newton Compton, 1995.
- Darwin C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. London, Murray, 2 voll.; trad. it. *L'origine dell'uomo e la selezione sessuale*. Roma, Newton Compton, 1972.
- Darwin C. 1872. *On the origin of species by means of natural selection*. London, Murray; trad. it. in 1859.
- Darwin C. 1876-1881. *The autobiography, 1809-1882*. New York, Collins, 1958; trad. it. *Autobiografia*. Milano, Feltrinelli, 1967.
- Darwin C. & Wallace A.R. 1842-1858. *Introduzione all'evoluzionismo*. Roma, A. Armando, 1974.
- Gould S.J. 1997. Fondamentalismo darwiniano. *La Rivista dei Libri*, ottobre: 22-25.
- Gould S.J. 1997. Pluralismo darwiniano. *La Rivista dei Libri*, novembre: 23-28.
- Huxley T.H. 1869. *Agnosticism*, in 1893-1894, V, pp. 209-262.
- Huxley T.H. 1893-1894. *Collected essays*, London, MacMillan, 9 voll.

Una teoria d'evoluzione costruttiva estesa a biologia, fisica e cultura

Michele Sarà

LE NUOVE BASI DI GENETICA E BIOLOGIA DELLO SVILUPPO

Gli ultimi decenni del Novecento e l'inizio del Duemila sono stati caratterizzati in biologia da una convergenza fra genetica e biologia dello sviluppo (*Evo-Devo*). Ciò è avvenuto sulla base di un vastissimo campo di nuove conoscenze biologico-molecolari sul genoma e sul funzionamento della cellula.

Il genoma non è più considerato, come alla metà del Novecento, quale una semplice sequenza di geni in cui ogni gene, codificando una proteina, presiede ad un carattere, ma come un complesso e dinamico sistema integrato. In esso l'azione di diversi geni, gerarchicamente ordinati, concorre alla formazione di un carattere mediante intricate reti regolatrici. La parte non codificante del DNA è enormemente preponderante su quella strutturale che codifica per le proteine dei caratteri. Nell'uomo si attribuisce solo l'1,6% a questa seconda frazione.

Il funzionamento della cellula e i conseguenti processi di sintesi proteica, che portano alla formazione di caratteri, sono regolati da un complesso sistema reticolare d'informazione. Questa circola in modo bidirezionale, non unidirezionale, cioè soltanto dal DNA alla periferia, dai geni ai caratteri, come si riteneva alla metà del Novecento, quando l'unidirezionalità dal genotipo al fenotipo diventò Dogma centrale della biologia molecolare. Invece, una corrente d'informazione, proveniente sia dalle altre cellule dell'organismo sia dall'ambiente esterno, perviene ai geni e alla loro rete regolatrice influenzandoli. I segnali, chimici e fisici, sono captati dalla rete di recettori di membrana e condotti ai geni attraverso una rete di trasduttori. A queste reti partecipano proteine e molte altre sostanze. Di conseguenza, la formazione di un qualsiasi struttura o funzione cellulare è il risultato di un fitto "dialogo" molecolare fra geni, e fra geni e proteine e altre sostanze.

Il centro di questo "dialogo", il punto nodale, è rappresentato dal processo di espressione genica, mediante cui un gene può essere attivato o represso. Il sistema che ad esso presiede, il complesso di trascrizione, è formato da decine di proteine diverse ed altre sostanze che si pongono in rapporto con diverse sequenze specifiche del DNA. L'espressione genica, e non l'esistenza di un gene con specifiche sequenze nucleotidiche, deve quindi oggi essere considerato il fenomeno fondamentale che presiede alla formazione dei caratteri. Ma il gene per esprimersi, cioè per funzionare, richiede, oltre all'esistenza di particolari sequenze nucleotidiche, un complesso

d'informazioni interne ed esterne all'organismo, veicolato da proteine ed altre sostanze.

Quando fu elaborata, alla metà del Novecento, la Sintesi, la teoria neo-darwiniana ancor oggi dominante dell'evoluzione biologica, nulla di tutto ciò era conosciuto. Le prime nozioni sull'esistenza di sistemi regolatori dei geni, il *lac-operon* del batterio *Escherichia coli*, furono pubblicate ad opera di Jacob & Monod solo nel 1961, cioè dopo la formulazione e il consolidamento della Sintesi.

La Sintesi si è formata nella prima metà del Novecento, dal neo-darwinismo che, raccordando al selezionismo darwiniano l'eredità mendeliana, considerava i geni come entità operanti singolarmente. Selezione naturale ed eredità mendeliana, operanti su di una variazione genetica (mutazioni e ricombinazioni) casuale, furono poste alla base delle elaborazioni matematiche della genetica delle popolazioni e costituirono la base teorica del meccanismo microevolutivo che porta alla formazione delle specie. Utilizzando il principio delle cause attuali, questo meccanismo fu poi considerato sufficiente per spiegare la macroevoluzione, la formazione dei caratteri complessi strutturalmente e funzionalmente, le grandi divergenze fra i viventi e i loro, spesso straordinari, adattamenti all'ambiente. Tuttavia, a molti biologi apparve chiaro, in base a semplici calcoli probabilistici, che un evolucionismo neo-darwiniano, basato su selezione e variabilità casuale, non consentiva di spiegare i grandi fenomeni evolutivi.

La Sintesi ha avuto buon gioco perché, messo da parte il lamarckismo, cioè l'ereditarietà dei caratteri acquisiti, sulla base del principio weismanniano del dualismo somatico germinale (per cui caratteri nuovi prodotti nel soma non possono essere trasferiti al germe) e in assenza di prove convincenti, sembrava non potesse esservi altro meccanismo plausibile del processo evolutivo che quello neo-darwiniano. La scoperta, a metà degli anni cinquanta del Novecento, della struttura del DNA, e quindi del gene, ad opera di Watson & Crick (1953) e la conseguente formulazione del processo di sintesi proteica (un gene – una proteina), fu considerata un'ulteriore, significativa conferma della bontà del meccanismo neo-darwiniano.

La Sintesi è stata una costruzione grandiosa che ha unito le conoscenze biologiche della prima metà del Novecento alla fondamentale idea darwiniana della selezione naturale. Essa, nonostante le difficoltà teoriche e la mancanza di prove per la spiegazione dei processi macroevolutivi, messe in risalto già all'epoca da molti biologi, sembrò non avere alternative possibili. Erano possibili ritocchi, inserzioni, ampliamenti ma non poteva esserne messo in discussione l'impianto fondamentale. Questo parte dagli eventi casuali della variabilità genetica come materiale di base, e ritiene che la selezione naturale sia l'unico possibile agente ordinatore, che spiega la diversità dei viventi, la loro organizzazione e la loro congruenza con l'ambiente. La selezione naturale è un vero *deus ex machina*, perché non si collega ad alcuna proprietà dei viventi, ma agisce sulla base della *fitness*, un valore relativo, cioè la diversa capacità di sopravvivere e riprodursi degli individui che formano una popolazione geneticamente variabile. I più "adatti" hanno maggiori probabilità di trasmettere i loro caratteri, quindi i loro geni, prodotti per caso.

Questo meccanismo porta ad una visuale del mondo basata su caso e necessità, com'è stato esposto con successo nel libro di Monod (1970). La necessità, oggi, è

vista spesso come ottimizzazione ma non si deve confondere ciò con una nozione di progresso, perché l'ottimizzazione è solo un valore relativo ad una data situazione: un batterio può essere altrettanto ottimizzato, e magari più, dell'uomo. Un neo-darwinista coerente, come Dawkins (1987), non ritiene, al contrario di Darwin (1859), che vi sia stato progresso nell'evoluzione e non pone l'uomo al vertice di un processo, di un disegno evolutivo. Per i neo-darwinisti l'uomo è magari più complesso degli altri viventi, ma ciò non è un perfezionamento ed è frutto del caso.

Le critiche principali, negli anni sessanta e settanta, al neo-darwinismo, come quelle del saltazionismo di Eldredge & Gould (1972) e del neutralismo di Kimura (1983), pur se ancora oggi oggetto di disputa, sono state facilmente riassorbite nella Sintesi. Infatti, anche se accentuano l'importanza dei fattori casuali nei confronti della selezione, non introducono aspetti veramente nuovi nei riguardi del fenomeno dell'adattamento degli organismi all'ambiente. L'adattamento, anche secondo tali autori, può essere prodotto solo dal meccanismo della selezione naturale. Come Gould e Lewontin (1979), nelle loro critiche al panselazionismo, sottolineano che molti caratteri sono dovuti al caso e ai vincoli strutturali e filetici, il che attenua l'importanza della selezione naturale, anche se questa rimane necessaria per spiegare gli adattamenti.

Un paradigma evolutivo diverso da quello neo-darwiniano si ha solo se emergono novità di fondo sul problema degli adattamenti tali da giustificare, sulla base di nuove conoscenze, la loro formazione come dovuta agli organismi stessi e non, o almeno non solo, al fattore estrinseco della selezione naturale. Le premesse per questa "rivoluzione" scientifica esistono nella biologia dell'ultimo trentennio e sono date dal nuovo quadro sul funzionamento del genoma e della cellula (Sarà 2003, 2005).

Il fatto che il nuovo paradigma evolutivo, coerente con le attuali conoscenze, un paradigma sostanzialmente costruttivo anziché selettivo, non si sia ancora imposto all'attenzione scientifica generale dipende da una serie di fattori come disinformazione, arroccamento intorno al sistema precostituito, rapido e tumultuoso accumulo delle nuove, talora rivoluzionarie, conoscenze, soprattutto negli ultimi dieci-quindici anni. Sono stati, inoltre, scarsi i tentativi di formulare un nuovo ed organico quadro evolutivo, anche per la scarsa attenzione ai problemi teorici sollevati dalle nuove conoscenze, spesso finalizzate solo agli aspetti pratici. Se poi ci si riferisce alla più vasta cerchia dell'insegnamento e dei *media* d'informazione, la situazione è peggiore, perché spesso si confonde darwinismo o neo-darwinismo, che peraltro sono diversi, con l'evoluzionismo *tout-court*. Su questa base errata si afferma che il rigetto del darwinismo significherebbe rigetto dell'evoluzionismo a vantaggio di oscurantiste teorie creazionistiche. Ma ciò ignora un principio basilare della scienza, cioè che le teorie, e quindi anche quelle evoluzionistiche, sono soggette a continua revisione e magari al loro rigetto sulla base d'una nuova documentazione di fatti ed esperimenti.

Il passaggio al nuovo paradigma costruttivo è implicito, anche se non completamente espresso, nelle ricerche pionieristiche di Conrad Waddington, genetista ed embriologo inglese, operante fra gli anni quaranta e sessanta del Novecento, che saldano nuovamente genetica e biologia dello sviluppo, discipline scientifiche strettamente connesse, che avevano, purtroppo, divorziato all'inizio del Novecento. La loro connessione porta

Waddington (1961) a formulare concetti e termini nuovi come quelli di canalizzazione dello sviluppo, di paesaggio epigenetico e di assimilazione genetica. In sostanza, per Waddington (1942, 1953) è possibile, ed è stato dimostrato con esperimenti in laboratorio sulle drosofile, che caratteri somatici, indotti plasticamente nel fenotipo da stimoli ambientali fisici e chimici, e quindi non ereditari, siano successivamente, nel corso delle generazioni, con l'ausilio della selezione, assimilati geneticamente e resi pertanto ereditari. Essi diventano acquisizioni della specie, in quanto continuano ad essere espressi anche in assenza dello stimolo che li aveva originariamente causati. Un meccanismo molecolare dell'assimilazione genetica è stato recentemente interpretato, come capacità genetica, da Rutherford & Lindquist (1998).

Il concetto di assimilazione genetica, affine al cosiddetto effetto Baldwin (Baldwin 1896) formulato alla fine dell'Ottocento, è stato considerato dai neo-darwiniani poco ortodosso, quindi posto in ombra nei suoi aspetti innovativi, e si è cercato di ricondurre gli esperimenti di Waddington nell'alveo neo-darwiniano. Ma gli aspetti neo-lamarckiani della ricerca di Waddington non possono essere minimizzati. Il fatto fondamentale è che l'azione dell'ambiente sul fenotipo precede la formazione della struttura genetica che lo rende ereditario. L'organismo risponde all'ambiente con modificazioni fenotipiche e queste, con l'aiuto della selezione, che è quella artificiale di laboratorio, diventano, in poche generazioni, ereditarie. L'origine, però, non è in mutazioni casuali ma in modificazioni del fenotipo orientate dall'ambiente. Si tratta di un'evoluzione fenocentrica anziché genocentrica. I geni sono a servizio del fenotipo e questo non è, come sostenuto da Dawkins (1982), solo il veicolo, lo strumento per la loro persistenza.

Waddington ha chiaramente indicato l'importanza dei processi di sviluppo dei caratteri nell'individuo che impediscono che vi sia stretta corrispondenza fra genotipo e fenotipo. Il fenotipo, ciascun carattere, dipende dal paesaggio epigenetico in cui si sviluppa, sotto l'influenza dei fattori dell'ambiente interno ed esterno. La selezione, che discrimina i caratteri, non discrimina necessariamente i geni dei caratteri e, se lo fa, lo fa in modo distorto. L'azione dei fattori ambientali, che si esplica nel periodo di sviluppo dell'organismo, dipende dall'*habitat* in cui questo viene a trovarsi e dalle caratteristiche del suo comportamento e può, soprattutto in animali superiori, dipendere da scelte comportamentali in cui le componenti innate, genetiche, agiscono in stretta interconnessione con quelle dell'apprendimento (Campan & Scapini 2004). Il comportamento, con la sua alta plasticità, può quindi assumere la *leadership* dell'evoluzione. Ciò esalta le capacità autonome di adattamento dell'organismo e interferisce con la selezione naturale.

Gli ulteriori sviluppi delle ricerche waddingtoniane hanno portato a una serie di filoni sperimentali e teorici che rendono sempre più evidente l'esistenza di processi costruttivi, legati al comportamento e alla morfogenesi degli organismi ed istruiti dai fattori ambientali, nella genesi degli adattamenti all'ambiente.

Un importante filone riguarda l'epigenetica, che dimostra l'intervento di processi epigenetici in tutti i processi biologici, anche quelli legati agli acidi nucleici, come la mutazione, con i processi di riparo, la regolazione genica, la trascrizione e la tradu-

zione. L'esistenza di processi epigenetici indica che il funzionamento dei geni a tutti i livelli è sottoposto ad influenze ambientali. Ad opera specialmente di Jablonka (Jablonka & Lamb 1995), è stato dimostrato che esiste ed ha importanza evolutiva in una vasta serie di organismi, dai protisti ai vertebrati, un'ereditarietà epigenetica, non mendeliana, accanto a quella genetica. Ciò, insieme al superamento dello steccato eretto da Weismann sulla separazione delle linee somatiche e germinale, ha mostrato che è possibile un'ereditarietà dei caratteri acquisiti. Modificazioni epigenetiche, dette epimutazioni, ad esempio quella del gene *aguti* del mantello dei topi (Morgan *et al.* 1999) sollecitate da stimoli ambientali, possono avvenire anche nella linea germinale chiusa di animali superiori.

Un altro filone è quello delle mutazioni adattative, descritte da Cairns *et al.* (1988) in batteri e poi ritrovate anche in eucarioti come i lieviti. Si tratta di mutazioni indotte da fattori ambientali, come la scarsità di nutrienti, e quindi orientate. I meccanismi sono complessi (Foster 1999), probabilmente non specifici e legati a ipermutazione (Bridges 2001), ma portano, comunque, ad adattamenti che non sono dovuti a selezione naturale, ma ad uno stimolo ambientale diretto.

Un terzo e più importante filone, che riguarda tutti gli organismi, è quello della plasticità fenotipica o plasticità di sviluppo, seguito da assimilazione o da accomodamento genetico, che rendono la plasticità ereditaria. Questo fenomeno, fondamentale per le piante, ma anche per gli animali, è stato ampiamente descritto e considerato d'importanza generale soprattutto da Schlichting & Pigliucci (1998), da Pigliucci (2001) e da West-Eberhard (2003), che ne forniscono un'imponente casistica. Processi macroevolutivi come quelli delle lucertole *Anolis* dei Caraibi (Losos *et al.* 2000) o dei pesci ciclidi dei grandi laghi africani (Chapman *et al.* 2000; Bouton *et al.* 2002) sono stati ricondotti a questo meccanismo.

La maggiore labilità e conseguente reversibilità dei processi evolutivi di adattamento legati al meccanismo plasticità-assimilazione genetica rispetto a quello mutazione-selezione naturale è compensata dalla loro maggiore possibilità di modulazione. I processi di assimilazione possono non essere solo genetici, ma genetico-epigenetici anche se, in particolare nell'accomodamento genetico descritto da West-Eberhard, vi è il concorso della selezione naturale, soprattutto nella fase di fissazione dell'adattamento.

Il quadro biologico-molecolare qui fornito riguarda i meccanismi del processo evolutivo, esaminati ai livelli di base, cellulare ed organismico. Esso però va completato considerando l'intervento dei livelli più alti, in particolare quelli della specie e dell'ecosistema. Il comportamento e l'ecologia degli organismi, con i complessi rapporti che si stabiliscono fra i diversi individui della medesima specie, come nei rapporti sociali, o fra quelli di specie diversa, come nella predazione, nel parassitismo e nella simbiosi, interagiscono con i livelli di base in un complesso ed olistico supersistema evolutivo. Esso, in sostanza, è rappresentato dall'intero pianeta, considerato come superorganismo, col termine di *Gaia*, da Lovelock (1988).

La dinamica delle popolazioni, dal cui studio, isolato dal contesto, si sono voluti dedurre i meccanismi microevolutivi e, per estrapolazione, l'intera evoluzione biologica, non è che il riflesso di ciò che è prodotto ai vari livelli del sistema della vita. Perciò,

per comprendere i processi evolutivi dei viventi, l'attuale genetica di popolazioni non è sufficiente e occorre dare maggiore importanza ai fenomeni che si svolgono nella cellula, nell'organismo e nell'ecosistema.

IL CORSO MACROEVOLUTIVO DEI VIVENTI E LE PROPRIETÀ EMERGENTI

La documentazione della macroevoluzione dei viventi, dall'origine della vita ad oggi, si basa sulla successione dei fossili ma anche sull'esame comparato, a livello sia organismico sia molecolare, delle forme attuali. La fenomenologia che ne deriva è fondamentale per comprendere come si sia potuta attuare la macroevoluzione, che ha portato in poco meno di quattro miliardi di anni dalle primitive forme procariotiche, documentate dagli stromatoliti, all'uomo.

L'esame del corso macroevolutivo ci mostra che esso non corrisponde allo schema gradualistico neo-darwiniano, dedotto dalla microevoluzione. La macroevoluzione è contrassegnata da grandi trasformazioni, alcune delle quali costituiscono quelle che sono state chiamate transizioni principali (Maynard Smith & Szathmary 1995). Fra queste vanno poste l'origine, già nelle cellule procariotiche, dei cromosomi, cioè di sistemi organizzati per la memoria genetica, la formazione degli eucarioti per simbiosi di forme diverse di procarioti, la comparsa del sesso, che complica il primitivo sistema di riproduzione asessuale, l'origine dei pluricellulari, con la formazione di colonie di unicellulari che si organizzano in modo unitario producendo tessuti ed organi, e quella della socialità, che porta ad un'organizzazione all'interno della specie. Questi processi possono anche prodursi più volte e in modo diverso, con tentativi più o meno riusciti, ma il loro successo rappresenta dei salti evolutivi, con esiti imprevedibili. Si tratta di salti di qualità legati al prodursi di proprietà emergenti che caratterizzano il fenomeno dell'interazione costruttiva o cooperazione. Il principio delle proprietà emergenti non si riferisce solo ai fenomeni biologici, ma regola anche la formazione dei sistemi fisici e chimici. Esso dipende dal fatto che il tutto è più della somma delle parti, in quanto alle parti si aggiunge ciò che le lega, e ciò produce nuove qualità, cioè nuove forme e funzioni. In ciò sta l'essenza dell'evoluzione costruttiva e quindi lo spartiacque che la separa da un'evoluzione esclusivamente selettiva, che sarebbe solo rielaborazione dell'esistente. Perciò, una fase costruttiva, in cui compaiono le nuove proprietà, precede quella selettiva.

I grandi salti, con le relative proprietà emergenti, vanno considerate come vette di un processo evolutivo che in genere si esplica attraverso la produzione di nuovi caratteri morfologici e funzionali, innovazioni che costituiscono le cosiddette apomorfie. Di queste, e della discontinuità da esse fornite, la sistematica moderna tiene un gran conto nel costruire cladogrammi per la ricostruzione filogenetica. Anche per la cladistica, l'evoluzione, contrariamente all'assunto neo-darwiniano, non è continua ma discontinua, formata da innumerevoli piccoli salti.

L'analisi, libera da pregiudizi, del corso macroevolutivo ci mostra che l'evoluzione biologica nel suo insieme, ma anche nei suoi singoli *phyla*, ha seguito delle direzioni, dei

trends, che vanno verso una crescita di complessità, intesa come organizzazione, accompagnata da individualizzazione ed autonomia oltre che da diversità. Affermare, come fanno i neo-darwiniani, che questo è contraddetto da molti casi, significa non cogliere l'essenziale, cioè che, nella successione delle ere, sono comparsi, ad intervalli sempre più ravvicinati, organismi sempre più complessi, con strutture e funzioni più elaborate, capaci di esprimere una maggiore autonomia nell'ambiente. Che si tratti di una proprietà fondamentale dell'evoluzione è confermato dal fatto che ciò si è potuto realizzare in vario modo, a seconda dei piani d'organizzazione, e anche in direzioni divergenti, come nel caso delle piante e degli animali. Negli animali, il *trend* ha favorito lo sviluppo dei sistemi della vita di relazione, organi neurosensoriali e locomotori, con un centro di elaborazione degli stimoli rappresentato dal cervello, e i conseguenti fenomeni comportamentali rappresentati da istinti e apprendimento. Al culmine di questo *trend* stanno gli Ominidi, con la novità evolutiva della stazione eretta e, in particolare, *Homo sapiens*, con la novità del linguaggio e la connessa capacità di pensiero.

Le eccezioni al corso evolutivo verso la complessità e l'autonomia, ad esempio le rudimentazioni che si verificano in organismi viventi in ambienti limite, si spiegano con le particolari esigenze d'ambiente e comportamento, ma rappresentano solo delle deviazioni, non la norma. La coesistenza nell'attuale biosfera degli organismi più primitivi, come i batteri, e di quelli più evoluti, come i Vertebrati, nonostante che tutti siano perfettamente adattati alle loro condizioni di vita, si spiega col fatto che l'insieme dei viventi forma un complesso olisticamente integrato secondo le leggi degli ecosistemi e si evolve come tale, per cui i piani alla sommità dell'edificio devono necessariamente poggiare su quelli inferiori e di base, che quindi persistono. La nozione di progresso evolutivo negata in genere dai neo-darwiniani, ma che Darwin ammetteva, non consiste nella capacità di sopravvivere, ma nella crescita di complessità ed autonomia e, in rapporto a ciò, nell'acquisizione di funzioni vitali sempre più ricche e sofisticate. Se, per un mal posto timore di antropomorfismo, si preferisse evitare il termine progresso, sarebbe sempre necessario coniare un termine analogo per esprimere ciò che fotografa la crescita qualitativa e quantitativa nel corso del tempo, espressa, nel suo insieme, dall'evoluzione della vita. Allo stesso modo, sulla scorta dei fatti, non si può negare che l'uomo sia il prodotto culminante del progresso evolutivo. Per coloro che non vogliono ammetterlo per presupposti ideologici, è bene chiarire che ciò non significa ammettere una sorta di supremazia dell'uomo sulla natura e neppure implica necessariamente che il corso evolutivo segua un programma predeterminato, un disegno preciso che porta all'uomo. Anche se vi sono alla base delle potenzialità inesprese, queste vengono rese attuali attraverso processi di autorganizzazione (autopoiesi), che agiscono nella formazione dei sistemi complessi. Le proprietà emergenti, di cui l'evoluzione è costellata, rappresentano fatti imprevedibili, creativi, che non sono il risultato di meccanismi deterministici e gradualistici di causa-effetto ma neppure, sul piano scientifico, l'espressione di un disegno prestabilito, bensì di semplici potenzialità. Ad ogni novità evolutiva il disegno va rielaborato nel suo insieme. Le tendenze macroevolutive esistono, ma possono essere riconosciute *a posteriori* e non *a priori*. Anche se esse dipendono da un fenomeno intrinseco, che porta a progressiva realizza-

zione proprietà fondamentali implicite nella natura stessa dei viventi, il diverso modo in cui tali proprietà vengono realizzate è un fatto storico, che deriva dall'interazione fra organismo ed ambiente e non può quindi essere preveduto.

È importante riconoscere nell'evoluzione due aspetti. L'aspetto propriamente macroevolutivo è rappresentato dalla realizzazione delle tendenze intrinseche ai viventi, modulate dai piani di organizzazione che si sono formati nella loro storia evolutiva. L'altro aspetto, che lega la microevoluzione alla macroevoluzione, e quindi il solo considerato dai neo-darwiniani, è quello della radiazione adattativa delle specie, del loro adeguarsi ai diversi *habitat*, del loro diversificarsi. Nella metafora dell'albero filogenetico, le tendenze macroevolutive sono rappresentate dal tronco e dai rami principali, a direzione generalmente verticale, mentre la radiazione adattativa si riferisce ai rami secondari e alle foglie, a direzione prevalentemente orizzontale.

L'EVOLUZIONE COSTRUTTIVA COME UN FENOMENO GLOBALE

Mentre la teoria evoluzionistica della Sintesi, essendo basata su mutazione casuale e selezione naturale, può riferirsi solo ai viventi, la teoria costruttiva può essere estesa a tutti i processi del cosmo, a partire dalla formazione degli atomi e delle molecole per proseguire, dopo l'evoluzione biologica, con l'evoluzione culturale e psico-spirituale dell'uomo (Sarà 2005).

È oggi diffuso l'applicare principi ed idee evoluzionistiche ai più vari campi della realtà, anche quelli che esorbitano dalla biologia. Chiari esempi sono dati, in campo fisico, dallo scenario dell'evoluzione cosmologica, dal *big bang* alla formazione dell'attuale struttura della materia, a quella delle galassie e delle stelle e quindi del nostro sistema solare e, in campo antropologico, dai processi evolutivi presi in considerazione nella storia della cultura, in sociologia e in psicologia.

I fenomeni dell'evoluzione fisica e chimica, da una parte, e quelli dell'evoluzione culturale, psichica e spirituale dell'uomo insieme a quelli dell'evoluzione biologica, dall'altra, possono essere inquadrati in un unico schema evolutivo e considerati come fasi di una storia che va dalla formazione dell'atomo a quella dell'uomo e prosegue poi nei processi cognitivi ed emozionali dell'interiorità umana, così come in quelli culturali e socio-economici che riguardano l'intera umanità.

I fattori costruttivi di quest'evoluzione sono sempre i medesimi, anche se si esplicano con modalità diverse, col cambiamento della natura dei sistemi in cui devono operare. Il primo fattore è dato dalla interazione fra entità o strutture diverse, siano esse particelle, atomi, molecole, cellule, organismi, specie e, nell'uomo, forme di cultura o stati cognitivi, ad esempio pensieri, o emozionali, come sentimenti, o volitivi, propositi e progetti. Affinché l'interazione assuma un significato costruttivo per la formazione di un sistema più complesso ed integrato occorre che essa sia positiva, cioè che i due enti che si pongono in rapporto producano una nuova entità, con formazione di proprietà emergenti. Per tale interazione costruttiva, in cui vi è compartecipazione

nella costruzione, può, a mio avviso, bene utilizzarsi, in senso generale, il termine di cooperazione. L'insieme delle interazioni costruttive, col processo di autopoiesi, porta poi all'organizzazione, cioè alla formazione di sistemi di crescente complessità, che si suddividono in genere in sottosistemi. I sottosistemi possono fondersi in un sistema più complesso, ma possono anche individuarsi come parti relativamente autonome, per un migliore funzionamento del sistema globale cui appartengono.

Interazione, cooperazione ed organizzazione sono resi possibili dall'esistenza di processi d'informazione che fanno comunicare fra loro gli enti, cioè gli oggetti del sistema. Con l'evoluzione della complessità dei sistemi, si ha anche l'evoluzione dei processi d'informazione e comunicazione che diventano sempre più ricchi e sofisticati, passando da puri scambi di energia a trasferimento d'informazioni mediante codici, come nel caso del DNA. Le reti mediante cui l'informazione circola nelle cellule e fa comunicare le varie parti della cellula e le cellule fra loro sono di altissima sofisticazione. Ma ancora più complesse e sofisticate sono le reti neuronali d'informazione che hanno centro nel cervello. Col cervello umano si raggiunge la massima complessità di materia conosciuta nel cosmo e, parallelamente, d'informazione e comunicazione biologica. Questo porta al più ricco sistema d'informazione e comunicazione che si conosca, cioè al linguaggio umano.

GLI ASPETTI OLISTICI E SISTEMICI E IL NUOVO PARADIGMA DELL'EVOLUZIONE COSTRUTTIVA

L'evoluzione è un fenomeno globale che interessa tutti gli aspetti della realtà, fisica, biologica e umana. Essa deve, quindi, essere oggetto di studio non solo delle scienze biologiche, ma anche di quelle fisiche ed umanistiche. L'evoluzione biologica ha introdotto nel dominio della conoscenza scientifica, prima con Lamarck (1809) e poi con Darwin (1859), la nozione che gli organismi si trasformano nei lunghi tempi geologici in modo coerente e sono imparentati fra di loro in quanto hanno un'origine comune.

Ne sono scaturite teorie evolutive fra cui quella darwiniana, basata sulla selezione naturale, ha avuto il maggior successo e oggi, nella forma neo-darwiniana della Sintesi, che deriva dalla fusione di darwinismo e mendelismo, è seguita dalla stragrande maggioranza dei biologi. Ciò però porta a due conseguenze negative, che ostacolano un rinnovamento del pensiero evolutivo coerente con la nuova biologia che è emersa nell'ultimo trentennio. Una è di considerare il neo-darwinismo o Sintesi, peraltro spesso erroneamente ritenuto come identico al darwinismo, come l'unica possibile teoria dell'evoluzione, quindi come l'evoluzionismo stesso, e ciò è, purtroppo, recepito in larghissima misura nei *media* e a tutti i livelli dell'istruzione. L'altra consiste in un continuo *maquillage* mistificatorio per cui la selezione naturale, cardine del darwinismo, è introdotta in contesti che non le competono e che non corrispondono neppure alla sua formulazione darwiniana. La più evidente di queste mistificazioni è quella di considerare processi che avvengono all'interno dell'organismo, a livello cel-

lulare o molecolare, e che possono definirsi nel complesso come di selezione organica o somatica, come equivalenti ai processi di selezione naturale darwiniana. Espressioni come “darwinismo neurale” (Edelman 1987) sono quindi *misleading*, se non se ne sottolinea l’aspetto puramente analogico. È necessario chiarire, per evitare equivoci, che la selezione naturale che discrimina fra organismi è il risultato della loro sopravvivenza differenziale dovuta ad una diversa *fitness* e non può essere applicata a processi di *sorting* all’interno degli organismi stessi. Poiché la selezione darwiniana riguarda solo una scelta fra organismi, i processi interni anche selettivi, come morte differenziale di cellule o eliminazione di date molecole a vantaggio di altre, che portano alla formazione del fenotipo dell’organismo, sono a monte della selezione naturale e possono solo influenzarla in varia misura. Inoltre, come tutti i fenomeni morfogenetici, essi sono plastici, cioè dipendono dagli stimoli ambientali diretti e non sono quindi il semplice frutto della selezione naturale che ha operato precedentemente. In sostanza, i processi di *sorting* interni all’organismo, cellulari o molecolari, vanno considerati come la necessaria componente demolitiva dei processi costruttivi di un sistema integrato e fanno parte della fase costruttiva, non selettiva, dell’evoluzione.

Le nuove, attuali, conoscenze del funzionamento del genoma e della cellula indicano chiaramente la loro natura di sistemi complessi e dinamici, che funzionano sulla base d’informazioni ambientali. La formazione di nuovi caratteri e funzioni nell’organismo, che entrano nell’evoluzione delle specie, sono il frutto d’una continua interazione fra la memoria genetica dell’organismo, contenuta nel suo DNA, e d’informazioni ambientali che ne condizionano lo sviluppo. Le stesse mutazioni, pur se la loro origine è casuale, possono esprimersi nell’organismo solo in rapporto a sistemi di regolazione a cui sono sottoposte e che sono influenzati dall’ambiente. Nuove nozioni sulla trasmissione ereditaria dei caratteri, genetica ed epigenetica, indicano che è possibile l’eredità dei caratteri acquisiti ad opera dell’ambiente, nel soma come nel germe. Adattamenti particolarmente sofisticati come il polimorfismo mimetico delle farfalle (Njihout 1991) non dipendono solo dalla selezione di alcuni geni principali, ma dalla modulazione della loro espressione ad opera di geni modificatori, a loro volta legati all’informazione ambientale diretta che ne dirige il comportamento. Si tratta, come anche nel caso del polimorfismo delle caste degli insetti sociali (West-Eberhard 2003), di processi costruttivi legati alla plasticità.

La plasticità fenotipica di sviluppo, accompagnata dalla sua assimilazione genetica, rappresenta il meccanismo più plausibile dei processi costruttivi dell’evoluzione biologica. Il comportamento, particolarmente plastico, ha un’importanza fondamentale come motore dell’evoluzione, soprattutto per gli animali. In esso, come si è detto, si deve tener conto della continua interazione fra aspetti istintivi, più legati ai geni, e quelli dell’apprendimento, più legati all’ambiente, per cui tali componenti, innata ed appresa, non possono essere considerate separate (Campan & Scapini 2004). L’aspetto dell’apprendimento diventa comunque sempre più importante nel corso dell’evoluzione degli animali. La selezione naturale continua ad esercitare un importante ruolo evolutivo a livello delle popolazioni, ma esso si limita a regolare la frequenza dei nuovi caratteri, che emergono dai processi costruttivi ed istruttivi dell’organismo, nell’am-

bito delle specie e delle comunità. Il meccanismo dell'evoluzione biologica si compone quindi di due fasi successive, la prima, costruttiva dei caratteri, che ha luogo nell'organismo, la seconda, selettiva degli individui, che ha luogo nella popolazione (Sarà 1993). I nuovi caratteri prodotti dagli organismi rappresentano novità evolutive più o meno grandi per l'ampiezza della variazione, e quindi per proprietà emergenti che possono portare a nuove funzioni, per la possibilità di correlazione con altri caratteri nella formazione di organi complessi, e anche per il loro successo nel tempo, una dimensione storica dell'evoluzione. Quest'ultima può, però, dipendere da eventi apparentemente fortuiti come catastrofi legate, ad esempio, all'impatto di meteoriti. È quindi possibile distinguere una microevoluzione, come diversificazione adattativa, da una macroevoluzione che porta, per i singoli *phyla*, a tendenze evolutive diverse nei loro piani d'organizzazione e, per il complesso dei viventi, a quelle generali della complessificazione e dell'autonomia.

In conclusione, un'evoluzione biologica fondata, come nel neo-darwinismo, sulla selezione naturale e sulle mutazioni casuali, e che ha nella selezione naturale l'unico agente produttore dell'ordine esistente in natura che si esprime negli adattamenti, è, in sostanza, un'evoluzione selettiva. Ma se, come risulta dalla recente genetica molecolare, si considera che gli adattamenti sono prodotti *in nuce* durante lo sviluppo degli organismi in rapporto con gli altri caratteri e le richieste ambientali, e che la selezione serve solo a regolare la loro diffusione ed il loro successo nelle popolazioni, è lecito parlare di evoluzione costruttiva perché l'aspetto costruttivo, pur non ignorando la grande intuizione di Darwin, cioè l'azione della selezione naturale, diventa predominante. Ma in tal modo, più che di un rimaneggiamento o ampliamento della Sintesi, si deve parlare di nuovo paradigma evolutivo.

Si tenga anche presente che il paradigma dell'evoluzione selettiva non consente di formulare una teoria globale d'evoluzione che comprenda anche i processi extra-biologici perché si fonda su mutazione casuale e selezione naturale che hanno senso solo in biologia. Quello dell'evoluzione costruttiva permette invece di formulare una teoria globale dell'evoluzione estesa a tutti i fenomeni della natura. Esistono infatti fattori comuni ai diversi tipi d'evoluzione, compresa la biologica, rappresentati dall'interazione, interazione costruttiva o cooperazione ed organizzazione. Essi agiscono, in fasi successive, nella formazione dei sistemi complessi prodotti dall'evoluzione, a livello fisico e chimico, astrofisico, biologico e umano, sia culturale che psicologico. I sistemi prodotti da questi fattori sono concatenati e hanno prodotto un'unica storia evolutiva, che va dall'atomo all'uomo e prosegue, a livello interiore e culturale, con l'uomo.

Il filo rosso di quest'evoluzione globale è rappresentato dalla crescita di complessità e di autonomia, che si accompagna a quella dell'informazione e comunicazione. Alla base di ogni fenomeno evolutivo sta l'interazione, il porsi in rapporto di due enti, da cui derivano proprietà nuove ed imprevedibili, perché alle proprietà dei due enti separati si aggiunge ciò che proviene dallo scambio d'energia e/o d'informazione e, nel caso dell'interazione costruttiva, anche dalla loro integrazione. Da ciò deriva che la somma delle parti non è equivalente all'insieme, perché esiste un *medium* che le unisce e perché vi è una trasformazione reciproca delle parti. La teoria costruttiva

dell'evoluzione è una visuale olistica che considera il tutto come qualcosa di più e di nuovo in rapporto alla somma delle parti. Il terzo fattore evolutivo, d'organizzazione, deriva dalla molteplicità dell'interazioni e segue leggi d'autorganizzazione, proprie dei sistemi complessi e della loro dinamica. La teoria costruttiva dell'evoluzione trova quindi importanti punti di riferimento nelle recenti teorie generali della complessità e dei sistemi.

Il cambiamento d'un paradigma evolutivo, soprattutto se coinvolge non il solo mondo biologico, ma tutta la realtà, anche il mondo fisico e umano, può avere conseguenze importanti dal punto di vista della *Weltanschauung*, della visione del mondo. La teoria neo-darwiniana in auge è riduzionista, genocentrica e privilegia la competizione selettiva sulla cooperazione costruttiva. Al contrario, la teoria costruttiva è olistica, fenocentrica, comunque sistemica, e si basa sulla cooperazione costruttiva. A parte queste connotazioni fondamentali, le differenze sono molteplici. Particolarmente importante è la diversa posizione dell'uomo nell'evoluzione. Questa è stata minimizzata nel neo-darwinismo, al di là di ciò che emerge dalla spregiudicata analisi dei fenomeni, per il timore, implicito nella scienza naturale moderna, di antropocentrismo. Ne è derivata l'idea che l'evoluzione abbia portato all'uomo solo per una concatenazione di eventi casuali. La teoria costruttiva dell'evoluzione mostra che le tendenze evolutive di complessificazione ed autonomia, sin dalla formazione della materia e ancor più dall'origine della vita, sviluppano potenzialità che portano in modo conseguente alla formazione di un essere intelligente capace di comprendere il mondo da cui è derivato. Ciò è stato sostenuto da fisici col principio antropico (Barrow & Tipler 1986, Harris 1991) e da biologi come Teilhard de Chardin (1955). L'evoluzione poi prosegue con l'uomo con nuove caratteristiche date dallo sviluppo delle forme culturali e delle capacità interiori, in cui assume una posizione centrale l'autocoscienza.

La teoria costruttiva dell'evoluzione può quindi rappresentare una solida base scientifica, che oggi manca, per un neo-umanesimo. Ciò non significa degenerare nell'antropocentrismo del dominio dell'uomo sulla natura. Si tratta, infatti, d'una teoria olistica e sistemica, che poggia sulla cooperazione ed integrazione di tutti i processi, e quindi anche sull'armonia dell'uomo con la natura. Essa, dato il ruolo che l'uomo oggi ha nella natura, è presupposto fondamentale di ogni ulteriore evoluzione. Va anche sottolineata l'importanza che nella teoria costruttiva assumono i processi emergenti. Questi, infatti, possono essere tali da produrre improvvisamente nuove ed imprevedibili qualità di grande spessore. Per quanto riguarda l'evoluzione umana, la novità più importante è l'affermazione della coscienza di sé o autocoscienza, in rapporto con linguaggio e pensiero. Lo sviluppo dell'interiorità umana, e quindi della psiche, ne sviluppa l'autonomia e stabilisce, con l'affermazione del Sé e col libero arbitrio, i presupposti della libertà, che però per essere costruttiva deve armonizzarsi col mondo.

Dando importanza nell'evoluzione al principio delle proprietà emergenti e della comparsa creativa di nuove qualità, si comprende come qualità apparentemente incommensurabili fra loro, come quelle spazio-temporali della materia e quelle interiori del vissuto esistenziale, possano essere state originate da un medesimo processo evolutivo. Vi è continuità storica in quanto i medesimi fattori di base hanno operato

per lo sviluppo di entrambe. Il mondo può quindi essere considerato monistico e non dualistico o pluralistico, pur evolvendosi sui diversi e non confrontabili, anche se intimamente correlati, piani qualitativi della materia, vita e psiche, ciascuno con le proprie peculiari caratteristiche.

La teoria dell'evoluzione costruttiva, qui esposta nei suoi punti salienti, è trattata in modo più ampio e circostanziato in Sarà (2005).

BIBLIOGRAFIA

- Baldwin J.M. 1896. A new factor in evolution. *American Naturalist* 30: 441-541.
- Barrow J.D. & Tipler F.J. (eds) 1986. *The anthropic cosmological principle*. Oxford, Clarendon Press.
- Bouton N., Witte F. & Van Alphen J.J.M. 2002. Experimental evidence for adaptive phenotypic plasticity in a rock-dwelling cichlid fish from Lake Victoria. *Biol. J. Linn. Soc.* 77: 185-192.
- Bridges B.A. 2001. Hypermutation in bacteria and other cellular systems. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 355: 29-40.
- Cairns J., Overbaugh J. & Miller S. 1988. The origin of mutants. *Nature* 335: 142-145.
- Campan R. & Scapini F. 2004. *Etologia*. Bologna, Zanichelli.
- Chapman L.J., Galis F. & Shinn J. 2000. Phenotypic plasticity and the possible role of genetic assimilation: hypoxia-induced trade-offs in the morphological traits of an African cichlid. *Ecol. Lett.* 3: 387-393.
- Darwin C.R. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle of life*. London, J. Murray.
- Dawkins R. 1982. *The extended phenotype*. Oxford, Oxford University Press.
- Dawkins R. 1987. *The blind watchmaker*. Oxford, Oxford University Press.
- Edelman G.M. 1987. *Neural darwinism. The theory of neuronal group selection*. New York, Basic Books.
- Eldredge N. & Gould S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: *Models in Paleobiology*. Schopf T.J.M. (ed.), pp. 82-125. San Francisco, Freeman, Cooper and Co.
- Foster P.L. 1999. Mechanisms of stationary phase mutation: a decade of adaptive mutation. *Annu. Rev. Gen.* 33: 57-88.
- Gould S.J. & Lewontin R.C. 1979. The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci.* 205: 581-598.
- Harris E.E. 1991. *Cosmos and anthropos. A philosophical interpretation of the anthropic cosmological principle*. New Jersey and London, Humanities Press Int.
- Jablonka E. & Lamb M.J. 1995. *Epigenetic inheritance and evolution. The Lamarckian dimension*. Oxford, Oxford University Press.
- Jacob F. & Monod J. 1961. Genetic regulatory mechanisms and the synthesis of pro-

- teins. *J. Mol. Biol.* 3: 318-356.
- Kimura M. 1983. *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Lamarck J.B. 1809. *Philosophie zoologique*. Paris, Denton.
- Losos J.B., Creer D.A., Glossip D., Goellner R., Hampton A., Robers G., Haskell N., Taylor P. & Etlting J. 2000. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in the hindlimb of the lizard *Anolis sagrei*. *Evolution* 54: 301-305.
- Lovelock J. 1988. *The ages of Gaia. A biography of our living earth*. Oxford, W.W. Norton/Oxford University Press.
- Maynard Smith J. & Szathmary E. 1995. *The major transitions in evolution*. Oxford, W.H. Freeman.
- Monod J. 1970. *Le hasard et la nécessité*. Paris, Seuil.
- Morgan H.D., Sutherland H.G.E., Martin D.J.K. & Whitelaw E. 1999. Epigenetic inheritance in the mouse. *Nat. Genet.* 23: 314-318.
- Nijhout H.F. 1991. *The development and evolution of butterfly wing patterns*. Washington, DC, Smithsonian Institution Press.
- Pigliucci M. 2001. *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. Baltimore, J. Hopkins University Press.
- Rutherford S.L. & Lindquist 1998. S. Hsp90 as a capacitor for morphological evolution. *Nature* 396: 336-342.
- Sarà M. 1993. Biological evolution. a holistic organism-centered approach. *Rivista di Biological/Biology Forum* 86: 347-354.
- Sarà M. 2003. Cell system complexity and biological evolution. In: *Determinism, Holism and Complexity*. Benci V., Cerrai P., Freguglia P., Israel G. & Pellegrini C. (eds), pp. 293-304. New York, Kluwer Acad./Plenum Publ.
- Sarà M. 2005. *L'evoluzione costruttiva. I fattori d'interazione, cooperazione ed organizzazione*. Torino, UTET Libreria.
- Schlichting C.D. & Pigliucci M. 1998. *Phenotypic evolution*. Sunderland, Sinauer Ass.
- Teilhard de Chardin P. 1955. *Le phénomène humain*. Paris, Seuil.
- Waddington C.H. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150: 563-565.
- Waddington C.H. 1953. Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution* 7: 118-126.
- Waddington C.H. 1961. *The evolution of an evolutionist*. Edinburgh, Edinburgh University Press.
- Watson J.D. & Crick F.C. 1953. Molecular structure of nucleic acids. *Nature* 171: 737-738.
- West-Eberhard M.J. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. New York, Oxford University Press.

Evolutionismo e olismo: due paradigmi interpretativi differenti per il fenomeno dell'evoluzione biologica

Roberto Fondi

IL FENOMENO NATURALE “EVOLUZIONE BIOLOGICA” E LA SUA INTERPRETAZIONE

Da quando sono state gettate le fondamenta della paleontologia e della biostratigrafia moderne, nessuno può mettere in dubbio che la vita sulla Terra è stata caratterizzata da un'evoluzione – nel senso che essa non si è perpetuata nel tempo *ab initio* in maniera sempre uguale ed uniforme, bensì ha variato continuamente in configurazione, rivelando, sia pure in prospettiva molto ampia, un progressivo incremento di complessità.

Se si ha l'accortezza di presentarla in questo modo, senza cioè ulteriori specificazioni, l'evoluzione biologica risulta essere un grandioso fenomeno naturale da tutti direttamente constatabile attraverso il solo e semplice esame della documentazione fossilifera, e perciò equivalente ad un *dato di fatto* indiscutibile e fondamentale.

In che *modo*, tuttavia, l'evoluzione biologica si sia realizzata – ovvero *come* esattamente abbiano avuto origine le differenti ed innumerevoli forme di vita succedutesi nel tempo, la umana compresa – rimane a tutt'oggi un problema aperto, necessariamente legato a quello ancora più grave dell'origine delle prime cellule.

Compito dell'indagine scientifica è, pertanto, puntare alla delucidazione del suddetto dato di fatto tramite la proposta di adeguate *ipotesi di lavoro* e la soggezione delle medesime a costante controllo per verificarne o meno la validità. Ipotesi che sarà lecito far assurgere al rango di *teorie* soltanto ed appunto se regolarmente confermate da tale controllo.

Malgrado la perdurante oscurità circa le cause e le modalità di attuazione del fenomeno di cui si tratta, la stragrande maggioranza dei biologi continua ad inquadrarlo nel contesto interpretativo del paradigma – *sensu* Thomas Kuhn – delineatosi per la prima volta in Francia e in Gran Bretagna tra la fine del XVIII e la prima metà del XIX secolo, ma radicatosi definitivamente in ogni ramo della cultura soltanto dopo la pubblicazione di *Sull'origine di specie* di Charles Robert Darwin, avvenuta nel 1859. Il paradigma in questione, che per ragioni storiche non può che essere definito come “evoluzionistico” (con “evoluzionismo” quale sostantivo corrispondente), assume che l'evoluzione biologica consista in un processo di «discendenza con modificazione da

progenitura comune», pertanto aderente alla logica deterministica ordinaria del *post hoc, ergo propter hoc*, e rappresentabile tramite il modello canonico dell'albero genealogico o filogenetico.

Ciò che finora è stato detto, dunque, dovrebbe bastare a far comprendere quanto sia pericoloso, e suscettibile di condurre a gravi equivoci, il trascurare di mantenere sempre ben distinti i due concetti – differenti per valenza e per significato – di “evoluzione” e di “evoluzionismo”. Il primo di questi concetti, infatti, si riferisce ad una *realtà oggettiva* in quanto da tutti direttamente esperibile come la luce del Sole, mentre il secondo corrisponde ad una costruzione intellettuale, ovvero ad un particolare *modo di interpretare la suddetta realtà*: nella fattispecie, al modo adottato da Lamarck, dai Darwin e da vari altri autori dei loro tempi, il cui pensiero era come sintonizzato sulla medesima “lunghezza d'onda”.

Da ciò derivano due importanti implicazioni. La prima è la seguente: poiché ogni paradigma, in quanto espressione culturale, è sempre strettamente legato ad una particolare fase della storia del pensiero umano, e poiché l'attività scientifica, pena il rischio di mummificarsi in costruzioni dogmatiche, deve sempre mantenersi dinamica ed aperta, sarebbe profondamente fuorviante assumere un qualsivoglia paradigma come definitivo ed intoccabile. Quanto alla seconda implicazione, essa scaturisce dall'osservazione che ciascun paradigma abbraccia generalmente un campo prospettico troppo vasto per poter essere esaurito da un'unica teoria, per cui, in relazione al tema qui affrontato, ha assai poco senso parlare – come spesso viene fatto – di “teoria dell'evoluzione” *tout court*. A tutt'oggi, infatti, di “teorie” esplicative dell'evoluzione biologica ne sono state formulate numerose (a parte le spiegazioni proposte da Lamarck e dai Darwin, ad esempio, possono qui essere ricordati il neo-lamarckismo e il neo-darwinismo, la nomogenesi di Berg, l'aristogenesi di Osborn, l'ologenesi di Rosa, la cosmolisi di Blanc, l'emicazione di Nilsson, il tipostrofismo di Schindewolf, gli equilibri puntuati di Eldredge e Gould, la teoria neutralista di Kimura, la teoria auto-evolutiva di Lima-de-Faria e la teoria semantica di Barbieri), sebbene non sia affatto da escludere che, ad un esame più approfondito, soltanto poche di esse giungano effettivamente a dimostrarsi tali, anziché mere e più o meno verificabili speculazioni.

L'articolo si propone di riesaminare brevemente il paradigma evoluzionistico allo scopo di controllarne, a distanza di oltre due secoli dalla sua proposta, la piena rispondenza o meno con i risultati delle ricerche. Data la loro primaria importanza, esso si concentrerà essenzialmente sui dati forniti dalla paleontologia, rimandando ad un'ulteriore occasione il riesame critico dei dati di natura neontologica.

PRIMA DELL'EVOLUZIONISMO: LA VISIONE DELLA NATURA COME *SYSTEMA* E LA SUA CRISTALLIZZAZIONE

Prima dell'avvento dell'evoluzionismo, la realtà era considerata come una totalità coerente, permeata della presenza ed intelligenza divina, e perciò come viva, palpi-

tante, creativa e dotata di risvolti spesso imprevedibili e misteriosi. Essa, in ogni caso, si dispiegava in una straordinaria gerarchia di complessità, ove alla base figuravano i minerali e le forme inferiori di vita, nei livelli intermedi i vegetali, gli animali e l'uomo, e nei livelli superiori entità super-naturali come le schiere angeliche. In questa costruzione ordinata l'uomo occupava una posizione centrale, in quanto considerata intermediaria fra la condizione fisica e quella metafisica.

Reputando le forme viventi attuali come le stesse concepite dalla mente divina e fissate nel sesto giorno della creazione, Carl von Linné (1707-1778) ne propose una sistemazione secondo categorie fondamentali, o *taxa*, di ampiezza e diversificazione decrescenti, individuate in base a scelte oculate di particolari insiemi di caratteri morfologici. Com'è noto, Linné denominò "specie" i *taxa* elementari di tale sistemazione, contrassegnandoli con nomenclatura latina binomia, mentre i *taxa* superiori a quelli specifici furono scaglionati, da lui e da naturalisti a lui successivi, in 6 livelli gerarchici progressivamente denominati "generi", "famiglie", "ordini", "classi", "tipi" o "phyla" e "regni".

Sebbene gettasse per la prima volta vivida luce sulla diversità delle forme viventi e sulle loro reciproche relazioni, pure l'uso delle categorie linneane portò ad una totale cristallizzazione dell'idea di "ordine naturale" e ad uno stretto connubio tra la biologia e il dogma ecclesiastico della creazione "speciale", dando così luogo a quello che – dopo l'avvento dell'evoluzionismo – è stato definito "fissismo". Linné, comunque, rimase sempre lucidamente consapevole dell'artificiosità del suo sistema e con il passare degli anni comprese che le specie e, più in generale, i *taxa* inferiori agli ordini erano spesso difficili da distinguere. A tali livelli, insomma, il mondo dei viventi risultava instabile e mutevole, prestandosi sia ad ibridismi naturali sia a manipolazioni artificiali da parte di coltivatori e allevatori.

Pur avendo dato corpo ad una sterminata letteratura, il problema della distinzione dei *taxa* biologici rimane a tutt'oggi lontano dall'essere stato risolto (si veda, ad esempio, Berlocher 1998). In generale, nella suddetta letteratura è spesso emersa la predisposizione a considerare la specie, ovvero l'unità biosistemica fondamentale, come un'entità oggettiva e dotata di sicura base ontologica, mentre i *taxa* sopraspecifici avrebbero natura per lo più soggettiva e convenzionale. Quanto ai criteri adottati per distinguere le specie, da un iniziale approccio strettamente morfo-tipologico, mirante cioè a definire unità morfologiche standard e, di conseguenza, attribuyente importanza secondaria alla *variabilità* (o grado di divergenza media da tali unità) che pure è implicita, in misura più o meno elevata, a ciascuna popolazione naturale, si è passati ad un approccio basato generalmente sul criterio fisiologico dell'isolamento riproduttivo, ritenuto oggettivo per eccellenza. Dalla metà del secolo scorso ad oggi, insomma, è stato generalmente considerato specie "vera", cioè naturale e non convenzionale, qualsiasi insieme di organismi tra loro interfecondi ma riproduttivamente isolato da altri insiemi analoghi, almeno in teoria del tutto indipendentemente da corrispondenze o meno sul piano morfologico esteriore. Eppure, malgrado quello basato sull'isolamento riproduttivo sia stato denominato, con chiaro intento monopolizzatore, "concetto biologico di specie", più volte è stato rimarcato (si veda, ad esempio, Simonetta 1999)

che esso è inapplicabile non soltanto alla generalità degli organismi viventi, ma perfino al solo regno animale.

Il fatto che a tutt'oggi si sia giunti a proporre fino ad almeno *sette* differenti concetti di specie (si veda, ad esempio, Harrison 1998) – è significativo e induce fortemente a far considerare illusorio qualsiasi tentativo di giungere a definizioni univoche ed universali, non soltanto dei *taxa* di rango superspecifico, ma anche di quello specifico o fondamentale, per cui *il problema di come distinguere e classificare in modo adeguato i gruppi biologici naturali continua a rimanere aperto oggi come lo era al tempo di Linné.*

Ovviamente questa conclusione non implica in alcun modo che l'insieme dei viventi e la sua evoluzione debbano essere concepiti come disorganizzati e confusi. Nulla, cioè, obbliga a gettare alle ortiche l'ipotesi di lavoro di un *systema naturae*, seppure non strutturato nel modo rigido e semplicistico di Linné. In realtà, tra i viventi, le distinzioni, pur essendo apprezzabili in misura più o meno netta, compaiono in numero straordinario ed a qualsiasi livello di complessità, ma siccome riguardano entità collettive e non individuali, devono essere ritenute tali unicamente in senso *statistico* e non *assoluto*. Ne segue che i *taxa* biologici possono essere visti come realtà “transvarianti” fra loro in differente misura, nel contesto unitario dell'immenso *continuum* spazio-temporale di cui formano parte naturale integrante e inscindibile.

Nel suddetto *continuum*, allora, ciascun *taxon* non potrà che esprimersi sia nelle tre dimensioni spaziali (come unità statistica di morfologie strettamente legate a determinati areali geografici ed a particolari ecosistemi), sia nella “quarta dimensione” (occupando perciò un segmento più o meno lungo, compreso fra il momento della sua apparizione e quello della sua estinzione, di un decorso temporale che, dalla comparsa delle prime cellule viventi ad oggi, si calcola abbracci almeno tre miliardi e mezzo di anni). Inoltre, come risulta dalla documentazione paleontologica, ciascun *taxon* potrà persistere stabilmente per milioni di anni, nell'arco dei quali potrà assumere tutte le cangianti morfologie consentitegli dalle sue intrinseche potenzialità genetiche di adattamento (“norme di reazione”), in risposta alle vicissitudini del suo areale geografico di distribuzione e del suo ecosistema di appartenenza. Ne deriva che la variabilità intragruppo ed intergruppo dei vari *taxa*, e quindi anche la relativa e reciproca differenziazione fra i *taxa* medesimi, non potranno che essere soggette a fluttuare continuamente, nel corso del tempo, restringendosi o ampliandosi in modo più o meno drastico ed irregolare. Più in particolare, le specie naturali, in quanto suscettibili di essere interessate nelle varie tappe della loro storia evolutiva da variazioni e differenziazioni anche molto spinte (basti soltanto pensare ai casi di adattamento insulare o sotterraneo), potranno presentarsi come entità notevolmente più ampie, plastiche e versatili di quelle convenzionali.

È opportuno far notare che il precedente approccio interpretativo non fa che riprendere le posizioni dello zoologo tedesco Otto Kleinschmidt (1930), il quale, già all'inizio del secolo scorso, proponeva di sostituire il concetto classico di specie con quello di *Formenkreis* o “circolo di forme”. Per Kleinschmidt, infatti, l'espressione “circolo” doveva essere intesa non nel senso della corrispettiva figura geometrica, bensì in quello di *unità spazio-temporale coerente in senso qualitativo* (come ad esempio il

Wienerkreis o Circolo di Vienna, quale congregazione di persone realizzata dalla comune condivisione di una medesima “idea di fondo”).

L'AVVENTO DELL'EVOLUZIONISMO E IL RIPUDIO DEL *SYSTEMA NATURAE*

Dopo Linné, gli studiosi dei viventi ne seguirono generalmente le tracce; tuttavia si formò e andò progressivamente potenziandosi una corrente sotterranea di dubbio nei confronti della fissità delle specie, la quale si manifestò nel modo più aperto soprattutto in quella nazione che, mal governata, andava incontro agli anni tempestosi della Rivoluzione. Nel mondo intellettuale francese, si sviluppò un crescente interesse nei confronti dell'uomo e del suo destino, dell'origine della società, della lotta dei poveri e degli oppressi per l'esistenza. Si cominciò allora a studiare la popolazione umana in relazione alla quantità di cibo disponibile e furono stabilite analogie con la vita selvaggia, mentre il risentimento contro l'autoritarismo, l'immobilismo ed il dogmatismo ecclesiastico stimolò la diffusione del determinismo nella sua visione filosofica restrittiva e l'innalzamento del “secondo libro della rivelazione”, la natura, al di sopra di quello scritto. Fu in questo clima intellettuale, prontamente ripercuotentesi nella vicina Inghilterra e successivamente rinforzato da una fede crescente nella rivoluzione industriale, nel progresso scientifico-tecnologico e nella superiorità dell'uomo occidentale, che elaborarono i loro scritti Benoît de Maillet (1656-1738), Bernard Le Bouvier de Fontenelle (1657-1757), Pierre-Louis Moreau de Maupertuis (1698-1759), Jean-Louis Leclerc de Buffon (1707-1788), Julien Offroy Delamétherie (1709-1751), Denis Diderot (1713-1784), Erasmus Darwin (1731-1802), Jean-Baptiste Monet de Lamarck (1744-1829), William Wells (1757-1817), William Lawrence (1783-1867), James Prichard (1786-1848), Patrick Mathew (1790-1874), Robert Grant (1793-1874), Charles Lyell (1797-1875), Robert Chambers (1802-1871), Edward Blyth (1810-1873), Charles Naudin (1815-1899), Charles Darwin (1809-1882) e Alfred Russel Wallace (1823-1913).

Andava così prendendo forma e consolidandosi il paradigma evolucionistico, ovvero la convinzione che tutte le forme viventi altro non fossero, in definitiva, se non il risultato di un lungo e lento processo naturale di “discendenza con modificazione” da progenitura comune, e pertanto implicante la connessione ereditaria diretta e la spiegazione con gli antecedenti. Per cui, se fino ad allora il compito fondamentale del naturalista era stato essenzialmente quello di ricercare i modelli o “piani strutturali”, cioè gli *archetipi*, in base ai quali risultavano plasmate le produzioni della natura, per l'evoluzionista tutto ciò terminò di avere un senso, in quanto tali archetipi semplicemente non esistevano. Fra i gruppi dei viventi non c'erano barriere o discontinuità qualitative, ma soltanto vuoti o lacune determinatisi nel corso del tempo in seguito all'eliminazione dalla catena di trasformazione evolutiva di un gran numero di “anelli di collegamento”. E poiché i suddetti gruppi, avendo origine comune, erano tutti

imparentati fra loro, obiettivo del naturalista diventava essenzialmente quello di ricostruirne il più fedelmente possibile la genealogia.

Ma quali erano i meccanismi del processo di trasformazione? A questa domanda venivano date unicamente risposte di natura speculativa.

Prendiamo, ad esempio, Lamarck. Nella sua formulazione finale, la tesi del padre fondatore dell'evoluzionismo era che gli organismi più semplici si producessero per generazione spontanea, quale effetto di particolari azioni combinate dei fluidi ambientali. Una volta che tali organismi si erano formati, una particolare proprietà fisica dei medesimi (che egli denominava "orgasmo") suscitava nei loro fluidi interni un "movimento organico" capace di sviluppare l'organizzazione, specializzando organi e funzioni. Allo stesso modo, insomma, in cui i fluidi ambientali plasmavano la superficie terrestre, quelli interni ai viventi plasmavano questi ultimi, per cui l'organizzazione biologica non era altro che il risultato dei ripetuti movimenti dei fluidi organici e dei continui mutamenti che gli stessi fluidi subivano per il combinarsi di diverse sostanze e il disgregarsi dei composti ottenuti da tali combinazioni. Ogni forma, poi, si sarebbe perpetuata nella discendenza fino a quando nuove circostanze non avessero generato nuovi tipi di movimento suscettibili di condurre a nuove conformazioni organiche. «Con il concorso di tutte queste cause e di queste leggi della natura, e di molto tempo e di una diversità pressoché inesauribile di circostanze influenti, sono stati formati i corpi viventi di tutti gli ordini», scriveva Lamarck nelle sue *Recherches sur l'organisation des corps vivants* (1802). D'altra parte, nel volume I della sua successiva opera *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres* (1815), lo stesso naturalista si preoccupava di precisare che nel processo di trasformazione dei viventi non era implicato alcun elemento di carattere finalistico, tutto essendo ascrivibile a fattori fisici di natura essenzialmente meccanica o deterministica: «È soprattutto presso i viventi, e particolarmente negli animali, che è sembrato di poter scorgere uno scopo nelle operazioni della natura. Anche in questo caso lo scopo è una semplice apparenza e non una realtà. Effettivamente, in ogni tipo di organismo animale sussiste un ordine di cose che si limita a condurre, mediante sviluppi progressivi delle varie parti, dirette dalle condizioni ambientali, a quel che ci sembra uno scopo, ma che è sostanzialmente una necessità». Le precedenti citazioni sono riprese da Corsi (2000, pp. 52, 73).

Diversamente da Lamarck, per Prichard, Lawrence, Wells, Naudin e Wallace, erano essenzialmente la competizione e la selezione naturale a produrre cambiamenti nell'organizzazione dei viventi, cambiamenti che, in ogni caso, come per il padre dell'evoluzionismo, insorgevano senza seguire alcun fine prestabilito (Darlington 1959).

Quanto ad Erasmus e Charles Darwin, sia le pressioni ambientali, sia gli effetti dell'uso e non uso degli organi corporei, sia la competizione potevano dar luogo a modificazioni che erano trasmesse alla discendenza e preservate dalla selezione naturale (Eiseley 1958). Il secondo, in ogni caso, mantenne sempre la sua opera aperta a ripensamenti, precisazioni e correzioni, tanto da giungere a ridimensionare perfino l'importanza della selezione naturale.

«Nelle prime edizioni della mia *Origin of Species* ho probabilmente attribuito troppo all'azione della selezione naturale e della sopravvivenza del più adatto ... Non avevo

allora considerato a sufficienza l'esistenza di molte strutture che sembrano non essere, per quanto possiamo giudicare, né benefiche né dannose; e questa credo sia una delle più grandi sviste sinora trovate nel mio lavoro. Senza dubbio l'uomo, come ogni altro animale, presenta strutture che, per quanto possiamo giudicare con la nostra piccola conoscenza, non gli sono di alcuna utilità, né lo sono state in alcun precedente periodo della sua esistenza, sia in relazione alle sue generali condizioni di vita, o a quelle dell'uno o dell'altro sesso. Tali strutture non possono essere spiegate da alcuna forma di selezione, o dagli effetti ereditari dell'uso e del disuso delle parti ... Nella maggioranza dei casi possiamo solo dire che la causa di ogni piccola variazione e di ogni mostruosità si trova più nella natura o nella costituzione dell'organismo che nella natura delle condizioni circostanti». (Ch. Darwin, *Descent of Man*, 1871, I, pp. 152 ss.).

NASCITA DELLA PALEONTOLOGIA E DELLA BIOSTRATIGRAFIA

Oltre che uno dei più grandi zoologi di tutti i tempi, tanto da meritarsi il titolo di padre dell'anatomia comparata, Georges Dagobert de Cuvier (1769-1832), il fondatore della paleontologia, è stato il primo a mettere in evidenza il fenomeno dell'evoluzione biologica e a studiarlo con rigorosa metodologia scientifica. Collega d'istituto di Lamarck, egli attribuiva il paradigma evoluzionistico a «facitori di sistemi» troppo impegnati nell'attività speculativa e troppo poco devoti alla paziente, accurata e costante ricerca sul campo. Assieme ad Alexandre Brongniart (1770-1847), infatti, Cuvier aveva effettuato escursioni quasi ogni settimana per quattro anni consecutivi nel Bacino della Senna, perseguendo l'obiettivo di determinarvi l'esatta successione verticale dei livelli sedimentari, con i fossili che vi erano inglobati, allo scopo di decifrarne la storia geologica. Con la pubblicazione nel 1811 dell'*Essai sur la géographie des environs de Paris*, i due studiosi francesi gettavano così le fondamenta della moderna biostratigrafia.

Quattordici anni dopo, Cuvier riassumeva i risultati delle sue ricerche nei *Discours sur les révolutions de la surface du globe*. Egli annunciava: 1) che nel passato la superficie terrestre era stata popolata da forme animali differenti dalle attuali e segnata da repentini eventi catastrofici globali o locali; 2) che effettivamente la successione nel tempo delle forme animali mostrava un incremento di complessità: prima i «quadrupedi ovi-pari», poi i «quadrupedi vivipari»; 3) che era tuttavia impossibile interpretare i differenti gruppi animali come gradini regolari di un'unica scala di crescente complessità e sfumanti insensibilmente gli uni negli altri; 4) che del resto tale situazione era del tutto corrispondente a quella del giorno d'oggi, in cui l'esame e la comparazione tra le forme animali finiva sistematicamente per ricondurle ad un numero ben definito di piani strutturali nettamente separati fra loro (gli attuali tipi o *phyla*); 5) che infine, per quanto si poteva osservare dalle raffigurazioni e dalle mummificazioni di molte specie animali effettuate dagli antichi Egizi, tali specie non mostravano il benché minimo cambiamento nell'arco di millenni.

Poiché talvolta Cuvier è stato fatto passare come un retrivo e reazionario “creazionista”, è importante ricordare quanto egli scriveva circa i cambiamenti di configurazione dei gruppi di viventi nel corso del tempo.

«Quando sostengo che i banchi di roccia contengono le ossa di vari generi e gli strati di sedimento sovrastanti quelle di varie specie non più esistenti, io non pretendo che vi sia stata una creazione nuova per produrre le specie oggi esistenti; dico solamente che queste non esistevano nei luoghi in cui attualmente si osservano, e che perciò sono dovute venire da altrove.

Supponiamo, ad esempio, che una grande irruzione del mare copra d'un ammasso di sabbie o altri detriti il continente della Nuova Olanda (l'Australia, n.d.r.). In tal modo, essa vi seppellirà i cadaveri dei canguri, dei phascolomi, dei dasiuri, dei perameles, dei falangeri volanti, delle echidne e degli ornitorinchi, e distruggerà interamente le specie di tutti questi generi, dal momento che nessuno di essi esiste ora in altri paesi.

Supponiamo poi che questa stessa rivoluzione faccia emergere i piccoli e molteplici distretti che separano la Nuova Olanda dal continente dell'Asia. In tal caso, essa aprirà un cammino agli elefanti, ai rinoceronti, ai bufali, ai cavalli, ai cammelli, alle tigri e a tutti gli altri quadrupedi asiatici, i quali verrebbero così a popolare una terra dove in precedenza erano sconosciuti.

Supponiamo infine che un naturalista, dopo avere ben studiato tutta questa natura vivente, si azzardi a scavare il suolo sul quale vive. Vi troverà resti di esseri completamente differenti.

Ciò che sarebbe la Nuova Olanda nella supposizione che veniamo a fare, lo sono effettivamente l'Europa, la Siberia e gran parte dell'America; e forse un giorno, quando saranno esaminate le altre contrade e la Nuova Olanda medesima, si troverà che esse hanno tutte attraversato rivoluzioni simili, vale a dire scambi mutui di produzioni; perché, spingiamo più avanti la supposizione, se dopo questo trasporto di animali asiatici nella Nuova Olanda ammettiamo una seconda rivoluzione che distrugga l'Asia, loro patria primitiva, coloro che li osservassero nella Nuova Olanda, loro seconda patria, sarebbero tutti imbarazzati di sapere da dove siano venuti, allo stesso modo in cui noi lo siamo attualmente per quanto concerne l'origine dei nostri». (Cuvier 1825, in: *Les espèces perdues ne sont pas des variétés des espèces vivants*).

Secondo Cuvier, di più la scienza non poteva dire. Tutto il gran parlare di una Terra primigenia dominata dall'acqua o dal fuoco, di forme di vita generatesi nelle acque ed adattatesi successivamente ai diversi mutamenti della superficie del globo, erano solo fantasie o, per meglio dire, «romanzi filosofici»: come quelli che, senza troppo profitto sul piano della conoscenza scientifica, erano serviti ad affascinare ed intrattenere il pubblico colto della seconda metà del Settecento.

Da allora ad oggi, la paleontologia ha offerto alle scienze naturali un contributo di informazioni enorme ed in continuo arricchimento, grazie al quale è stato possibile, costruendo pazientemente sulle fondamenta del criterio metodologico attualista e dei postulati della stratigrafia, delineare un quadro fedelmente rappresentativo e sempre più dettagliato della storia della vita sulla Terra. Un quadro che, sostanzialmente, non ha fatto altro che confermare quanto Cuvier aveva asserito.

Prendiamo, ad esempio, la tesi relativa ad eventi catastrofici verificatisi nel passato della storia terrestre. Fino agli anni Ottanta del secolo scorso, ogni argomentazione che risultasse basata sull'ammissione di catastrofi veniva accolta dai geopaleontologi con sospetto e disprezzo, in quanto era ritenuto assiomatico – dietro la scia dell'uniformismo di Lyell – che tutto dovesse essere ipotizzato e spiegato in termini di mutamenti ambientali lenti e gradualisti. Oggi, comunque, ad un trentennio di distanza dalla scoperta della anomala abbondanza di iridio nei livelli stratigrafici terminali dell'era Mesozoica affioranti in Umbria, il clima intellettuale è notevolmente cambiato. Oggi è ormai accettato che catastrofi di portata planetaria come quelle che si produrrebbero per effetto della caduta di una cometa o di un grande asteroide, sebbene abbiano scarsissime probabilità di verificarsi nell'arco di un tempo limitato come quello di una vita umana, ne avrebbero sicuramente non poche nell'ambito di durate dell'ordine delle centinaia di migliaia o dei milioni di anni come quelle dei tempi geologici. D'altra parte, è un fatto che corpi celesti sono effettivamente caduti ed hanno prodotto catastrofi sul nostro pianeta non soltanto nel corso delle ere passate, ma perfino a memoria d'uomo, com'è dimostrato da quello che esplose con grande violenza sulla taiga della Siberia orientale il 30 giugno 1908.

Come sarà sottolineato più avanti, anche le tesi dell'andamento discontinuo dell'evoluzione biologica e della stabilità delle forme viventi sono risultate corrette.

Per contro, l'unica tesi rivelatasi errata (ma sarebbe assurdo farne una colpa a Cuvier, considerando che lo studio delle successioni sedimentarie era ai suoi tempi appena agli inizi, e in ogni caso per merito suo) è quella delle sostituzioni di faune giunte ad estinzione da parte di nuove faune «venute da altrove». In realtà, le nuove faune non sono mai «venute da altrove» (non erano, cioè, coeve a quelle estinte ma ubicate in areali geografici differenti), bensì sono sempre comparse *ex novo*, in una maniera che tuttora aspetta di essere chiarita.

Sulla scorta delle datazioni assolute dei meteoriti, è generalmente accettato che la Terra si sia formata circa 4,7 miliardi di anni or sono in seguito a processi di condensazione ed accrezione verificatisi all'interno della nebulosa dalla quale si ipotizza essersi originato il Sole con l'intera sua corte di pianeti, satelliti, asteroidi e comete. A partire da un tale evento, il quadro della storia terrestre fornito dalla geologia può essere fatto corrispondere ad un immenso pilastro di pacchi di strati rocciosi di differente rango o entità, stabiliti sulla base oggettiva dei loro contenuti fossiliferi in ogni parte del mondo, i quali vanno "letti" in successione dal basso verso l'alto. Se i principali pacchi di strati corrispondono agli eonotemi, scendendo in sempre più fini dettagli all'interno di questi si possono distinguere eratemi, sistemi, serie e piani. I tratti di tempo corrispondenti alla deposizione dei summenzionati pacchi di strati vengono denominati rispettivamente eoni, ere, periodi, epoche ed età.

L'èone Adeano (per gli antichi Greci l'Ade era il mondo infernale) va dalla nascita del nostro pianeta al consolidamento della sua crosta. Questo sembra essere avvenuto circa 4,4-4,0 miliardi di anni fa, in seguito al raffreddamento della superficie da piogge torrenziali causate dal generarsi dell'atmosfera terrestre.

L'èone Archeano (arcaico) consiste di quattro ere, e va dal consolidamento della

crosta a circa 2,5 miliardi di anni fa. Nell'eonotema corrispondente sono reperibili tracce di vita, rappresentate però esclusivamente da fossili di cellule di tipo batterico.

L'eone Proterozoico (con vita animale primitiva) consiste di tre ere e va da 2,5 miliardi a circa mezzo miliardo di anni fa. Nella parte superiore dell'eonotema corrispondente sono presenti in gran numero i primi resti di organismi unicellulari dotati di nucleo e di organelli citoplasmatici distinti, sotto forma di specie a vita planctonica. Nei mari del Proterozoico terminale, poi, comparvero i primi organismi pluricellulari, rappresentati sia da alghe o da piante che da pochi veri animali, associati a strani ed abbondanti organismi dal corpo molle che non tutti gli autori considerano riferibili ai *phyla* biologici conosciuti.

L'eone Fanerozoico (con vita animale ben evidente) corrisponde all'ultimo mezzo miliardo di anni ed il suo eonotema include dovunque fossili vegetali ed animali abbondanti e ben visibili ad occhio nudo. Malgrado abbraccino soltanto l'ultima ed ottava parte della storia terrestre, le vicende della vita fanerozoica possono essere ricostruite con notevole accuratezza grazie alla ricca documentazione paleontologica a plancton e ad invertebrati marini da essa lasciata. Il Fanerozoico è stato così suddiviso in tre eratemi/ere, denominati Paleozoico (ripartito nei sistemi/periodi Cambriano, Ordoviciano, Siluriano, Devoniano, Carbonifero e Permiano), Mesozoico (con i sistemi/periodi Triassico, Giurassico e Cretaceo) e Cenozoico (con i sistemi/periodi Paleogene, Neogene e Quaternario). Con riferimento ai soli gruppi di Vertebrati: nel Paleozoico comparvero prima i Pesci, poi gli Anfibi e quindi i Rettili; questi ultimi regnarono nel Mesozoico, allorché comparvero anche i Mammiferi e gli Uccelli, che però divennero dominanti soltanto nel Cenozoico. Resti assegnabili al genere umano sono presenti, in pratica, nel solo sistema Quaternario. La nostra specie, per quanto finora ne sappiamo, risale a non oltre 160.000 anni fa (rinvenimenti di Herto, nell'Awash Medio etiopico).

L'ENIGMA DELL'ORIGINE DELLE PRIME CELLULE

Fino a 4,4 miliardi di anni fa, durante l'eone Adeano, la superficie del nostro pianeta fu un oceano di magma rovente soggetto ad incessanti bombardamenti da parte di asteroidi e di meteoriti. Poi, rapidamente, le temperature superficiali diminuirono e si formò una crosta solida con bacini oceanici d'acqua calda e continenti soggetti ad erosione. Ciò segnò l'inizio dell'eone Archeano e preparò la scena alla comparsa della vita sulla Terra: un evento che sembra essersi verificato in un arco di tempo relativamente assai ristretto. È ritenuto altamente probabile, infatti, che le microstrutture presenti nelle selci di Apex, nell'Australia nord-occidentale, datate a quasi 3,5 miliardi di anni fa, siano vere cellule batteriche fossilizzate, come è ritenuto assai probabile che il carbonio presente nelle selci di Isua, nella Groenlandia occidentale, datate a 3,8 miliardi di anni fa, abbia origine biologica. Qualora i reperti di Apex e di Isua dovessero risultare autentici, saremmo dunque obbligati ad assegnare alla vita un'antichità

praticamente corrispondente a quella delle più antiche rocce conosciute, avendo essa fatto la sua prima comparsa più o meno allorché le condizioni superficiali della Terra divennero tali da consentirne l'esistenza.

In ogni caso, anche se le “biotracce” precedentemente indicate non fossero tali, come ha potuto verificarsi questo evento straordinario e del tutto imprevedibile?

Qualsiasi tentativo di rispondere a questa domanda implica che si debba automaticamente formularne un'altra, e cioè: in che cosa una cellula vivente differisce da tutti gli altri sistemi fisici?

Alla domanda sono state date molte risposte, ma la più appropriata sembra essere la seguente: *la cellula differisce da tutti gli altri sistemi fisici per l'aumento di complessità inerente al suo sviluppo epigenetico*, cioè dovuto ad una serie di genesi successive, ciascuna delle quali responsabile della comparsa di *nuove* strutture e di *nuove* funzioni. Nessuna macchina o sistema fisico non vivente, infatti, è in grado di aumentare la sua complessità in un modo comparabile alla più semplice fra le cellule viventi.

Com'è noto, una delle pietre miliari della scienza del XX secolo è stata la scoperta che nel DNA l'informazione genica, esattamente allo stesso modo in cui l'informazione di una parola è determinata dall'ordine lineare delle sue lettere, è determinata dall'ordine *lineare* dei suoi nucleotidi, ogni tripletta dei quali “richiama” uno specifico amminoacido da destinare alla composizione delle molecole proteiche. Rimane però il fatto che la funzione delle proteine dipende soltanto dalla disposizione *tri-dimensionale* dei loro amminoacidi; e poiché non possono sicuramente essere i geni a trasportare l'informazione necessaria all'assemblaggio delle proteine in tale spazio (sarebbe, in pratica, come se uno scrivesse su una strisciolina di carta la parola “albicocca” e poi pretendesse che la strisciolina si avvolgesse su se stessa e diventasse un'albicocca vera!), ne deriva che l'enorme quantità d'informazione necessaria a tale assemblaggio non può che risultare dall'aumento di complessità inerente ad un processo di tipo epigenetico.

Ora, poiché – com'è stato dimostrato da Marcello Barbieri (2003) – un sistema fisico può aumentare di complessità soltanto a condizione di essere dotato di una *memoria* e di un *codice di traduzione*, ne deriva che *memorie e codici di traduzione* (come quello *genetico*, presente in tutti gli organismi; come quelli *linguistici*, esclusivi della nostra specie; e come *molti altri* che ancora attendono di essere decifrati) *devono essere considerati componenti fondamentali di tutti gli organismi*.

Questa conclusione trasforma in maniera radicale il nostro modo di vedere il mondo dei viventi, in quanto rende impossibile interpretarlo come mero assemblamento di oggetti dominati dalla dialettica rigidamente deterministica del “caso” e della “necessità”, dotandolo al medesimo tempo di peculiarità fino ad ora considerate esclusive della *mente* o *psiche*. Ne consegue che non è possibile spiegare l'origine dei sistemi cellulari senza spiegare, al medesimo tempo, quella delle memorie e dei codici di traduzione in essi presenti.

NATURA DISCONTINUA DEL DIVENIRE BIOLOGICO

Come si è già visto, mentre nell'eone Archeano regnavano unicamente organismi procariotici, in quello Proterozoico comparve improvvisamente la vita eucariotica, caratterizzata da cellule che non soltanto sono grandi circa 10 volte di più di quelle batteriche, ma hanno anche il materiale genetico protetto in un nucleo ben distinto e sono dotate di organelli citoplasmatici ad elevatissima complessità. La comparsa della vita eucariotica risale approssimativamente a 1,5 miliardi di anni or sono ed è rappresentata da protisti marini a modo di vita planctonico appartenenti per lo più al gruppo estinto ed *incertae sedis* degli Acritarchi.

Dopo questo grandioso evento di discontinuità biologica, è significativo constatare come per più di 800 milioni di anni non sia riscontrabile alcun diffuso “tentativo”, da parte dei Protisti, di mettersi insieme per formare colonie o strutture pluricellulari. Al contrario, sembra che l'instaurarsi della vita eucariotica pluricellulare abbia avuto luogo, a partire da 680-620 milioni di anni fa, con una serie di grandi “esplosioni” differenziatrici, le quali si sono succedute spesso a brevissima distanza temporale l'una dall'altra, segnando la fase terminale del Proterozoico e quella iniziale del Fanerozoico. Le tappe del fenomeno furono: (1) dapprima le flore marine del tipo rinvenuto nella Cina meridionale; (2) poi gli enigmatici organismi a corpo molle del tipo rinvenuto a Ediacara in Australia; (3) poi le abbondanti tracce fossili (tane, gallerie, piste prodotte nei livelli più superficiali del fondo marino) presenti nel piano più basso del Cambriano; (4) infine, in archi di tempo di soli 2-5 milioni di anni – vale a dire corrispondenti, da un punto di vista geologico, ad altrettanti bagliori di fulmine – le straordinarie apparizioni di forme dotate di parti dure che caratterizzano i piani successivi del Cambriano inferiore.

Come ogni altra precedente, le apparizioni del Cambriano iniziale ebbero luogo in modo relativamente simultaneo in ogni parte del globo e segnarono la comparsa di tutti i *phyla* zoologici conosciuti, accompagnata da quella di molti *taxa* sconosciuti o *incertae sedis* che poi sarebbero andati in estinzione.

È sconcertante constatare come dopo le grandi discontinuità del Cambriano inferiore non insorga più nessun'altra fondamentale novità evolutiva. Malgrado, cioè, nel corso dell'eone Fanerozoico le flore e le faune siano cambiate da un periodo all'altro e, soprattutto, da un'era all'altra, tali cambiamenti sono consistiti in nient'altro che in variazioni su temi fondamentali rimasti praticamente immutati da oltre mezzo miliardo di anni. Per dirla in altro modo, le faune dell'era Paleozoica non erano né meno complesse né meno diversificate, ma semplicemente *differenti* da quelle delle ere Mesozoica e Cenozoica – mai discostandosi, in ogni caso, dai piani di organizzazione anatomica instauratisi nel Cambriano.

La discontinuità dell'evoluzione biologica, d'altra parte, non caratterizza soltanto le categorie sistematiche più elevate come i regni, i *phyla*, le classi, gli ordini e le famiglie, ma anche quelle inferiori come i generi e le specie, sebbene in questo caso non sempre si presenti regolarmente netta a causa della loro natura più instabile e indefinita. La documentazione paleontologica, in effetti, è ricca di serie cosiddette “microevolutive”,

peraltro utilizzabili a fini biostratigrafici, nelle quali si assiste a cambiamenti graduali e continui in senso direzionale talvolta anche per milioni di anni. Nella maggior parte dei casi, le serie in questione possono senz'altro essere interpretate come adattamenti intraspecifici, per "norma di reazione", a mutamenti ambientali protraentisi per lunghi tratti di tempo, ma ciò – come si è detto in precedenza – soltanto a condizione di considerare le specie naturali come dotate di potenzialità notevolmente più ampie di quelle convenzionali.

Sia come sia, è significativo che l'importanza rivestita dalla discontinuità nella documentazione fossile abbia obbligato i paleontologi, almeno fin dai primi decenni del secolo scorso, ad adottare modelli evolutivi molto diversi da quelli postulati da Lamarck e da Darwin: da quello tipostrofico di Karl Beurlen e Otto Schindewolf a quello più recente degli equilibri puntuati di Niles Eldredge e Stephen Jay Gould. Com'è noto, questi modelli prevedono per ogni gruppo vivente una fase assai breve e rapida di costituzione iniziale, seguita da una fase molto lunga di stabilità destinata a concludersi con l'estinzione.

Ma se la fase di ogni cambiamento evolutivo, o di costituzione di ogni nuovo gruppo, è stata davvero assai breve e rapida (dell'ordine, si dice, non dei milioni ma delle sole migliaia di anni: vale a dire corrispondente, nella metrica del tempo geologico, a semplici battiti di ciglia), ne deriva che la probabilità di imbattersi in fossili suscettibili di documentarla risulta già in partenza assai limitata, se non praticamente nulla. L'implicazione di quanto sopra, in ogni caso, è clamorosa, in quanto sancisce che *la paleontologia non è in grado di fornire alcuna prova inequivocabile dell'esistenza effettiva di quelle transizioni da un gruppo all'altro che costituiscono l'essenza del paradigma evuzionistico*. Emerge, anzi, il legittimo sospetto che quella di postulare fasi di cambiamento rapido corrispondenti alla comparsa di "novità" evolutive non sia altro, in definitiva, che una soluzione *ad hoc* per qualcosa che sfugge completamente alla nostra comprensione.

Dopo un lavoro instancabile di circa due secoli su materiale fossile proveniente da ogni parte del mondo e dai più svariati livelli della successione stratigrafica, è veramente difficile respingere la conclusione che sia impresa vana collegare le forme viventi del passato tra loro e con quelle attuali mediante comuni relazioni lineari di causa ed effetto sviluppatasi con continuità lungo la direzione del tempo. Ovvero, per dirla in parole più semplici, che sia impresa vana sforzarsi di rappresentare la storia della vita, come prescriverebbe il paradigma evuzionistico, sotto forma di albero genealogico. Affinché vi sia un albero, infatti, è necessario che esista un tronco con tanto di radici e con altrettanti punti di biforcazione quanti sono i rami medesimi: radici e punti che, invece, nella documentazione paleontologica rimangono sistematicamente *assenti o nebulosi*.

A supporto di quest'ultima asserzione potrebbero essere forniti esempi in abbondanza. Uno di questi, relativo all'evoluzione del genere umano, è stato da noi pubblicato alcuni anni fa (Fondi 1999), e i successivi apporti paleoantropologici non ne hanno minimamente inficiato le tesi di fondo.

MIRIADI DI “SEGMENTI DI ESISTENZA” COORDINATI IN “UNITÀ ECOLOGICHE EVOLUTIVE”

Dopo quanto si è visto, dovrebbe risultare scontato che il quadro dell'evoluzione biologica presentatoci dalla documentazione fossile *non* coincide con quello postulato dal paradigma evolucionistico. Che la cosa piaccia o meno, la paleontologia *non* fornisce l'immagine di un immenso ed intricatissimo albero genealogico, bensì quella di miriadi di “segmenti di esistenza” di differenti lunghezze, più o meno strettamente affiancati in parallelo secondo la direzione verticale del tempo e, proprio in quanto privi di radici comuni o di connessioni deterministiche dirette fra loro, come paradossalmente e beffardamente... sospesi per aria! Ma in realtà i “segmenti” non sono né staccati né “sospesi per aria”, in quanto – come si è detto in precedenza trattando del problema della distinzione reciproca dei gruppi biologici naturali – propriamente non sono affatto tali, bensì consistono di unità statistiche in transvariazione reciproca e dinamica nel cronotopo (o continuo spazio-temporale) del *systema naturae*.

Ma con ciò non si è ancora detto tutto, in quanto il modello degli equilibri puntuali sta sempre più rivelandosi come caso particolare di un modello ancora più ampio, che dieci anni fa Carlton Brett e Gordon Baird (1995) hanno denominato della “stasi coordinata”, ma che in ogni caso era già emerso con evidenza dalle ricerche, iniziate almeno venti anni prima, di Arthur Boucot.

Studiando a fondo la documentazione paleontologica, Boucot (1983,1990) si era reso conto che gli eventi di stabilità e di cambiamento di quest'ultima non sono affatto distribuiti a caso nella successione stratigrafica, bensì si presentano organizzati in comunità di organismi costituenti “unità ecologiche evolutive” (EEUs). Ebbene, anche queste EEUs mostrano regolarmente di essere comparse all'improvviso, di essersi mantenute sostanzialmente immutate per tratti di tempo geologico più o meno lunghi e, infine, di essersi estinte altrettanto improvvisamente com'erano apparse.

Il concetto di “unità ecologica evolutiva” di Boucot è divenuto ampiamente noto. Molto meno noto, invece, malgrado sia stato messo in chiara evidenza dal medesimo autore, è stato il fatto che tali EEUs ad ampia estensione geografico-temporale (dall'inizio dell'eone Fanerozoico ad oggi se ne possono riconoscere almeno nove, per una durata di 10-100 milioni di anni ciascuna: si veda Sheehan 1996) sono costituite a loro volta da subunità formate da consistenti aggruppamenti di *taxa* in regolare stasi evolutiva.

Se ne deduce che *in tutta la storia della vita la stabilità rappresenta la norma, mentre il cambiamento evolutivo rimane raro e, in ogni caso, discontinuo*. «Tanto i cambiamenti significativi a livello di popolazione, quanto le grandi ristrutturazioni a livello di comunità ecologica si sono complessivamente verificati in una proporzione di tempo assai piccola della storia terrestre, forse meno dell'uno per cento del tempo geologico» (Brett *et al.* 1996, p. 12). D'altra parte, le suddette ristrutturazioni, o transizioni da una EEU alla successiva, non risultano correlate né al grado di stabilità ambientale né alla competizione fra le comunità, essendosi spesso realizzate in una biosfera resa squilibrata e deserta da eventi catastrofici di estinzione in massa, anziché affollata dalle specie in competizione dei tempi ordinari.

E ora la domanda fondamentale e ineludibile. Siccome la distribuzione verticale delle miriadi di “segmenti di esistenza” che descrivono l’evoluzione biologica non si presenta affatto casuale, è davvero passibile dell’accusa di misticismo anti-scientifico il porsi seriamente la questione se tale distribuzione rappresenti l’esecuzione di un “progetto” insito nella natura?

Sulla Terra sono comparsi prima i Procarioti, poi gli Eucarioti; e tra questi ultimi, prima i Protisti, poi i pluricellulari vegetali ed animali. Nel regno vegetale, sono comparse prima le Alghe, poi le Pteridofite, quindi le Gimnosperme e, infine, le Angiosperme. Nel regno animale, all’interno del *phylum* dei Cordati sono comparsi prima gli Agnati, poi i Pesci, poi gli Anfibi, quindi i Rettili, infine i Mammiferi e gli Uccelli e, come ultima tappa, prima *Homo neanderthalensis* e poi *Homo sapiens*. È davvero obbligatorio pensare che questa straordinaria successione sia meramente fortuita e “contingente”, anziché riflettere un preciso disegno della natura?

Inoltre: anche senza considerare i piani di organizzazione anatomica dei gruppi viventi per soffermarsi unicamente sulle loro morfologie esterne, come non essere colpiti dal fatto che queste ultime, ben lungi dal variare all’infinito nella maniera più sbrigliata, tendono invece regolarmente a riproporsi nello spazio e nel tempo secondo uno spettro finito di modelli o schemi strutturali, modelli sia semplici, come lo sferico, lo spirale, il conico o il frattale, che complessi, come quelli rappresentati dai casi cosiddetti di “convergenza” o di “parallelismo”? Questo fatto ha talmente colpito Lima-de-Faria (1988) da indurlo a respingere qualsiasi interpretazione di carattere meramente selezionistico.

E inoltre ancora: come non considerare il complesso ed articolatissimo sistema dei “cicli naturali” (dell’ossigeno, del carbonio, dell’azoto, del fosforo, eccetera) nel quale tutti gli organismi coerentemente si inseriscono contribuendovi in maniera attiva e determinante, ed in assenza del quale la vita stessa sarebbe impossibile? Darwin non ne aveva minimamente tenuto conto. Di nuovo: dobbiamo davvero considerare tutto ciò come un intreccio inaudito di coincidenze? O non ci è lecito piuttosto porre, se non altro come ipotesi di lavoro, l’idea di un grandioso disegno *strutturale* della natura?

Chi scrive è convinto di non tradire i canoni della scientificità proponendo una chiave di lettura *olistica* – o, se si preferisce, *organicistica* o *sistemica* – del divenire dei viventi. In base a questa chiave di lettura, allo stesso modo in cui, in qualsiasi vera opera d’arte, ciascuna parte acquista significato unicamente dal suo coerente relazionarsi con tutte le altre in una medesima “idea di fondo”, così ciascun gruppo biologico non è né slegato né indipendente da tutti gli altri presenti, passati e futuri. In base a questa chiave di lettura l’intero *systema naturae* – dinamico e non statico come quello di Linné – si evolve secondo leggi intrinseche, dando continuamente luogo nel suo interno a comparse ed estinzioni ed alternando lunghe fasi di relativa stabilità a fasi di mutamento radicale ed improvviso, sulla scorta di una logica che non è rigidamente deterministica, lineare e locale, ma creativamente indeterministica, non-lineare e globale. Secondo questa chiave di lettura, insomma, diviene privo di senso insistere nel cercare di ricostruire “alberi genealogici” con l’andare continuamente a caccia di progenitori comuni o anelli di congiunzione fra un gruppo e

l'altro, in quanto tali progenitori o anelli risultano essere, pirandellianamente, “uno, nessuno e centomila”.

LA REGOLA CHE DOMINA LA REALTÀ FISICA È IL NON-DETERMINISMO

A partire dai primi anni del Novecento, il quadro scientifico del mondo è radicalmente cambiato. L'insieme delle trasformazioni concettuali implicate dagli sviluppi della relatività einsteiniana, della meccanica quantistica, della cosmologia e della complessità (intendendo con questa parola l'insieme di situazioni il cui studio, iniziato da Henri Poincaré, è rimasto lettera morta per un buon numero di decenni prima di essere ripreso e proseguito da matematici famosi come René Thom e David Ruelle), nonché da quelli più specificamente interessanti la sfera dei viventi, come la teoria dell'informazione, la biologia semiotica – che, inaugurata da Jakob von Uexküll (1928, 1940), è rimasta egualmente lettera morta prima di essere ripresa nell'ultimo ventennio da biologi come Jesper Hoffmeyer (1996) e Marcello Barbieri (2003) – e lo studio della coscienza, porta ormai ad una visione della natura completamente differente da quella sette-ottocentesca.

Il determinismo inteso nella sua visione restrittiva filosofica, che fa dipendere il futuro solo dal passato e che praticamente costituisce l'ossatura del paradigma evolucionistico, sebbene non elimini affatto, ma anzi in qualche modo confermi, la possibilità di un *disegno a priori* quale linea portante dello sviluppo del mondo fisico, confina però questa linea o disegno in una ben precisa e limitata categoria: quella di una natura dominata dalla *necessità* e nella quale è totalmente assente la *libertà*. Poste determinate condizioni di partenza o “cause” iniziali, ne seguono *per necessità* determinati effetti, per cui, una volta conosciute le suddette “cause”, ne risultano effetti interamente prevedibili. Allorché le condizioni di partenza risultano inconoscibili (come quando, ad esempio, si agita fra le mani e si lancia su un tavolo una coppia di dadi), si usa dire che il risultato del processo è un prodotto del “caso”, ma ciò non rappresenta alcuna deroga al determinismo, in quanto si ammette che il processo rimanga pur sempre governato da leggi necessitanti.

Malgrado tutte le illusioni del meccanicismo settecentesco, comunque, oggi si sa che il determinismo dà l'impressione di sussistere soltanto perché vi sono fenomeni come quelli astronomici in cui esso risulta quasi verificabile, in quanto gli scarti rispetto alle sue previsioni si manifesterebbero unicamente su scale lunghissime di tempo, mentre la regola che domina la normale realtà fisica è il non-determinismo, in quanto in ogni sistema complesso le stesse “cause” iniziali possono dar luogo ad un'intero ventaglio di risultati differenti, implicando di conseguenza la non esatta prevedibilità di tutto il divenire del mondo corporeo. Pertanto, se oggi su ciò che viene chiamato il *caso* si può ancora discutere (a patto naturalmente di precisare di *quale tipo di caso* si parla, perché non esiste solo il caso del tipo precedentemente accennato del lancio dei dadi), nessuno può più riferirsi alla *necessità* come condizione dominante nell'ambito della corporeità, per la visione che ne ha l'uomo.

L'universo delineatoci dalla scienza post-ottocentesca si presenta ormai sempre più come un sistema ad elevatissima complessità, profondamente interconnesso in tutte le sue parti ed evolventesi in base a leggi caratterizzate dalla non-linearità, dalla non-località e dalla non-prevedibilità.

Proponendo l'idea di un *systema naturae* che si evolve in maniera solidale e nel cui "tutto" continuamente prendono forma, persistono e si distruggono entità spazio-temporali discrete (i vari *taxa* o gruppi biosistemati) in costante interazione, tendiamo a scorgere nella biologia odierna una situazione di crisi corrispondente a quella attraversata dalla fisica durante i primi decenni del secolo scorso. In quel tempo ci si rese conto che le basi del mondo materiale non obbedivano alle leggi della meccanica classica, ma potevano essere spiegate in termini logico-matematici unicamente mediante "funzioni d'onda" di probabilità di interazione. Allo stesso modo, oggi ci rendiamo conto che è vano cercare di precisare connessioni "filogenetiche" in senso deterministico-lineare fra i *taxa*, in quanto nulla ci autorizza a ritenere che tali connessioni siano mai esistite. L'unica cosa che ci resta da fare, pertanto, è affrontare lo studio dei gruppi biologici con un approccio statistico e indeterministico: rilevandone cioè quantitativamente i caratteri omologhi (morfologici, fisiologici, biochimici, etologici, eccetera) e, sulla base del "grado di transvariazione" complessivamente riscontrato fra di essi, stabilirne le reciproche distanze *nell'ambito del loro sistema di appartenenza*. Ogni relazione fra i gruppi viventi dovrà da ora in poi essere vista nella prospettiva del sistema spazio-temporale di cui essi sono parte integrante, e non più come se si trattasse di "oggetti" fra loro separati e indipendenti.

RIASSUMENDO E CONCLUDENDO

Riassumendo e concludendo, secondo il nostro punto di vista:

- il paradigma evoluzionistico non trova adeguato riscontro nei risultati forniti dalla paleontologia;
- è dunque non solo lecito e giusto, ma necessario, adottarne uno differente e più idoneo;
- in questo senso, un paradigma alternativo può consistere nel vedere la natura non più come un mero assemblamento di cose tra loro indipendenti e soggette alla dialettica lamarckiano-darwiniana del "caso" e della "necessità", bensì come :
 - (a) un sistema ad elevatissima complessità dinamicamente coordinato in tutte le sue parti,
 - (b) la cui evoluzione non segue la logica della continuità deterministico-lineare propria della fisica classica, bensì quella della discontinuità indeterministico-globale propria della fisica quantica,
 - e
 - (c) del quale la *mente* o dimensione psichica, che traspare in modo particolare dagli aspetti "semiotici" (ovvero implicanti *memoria* e *significato*) del mondo biologico, forma parte integrante ed inscindibile.

Sebbene per noi sia superfluo, per alcuni puo' forse essere utile far notare che il paradigma precedentemente delineato rimane del tutto aperto, a differenza di qualsiasi confuso ed inverificabile "creazionismo", all'attività di ricerca e di controllo scientifici.

BIBLIOGRAFIA

- Barbieri M. 2003. *The Organic Codes*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Bateson G. 1979. *Mind and Nature. A Necessary Unity*. New York, Ballantine Books.
- Berlocher S.H. 1998. Origins. A Brief History of Research on Speciation. In: *Endless forms: species and speciation*. Howard D.J. & Berlocher S.H. (eds), pp. 3-15, Oxford, Oxford University Press.
- Boucot A.J. 1983. Does Evolution Take Place in an Ecological Vacuum? II. *Journ. Paleontol.* 57, 1: 30.
- Boucot A.J. 1990. Evolution of Communities. In: *Palaeobiology: A Synthesis*. Briggs D. & Crowther P. (eds), Oxford, Blackwell.
- Brett C.E. & Baird G.C. 1995. Coordinated Stasis and Evolutionary Ecology of Silurian-Devonian Faunas in the Appalachian Basin. In: *New Approaches to Speciation in the Fossil Record*. Erwin D.H. & Anstey R.L. (eds), pp. 285-315. New York, Columbia University Press.
- Brett C.E., Ivany L.C. & Schopf K.M. 1996. Coordinated Stasis: An Overview. In: *New Perspectives on Faunal Stability in the Fossil Record*, Ivany L.C. & Schopf K.M. (eds), Spec. Issue. *Palaeogeog. Palaeoclim. Palaeocol.* 127: 1-20.
- Corsi P. 2000. *Lamarck: Il mondo naturale si affaccia all'evoluzione*. I grandi della scienza, 18, Le Scienze, Milano.
- Cuvier G. 1825. *Discours sur les révolutions de la surface du globe, et sur les changemens qu'elles ont produit dans le règne animal*. <www.victorianweb.org/science/science_texts/cuvier/cuvier-F15.htm>
- Dallaporta N. 1971. *Istituzioni di Fisica Teorica*. Bologna, Pàtron.
- Dallaporta-Xydias N. 1997. *Scienza e Metafisica. Uno pseudo contrasto tra due domini complementari*. Padova, CEDAM.
- Darlington C.D. 1959. *Darwin's Place in History*. Oxford, Blackwell.
- Darwin C. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London (trad. it. della sola *Origine dell'uomo*, Roma, Editori Riuniti, 1966).
- Denton M.J. 1998. *Nature's Destiny*. New York-London-Toronto-Singapore-Sydney, The Free Press.
- Dirac P.A.M. 1959. *I principi della Meccanica Quantistica*. Torino, Boringhieri.
- Eiseley L. 1958. *Darwin's Century. Evolution and the Men Who Discovered It*. London, Doubleday.
- Fondi R. 1998. Armonistica: un ponte di collegamento tra la natura e la psiche. *Systema Naturae* 1: 255-300, Ancona.
- Fondi R. 1999. Fratello Neandertal. Tre diverse interpretazioni dell'evoluzione del genere umano. *Systema Naturae* 2: 7-54, Ancona.

- Harrison R.G. 1998. Linking Evolutionary Pattern and Process: the Relevance of Species Concepts for the Study of Speciation. In: *Endless Forms: Species and Speciation*, Howard D.J. & Berlocher S.H. (eds), pp.19-31. Oxford, Oxford University Press.
- Hoffmeyer J. 1996. *Signs of Meaning in The Universe*. Bloomington, Indiana University Press.
- Hoyle F. 1983. *The Intelligent Universe*. London, Kindersley & Joseph.
- Kleinschmidt O. 1930. *The Formenkreis Theory and the Progress of the Organic World*. London, Witherby.
- Kull K. (ed.) 2001. Jakob von Uexküll: A Paradigm for Biology and Semiotics. *Semiotica*, 134 (1/4), Special Issue, 828 pp. Berlin-New York, De Gruyter.
- Lima-de-Faria A. 1988. *Evolution without Selection. Form and Function by Autoevolution*. Amsterdam-New York-London, Elsevier.
- Reid R.G.B. 1985. *Evolutionary Theory: the Unfinished Synthesis*. London/Sydney, Croom Helm.
- Schilthuizen M. 2001. *Frogs, Flies and Dandelions*. Oxford, Oxford University Press.
- Schlichting C.D. & Pigliucci M. 1998. *Phenotypic Evolution. A Reaction Norm Perspective*. Sunderland, Sinauer.
- Sheehan P.M. 1996. A new Look at Ecologic Evolutionary Units (EEUs). In: *New Perspectives on Faunal Stability in the Fossil Record*, Ivany L.C. & Schopf K.M. (eds), Spec. Issue. *Palaeogeog. Palaeoclim. Palaeocol.* 127: 21-32.
- Simonetta A.M. 1999. Una critica del pensiero dicotomico in sistematica. *Systema Naturae* 2: 55-64, Ancona.
- Uexküll J. von 1928. *Theoretische Biologie*. Berlin, Springer.
- Uexküll J. von 1940. Bedeutungslehre. *Bios (Abh. Theor. Biol. Gesch. Philos. organ. Naturw.)*, Vol. 10, Leipzig.

Paesaggi adattativi, innovazioni evolutive e comportamento

Federico Masini

PREMESSA

Questa nota si propone di offrire qualche spunto di riflessione sulla importanza del comportamento nei processi evolutivi. Cercherò di suggerire come questa “proprietà emergente” dei sistemi biologici non possa essere trascurata o ignorata del tutto quando si cercano di interpretare le storie evolutive dei vari gruppi di organismi.

Per discutere il ruolo del comportamento in un contesto teorico sufficientemente ampio e articolato ho trovato molto conveniente iniziare con una metafora del processo evolutivo che serva da riferimento per le considerazioni successive. Fra tutte le descrizioni disponibili ho una predilezione personale per la metafora dei paesaggi evolutivi, predilezione che ha le sue radici nel fatto che questa metafora, che forse è il tentativo di sintesi più completo del darwinismo della Sintesi, ha un grande valore conoscitivo, ed è forse l'unica disponibile che permette di comporre numerosi aspetti teorici dell'evoluzionismo, aspetti che, presi singolarmente, sono difficilmente riconducibili ad una visione unitaria. Anche se alcuni autori considerano i paesaggi adattativi come una metafora ambigua e poco utile, per me è stata di grande aiuto per comprendere le relazioni fra le componenti di un sistema così complesso come quello evolutivo.

LA METAFORA DEI PAESAGGI ADATTATIVI

Credo che le parole di Stuart Kauffman siano il miglior modo per mettere in contatto il lettore con questa “famiglia” di metafore evoluzionistiche.

«L'adattamento è di solito pensato come un processo di salita, attraverso piccole variazioni, verso “picchi” di alta idoneità in un paesaggio adattativo. La selezione naturale viene pensata come la spinta che fa salire le popolazioni verso tali picchi. Possiamo immaginare una catena montuosa sulla quale popolazioni di organismi cercano la propria strada verso le cime. Un cambiamento casuale nel genoma, se vantaggioso, sposta il mutante più in alto o più in basso sul terreno. Se il terreno montuoso è scosceso, ma assomiglia a quello delle montagne che tutti conosciamo, esso è ancora abbastanza regolare da suggerire nelle immediate vicinanze indizi su quale direzione prendere. Ci sono dei sentieri che salgono verso i picchi lontani e la selezione naturale, favorendo le variazioni più adatte, spinge la popolazione in alto». (Kauffman 1993).

Quella dei paesaggi adattativi (*fitness landscapes*) è, forse, una delle metafore più affascinanti nel panorama dell'evoluzionismo darwiniano ed è anche una metafora che, con varie modifiche e adattamenti, è sopravvissuta a lungo nelle scienze evolutive.

La metafora nasce negli anni trenta, assieme alla genetica delle popolazioni. Ronald A. Fisher, John B.S. Haldane e Sewall Wright, rivalutarono l'ereditarietà particellare della genetica mendeliana inserendola in un contesto di popolazione e di selezione naturale ripreso da Darwin e costruendo così il nucleo teorico genetistico di quella che diverrà la Sintesi.

Anche se la metafora dei paesaggi adattativi si deve a Sewall Wright, è più semplice introdurla facendo riferimento alla elaborazione teorica di Ronald Fisher (1930), che è universalmente riconosciuto come il fondatore del “nucleo duro” del modello neodarwiniano nella sua espressione più semplice e generalizzata. Per Fisher, genetista, matematico e statistico, il processo evolutivo delle popolazioni naturali si riduceva alla selezione e alla riproduzione differenziale di individui portatori di alleli “adatti” (*fitted*).

Vediamo adesso com'è possibile creare una metafora visiva di questo processo. Se cerchiamo di immaginare il pool genico complessivo di una popolazione, possiamo pensarlo come uno spazio multidimensionale in cui ad ogni punto corrisponde una combinazione allelica. Ad ogni combinazione possiamo far corrispondere un determinato valore di idoneità (*fitness*) come variabile dipendente. Un tale spazio supera le capacità di visualizzazione e di immaginazione, il “trucco” quindi è di ricorrere ad una raffigurazione semplificata a tre dimensioni. Immaginiamo di rappresentare in un grafico tridimensionale le combinazioni geniche nei due assi orizzontali e la *fitness*, per usare un termine moderno, sull'asse verticale. Combinazioni alleliche diverse avranno diverse *fitness* rappresentabili con punti più o meno elevati nella terza dimensione. In tal modo avremmo una sorta di paesaggio, con aree più basse (valli a bassa *fitness* o *zone maladattative*) e aree più elevate (picchi di alta *fitness* o *zone adattative*). Gli individui portatori di alleli “migliori” si riprodurranno di più degli altri (selezione naturale): questo equivale a “salire” verso le zone più elevate del paesaggio.

Per l'“atomista” Fisher, che riteneva il grado di associazione fra i vari geni poco influente, il risultato finale è che la popolazione genica si posizionerà sempre in alto nel paesaggio adattativo. In altre parole, per Fisher, che privilegiava un modello di pool genico composto da moltissimi geni ciascuno dei quali con molti alleli interagenti in modo lineare (additivo o sottrattivo), esisteva una combinazione allelica “ottimale” che poteva essere raggiunta, grazie all'azione incessante della selezione naturale.

Possiamo immaginare il modello di Fisher come un piano inclinato che sale in modo quasi indefinito, oppure come un paesaggio con un unico picco isolato (paesaggio alla Monte Fuji) verso la cui vetta vengono incessantemente spinti dalla selezione gli “individui” della popolazione (Fig. 1). Le mutazioni genetiche produrranno variazioni degli alleli che saranno sottoposte al vaglio della selezione naturale e, se positive, resteranno nel pool genico contribuendo alla *fitness* generale della popolazione. Va da sé che uno dei grossi problemi della concezione di Fisher sta proprio nell'aver assunto la quasi totale indipendenza degli effetti degli alleli. Al tempo stesso questo era anche il suo punto di forza, perché in tal modo il pool genico “mendeliano” poteva venire

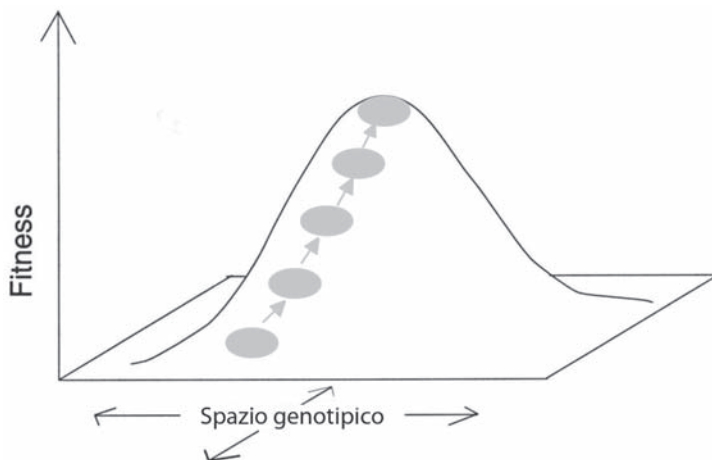


Fig. 1. Paesaggio adattativo regolare con un solo picco (paesaggio alla “Monte Fuji”). I cerchi grigi che salgono verso la cima simbolizzano il processo di adattamento di una popolazione.

trattato statisticamente secondo un modello analogo a quello usato per le “popolazioni” di molecole che compongono un gas – un modello matematico statistico di grande successo in grado di descrivere molti comportamenti fisici. Fisher era nondimeno consapevole delle profonde differenze fra un semplice sistema fisico e le popolazioni naturali (si veda Gould 2002, pp. 508-514).

Sewall Wright (1932), che come accennato è universalmente riconosciuto come il vero fondatore della metafora dei paesaggi, partendo dalla concezione di Fisher, sviluppò una variante teorica che tenesse in maggior conto della complessità del reale: la dimensione potenziale dello spazio genico complessivo è enorme, le popolazioni naturali sono numericamente finite e organizzate in nuclei riproduttivi (demi), i loci genici spesso sono associati fra loro e spesso gli alleli si influenzano l’un l’altro in modo non lineare (ad esempio, epistasi) e, infine, combinazioni alleliche simili possono avere significato selettivo diverso in condizioni diverse. Wright, quindi, giustamente ritenne che il paesaggio adattativo di una popolazione dovesse essere pensato come un paesaggio più complesso, con molti picchi e valli, una sorta di catena montuosa, piuttosto che come un picco isolato. In tale paesaggio “*rugged*” (aspro – scosceso) si formano le “combinazioni armoniche di alleli” che possono occupare picchi adattativi di diversa altezza (Fig. 2). Per Sewall Wright non solamente la selezione naturale, ma anche processi come la *deriva genetica* e le *migrazioni* che mettono in contatto demi diversi e popolazioni diverse, acquistano importanza come “motori evolutivi” (*Shifting Balance Theory* o Teoria dell’Equilibrio Mobile) per permettere alle popolazioni di “esplorare il paesaggio” e di sfuggire ai picchi locali a *fitness* poco elevata.

Fino ad ora il paesaggio adattativo è una metafora confinata alle popolazioni o tutt’al più ad un insieme di popolazioni che costituiscono una specie. Non si parla dell’origine di specie nuove o di evoluzione su scala ancora maggiore. Bisogna arrivare a Theodosius Dobzhansky e a George Gaylord Simpson per avere una estensione della metafora.

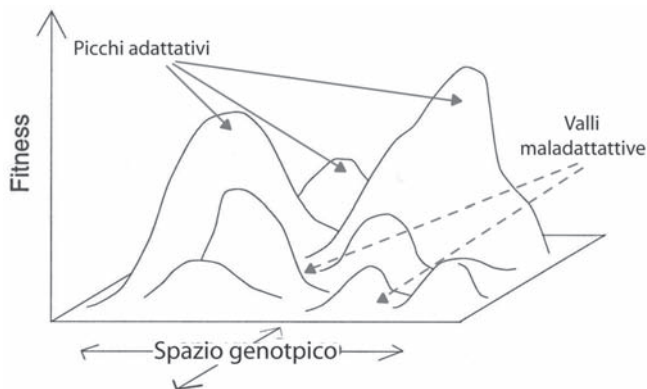


Fig. 2. Paesaggio adattativo irregolare, con molti picchi separati da valli “maladattive”, simile ad una catena montuosa. Questo paesaggio rispecchia meglio del precedente la complessità dei casi reali.

Dobzhansky estese lo scenario in senso ecologico ad includere lo “spazio” adattativo delle specie e di interi gruppi tassonomici, fino a portare il paesaggio a metafora globale dell’evoluzione. A onore del vero, la concezione di Dobzhansky è stata criticata, ma mantiene sempre il suo valore euristico. Ecco come si esprime Dobzhansky (1937):

«Possiamo immaginare che esista una correlazione fra l’enorme diversità degli organismi e l’immensa varietà di ambienti e nicchie ecologiche esistenti sulla Terra. Tuttavia la varietà di nicchie ecologiche non è solo immensa, ma è anche *discontinua*. I picchi e le valli del panorama adattativo non sono dispersi a caso. Picchi adattativi adiacenti sono disposti in gruppi paragonabili a catene montuose nelle quali le cime sono separate da gole relativamente poco profonde. Pertanto la nicchia ecologica occupata dalla specie “leone” è relativamente più vicina a quelle occupate dalla tigre, dal puma e dal leopardo, che non quelle occupate dal lupo, dal coyote e dallo sciacallo. I picchi adattativi dei felidi formano un gruppo differente dai picchi dei canidi. Tuttavia i picchi dei felidi, canidi, ursidi, mustelidi e altri gruppi formano la “catena montuosa” dei carnivori che è separata da quelle dei roditori, chiroterti, ungulati, primati e altri. A loro volta queste catene sono membri del “sistema adattativo” dei mammiferi, ecologicamente e biologicamente separato dai sistemi adattativi degli uccelli, rettili, eccetera. La natura gerarchica della classificazione biologica riflette la discontinuità, obiettivamente accertabile delle nicchie adattative, in altre parole la discontinuità dei modi e dei mezzi mediante i quali gli organismi che vivono sulla Terra traggono il proprio sostentamento dall’ambiente».

Per Dobzhansky, quindi, ogni grande clade di organismi corrisponde ad un paesaggio ecologico-adattativo.

George Gaylord Simpson, il paleontologo della Sintesi, estese la metafora di Dobzhansky nella dimensione diacronica che è tipica del pensiero paleontologico, facendone la metafora universale del processo evolutivo. Per Simpson praticamente tutto il processo evolutivo si poteva pensare come un percorso o un lungo viaggio nei paesaggi adattativi. Uno dei meriti di Simpson è stato quello di concepire il paesaggio non come qualcosa di fisso e immobile, ma piuttosto come qualcosa di mutevole «come le onde del mare in lento movimento». I picchi adattativi su cui stazionano le specie e le popolazioni, vengono inesorabilmente “erosi” dal tempo, per cui dove

prima c'era un picco si viene a formare una valle. Nella sua visione essenzialmente gradualistica, le popolazioni che compongono le specie, potranno muoversi verso i nuovi picchi, oppure estinguersi se non possiedono variabilità sufficiente a far fronte al cambiamento di forma del paesaggio. La metafora perde il rigore matematico iniziale, ma acquista un aspetto più generale. È interessante osservare che in *Tempo and Mode of Evolution*, il lavoro più creativo di Simpson (1944), venissero presi in considerazione processi non strettamente adattativi, come la deriva genetica o la riorganizzazione genotipica, per giustificare la presenza di “salti morfologici” apparentemente bruschi che si possono osservare nella documentazione paleontologica.

La metafora dei paesaggi adattativi è ancora oggi più viva che mai ... Anche recentemente molti illustri personaggi della Sintesi sia in versione strettamente adattamentista che di altre impostazioni teoriche (ad esempio Niles Eldredge e Stephen Jay Gould) citano o utilizzano questa metafora. Sul versante panselazionista e adattamentista, basti ricordare che il *Monte Improbabile*, che dà il titolo ad un recente libro di Richard Dawkins (1997), è in realtà un paesaggio adattativo.

Ma uno degli aspetti curiosi è che questa metafora, grazie anche al recente lavoro teorico di Stuart Kauffman (1993), ha recuperato la sua originaria natura matematicizzante e travalicato il suo ambito strettamente biologico. Tralasciando gli aspetti più generali del lavoro di Kauffman (criticità auto-organizzata), basti qui ricordare che egli si è occupato della forma dei paesaggi adattativi, sviluppando una famiglia di paesaggi da lui chiamati “Paesaggi NK”, dove N misura lo spazio genico totale e K il grado di interazione genica. Il punto di partenza di Kauffman è semplice. Il pool genico viene “tradizionalmente” assunto come l'insieme di tutte le possibili combinazioni alleliche. Per dare un'idea delle dimensioni in gioco, consideriamo per semplicità un corredo aploide: se n è il numero di geni e A il numero di varianti presenti per ogni gene, il totale delle combinazioni sarà A^n . In un genoma “piccolo” con 1000 geni e due varianti per gene, le possibili combinazioni saranno 2^{1000} : un numero letteralmente astronomico! La *fitness* dei singoli varianti (alleli in un corredo diploide) di un gene viene pensata come dipendente dalle varianti presenti negli altri loci genici. Ad esempio, una variante $a1$ del gene a esprime una certa caratteristica che ha una *fitness* vantaggiosa se nel pool genico è presente la variante $b1$ del gene b , mentre ha una *fitness* diversa, magari svantaggiosa se è presente la variante $b2$, e così via. La adattività totale del sistema è la somma delle *fitness* dei singoli geni. Maggiore è il numero di interazioni fra geni (parametro K) più complesso e “casuale”, irregolare, sarà il paesaggio; in questa condizione un piccolo cambiamento in un gene può produrre effetti catastrofici. Se invece il numero di interazioni K è più piccolo, il paesaggio di *fitness* sarà più regolare e meno caotico. Kauffman, tramite simulazioni numeriche, ha analizzato statisticamente il comportamento dei paesaggi al variare del parametro K, e, tra l'altro, ha tentato di individuare un range di valori che abbia una plausibilità per il processo di evoluzione biologica.

Il modello, grazie anche alla sua astrazione e generalità, viene utilizzato non solo per simulare l'evoluzione biologica, ma anche per simulare e analizzare vari tipi di processi naturali e artificiali in cui si ha una evoluzione adattativa, in cui esistono molte variabili interagenti in modo complesso e conflittuale e in cui potenziali miglio-

ramenti di una caratteristica “locale” possono corrispondere a “peggioramenti” in altre prestazioni del sistema.

Il paesaggio NK di Kauffman, seppure con aspetti innovativi, entra a far parte della vasta famiglia di modelli noti come “algoritmi di ricerca evolutiva” (*Evolutionary Search Algorithms*), il cui pioniere in campo informatico è John Holland (1975). Non è certo il primo caso in cui le teorizzazioni di natura biologica producono applicazioni utili in altri campi, pur essendo spesso considerate dai biologi sperimentali come eccessive semplificazioni.

La metafora del paesaggio complesso, dove la soluzione (il picco più alto) viene cercata iterando un algoritmo di mutazione – selezione – replicazione, è divenuta una sorta di meta-modello molto versatile che trova applicazioni in alcuni settori della fisica e della chimica (ad esempio, Struttura della Materia), in problemi computazionali complessi in ambito informatico, fino ad essere applicato in economia, in pianificazione industriale, in progettazione ingegneristica e di sistemi che comunque hanno aspetti di adattamento.

È doveroso chiudere questa breve esposizione ricordando il lavoro di Sergey Gavrilets (2004), a cui si rimanda tra l'altro per la più completa bibliografia sull'argomento, un autore che ha ripreso e sviluppato la originaria metafora di Sewall Wright modificandola con il fine di costruire un contesto sui cui modellizzare i processi di speciazione. In Gavrilets i paesaggi adattativi mantengono il loro originale carattere genetico-matematico. Questo autore privilegia una morfologia paesaggistica che tiene conto esplicitamente della elevata multidimensionalità dallo spazio genetico: nella rappresentazione tridimensionale, i paesaggi adattativi “reali” più che a catene montuose dovrebbero assomigliare, secondo Gavrilets, ad una specie di altopiano carsico, perforato da profonde valli e cavità non adattative. In un paesaggio così complesso, quelli che possono apparire dei picchi isolati in un numero limitato di dimensioni, possono invece essere connessi fra loro, in uno spazio con ulteriori dimensioni, da “stretti ponti” orizzontali a *fitness* costante che permettono il passaggio, apparentemente “impossibile”, da un picco all'altro. Quindi non necessariamente faticose scalate, ma piuttosto popolazioni che stazionano sempre in alto nelle zone “ben adattate” del paesaggio e che si spostano tramite “passeggiate” su stretti ponti a *fitness* costante. Gli stretti ponti vengono assunti come realistici in un contesto genetico-fenotipico in cui è oramai riconosciuta la neutralità selettiva di molte varianti e combinazioni alleliche.

Per concludere questa breve carrellata bisogna pur sottolineare che la metafora dei paesaggi, nella sua accezione più restrittiva, è basata essenzialmente su caratteristiche interne degli organismi e non prende esplicitamente in considerazione le interazioni organismo-ambiente.

EVOLUZIONE E INNOVAZIONI EVOLUTIVE

Una delle caratteristiche che più ci colpiscono quando consideriamo la storia evolutiva nella propria scala cosmica è che, almeno dopo l'evento dell'origine della vita, il processo evolutivo in certo senso “costruisce sul già fatto”.

Quest'affermazione ha un molteplice significato. Da un lato il processo evolutivo è una continua modificazione e rielaborazione dell'esistente sia a livello genetico (nuovi geni vengono prodotti duplicando e assemblando parti di geni già esistenti, i cromosomi sono in realtà assemblaggi di segmenti verificatisi per mutazioni durante la filogenesi), che puramente morfologico adattativo – alcuni organuli degli Eucarioti sono antichi Procarioti simbiotici, le penne degli Uccelli sono squame modificate, le pinne dei Cetacei e degli Ittiosauri sono zampe modificate, eccetera.

Un altro aspetto interessante è che ogni evento evolutivo costituisce, in un certo senso, il presupposto necessario – la *conditio sine qua non* – degli sviluppi successivi. Senza i Batteri non avremmo gli Eucarioti, senza Eucarioti non avremmo pluricellulari, senza pluricellulari non avremmo Metazoi e Metafite e così via.

L'evoluzione biologica, d'altro lato, cambia il pianeta e cambia le condizioni in cui l'evoluzione stessa continua a svolgere i suoi processi e al tempo stesso permette al pianeta di "sostenere", sorreggere ecologicamente sistemi che, a grande scala almeno, ospitano organismi sempre più grandi e complessi. Ad esempio, senza il contributo dell'attività fotosintetica batterica precocemente iniziata nell'Archeano, probabilmente la Terra avrebbe un'atmosfera povera di ossigeno, e quindi il metabolismo ossidativo, che sostiene energeticamente le forme di vita più complesse e strutturate, non si sarebbe potuto evolvere (Fig. 3).

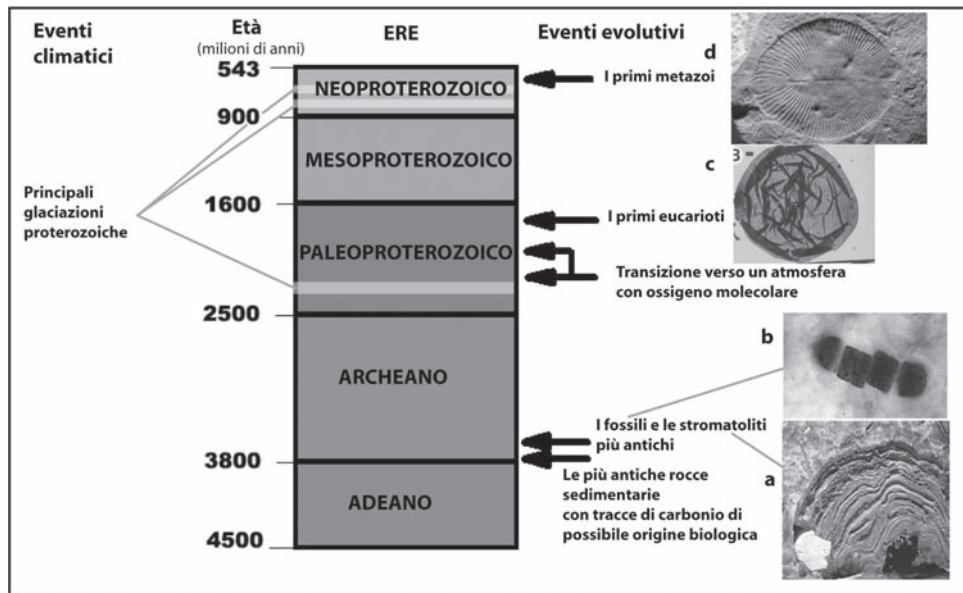


Fig. 3. Principali eventi evolutivi del Precambriano. Si noti che gli Eucarioti compaiono solo dopo che la transizione da un'atmosfera prevalente anossica ad una ossidante si è completata. L'accumulo di ossigeno molecolare prodotto dai Cianobatteri per alcuni può anche essere alla radice del verificarsi della prima grande glaciazione del Paleoproterozoico e delle successive glaciazioni Neoproterozoiche. a) sezione di una stromatolite dell'Archeano (Australia); b) un cianobatterio fossilizzato in Silice (Australia); c) un'alga unicellulare del gruppo degli Acritarchi; d) *Dickinsonia costata*, Fauna di Ediacara.

Nel corso della sua storia, la vita ha continuato a produrre innovazioni, a conquistare nuovi ambienti e a “inventarsi” macronicchie ecologiche nuove (Fig. 4). Ad esempio, dopo l'estinzione di massa del Permo-Trias sono comparsi i Dinosauri, sicuramente fra le forme di Tetrapodi più mirabili nel congiungere le grandi dimensioni e la disparità morfologica ad una alta efficienza. Nel Mesozoico sono altresì comparsi i Rettili volanti e gli Uccelli, che hanno saputo sfruttare le risorse del pianeta con modi di vita completamente diversi, usando l'ambiente aereo in un modo nuovo e i Mammiferi, che avevano grandi potenzialità, ma erano probabilmente limitati nella diversificazione dagli stessi Dinosauri, che “monopolizzavano” gran parte dello spazio ecologico. Dopo i Dinosauri e dopo l'“incidente” del meteorite dello Yucatan (se ha veramente un'importanza così grande nel determinare le estinzioni di fine Cretaceo), si sono espansi ed evoluti i Mammiferi che hanno, tra l'altro, portato ad un grande sviluppo l'emotività, l'affettività, la flessibilità del comportamento e le capacità cognitive (e non penso in questo momento solo all'essere umano ...), tutte proprietà del vivente che prima, per esempio nel Cambriano, non esistevano (Fig. 5).

Da un altro punto di vista ancora, è importante sottolineare l'aspetto “conservativo” del processo evolutivo. Molte delle forme che si sono evolute nel corso del tempo geologico sono sopravvissute a lungo, anche se spesso hanno perso in diffusione e varietà. Nell'ecosistema attuale ci sono ancora i discendenti di gruppi che hanno avuto grande diffusione nel corso del Paleozoico e del Mesozoico, come ad esempio le Felci, i Licopodi, gli Equiseti, le Cicadee, le Conifere. Ci sono ancora i Brachiopodi, i Poriferi, gli Onicofori (gruppo molto importante nelle faune del Cambriano – Conway Morris 1998), e i vari regni dei Batteri e degli Archea, che hanno origine nel Precambriano e ancora dominano nel microscopico ... Tra i Cordati, ci sono ancora adesso alcuni discendenti dei gruppi primitivi come gli Agnati, i Crossopterigi, eccetera. Certo, molti sono i caduti, molti per sempre, ma molti sono rimasti con la loro discendenza e contribuiscono alla diversità biologica del nostro pianeta. Anche se c'è discussione su questo argomento, mi sembra che il risultato sia un aumento della varietà delle forme di vita col procedere del tempo, a dispetto delle grandi crisi biologiche e delle estinzioni di massa che punteggiano la storia del pianeta

Se consideriamo adesso i ritmi dell'evoluzione, quindi, vediamo che molto spesso i cambiamenti sono concentrati in intervalli di tempo geologico relativamente brevi, in cui si verificano a volte vere rivoluzioni, ad esempio la Radiazione Cambriana, e intervalli relativamente più lunghi, in cui si hanno modificazioni minori. Il processo evolutivo a macroscale non è infatti necessariamente graduale, ma procede per “invenzioni” e innovazioni, cambiamenti importanti che si rivelano fruttuosi e gravidi di futuri sviluppi. In altre parole, non tutti i cambiamenti evolutivi hanno lo stesso valore. Ve ne sono alcuni che, per vari motivi (semplicemente le contingenze o il “caso” per alcuni autori – ad esempio, S.J. Gould), sono più importanti di altri perché permettono ai loro possessori di “cambiare mestiere”, di entrare in aree adattative (o potenziali macronicchie ecologiche) completamente nuove. Per fare alcuni esempi, l'insorgere della pluricellularità per gli organismi unicellulari, la comparsa di parti di sostegno mineralizzate per i Metazoi, la vescica natatoria per i Pesci ossei, l'uovo amniotico per

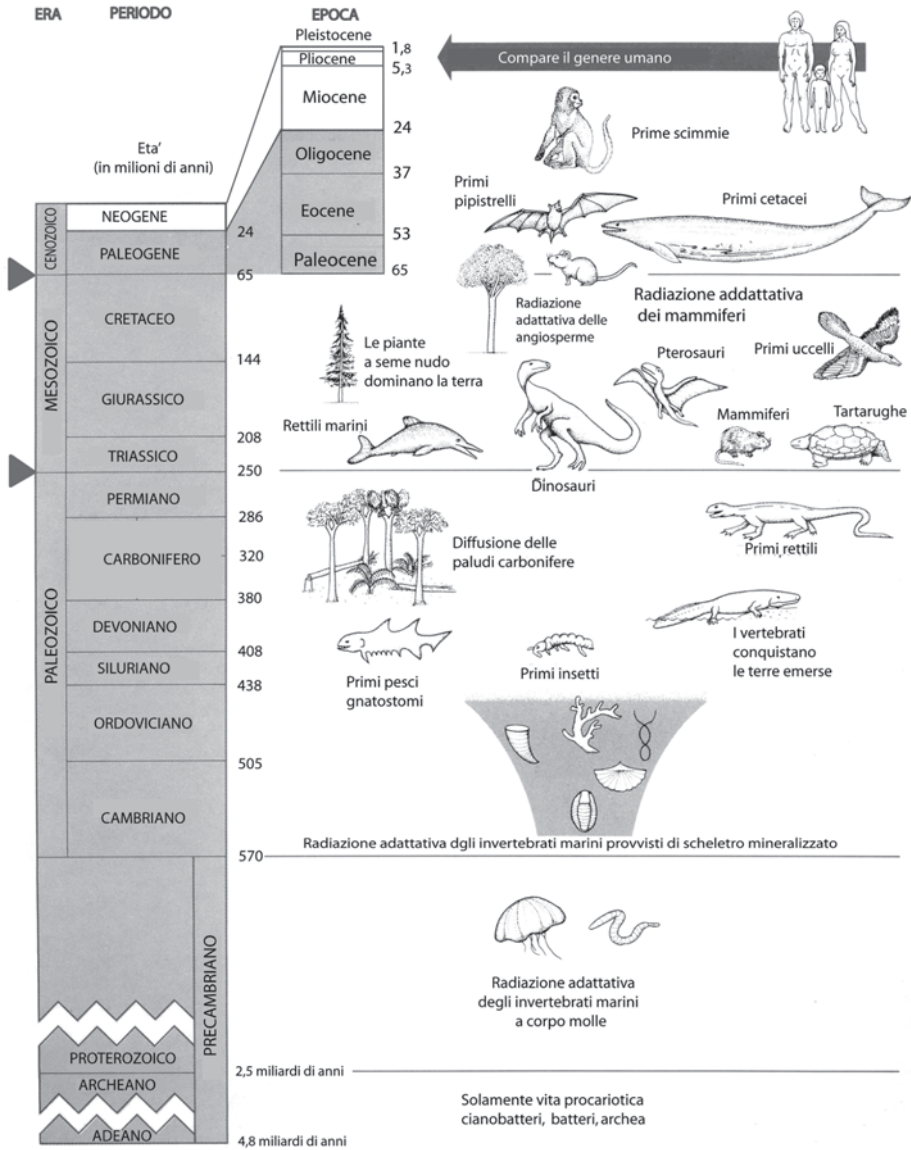


Fig. 4. Alcuni dei principali eventi evolutivi del Fanerozoico. Si noti che, ad esempio, la storia evolutiva dei Vertebrati è costellata da innovazioni adattative che permettono la conquista di nuovi ambienti (ad esempio, Anfibi, Rettili Uccelli) e successive modificazioni (ad esempio, comparsa dei Mammiferi). Lo stesso vale anche per le Piantе. I triangoli grigi sulla sinistra della scala dei tempi geologici indicano due importanti episodi di estinzione verificatisi in prossimità delle transizioni Permiano – Triassico e Cretaceo – Terziario. La prima ha colpito prevalentemente le comunità di invertebrati marini di ambiente di piattaforma continentale, ma ha “decimato” anche alcuni gruppi di Rettili terrestri. La seconda colpisce forme sia di ambiente marino sia terrestre e per alcuni è responsabile della scomparsa dei Dinosauri, Itiosauri e altri Rettili tipicamente mesozoici. Da Stanely 1985, modificato.

i Tetrapodi, il volo per i Rettili, eccetera. Sono questi eventi che segnano, secondo il modo di vedere di alcuni, le tappe verso forme di vita sempre più complesse, capaci di intrattenere rapporti sempre più articolati e autonomi con l'ambiente.

I tempi delle grandi radiazioni spesso coincidono o seguono *importanti innovazioni evolutive*, e sono spesso legati a "invasioni" di spazi nuovi, sia ecologici che geogra-

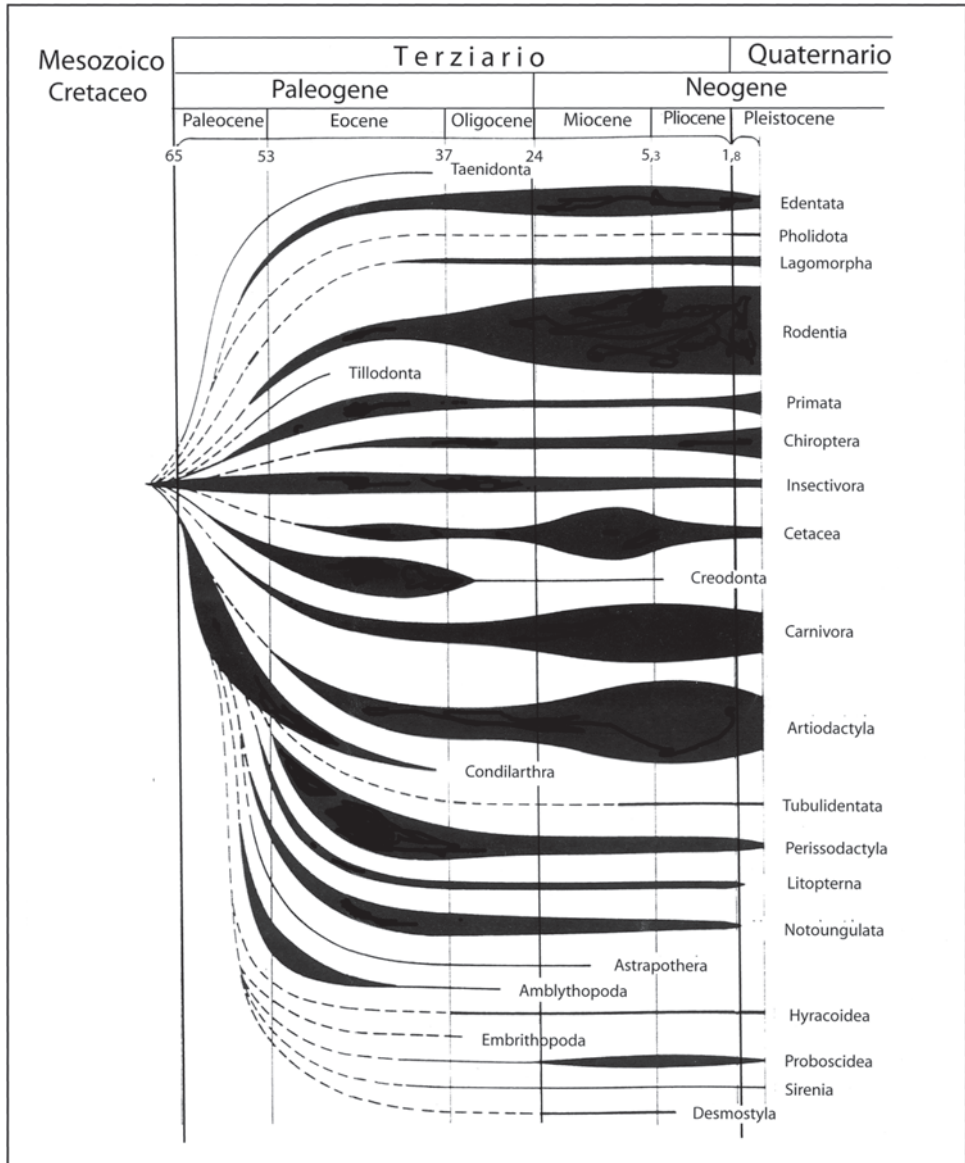


Fig. 5. Rappresentazione schematica della radiazione dei Mammiferi. Sono riportati i principali ordini di Mammiferi placentali. Lo spessore delle curve indica il grado di diversificazione dei vari ordini. Si noti il tipico aspetto a cespuglio della radiazione. Da Romer 1966, modificato. Nel corso di 10-15 milioni di anni i Mammiferi Euteri si sono diversificati ritagliandosi nuove macronicchie ecologiche.

fici. I tempi di evoluzione più lenta sono tempi in cui le potenzialità delle innovazioni si realizzano (tempi di specializzazione, per parafrasare Simpson).

Se vogliamo tornare ai paesaggi adattativi, nei tempi di radiazione si formano nuovi paesaggi, o i vecchi si modificano drasticamente, gli altri sono tempi in cui i paesaggi potenziali vengono via via esplorati. Non bisogna infatti dimenticare che un paesaggio genetico-adattativo non deve essere pensato come qualcosa di statico e di preesistente, ma qualcosa che viene in certo senso “inventato” nella interazione fra organismi e ambiente, quest’ultimo inteso nella sua accezione più vasta sia come ambiente fisico che biologico. Nel corso del processo evolutivo, il paesaggio potenziale stesso si modifica, quello che era un gruppo di picchi adattativi può diventare una valle a rischio di estinzione.

Una *innovazione evolutiva* è quindi un cambiamento che permette ad un gruppo di organismi, ad una specie, di “entrare” o meglio di creare, *intagliare*, una “macronicchia” potenziale nuova.

Ci sono molte spiegazioni possibili riguardo all’insorgere delle innovazioni evolutive. In una visione classica da Sintesi, sarà un insieme di piccole variazioni genetiche sotto lo stretto controllo della selezione che, in risposta a sollecitazioni ambientali, produrrà la “nuova combinazione” che corrisponde all’innovazione.

In altri casi, soprattutto per la comparsa di quelli che vengono chiamati “piani strutturali nuovi”, si può pensare ad una spiegazione un po’ diversa: sarà la comparsa spontanea di mutazioni in geni di alto livello (geni “architetti” e geni regolatori) che produrrà, un po’ come nella visione di Goldschmidt, dei nuovi tipi di organismi che poi potranno sopravvivere ed evolvere ulteriormente oppure estinguersi. Nella prospettiva estrema di Gould (1990), saranno le contingenze e la casualità ad esse legate, a decretare di volta in volta chi sopravvivrà e avrà una folta discendenza filogenetica a prescindere dalla “bontà” degli adattamenti e delle soluzioni innovative (*teoria della decimazione*).

IL COMPORTAMENTO

Abbiamo quindi delle spiegazioni di tipo motore interno (mutazioni) oppure di tipo misto-selettivo sotto il controllo dei cambiamenti dell’ambiente. In ogni caso avremo sempre delle cause che trascendono dall’interno e dall’esterno, se così si può dire, il ruolo degli individui e delle specie, che sono in realtà i veri “attori” dei cambiamenti evolutivi.

Come sempre in questioni di evoluzione, non esiste una risposta unica ed esaustiva (per citare Mayr, recentemente scomparso), o in altre parole non esiste una teoria evolutiva “completa”. Si può notare comunque, che, nel corso del secolo, salvo alcune eccezioni, una scarsa attenzione viene posta a quella che era stata considerata fin dai tempi di Lamarck una delle forze portanti nell’evoluzione: il cambiamento comportamentale.

Ci possiamo chiedere se una *innovazione evolutiva* sia solitamente legata ad una *variazione del comportamento*. Questa domanda rivela un aspetto abbastanza sottile e sfuggente del processo evolutivo. Ci si può chiedere se la modificazione innovativa sia sempre conseguenza di una variazione ereditaria (a base genetica o epigenetica) di alcune delle caratteristiche “strutturali” (genetiche, anatomiche, morfologiche, fisiologiche, eccetera) degli organismi, oppure se sia un cambiamento nel comportamento che inneschi le modificazioni strutturali con un meccanismo di retroazione a cascata. Come sempre succede per i problemi evolutivi, questa domanda non ha una risposta univoca, valida per ogni caso, e la realtà è probabilmente un miscuglio o un’interazione continua fra i due termini qui posti in contrapposizione. Cercherò comunque di mostrare (senza poterlo dimostrare) che i cambiamenti comportamentali possono avere un ruolo non trascurabile nell’insorgere e nell’affermarsi delle invenzioni evolutive.

Il comportamento, seppure determinato geneticamente in gradi diversi a seconda del gruppo di organismi, è certamente una delle proprietà emergenti del fenomeno evolutivo. Il comportamento possiede una sua individualità e un finalismo che è sconosciuto nella materia non vivente. È più che evidente che lo spettro comportamentale complessivo degli esseri viventi si è molto ampliato nel corso dell’evoluzione. Nel Precambriano avevamo solo i comportamenti dei Procarioti, impegnati essenzialmente nella sintesi di materia organica e nella riproduzione, adesso abbiamo un’enorme varietà di forme di vita e comportamenti.

Il comportamento, anche se “programmato” in modo più o meno rigido, presenta sempre un numero di “gradi di libertà” in più rispetto alla variazione fisiologica – morfologica – strutturale. Il comportamento di un organismo, inoltre, non è desumibile in modo strettamente deterministico dalle altre caratteristiche (ad esempio, un elefante non è primariamente adattato al nuoto, ma nuota bene e volentieri) e contiene quindi una certa componente di *imprevedibilità*.

Il comportamento può essere flessibile, può essere appreso, il comportamento appreso può essere trasmesso sia “orizzontalmente” che “verticalmente”. Ci sono dei gruppi animali, ad esempio gli Uccelli e i Mammiferi, che hanno una forte attitudine all’imitazione e sono in grado di apprendere anche da individui di altre specie.

Infine il comportamento può, almeno nel caso di organismi con un sistema nervoso centrale sviluppato, essere orientato attivamente dall’individuo in base a valutazioni relative alle condizioni in cui l’individuo viene a trovarsi nella sua storia di vita. In questi tipi di organismi, il comportamento è orientato da altre proprietà “emergenti” del processo evolutivo, come le emozioni, l’affettività, la razionalità, eccetera.

Tornando ai paesaggi adattativi, una variazione comportamentale può aprire la via verso un’area inesplorata del paesaggio e iniziare una catena di retroazioni che porteranno la sua discendenza ad esplorare, cioè a realizzare, il paesaggio stesso.

Seguendo questo ragionamento, una volta che in una popolazione viene adottato un comportamento nuovo, questo può essere trasmesso verticalmente e in molti casi anche orizzontalmente (tramite cure parentali, per imitazione, eccetera) e, se vantaggioso in quel contesto, può spostare il fuoco del processo di selezione naturale nella nuova direzione. La variazione di comportamento in risposta a sollecitazioni

dell'ambiente, o semplicemente dovuta alla "iniziativa" di individui o gruppi di individui che esplorano nuove possibilità, favorisce la selezione di varianti "strutturali" più idonee per il nuovo stile di vita e così via in una serie di retroazioni. In altre parole, il cambiamento comportamentale può servire da innesco per una serie di interazioni fra comportamento e caratteristiche strutturali, che inducono e mantengono un cambiamento "orientato", che permette alla popolazione di ricavare l'accesso ad una nuova "zona" adattativa. Come già accennato, nei casi reali si può verificare anche il contrario, secondo una visione più tradizionale, ed essere la disponibilità di una nuova variante "fisica" a stimolare il cambiamento del comportamento: è comunque evidente che difficilmente una innovazione evolutiva può affermarsi se non interviene anche un variazione comportamentale.

È stata per me una sorpresa, nel rileggere recentemente *Il caso e la necessità* di Jacques Monod, "scoprire" che questo grande biologo era giunto a simili conclusioni almeno trentacinque anni or sono. Mi sono chiesto: è un percorso convergente... oppure le parole di Monod, che avevo letto la prima volta nel 1972, hanno continuato a lavorare nella memoria subcosciente ... ? Voglio quindi concludere con una citazione tratta da questo autore.

«Una difficoltà [della teoria selettiva] deriva dal fatto che essa è stata troppo intesa o presentata come facente appello solo alle condizioni dell'*ambiente esterno* in veste di agenti della selezione. Si tratta in effetti di una visione del tutto erronea perché le pressioni di selezione che esercitano sugli organismi le condizioni esterne non sono indipendenti dalle prestazioni teleonomiche tipiche della specie. Organismi diversi, nella stessa "nicchia ecologica" hanno con le condizioni esterne (compresi gli altri organismi) interazioni molto diverse e specifiche. Sono queste interazioni specifiche, in parte "scelte" dall'organismo stesso, a determinare la natura e l'orientamento della pressione selettiva che esso subisce. Diciamo che le "condizioni iniziali" di selezione, incontrate da una mutazione, comprendono al tempo stesso e indissolubilmente l'ambiente esterno e l'insieme delle prestazioni e strutture teleonomiche. È evidente che la funzione esercitata dalle prestazioni teleonomiche nell'orientamento della selezione assume un peso sempre maggiore nella misura in cui aumenta il grado di organizzazione e quindi di *autonomia* dell'organismo nei confronti dell'ambiente in cui esso vive, e ciò al punto tale che si può indubbiamente ritenere decisiva questa funzione negli organismi superiori, la cui sopravvivenza e possibilità di riproduzione dipendono innanzitutto dal *comportamento*. È inoltre evidente che la scelta iniziale di questo o di quel tipo di comportamento potrà spesso esercitare un'influenza a vasto raggio, non solo nei confronti della specie in cui si sarà manifestata per la prima volta in forma rudimentale, ma anche in tutta la sua discendenza, anche se questa è costituita da un intero gruppo.

Come è noto le grandi articolazioni dell'evoluzione sono da attribuirsi all'invasione di nuovi spazi ecologici. La comparsa dei vertebrati tetrapodi e la loro meravigliosa espansione, affermatasi con gli anfibi, i rettili, gli uccelli e i mammiferi, trae origine proprio dal fatto che un "pesce" primitivo "scelse" di andare ad esplorare la terra, sulla quale però era incapace di spostarsi, se non saltellando in modo maldestro e creando così, come conseguenza di una *modificazione di comportamento*, la pressione selettiva grazie alla quale si sarebbero sviluppati gli arti robusti dei tetrapodi. Tra i discendenti di questo audace esploratore, di questo Magellano dell'evoluzione, alcuni possono correre a velocità superiori ai 70 km orari, altri si arrampicano sugli alberi con sorprendente agilità, altri ancora hanno conquistato l'aria, realizzando, prolungando e ampliando in modo prodigioso il "sogno" di quel pesce ancestrale». (Monod 1970).

Mi sembra che il “messaggio” alla fine sia questo: il processo evolutivo è multifattoriale, le cause in gioco sono molte, di varia natura e interagenti fra loro in modo complesso e forse inestricabile. Le variazioni del comportamento rivestono comunque un ruolo che non può essere trascurato nell’orientare, nel portare avanti e nel canalizzare il cambiamento evolutivo.

RINGRAZIAMENTI

I concetti esposti in questa breve nota non sono originali, ma sono ripresi dai lavori di molti evolucionisti verso cui ho un debito di riconoscenza. Un grazie a Luca Sineo per i preziosi consigli e suggerimenti, particolarmente nella parte di genetica delle popolazioni. Daria Petruso ha pazientemente letto e riletto le successive stesure del testo fornendo validi suggerimenti. Un grazie a Raffaele Guido Della Valle a cui devo molto e che nel corso di lunghi anni mi ha aiutato ad affacciarmi nel campo della modellistica matematica. Ringrazio sentitamente Danilo Torre, che nel corso di discussioni e confronti durati molti anni, ha sempre stimolato la mia curiosità e il mio interesse per le problematiche evolucionistiche e verso l’aspetto comportamentale e interattivo del processo evolutivo. Un grazie va infine a Michele Sarà, Pietro Omodeo e Erasmo Marré, che, direttamente o indirettamente, mi hanno incoraggiato ad esporre le riflessioni su cui si basa la presente nota, e a Felicita Scapini, curatrice del volume che contiene questa nota.

Il lavoro è finanziato dai Fondi di Ateneo (ex 60%) dell’Università degli Studi di Palermo.

BIBLIOGRAFIA

- Conway Morris S. 1998. *The crucible of Creation*. Oxford, Oxford University Press.
- Dawkins R. 1997. *Alla Conquista del Monte Improbabile*. Milano, Mondadori.
- Dobzhansky T. 1937. *Genetics and the Origin of the Species*. New York, Columbia University Press.
- Eldredge N. 2002. *Le trame dell’evoluzione*. Milano, Raffaello Cortina Editore.
- Fisher R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford, Oxford University Press.
- Gavrilets S. 2004. *Fitness Landscapes and the Origin of Species*. Princeton (New Jersey), Princeton University Press.
- Gould S.J. 1990. *La Vita Meravigliosa*. Milano, Feltrinelli.
- Gould S.J. 2002. *The structure of Evolutionary Theory*. The Belknap Press of the Harvard University Press.
- Holland J. 1975. *Adaptation in Natural and Artificial Systems*. Ann Arbor, University of Michigan Press.

- Kauffman S.A. 1993. *The origin of order*. Oxford, Oxford University Press.
- Mayr E. 1998. *Il modello biologico*. Milano, McGraw Hill.
- Monod J. 1970. *Il caso e la necessità*. Milano, EST Mondadori.
- Romer A.S. 1966. *Vertebrate Paleontology*. Chicago, Chicago University Press.
- Simpson G.G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. New York, Columbia University Press.
- Stanley M.S. 1985. *Earth and life through time*. New York, Freeman Ed.
- Wright S. 1932. The Role of Mutation, Inbreeding, Crossbreeding and Selection in Evolution. *Proc. 6th Intern. Cong. Genetics*, 1, pp. 356-366.

Lo Yin e Yang dell'evoluzione biologica

Giuseppe Damiani e Paola Della Franca

LE “MAGNIFICHE SORTI E PROGRESSIVE” DELL'UMANITÀ

Negli ultimi secoli, la scienza ha avuto un inarrestabile sviluppo nei paesi occidentali contribuendo in modo determinante al loro predominio tecnologico, economico, militare e culturale. È opinione comune che questo processo sia di tipo lineare e cumulativo e che la sua conseguenza sia un continuo miglioramento “delle magnifiche sorti e progressive” dell'umanità. L'approccio tradizionale degli scienziati è di tipo riduzionistico: vengono studiati soprattutto fenomeni isolati, semplici e riproducibili, in cui le variazioni delle entità in gioco sono proporzionali ed additive e perciò rappresentabili da equazioni differenziali di tipo lineare. Utilizzando questo approccio, la fisica classica permette di descrivere l'evoluzione deterministica nel tempo di numerosi sistemi utilizzando due sole entità: la materia e l'energia. Grazie allo sviluppo della scienza, un numero sempre maggiore di problemi, che nel passato avevano una spiegazione “misteriosa” di tipo animistico o religioso, può essere compreso in modo razionale e materialistico. Anche l'evoluzione dei viventi e dell'uomo viene spiegata in termini meccanicistici e materialisti dalla teoria enunciata nel 1859 da Charles Darwin nell'*Origine delle specie*. L'approccio riduzionistico, tipico dei fisici e dei chimici, ha avuto un enorme successo in numerosi altri settori della biologia e ha permesso di scoprire i principali meccanismi molecolari alla base della vita. Nel corso degli anni, il settore evolucionistico-naturalistico e quello genetico-molecolare sono stati fusi nella “Teoria sintetica neo-darwiniana” secondo cui l'evoluzione degli organismi viventi è il risultato di processi mutageni casuali dell'informazione genetica, contenuta nelle molecole di DNA, e della selezione naturale, determinata dall'ambiente, che tende ad eliminare le mutazioni dannose o prive di significato adattativo. I processi mutageni agiscono a livello del DNA (genotipo) mentre quelli selettivi sono a livello dell'organismo (fenotipo) che è prodotto dall'espressione del genotipo. Per accordare la Teoria sintetica alle scoperte della genetica è stato elaborato il “Dogma centrale della biologia molecolare” secondo cui l'informazione passa dal genotipo al fenotipo lungo un flusso unidirezionale del tipo

DNA → RNA → proteine → ambiente

Ne consegue che l'ambiente non può avere alcuna interazione diretta sui cambiamenti ereditari, come invece era stato suggerito da Jean-Baptiste Lamarck all'inizio del XIX secolo. Questo principio alla base della biologia moderna è stato enunciato chiaramente da Francis Crick nel 1958:

« Una volta che l'informazione è passata nella proteina non può uscirne fuori. In maggiori dettagli, il trasferimento dell'informazione da acido nucleico ad acido nucleico, oppure da acido nucleico a proteina è possibile, ma il trasferimento da proteina a proteina o da proteina ad acido nucleico è impossibile. Informazione qui vuol dire la precisa determinazione della sequenza, sia delle basi dell'acido nucleico che degli aminoacidi nella proteina».

La Sintesi neo-darwiniana viene oggi accettata da quasi tutti i biologi: gli sperimentali la utilizzano per interpretare i propri dati mentre la maggior parte dei teorici è impegnata nella matematizzazione dei processi evolutivi previsti dalla teoria. Le questioni rimaste aperte e maggiormente dibattute tra gli addetti ai lavori sembrano riguardare i tempi e i modi dell'evoluzione, se questa sia stata un processo inevitabile o fortuito, graduale o discontinuo. Nonostante i suoi successi, la Sintesi neo-darwiniana è una delle teorie scientifiche che continua a trovare una forte resistenza tra il vasto pubblico dei non-scienziati e anche tra qualche ricercatore poco ortodosso. Il motivo di resistenze e polemiche è dovuto soprattutto al fatto che la discussione sull'origine dell'uomo e sul suo posto nella natura ha delle forti implicazioni emotive, religiose, politiche e culturali. Molte delle posizioni critiche verso la teoria neo-darwiniana, come ad esempio quella creazionista, sono basate su pregiudizi religiosi che hanno ben poco di scientifico. Questa situazione ha prodotto una notevole frattura tra i neo-darwinisti, rigidamente arroccati sulle loro posizioni, e larghi strati della popolazione di nazioni anche molto progredite, come quelle statunitensi ed europee, profondamente convinti della correttezza di "credenze" che negano l'esistenza stessa dell'evoluzione. Secondo un recente sondaggio, il 42% degli americani è convinto che «tutti gli esseri viventi siano sempre esistiti nella forma attuale». Inoltre, la maggior parte delle persone ritiene che l'uomo abbia una posizione speciale nella natura che lo differenzia da ogni altra specie vivente. Forti della loro consistenza numerica, gli oppositori del darwinismo non sono quasi mai disponibili ad un sereno dibattito scientifico in quanto si propongono come obiettivo quello di distruggere l'evoluzionismo, considerato una teoria atea e materialista. In realtà l'evoluzionismo non è in contrasto con una interpretazione non letterale della Bibbia e del Corano, come dimostra il fatto che uomini profondamente religiosi sono anche stati convinti evoluzionisti (basti ricordare il caso di Teilhard de Chardin). Del resto, molti scienziati neo-darwinisti si ritengono depositari della "verità" scientifica e rifiutano qualsiasi discussione che possa mettere in crisi le loro certezze. Questa situazione estremamente conflittuale, assieme anche al passato contrasto durante gli anni della guerra fredda tra neo-darwinismo anglosassone e lisenkoismo sovietico, ha creato un clima poco adatto alla ricerca di nuovi approcci, sia teorici che sperimentali, alternativi alla Sintesi neo-darwiniana.

Purtroppo molto spesso i ricercatori che si occupano di questo genere di ricerca vengono ostacolati e talvolta anche censurati, con la spiegazione che «conosciamo già tutto quello che c'è da conoscere». Gli scienziati dovrebbero stare attenti ad affermare che si è giunti alla fine di un settore di indagine e dovrebbero astenersi dal pronunciare dogmi e certezze che sono estranei alla logica del metodo scientifico. Nel passato, ogni volta che sono state fatte affermazioni di questo tipo, subito dopo sono arrivate nuove scoperte che hanno allargato gli orizzonti della conoscenza. Per esempio, sul finire del

XIX secolo, la visione riduzionista e materialista della fisica classica era talmente consolidata che William Thomson, alias lord Kelvin, parlò di «fine della fisica» :

«La scienza fisica costituisce oggi, per l'essenziale, un insieme perfettamente armonico, un insieme praticamente compiuto. ».

Nel suo celebre discorso, lord Kelvin citò anche la trascurabile presenza di «due piccole nubi scure», che però si ingrossarono rapidamente a dismisura dando origine alla relatività e alla meccanica quantistica. Queste due discipline, che demolirono per sempre il rassicurante edificio della fisica classica, rappresentano una sfida intellettuale per le loro possibili implicazioni sui concetti alla base della tradizionale visione della realtà, che ancora oggi non è stata pienamente compresa e risolta dalla comunità scientifica. La rivoluzione concettuale che ha sconvolto la fisica non sembra interessare la maggior parte dei ricercatori, e soprattutto dei biologi, che di fatto continuano a fondare la loro visione del mondo sugli stessi concetti alla base della fisica classica e confondono, a volte inconsapevolmente, la scienza con lo scientismo. Quello che è particolarmente grave è che questo atteggiamento viene condiviso anche dalla maggior parte delle persone che operano nel settore dell'istruzione, soprattutto in Italia. Nel nostro paese l'insegnamento delle materie scientifiche, oltre ad essere quantitativamente insufficiente, è ancora basato sulla visione "classica" della scienza del secolo scorso che è incapace di fornire una comprensione unitaria dei fenomeni complessi, come quelli biologici.

VERSO UNA NUOVA "IMMAGINE DEL MONDO"

Una possibilità da non trascurare è che, come la fisica classica, anche la Sintesi neo-darwiniana sia una teoria incompleta e parziale della realtà. Questa possibilità è suggerita dalla scoperta di processi naturali che non sono spiegati dalla Sintesi neo-darwiniana, come i fenomeni di autorganizzazione, automutagenesi e autoselezione degli organismi viventi. Non è quindi escluso che si possano elaborare nuove teorie in cui siano compresi più a fondo i fenomeni evolutivi. Lodovico Galleni giustamente sottolinea di tenere presente la distinzione tra i fatti, come l'evoluzione che è storicamente provata, se non altro dai reperti fossili, e la loro interpretazione teorica, come la Sintesi neo-darwiniana, che invece può essere migliorata e superata per tenere conto delle nuove conoscenze. A questo proposito è utile citare un breve brano di Albert Einstein:

«La scienza è il tentativo di far sì che la caotica diversità della nostra esperienza sensoriale corrisponda ad un sistema di pensiero logicamente uniforme. Le esperienze sensoriali sono il contenuto dato. La teoria che deve interpretarle è una costruzione umana: è ipotetica, mai completamente definitiva, sempre soggetta a interrogativi e dubbi».

Il grande scienziato tedesco aveva anche ben presenti i limiti che un approccio di tipo riduzionista comporta nello studio di fenomeni complessi, come quelli biologici:

«Il fisico deve accontentarsi di rappresentare i fenomeni più semplici, quelli che possono essere percepibili dai nostri sensi, mentre tutti i fenomeni più complessi non possono essere

ricostruiti dall'intelletto umano con quella precisione e quello spirito di coerenza invocati dal fisico teorico. L'estrema nitidezza, chiarezza, certezza, non si ottengono che a spese di una scelta della cui correttezza è difficile essere sicuri. Ma quale attrattiva può dunque avere il fatto di afferrare esattamente una parte così piccola della natura, lasciando da parte, con timidezza e senza coraggio, tutto ciò che è più complicato e più delicato? Il risultato di uno sforzo così rassegnato merita il nome di "immagine del mondo"?».

Il nostro mondo è pieno di sistemi complessi con un comportamento irregolare e imprevedibile. Lo sviluppo tradizionale della Scienza ha accuratamente evitato l'analisi degli aspetti caotici e non riproducibili della nostra realtà. Il motivo per cui i fenomeni complessi sono stati quasi ignorati per moltissimi anni è che non esiste una semplice soluzione analitica alle equazioni non lineari che li descrivono.

Recenti sviluppi in molte aree scientifiche interdisciplinari (cibernetica, teoria dell'informazione, analisi dei processi dissipativi, geometria frattale, fenomeni di auto-organizzazione, teoria del caos, automi cellulari) hanno creato un nuovo modo di pensare la Natura. La geometria euclidea e le equazioni lineari sono strumenti analitici potenti, ma non sono sufficienti per comprendere l'intima natura della realtà. La disponibilità di elaboratori elettronici ha permesso di ottenere soluzioni approssimate delle equazioni differenziali non lineari mediante simulazioni, che di fatto trasformano queste equazioni in modelli discreti. Queste simulazioni hanno portato alla scoperta di un'interessante relazione tra frattali e caos e hanno mostrato come le equazioni non lineari, simulate mediante processi iterativi, possano originare il caos in un sistema deterministico. Come ha dimostrato Edward Lorenz studiando alcune equazioni che simulavano l'evoluzione di variabili meteorologiche, il comportamento caotico può essere prodotto dalla sensibilità alle condizioni iniziali: traiettorie che partono quasi dallo stesso punto e che rispondono alle stesse leggi possono divergere in modo anche drammatico. Si tratta del cosiddetto "effetto farfalla": il battito delle ali di una farfalla nella foresta brasiliana potrebbe essere determinante per la formazione di un terribile uragano a centinaia di chilometri di distanza. Anche se i sistemi naturali caotici e non lineari, come ad esempio quelli meteorologici, fossero controllati da un insieme di regole completamente deterministiche, i loro comportamenti rimarrebbero parzialmente imprevedibili, poiché nessuna misura sperimentale può essere abbastanza precisa da distinguere traiettorie vicine che in seguito possono divergere.

Un altro aspetto controverso della visione scientifica "classica" è quello della coesistenza tra la freccia del tempo termodinamica e quella evuzionistica, che puntano in due diverse direzioni: da una parte assistiamo alla morte termica dell'Universo, al generalizzato aumento di entropia dei sistemi inorganici, e dall'altra si verificano un costante aumento di complessità ed una diminuzione dell'entropia durante la filogenesi e l'ontogenesi degli organismi viventi. Perché c'è stato un progressivo aumento di complessità durante l'evoluzione della vita sulla Terra? Inoltre, durante la storia della vita sulla terra, le forme e le strutture organiche non si sono evolute casualmente, ma hanno seguito percorsi spesso convergenti verso un numero relativamente piccolo di modelli. Qual'è il principio ordinatore, chiamato "anticaos" da Kauffman (1993), che porta verso questi modelli? Può la Scienza produrre una teoria unificata del semplice mondo deterministico della fisica classica e degli imprevedibili sistemi complessi della biologia?

IL GIOCO DELLA VITA

Una visione unificante della fisica e della biologia è stata proposta nell'ambito di una possibile teoria sistemica generale dell'evoluzione, denominata "Teoria binaria" (Damiani 1984, 1998), che è stata elaborata a partire da diverse teorie e modelli, sviluppati in particolare da Vito Volterra, da Luigi Fantappiè, dai fratelli Giuseppe e Salvatore Arcidiacono e da altri fisici italiani come Piero Caldirola e Erasmo Recami. Nel 1942 Luigi Fantappiè proponeva una "Teoria unitaria del mondo fisico e biologico" basata sull'interpretazione della struttura matematica delle equazioni che rappresentano le principali leggi fisiche (Fantappiè 1993). Fantappiè aveva osservato che queste equazioni presentano due possibili classi di soluzioni che descrivono lo stesso fenomeno invertito rispetto al tempo: quella dei potenziali ritardati, che rappresentano onde divergenti a partire dalla sorgente che le ha generate, e quelle dei potenziali anticipati che rappresentano onde convergenti che confluiscono in un punto terminale. Queste due classi di soluzioni sono state messe in relazione rispettivamente ai processi entropici, di diffusione e di aumento del disordine, e a quelli opposti definiti "sintropici", di concentrazione e di aumento dell'ordine. Fantappiè aveva giustamente identificato i processi entropici con quelli che avvengono nelle reazioni chimiche cataboliche di degradazione dei composti organici, come la respirazione, e quelli sintropici con quelli caratteristici delle reazioni chimiche anaboliche di sintesi, come la fotosintesi. Il maggiore difetto della Teoria unitaria riguarda l'interpretazione quasi metafisica dei fenomeni sintropici. Secondo Fantappiè, questi fenomeni distinguono la materia vivente da quella inanimata e hanno la caratteristica di essere irriproducibili e finalistici in quanto determinati da cause poste nel futuro. Gli sviluppi della biochimica e della biologia molecolare hanno invece dimostrato che è possibile riprodurre in laboratorio molte reazioni anaboliche di sintesi di molecole organiche complesse. Per risolvere questi problemi, i fratelli Salvatore e Giuseppe Arcidiacono hanno cercato di migliorare la teoria di Fantappiè, sia chiarendo l'equivalenza fra la sintropia e la negentropia di Schrodinger e di Brillouin, sia facendo notare che in realtà non esistono fenomeni sintropici puri, ma che questi sono sempre associati a fenomeni entropici (G. Arcidiacono & S. Arcidiacono 1991, S. Arcidiacono 1993). Le reazioni sintropico-anaboliche non sono quindi guidate da misteriose entalchie o forze vitali, ma dalla normale energia elettromagnetica ricavata dai processi entropico-catabolici:

«L'organismo vivente, agisce in senso sintropico, o anti-entropico, nei processi di sintesi, ma questi sono resi possibili dalle reazioni di disintegrazione che avvengono con aumento di entropia. Si può concludere che si ha uno stretto legame tra i processi entropici e sintropici, tra loro accoppiati, e quindi tra ordine e disordine, in accordo con la nuova versione della teoria unitaria».

Nella Teoria binaria viene ulteriormente chiarita la natura dell'accoppiamento tra reazioni sintropiche ed entropiche a diversi livelli gerarchici e viene ipotizzato che un unico meccanismo sia alla base dei fenomeni di autorganizzazione e di morfogenesi che portano alla formazione di strutture frattali, che aumentano la loro complessità durante lo sviluppo filogenetico ed ontogenetico (Damiani & Della Franca 1997,

Damiani 1998). I processi evolutivi di autorganizzazione, considerati a torto una proprietà esclusiva e quasi miracolosa dei sistemi viventi, sono invece caratteristici di ogni sistema aperto “dissipativo”, costituito da elementi capaci di interagire e da un flusso di energia. Questi sistemi tendono ad evolvere verso uno stato critico complesso a minore contenuto entropico e a maggiore contenuto di energia libera. Alcune delle caratteristiche fondamentali dei sistemi dissipativi possono essere riprodotte da un semplice automa cellulare costituito da entità complementari che si concentrano (rappresentanti le reazioni anaboliche di sintesi) o si diffondono (rappresentanti le reazioni cataboliche di degradazione) in risposta a forze di tipo attrattivo o repulsivo. Nel caso in cui le reazioni anaboliche e cataboliche siano processi alternativi e autocatalitici, si ottengono strutture dissipative e frattali con comportamenti oscillanti di crescita e di decadimento che possono essere descritti dall'equazione preda-predatore di Lotka e Volterra. Ispirandoci alla terminologia introdotta da Manfred Eigen, abbiamo proposto di chiamare “iperciclo metabolico” l'anello regolativo tra attività e strutture opposte di tipo catabolico e anabolico (Damiani & Della Franca 1997) (Fig. 1).

Sono noti numerosi sistemi chimici elementari che producono reazioni oscillanti, per cui probabilmente, nelle prime fasi dell'evoluzione biologica sono esistiti dei sistemi autoreplicanti più semplici di quelli basati sugli acidi nucleici e sulle proteine di cui non è rimasta alcuna traccia. Questo spiegherebbe anche perché gli scienziati non siano ancora riusciti a far generare spontaneamente in provetta sistemi autoreplicanti basati su acidi nucleici a partire da composti semplici. Sicuramente la selezione ha favorito i sistemi in grado di sfruttare i cicli energetici di origine astronomica, come suggerisce la teoria della termosintesi (Muller 1996).

Morchio *et al.* (2001) hanno proposto che i primi organismi viventi si siano formati in uno strato di idrocarburi idrofobici che ricopriva gli oceani primordiali consentendo sia la formazione sia la stabilizzazione delle principali macromolecole bio-

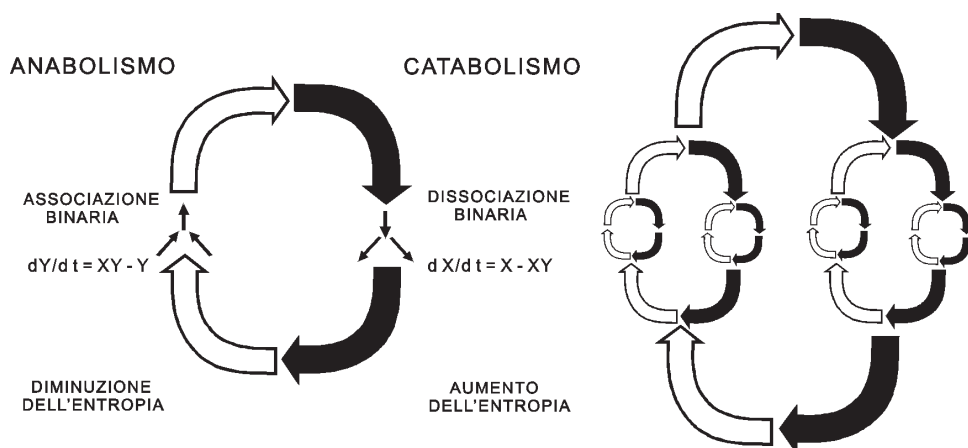


Fig. 1. Schema grafico dell'iperciclo metabolico (a sinistra) e di una rete frattale di ipercicli metabolici (a destra).

logiche, come le proteine e gli acidi nucleici. Queste molecole erano probabilmente in grado di autoreplicarsi indipendentemente durante una fase anabolica notturna sfruttando la “scarica” dei gradienti elettrochimici ai due lati di una membrana di idrocarburi (che funziona da condensatore elettrico) prodotti dalle irradiazioni solari durante una fase catabolica diurna di “carica”. La primitiva protocellula sarebbe quindi stata costituita da membrane, proteine ed acidi nucleici in grado di replicarsi sfruttando l’energia solare e termica, ad esempio sviluppando una versione primitiva di proteine come la rodopsina e l’ATP sintasi (Fig. 2).

Proteine e acidi nucleici avrebbero iniziato a interagire, dapprima direttamente e in seguito per mezzo di adattatori, dando origine ai meccanismi di traduzione basati sul codice genetico. Come suggerito da Morchio *et al.* (2001), il primitivo codice genetico sarebbe stato basato sull’interazione tra triplette con pirimidine nella zona centrale e amminoacidi idrofobici elettricamente neutri e tra triplette con purine nella zona centrale e amminoacidi idrofilici carichi (Fig. 3).

Il codice genetico e gli altri codici organici non sarebbero quindi “degli accidenti congelati”, ma deriverebbero dal continuo aumento di complessità di un primitivo “codice metabolico” basato sulle interazioni elettromagnetiche tra molecole neutre e idrofobe (tipiche della fase anabolica) e molecole cariche e idrofile (tipiche della fase catabolica). Con la comparsa ed il perfezionamento dei processi di fotosintesi e di respirazione, basati sulla produzione e sull’utilizzo dell’ossigeno, si sono originati due opposti gradienti di elettroni e di protoni a livello delle membrane. La fase luminosa della fotosintesi produce un pH acido e molecole cariche negativamente all’interno delle cellule (nei Procarioti) o dei cloroplasti (negli Eucarioti), mentre la respirazione porta alla formazione di un pH basico e di molecole cariche positivamente all’interno delle cellule (nei Procarioti) o dei mitocondri (negli Eucarioti). I gradienti elettrochimici di membrana prodotti dalle reazioni di assorbimento della luce o dai processi catabolici di ossidazione-deidrogenazione delle macromolecole permettono la produzione di ATP e NAD(P)H che sono

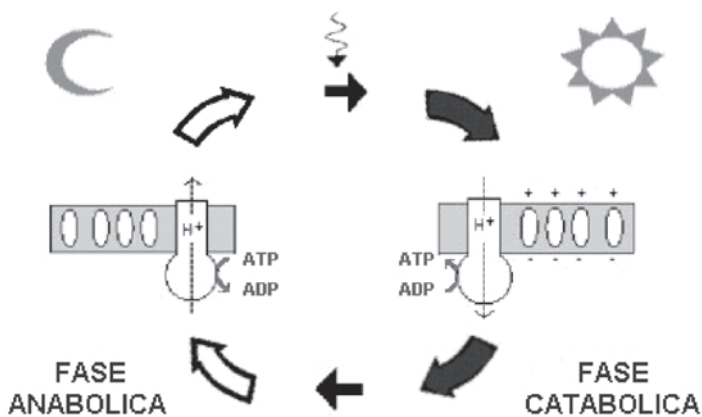


Fig. 2. Rappresentazione schematica del semplice metabolismo del batterio alofilo *Halobacterium halobium* basato su due sole proteine: una pompa protonica (la rodopsina) ed una ATP sintasi.

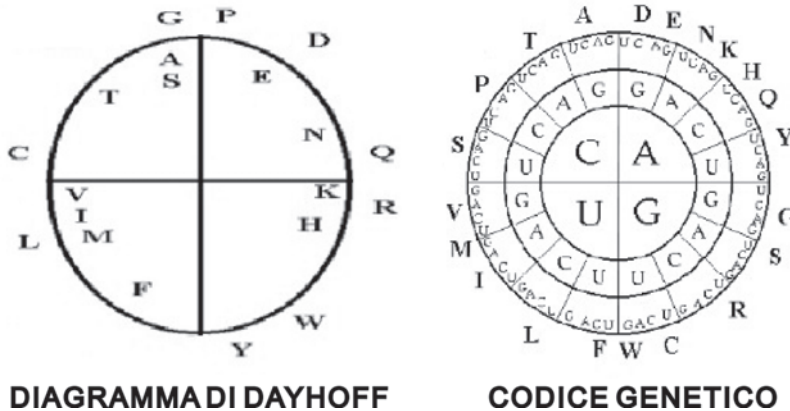


Fig. 3. Corrispondenze tra un diagramma di Dayhoff che rappresenta le principali relazioni funzionali tra i diversi aminoacidi e una rappresentazione grafica circolare del codice genetico. Sulla destra delle due rappresentazioni circolari sono presenti soprattutto gli aminoacidi carichi "catabolici" codificati dalle purine in seconda posizione, mentre sulla sinistra si trovano preferenzialmente aminoacidi neutri "anabolici" codificati dalle pirimidine.

successivamente utilizzati nei processi anabolici di riduzione-idrogenazione. In accordo con il modello dell'iperciclo metabolico, la separazione (spaziale e/o temporale) e l'accoppiamento dei diversi processi metabolici sono indispensabili per evitare interferenze distruttive ed ottenere un efficiente funzionamento delle reazioni biochimiche all'interno della cellula. La dinamica dell'iperciclo metabolico fornisce una spiegazione al fatto che la regolazione di molti processi cellulari e fisiologici avviene per mezzo di due forme alternative di molecole biologiche come diversi metaboliti, gli aminoacidi e i loro derivati, le proteine e diversi RNA (Damiani 2002). Numerosi dati sperimentali indicano che l'equilibrio tra le reazioni cataboliche di degradazione e quelle anaboliche di sintesi sia regolato globalmente dallo stato redox come suggerito da Szent-Gyorgyi (1968). Il principale sistema tampone dello stato redox cellulare è costituito dai gruppi tiolici delle proteine e della coppia GSH/GSSG che viene ridotta a spese della coppia NADPH/NADP che, a sua volta, dipende dalle coppie NADH/NAD e ATP/ADP. Queste ultime due coppie red-ox sono quindi fondamentali per il mantenimento dell'equilibrio redox e per i diversi processi bioenergetici cellulari. Come vedremo più avanti, nelle cellule eucariotiche il controllo tra l'attivazione e la stasi, ed eventualmente tra la crescita e la morte, viene regolato non solo dalla disponibilità di ATP e di NAD(P)H, ma anche dalla risposta ai numerosi segnali trasmessi dall'interazione tra recettori di membrana e molecole regolative con cariche elettriche negli orbitali esterni particolarmente reattive: oltre al glutammato e all'aspartato e ai loro metaboliti, sembrano essere particolarmente importanti gli aminoacidi glicina, fenilalanina e triptofano ed i loro metaboliti. Queste molecole, oltre ad essere importanti per la regolazione del metabolismo cellulare, sono anche i principali neurotrasmettitori, e l'alternanza delle forme cataboliche-eccitatorie ed anaboliche-inibitorie permette di ipotizzare un semplice modello dei cicli di attività e di riposo del sistema nervoso centrale negli animali superiori (Fig. 4).

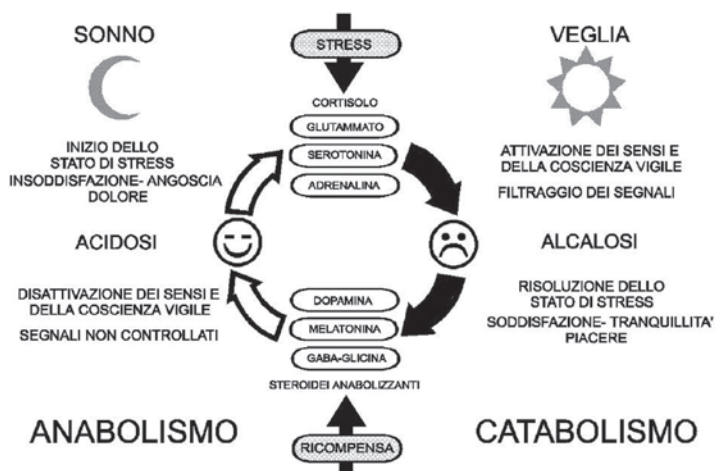


Fig. 4. Modello del sistema nervoso centrale negli animali superiori basato sull'iperciclo metabolico.

Esistono anche numerose proteine che sono attive solo durante una delle due fasi metaboliche. Alcune di queste proteine sono enzimi che trasformano le molecole regolatrici. Un modo per classificare questi enzimi è di osservare quale trasportatore di elettroni usano come cofattore: il NAD^+ è usato prevalentemente nelle ossidazioni cataboliche mentre il $NADPH$ partecipa alle riduzioni anaboliche. Un altro metodo per classificare le proteine regolatrici consiste nell'esaminare i loro ritmi di espressione e funzionamento.

IL CONTROLLO DELLE RETI CELLULARI

I recenti dati sperimentali e in particolare quelli sul controllo dei processi metabolici e degli orologi biologici sono fortemente in accordo con lo scenario suggerito dalla Teoria binaria (Damiani 2005). Ad esempio, la distribuzione del flusso metabolico di *Escherichia coli* segue leggi frattali di potenza (Almaas *et al.* 2004). Inoltre l'analisi delle reti metaboliche di 43 organismi diversi dei tre principali raggruppamenti tassonomici (Eucarioti, Batteri e Archaea) indica che il metabolismo cellulare è governato da leggi di potenza universali (Barbasi & Oltvai 2004). Anche la rete di interazioni proteina-proteina in diverse specie ha le caratteristiche di una rete frattale (Wuchty 2002). Ulteriori esempi di organizzazioni gerarchiche e invariante rispetto alla scala includono le reti genetiche, in cui i nodi sono geni individuali e le maglie sono derivate dalle correlazioni ottenute dai dati di espressione genica basati sui *microarray* (Ueda *et al.* 2004). La dinamica dell'espressione genica presenta lo stesso andamento frattale da *Escherichia coli* ad *Homo sapiens*: i cambiamenti di espressione dei geni sono proporzionali ai loro livelli di espressione. In conclusione, l'analisi dei processi meta-

bolici, delle interazioni proteina-proteina e dei dati di espressione genica in differenti organismi indica che le reti metaboliche cellulari hanno una stessa topologia gerarchica e frattale descritta da leggi di potenza. L'architettura frattale permette la formazione di correlazioni a lungo raggio delle reti cellulari, che sono regolate globalmente da un punto critico sensibile allo stato redox (Damiani 2005).

Il meccanismo fondamentale redox-dipendente che regola il punto critico è generalmente costituito da uno o più cicli di fosforilazione-defosforilazione, mediati rispettivamente da chinasi e da fosfatasi. Questi cicli sono i motivi più comuni nelle reti di segnalazione e seguono spesso una dinamica oscillante (Sauro & Kholodenko 2004). Diversi cicli sono collegati formando stratificazioni frattali, le cosiddette cascate, che sono in grado di amplificare e integrare il segnale iniziale. Le cascate, particolarmente nelle cellule eucariotiche, formano una rete complessa di collegamenti che convergono e divergono dal punto critico di controllo.

Un sistema costituito dalla chinasi KaiC produce un ciclo oscillante responsabile del ritmo circadiano del cianobatterio *Synechococcus elongatus* e funziona anche *in vitro* assieme soltanto alle due proteine KaiA e KaiB e all'ATP (Nakajima *et al.* 2005). Nei Procarioti sono molto diffusi i sistemi di chinasi a due componenti (Elsen *et al.* 2004). I due elementi del sistema sono un sensore ed un effettore. Il sensore è spesso una istidina chinasi costituita da un dominio di ricezione del segnale e da un modulo trasmettitore in grado di trasferire un gruppo fosfato. L'effettore consiste in un dominio ricevitore del fosfato e in un modulo che trasmette il segnale in uscita all'apparato cellulare. L'istidina chinasi è attivata da un processo autocatalitico di autofosforilazione soltanto in presenza di una condizione specifica, come ad esempio un cambiamento nel potenziale redox endocellulare. Quindi, è possibile che l'interazione tra sensore ed effettore in molti sistemi a due componenti segua una dinamica preda-predatore, regolata da segnali redox.

Dopo l'evoluzione del sistema a due componenti, i meccanismi di trasduzione dei segnali si sono sviluppati verso reti molto complesse nelle cellule dei Metazoi. È probabile che un ruolo centrale nel controllo di questi punti critici sia giocato dalla caseina chinasi 2 (CK2) e dalla glicogeno sintasi chinasi 3 (GSK3) (Damiani 2005). La maggior parte delle cascate inibitorie (ed in particolare la via di Notch) attivano la GSK3 che fosforila centinaia di proteine coinvolte nella stasi e nella morte cellulare per apoptosi o necrosi (Juhászova *et al.* 2004; Jope & Johnson 2004). La maggior parte delle cascate attivatorie (ed in particolare la via di Wnt) attiva la produzione di radicali liberi (ROS) e la CK2 che fosforila centinaia di proteine coinvolte nella sopravvivenza e nella proliferazione delle cellule (Ahmed *et al.* 2002; Meggio & Pinna 2003). Le sottounità catalitiche di CK2 e GSK3 sono sensibili all'equilibrio redox in modo opposto e vengono attivate e inattivate in modo sequenziale. In presenza di un segnale di attivazione mediato dai ROS viene attivata la CK2 e inattivata la GSK3 mentre in un secondo tempo, soprattutto se la cellula ha una carenza di potenziale riducente e quindi va verso la stasi o la morte, la CK2 viene inattivata e la GSK3 ritorna attiva. Inoltre, il litio con carica elettrica positiva è un inibitore selettivo di GSK3 mentre la CK2 è attivata da piccole molecole con carica elettrica positiva, come le poliammine, ed è inibito dalle piccole molecole con

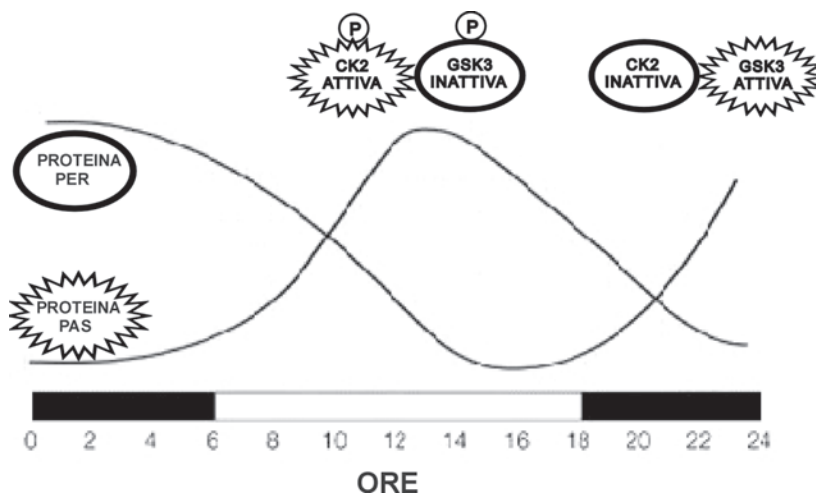


Fig. 5. Modello di un orologio biologico basato sull'iper ciclo metabolico.

carica negativa. Negli eucarioti, la GSK3 e la CK2 controllano i meccanismi molecolari alla base dei ritmi circadiani (Blau 2003) (Fig. 5).

Negli orologi biologici, le proteine (spesso dotate di domini PAS) e gli RNA catabolici sono soggetti ad una variazione sinusoidale sfasata di un quarto di fase rispetto a quella di proteine e RNA anabolici in accordo con l'equilibrio di Lotka-Volterra. Le proteine che costituiscono gli orologi biologici cellulari sono sensibili a numerosi segnali esterni (luce, radiazioni UV, temperatura, pH) e interni (equilibrio delle coppie redox costituite da gruppi tiolici, NADPH, NADH, ATP, amminoacidi, metaboliti, gas, eccetera) (Bell-Pedersen *et al.* 2005, Kumar 2005). Inoltre, è stato dimostrato in diversi organismi che l'espressione di quasi tutti i geni è soggetta a ritmi di tipo circadiano. Le prove sperimentali indicano che negli animali superiori non solo i ritmi circadiani e il ciclo cellulare (Rutter *et al.* 2004; Meroow & Roenneberg 2004), ma anche la formazione della polarità nell'uovo fecondato (Holland 2002), gli orologi di segmentazione (Aulehla & Hermann 2004) e la risposta immunitaria (Martin *et al.* 2005) sono regolati da CK2 e da GSK3 in modo opposto (Fig. 6). Le vie Notch e Wnt regolano molti processi morfogenetici secondo la semplice regola che generalmente la prima inibisce e la seconda aumenta la proliferazione cellulare e la formazione di strutture vascolari. Per esempio, le proteine Notch4 e Wnt-1 regolano in modo opposto la morfogenesi vascolare di cellule mammarie epiteliali (Uyttendaele *et al.* 1998).

IL CODICE METABOLICO E LA SELEZIONE MATERNO-FETALE

Negli animali superiori, molti dei geni implicati nelle vie di segnalazione Notch e Wnt sono localizzati nella classe III del complesso maggiore di istocompatibilità (MHC)

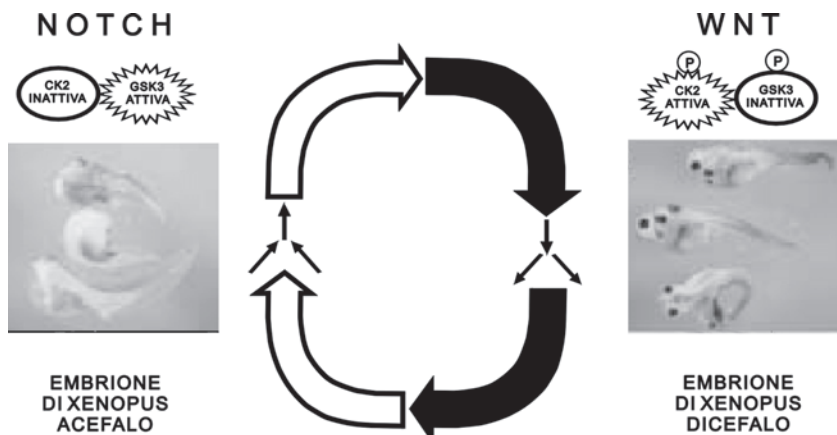


Fig. 6. Modello di un orologio di segmentazione basato sull'iper ciclo metabolico. L'iperattivazione di Notch porta alla formazione di embrioni acefali (a sinistra) mentre quella di Wnt produce embrioni dicefali (a destra).

e presentano polimorfismi funzionali in stretto *linkage disequilibrium* con le numerose varianti dei geni MHC classici di classe I e II (Horton *et al.* 2004). I processi di segnalazione tra cellule mediati dalle proteine MHC hanno importanti funzioni nello sviluppo ontogenico di un organismo complesso, nelle sue risposte adattative e nei processi di selezione sessuale post-copulatoria dei gameti e degli embrioni (Diamond 1992, Ziegler *et al.* 2005). Le proteine coinvolte nella modulazione dei segnali trasmessi dalle principali molecole regolative sono "marcate" da brevi sequenze amminoacidiche molto conservate, caratterizzate sia da amminoacidi "catabolici" (carichi negativamente o positivamente) che di amminoacidi "anabolici" (generalmente neutri dal punto di vista della carica elettrica). Queste sequenze spesso sono coinvolte nelle interazioni proteina-proteina e proteina-acidi nucleici. I peptidi che contengono queste sequenze "marcatrici" vengono tagliate dai proteosomi e caricate sulle proteine *heat-shock* (HSP) e su quelle di classe I e II del complesso maggiore di istocompatibilità (MHC) tra cui ricordiamo la proteina DRB1. Ad esempio, alcune sequenze autoantigeniche, che derivano dalla preproinsulina, dalla glutammato decarbossilasi 65 e dal collagene II, hanno un amminocido con una carica negativa nella parte centrale che si lega alla sequenza QKRAA, che ha una carica positiva ed è presente in HSP40 e in diverse proteine MHC, ad esempio nella tasca 4 degli alleli DRB1 positivi. La sequenza QKRAA di HSP40 è essenziale per il legame con HSP70 e per il passaggio dei peptidi da HSP40 a HSP70. La presenza di questa sequenza nelle zone delle molecole MHC di classe I e II che si legano agli antigeni è spesso associata con la comparsa di gravi malattie autoimmuni, come il diabete mellito insulino-dipendente di tipo 1 e l'artrite reumatoide. L'associazione tra malattie e polimorfismi MHC ha permesso di sviluppare una classificazione funzionale degli alleli DRB1 umani, che si basa sulla carica della regione polimorfica del sito di legame agli antigeni, compresa tra gli amminoacidi 70 e 74 (Ou *et al.* 1998). Il legame tra un peptide di una proteina regolativa e un particolare allele dei geni MHC che lo presenta

può attivare la produzione di citochine infiammatorie, che a bassi livelli favorisce la proliferazione delle cellule (selezione positiva), mentre ad alti livelli determina la loro morte per apoptosi (selezione negativa).

Il significato di tutte queste osservazioni può essere compreso ipotizzando che il “codice metabolico” a livello delle sequenze amminoacidiche venga utilizzato per controllare l’equilibrio tra anabolismo e catabolismo non solo ai livelli molecolare e cellulare ma anche ai livelli dell’individuo e delle popolazioni. Eventi particolarmente stressanti e ripetuti possono alterare la rete idiotipo-antiidiotipo, MHC-antigene-TCR, e portare ad una immunizzazione contro i principali autoantigeni espressi in gran quantità durante l’adattamento fisiologico alle mutate condizioni ambientali. Questo fenomeno può attivare un processo di selezione dei gameti e degli embrioni che porta ad un incremento della nascita di individui che esprimono una maggiore quantità delle proteine autoantigeniche prodotte in risposta allo stress e che hanno gli alleli MHC necessari per presentare i peptidi autoantigenici (Fig. 7).

Diversi esperimenti indicano che nei mammiferi per l’attecchimento dell’embrione sia necessaria una moderata reazione dell’immunità cellulare materna contro le molecole presenti sulla superficie embrionale (Diamond 1992, Ziegler *et al.* 2005). L’associazione fisica nel genoma (*linkage disequilibrium*) tra una proteina regolativa

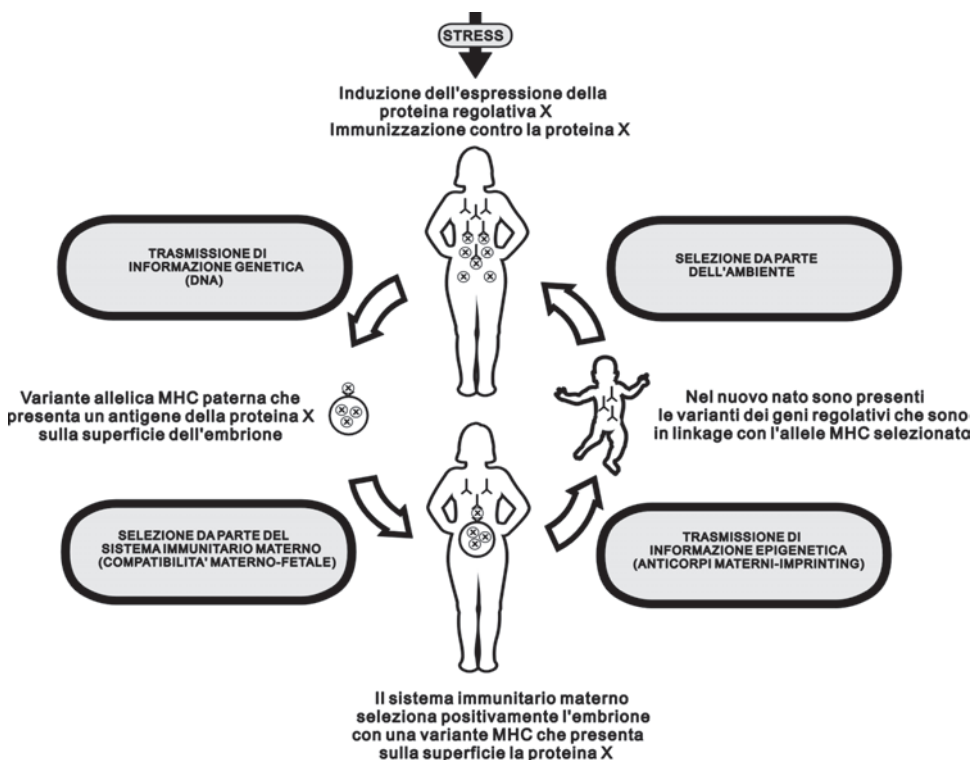


Fig. 7. Il meccanismo della selezione materno-fetale.

e un particolare allele dei geni MHC che presenta i suoi peptidi antigenici aumenta l'efficacia della selezione materno-fetale. Infatti nella regione MHC, oltre a numerosi geni delle vie Notch (come NOTCH4) e Wnt (come CSNK2B), sono presenti diversi geni (come CYP21, HSP70 e RAGE codificanti rispettivamente per l'enzima 21-idrossilasi, la proteina *heat-shock* 70 e il recettore dei prodotti finali di glicazione avanzata) che sono implicati in processi che hanno un chiaro significato adattativo.

Per chiarire il significato funzionale della selezione materno-fetale prendiamo in esame il caso della risposta adattativa a lunghi periodi di stress. In questi periodi, una aumentata espressione del gene della CYP21, che porta ad un aumento della sintesi di cortisolo, può determinare un adattamento fisiologico a livello dell'individuo (Fig. 8).

L'enzima CYP21 controlla la biforcazione della via metabolica che a partire dal colesterolo porta, da una parte, alla sintesi di ormoni "catabolici" come il cortisolo e l'aldosterone e, dall'altra, alla sintesi di ormoni sessuali "anabolici" come il testosterone. In caso di ridotta attività dell'enzima, in genere la mancata inibizione da feedback del cortisolo sulla sintesi di CRH e il conseguente accumulo di precursori degli ormoni steroidei portano ad una maggiore produzione di testosterone. È noto che alcuni peptidi con carica negativa della CYP21 sono presentati alle cellule del sistema immunitario dalle proteine MHC di classe I e II, ad esempio dagli alleli del DRB1 con una carica positiva nella regione 70-74. Infatti la CYP21 è il principale autoantigene nella forma idiopatica del morbo di Addison. Uno stato di leggera infiammazione a livello locale può favorire l'attivazione, la proliferazione e la selezione a livello somatico delle cellule surrenali che, anche a causa di eventi mutageni, hanno una

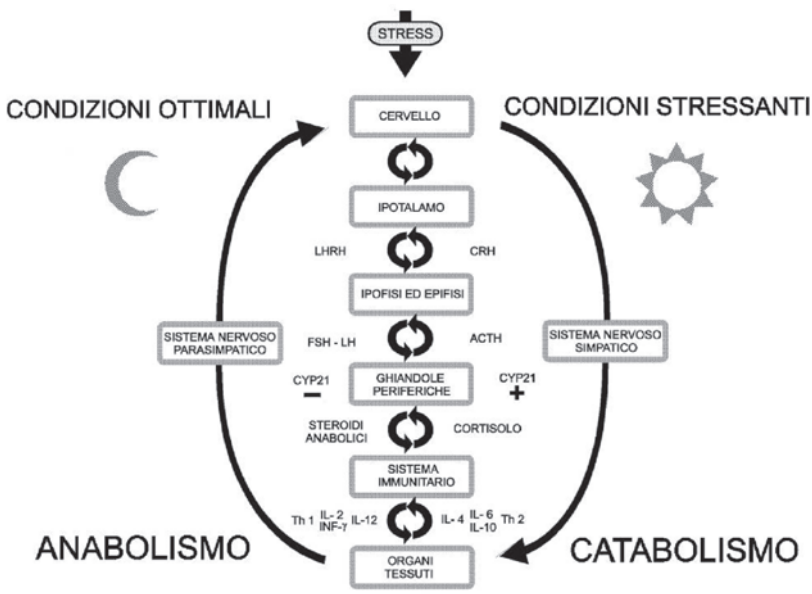


Fig. 8. Ruolo dell'enzima CYP21 negli equilibri del sistema neuroendocrino-immunitario.

maggior espressione e presentazione degli antigeni di CYP21. Il sistema immunitario materno, sensibilizzato dall'aumentata espressione di CYP21 nei surreni, può favorire l'attecchimento degli embrioni che esprimono una maggior quantità di CYP21 e che sono dotati degli alleli delle proteine MHC che legano con maggior efficacia i determinanti antigenici della CYP21. L'associazione fisica sul cromosoma 6 tra alleli MHC e varianti del gene per la CYP21 permette che l'adattamento fisiologico sia trasformato in un adattamento genetico in una sola generazione. In questo modo, nella popolazione aumenta rapidamente il numero degli individui catabolici, che producono alti livelli di CYP21 e di cortisolo. Inoltre, un'eccessiva stimolazione degli individui stressati della vecchia generazione può portare alla loro rapida eliminazione grazie allo sviluppo di diverse malattie autoimmuni, come la sindrome di Addison, dovuta a ipofunzione corticosurrenalica, o anche alla comparsa di iperplasie e tumori, come quelli che portano alla iperfunzione corticosurrenalica. Alla generazione successiva, la selezione materno-fetale a favore dei produttori di alti livelli di cortisolo non ha più la stessa efficacia perché i peptidi della CYP21 vengono prodotti in maggior quantità già alla nascita e quindi sono riconosciuti come *self*. Inoltre, a mano a mano che diminuisce la frequenza degli individui anabolici, che producono bassi livelli di CYP21 e di cortisolo, questi hanno una maggior probabilità di essere selezionati positivamente dalle numerose madri cataboliche. Quando cesseranno gli eventi stressanti, gli individui anabolici sopravvissuti potranno rapidamente aumentare di numero a scapito dei catabolici, che però a loro volta verranno mantenuti nella popolazione. In questo modo, il numero degli individui catabolici e anabolici può aumentare e diminuire in funzione delle variazioni ambientali. Grazie a questo meccanismo selettivo, che dipende sia dalle variazioni ambientali che dalla frequenza degli alleli MHC nella popolazione, aumenta rapidamente la frequenza degli individui più adatti e, allo stesso tempo, si mantiene la diversità genetica della popolazione. È interessante notare che spesso la selezione endogena materno-fetale mediata dall'immunità acquisita contrasta il processo di selezione naturale contribuendo alla sopravvivenza degli individui in quel momento "meno adatti", tanto che per enfatizzare il fenomeno abbiamo deciso di utilizzare il termine di "evoluzione anti-darwiniana" (Damiani 2002).

Com'è noto, nell'uomo la sindrome adrenogenitale, dovuta alla carenza dell'enzima CYP21, è associata ad aplotipi MHC che in genere hanno alleli del DRB1 neutri mentre la sindrome di Addison è correlata ad alleli del DRB1 con carica positiva. Come abbiamo osservato precedentemente, gli alleli positivi del DRB1 sono spesso associati con la comparsa di numerose malattie autoimmuni, come il diabete mellito insulino-dipendente di tipo 1, l'artrite reumatoide e diverse tiroiditi (Ou *et al.* 1998). Inoltre, la correlazione tra la distribuzione geografica e la frequenza degli alleli positivi del DRB1 nelle diverse popolazioni umane conferma il loro ruolo nell'adattamento a condizioni climatiche estreme (Gibert & Sanchez-Mazas 2003). Esiste quindi una concreta possibilità che il meccanismo ipotizzato sia un utile sistema per velocizzare e ottimizzare cambiamenti evolutivi ricorrenti e ciclici, anche se l'aumento della crescita di peli non viene considerato un piacevole evento adattativo dalle donne anaboliche che sono affette da carenza di CYP21.

L'esempio citato è solo uno dei tanti casi in cui è stata dimostrata una relazione tra patologie ereditarie, come la sindrome adrenogenitale, e malattie autoimmuni, come la sindrome di Addison, in cui il prodotto genico che viene espresso in modo alterato nella patologia ereditaria è anche il principale autoantigene che determina lo sviluppo della patologia autoimmune. Di particolare interesse è la presenza nella regione MHC di classe III di numerosi geni implicati nei processi di controllo degli orologi biologici, nei processi morfogenetici e in quelli mutageni di adattamento alle variazioni ambientali, come quelli codificanti per HSP70, CYP21, RAGE, CSNK2B, TNF, NFKBIL1, NOTCH4, TNXA-B, PBX2. Ad esempio, HSP70 regola la produzione di variabilità genetica determinando la velocità dei processi mutageni dovuti alla ricombinazione e alla conversione genica. La proteina RAGE è il recettore di composti ossidati che si accumulano nell'organismo con il suo invecchiamento e in risposta a diversi tipi di stress, come i prodotti finali di glicazione avanzata e le proteine amiloidi. I segnali trasmessi dalla proteina RAGE a diversi tipi cellulari possono portare all'attivazione di processi di infiammazione, di proliferazione tumorale o di morte per apoptosi. Le conseguenze di queste attivazioni sono importanti nel determinare la progressione di numerose patologie mortali come l'arteriosclerosi, il diabete, diversi tipi di tumori e alcune malattie neurodegenerative (tra cui ricordiamo Alzheimer, Parkinson, sclerosi laterale amiotrofica e malattie da prioni). In pratica, RAGE è una delle principali proteine dell'orologio che regola la durata della vita.

Inoltre, nella regione MHC si trovano numerosi retroelementi che costituiscono circa il 60% dell'intera regione e che sembrano influenzare la suscettibilità o la resistenza alle infezioni virali e la frequenza di mobilitazione dei retroelementi endogeni. Gli alotipi catabolici, oltre ad essere associati ad una maggiore suscettibilità alle infezioni virali, hanno anche una maggiore variabilità soprattutto nelle sequenze dei retroelementi. Sembra quindi che gli individui catabolici abbiano un maggior grado di plasticità genomica che può portare con maggiore frequenza alla comparsa di gravi patologie, ma che garantisce anche una maggiore frequenza della comparsa di mutazioni potenzialmente utili. L'analisi delle numerose sequenze disponibili ha dimostrato che la maggior parte delle mutazioni non sono casuali, ma sono localizzate in zone limitate del genoma di poche decine o di poche centinaia di nucleotidi. Ad esempio, la maggior parte delle numerose mutazioni del gene DRB1 sono localizzate in un breve tratto dell'esone 2. Anche le numerose mutazioni del gene CYP21 sono concentrate in una breve regione e nella maggior parte dei casi derivano da processi di ricombinazione e di conversione genica con un frammento del retrotrascritto di uno pseudogene.

“SISTEMI INNATI CAPACI DI RIMODELLARE UN GENOMA”

Secondo la teoria neo-darwiniana, l'evoluzione degli organismi viventi è il risultato di processi mutageni casuali dell'informazione genetica e della selezione naturale. Questi processi produrrebbero una variabilità abbastanza uniforme nelle sequenze ge-

nomiche, perché molte mutazioni, come ad esempio quelle sinonime che non cambiano l'amminocido codificato, sarebbero sostanzialmente neutrali rispetto ai fenomeni selettivi. Ne consegue che lo studio del rapporto tra i tassi di mutazioni non sinonime e sinonime (dN/dS) nelle sequenze codificanti risulta essere particolarmente informativo per comprendere le principali forze che governano l'evoluzione genica. Un modello di evoluzione strettamente neutrale è infatti atteso produrre un rapporto $dN/dS=1$. Il rapporto $dN/dS<1$ è invece indice di una selezione purificante (pressione per la conservazione), mentre $dN/dS>1$ indica una selezione positiva (pressione per la variazione). Alcuni ricercatori hanno analizzato l'andamento del rapporto dN/dS lungo l'allineamento di numerosi geni procariotici ed eucariotici (Roth *et al.* 2005). La maggior parte dei geni eucariotici sono abbastanza conservati, mentre quelli per cui sono state riportate evidenze di selezione positiva sono spesso coinvolti nelle risposte adattative ed immunitarie (ad esempio DRB1, CYP21, caseine). Il rapporto $dN/dS>1$ e un notevole grado di variabilità sono spesso limitati a brevi tratti di poche decine o di poche centinaia di nucleotidi e sono associati alla relativa conservazione delle sequenze fiancheggianti. Nel caso dei geni classici MHC di classe I e II, le zone sottoposte a selezione positiva codificano per il sito di legame con peptidi autoantigenici. La comparazione delle sequenze dei diversi alleli e degli pseudogeni noti e la presenza di sequenze "Chi" all'inizio della regione variabile suggeriscono che la maggior parte delle variazioni osservate siano state prodotte da eventi di microricombinazione seguiti dal processo di conversione genica (Longeri *et al.* 2002).

Mentre la normale ricombinazione tra sequenze lunghe migliaia di nucleotidi produce l'omogenizzazione di alcune famiglie geniche, come quella delle globine e degli rRNA, la microricombinazione nei casi studiati ha prodotto una notevole diversificazione genica limitata a brevi sequenze. Inoltre, un'analisi filogenetica comparata delle regioni sottoposte a selezione positiva dimostra chiaramente che spesso la stessa sequenza amminocidica si è evoluta indipendentemente e rapidamente in diverse specie (evoluzione convergente) (Gustafsson & Andersson 1994). Il fatto che siano noti numerosi casi di microricombinazione a carico di retroelementi e di pseudogeni e che le regioni variabili delle sequenze studiate siano fiancheggiate da numerosi retroelementi suggerisce il coinvolgimento nei processi di microricombinazione di sequenze trascritte dalla RNA polimerasi III e retrotrascritte in cDNA dalla trascrittasi inversa (Kass *et al.* 1995). A differenza delle altre polimerasi, la trascrittasi inversa non ha un'attività di "correzione degli errori" e quindi produce un numero relativamente elevato di mutazioni puntiformi nel cDNA. Recentemente è stato dimostrato che la retrotrascrizione e la microricombinazione sono responsabili della comparsa di mutazioni adattative in *Bordetella* (Doulatov *et al.* 2004). Il meccanismo scoperto è molto simile a quello ipotizzato da Steele & Blanden (2001) per i processi di ipermutazione somatica dei geni delle immunoglobuline nel pollo. Inoltre, questi autori hanno suggerito che in alcuni casi i retrovirus endogeni possano trasferire nella linea germinale le mutazioni prodotte e selezionate nelle cellule somatiche. Alcuni dati, ad esempio quelli ottenuti durante esperimenti di terapia genica, dimostrano che questo fenomeno è piuttosto frequente (Reaves *et al.* 1999, Nagano *et al.* 2001). La funzione di questi meccanismi

è di produrre nuova variabilità genetica in zone mirate del genoma, producendo una variazione, spesso solo quantitativa, dei caratteri fenotipici che possono permettere l'adattamento a variazioni stressanti delle condizioni ambientali.

Molti dati sperimentali ormai indicano il ruolo "adattativo" dell'aumentata frequenza di mutazioni in risposta a vari tipi di stress, confermando così quanto intuito ormai più di cinquant'anni fa da Barbara McClintock (1984). Numerose evidenze suggeriscono l'esistenza di un legame tra trascrizione e trasposizione, mettendolo in relazione alla diffusione di sequenze regolative comuni a geni che devono essere sottoposti a regolazione coordinata, perché ad esempio coinvolti nella risposta ad uno stesso segnale ambientale. Nei Procarioti, la maggior parte dei fenomeni di trasposizione è causata da trasposoni di DNA; negli Eucarioti è invece molto più frequente la mobilizzazione di retroelementi come retrovirus, LINE (*Long Interspersed Element*) e SINE (*Short Interspersed Elements*). Per lungo tempo gli elementi mobili sono stati considerati "DNA egoista", non avente alcuna funzione e mantenuti nel genoma esclusivamente in virtù della propria capacità di autoreplicarsi. Dati relativamente recenti dimostrano invece che esiste una stretta relazione tra risposta a cambiamenti nelle condizioni ambientali ed espressione di retroelementi. Inoltre, molti retroelementi contengono sequenze regolative che legano proteine o altri RNA (e in particolare microRNA) influenzando importanti meccanismi post-trascrizionali di controllo dell'espressione genica. La distribuzione genomica particolare di alcuni retrotrasposoni suggerisce che numerose sequenze regolative siano portate e diffuse da elementi mobili solo nei geni "catabolici" attivamente trascritti in risposta a diversi tipi di stress ambientali, grazie ad un flusso informativo del tipo

ambiente → proteine → mRNA → cDNA → DNA.

A volte l'RNA può fungere direttamente da sensore delle variazioni ambientali, senza l'intervento di proteine. Sulle funzioni di regolazione dell'RNA sappiamo ancora molto poco, anche se numerosi dati sperimentali (come ad esempio quelli sui microRNA) sembrano confermare l'importanza del "ribotipo", ipotizzata molti anni fa da Marcello Barbieri (1985), nel controllo dell'espressione genica e del metabolismo (Mattick 2004).

L'aumento della plasticità genetica, prodotto dai processi di trasposizione, di retrotrascrizione e di ricombinazione, rappresenta una risposta altamente conservata nel corso dell'evoluzione, che Procarioti ed Eucarioti mettono in atto quando sottoposti a vari tipi di stress o di segnali ambientali (Bridges 1997). La presenza di meccanismi molecolari "intelligenti", che guidano la produzione di nuova variabilità genetica adattativa in zone limitate del genoma (*molecular drive*), confermano l'esistenza di processi endogeni non-mendeliani e non-darwiniani nell'evoluzione dei viventi, esistenza che nel passato è stata sostenuta da numerosi autori (Thaler 1994, Dover 2002).

La variabilità genetica prodotta dai sistemi mutageni viene spesso resa silente grazie alla metilazione del DNA. Ci sono evidenze che le variazioni ambientali, oltre ad indurre i processi ricombinativi, sono in grado di far esprimere questa variabilità criptica. In *Drosophila* e in *Arabidopsis* è stato dimostrato che alcune proteine *heat-shock*, come la HSP90, giocano un ruolo chiave nel rendere in qualche modo ereditari i cambiamenti

indotti dall'ambiente, in un processo denominato da Waddington "assimilazione genetica" (Rutherford & Lindquist 1998, Sangster *et al.* 2004). Come abbiamo visto, le proteine *heat-shock* e le proteine MHC di classe I e II, che sono derivate probabilmente dall'evoluzione di HSP70, giocano un ruolo fondamentale non solo nel controllo dei processi mutageni endogeni, ma anche in quelli di selezione endogena dei gameti e degli embrioni, che velocizzano l'adattamento di una popolazione alle variazioni ambientali.

CONCLUSIONE

Molte apparenti stranezze dell'evoluzione dei codici organici, delle proteine *heat-shock*, dei geni MHC e dell'immunità acquisita diventano comprensibili solo se assumiamo che la loro principale funzione sia di costituire un sofisticato meccanismo epigenetico di tipo "lamarckiano" per un rapido adattamento delle popolazioni alle variazioni ambientali e per il mantenimento della biodiversità (Fig. 9).

In un mondo sottoposto a drammatiche fluttuazioni climatiche, che corrispondono a variazioni del "paesaggio adattativo" (Federico Masini, questo volume), il più adatto non è chi si adegua meglio alla situazione presente ma chi è in grado di "prevedere" anche le mutevoli situazioni future. In presenza di fluttuazioni irregolari e cicliche delle condizioni ambientali, la popolazione più adatta è quella in grado di ottimizzare l'equilibrio tra selezione e mutagenesi, tra specializzazione e plasticità. Una quantità eccessiva di mutazioni casuali e un'eccessiva specializzazione possono risultare controproducenti in un ambiente variabile. I meccanismi anti-darwiniani di



Fig. 9. Schema generale dei processi darwiniani e anti-darwiniani responsabili dell'evoluzione biologica.

automutagenesi e di autoselezione permettono di controbilanciare gli aspetti dannosi dei processi darwiniani di mutagenesi casuale e di selezione naturale. Nel modello proposto, i meccanismi “darwiniani” e quelli “anti-darwiniani” contribuiscono entrambi ai processi evolutivi, anche se in modo alternativo a seconda delle situazioni di crisi o di stabilità ambientale.

Da un punto di vista pratico, il modello dell'iperciclo metabolico potrebbe migliorare significativamente la nostra comprensione della biologia e potrebbe spiegare numerosi meccanismi alla base delle principali patologie complesse come quelle autoimmuni, neurodegenerative, neuropsichiatriche, cardiovascolari e tumorali. La medicina occidentale tende infatti ad avere una visione eccessivamente riduzionista e “lineare” delle patologie e dei loro trattamenti farmacologici. La comprensione dei meccanismi dinamici alla base della fisiologia umana e in particolare dell'immunità acquisita dovrebbe fornire strumenti utili per sviluppare terapie che tengano conto dell'interdipendenza delle diverse componenti metaboliche e del loro sviluppo cronologico di tipo ciclico. Ad esempio, il litio, un inibitore selettivo della GSK3 usato per trattare la sindrome maniaco-depressiva, potrebbe risultare utile nel trattamento preventivo di numerose malattie neurodegenerative, come l'Alzheimer ed il Parkinson. Inibitori della CK2, che si trovano in anche in diversi alimenti di origine vegetale (come ad esempio l'apigenina presente nella camomilla), potrebbero essere efficaci nel rallentare la crescita tumorale e la progressione delle principali malattie autoimmuni (che sono spesso causate dall'immunità cellulare di tipo Th1).

Ma la più importante applicazione della Teoria binaria potrebbe essere quella di favorire un cambiamento di tipo culturale. La ricerca scientifica dovrebbe favorire lo sviluppo di un maggiore senso critico, di una maggiore umiltà e tolleranza, soprattutto tra gli addetti ai lavori. Teorie e situazioni, che a prima vista sembrano contrapposte, spesso sono soltanto aspetti alternativi e complementari di una realtà complessa e sfuggente. La logica riduzionista “maschile” e “catabolica” non è necessariamente incompatibile con una visione olistica “femminile” e “anabolica”, ma entrambi gli approcci sono utili in situazioni e momenti diversi (Felicita Scapini, questo volume). Una nuova “immagine del mondo” olistica e sistemica, come quella proposta in questo lavoro e da altri ricercatori (Michele Sarà e Roberto Fondi, questo volume), è necessaria per superare le sfide che i complessi problemi della scienza e del mondo ci presentano ogni giorno. La visione riduzionista e materialista della fisica classica e del neo-darwinismo, benché sia stata estremamente utile e produttiva, ha contribuito talvolta allo sviluppo di enormi danni culturali e politici. Basti pensare solo alle conseguenze provocate dall'idea darwiniana di selezione del più forte che un signore, di nome Adolf Hitler, sosteneva nel suo programma elettorale:

«... l'idea nazionale razzista ... non ritiene vera l'uguaglianza delle razze ... e si sente costretta a pretendere, conforme con l'eterna Volontà che domina l'Universo, la vittoria del migliore, del più forte, la sconfitta del peggiore, del più debole. E così rispetta l'idea di base della Natura ...».

Purtroppo ancora oggi i neo-darwinisti, arroccati sulle loro certezze e sulle loro posizioni di potere accademico, continuano a propagandare una visione della Natura

come un grande “orologiaio cieco” e dell’uomo come un mezzo meccanico per la propagazione di geni egoisti:

«Noi siamo macchine di sopravvivenza, veicoli robotici ciecamente programmati per salvaguardare quelle molecole egoiste che chiamiamo geni». (Dawkins 1994).

In realtà molti fenomeni restano ancora da scoprire ed è probabile che alcuni non sveleranno facilmente il mistero che li circonda. Ad esempio è difficile immaginare che possa essere chiarita la natura della mente e della coscienza, che sicuramente hanno avuto un ruolo di primo piano nelle scelte comportamentali che hanno guidato l’evoluzione degli organismi viventi (Pasquino Paoli, questo volume). Negli organismi superiori un unico sistema integrato di controllo delle attività metaboliche e mentali, il sistema neuroendocrinoimmunitario, determina l’adattamento fisiologico a condizioni stressanti, che è indispensabile per garantire la crescita e lo stato di salute dell’or-



Fig. 10 Lo schema dell’iperciclo metabolico si ritrova molto frequentemente nelle concezioni delle antiche culture sui processi alla base dell’evoluzione organica ed inorganica e nelle loro rappresentazioni artistiche.

ganismo. Per questo l'evoluzione di menti e coscienze sempre più complesse e dotate di sempre maggiori capacità sensitive, logiche e predittive è stata una delle tendenze inevitabili dell'evoluzione biologica.

Forse i "presuntuosi" scienziati del XXI secolo, con le loro fantastiche macchine che costano milioni di euro, devono ancora raggiungere il livello di saggezza e di conoscenza raggiunto da mistici e filosofi del passato. Forse non è un caso che la concezione della natura alla base della Teoria binaria sia molto simile a quella di alcune grandi culture del passato, e in particolare a quella taoista (Fig. 10):

«Il principio di Yin e Yang, elementi maschile e femminile della natura, è il principio fondamentale dell'intero universo. È il principio di ogni cosa della creazione. Esso determina la trasformazione in esseri viventi; è la radice e la sorgente della vita e della morte. Il Cielo venne creato da un accumulo di Yang, elemento della luce; la Terra venne creata da un accumulo di Yin, elemento del buio. Yang significa inquietudine e disordine, Yin significa pace e serenità. Yang significa distruzione e Yin significa conservazione. Yang provoca evaporazione e Yin condensazione». (dal "Nei-Ching", 2697 a.C.) (Veith 1995).

BIBLIOGRAFIA

- Ahmed K., Gerber D.A. & Cochet C. 2002. Joining the cell survival squad: an emerging role for protein kinase CK2. *Trends Cell Biol.* 12: 226-230.
- Almaas E., Kovacs B., Vicsek T., Oltvai Z.N. & Barabasi A.L. 2004. Global organization of metabolic fluxes in the bacterium *Escherichia coli*. *Nature* 427: 839-843.
- Arcidiacono G. & Arcidiacono S. 1991. *Entropia, sintropia, informazione. Una nuova teoria unitaria della fisica, chimica e biologia*. Roma, Di Renzo editore.
- Arcidiacono S. 1993. *L'evoluzione dopo Darwin. La teoria sintropica dell'evoluzione*. Roma, Di Renzo editore.
- Aulehla A. & Herrmann B.G. 2004. Segmentation in vertebrates: clock and gradient finally joined. *Genes Dev.* 18: 2060-2067.
- Barbieri M. 1985. *La teoria semantica dell'evoluzione*. Torino, Boringhieri editore.
- Barabasi A.L. & Oltvai Z.N. 2004. Network biology: understanding the cell's functional organization. *Nat. Rev. Genet.* 52: 101-113.
- Bell-Pedersen D., Cassone V.M., Earnest D.J., Golden S.S., Hardin P.E., Thomas T.L. & Zoran M.J. 2005. Circadian rhythms from multiple oscillators: lessons from diverse organisms. *Nat. Rev. Genet.* 6: 544-556.
- Blau J. 2003. A new role for an old kinase: CK2 and the circadian clock. *Nat. Neurosci.* 6: 208-210.
- Bridges B.A. 1997. Hypermutation under stress. *Nature* 387: 557-558.
- Damiani G. 1984. *Il gioco della vita, la teoria binaria dell'Universo fisico*. Roma, Editrice Italiana Audiovisivi.
- Damiani G. 1998. Evolution of life in a fractal universe. In: *Fractals in biology and medicine Vol. 2*. Losa G.A., Merlini D., Nonnenmacher T.F. & Weibel E.R. (eds), pp. 169-187. Basel, Birkhauser-Verlag.

- Damiani G. 2002. Metabolic hypercycles, universality and fractals in biological evolution. In: *Fractals in biology and medicine Vol. 3*. Losa G.A., Merlini D., Nonnenmacher T.F. & Weibel E.R. (eds), pp 259-269. Basel, Birkhauser-Verlag.
- Damiani G. 2005. Evolution and regulation of metabolic networks. In: *Fractals in biology and medicine Vol. 4*. Losa G.A., Merlini D., Nonnenmacher T.F. & Weibel E.R. (eds), pp. 257-268. Basel, Birkhauser-Verlag.
- Damiani G. & Della Franca P. 1997. Morphé and Evolution. *Biology Forum* 90: 227-266.
- Dawkins R. 1994. *Il gene egoista*. Milano, Mondadori.
- Diamond J. 1992. Our phantom children. *Natural History* 5: 18-23.
- Doulatov S., Hodes A., Dai L., Mandhana N., Liu M., Deora R., Simons R.W., Zimmerly S. & Miller J.F. 2004. Tropism switching in *Bordetella* bacteriophage defines a family of diversity-generating retroelements. *Nature* 431: 476-481.
- Dover G. 2002. Molecular drive. *Trends Genet.* 18: 587-589.
- Elsen S., Swem L.R., Swem D.L. & Bauer C.E. 2004. RegB/RegA, a highly conserved redox-responding global two-component regulatory system. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 68: 263-279.
- Fantappiè L. 1993. *Principi di una teoria unitaria del mondo fisico e biologico*. Roma, Di Renzo editore.
- Gibert M. & Sanchez-Mazas A. 2003. Geographic patterns of functional categories of HLA-DRB1 alleles: a new approach to analyse associations between HLA-DRB1 and disease. *Eur. J. Immunogenet.* 30: 361-374.
- Gustafsson K. & Andersson L. 1994. Structure and evolution of horse MHC class II DRB genes: convergent evolution in the antigen binding site. *Immunogenetics* 39: 355-358.
- Holland L.Z. 2002. Heads or tails? *Amphioxus* and the evolution of anterior-posterior patterning in deuterostomes. *Dev. Biol.* 241: 209-228.
- Horton R., Wilming L., Rand V., Lovering R.C., Bruford E.A., Khodiyar V.K., Lush M.J., Povey S., Talbot C.C. Jr, Wright M.W., Wain H.M., Trowsdale J., Ziegler A. & Beck S. 2004. Gene map of the extended human MHC. *Nat. Rev. Genet.* 5: 889-899.
- Jope R.S. & Johnson G.V. 2004. The glamour and gloom of glycogen synthase kinase-3. *Trends Biochem. Sci.* 29: 95-102.
- Juhaszova M., Zorov D.B., Kim S.H., Pepe S., Fu Q., Fishbein K.W., Ziman B.D., Wang S., Ytrehus K., Antos C.L., Olson E.N. & Sollott S.J. 2004. Glycogen synthase kinase-3 β mediates convergence of protection signaling to inhibit the mitochondrial permeability transition pore. *J. Clin. Invest.* 113:1535-1549.
- Kass D.H., Batzer M.A. & Deininger P.L. 1995. Gene conversion as a secondary mechanism of Short Interspersed Element (SINE) evolution. *Molecular and Cellular Biology* 15: 19-25.
- Kauffman S. A. 1993. *The origin of order*. Oxford, Oxford University Press.
- Kumar S. 2005. Molecular clocks: four decades of evolution. *Nat. Rev. Genet.* 6: 654-662.

- Longeri M., Zanotti M. & Damiani G. 2002. Recombinant DRB sequences produced by mismatch repair of heteroduplexes during cloning in *Escherichia coli*. *Eur. J. Immunogenet.* 29: 517-523.
- Martin M., Rehani K., Jope R.S. & Michalek S.M. 2005 Toll-like receptor-mediated cytokine production is differentially regulated by glycogen synthase kinase 3. *Nat. Immunol.* 6: 777-784.
- Mattick J.S. 2004. RNA regulation: a new genetics? *Nat. Rev. Genet.* 5: 316-323.
- McClintock B. 1984. The significance of responses of the genome to challenge. *Science* 226: 792-801.
- Meggio F. & Pinna L.A. 2003. One-thousand-and-one substrates of protein kinase CK2? *FASEB J.* 17: 349-368.
- Merrow M. & Roenneberg T. 2004. Cellular clocks: coupled circadian and cell division cycles. *Curr. Biol.* 14: 25-26.
- Morchio R., Redaelli A. & Traverso S. 2001. Proteins, nucleic acids and genetic codes. *Biology Forum* 94: 37-57.
- Muller A.W.J. 1996. Hypothesis: the thermosynthesis model for the origin of life and the emergence of regulation by Ca^{2+} . *Essays Biochem.* 31: 103-119.
- Nagano M., Brinster C.J., Orwig K.E., Ryu B.Y., Avarbock M.R. & Brinster R.L. 2001. Transgenic mice produced by retroviral transduction of male germ-line stem cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 98: 13090-13095.
- Nakajima M., Imai K., Ito H., Nishiwaki T., Murayama Y., Iwasaki H., Oyama T. & Kondo T. 2005. Reconstitution of circadian oscillation of cyanobacterial KaiC phosphorylation in vitro. *Science* 308: 414-415.
- Ou D., Mitchell L.A. & Tingle A.J. 1998. New categorization of HLA DR alleles: a functional basis. *Hum. Immunol.* 59: 665-676.
- Reaves P.Y., Gelband C.H., Wang H., Yang H., Lu D., Berecek K.H., Katovich M.J., Raizada M.K. 1999. Permanent cardiovascular protection from hypertension by the AT(1) receptor antisense gene therapy in hypertensive rat offspring. *Circ. Res.* 85:44-50.
- Roth C., Betts M.J., Steffansson P., Saelensminde G. & Liberles D.A. 2005. The Adaptive Evolution Database (TAED): a phylogeny based tool for comparative genomics. *Nucleic Acids Res.* 33: D495-D497.
- Rutherford S.L. & Lindquist S. 1998. Hsp 90 as capacitor for morphological evolution. *Nature* 396: 326-342.
- Rutter J., Reick M. & McKnight S.L. 2002. Metabolism and the control of circadian rhythms. *Annu. Rev. Biochem.* 71: 307-331.
- Sangster T.A., Lindquist S. & Queitsch C. 2004. Under cover: causes, effects and implications of Hsp90-mediated genetic capacitance. *Bioessays* 26: 348-362.
- Sauro H.M. & Kholodenko B.N. 2004. Quantitative analysis of signaling networks. *Prog. Biophys. Mol. Biol.* 86: 5-43.
- Steele E.J. & Blanden R.V. 2001. The reverse transcriptase model of somatic hypermutation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 356: 61-66.
- Szent-Gyorgyi A. 1968. *Bioelectronics – A study in cellular regulation, defence, and can-*

- cer. New York-London, Academic Press.
- Thaler D. 1994. The evolution of genetic intelligence. *Science* 264: 224-225.
- Ueda H.R., Hayashi S., Matsuyama S., Yomo T., Hashimoto S., Kay S.A., Hogenesch J.B. & Iino M. 2004. Universality and flexibility in gene expression from bacteria to human. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 3765-3769.
- Uyttendaele H., Soriano J.V., Montesano R. & Kitajewski J. 1998. Notch4 and Wnt-1 proteins function to regulate branching morphogenesis of mammary epithelial cells in an opposing fashion. *Dev. Biol.* 196: 204-217.
- Veith I. 1995. *Nei-Ching*. Roma, Edizioni Mediterranee.
- Wuchty S. 2002. Interaction and domain networks of yeast. *Proteomics* 2: 1715-1723.
- Ziegler A., Kentenich H. & Uchanska-Ziegler B. 2005. Female choice and the MHC. *Trends Immunol.* 26: 496-502.

Simbiosi e Patologia

Pietro Ramellini

LE PATOLOGIE DA APOMUTUALISMO

Il presente lavoro è dedicato alle patologie da apomutualismo, in particolare a quelle patologie che insorgono a seguito della rottura di una endosimbiosi o endocitobiosi mutualiste obbligate (Ramellini 2004).

Secondo De Bary (1879), che ha coniato il termine, una simbiosi è qualunque associazione permanente, almeno per una parte del ciclo vitale, tra due o più organismi di specie distinte; usualmente, l'entità vivente di dimensioni maggiori è detta ospite (*host*), e l'altra o le altre imbiante o simbionti (*symbiont*); tuttavia, è spesso preferibile parlare semplicemente di partner. L'aposimbiosi è la condizione per cui due o più entità viventi, precedentemente legate da una relazione di simbiosi, si ritrovano a vivere in assenza del o degli *ex-partner*, cessando con ciò stesso di essere simbionti o ospiti. In particolare, un apomutualismo è un'aposimbiosi derivata da un rapporto mutualistico; tale condizione non più simbiotica può risultare svantaggiosa per uno o più *ex-partner*, o addirittura – nei casi di associazione obbligatoria – fatale.

Possiamo descrivere gli svantaggi dell'apomutualismo come patologie da apomutualismo, cioè come patologie la cui causa è una condizione di apomutualismo, per lo più determinata sperimentalmente; tali patologie possono culminare con la morte di uno o più *ex-partner*. Le patologie da dismutualismo risultano invece dalla riduzione numerica dei simbionti, oppure da un *mix* svantaggioso di *partner* in polimutualismo. Il termine patologia indica qui un'ampia varietà di processi, fenomeni e condizioni, al di là della possibilità di considerarle in modo più specifico come malattie, alterazioni, anormalità, anomalie, dismorfologie, deformità, mostruosità, disturbi, difetti, sindromi e così via. Quanto al termine causa, poiché le conoscenze sugli apomutualismi sono scarse, dovremo accontentarci di attribuzioni causali incerte o addirittura di cause negative, in cui cioè la causa di certi eventi è l'assenza di certe entità.

Le patologie da apomutualismo costituiscono un campo molto diversificato, in cui troviamo:

1. Patologie dello sviluppo:

- danni ai batteriociti: spesso i batteri simbionti di un eucariote sono contenuti entro cellule chiamate batteriociti. In *Blattella* (Blattoidea), le membrane che avvolgono

i batteri nei batteriociti vanno incontro a modificazioni patologiche proporzionali alla riduzione dei simbionti (Sacchi *et al.* 1993);

- blocco dello sviluppo: il nematode *Litomosoides sigmodontis*, che infesta i roditori, contiene batteri; l'eliminazione dei batteri tramite tetraciclina inibisce lo sviluppo dei vermi (Hoerauf *et al.* 1999);
- difetti letali nello sviluppo: le ninfe aposimbiotiche di *Rhodnius prolixus* (Rhynchota) non raggiungono la maturità sessuale; analoghi risultati sono stati ottenuti eliminando gli actinomiceti in *Triatoma infestans* (Rhynchota) (Gumbs *et al.* 1996, Beard *et al.* 1998);
- persistenza di caratteri giovanili: nell'embrione di *Euprymna scolopes* (Cephalopoda) si sviluppano appendici per catturare nell'acqua i batteri simbionti *Vibrio fischeri*; con lo sviluppo, i batteri attivano l'apoptosi nelle appendici, avviando lo sviluppo dei fotofori adulti; in mancanza dei batteri, le appendici vengono modificate più lentamente, per cui persistono nell'adulto caratteri giovanili (McFall-Ngai 1998); gli adulti privi di fotofori funzionali avrebbero difficoltà a mimetizzarsi nell'ambiente. Curiosamente, l'apoptosi è innescata dall'LPS, il lipopolisaccaride dei batteri Gram-negativi noto per il suo ruolo sia nello shock settico sia nella formazione dei noduli radicali di *Rhizobium* (Foster *et al.* 2000);
- inibizione dell'organogenesi: in *Hydra viridis* (Hydrozoa) le gonadi femminili si sviluppano solo in presenza dei simbionti *Chlorella* (Chlorophyceae); una capacità riproduttiva ridotta è stata osservata anche in antozoi aposimbiotici (Habetha *et al.* 2003); la mancanza dei simbionti in *Sitophilus oryzae* (Coleoptera) comporta il mancato sviluppo dei batteriomi, gli organi che li ospitano; si ipotizza che l'endosimbionte fornisca un segnale differenziativo durante l'embriogenesi (Heddi *et al.* 1999);
- alterazioni morfologiche dell'intestino: poiché il muco intestinale del ratto è catalizzato dal microbiota intestinale (*Peptostreptococcus*, *Ruminococcus* e *Bifidobacterium*), gli animali *germ-free* mostrano un enorme allargamento del cieco, dovuto anche all'accumulo del muco; tale allargamento è reversibile se l'animale viene inoculato con *Peptostreptococcus* (Gustafsson *et al.* 1970, Falk *et al.* 1998). Curiosamente, l'allargamento dell'intestino, dovuto questa volta alla presenza dei simbionti in *Cymbomorpha* (Rhynchota), è stato a sua volta considerato un'alterazione (Buchner 1965, p. 356);
- per il caso di *Euscelis* vedi la trattazione estesa più avanti.

2. Patologie dell'accrescimento:

- riduzione dell'accrescimento: molte spermatofite arboree germinate in terreni ricchi di sostanze nutritive ma privi di simbionti micorrizici mostrano gravi carenze di accrescimento, fino alla morte (Raven *et al.* 1976); simili patologie dell'accrescimento sono state osservate anche in macroalghe marine axeniche (Ashen & Goff 2000); i polipi di *Hydra viridis* crescono meno in assenza di *Chlorella* congiunta a scarsità di cibo (Habetha *et al.* 2003); negli afidi (Rhynchota) la riduzione è

causata della scarsità degli aminoacidi che i batteri *Buchnera* passano all'insetto (Douglas 1996, 1998);

- ritardo dell'accrescimento: poiché alcuni anellidi e molluschi depongono le uova in masse gelatinose, le uova al centro della nidiata si sviluppano in ipossia; la simbiosi con alghe fotosintetiche potrebbe allora evitarne i ritardi di crescita (Cohen & Strathmann 1996); nei nematodi contenenti *Wolbachia* la tetraciclina provoca un ritardo dell'accrescimento (Hoerauf *et al.* 1999, Rigaud 1999).

3. Patologie della riproduzione:

- un'oogenesi difettosa è stata segnalata nell'apomutualismo *Hydra viridis-Chlorella* (Habetha *et al.* 2003) e in quello Nematoda-*Wolbachia* (Hoerauf *et al.* 1999; Rigaud 1999); pertanto *Wolbachia*, che fino a qualche anno fa era considerato un parassita riproduttivo (Werren & O'Neill 1997), potrebbe mostrare aspetti di mutualismo;
- in *Blattella*, la fecondità è correlata al grado di aposimbiosi (Laudani *et al.* 2003);
- gli afidi aposimbiotici mostrano fertilità ridotta o sterilità (Douglas 1998); anche *Glossina* (Diptera) è sterile in assenza dei batteri endosimbionti (Dale *et al.* 2001);
- la vespa parassita *Asobara tabida* (Hymenoptera) ospita *Wolbachia*; essendo le femmine aposimbiotiche incapaci di produrre oociti, sembra che *Wolbachia* sia necessaria per l'oogenesi, suggerendo una transizione della simbiosi da facoltativa a obbligatoria (Dedeine *et al.* 2001).

4. Patologie metaboliche:

- accumulo di cataboliti: le cicadelle aposimbiotiche accumulano sostanze di rifiuto che non sono state eliminate dai batteri simbiotici (Schwemmler 1980);
- ipovitaminosi: nel mutualismo SOPE-*Sitophilus*, l'ipovitaminosi da aposimbiosi riduce l'attività di vari enzimi, con un calo dell'abilità nel volo (Heddi *et al.* 1999); nei trattamenti antibiotici, la flora batterica umana viene danneggiata e diminuisce la produzione di vitamine, soprattutto del gruppo B;
- inibizione dell'anabolismo: in molti animali erbivori, la distruzione della flora del rumine e/o dell'intestino impedisce la digestione della cellulosa, fino alla morte dell'animale per fame.

5. Patologie immunitarie:

- maggiore suscettibilità ad infezioni: su uova ed embrioni di *Palaeon* (Crustacea) vivono batteri *Alteromonas* che producono un fungicida; se essi vengono rimossi, il fungo *Lagnidium* uccide rapidamente i gamberetti (Gil-Turnes *et al.* 1989); la comunità microbica della ghiandola nidamentale e delle uova di *Loligo pealei* (Cephalopoda) presenta un'attività antibatterica e antifungina (Barbieri *et al.* 1997);
- alterazioni immunitarie: gli animali *germ-free* presentano risposte immunitarie abnormi e una suscettibilità modificata dalle malattie autoimmuni (Rook & Brunet

2002); nell'uomo sembra che allergie, asma e infiammazioni croniche intestinali (*inflammatory bowel disease*) siano correlate a interazioni alterate con il microbiota (McFall-Ngai 2002, p.10).

IL CASO DI *EUSCELIS*

Euscelis incisus è un piccolo insetto cicadellide frequente in prati, pascoli e luoghi incolti, dove si rinviene a volte in tale numero da risultare dannoso alle colture.

1. *I microrganismi simbiotici*

Molte cicadelle ospitano microrganismi in cellule (batteriociti o micetociti) o anche organi (batteriommi o micetomi) specializzati, che si formano nell'embriogenesi. Di solito sono batteri (anche con varie specie nello stesso insetto) e più raramente lieviti. I batteri sono considerati aberranti (Sander 1999, p. 197) o degenerati (Buchner 1965, p. 352), per cui vengono spesso chiamati batteroidi; le loro profonde modificazioni e la complessità dell'ontogenesi della simbiosi inducono ad ipotizzare una lunga coevoluzione tra i *partner* (Sander 1999, p. 199).

In *Euscelis incisus* (d'ora in poi chiamato semplicemente *Euscelis*), i batteroidi Gram-negativi forniscono all'insetto vitamine e aminoacidi e ne utilizzano l'urea e l'acido urico, in una reciproca dipendenza trofica. Inoltre, i batteroidi agiscono su pH e osmolarità dell'emolinfa e dell'ooplasma di *Euscelis*, mentre si osserva una correlazione tra i ritmi metabolici dei due *partner*. Secondo Schwemmler (1980), tutto ciò implica che i batteroidi sono analoghi agli organuli contenenti DNA degli Eucarioti.

Euscelis contiene due tipi (specie?) di batteroidi, i batteroidi-a e i batteroidi-t. Nella femmina, i batteroidi si trasferiscono dai batteriommi agli ovari attraverso l'emolinfa; quindi penetrano, come forme infettive, nell'uovo e poi nei batteriociti larvali; infine, si differenziano in forme vegetative che permangono durante il resto dell'embriogenesi. Pertanto, i batteroidi passano attraverso una fase extracellulare (Koerner 1976).

Da due lavori di Sander (1968 e 1999) traiamo le seguenti informazioni su oogenesi, embriogenesi e teratogenesi in *Euscelis*.

2. *Batteroidi ed oogenesi*

I batteroidi penetrano nel follicolo ovarico attraverso un anello di cellule posteriore, con una modalità tuttora sconosciuta. Una massa sferoidale multicellulare di batteroidi viene così alloggiata vicino all'ocita, in un incavo della sua parte posteriore, e poi ricoperta dal guscio dell'uovo; pertanto, i batteroidi sono topologicamente fuori dall'ocita, ma dentro l'uovo. L'uovo di *Euscelis*, composto dall'ocita, dalla sfera di batteroidi e dal guscio, è dunque un corpo multicellulare, contenente una cellula eu-

cariote (l'oocita) e molte cellule procarioti (i batteroidi); le cellule che lo compongono appartengono probabilmente a tre specie diverse e a due regni tassonomici: una specie animale (l'oocita) e due tipi di monere (i batteroidi-a e i batteroidi-t).

Poiché i batteroidi sono trasmessi verticalmente attraverso l'infezione degli oociti, si parla di trasmissione transovarica (Douglas 1989).

3. *Batteroidi ed embriogenesi*

Durante l'embriogenesi precoce, la massa dei batteroidi viene tirata all'interno del tuorlo insieme alla parte posteriore dell'embrione, in un processo chiamato invaginazione.

I batteroidi-a sono assunti prima dai cosiddetti batteriociti-a1 e poi dai batteriociti-a2, mentre i batteroidi-t sono assunti dai batteriociti-t; i batteroidi possono dividersi durante l'embriogenesi precoce, ma la loro moltiplicazione sembra essere controllata dall'insetto. I batteriociti-a1 formano un batterioma transitorio nell'addome, mentre i batteriociti-a2 e i batteriociti-t formeranno i due batteriomi definitivi presso le gonadi. I batteriociti sono grandi cellule poliploidi, che si dividono raramente e contengono i batteroidi nel citoplasma (Douglas 1989).

Esperimenti di manipolazione dei batteroidi nel tuorlo inducono a ipotizzare un gioco di interazioni reciproche tra batteroidi e batteriociti necessarie alla sopravvivenza di entrambi, mediato da sostanze a corto raggio d'azione.

4. *Oogenesi ed embriogenesi teratologica in assenza dei batteroidi*

Secondo Schwemmler (1974), l'embriogenesi di *Euscelis* dipende dal doppio contributo genetico dell'insetto e dei batteroidi; in particolare, i batteroidi costituirebbero un vero e proprio fattore di formazione del pattern dell'uovo. Di tutt'altro avviso è Sander, che ha condotto una lunga serie di esperimenti sulla genesi di embrioni teratologici di *Euscelis*.

Infatti, secondo Sander (1999) l'assenza o la scarsità di batteroidi nei follicoli ovarici, conseguente al trattamento con tetraciclina, provoca profondi effetti sull'oogenesi. In assenza della massa batterica, l'oocita rimane infatti connesso alle cellule follicolari tramite un cono citoplasmatico, per cui non si forma l'incavo posteriore; perciò, il guscio si deposita intorno al cono, rimanendo talvolta forato in punta; così, l'uovo rimane permeabile ad acqua e ioni, spiegando le variazioni di pH e osmolarità riportate da Schwemmler (1980).

Quando l'uovo si sviluppa, l'invaginazione non può avvenire perché l'oocita rimane ancorato al polo posteriore. Di conseguenza, vari processi di sviluppo risultano alterati o inibiti, culminando nella comparsa di un embrione cefalotoracico non vitale, in cui l'addome non si forma, mentre il capo e il torace raggiungono dimensioni esagerate. Tale teratologia sembra, da una parte, un difetto distruttivo, in cui la dismorfologia risulta dall'interruzione o dall'interferenza con un processo di sviluppo altrimenti normale; dall'altra, può trattarsi di un difetto di sequenza, in cui un fattore meccanico o un difetto strutturale porta a effetti secondari multipli.

Secondo Sander, la teratogenesi è dunque correlata con anomalie citologiche e strutturali dell'uovo, dovute al comportamento aberrante delle cellule follicolari e/o dell'oocita; tale comportamento potrebbe derivare da difetti nei segnali che alla fine del trasferimento dei simbionti attivano la formazione di un guscio normale. In conclusione, obietta Sander a Schwemmler, non si può dire che i batteroidi siano un fattore della formazione del pattern dell'uovo, a meno di stirare il concetto di fattore ben oltre l'uso che se ne fa in biologia dello sviluppo, in quanto l'unico effetto dei simbionti deriva dalla loro assenza. E con tali conclusioni di Sander concordano anche altri autori (Douglas 1998). (Fig. 1)

5. Alcune interpretazioni del caso di *Euscelis*

Per procedere all'interpretazione del caso di *Euscelis* dobbiamo innanzitutto introdurre alcuni simboli e termini:

- *OS*: il corpo vivo pluricellulare, prima embrionale e poi adulto, contenente sia le cellule discendenti dall'oocita, cioè ooderivate (*o*), sia le cellule discendenti dalla massa sferica al polo posteriore dell'uovo, cioè sferoderivate (*s*);
- *O*: il corpo vivo (benché incapace di svilupparsi in adulto) pluricellulare embrionale, contenente solo le cellule ooderivate, in assenza delle sferoderivate;
- *S*: il corpo vivo (ma probabilmente patologico) unicellulare sferoderivato, in assenza delle ooderivate e in assenza di altre sferoderivate. Per ora teniamo distinti *S* ed *s*, in quanto *s* è una cellula sferoderivata, viva e vitale, in simbiosi entro *OS*, mentre *S* è una cellula sferoderivata, viva ma patologica, non in simbiosi;
- *A*: ambiente;
- *t*: tempo.

5.1. Secondo un'interpretazione che diremo classica, il corpo vivo che troviamo nei prati, e che classifichiamo come membro di *Euscelis incisus*, è un insetto entro cui vivono, come simbionti, due tipi di batteroidi (cellule *s*).

Il fenotipo *F* di questo insetto è dunque funzione sia del suo genotipo $G(o)$ sia del suo ambiente *A*, batteroidi compresi; rispetto al tempo *t* risulta:

$$dF(\text{Euscelis normale})/dt = dF(OS)/dt = f[G(o), A(s \text{ comprese})] \quad (1)$$

Grazie alla trasmissione transovarica, i batteroidi passano nelle uova e infettano la generazione seguente di cicadelle; quando l'infezione non ha luogo, si riscontrano anomalie strutturali nell'uovo, con teratogenesi nell'insetto. In termini genetici:

$$dF(\text{Euscelis mostruoso})/dt = dF(O)/dt = f[G(o), A(\text{senza } s)] \quad (2)$$

5.2. In un'altra prospettiva, il corpo vivo *OS* che troviamo nei prati presenta in realtà un fenotipo composito, generato dalla co-presenza e dalla co-attività di cellule sferoderivate (*s*) e di cellule ooderivate (*o*), per cui è funzione sia dell'ambiente sia di contributi genotipici plurimi, nessuno dei quali può essere relegato nel gran calderone dell'ambiente:

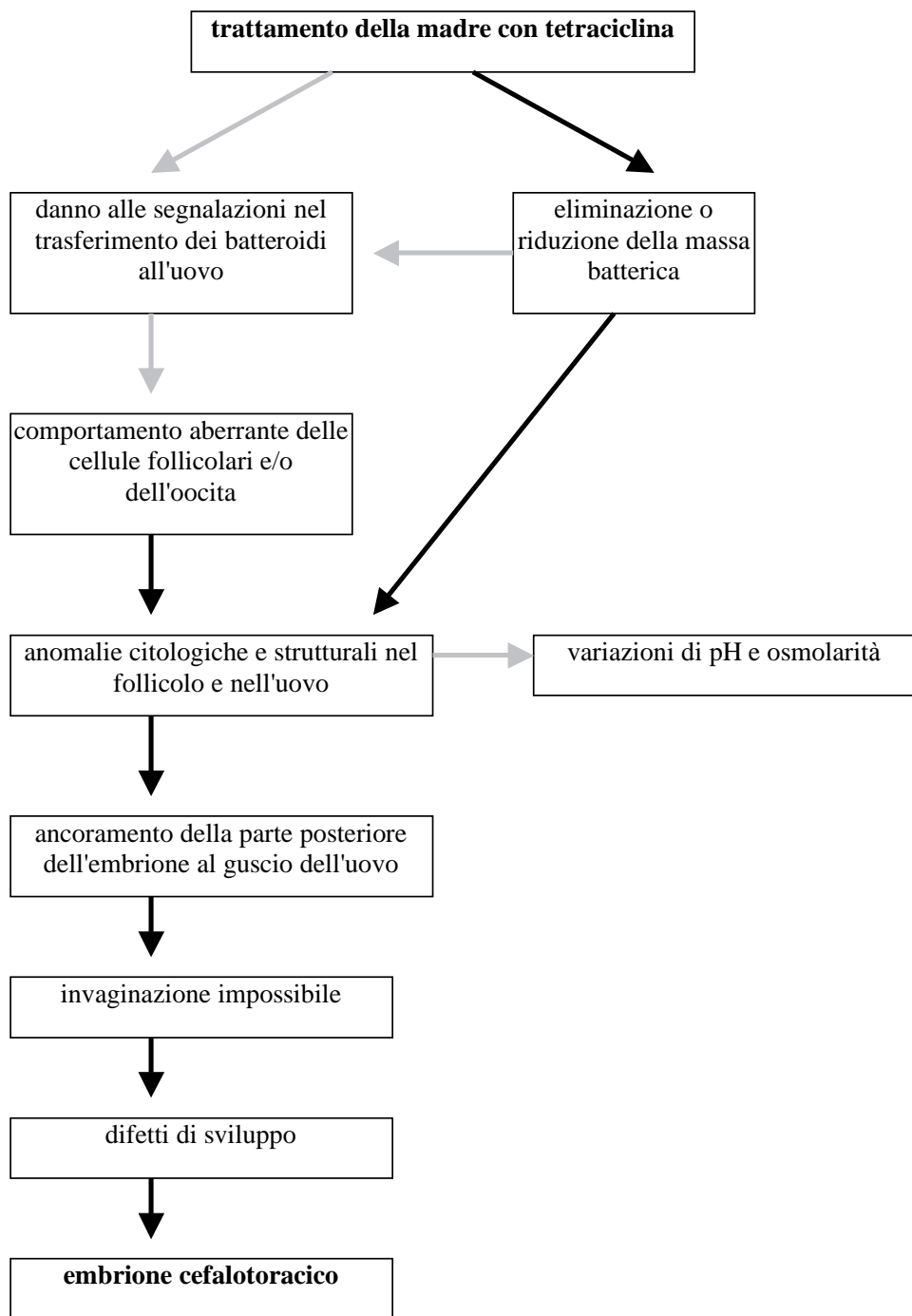


Fig. 1. Riassumiamo qui la catena causale prospettata da Sander (1999), in cui le frecce grige indicano causazioni non ancora dimostrate.

$$dF(\text{corpo composito})/dt = dF(OS)/dt = f[G(o), G(s), A] \quad (3)$$

Ora, qui sorge un problema su A: qual'è l'ambiente del corpo composito?

La (3) implicitamente considera le cellule sferoderivate come parte del corpo composito; ma allora ciò che chiamavamo *Euscelis* non è più un insetto, e nemmeno un animale, bensì una biocenosi animale-batterio¹. D'altro canto, se sosteniamo che le cellule sferoderivate sono parte dell'ambiente del corpo composito, ciò implica che, sia nell'uovo sia nell'embrione sia nell'adulto compositi, c'è una porzione di ambiente *dentro* i loro corpi, nel loro addome; anzi, da un certo stadio di sviluppo, tale porzione di ambiente si trova addirittura *dentro* le cellule del corpo composito, in endocitobiosi.

In questa seconda interpretazione, il corpo *O* viene risignificato come un corpo axenico, cioè non contaminato da organismi estranei:

$$dF(\text{corpo axenico})/dt = dF(O)/dt = f[G(o), A] \quad (4)$$

E poiché tale corpo axenico è funzione del solo genoma ooderivato, cioè della componente genomica da insetto, possiamo anche risignificarlo come insetto axenico, non contaminato dai procarioti: è il vero *Euscelis*, quello che classificheremmo tra gli Insetti.

Si attua così un capovolgimento sorprendente: il vero *Euscelis*, il puro, l'axenico, è quello che la biologia classica tratta da mostro, da effetto teratologico²; mentre il corpo vivo saltellante in giardino è in effetti un corpo composito, una biocenosi dalle componenti microbiologiche, zoologiche e chissà quante altre.

E che dire delle cellule *s* ed *S*? Nell'interpretazione classica, si sostiene *esplicitamente* che le cellule sferoderivate sono batteri aberranti, profondamente modificati dalla simbiosi con la componente ooderivata; ciò equivale a dire che le cellule *s* sono mostruose. Quindi, *implicitamente* si ammette che qualora si coltivassero le cellule della sfera isolatamente, in axenia, ne discenderebbero dei batteri *S* normali; con ciò, però, si dimentica che le cellule *S*, per quanto ne sappiamo, non sono vitali. Di nuovo, abbiamo cellule mostruose vitali e cellule normali non vitali.

Un bel guazzabuglio, dunque, per l'interpretazione classica: se le sferoderivate vogliono sopravvivere, devono vivere con le ooderivate, facendosi mostruose, mentre se il corpo ooderivato vuole sganciarsi dalle cellule sferoderivate diventa mostruoso e muore. Comunque sia, perché la simbiosi sia vitale, almeno un mostro deve girare per i campi, e non si dà che una Bella e una Bestia.

5.3. Torniamo ora alla (3):

$$dF(OS)/dt = f[G(o), G(s), A]$$

1 Intendiamo qui per biocenosi un sistema concreto composto da organismi appartenenti ad (almeno due) biospecie differenti (si veda Mahner & Bunge 1997, p. 171).

2 La sorpresa si sgonfia subito, ricordando che il mostro è uno strumento euristico di prim'ordine (Canguilhem 1966, Mazzocut-Mis 1994).

per chiederci se sia corretto affermare che il fenotipo del composito è funzione (anche) del genotipo delle sferoderivate.

Potremmo sostenere, con Schwemmler (1980), che le sferoderivate forniscono alle ooderivate un supplemento genomico. Tuttavia, Sander (1999) ha mostrato che l'effetto delle sferoderivate sull'embriogenesi di *OS* è funzione solo della loro presenza, e non della produzione, da parte loro, di proteine tradotte dai loro geni. Pertanto, se Sander ha ragione, basterebbe collocare una pallina solida al posto dei batteroidi nell'uovo per evitare la teratogenesi; in tal caso, ovviamente, nessuno si sognerebbe di pensare ad un contributo genotipico della pallina artificiale³.

In questo caso, la nostra equazione andrebbe così modificata:

$$dF(OS)/dt = f[G(o), F(s), A] \quad (5)$$

Ma, poiché:

$$dF(s)/dt = g[G(s), A] \quad (6)$$

avremmo:

$$dF(OS)/dt = f[G(o), \int g[G(s), A] dt, A] \quad (7)$$

Al di là della contortezza di questa equazione, i problemi già sollevati sull'ambiente *A* portano a chiedersi se, in generale, lo sviluppo biologico possa essere convenientemente interpretato con la terna ambiente/fenotipo/genotipo.

5.4. Come Mahner & Bunge (1997) hanno correttamente evidenziato, la biologia non necessita della coppia genotipo/fenotipo per spiegare lo sviluppo; tutto ciò che serve è capire come lo zigote sia mappato negli stadi successivi in un certo ambiente.

Dunque, il problema ruota intorno a due termini, l'entità vivente e il suo ambiente. Applicando il formalismo proposto da Lewontin (1998) per l'evoluzione, lo sviluppo viene modellato tramite due equazioni differenziali accoppiate:

$$dO/dt = g(O, A) \quad (8)$$

$$dA/dt = f(O, A) \quad (9)$$

dove dO indica il cambiamento dell'organismo *O* da *t* a *t+dt*, e dA il cambiamento ambientale.

E qui rispunta, inevitabilmente, il problema della distinzione tra organismo e ambiente:

- la sfera di microrganismi fa parte dell'ambiente dell'oocita (che in questo caso di partenogenesi sostituisce lo zigote), oppure entrambi fanno parte di un germe composito?

3 A questo proposito possiamo ricordare, accanto alla teratogenesi *da assenza* di simbionti mutualisti, le teratogenesi *da presenza* di parassiti, in particolare quelli su Trematodi parassiti di Anfibi. Qui le cisti dei vermi provocano la comparsa di arti soprannumerari; non è noto se si tratti di un effetto puramente meccanico dovuto alla presenza delle cisti vicino agli abbozzi degli arti: sta di fatto che l'impianto di palline solide in girini senza parassiti provoca spesso la comparsa della teratologia (Sessions & Ruth 1990, Johnson *et al.* 1999).

- qual'è il soggetto, l'unità, l'entità vivente, l'organismo che si sviluppa (a dare un corpo sano saltellante nei prati, oppure un mostro cefalotoracico in un uovo senza batteroidi, o microrganismi mostruosi in assenza dell'oocita)?
- la patologia teratologica osservata, cioè l'embrione cefalotoracico, è di origine endogena-organismica o esogena-ambientale?

A proposito dei primi due aspetti, abbiamo almeno tre possibilità:

1. L'organismo è l'oocita, e l'ambiente è ciò che sta fuori dall'oocita (guscio dell'uovo compreso); dunque, la sfera è un aggregato di organismi procarioti che fanno parte dell'ambiente. L'oocita poi si divide a dare cellule ooderivate, e si sviluppa portando dentro di sé i procarioti, che si dividono a dare cellule sferoderivate; la parte ooderivata diventa perciò l'ospite, e le cellule sferoderivate diventano simbiotici. In questo caso, si ammette che il corpo vivo saltellante nei prati contiene cellule ooderivate che si portano dentro pezzi di ambiente (i batteroidi), cioè che si danno corpi vivi contenenti pezzi di ambiente. Si ammette inoltre che un organismo può essere unitario pur contenendo, anzi grazie al fatto di contenere, pezzi di ambiente; in altri termini, la coppia organismo *versus* ambiente si trasforma nella curiosa coppia organismo-che-contiene-ambiente *versus* ambiente rimanente;

2. L'organismo è l'uovo, e l'ambiente è ciò che sta fuori dal guscio. Nell'uovo poi l'oocita si divide a dare cellule ooderivate, i procarioti si dividono a dare cellule sferoderivate, e l'uovo si sviluppa così a dare un organismo in parte ooderivato e in parte sferoderivato. In questo caso, si ammette che un organismo può essere unitario pur contenendo, anzi grazie al fatto di contenere, cellule di specie e di regni diversi; in altri termini, la coppia di livelli organismo *sub* biocenosi si trasforma nella curiosa coppia organismo-che-è-una-biocenosi *sub* biocenosi-prato;

3. L'organismo è l'oocita, e l'ambiente è ciò che sta fuori dall'oocita (guscio dell'uovo compreso); dunque, la sfera è un aggregato di organismi procarioti che fanno parte dell'ambiente. L'oocita poi si divide a dare cellule ooderivate, e si sviluppa portando dentro di sé i procarioti, che si dividono a dare cellule sferoderivate. Quando le cellule sferoderivate entrano nella parte ooderivata, l'organismo ooderivato e gli organismi sferoderivati cessano di esistere, e si genera un nuovo organismo sfero-oo-derivato (quasi che l'incontro tra cellule sferoderivate e parte ooderivata costituisca una sorta di fecondazione). In questo caso, si ammette che la continuità generazionale da un corpo saltellante al corpo saltellante discendente viene rotta da una curiosissima generazione intermedia, rappresentata dalla coabitazione entro lo stesso guscio di una componente oocitica-ooderivata e di una sferica-sferoderivata; in altri termini, la coppia di generazioni P *ante* F1 si trasforma nella curiosa terna corpo saltellante *ante* uovo-embrione in coabitazione *ante* corpo saltellante.

Come si vede, in ogni caso si tratta di situazioni teoricamente assai imbarazzanti⁴.

⁴ Per evitare queste complicazioni, si potrebbe ricorrere al concetto di risorsa di sviluppo, elaborato dalla *Developmental Systems Theory*, o DST (Oyama 1985, Oyama *et al.* 2001). In tal caso, potremmo dire che genotipi ed entità ambientali sono tutti risorse di sviluppo. Ma si pongono immediata-

A proposito infine del terzo aspetto, abbiamo almeno due possibilità; in entrambe, è l'*assenza* di microrganismi a provocare la patologia osservata:

1. Se i microrganismi fanno parte dell'ambiente, abbiamo una strana teratogenesi dovuta all'*assenza* di un fattore ambientale. Usualmente, invece, la teratogenesi viene spiegata da un fattore la cui *presenza* causa gli effetti osservati; i teratologi cioè vanno sempre a caccia di un *agente* teratogeno, e non di un improbabile *assente* teratogeno;

2. Se i microrganismi fanno parte dell'organismo in sviluppo, allora si tratta di uno strano organismo composito, in cui – di nuovo – l'*assenza* del contributo microorganismico conduce alla mostruosità; e quando parliamo di microrganismi, comprendiamo anche il loro DNA, il quale è dopo tutto un corpo concreto, che contribuisce con la sua presenza a foggiare lo sferoide di simbionti.

5.5. Dal punto di vista patogenetico, ampliando lo schema esplicativo della malattia proposto da Thagard (1999), abbiamo:

- obiettivo della spiegazione: perché l'embrione presenta uno sviluppo teratologico con la riduzione dell'addome e l'ingrandimento del cefalotorace associati ad esso?
- modello della spiegazione: l'embrione è stato soggetto al fattore causale della mancanza dei partner microrganismici; la mancanza dei partner microrganismici produce (o meglio comporta, visto che un assente non può produrre alcunché) la teratologia con i suoi caratteri.

Il caso di *Euscelis* sembra così collocarsi tra la teoria dei germi (in quanto coinvolge dei microrganismi) e la malattia nutrizionale (in quanto è l'assenza del fattore causale che ha comportato la patologia); parafrasando Thagard, potremmo dire che si tratta di una teoria dell'*assenza* di germi; un risultato non da poco, per una teoria generale della malattia.

RIFLESSI TEORICI DELLE SIMBIOSI SULLA BIOLOGIA

Fino a qualche anno fa, le simbiosi erano viste come un'eccezione al fatto che le entità viventi vivono ognuna per conto suo, come organismi distinti anche se interagenti; la scoperta che la simbiosi è invece la regola dovrebbe indurci a rivedere molti concetti biologici (Ramellini 2000). Vediamo allora qualche aspetto interessante.

1. *La vita e le sue origini*

Ogni scienza della vita si fonda sulla possibilità di ritagliare, tra tutti i corpi dell'universo, una classe di corpi vivi; in particolare, la biologia è interessata ai corpi

mente le domande: sviluppo di cosa? Ambiente di cosa? La DST, cioè, nata tra l'altro per superare la dicotomia organismo/ambiente in biologia dello sviluppo, sembra in fin dei conti risolversi nella dissoluzione stessa del concetto di organismo.

vivi terrestri e ai loro resti fossili, su su fino al primo corpo vivo del nostro pianeta. Eppure, la definizione della vita e le sue origini sono tuttora assai controverse. Quale impatto ha lo studio delle simbiosi su tali problemi?

Secondo Gilbert & Bolker (2003, p. 6), se le simbiosi di sviluppo sono la regola, l'intera nozione di autopoiesi va abbandonata: i viventi non sono semplicemente adulti che entrano in simbiosi con altri adulti o microbi; piuttosto, è l'interazione stessa tra vivente e ambiente, tra vivente e microbi, a plasmare la forma adulta. E' chiaro qui che, più che la teoria autopoietica, andrebbe abbandonata la *vulgata* secondo cui autopoiesi significa autoproduzione di un vivente, ma l'impatto sulla definizione di vita resta.

Quanto all'origine della vita, si può ipotizzare che in principio era la simbiosi, e non la monera autogena ancestrale. Pertanto, tutte le ipotesi sull'origine della vita nel senso dell'origine di una ancestrale – isolata – entità vivente, dovrebbero essere riformulate come ipotesi sull'origine di corpi vivi in simbiosi (o in associazione) fin dall'inizio.

2. I livelli di organizzazione

Quando ci troviamo di fronte ad un corpo vivo composito, a quale livello dobbiamo collocarlo? Ad esempio, questo cosiddetto *Euscelis* saltellante nei prati, è un organismo o una biocenosi? Il corpo umano, in cui il 95% delle cellule non è umano, ma di simbionti appartenenti a svariati regni tassonomici, è davvero un organismo, cioè un corpo vivo unitario? Ed è davvero nostro, questo cosiddetto corpo umano?

Ecco allora McFall-Ngai (1998, 2002) affermare che le comunità animale-batteri coevolvono come singole unità complesse, cioè come organismi, per cui un animale sano è una comunità comprendente vari genomi in interazione; mentre Gilbert (2003) sostiene che le simbiosi mettono in discussione la nozione di individualità: nessun organismo può sopravvivere da solo, né svilupparsi come unità indipendente; occorre una comunità, sia per vivere sia per tirar su un embrione.

3. Organismo/ambiente

Un'altra difficoltà teorica riguarda il confine spaziale tra *Euscelis* e ambiente: i batteroidi sono ambiente per l'insetto, e l'insetto per i batteroidi? In un insetto che trasmette transovaricamente i microbi, e nel quale solo gli spermatozoi sono privi di batteroidi, come possiamo pensare che tali batteroidi siano parte del suo ambiente?

Come abbiamo visto, sia considerare i simbionti come parte dell'ambiente, sia trattarli come parte di un organismo tradizionale, pongono problemi di difficile soluzione. Lo sviluppo appare come il venire al mondo di un consorzio di natura ecologica, in cui gli organismi alterano la reciproca espressione genica e il rispettivo fenotipo anatomico (Gilbert & Tuan 2001).

4. *Biologia dello sviluppo*

Ricalcato sull'ormai ben noto *EvoDevo*, il termine *EcoDevo* segnala un nuovo campo di ricerche sulla biologia dello sviluppo ecologica (*Ecological Developmental Biology*, Gilbert & Bolker 2003)⁵. Secondo Gilbert (2001, p. 1), i fattori di regolazione dell'espressione genica non risiedono tutti nell'embrione; anche fattori ambientali, dalla temperatura alla densità di popolazione, possono presumibilmente alterare i pattern di espressione, e la biologia dello sviluppo ecologica cerca di vedere lo sviluppo nel mondo reale fatto di predatori, competitori e stagioni che cambiano. Una sorta di pregiudizio vizierebbe dunque l'attuale biologia dello sviluppo, l'implicita assunzione cioè che solo cellule *self*, contenenti il genoma dell'ospite, inducono le vie di sviluppo (McFall-Ngai 2002); al contrario, nella genesi di un animale intervengono vari genomi, uno dominante eucariote e uno spettro di genomi microbici, oltre a genomi virali più o meno integrati e genomi extranucleari, a formare un ecosistema oligogenetico (Margulis 1994) o un metagenoma (Rondon *et al.* 2000).

Nelle simbiosi di sviluppo, dunque, lo sviluppo di un individuo richiede un'assemblaggio collegiale di organismi (Gilbert & Bolker 2003)⁶, e anche negli adulti i simbiotici forniscono un supporto genomico, come accade per la produzione di ATP nel mutualismo SOPE-*Sitophilus* (Heddi *et al.* 1999). Musica per le orecchie di Schwemmler...

5. *Immunità e identità*

La presenza di mutualisti mette in crisi la distinzione tra *self* e *not-self*, tanto che il *self* sembra un'entità permeabile piuttosto che discreta (Gilbert & Bolker 2003).

Le difficoltà di distinguere chiaramente i vari partner hanno indotto alcuni specialisti a proporre un secondo Progetto Genoma Umano, per caratterizzare i nostri partner microbici, nella speranza di risolvere i problemi delle xenosequenze geniche (virus integrati, retrovirus endogeni, elementi mobili del genoma, mediatori di trasferimento orizzontale di informazione, corpi a metà strada tra simbiosoma e organulo) (Relman & Falkow 2001; si veda Ramellini 1999).

La stessa funzione immunitaria non viene più considerata come un sistema di distinzione tra *self* e *not-self*, bensì di riconoscimento di minacce (*danger versus non-danger*; si veda Matzinger & Fuchs 1996); un sistema cioè che segnalerebbe qualunque entità minacciosa, sia della comunità simbiotica (cellule cancerose o batteri occasionalmente patogeni) sia esterna (allergeni o batteri francamente patogeni).

5 Un altro campo di studi emergente è quello della microbiologia cellulare, che si interessa ai processi di manipolazione dei programmi di sviluppo embrionale da parte dei partner microbici (Henderson *et al.* 1999).

6 Per altre considerazioni su simbiosi e sviluppo si vedano gli studi di Cebra (1999) e Stappenbeck *et al.* (2002) sul differenziamento dell'intestino e del suo sistema immunitario, e quelli di McFall-Ngai (2002) sulla simbiosi *Vibrio-Euprymna*.

6. Patologia

L'impatto teorico e applicativo delle simbiosi sulla medicina sembra ancora inadeguato. O meglio, poiché anche il parassitismo è un tipo di simbiosi, certo la terapeutica cerca di guarire le vittime di infezioni e infestazioni, rendendole aposimbiotiche; e si può considerare accertata la relazione tra salute e mutualismi, fino alla preghiera del «dacci oggi i nostri germi quotidiani» (Rook & Brunet 2002); ciò che ancora manca è invece una riflessione sulla relazione tra patologia e apomutualismi⁷. Quali ragioni possono spiegare tale insufficiente presa di coscienza?

Innanzitutto, le relazioni cooperative sono state a lungo considerate un'eccezione rispetto a quelle competitive, e la ricerca sui patosismi è sempre stata più intensa rispetto ai mutualismi. Inoltre, le patologie da apomutualismo sono molto eterogenee, vengono studiate in specie lontane e richiedono metodi di studio diversificati, per cui sono appannaggio di discipline poco intercomunicanti.

Pesa poi un'antica e formidabile tradizione microbiologica, secondo cui i batteri sono organismi patogeni da combattere ed eliminare; da qualche decennio peraltro la situazione sta cambiando (Sonea 1993), e si può sperare che venga accolto il paradosso di batteri che sono patogeni quando *non* ci sono.

Da un punto di vista epistemologico, la situazione per cui è l'assenza e non la presenza di un agente a spiegare la patologia è certo insolita; ciò vale soprattutto per le mostruosità, visto che i teratogeni vengono concettualizzati come agenti la cui *presenza* altera lo sviluppo. Molto imbarazzante è anche la questione del luogo di origine della patologia: è una patologia esogena o endogena? E' questione di *nature* o di *nurture*, di geni o di ambiente?

In conclusione, si avverte il bisogno di un nuovo paradigma, in base al quale entro un *continuum* di interazioni simbiotiche sono la regolazione dei processi, lo scambio di segnali e la presenza/assenza dei partner a determinare la salute/malattia della comunità simbiotica e dei singoli partner. Si tornerebbe così, in effetti, all'antico paradigma per cui salute e malattia non sono entità irriducibilmente antagoniste, ma termini estremi di uno spettro continuo di modalità di esistenza.

7. Tassonomia e classificazione

Stabilito che *Euscelis* è un corpo vivo composito, perché chiamarlo *Euscelis incisus* e non *Bacterium endocyticum* o *Euscelis x Bacterium*? E perché classificarlo tra gli Insecta e non tra gli Eubacteria, o in un *sintaxon* a sé stante?

Possiamo ritenere che vi sia una specie tassonomicamente dominante nell'associazione, e procedere allora come per i funghi lichenizzanti?

7 Paul Thagard, filosofo della medicina della University of Waterloo (Canada) mi ha riferito (comunicazione personale) di non conoscere alcun lavoro storico o filosofico su tali patologie.

8. Evoluzione

E' ormai assodato che le simbiogenesi giocano un ruolo notevole nella filogenesi; in particolare, le simbiosi ereditarie costituiscono un caso di eredità epigenetica, che vari autori riconoscono come un fattore preminente nell'evoluzione (Maynard Smith & Szathmary 1995; Griffiths & Gray 2000), poiché permette processi di selezione cumulativa e dunque l'evoluzione di strutture adattative. Si parla pertanto di comunità che evolvono come singole unità (McFall-Ngai 2002; Habetha *et al.* 2003), oppure di simbiosi obbligate come singole linee evolutive (Griffiths & Gray 1997; Rosati *et al.* 2001); dall'origine degli eucarioti all'evoluzione della gastrulazione, dalla biodiversità degli insetti alla radiazione dei ruminanti, una crescente varietà di processi filogenetici vengono spiegati ricorrendo alla simbiogenesi (Ramellini 2003).

Ciò non toglie che permangano molti problemi:

- quanto dura il processo di simbiogenesi? Talvolta, il passaggio dal parassitismo cellulare al mutualismo è rapidissimo (Jeon 1983; Dedeine *et al.* 2001), ma mancano tuttora studi comprensivi;
- nella trasmissione verticale dei batteri, la popolazione subisce un drastico *bottle-necking*, e dunque il rischio di estinzione per accumulo di mutazioni deleterie dovrebbe essere elevato; al contrario, le simbiosi mostrano spesso un'incredibile longevità;
- in alcuni afidi parte degli endosimbionti vengono segregati e riservati alla prole (Frank 1996): si tratta forse di un'incipiente separazione tra germe e soma?
- in alcuni embrioni si differenziano tessuti destinati alla futura interazione con i partner batterici (McFall-Ngai 2002, p. 2): si potrebbe parlare di effetto Baldwin?

CONCLUSIONI

Quello che colpisce, osservando le endosimbiosi, è per così dire la loro "insostenibile leggerezza": è mai possibile che batteri che vengono trasmessi alle uova in piccoli fagottini, che possono essere persi e acquisiti tanto facilmente, che ad ogni generazione devono farsi dare un passaggio dall'ospite, riescano poi a trasmettersi di generazione in generazione per milioni di anni, evolvendo parallelamente agli ospiti e ponendo in questione concetti così generali come organismo e sviluppo?

Viceversa, diventa assolutamente insostenibile la pesantezza di certe dicotomie: organismo/ambiente, genotipo/fenotipo, *self/not self*; meglio sarebbe riconoscere un ampio spettro di situazioni, a dar conto della complessità del reale.

In ogni caso, può davvero darsi che siamo all'alba di una nuova sintesi, in cui tutti gli aspetti della biologia verranno studiati dal punto di vista della comunità invece che dei singoli organismi (McFall-Ngai 2001, p. 720).

BIBLIOGRAFIA

- Ashen J.B. & Goff L.J. 2000. Molecular and ecological evidence for species specificity and coevolution in a group of marine algal-bacterial symbioses. *Appl. Env. Microbiol.* 66(7): 3024-3030.
- Barbieri E., Barry K., Child A. & Wainwright N. 1997. Antimicrobial activity in the microbial community of the accessory nidamental gland and egg cases of *Loligo pealei* (Cephalopoda: Loliginidae). *Biol. Bull.* 193: 275-276.
- Beard C.B., Durvasula R.V. & Richards F.F. 1998. Bacterial symbiosis in arthropods and the control of disease transmission. *Emerging Infect. Diseases.* 4 (4): 581-588. <<http://www.cdc.gov/ncidod/eid/vol4no4/adobe/v4n4.pdf>>.
- Buchner P. 1965. *Endosymbiosis of animals with plant microorganisms*. New York, Interscience.
- Canguilhem G. 1966. *Le normal et le pathologique*. Paris, P.U.F. (trad. it. *Il normale e il patologico*. Torino, Einaudi, 1998; introduzione di M. Porro, 1998).
- Cebra J.J. 1999. Influences of microbiota on intestinal immune system development. *Am. J. Clin. Nutr.* 69 (Suppl.): 1046S-1051S.
- Cohen C.S. & Strathmann R.R. 1996. Embryos at the edge of tolerance: effects of environment and structure of egg masses on supply of oxygen to embryos. *Biol. Bull.* 190: 8-15.
- Corsaro D. *et al.* 1999. Intracellular life. *Crit. Rev. Microbiol.* 25: 39-79.
- Dale C., Young S.A., Haydon D.T. & Welburn S.C. 2001. The insect endosymbiont *Sodalis glossinidius* utilizes a Type III secretion system for cell invasion. *PNAS* 98 (4): 1883-1888.
- De Bary A. 1879. De la symbiose. *Rev. Intern. Sc.* 3: 301-309.
- Dedeine F., Vavre F., Fleury F., Loppin B., Hochberg M.E. & Boulétreau M. 2001. Removing symbiotic *Wolbachia* Bacteria specifically inhibits oogenesis in a parasitic wasp. *PNAS* 98 (11): 6247-6252.
- Douglas A.E. 1989. Mycetocyte symbiosis in insects. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 64 (4): 409-434.
- Douglas A.E. 1996. Reproductive failure and the amino acid pools in pea aphids (*Acyrtosiphon pisum*) lacking symbiotic Bacteria. *J. Insect Physiol.* 42: 247-255.
- Douglas A.E. 1998. Nutritional interactions in insect-microbial symbioses: aphids and their symbiotic Bacteria *Buchnera*. *Annu. Rev. Entomol.* 43: 17-37.
- Falk P.G., Hooper L.V., Midtvedt T. & Gordon J.I.. 1998. Creating and maintaining the gastrointestinal ecosystem: What we know and need to know from gnotobiology. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 62 (4): 1157-1170.
- Foster J.S., Apicella M.A. & McFall-Ngai M.J. 2000. *Vibrio fischeri* lipopolysaccharide induces developmental apoptosis, but not complete morphogenesis, of the *Euprymna scolopes* symbiotic light organ. *Dev. Biol.* 226: 242-254.
- Frank S.A. 1996. Host control of symbiont transmission. *Am. Nat.* 148: 1113-1124.
- Gilbert S.F. 2000. *Developmental Biology*. Sunderland (MA), Sinauer, 6° ed.
- Gilbert S.F. 2001. Ecological developmental biology: developmental biology meets

- the real world. *Dev. Biol.* 233 (1): 1-12.
- Gilbert S.F. 2002. The genome in its ecological context. Philosophical perspectives on interspecies epigenesis. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 981: 202-218.
- Gilbert S.F. 2003. *How do symbionts get together?* <www.devbio.com/chap21/link2101a2.shtml> [2003]
- Gilbert S.F. & Bolker J.A. 2003. Ecological developmental biology: preface to the symposium. *Evol. & Dev.* 5 (1): 3-8.
- Gilbert S.F. & Tuan R.S. 2001. New vistas for developmental biology. *J. Biosci.* 26 (3): 293-298.
- Gil-Turnes M.S., Hay M.E. & Fenical W. 1989. Symbiotic marine Bacteria chemically defend crustacean embryos. *Science* 246: 116-118.
- Griffiths P.E. & Gray R.D. 1997. Replicator II: Judgement Day. *Biol. Phil.* 12 (4): 471-492.
- Griffiths P.E. & Gray R.D. 2000. Darwinism and Developmental Systems, 195-218. In: *Cycles of Contingency*. Oyama S., Griffiths P.E. & Gray R.D. (eds). Cambridge, MIT Press. <<http://www.usyd.edu.au/su/hps/preprints/preprint6/Griffiths.html>>
- Gumbs A., Panackal A., Richards F.F., Beard C.B. & Durvasula R.V. 1996. Application of the vector symbiont method to the Chagas Disease vector, *Triatoma infestans*. *Mem. Instit. Oswaldo Cruz*, 91(Suppl.): 174. <<http://memorias.ioc.fiocruz.br/96caxambu/vec4.html>>
- Gustafsson B.E., Midtvedt T. & Strandberg K. 1970. Effects of microbial contamination on the coecum enlargement of germ-free rats. *Scand. J. Gastroenterol.* 5: 309-314.
- Habetha M., Anton-Erxleben F., Neumann K. & Bosch T.C.G. 2003. The *Hydra viridis/Chlorella* symbiosis. Growth and sexual differentiation in polyps without symbionts. *Zoology* 106: 101-108.
- Heddi A., Grenier A.-M., Khatchadourian C., Charles H. & Nardon P. 1999. Four intracellular genomes direct weevil biology: nuclear, mitochondrial, principal endosymbiont, and *Wolbachia*. *PNAS* 96: 6814-6819.
- Henderson B., Wilson M., McNab R. & Lax A.J. 1999. *Cellular microbiology: Bacteria-host interactions in health and disease*. New York-Chichester, Wiley.
- Hoerauf A., Nissen-Paehle K., Schmetz C., Henkle-Duehrsen K., Blaxter M.L., Buettner D.W., Gallin M.Y., Al-Qaoud K.M., Lucius R. & Fleischer B. 1999. Tetracycline therapy targets intracellular Bacteria in the filarial nematode *Litomosoides sigmodontis* and results in filarial infertility. *J. Clin. Invest.* 103 (1): 11-18.
- Jeon K. 1983. Integration of bacterial endosymbionts in Amoebae. *Intern. Rev. Cytol. Suppl.* 14: 29-47.
- Johnson P.T.J., Lunde K.B., Ritchie E.G. & Launer A.E. 1999. The Effect of trematode infection on amphibian limb development and survivorship. *Science* 284: 802-804.
- Jonas H. 1973. *Organismus und Freiheit*. Goettingen (già: *The Phenomenon of Life*. New York, Harper & Row, 1966. Trad. it. *Organismo e libertà*. Torino, Einaudi, 1999).

- Koerner H.K. 1976. On the host-symbiont-cycle of a leafhopper (*Euscelis plebejus*) endosymbiosis. *Experientia* 32: 463-464.
- Langworthy N.G., Renz A., Mackenstedt U., Henkle-Duehrsen K., Bronsvoort M.B., Tanya V.N., Donnelly J.M. & Trees A.J. 2000. Macrofilaricidal activity of tetracycline against the filarial nematode *Onchocerca ochengi*: elimination of *Wolbachia* precedes worm death and suggests a dependent relationship. *Proc. R. Soc. London B* 267: 1063-1069.
- Laudani U., Sacchi L., Grigolo A., Baccetti B. & De Piceis Polver P. 2003. *La fecondità di alcune specie di Dictyoptera in funzione del loro grado di aposimbiosi*. <<http://www.unipv.it/annuario-91-92/entomo/entomo4.html>> [DL 2003]
- Lewontin R.C. 1998. *Gene, organismo e ambiente*. Roma-Bari, Laterza.
- Mahner M. & Bunge M. 1997. *Foundations of Biophilosophy*. Berlin-Heidelberg-New York, Springer Verlag.
- Margulis L. 1994. Le parole sono grida di guerra: la simbiogenesi e il nuovo spazio per la biologia del mutualismo. In: *Biologia teorica*. Chiarelli B., Chiarelli I., Margulis L., Morchio R., Sarà M. & Scannerini S. pp. 45-74. Milano, Jaca Book.
- Maturana H.R. & Varela F.J. 1980. *Autopoiesis and Cognition*. Dordrecht, Reidel (trad. it. *Autopoiesi e cognizione*. Venezia, Marsilio, 1985).
- Matzinger P. & Fuchs E.J. 1996. Beyond "Self" and "Non-Self": immunity is a conversation, not a war. *J. NIH Res.* 8: 35-39.
- Maynard Smith J. & Szathmary E. 1995. *The Major Transitions in Evolution*. Oxford, Freeman.
- Mazzocut-Mis M. (ed). 1994. *Anatomia del mostro*. Firenze, La Nuova Italia.
- McFall-Ngai M.J. 1998. The development of cooperative associations between animals and Bacteria: establishing détente among domains. *Am. Zool.* 38 (4): 593-608.
- McFall-Ngai M.J. 2001. Identifying 'prime suspects': symbioses and the evolution of multicellularity. *Compar. Bioch. Physiol.* B 129: 711-723.
- McFall-Ngai M.J. 2002. Unseen forces: the influence of Bacteria on animal development. *Dev. Biol.* 242: 1-14.
- Oyama S. 1985. *The Ontogeny of Information*. Cambridge, Cambridge U. P.
- Oyama S., Griffiths P.E. & Gray R.D. 2001. *Cycles of contingency: developmental systems and evolution*. Cambridge, MA, MIT Press.
- Ramellini P. 1997. *La vita sull'orlo del millennio: le concezioni di Miller, Maturana e Varela, Ageno*. <www.geocities.com/RainForest/Andes/3095/life1.html>
- Ramellini P. 1998. *Some Remarks on Maturana & Varela's 'Autopoiesis and Cognition'*. <www.geocities.com/RainForest/Andes/3095/autopoiesis.html>
- Ramellini P. 1999. Corpi in cerca di identità, ovvero: che cosa è il gatto? *Naturalmente* 12 (4): 19-24.
- Ramellini P. 2000. Endocitobiologia e simbiologia: verso nuove sintesi? *Naturalmente* 13 (3): 30-35.
- Ramellini P. 2001. Dai livelli di organizzazione ai livelli biologici. *Systema Naturae* 3: 203-213. <<http://www.biologiateorica.it/systemanaturae/art2001/Ramellini.pdf>>

- Ramellini P. 2003. L'evoluzione al tempo della postgenomica (e oltre). In: *La Nuova Scienza*, vol. 4: *La società infobiologica*. Colombo U. & Lanzavecchia G. (eds), pp. 81-90. Milano, Libri Scheiwiller.
- Ramellini P. 2004. Apomutualismi e patologia: una sfida ai concetti della biologia. *Contributi XII Convegno del Gruppo Italiano di Biologia Evoluzionistica*. <<http://www.dbag.unifi.it/12gibe/contributi.html>>
- Raven P.H., Evert F.E. & Curtis H. 1979. *Biology of Plants*. New York, Worth, II ed. (trad. it. *Biologia delle Piante*. Bologna, Zanichelli, 1979, III ed.).
- Relman D.A. & Falkow S. 2001. The meaning and impact of the human genome sequence for microbiology. *Trends Microbiol.* 9: 206-208.
- Rigaud T. 1999. Further *Wolbachia* endosymbiont diversity: a tree hiding in the forest? *TREE* 14: 212-213.
- Rondon M.R., August P.R., Bettermann A.D. *et al.* 2000. Cloning the soil metagenome: a strategy for accessing the genetic and functional diversity of uncultured microorganisms. *Appl. Environ. Microbiol.* 66: 2541-2547.
- Rook G.A.W. & Brunet L.R. 2002. Give us this day our daily germs. *Biologist* 49 (4): 1-5.
- Rosati G., Modeo L., Petroni G. & Bertolini S.. 2001. Flagellated endosymbiotic Bacteria in a marine *Frontonia* sp. (Oligohymenophorea, Peniculida). *Protistology* 2 (1): 48-53.
- Sacchi L., Grigolo A., Biscaldi G. & Laudani U. 1993. Effects of heat treatment on the symbiotic system of Blattoidea: morphofunctional alterations of bacteriocytes. *Boll. Zool.* 60: 271-279.
- Sander K. 1968. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen am embryonalen Mycetom von *Euscelis plebejus* F. (Homoptera, Cicadina). *Dev. Biol.* 17: 16-38.
- Sander K. 1999. Leafhopper endosymbiosis in embryological perspective – a survey of evolutionary and functional implications. In: *Endocytobiology VII*. Wagner E. *et al.* (eds), pp. 195-220. Univ. of Geneva.
- Schwemmler W. 1974. Endosymbionts: factors of egg patterning. *J. Ins. Phys.* 20: 1467-1474.
- Schwemmler W. 1979. *Mechanismen der Zellevolution*. Berlin, de Gruyter.
- Schwemmler W. 1980. Endocytobiosis: general principles. *BioSystems* 12: 111-122.
- Schwemmler W. 1989. Insect symbiosis as a model system for egg cell differentiation. In: *Insect Endosymbiosis*. Schwemmler W. & G. Gassner (eds), pp. 37-53. Boca Raton, CRC Press.
- Sessions S.K. & Ruth S.B. 1990. Explanation for naturally occurring supernumerary limbs in amphibians. *J. Exp. Zool.* 254: 38-47.
- Sonea S. 1993. *Le strutture biologiche: Batteri*. Milano, Jaca Book.
- Stappenbeck T.S., Hooper L.V. & Gordon J.I. 2002. Developmental regulation of intestinal angiogenesis by indigenous microbes via Paneth cells. *PNAS* 99 (24): 15451-15455.
- Thagard P. 1999. *How Scientists Explain Disease*. Princeton U. P.
- United States Government. 2002. *ICD-9-CM (International Classification of Diseases)*,

9th Revision, Clinical Modification), VI ed. <<http://www.cdc.gov/nchs/about/otheract/icd9/abticd9.htm>>

Werren J.H. & O'Neill S.L. 1997. The evolution of heritable symbionts. In: *Influenza Passengers*. O'Neill S.L., Hoffmann A.A. & Werren J.H (eds), pp. 1-41. Oxford U. P.

Perché la coscienza è uno dei grandi misteri irrisolti della scienza

Pasquino Paoli

Alcuni secoli addietro, il filosofo francese René Descartes introduceva la storica spartizione mente-cervello che separava nel soggetto umano i fenomeni coscienti in un dominio a parte, di presunta natura non materiale (*res cogitans*), distinto dal cervello e dal resto del corpo, di natura invece materiale (*res extensa*). Con la tesi cartesiana del dualismo mente-cervello, prese l'avvio un plurisecolare dibattito filosofico sulla natura della coscienza, che si è protratto fino ai nostri giorni e che ha avuto il suo culmine nel secolo appena trascorso, ma senza approdare ad alcunché di risolutivo. Perciò i filosofi definiscono la coscienza il “problema difficile” (Chalmers 1995) o l’“eterno enigma filosofico” (Eddy Carli 1997).

Forse il tempo delle discussioni filosofiche sulla coscienza è finito. Oggi alla filosofia sono subentrate le scienze neurologiche, la neuropsicologia umana e anche animale, e altre discipline come l'intelligenza artificiale e la biofisica. I filosofi lasciano comunque agli scienziati un'eredità stimolante: un insieme di interrogativi intorno alla coscienza all'apparenza insolubili, quasi che fra le trame dei circuiti cerebrali annidi un qualcosa di insondabile, un mistero in un certo senso atipico.

In effetti, a differenza di altre importanti questioni ancora sul tappeto, in biologia come in altre branche scientifiche, la coscienza è un mistero che non si riesce nemmeno a capire come affrontare. Diversamente da altri grandi misteri, per la coscienza non disponiamo neppure di un paradigma di base che ci consenta almeno di impostarne adeguatamente lo studio.

L'ARGOMENTO DEI *QUALIA* E IL “COSA SI PROVA A ESSERE” QUALCUN ALTRO

Fra i tanti argomenti dibattuti dai filosofi, quello dei *qualia* (Dennet 1991) è senz'altro fra i più illuminanti e dei più idonei a introdurre alle spinose questioni della coscienza.

Con il termine *qualia* i filosofi intendono alludere alle sensazioni soggettive o, appunto, qualitative vissute dall'individuo come il “sentire” un profumo, il “gustare” un cibo o il “vedere” un colore. Le sensazioni qualitative sono esperienze esclusive del soggetto “in prima persona” e come esperienze in sé non possono essere trasferite ad

altri individui, “in terza persona”, cioè a osservatori esterni. Una sensazione dolorosa, ad esempio, è il *qualium* di conversione soggettiva di segnali *quantitativi* trasmessi al cervello dai recettori dolorifici. Il soggetto che la sperimenta può bensì trasmettere all’osservatore la forma oggettiva dell’esperienza, descrivendone con cura ogni aspetto, ma non può trasferirgli ciò che sperimenta soggettivamente, il vissuto, la sensazione in sé. L’esperienza soggettiva appare confinata in una sorta di assoluto personale.

Perché, dunque, dei processi di elaborazione nervosa delle informazioni vengono percepiti dall’individuo in forma soggettiva? Perché il nostro cervello, invece di limitarsi a oggettive (quantitative) e neutre operazioni di decodificazione e interpretazione dei dati, produce anche sensazioni soggettive (qualitative) esclusive e private che solo il soggetto stesso può sperimentare?

L’aspetto soggettivo è il comune denominatore che unisce tutti i fenomeni coscienti, dalle percezioni sensoriali, alle emozioni, ai sentimenti, al pensiero consapevole. La coscienza in senso globale può essere intesa come il fenomeno caratterizzato da proprietà qualitative/soggettive che la rendono un’esperienza esclusiva, in sé inalienabile e quindi inoggettivabile. Possiamo anche dire che la coscienza è un fenomeno *incommensurabile* rispetto ai fenomeni oggettivi: per le sue proprietà inoggettivabili, essa non può essere intercettata o “misurata” (sempre come esperienza in sé) da un osservatore esterno che “ripercorra” il tragitto causale *input-elaborazione-output* in cui la stessa esperienza cosciente prenda forma.

Andando per gradi, le percezioni qualitative in quanto esperienze private sollevano la domanda (Nagel 1974): «Che cosa si prova a essere un pipistrello?» Una domanda che forse un po’ tutti ci siamo posti: che cosa si prova a essere quel certo individuo? Soprattutto se un individuo di un’altra specie: una giraffa, una rondine, una lucertola, un anfibio, un pesce ... Ma fino a che punto possiamo estendere la domanda agli altri *taxa* animali? Gli insetti, per esempio, come api, farfalle, scarabei, hanno percezioni soggettivamente vissute? Sono capaci di esperienze coscienti? E se potessimo ripercorrere a ritroso la linea filogenetica della nostra specie, incontreremmo sempre individui dotati di sensazioni qualitative (tanto da potersi chiedere «che cosa si prova ad essere quell’individuo?») oppure finiremmo per imbatterci in specie antenate che non ne erano dotate? In tal caso avremmo a che fare con dei robot viventi ma del tutto neutri, degli *zombie*, per cui non varrebbe più la domanda «cosa si prova a essere».

Generalizzando, ciò significa chiedersi, ad esempio, se gli animali “inferiori” abbiano una coscienza o siano semplici macchine che operano mosse da programmi genetici e da *input* ambientali. Oppure, girando la questione alle macchine, se fra i circuiti dell’intelligenza artificiale si producano o meno fenomeni coscienti.

IL PROBLEMA DEL “CHI” NELL’ORGANISMO. CHE COS’È IL “SÉ” O “IO”?

La questione dei *qualia* col suo allegato interrogativo del «cosa si prova a essere qualcun altro» introduce alla domanda più tipica e generale della coscienza, quella del

chi nell'individuo percepisce soggettivamente qualcosa. *Chi* vede, *chi* odora, *chi* sente nell'organismo?

Consideriamo un comune apparecchio “visivo” artificiale, una macchina da cinepresa. Attraverso l’“occhio” della macchina le immagini trasportate dalla luce si imprime sulla pellicola. Ma il *chi* vede qualitativamente le immagini impresse in fotogrammi sulla pellicola non è la stessa macchina bensì noi esseri umani. In alcuni rari *deficit* cerebrali, l'abisso che separa il nostro cervello visivo dalla macchina visiva artificiale della cinepresa sembra drammaticamente ridursi. Lesioni bilaterali alla corteccia temporale media del cervello possono rendere la persona incapace di percepire visivamente il movimento di oggetti e persone. Agli occhi di questi pazienti le immagini in movimento appaiono come un susseguirsi di fotogrammi statici, quasi fossero congelati (Zihl *et al.* 1983).

Se dunque i fotogrammi registrati dalla cinepresa non sono visti dalla macchina ma da noi, chi vede all'interno del nostro cervello il fluire dinamico dei fotogrammi elaborati integrando il contributo di aree cerebrali diverse? Forse un *homunculus* situato all'interno del cervello? Ma è ben noto che l'argomento filosofico dell'omuncolo conduce a una *reductio ad infinitum* (chi vede all'interno dell'omuncolo? Un altro omuncolo più piccolo. Chi vede all'interno di questo omuncolo più piccolo? Un omuncolo ancora più piccolo, e così di seguito all'infinito).

Quando diamo per certo che nel nostro organismo alberghi un *sé* o un *io*, noi accogliamo di fatto qualcosa della tesi dell'omuncolo. Per questo molti filosofi (per non parlare dei pensatori mistici orientali) guardano con diffidenza al concetto di “io” (Churchland 1995).

Nonostante tutto, l'*io* è un assunto basilare e usuale, quasi banale del linguaggio corrente. Per la psicologia e la psicanalisi è lo stesso termine di riferimento delle loro ricerche. Si tratta però di un principio aprioristico, dato e accolto così come si accolgono i principi primitivi di retta o di piano in geometria.

Andando avanti: che cos'è l' *io*? Non è semplicemente l'individuo. Nemmeno le più sofisticate creature artificiali prodotte dalla robotica attuale possiedono un *io* (appunto perché nessuno sa né cosa costruire né come e per quali ragioni costruirlo). Secondo certi pensatori, tuttavia, l'*io* si svilupperebbe nell'organismo – o nella macchina – automaticamente, per effetto del puro assemblaggio dei pezzi. Si tratterebbe di un fenomeno emergente. Ma tesi di questo tipo hanno la particolarità di non essere dimostrabili; esse si possono solo accettare o rifiutare.

Ammesso comunque che l'*io* esista, da chi o da cosa si differenzia nell'individuo? Freud, nel sottrarre al dominio tradizionale dell'*io* il subdominio dell'inconscio, formato da percezioni profonde e oscure pulsioni non consapevoli, in definitiva sanciva che lo stesso *io* è altra cosa dall'insieme dei fenomeni psicologici e, in senso globale, dall'individuo. Oggi, i neuroscienziati che si interessano alla questione della coscienza parlano più volentieri di *inconscio cognitivo* (Kihlstrom 1987) o di uno *zombie* (o anche *pilota automatico*) che opererebbe nell'individuo come un automa non cosciente, in stretta interazione con l'*io cosciente*. Lo *zombie* che è in noi si manifesterebbe con una certa evidenza in particolari *deficit* mentali, ma, se vogliamo, tutti ne facciamo

esperienza quotidiana quando, ad esempio, guidiamo l'automobile. Se ci troviamo a viaggiare su una strada conosciuta o che non presenti aspetti insoliti, cioè in una circostanza altamente predicibile, il nostro *io cosciente* tende facilmente a distrarsi, sottraendosi all'impegno della guida: non però il pilota automatico che continua invece a lavorare senza tregua, prendendo il posto dell'*io* ed evitandoci di andare a sbattere con la macchina contro un muro.

Si può osservare che lo *zombie* è incline a seguire schemi acquisiti, routine e programmi innati e che inoltre non sembra aver bisogno di percezioni soggettivamente vissute, ma solo di input e di circuiti di elaborazione neutri. Tuttavia l'individuazione nel cervello di uno *zombie*, quale sistema o dominio organizzato di processi intelligenti ma neutri e meccanici, non fa che delimitare meglio, per contrasto, il dominio dei processi intelligenti ma coscienti controllati dall'*io cosciente*. Proprio grazie allo *zombie* individuato dai neuroscienziati, si riesce a precisare maggiormente, per esclusione, che è il supposto *io* ad avere l'esperienza cosciente dei *qualia*, come il *qualium*-colore del cielo o il *qualium*-sapore del cioccolato.

Bene, ma come fa? Senza poi trascurare che anche per l'*io* come per l'*homunculus* rimane in sospeso la questione della *reductio ad infinitum*.

PERCHÉ NEGLI INDIVIDUI ESISTE UN “IO” DI NATURA COSCIENTE?

Ma perché dovrebbe esistere un *io cosciente* negli individui – almeno negli individui umani? E per quali ragioni, funzionali e adattative, l'evoluzione biologica l'avrebbe “inventato”? Se ammettiamo che l'*io* sia parte integrante dell'individuo, pur con proprietà assolutamente speciali, dovremmo anche ammettere che l'*io* sia stato prodotto dalle forze evolutive per qualche necessità funzionale, come ogni altra struttura biologica. C'è stato insomma un momento nel corso dell'evoluzione in cui l'*io cosciente* ha fatto la sua comparsa. Pertanto la presenza dell'*io* nell'individuo pone due ordini di domande, oltre quella di base del “che cos'è?”, e cioè: *perché* l'evoluzione biologica l'ha costruito e *come* l'ha costruito, utilizzando quali percorsi.

L'*io cosciente* però, data la peculiarità della sua natura, appare irrimediabilmente diverso da ogni altra struttura biologica. La sua originalità, ovvero l'originalità dei fenomeni coscienti, può essere descritta come un “assoluto privato” non-accessibile ad altri, se non al soggetto in prima persona. Come ho accennato, i fenomeni coscienti sono in sé incommensurabili con l'osservatore esterno, cioè con la dimensione oggettiva. Ciò significa che le relazioni causali che assicurano il passaggio da un processo *oggettivo* A ad un processo *oggettivo* B e poi a un processo *oggettivo* C, e così via, consentendo all'osservatore esterno di transitare con le sue rigorose osservazioni da un punto all'altro dei processi, non consentono allo stesso osservatore di intercettare e sperimentare personalmente i fenomeni coscienti eventualmente lì presenti. Se un osservatore vuol ripercorrere con indagine scientifica un tragitto stimolo-risposta, di uomo o animale che sia, può bensì passare da S a R attraverso l'intera catena causale di

eventi oggettivi intermedi a-b-c-d-..., ma non può “catturare” le esperienze coscienti eventualmente in corso in un punto del tragitto. L’osservatore non può dimostrare con assoluta certezza se un individuo, che non sia lui stesso, abbia o meno delle esperienze coscienti.

Nelle macchine artificiali si possono progettare percorsi causali input-output con tratti intermedi sofisticati, riuscendo a simulare attività anche particolarmente intelligenti, ma senza per questo produrre fenomeni coscienti. Del resto, come si è visto, lo stesso *zombie* del cervello sembra saper assolvere bene numerosi compiti intelligenti. Quindi, a rigor di termini, per un osservatore esterno i fenomeni coscienti possono apparire persino inutili o del tutto inconsistenti (Dennet 1991).

IL DIBATTITO NATURA-AMBIENTE

Tutto questo chiarisce perché molti etologi e psicologi comparati (Terrace 1984, Roitblat 1987) ritengano che gli animali non abbiano esperienze coscienti o, se anche ne abbiano, ciò sia irrilevante per la ricerca scientifica che deve attenersi all’oggettivo. Abbiamo allora che è “oggettivo” e scientificamente interessante solo quanto l’osservatore può descrivere e quindi sottoporre a sperimentazione. In altri termini, “oggettivi” sono quei prodotti comportamentali di cui l’osservatore può ricostruire il percorso di elaborazione fino agli interruttori primi, cioè ai *fattori determinanti* che ne sono all’origine attraverso serie di eventi intermedi connessi causalmente.

I fattori determinanti primi di ogni prodotto comportamentale sono tradizionalmente raggruppati in due categorie: quella dei *fattori innati o genetici* e quella dei *fattori ambientali-culturali*. Dalle due categorie discende la tradizionale dicotomia innato/acquisito (*nature/nurture*). In un passato non lontano, innatisti e ambientalisti si affrontavano con veemenza in opposti schieramenti. Attualmente lo scontro può dirsi concluso: etologi e psicologi ammettono che ogni comportamento animale e umano è il risultato composito di influenze innate e ambientali miscelate in proporzioni diverse (Campan & Scapini 2002). Comunque, per quanto miscelati, i determinanti primi della forma di ogni comportamento restano i fattori ereditari e l’ambiente.

Val la pena accennare brevemente alle conseguenze delle passate posizioni innatiste e ambientaliste sull’impostazione della questione coscienza. Per i primi etologi (Tinbergen 1951) – ma anche per una parte di quelli attuali – i comportamenti sono innati se presentano sempre la medesima forma in tutti gli individui di una specie. Sono quindi ereditari, per cui non dipendono in definitiva dagli individui, ma dai loro geni. Ma se l’individuo non può modificare a piacimento i suoi comportamenti perché stabiliti dai suoi determinanti genetici (Rothenbuhler 1964), allora neppure un eventuale *io cosciente* presente al suo interno potrebbe farlo. Pertanto, in uno scenario comportamentale rigidamente determinato dai geni, la coscienza non avrebbe alcun ruolo utile, né alcuna ragion d’essere.

Per i fautori del ruolo dell’ambiente invece, i comportamenti possono essere modi-

ficati dall'esperienza. Stimoli ambientali e culturali modellano, per apprendimento, il comportamento dell'individuo. Per la scuola comportamentista (Watson 1914, Skinner 1938) che aveva estremizzato tali premesse concettuali, tutto il comportamento sarebbe modellato dall'ambiente. Skinner, il più conosciuto esponente di questa tendenza, affermava di poter plasmare un uomo in un santo o, a suo piacimento, in un criminale. Comunque, nonostante il contrasto di vedute, il comportamentismo condivideva con la scuola innatista una medesima impostazione oggettivista. L'attribuzione, infatti, all'ambiente fisico e culturale del ruolo di determinante primo dei comportamenti dell'individuo priva di fatto l'*io* cosciente di ogni potere di influenza efficace nei processi di produzione comportamentale. I ricercatori comportamentisti credevano di poter progettare (quasi fossero essi stessi fattori genetici operanti dall'esterno) la forma del comportamento dell'individuo-cavia indipendentemente da questi. Secondo loro, l'*io* soggettivo poteva venire scavalcato come fattore ininfluenza, tanto che i termini "coscienza", "emozione", eccetera furono a lungo estromessi dal vocabolario comportamentista.

In ambito informatico, un esempio di applicazione dell'assunto del potere di influenza dell'ambiente è offerto dalle reti neurali che funzionano appunto per "apprendimento" (Rumelhart & McClelland 1988).

A partire dagli anni settanta del secolo scorso, divenne possibile una composizione delle posizioni innatista e ambientalista. Da un lato, in ambito etologico, si scopriva che anche gli istinti possono venire modificati dall'esperienza (Hailman 1967). Dall'altro, in ambito comportamentista, si prendeva atto che i comportamenti (almeno negli animali) non possono essere indefinitamente modificati per apprendimento; una sorta di zoccolo duro comportamentale mostrava di resistere ad ogni ulteriore tentativo di modifica (Breland & Breland 1966), il che faceva pensare a qualcosa di biologicamente determinato.

Si giunse così al concetto di individui "predisposti ad apprendere" (Mackintosh 1974) che permise di mescolare in proporzioni varie fattori innati e acquisiti. Divenne sempre più possibile incorporare in una visione unitaria tutti i prodotti comportamentali oggettivamente osservabili: dai comportamenti rigidi, ai meno rigidi, a quelli flessibili, ai molto flessibili.

INNATO E ACQUISITO NEGLI STUDI NEUROSCIENTIFICI

In anni recenti il vecchio dibattito innato/acquisito sembrava riemergere in ambito neuroscientifico. Da un lato, il cervello veniva inteso come una *tabula rasa*, letteralmente modellato dalle influenze ambientali, mentre dall'altro veniva concepito come un insieme di moduli adattativi innati che svolgono ciascuno, piuttosto rigidamente, funzioni specializzate sebbene fra loro integrate. A quest'ultima concezione calza particolarmente bene l'interpretazione darwinista e perciò la prospettiva evoluzionistica (Gazzaniga 1992).

Il cervello umano si comporta unitariamente come un sistema altamente integrato, con prodotti di elaborazione flessibili e intelligenti. L'influenza dell'ambiente è indubbia: basti pensare all'incidenza che hanno i fattori educativi, sociali e culturali nei processi di acquisizione del linguaggio parlato e gestuale nell'uomo. Ma è anche vero che la tesi della modularità e delle specializzazioni cerebrali e, in definitiva, dello *zombie* che è in noi, trova conferma in un'ampia casistica di deficit selettivi nelle più svariate aree del cervello. Ci sono *deficit* in cui lo *zombie* sembra prevaricare il volere dell'*io cosciente* "obbligando" il soggetto a reagire a dati stimoli esterni come fosse un automa (Lhermitte 1983); in altri, il soggetto sembra costretto a rispondere a certi quesiti in forma stereotipata, del tutto inappropriata all'*io cosciente* (Fuster 1989), e così via.

Negli ultimi anni però, anche in ambito neuroscientifico, le due prospettive oggettivistiche, dell'influsso ambientale e del rigido operare di moduli innati, tendono a comporsi in unica visione. È ormai un dato accettato, ad esempio, che l'acquisizione del linguaggio parlato sia dovuta al contributo tanto di apprendimenti culturali quanto di predisposizioni innate; queste ultime traccerebbero le linee di una grammatica universale, necessaria all'organizzazione di base di parole e frasi (Chomsky 1981, Pinker 1994). Dal canto loro, le aree cerebrali specializzate nell'elaborazione degli stimoli sensoriali, ritenute rigidamente monofunzionali, rivelano in questi anni inattese potenzialità plurifunzionali, in circostanze di necessità.

Ma anche in un'ottica ricomposta e ben armonizzata di influenze geniche/ambientali, l'*io* che ruolo ha? A che serve, in definitiva, un *io cosciente* all'individuo? Potremmo, ad esempio, intendere l'*io* come un modulo impegnato nel dare coerenza e senso di identità al flusso delle informazioni che attraversano il cervello e alle operazioni di elaborazione che sfociano in prodotti comportamentali. Ossia: che l'*io* possa servire a *illuderci* di essere noi i veri protagonisti di quei comportamenti i cui determinanti primi, in realtà, si trovano nei geni e nell'ambiente (Gazzaniga 1978). Ma bisogna osservare che il problema non è tanto, o non solo, quello di spiegare a cosa serve l'*io*, quanto piuttosto a cosa serve un *io* dotato di natura cosciente.

Oggi conosciamo relativamente bene le basi nervose delle emozioni; conosciamo abbastanza anche del modo di svilupparsi nel cervello dell'esperienza cosciente e non mancano osservazioni neurologiche a sostegno dei "filosofici" *qualia* (Ramachandran & Blakeslee 1998). Abbiamo un abbozzo di teoria dello *zombie* – o pilota automatico o individuo-macchina, che dir si voglia – per sollevare l'*io cosciente* da compiti troppo ardui e troppo finemente meccanici perché possa gestirne l'elaborazione. Infine sappiamo bene, da tempo, che gran parte delle funzioni del corpo, come l'attività renale o quella epatica, sono controllate dal sistema nervoso autonomo che opera indipendentemente dall'*io*. Dunque, in conclusione, da un lato emerge un ente cosciente che percepisce in forma *qualitativa* e che perciò risulta incommensurabile con il mondo oggettivo e inaccessibile all'osservatore esterno (sebbene se ne possa conoscere il substrato nervoso), e dall'altro un insieme di funzioni causali che possono operare con o indipendentemente dall'*io* e che possono essere descritte dall'osservatore esterno.

Il mio ragionamento parte da qui, dalla natura “assoluta”, “incommensurabile” e “non causale” (nel senso che non può essere intercettata nella sua essenza di vissuto da un osservatore esterno tramite un percorso causale) e quindi dallo stato di “indipendenza” in sé dell’*io cosciente*. Se questi aspetti, che nel loro insieme compongono la dimensione *soggettiva*, hanno reso diffidenti gli scienziati tanto che in un passato ancora recente venivano ritenuti un artificio da smontare e ricondurre all’oggettività, nel mio ragionamento essi individuano un dominio coerente e irriducibile: punto di partenza per una riflessione.

Proprio il requisito di “indipendenza” in sé, per effetto di incommensurabilità, posseduto dall’*io*, risponderebbe a ragioni di necessità funzionale. L’*io cosciente* sarebbe stato prodotto dall’evoluzione per superare i limiti e le restrizioni dell’elaborazione comportamentale basata su geni e ambiente. L’elaborazione impostata su geni e ambiente non consentirebbe di superare lo stadio di individuo-macchina, stadio neutro e indifferente, proprio di un individuo privo appunto di indipendenza dai fattori ambientali e genici e che perciò non può compiere scelte libere, avere iniziative realmente autonome, sviluppare un’autentica versatilità.

Il termine *versatilità* non è di facile definizione ma intuitivamente può indicare un livello dell’intelligenza particolarmente elevato. La psicologia cognitiva e soprattutto l’Intelligenza Artificiale (IA) individuano per l’intelligenza sottoambiti fondamentali, quali la risoluzione dei problemi e l’ottimizzazione, la conoscenza e il ragionamento logico, la capacità di pianificare e decidere – oltre alle varie forme di apprendimento e di comunicazione.

Una spartizione trasversale ritenuta importante distingue fra deterministico e indeterministico. Si può, ad esempio, distinguere fra ragionamento logico di tipo proposizionale classico e ragionamento che incorpora incertezza e vaghezza. Possiamo distinguere, in relazione al contesto, fra pianificare in ambienti controllati, perfettamente osservabili e predicibili, e pianificare in ambienti non deterministici, caratterizzati da incertezza e imprevedibilità, dove non è facile o è addirittura impossibile individuare le precondizioni necessarie a ottenere il risultato cercato. E gli ambienti complessi del mondo reale sono ricchi di aspetti non deterministici e imprevedibili.

La difficoltà di riuscire a definire l’intelligenza, in senso lato e non solo umana, è emersa in particolare nelle ricerche di IA, essendo queste più di altre costrette dalle implacabili leggi del mercato a verificare con rigore e senza tregua i propri risultati. Se vogliamo, potremmo vedere un certo parallelismo fra le peripezie dell’IA e le vicende dell’evoluzione dell’intelligenza biologica, soggetta al severo filtro della selezione naturale. Così, ad esempio, qualcosa che può ricordare gli *zombie* si ritrova nell’IA con i sistemi esperti (o “sistemi basati su conoscenza”), che sono, sì, capaci e intelligenti nelle rispettive specializzazioni – una volta fornita loro un’adeguata conoscenza del dominio – ma che mancano di versatilità per fronteggiare l’imprevedibile. Essendo puramente neutri, i sistemi esperti indicano che può esserci intelligenza, quella *zombie* in questo caso, anche senza coscienza. Nel guidare la macchina, il “pilota automatico”

del nostro cervello può sostituirsi all'*io cosciente* se il contesto risulta quietamente predicibile, cioè se il percorso non offre sorprese. Se però qualcosa, come un'improvvisa novità, interviene a turbare lo stato di predicibilità ambientale, l'*io* si riappropria all'istante del controllo della guida perché nella novità c'è bisogno di iniziativa e versatilità. E l'*io*, a differenza dello *zombie*, è *cosciente*.

Versatilità e coscienza vanno perciò insieme e la versatilità è a sua volta un requisito per affrontare situazioni complesse, non dotate di predicibilità. Dunque: ambiente non predicibile, versatilità e coscienza possono considerarsi fra loro correlati.

QUALE PROBLEMA DOVEVA RISOLVERE L'EVOLUZIONE BIOLOGICA

La complessità dell'ambiente con i suoi aspetti innumerevoli di incertezza e imprevedibilità mette costantemente a dura prova la capacità degli animali di produrre risposte adattative.

Secondo la mia ipotesi, per poter fronteggiare le sfide dell'imprevedibilità ambientale gli organismi dovettero imparare nel corso dell'evoluzione a *non* dipendere dalla guida dei determinanti primari, tanto genici che ambientali (che appunto correlano strettamente il comportamento dell'organismo all'ambiente). In altre parole, per riuscire a produrre risposte adeguate a situazioni non predicibili si rese necessaria per gli animali una svolta evolutiva radicale: spostare il riferimento dell'elaborazione comportamentale dai determinanti genici e ambientali a un determinante nuovo, diverso e alternativo a entrambi.

Siccome un simile determinante non esisteva, l'evoluzione dovette costruirlo *ex novo*, e nell'unico spazio possibile, cioè all'interno degli organismi. Inoltre, questo presunto nuovo determinante, per essere veramente tale, avrebbe dovuto possedere un pari livello di "dignità" con i determinanti genici e ambientali. Solo, infatti, a questa condizione, il supposto determinante avrebbe potuto rappresentare per l'elaborazione comportamentale un reale polo di riferimento, a tutti gli effetti indipendente dai fattori sia ambientali che genici.

Ma come ottenere un simile risultato?

Per potersi affermare nell'evoluzione biologica, il nuovo determinante dell'elaborazione nervosa avrebbe dovuto tramandarsi lungo le generazioni. Ciò significa che doveva venir progettato dai geni, essere quindi *fenotipo* degli stessi determinanti primi del comportamento. D'altra parte, come detto sopra, per funzionare da determinante, questo prodotto fenotipico avrebbe dovuto poter reggere il confronto con gli stessi geni che lo determinano (avere pari "dignità"). Dunque il fenotipo doveva risultare indipendente dai suoi stessi determinanti genici. L'evoluzione avrebbe dovuto produrre un determinante-fenotipo insieme *dipendente e indipendente* dai geni.

Come conseguire un traguardo tanto contraddittorio?

Nella mia ipotesi, la soluzione escogitata dall'evoluzione consistette nell'impostare l'economia di sussistenza del nuovo determinante su principi non coincidenti con

quelli su cui si impostano i geni e i loro fenotipi e che sono principi di economia utilitaristica, regolati dalle leggi darwiniane. Nel mondo darwiniano della sopravvivenza del più adatto, vale la regola che solo i caratteri vantaggiosi (o almeno non svantaggiosi) alla sopravvivenza dell'individuo possono sussistere attraverso le generazioni. L'economia darwiniana è quindi tipicamente utilitaristica, scandita dal principio selettivo dell'utile/non utile.

Per le forze evolutive si trattava allora di forgiare all'interno dell'organismo – sistema retto appunto da leggi utilitaristiche – un sistema fenotipico impostato su un'economia diversa, *non*-utilitaristica. In tal modo l'esistenza del fenotipo-determinante avrebbe potuto svolgersi interamente su un piano diverso da quello dell'organismo-macchina, senza dover entrare con questi “in collisione” competitiva.

Per capire come l'evoluzione abbia potuto risolvere un simile dilemma, può essere utile tornare alla questione fondamentale della coscienza, quella del *chi* nell'individuo “vede”, “ascolta”, “sente”, eccetera.

Consideriamo dei fenomeni coscienti quale il piacere di ascoltare della musica o il piacere del mangiare o quello legato alla funzione sessuale. Certe funzioni risultano gradite all'individuo perché, adempiendole, nel sistema nervoso si liberano sostanze (come la dopamina o le endorfine) che producono sensazioni soggettive piacevoli: vere droghe interne, disponibili all'occasione per il soggetto. Perciò l'individuo cerca attivamente di realizzare quelle funzioni che implicano gratificazione (Wauquier & Rolls 1976). Viceversa, evita attivamente tutto ciò che scatena ansia, paura, dolore, cioè percezioni soggettive spiacevoli.

Tutto questo però solleva la questione già anticipata: a *chi* sono diretti gli oppiacei endogeni? Per *chi* l'organismo predispose le sue droghe interne? Infatti, chi mai, quale “omuncolo” nell'organismo dovrebbe venir convinto con premi specifici a compiere funzioni che, in realtà, valgono per se stesse, trattandosi di adattamenti forgiati dalla selezione e affidati all'elaborazione di aree o moduli cerebrali specializzati, appositamente modellati per rispondere a rispettivi *input* sensoriali con elaborazioni adattative?

I comportamenti si dicono adattativi se risultano congruenti alle condizioni ambientali; se cioè – per esprimersi da ecologi comportamentali – le condizioni risultano sufficientemente predicibili rispetto ai programmi nervosi sottostanti ai medesimi comportamenti adattativi, consentendo il massimo risparmio energetico: comportamenti “ottimali”, in cui il bilancio fra l'utile e il non utile è, per effetto di selezione, il migliore possibile in quel contesto (Maynard Smith 1978). Ma in tali circostanze, come abbiamo visto, le funzioni possono essere condotte altrettanto bene dal neutro organismo-macchina o *zombie*, espressione di determinanti genici e ambientali.

Invece, nelle circostanze non predicibili, l'organismo necessita di un livello di versatilità che lo *zombie* non può offrire, e ciò implica il trasferimento dell'elaborazione a un riferimento che non siano i geni o l'ambiente.

Ecco allora che il nuovo determinante è un sistema fenotipico dell'organismo che per essere intrinsecamente “indipendente” deve fondarsi su un tipo di economia di sussistenza radicalmente diversa da quella darwiniana dell'*utile/non utile*, propria dell'organismo-macchina. I premi endogeni fondati sull'economia del *piacere/dispiacere*

costituiscono i principi generali su cui si imposta il supposto determinante fenotipico, e perciò anche gli stessi input necessari a farlo intervenire nell'elaborazione. Senza input di natura non-neutra, il nuovo sistema determinante non può intervenire nell'elaborazione comportamentale.

Così, ad esempio, il nostro *io* cosciente accetterà di condurci a un certo spettacolo musicale solo a patto che quello spettacolo lo gratifichi emotivamente (economia del piacere/dispiacere).

Per realizzare tutto questo, l'evoluzione, secondo la mia tesi che ho esposto in dettaglio in altra sede (Paoli 2002), ha seguito un percorso piuttosto usuale in natura, per quanto in questo caso alquanto singolare: *una simbiosi interna all'organismo fra il "gene" e il "fenotipo"*.

UNA SIMBIOSI INTERNA ALL'ORGANISMO FRA "GENE" E "FENOTIPO"

Data la complessità dell'argomento, qui farò solo notare che gli obiettivi necessari alla sopravvivenza del nostro organismo, come l'assumere cibo o acqua, nel momento stesso che sono conseguiti vengono dal soggetto percepiti come stati gratificanti. Tuttavia l'obiettivo utile alla sopravvivenza dell'organismo non è costituito dagli stati gratificanti percepiti dal soggetto, bensì dalle sostanze assunte con il cibo – proteine e altro – o dall'acqua.

Gli obiettivi necessari all'organismo si trovano dunque strettamente correlati a stati soggettivi particolari; ossia l'economia dell'utile/non utile si trova nell'individuo connessa all'economia del piacere/dispiacere.

Secondo la mia ipotesi, "noi", *in quanto soggetti coscienti*, siamo sollecitati a mangiare, ad esempio, un'appetitosa bistecca cotta alla brace non tanto dalla necessità oggettiva dell'assumere proteine, quanto dall'opportunità di poterla gustare e ricavarne una gratificazione soggettiva. Altrettanto vale per le altre funzioni, come la funzione riproduttiva, eccetera.

C'è un secondo aspetto fondamentale da considerare. Una necessità fisiologica, come ad esempio quella del nutrirsi, prende forma in uno stato soggettivo specifico, nel caso la "fame", che ha la proprietà di aumentare di intensità finché l'individuo non soddisfi alla necessità richiesta conseguendo l'obiettivo specifico. Lo stesso vale per la necessità di assumere acqua, che si connette alla percezione soggettiva della "sete", e lo stesso vale per numerose altre funzioni.

Ci sono stati soggettivi associati agli obiettivi conseguiti e stati soggettivi che hanno la proprietà di crescere di intensità per spingere l'individuo a conseguire quegli obiettivi. I primi hanno funzione premiante, i secondi hanno funzione di sollecito e orientante.

Gli stati orientanti non sono assimilabili a programmi comportamentali, intesi nel senso di schemi neuronali che guidano l'organismo all'obiettivo sfruttando specifici input ambientali. Essi sono piuttosto delle tensioni, delle pressioni soggettive crescenti, per smuovere l'*io* cosciente a impegnarsi a conseguire un dato obiettivo, metten-

do in atto strategie comportamentali adeguate. Ciascun stato orientante sollecita a obiettivi determinati: la fame a cibarsi, la sete all'assumere acqua, l'appetito sessuale all'accoppiamento e alla riproduzione, eccetera.

Gli stati orientanti sono pressioni soggettive potenti, ma, diversamente dai programmi comportamentali, non sono obbliganti, come possiamo constatare almeno nella nostra specie in cui gli individui, anche se affamati, possono scegliere di non mangiare o persino di lasciarsi morire di fame.

Ogni stato che aumenti di intensità sviluppando nell'individuo una pressione soggettiva crescente può essere inteso come uno stato orientante per un certo obiettivo. In questo senso possiamo interpretare le emozioni e le passioni. Aumentando di intensità, la paura sollecita il soggetto a evitare un pericolo, la rabbia lo spinge all'aggressione, l'ansia a evitare particolari situazioni, una passione amorosa lo spinge con forza a cercare l'approccio con il partner.

In breve: gli *stati di orientamento soggettivo* servono a indurre il soggetto cosciente – l'*io* dell'organismo – a fornire una prestazione per conseguire un certo obiettivo. Il soggetto, mosso dallo stato di orientamento, si impegnerà in vari modi e con varie strategie a raggiungere l'obiettivo indicato perché lo stato di orientamento non cessa di farsi sentire se lo scopo non viene raggiunto. Conseguito lo scopo, l'*io* cosciente consegue il premio endogeno associato allo stesso scopo.

La simbiosi interna si instaura dunque fra un ente fenotipico, l'*io cosciente*, che vive e sussiste esclusivamente in un dominio di percezioni soggettive, e l'organismo-macchina, ossia, in definitiva il *gene*. Mentre il dominio dell'organismo-macchina è il dominio neutro dell'oggettivo, regolato dall'economia dell'utile/non utile, il dominio dell'*io-simbionte* è regolato da un'economia di sussistenza non neutra, basata, ad esempio, sul piacere/dispiacere. L'*io* offre la sua prestazione per conseguire un certo obiettivo necessario alla sopravvivenza dell'organismo, e quindi del gene, e ne riceve in cambio un premio endogeno di natura soggettiva, quindi coerente con la natura del suo dominio di sussistenza. Qualcosa di simile allo scambio di offerte che si osserva nella simbiosi tra fiori e insetti bottinatori.

Ne consegue che, mentre l'organismo ha i suoi obiettivi utilitaristici, l'*io cosciente* ha i suoi obiettivi soggettivistici e ciò può comportare una non-coincidenza di vedute e di interessi (l'*io* può ricercare il piacere per il piacere e cercare di ottenerlo evitando di impegnarsi nella prestazione richiesta), costantemente ricompattati dalla selezione naturale.

Nel caso della simbiosi fra l'*io* e il *gene*, l'*io* viene coinvolto nei processi di elaborazione comportamentale quando la situazione ambientale rende inadeguato l'impiego di programmi preordinati (innati o acquisiti che siano): quando cioè l'ambiente si dimostra imprevedibile e occorre particolare versatilità. L'*io* viene invece ignorato quando è possibile ricorrere ai programmi già predisposti nei circuiti nervosi (è questo l'*organismo-macchina*).

In altri termini, l'attività di un individuo dotato di meccanismo simbiotico per l'elaborazione dei comportamenti risulterà un mosaico di componenti in varia misura consci e inconsci, di soggettivo e di oggettivo, come ad esempio possiamo

constatare in attività complesse quali il suonare uno strumento, lo scrivere, il parlare e via dicendo.

BIBLIOGRAFIA

- Breland K. & Breland M. 1966. *Animal Behavior*. New York, Macmillan.
- Campan R. & Scapini F. 2002. *Ethologie. Approche systémique du comportement*. Bruxelles, De Boeck & Larcier (trad. it.: *Etologia*. Bologna, Zanichelli, 2004).
- Chalmers D.J. 1995. Facing up to the problem of consciousness. In: *Toward a science of consciousness*. Hameroff S.R., Kaszniak A.W. & Scott A.C. (eds), Cambridge (MA), MIT Press.
- Chomsky N. 1981. Knowledge of language: its elements and origins. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 295: 223-234.
- Churchland P.M. 1995. *The engine of reason, the seat of the soul: a philosophical journey into the brain*. Cambridge (MA), MIT Press (trad. it.: *Il motore della ragione, la sede dell'anima*. Milano, Il Saggiatore, 1998).
- Dennet D.C. 1991. *Consciousness explained*. Boston, Little Brown (trad. it.: *Coscienza. Che cosa è*. Milano, Rizzoli, 1993).
- Carli Eddy 1997 (ed.). *Cervelli che parlano*. Milano, Bruno Mondadori.
- Fuster J.M. 1989. *The prefrontal cortex*. New York, Raven.
- Gazzaniga M.S. 1978. *The integrated mind*. New York, Plenum Press.
- Gazzaniga M.S. 1992. *Nature's mind: the biological roots of thinking, emotions, sexuality, language, and intelligence*. New York, Basic Books (trad. it.: *La mente della natura*. Milano, Garzanti, 1997).
- Hailman J.P. 1967. The ontogeny of an instinct. *Behaviour Supplements* 15: 1-159.
- Kihlstrom J. 1987. The cognitive unconscious. *Science* 237: 1445-1452.
- Lhermitte F. 1983. Utilization behaviour and its relation to lesions of the frontal lobes. *Brain* 106: 237-255.
- Mackintosh N.J. 1974. *The psychology of animal learning*. New York, Academic Press.
- Maynard Smith J. 1978. Optimization theory in evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9: 31-56.
- Nagel T. 1974. What is it like to be a bat? *Philosophical Review* 83: 435-450.
- Paoli P. 2002. *Il fantasma nella macchina. Origine, natura e evoluzione della coscienza*. Firenze, Polistampa.
- Pinker S. 1994. *The language instinct: how the mind creates language*. New York, Morrow (trad. it.: *L'istinto del linguaggio*. Milano, Mondadori, 1997).
- Ramachandran V.S. & Blakeslee S. 1998. *Phantoms in the brain* (trad. it.: *La donna che morì dal ridere*. Milano, Arnoldo Mondadori, 1999).
- Roitblat H.L. 1987. *Introduction to comparative cognition*. New York, Freeman.
- Rothentbuhler W.O. 1964. Behaviour genetics of nest cleaning in honey bees. I. Responses of four inbred lines to disease-killed brood. *Animal Behaviour* 12: 578-583.

- Rumelhart D.E. & McClelland J.E. 1988. *Parallel Distributed Processing: explorations in the microstructure of cognition*. Cambridge (MA), Bradford Books, MIT Press.
- Skinner B.F. 1938. *The behaviorism of organism*. New York, Appleton-Century-Crofts.
- Terrace H.S. 1984. Animal cognition. In: *Animal cognition*. Roitblat H.L., Bever T.G., Terrace H.S. (eds), Hillsdale (NJ), Lawrence Erlbaum Associates.
- Tinbergen N. 1951. *The study of instinct*. London, Oxford University Press.
- Watson J.B. 1914. *Behaviour: an introduction to comparative psychology*. New York, Holt.
- Wauquier W. & Rolls E.T. 1976. (eds). *Brain stimulation reward*. Amsterdam, North Holland.
- Zihl J., von Cramon D. & Mai N. 1983. Selective disturbance of movement vision after bilateral brain damage. *Brain* 106: 313-40.

Riflessioni sulle implicazioni desumibili dalla presenza di un mollusco nell'Ediacariano (=Vendiano) e sulle prime fasi della radiazione dei Metazoi

Alberto M. Simonetta

INTRODUZIONE

Fin dai tempi del Darwin, l'apparente improvvisa comparsa all'inizio del Cambriano di quasi tutti i *phyla* successivamente noti come fossili aveva destato non poche perplessità. La spiegazione che venne subito data e che venne generalmente accettata fino a qualche decennio fa è una combinazione di due ipotesi: da un lato, che semplicemente i sedimenti fossiliferi precedenti non si fossero conservati e, dall'altro, che tutti i principali *phyla* avessero acquisito caratteristiche tali da consentirne la fossilizzazione virtualmente in modo simultaneo all'inizio del Cambriano.

A questa ipotesi fu successivamente contrapposta quella di una rapidissima radiazione di tutti o quasi i *phyla* presenti nel Fanerozoico, precisamente pressoché in coincidenza con la transizione dal Precambriano al Cambriano. L'espressione "esplosione Cambriana" è stata così utilizzata in due sensi quasi diametralmente opposti e, sebbene diversi autori, come vedremo, abbiano sostenuto che il differenziamento dei vari *phyla* dei Metazoi dovesse risalire più o meno addietro nel Precambriano, si può dire che l'ipotesi di una rapida radiazione fra la fine del Precambriano ed il Cambriano inferiore è stata quella maggiormente seguita.

Oggi noi conosciamo fossili di batteri antichissimi, apparentemente intorno ai 3 miliardi di anni, e vi sono buone ragioni per sospettare che organismi viventi esistessero anche anteriormente. Le cosiddette "formazioni a Stromatoliti", assai diffuse nel tardo Precambriano, sono state riconosciute come il prodotto del progressivo accrescimento e della mineralizzazione di colonie di batteri, sostanzialmente Cianobatteri, che tuttora sopravvivono, pur ridotte a dimensioni di qualche decina di centimetri, in particolari ambienti tropicali ipersalini.

Inoltre, si sono scoperti giacimenti ricchissimi di fossili di organismi assai complessi ed anche di grandi dimensioni. Si tratta delle biocenosi a Petalonamidi, specialmente diffuse in alcune zone dell'Africa meridionale, e le cosiddette "faune di Ediacara" dal nome della prima località australiana nella quale esse furono trovate in abbondanza, ma che sono ormai note da tutti i continenti. Queste biocenosi sono precedute da organismi, quasi certamente metazoi (*Cloudina*), dei quali conosciamo

solamente lo scheletro esterno: un tubo cilindrico di materiale organico, forse debolmente calcificato, formato dalla ciclica deposizione di piccoli imbuti scarsamente mineralizzati. Naturalmente non abbiamo alcuna idea della struttura degli organismi che abitavano queste strutture; spesso ne sono state presentate ricostruzioni che si ispirano ai polipi delle madrepore e dei coralli, non tenendo conto del fatto che le teche di *Cloudina* hanno una struttura radicalmente diversa dagli scheletri di tutti gli organismi tentacolati viventi.

Oggi è stato definito un periodo, detto Ediacariano (o anche Vendiano), che corrisponde ad una fase tardiva del Precambriano ed è datato fra i 570 ed i 547 milioni di anni or sono.

È interessante notare subito, anche se dovremo ritornare su questo argomento, che queste tre biocenosi sono in sostanza mutuamente esclusive. Le formazioni a Stromatoliti non contengono virtualmente alcun altro tipo di fossile, e ciò si spiega col fatto che i Cianobatteri responsabili della loro formazione, oggigiorno e presumibilmente allora, producono sostanze tossiche che impediscono a quasi tutti gli altri organismi di colonizzare il loro ambiente. Più complesso è il problema delle altre due biocenosi: le formazioni a Petalonamidi contengono in pratica esclusivamente Petalonamidi ed un altro tipo di organismo, *Ernietta*, entrambi organismi sessili, in parte che vivevano semisepolte nella sabbia. Anche a causa delle modalità di fossilizzazione (si tratta sostanzialmente di fossili di sostituzione: il fossile, cioè, è costituito dal materiale consolidato di riempimento della cavità lasciata nel sedimento dal corpo dell'organismo vero e proprio), pur se i fossili sono tridimensionali e generalmente poco deformati, sono purtroppo formati da un materiale relativamente grossolano che impedisce di osservare chiaramente i dettagli della loro struttura. Solo molto di recente sono stati trovati materiali migliori, che, tuttavia, sono stati finora descritti in modo del tutto incompleto.

Vi è quindi stato e dura tuttora un vivacissimo dibattito fra chi argomenta che si trattava, almeno nel caso dei Petalonamidi, di organismi coloniali, che formavano colonie a simmetria complessa, fondamentalmente triradiata, e chi, invece, sostiene che si trattava di organismi sostanzialmente sinciziali, suddivisi in loculi, un po' come i più grandi Foraminiferi ed altri protozoi. Si trattava, comunque di organismi sessili che occupavano, talvolta con popolamenti assai densi, fondali sabbiosi.

Le faune del tipo "Ediacara" occupavano ambienti sabbiosi costieri poco profondi, ricoperti da un tappeto batterico, del quale, come vedremo, si nutrivano almeno alcune specie di maggiori dimensioni.

Infine, occorre ricordare che, a partire dall'Ediacariano inferiore, troviamo in taluni sedimenti le tracce lasciate da animali necessariamente vermiformi, alcuni che si spostavano in superficie ed altri che scavavano nei sedimenti.

Una caratteristica di molti degli organismi ediacariani (Fig. 1), che ha dato luogo a parecchie discussioni, è costituita dal fatto che la maggior parte di essi presenta una simmetria che, in diversi organismi sessili ed in qualcuno apparentemente planctonico, è triradiata, mentre, in quelli a simmetria bilaterale, questa è caratterizzata, tanto negli organismi sessili che in quelli mobili, da un ordinamento, per così dire, "scalettato" dei loro apparenti segmenti: se, cioè, consideriamo il piano di simmetria fonda-



Fig.1. Due degli oltre 700 fossili noti di *Kimberella quadrata*.

mentale di questi organismi, gli apparenti segmenti, anziché essere disposti simmetricamente ai due lati del piano di simmetria principale, si alternano, destro e sinistro, spostati, l'uno rispetto a quelli posti sul lato opposto, di metà "segmento" (Fig. 2).

Questo tipo di simmetria, attualmente, si ritrova solo negli adulti degli Anfiossi (Fig. 3), nei quali si realizza gradualmente a partire da una condizione larvale fortemente asimmetrica.

Si deve aggiungere che anche gli organismi di maggiori dimensioni, alcuni dei quali superano il metro di lunghezza, sono estremamente appiattiti, una condizione che, negli organismi animali attuali, corrisponde all'assenza di un efficiente sistema di trasporto dell'ossigeno, così che questo deve semplicemente diffondersi attraverso i tessuti, ciò che richiede una superficie, rispetto alla massa corporea, estremamente grande.

È stato sostenuto, specialmente dal Seilacher (a partire dal 1992) che, se non tutti, la maggior parte degli organismi precambriani e particolarmente quelli dei tipi illustrati nelle figura 2 (d-f), non fossero realmente Metazoi, ma piuttosto dei "super-protozoi" sinciziali, suddivisi in celle incompletamente separate, un po' come accade nei Foraminiferi Politalamici.

In realtà, almeno nel caso di varie specie di *Dickinsonia* e di forme affini, è stato recentemente accertato che all'interno del corpo esisteva un sistema di cavità ramificate (Fig. 2e-f), che ricorda l'intestino di alcuni Platelminti, ed in alcuni esemplari riferiti al genere *Dickinsonia* in senso stretto si osserva in qualche punto che, in corrispondenza di ciascun segmento del tegumento dorsale, vi era un corrispondente cor-

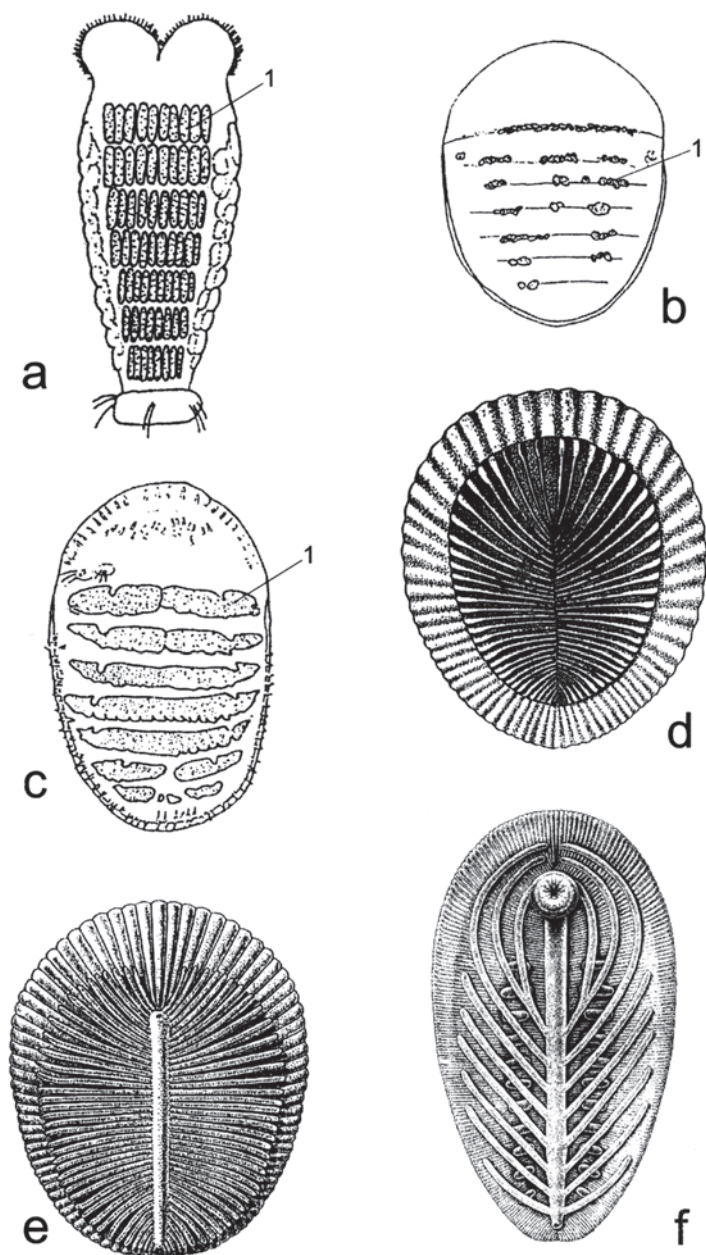


Fig. 2. a) metatrocofora di un Solenogastro in cui sono evidenti le file di placchette calcaree, destinate a scomparire, che rappresentano la conchiglia; b, c) fasi di sviluppo delle placche nei Chitonidi, apparentemente simili a quelle dello sviluppo della conchiglia di *Kimberella*: 1 – file di piccoli nuclei iniziali che gradualmente confluiscono a formare le placche caratteristiche dei Chitonidi; d) ricostruzione di *Dickinsonia costata* in visione dorsale mostrante il rivestimento dorsale ed il lembo “palleale” espanso e debordante al di sotto di esso; e) disposizione dei ciechi dorsali visti dal basso in rapporto con l’intestino assiale e con il rivestimento dorsale; si noti che, in realtà, nell’animale i segmenti erano assai più numerosi e sottili; f) schema dei diverticoli gastrici in un altro Dickinsonide.

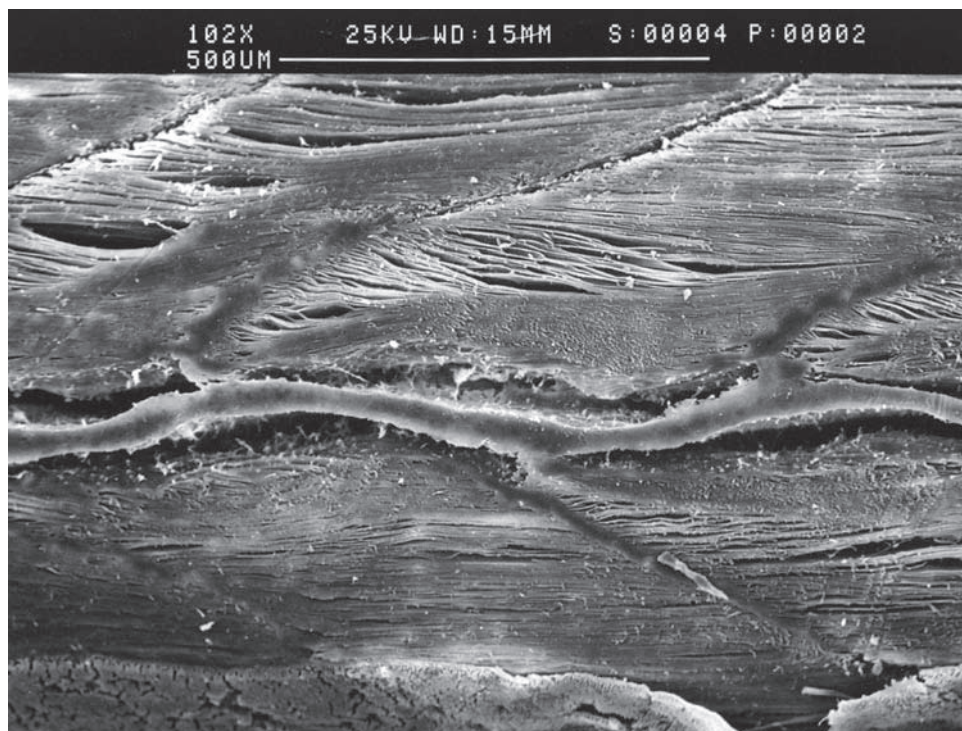


Fig. 3. La simmetria “scalettata” della muscolatura dell’Anfiosso come appare dopo aver rimossa la cute ed alla quale corrisponde anche la disposizione del sistema nervoso: si notino il setto connettivo sagittale ed i setti connettivi intermetamerici.

doncino di materiale che, data la natura del fossile, dovrebbe essere interpretato come il riempimento secondario di una cavità. Sembra certo, pertanto, che almeno in una parte dei Dickinsonidi esistevano due sistemi di cavità comunicanti con un intestino assiale: l’una, più ventrale, formata da un numero di diramazioni limitato, ma piuttosto ampie, che doveva svolgere la funzione di tubo digerente, ed una, dorsale, formata da un numero di sottili tubi, corrispondente alla segmentazione dorsale e, a mio parere, con funzione di celoma respiratorio. In ogni caso, queste osservazioni e le tracce di locomozione lasciate da taluni animali inducono a pensare piuttosto a veri e propri metazoi, sia pure con un piano di organizzazione che potrebbe essere stato anche più semplice e diverso da quello di qualunque degli attuali Metazoi triblastici.

KIMBERELLA QUADRATA GLAESSNER & DAILY 1959

Abbiamo accennato brevemente a quanto sappiamo delle biocenosi del tardo Precambriano per poter discutere più dettagliatamente delle implicazioni di quanto oggi sappiamo del genere *Kimberella*.

Kimberella (Fig. 2) è indubbiamente un mollusco: le tracce lasciate da alcuni esemplari nella loro locomozione dimostrano che gli animali erano dotati di un piede strisciante (e che siano state lasciate proprio da questi animali è provato dal fatto che si conoscono esemplari in cui, proprio al termine della traccia, vi è un esemplare di *Kimberella*, evidentemente sorpresa dall'improvviso afflusso dei sedimenti che lo hanno sepolto). Il corpo era ricoperto da una conchiglia formata da una sola valva di natura interamente organica. Appare logico interpretare la conchiglia di *Kimberella* come corrispondente al periostraco della conchiglia dei Molluschi successivi. Negli esemplari piccoli sul dorso appaiono piccoli rilievi rotondeggianti che, per quanto osservabile nei fossili, potrebbero essere interpretati come nuclei debolmente calcarizzati (Fedonkin *et al.* in preparazione). Se si accetta tale interpretazione, ci si presenta naturale il confronto con la comparsa dei primordi di formazione degli scudi dei Chitonidi (Fig. 2b,c) e delle file di placchette, destinate a scomparire, delle metatrocofore di alcuni Aplacofori (Fig. 2a). È chiaro che il mantello, come in molti Molluschi anche viventi, si estendeva al di là della conchiglia e ricopriva un solco pallio-pedale. Dalla cavità palleale sporge una plica continua che, quando è parzialmente retratta, si presenta pieghettata e che appare essere omologa alla fila di ctenidii respiratori, ad esempio, dei Chitonidi (Fig. 4).

Delle strutture interne si può dire che l'intestino era certamente diritto e piuttosto ampio, in questo simile, ad esempio a quello dei Solenogastri. Mentre in taluni esemplari si osservano le tracce di una muscolatura dorso-ventrale metamerica, sul genere di quella osservabile nei Monoplacofori, ma rappresentata da un maggior numero di paia di muscoli, in altri esemplari si osserva una serie di tracce di strutture trasversali, che potrebbero essere le tracce di una muscolatura trasversale pedale. Alquanto diverso da quello dei Molluschi viventi doveva essere l'apparato boccale. Gli esemplari attualmente disponibili ci mostrano anche tutta una serie di stadi di accrescimento. Le forme giovanili più piccole, lunghe appena pochi millimetri, sono praticamente rotondeggianti in visione dorso-ventrale e si allungano progressivamente, tanto che gli esemplari più grandi, lunghi quasi 10 cm, hanno un profilo rettangolare molto allungato, arrotondato alle estremità. Nelle forme giovanili alle quali si è accennato, si osserva spesso, all'estremità anteriore, una sporgenza che dovrebbe avere il valore di una proboscide. Il fatto che questa non sia osservabile negli individui completamente adulti potrebbe avere diverse spiegazioni che non staremo ad esaminare, dato che esse sono marginali rispetto alla tesi principale di questa nota. In diversi casi troviamo, scavati nel substrato, dei ventagli di sottili solchi appaiati e confluenti all'estremità anteriore degli esemplari di *Kimberella*, nella posizione in cui doveva trovarsi la bocca. Questi ventagli di solchi sono, in molti casi, lunghi quanto o più del fossile di *Kimberella* al quale sono collegati: pertanto si deve ritenere che *Kimberella* possedesse una proboscide fortemente estensibile e terminata da un paio di "denti". Questi ultimi potrebbero essere stati corrispondenti alla coppia di uncini che è presente in molti Caudofoveati e che viene considerata la radula di questi animali. Ora, è bensì vero che i movimenti della radula dei Molluschi sono dovuti all'azione di un complesso di muscoli protrattori e retrattori, ma le strutture attuali non consentono certo di

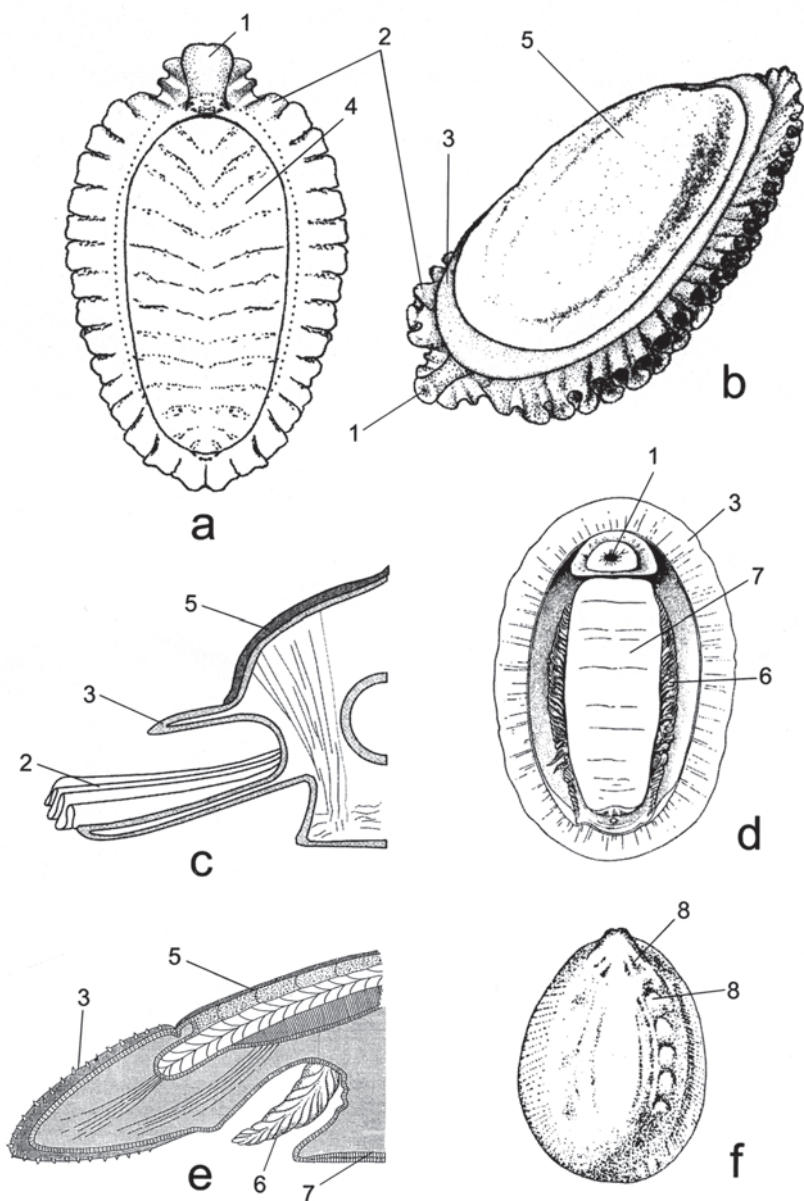


Fig. 4. a) *Kimberella quadrata*, ricostruzione in visione ventrale: 1 – proboscide buccale, 2 – lembo respiratorio, 4 – superficie ventrale del piede; b) ricostruzione in visione obliqua : 1 – proboscide buccale, 2 – lembo respiratorio, 3 – porzione del mantello sporgente oltre il margine della conchiglia, 5 – conchiglia; c) sezione schematica di *Kimberella*, stessa numerazione delle figure precedenti; d) visione ventrale di un Chitonide, stessa numerazione delle figure precedenti, 6 – ctenidi, omologhi al lembo respiratorio di *Kimberella*; 7 – piede; e) sezione trasversale di un Chitonide vivente, stessa numerazione delle figure precedenti: si notino i vari strati calcarizzati della conchiglia al di sotto del periostraco e la posizione degli ctenidi, topograficamente corrispondente a quella della plica respiratoria di *Kimberella*; f) interno della conchiglia del Monoplacoforo *Pilina*, in cui sono ben visibili (8) le tracce delle inserzioni dei muscoli dorso-ventrali e dei muscoli del bulbo boccale.

estendere una specie di proboscide che, almeno superficialmente, doveva assomigliare alla proboscide dei Nemertini Enoplii. Personalmente penso che, mentre la retrazione della proboscide dovesse essere dovuta a muscoli retrattori propri, l'estensione fosse legata ad un meccanismo idraulico, per cui la contrazione simultanea della muscolatura del corpo faceva defluire il liquido del sinceloma nella tromba, distendendola. Quale che fosse l'anatomia della proboscide, è evidente dai fossili che *Kimberella* rastrellava il tappeto batterico dinanzi a sé, rimanendo stazionaria e portandolo alla bocca o, se la proboscide sporgeva (come la proboscide nella maggior parte dei Nemertini e come la radula nei Molluschi viventi) all'interno di un vestibolo boccale. Di qui il cibo veniva convogliato all'imbocco di quello che, convenzionalmente, chiameremmo "esofago".

IL SIGNIFICATO DI *KIMBERELLA* NEL QUADRO DELLA RADIAZIONE EVOLUTIVA DELLE FAUNE PRECAMBRIANE

Vediamo ora quali sono le diverse ed importanti implicazioni della presenza di *Kimberella* nell'Ediacariano almeno 10 milioni di anni anteriormente alla comparsa dei primi Molluschi cambriani.

In primo luogo essa conferma quanto già sostenuto da Conway Morris (1993, 1997), da Bell (1997), da me (Simonetta & Insom 1993, Simonetta *et al.* 1999) e da altri, che la radiazione dei Metazoi iniziò assai prima dell'inizio del Cambriano. È infatti evidente che, se nell'Ediacariano abbiamo già dei Molluschi, e cioè dei trocoforati, la radiazione del complesso di *phyla* caratterizzato dalla larva trocofora¹ debba precedere in qualche misura la comparsa di *Kimberella* come fossile. Ciò, a sua volta, implica che, se si ammette un monofiletismo dei cosiddetti "Protostomi" e che l'origine di questi e dei Deuterostomi vada collocata in un periodo ancora anteriore, poco o molto non possiamo oggi sapere. In secondo luogo, implica che, dato che ancora nel Cambriano medio della Burgess Shale sono presenti *taxa* chiaramente appartenenti a gruppi Vendiani (*Skania* e *Thaumaptilon*, rispettivamente affini a *Parvancorina* ed a *Rangea*), la sostituzione delle biocenosi Precambriane con le biocenosi del Cambriano sostanzialmente composte dai *phyla* ancora viventi, fu probabilmente assai meno drammatica di quanto sostenuto da non pochi autori.

I fossili, dunque, confermano le tesi di quei biologi molecolari (per esempio, Wray *et al.* 1996, fra i primi, o Peterson *et al.* 2004, fra i più recenti) che hanno sostenuto che la radiazione dei principali *phyla* deve essere stata precambriana. Sarebbe oggi prematuro per lo zoologo o per il paleontologo azzardare qualsiasi ipotesi che volesse attribuire date, anche approssimative, alle radiazioni dei Metazoi, ma si deve considerare evidente che esse erano ormai in una fase avanzata alcuni milioni di anni prima dell'inizio del Cambriano.

1 Prescindiamo qui dall'importante dibattito sulle reali affinità fra larve trocofore in senso stretto e le cosiddette "pseudotrocofore".

D'altra parte, la presenza nel Vendiano (=Ediacariano) di Metazoi avanzati e di rilevanti dimensioni, che dobbiamo ritenere essere stati dotati di una fase larvale planctonica (dato che evidentemente tutti gli organismi Vendiani conosciuti erano sessili o bentonici con scarsissime possibilità di dispersione), ci pone di fronte ad un altro ordine di considerazioni.

Se consideriamo gli organismi attuali, possiamo constatare che questi possono sopravvivere per lunghi periodi alle vicissitudini ambientali su scala locale, solamente a condizione di possedere mezzi di dispersione che consentano una sufficiente probabilità di colonizzazione di quelle nicchie che si rendono via via disponibili in sostituzione di quelle che, inevitabilmente, via via scompaiono. Ciò può realizzarsi solamente se si verifica una delle seguenti condizioni: a) che gli adulti siano altamente mobili, sia per mobilità attiva che passiva, così che possano raggiungere i nuovi ambienti da colonizzare, b) che vi siano uova o altri propaguli altamente resistenti alle condizioni ambientali avverse e che possano sopravvivere a periodi di condizioni ambientali avverse e/o essere trasportati a distanza, c) che gli adulti abbiano la capacità di produrre enormi quantità di larve o di uova che disperse casualmente abbiano una pur minima probabilità di raggiungere un habitat favorevole al loro insediamento. Tutte e tre queste condizioni richiedono un elevato grado di specializzazione. Infatti la condizione a) esclude gli animali bentonici, quali erano quasi tutti i Metazoi Ediacariani² attualmente conosciuti, mentre b) la capacità di produrre una o poche uova estremamente resistenti in animali molto piccoli è attualmente una specializzazione caratteristica di animali a sviluppo diretto, per lo più appartenenti alla fauna interstiziale, qual è, ad esempio, il caso di certi piccolissimi Annelidi, di meno di un millimetro di lunghezza, di Nematodi, eccetera, tutti animali che generalmente si considerano altamente evoluti e specializzati. Fra gli animali marini bentonici, predominano largamente quelli che si riproducono mediante minute larve planctoniche, animali, cioè, a ciclo più o meno complesso. In questi animali, le larve sono prive di gonadi differenziate, anche se, di solito, possiedono una o poche cellule che appartengono alla cosiddetta "linea germinale", cellule cioè che successivamente quando la larva avrà raggiunto un sufficiente grado di sviluppo, daranno origine a quella parte delle gonadi che propriamente produce i gameti. In altri termini, per produrre un numero di gameti o di larve sufficientemente grande da assicurare il successo riproduttivo e la dispersione dell'organismo, o abbiamo animali di discrete dimensioni, diciamo di circa un centimetro di lunghezza o più, o, se si tratta di organismi molto piccoli, dobbiamo avere organismi coloniali o che, comunque, riescono a vivere in fitti popolamenti, in modo che il numero dei riproduttori supplisca allo scarso numero di gameti prodotti da ciascun individuo nella singola stagione riproduttiva.

In altri termini, riesce difficile concepire degli organismi con caratteristiche riproduttive soddisfacenti in mancanza di un grado di specializzazione strutturale o

2 Naturalmente si deve aver presente che gli ambienti in cui è stata possibile la conservazione dei fossili precambriani conosciuti non sono certamente rappresentativi di tutti gli ambienti allora esistenti: ad esempio non conosciamo alcuna biocenosi di scogliera.

comportamentale abbastanza notevole, ed è verosimilmente un errore cercare di immaginare i primi rappresentanti dei vari *phyla* come in qualche modo paragonabili per grado di complessità alle attuali larve planctoniche.

In conclusione, sembrerebbe infatti che l'ipotesi più plausibile circa l'origine dei Metazoi sia quella dell'acquisizione di una struttura tissulare (cioè di una struttura in cui il collegamento fra le cellule sia legato a giunzioni cellulari piuttosto che alla semplice coesione dei loro glicocalici e all'esistenza di un'impalcatura scheletrica in un organismo plasmodiale), che sia avvenuta a partire da un protozoo coloniale eterotrofo di grandi dimensioni. Ciò dovrebbe essere avvenuto prima dell'inizio dell'Ediacariano e, mentre la struttura a giunzioni settate, le sole che esistono attualmente nei Poriferi, apparentemente consente solamente una struttura abbastanza labile³, appare necessario ammettere che fin dall'inizio dell'Ediacariano o, poco più tardi, sia stato raggiunto un livello di organizzazione tissulare almeno paragonabile a quello dei Platelmini attuali.

Sembrerebbe, dunque, che il vecchio dilemma, se venga prima l'uovo o la gallina, per quanto riguarda gli organismi Precambriani, andrebbe risolto concludendo che i due debbano essere stati contemporanei, il che, naturalmente, ci pone una quantità di altri problemi.

BIBLIOGRAFIA

- Bell M.A. 1997. Origin of Metazoan Phyla: Cambrian explosion or Proterozoic slow burn? *Tree* 12: 1-2.
- Conway Morris S. 1993. The fossil record and the early evolution of the Metazoa. *Nature* 361: 219-225.
- Conway Morris S. 1997. Molecular clocks: Defusing the Cambrian explosion. *Current Biology* 7: 71-74.
- Dzik J. & Ivantsow A.Y. 2002. Internal anatomy of a new Precambrian dickinsonid dipleurozoan from Northern Russia. *Neue Jahrbuch Geol. Paläont. Mh.* 7: 385-396.
- Dzik J. 2003. Anatomical information content in the Ediacaran fossils and their possible zoological affinities. *Integr. Comparative Biology* 43: 114-126.
- Fedonkin M.A. & Waggoner B.M. 1997. The late Precambrian fossil *Kimberella* is a mollusc like bilaterian organisms. *Nature* 338: 868-871.
- Fedonkin M.A. & Waggoner B. (in preparazione). Redescription of the Vendian fossil *Kimberella*, based on new material from North Russia.
- Fedonkin M.A., Ivantsow A.Y. & Simonetta A.M. (in preparazione). Morphology

3 È noto che nelle spugne il corpo può essere finemente frammentato e che le cellule sono capaci di riaggregarsi e riformare l'organismo e che, addirittura, in qualche caso, la spugna può secernere dei filamenti di spongina lungo i quali migrano le cellule che, poi, via via si riorganizzano, così che l'animale può, in definitiva, lentamente spostarsi, ma non muovendo come un tutto unico, ma disaggregandosi e riorganizzandosi.

- and significance of *Kimberella quadrata* in the light of new materials.
- Peterson K.J., Lyons J.B., Nowak K.S., Takacs C.M., Wargo M.J. & McPeck M.A. 2004. Estimating Metazoan divergence times with a molecular clock. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 101: 6536-6541.
- Seilacher A. 1992. Vendobionta and Psammocorallia: lost constructions of Precambrian evolution. *Journal of the Geological Society, London* 149: 607-613.
- Simonetta A.M. & Insom E. 1993. New animals from the Burgess Shale (Middle Cambrian) and their possible significance in understanding of the Bilateria. *Bollettino di Zoologia* 60: 97-107.
- Simonetta A.M., Pucci A. & Dzik J. 1999. Hypotheses on the origin and early evolution of chordates in the light of recent zoological and palaeontological evidence. *Italian Journal of Zoology* 66: 99-119.
- Wray G.A., Levinton J.S. & Shapiro L.H. 1996. Molecular evidence for deep Precambrian divergences among metazoan phyla. *Nature*: 274:568-573.

Paleontologia e conservazione : il caso della balena della Groenlandia

Michelangelo Bisconti

INTRODUZIONE

Recenti approcci allo studio di strategie efficienti per la conservazione di specie a rischio di estinzione hanno sottolineato l'importanza di una comprensione della storia evolutiva delle entità che si suppone di dover proteggere (Crandall *et al.* 2000). In particolare, i biologi della conservazione assegnano un alto livello di priorità allo studio della filogenesi delle popolazioni o specie da proteggere perché un dettagliato inquadramento filogenetico è considerato da molti il prerequisito fondamentale per la comprensione del percorso storico che ha consentito l'evoluzione di quelle caratteristiche biologiche (siano esse morfologiche, fisiologiche, genetiche, ecologiche, eccetera) che rendono le entità da proteggere qualcosa di unico (si veda Crandall *et al.* 2000 e letteratura ivi citata).

L'applicazione di questa filosofia è diventata la norma nell'elaborazione di molti studi di genetica di conservazione per molti gruppi animali e vegetali (si veda Crandall *et al.* 2000, Hedrick 2001). Tra i mammiferi, in particolare, studi di genetica di conservazione orientati da analisi filogenetiche sono stati estesi anche a gruppi sottoposti ad altissimo rischio di estinzione come i Mysticeti (ad esempio, Malik *et al.* 2000, Rosenbaum *et al.* 2000, Wada *et al.* 2003).

I Mysticeti sono cetacei ossia mammiferi marini attualmente rappresentati da specie dotate di un particolare dispositivo anatomico che le mette in grado di filtrare piccole prede dalla massa d'acqua in cui vivono, il fanone (Sanderson & Wassersug 1993). All'interno di questo gruppo, vi sono alcune specie la cui sopravvivenza nell'immediato futuro è messa seriamente in discussione da un declino popolazionistico apparentemente inarrestabile. Tra queste si annoverano la balena della Groenlandia (*Balaena mysticetus*) e le popolazioni dell'Atlantico settentrionale della balena franca (*Eubalaena glacialis*). Nel corso degli ultimi due secoli, queste specie sono state sottoposte ad un intenso prelievo umano che ha condotto a massicce contrazioni popolazionistiche (si veda Gaskin 1986 per una revisione). Attualmente, la caccia alle balene (famiglia Balaenidae, sottordine Mysticeti, ordine Cetacea) è sostanzialmente sospesa grazie ad una moratoria internazionale alla quale tuttavia alcune nazioni non hanno mai aderito (Giappone, Norvegia), mentre altre se ne stanno dissociando (Canada) (Clapham *et al.* 1999). La moratoria ha consentito una buona ripresa delle popolazioni meridionali di balene franche (*Eubalaena australis*) mentre non è stata sufficiente

per consentire una ripresa per le popolazioni settentrionali dello stesso genere (inquadrate nelle specie *Eubalaena glacialis* ed *E. japonica*); per queste specie si sta assistendo ad un lento declino (Caswell *et al.* 1999, Clapham *et al.* 1999).

Nel caso della balena della Groenlandia, la somma degli individui appartenenti a tutti gli stock è stimata intorno alle 8200 unità essendo alcuni stock ridotti a poche centinaia di elementi (Clapham *et al.* 1999). La mortalità naturale di questa specie è compresa tra il 3 e il 7% all'anno (Philo *et al.* 1993) mentre, nella balena franca meridionale (*Eubalaena australis*), questo parametro si aggira intorno all'1-3% all'anno (Best & Kishino 1998). Le principali cause di mortalità a carico della balena della Groenlandia sono da riferirsi, direttamente e indirettamente, ad attività umane. Sebbene la caccia sistematizzata alla balena della Groenlandia sia stata drasticamente ridotta negli ultimi decenni, alcune comunità aborigene dell'Asia settentrionale e del Canada hanno continuato a cacciare individui di questa specie senza interruzione, sia pure realizzando tassi di prelievo relativamente bassi; gli Eschimesi asiatici, infatti, hanno cacciato un numero di individui variabile tra 50 e 70 all'anno mentre gli Inuit dell'America settentrionale si sono resi responsabili di un prelievo molto minore (Reeves 2002). È stato rilevato che la conservazione delle tradizioni di queste comunità aborigene è di grande importanza perché permette il mantenimento di attività economiche la cui origine è molto anteriore all'arrivo di Cristoforo Colombo nelle Americhe (si veda, ad esempio, Douglas *et al.* 2004). Tuttavia, è stato sottolineato che le attuali comunità aborigene hanno integrato moderni sistemi d'arma nei loro metodi di caccia e sono state osservate fare uso di vascelli motorizzati e di elicotteri nelle fasi di recupero delle balene uccise (Stoker & Krupnik 1993, Reeves 2002). In questo senso, il prelievo di tipo aborigeno può infliggere pesanti perdite alle già minacciate popolazioni di balene della Groenlandia. Philo *et al.* (1993) hanno inoltre documentato che un certo numero di balene della Groenlandia muore annualmente perché rimane impigliata in reti di pescatori o perché colpita dalle eliche delle navi.

È chiaro che, se gli organismi internazionali preposti alla valutazione dello status delle popolazioni di balene della Groenlandia considera questa specie come moderatamente a rischio di estinzione, allora le strategie per la sua conservazione saranno più blande rispetto a quelle adottate per specie ad alto rischio di estinzione. Il monitoraggio delle popolazioni di balenidi è in generale molto intenso (Wallace 2003), e svariati milioni di dollari vengono spesi annualmente per lo studio e per la conservazione di questi animali (Montague 1993; Fujiwara & Caswell 2002). Così, recentemente, anche tecniche di genetica molecolare sono state applicate al problema della conservazione della balena della Groenlandia al fine di ottenere stime popolazionistiche e per comprendere la storia demografica di questa specie negli ultimi due secoli (Rooney *et al.* 2001). Sorprendentemente, queste analisi hanno mostrato che la caccia indiscriminata ha provocato solo un moderato calo del numero di femmine in grado di riprodursi e che la diversità genetica di questa specie è in linea con quella che ci si attenderebbe in una specie mammaliana che si sia staccata dall'ultimo antenato a comune con la sua specie *sister* circa 5 milioni di anni fa. Una recente revisione tassonomica della documentazione fossile della famiglia Balaenidae insieme con una nuova

analisi filogenetica suggeriscono però che la balena della Groenlandia potrebbe essersi staccata dall'ultimo antenato comune condiviso con il genere *Eubalaena* molto più di 5 milioni di anni fa e questo fa pensare che le stime genetiche possano non essere del tutto corrette (Bisconti 2003, 2005).

In questo lavoro si integreranno dati paleontologici, genetici e filogenetici nel tentativo di ricostruire vari parametri utili per comprendere la storia demografica della balena della Groenlandia negli ultimi due secoli, si calcolerà una nuova stima del numero di femmine in grado di riprodursi che dovevano essere in vita prima del 1848, e si proporrà una nuova valutazione dello status della specie *Balaena mysticetus* suggerendo nuove misure di conservazione.

STUDI PRECEDENTI

Studi sulla storia demografica della balena della Groenlandia si sono tradizionalmente basati sull'esame dei libri di bordo dei capitani di baleniere. Solo recentemente informazioni di carattere più strettamente biologico sono state utilizzate per far luce sulla reale entità della contrazione popolazionistica di cui questa specie ha fatto esperienza negli ultimi due secoli. Woodby & Botkin (1993), revisionando l'evidenza relativa alla documentazione scritta dai balenieri, hanno calcolato che una popolazione di circa 50.000 individui doveva essere probabilmente presente all'inizio della caccia nel 1848. Questi autori hanno anche rilevato che non è possibile stabilire con certezza l'attendibilità dei dati di bordo soprattutto perché si tratta di una documentazione discontinua, che non tiene conto di tutti gli esemplari uccisi senza permesso e che, per forza di cose, non consente la valutazione dell'impatto dell'uccisione delle madri sulla sopravvivenza di individui giovanili.

Lo studio più recente di Rooney *et al.* (2001) si è invece basato sull'esame di un segmento di DNA mitocondriale, che è stato impiegato per ricostruire tassi di mutazione e diversità aplo-tipica nelle popolazioni attualmente viventi. Rooney *et al.* (2001) hanno prodotto una stima ancora più bassa della popolazione di balene della Groenlandia che dovevano essere presenti all'inizio della caccia sistematizzata. Essi infatti hanno proposto una popolazione di circa 16.000 unità che rappresenterebbero circa il doppio del numero totale di individui attualmente presenti nei vari stock. Questo valore si basa sull'estrapolazione di tassi di sostituzione nucleotidica per sito per anno calibrata su un tempo di divergenza dall'ultimo antenato comune con il genere *Eubalaena* (il *taxon* più vicino a *Balaena mysticetus* tra quelli attualmente viventi) di circa 5 milioni di anni. Rooney *et al.* (2001) suggeriscono quindi che la contrazione popolazionistica sia stata nell'ordine del 50% e che la diversità aplo-tipica sia sostanzialmente in linea con quanto atteso sulla base di un tempo di divergenza di circa 5 milioni di anni dall'ultimo antenato comune con *Eubalaena*. I tassi di sostituzione nucleotidica sono generalmente concordi con quelli calcolati per altri mysticeti attualmente viventi (si veda letteratura citata in Rooney *et al.* 2001, ma Roman & Palumbi 2003 per una posizione alternativa).

I risultati di Rooney *et al.* (2001) sono fortemente influenzati dalla stima del tempo di divergenza che deriva dall'analisi filogenetica di McLeod *et al.* (1993), nella cui analisi, sfortunatamente, vennero considerati solo *taxa* attualmente viventi e la documentazione fossile non giocò alcun ruolo. Studi successivi hanno mostrato che i fossili potrebbero avere una rilevanza ben più grande nella ricostruzione della storia filogenetica dei Balenidi e che una diversa interpretazione potrebbe pesare molto sul calcolo di parametri come il tasso di sostituzione nucleotidica per sito per anno e sul calcolo della popolazione di balene della Groenlandia immediatamente precedente l'inizio della caccia (Bisconti 2000, 2003).

BALAENIDAE FOSSILI

La storia evolutiva dei balenidi è documentata da un record fossile discontinuo. I più antichi resti fossili di balenidi risalgono al Miocene Inferiore dell'Argentina e consistono nel cranio ed elementi di postcraniale di *Morenocetus parvus*, un *taxon* risalente a circa 23 milioni di anni fa (Ma) (Cabrera 1926). *Morenocetus parvus* rappresenta un balenide a tutti gli effetti, ma mostra caratteri simili alla specie attualmente vivente, che è considerata il *sister taxon* dei balenidi: il neobalenide *Caperea marginata* (Bisconti 2003). Recentemente, è stata avanzata l'ipotesi che certi resti frammentari di un Cetaceo dell'Oligocene Superiore della Nuova Zelanda appartengano ad un membro primitivo di Balaenidae (Fordyce 2002), ma il reperto non è stato ancora formalmente descritto e la sua morfologia non è disponibile per analisi comparative. Finora, non sono stati pubblicati altri resti fossili di balenidi risalenti al Miocene e all'Oligocene.

La documentazione fossile diventa molto più abbondante relativamente al Pliocene, un periodo compreso tra 5,3 e 1,8 Ma. Sulla base di recenti revisioni tassonomiche dei balenidi pliocenici (McLeod *et al.* 1993, Bisconti 2003) sono riconoscibili le seguenti specie: *Balaena montalionis*, *Balaena ricei*, *Eubalaena belgica*, *Balaenula balaenopsis*, *Balaenula astensis*, e una *Balaenula* sp. proveniente dal Giappone. Il genere *Balaena*, che attualmente include la sola balena della Groenlandia, nel Pliocene contava almeno due specie diffuse in habitat a clima temperato e subtropicale. Il genere *Eubalaena*, che attualmente conta le balene franche settentrionali (*E. glacialis* e, secondo alcuni, *E. japonica*) e meridionali (*E. australis*), è noto nel Pliocene grazie a due soli reperti: uno proviene dal Belgio ed era stato precedentemente attribuito al genere *Balaena*, l'altro proviene dal Pliocene superiore basale della Toscana (Bisconti 2002). Il genere *Balaenula* che non ha rappresentanti attualmente viventi, era diffuso in tutto l'emisfero settentrionale con almeno tre specie, che si estinsero probabilmente prima dell'inizio del Pleistocene.

Da sedimenti pleistocenici (da 1,8 Ma a circa 10.000 anni da oggi) provengono resti attribuiti a specie attualmente viventi: *Eubalaena glacialis* e *Balaena mysticetus* (si veda Bisconti 2002 per la letteratura relativa).

Il record fossile dimostra che i balenidi vissuti nel passato erano alquanto diversi dagli attuali. Infatti, mentre i Balenidi attuali sono caratterizzati da dimensioni relativamente enormi (gli adulti possono raggiungere i 18-22 metri di lunghezza per svariate decine di tonnellate di peso), le forme mioceniche e plioceniche raramente superavano la decina di metri di lunghezza; in particolare, nel caso del genere *Balaenula*, la lunghezza media degli adulti si aggirava intorno ai 4 metri (McLeod *et al.* 1993; Bisconti 2000, 2002, 2003; Westgate & Whitmore 2003). I balenidi pliocenici erano inoltre diffusi in *habitat* caratterizzati da una certa varietà di clima, che andava dal temperato al subtropicale (attualmente i balenidi abitano aree a clima essenzialmente freddo mentre membri del genere *Eubalaena* vanno a riprodursi in aree subtropicali) (si veda Bisconti 2003 per un'analisi paleoecologica dei balenidi pliocenici).

FILOGENESI DI BALAENIDAE ED ETÀ DEI PRINCIPALI EVENTI DI DIVERGENZA

Le recenti revisioni tassonomiche dei balenidi attuali e fossili (McLeod *et al.* 1993, Bisconti 2003) hanno aperto la strada ad uno studio filogenetico della famiglia Balaenidae che includa il maggior numero di specie possibile. Questo tipo di analisi è stato effettuato da Bisconti (2005) su base morfologica. In questa sede verranno riportati solo i risultati generali dello studio di Bisconti (2005) e si rimanda a quel lavoro per una lista dei caratteri morfologici utilizzati e per una discussione in merito alle metodologie adottate. Qui è sufficiente dire che nell'analisi cladistica sono stati utilizzati 82 caratteri morfologici relativi a tutti i principali distretti scheletrici dei Mysticeti; negli *outgroup* sono stati inclusi rappresentanti di tutte le principali radiazioni filogenetiche di Mysticeti attuali e fossili (Balaeopteridae, Eschrichtiidae, 'Cetotheriidae', Aetiocetidae, Neobalaenidae), due protocetidi (*Protocetus atavus* e *Georgiacetus vogtlensis*) ed un Basilosauridae (*Basilosaurus cetoides*). La matrice di caratteri morfologici è stata trattata dal programma PAUP 4.0b10 (Swofford 2002) con il quale sono stati trovati i cladogrammi più parsimoniosi attraverso un algoritmo di *tree-bisection-reconnection* seguito da analisi di *bootstrap* con 100 repliche.

I risultati generali di questa analisi sono illustrati in Fig. 1 dove è mostrato l'albero di *bootstrap* proiettato su una scala temporale. In questo cladogramma si osservano due grandi radiazioni di Balaenidae: nella prima il genere *Morenocetus* è *sister* dei generi *Balaenella*; nella seconda i generi *Balaenula* ed *Eubalaena* sono *sister taxa*. È evidente quindi che, mentre nel cladogramma di Balaenidae di McLeod *et al.* (1993) *Balaena* ed *Eubalaena* formavano un clade a sé originatosi circa 5 Ma, l'inclusione di forme fossili dimostra che le linee filogenetiche che hanno condotto ai balenidi attualmente viventi sono andate in divergenza a partire da 23 Ma. Sulla base del record fossile attualmente disponibile, si può ipotizzare che il clade costituito da *Balaenula* ed *Eubalaena* si sia originato all'inizio del Pliocene (circa 5 Ma) o alla fine del Miocene. Attualmente non è possibile ipotizzare un'origine più antica per il genere *Balaena*, sebbene la sua stretta connessione filogenetica con *Morenocetus* suggerisca la possibilità di un'origine Mioce-

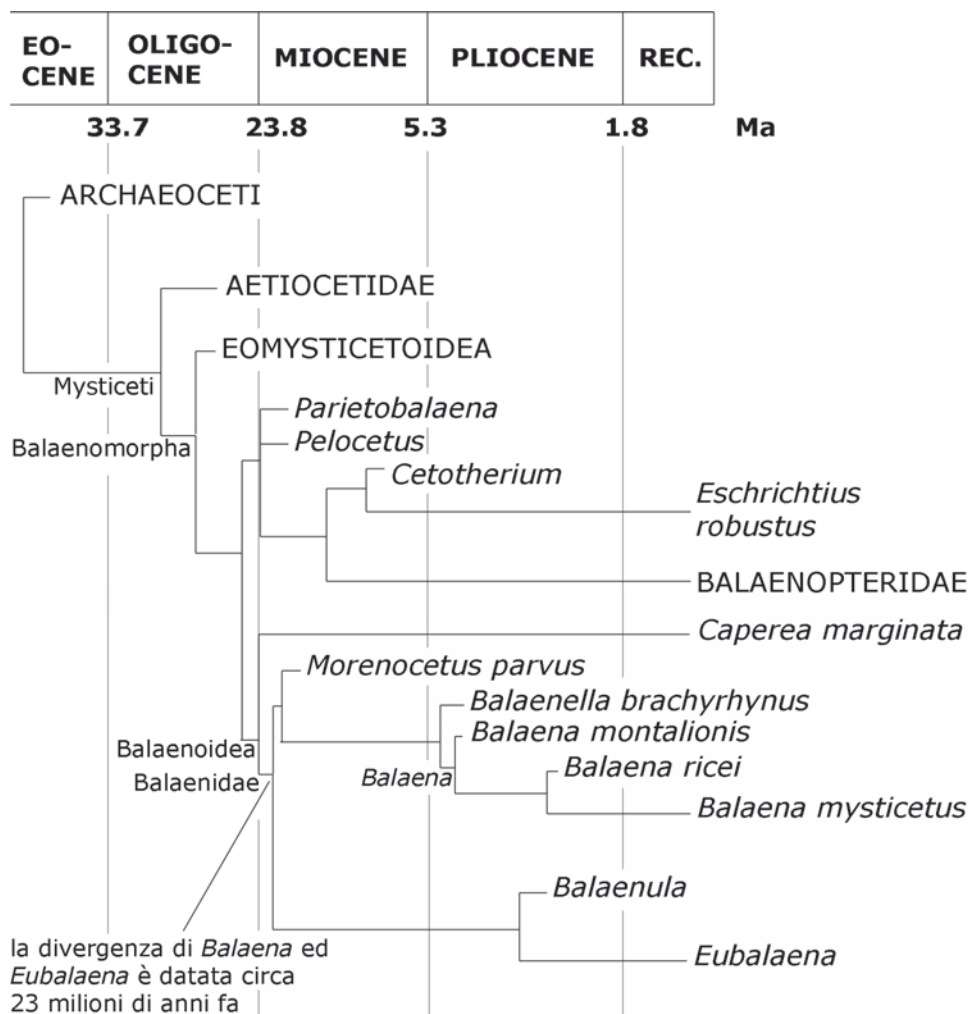


Fig. 1. Filogenesi dei Mysticeti con focus sulla famiglia Balaenidae. La filogenesi è basata sull'analisi di 82 caratteri morfologici pubblicata da Bisconti (2005). Legenda: O., Oligocene; Q., Quaternario. I numeri a sinistra delle linee verticali sono milioni di anni.

nica per questo genere. Di fatto, la documentazione fossile dei Balaenidae mostra un *gap* di circa 17 Ma (da circa 23 a circa 5 Ma), durante il quale devono essersi originati i cladi che si sono così largamente diffusi sul Pianeta nel corso del Pliocene.

RICALIBRARE LE ANALISI GENETICHE

La ricostruzione della filogenesi di Balaenidae mette in evidenza che la divergenza di *Balaena* ed *Eubalaena* dal loro ultimo antenato comune non si è realizzata intorno

ai 5 Ma; i due generi si sono separati dallo stock ancestrale intorno ai 23 Ma. Questo nuovo dato suggerisce che le precedenti analisi di genetica di conservazione effettuate da Rooney *et al.* (2001) potrebbero non essere corrette.

Sostituendo 23 Ma al valore relativo all'età della divergenza utilizzato da Rooney *et al.* (2001), si ottengono infatti risultati molto diversi. Il tasso di sostituzione nucleotidica per sito per anno si attesta infatti sui $2,608 \cdot 10^{-9}$ nucleotidi per sito per anno (minore di un fattore 10 rispetto ai risultati di Rooney *et al.* 2001). Da questo valore si ottiene una stima del tasso di mutazione nucleotidica per sito per generazione di $7,824 \cdot 10^{-5}$ nucleotidi per sito per generazione che, a sua volta, comporta la nuova stima del tasso di mutazione per aplotipo di $3,544 \cdot 10^{-5}$ nucleotidi per aplotipo. Da questi nuovi dati e utilizzando la stessa stima di Rooney *et al.* (2001) dei valori del fattore θ , si ottiene una nuova stima della popolazione efficiente di femmine pre-1848 che consiste in circa 160.000 unità, un numero maggiore di un fattore 10 rispetto alla precedente stima.

Questi risultati suggeriscono una flessione di oltre il 95% del numero di femmine efficienti dal 1848 ad oggi e mostrano che un collo di bottiglia popolazionistico si è effettivamente realizzato a carico delle popolazioni di balene della Groenlandia in poco più di un secolo e mezzo. I risultati di questo studio mostrano anche che i tassi di mutazione di *Balaena mysticetus* sono più bassi di quanto suggerito in precedenza e che quindi questa specie, in linea di principio, evolve più lentamente di altri mammiferi marini.

La presente analisi è in linea con lo studio di Roman & Palumbi (2003) nel quale si ricostruiscono le popolazioni efficienti della balenottera comune (*Balaenoptera physalus*), della balenottera minore (*B. acutorostrata*) e della megattera (*Megaptera novaeangliae*). Roman & Palumbi (2003) calcolano che, prima dell'inizio della caccia, dovessero esistere almeno 240.000 megattere, 360.000 balenottere comuni e 265.000 balenottere minori nell'Atlantico settentrionale, popolazioni, cioè, da 6 a 20 volte più grandi delle popolazioni attuali di questi cetacei. Chiaramente, cifre di questo tipo inducono a ripensare vari aspetti relativi sia alle metodologie adottate che alla nostra concezione delle catene trofiche oceaniche del passato. Infatti, come giustamente notano Roman & Palumbi (2003), l'analisi di dati genetici fornisce stime popolazionistiche di lungo termine e può ben essere possibile che il numero di individui viventi all'inizio della caccia fosse anche molto minore di quanto calcolato. Questa considerazione ha portato alcuni studiosi a dubitare della tecnica adottata (si veda Lubick 2003, per una revisione). Tuttavia, al momento non esistono serie critiche teoriche in grado di mettere in discussione la validità del metodo utilizzato da Roman & Palumbi (2003) che è anche lo stesso adottato da Rooney *et al.* (2001) e dallo scrivente. Al contrario, recenti lavori di sintesi hanno messo in evidenza la generale validità di questa metodologia proponendo test e complementi metodologici per innalzarne il potere predittivo (Edwards & Beerli 2000, McKay & Latta 2002).

Se da un lato non ci sono quindi seri problemi teorici relativi all'affidabilità del metodo impiegato, dall'altro è evidente che risultati come quelli esposti nel presente

lavoro e nello studio di Roman & Palumbi (2003) evidenziano che le catene trofiche oceaniche di circa un secolo e mezzo fa erano in grado di sostenere popolazioni di Mysticeti letteralmente enormi rispetto a quelle che sono in vita oggi. È chiaro che l'impatto antropico su questi animali è stato devastante, in primo luogo, per la caccia indiscriminata e, in secondo luogo, per la continua erosione delle risorse trofiche necessarie al sostentamento di grandi popolazioni di balene e balenottere, erosione che si concretizza correntemente in un massiccio prelievo umano a carico di animali che vivono in grandi banchi come i clupeidi e il krill (entrambi sono prede abituali di Mysticeti). Tuttavia, non è ancora chiaro se il solo impatto umano sia responsabile del massiccio declino che si evince dalle ricostruzioni delle popolazioni di Mysticeti precedenti l'inizio della caccia o se invece anche altri fattori, come cambiamenti climatici a breve e medio termine, possano avere avuto una qualche influenza.

Di certo l'integrazione di informazioni di carattere paleontologico ha consentito un radicale ripensamento della storia evolutiva della famiglia Balaenidae. L'inserimento di specie fossili all'interno di una analisi filogenetica dettagliata dell'intera famiglia ha infatti consentito la scoperta di due importanti radiazioni all'interno di Balaenidae: una costituita dalle balene franche e dal genere *Balaenula* e l'altra formata dalla balena della Groenlandia, dalle specie fossili a questa più vicine e da *Morenocetus parvus*. La particolare posizione stratigrafica di questo ultimo *taxon* rende la documentazione paleontologica dei balenidi cruciale perfino in un contesto di biologia della conservazione ed evidenzia l'importanza di una più stretta collaborazione interdisciplinare tra scienze della terra e scienze della vita nella gestione e nella progettazione di strategie di conservazione di entità biologiche a rischio di estinzione.

CONCLUSIONI

Integrando informazioni filogenetiche derivanti dalla documentazione paleontologica nel quadro di genetica di conservazione elaborato da Rooney *et al.* (2001), si ottiene una nuova stima della popolazione efficiente della balena della Groenlandia precedente l'inizio della caccia indiscriminata a questo cetaceo che è cominciata nel 1848. Le nuove stime suggeriscono che la caccia abbia comportato un massiccio collo di bottiglia popolazionistico in circa un secolo e mezzo e suggeriscono anche che i tassi di mutazione che interessano gli aplotipi di *Balaena mysticetus* siano più bassi di quanto calcolato in precedenza. Questo lascia ritenere che questa specie evolva più lentamente di altri mammiferi marini. In generale, sulla base delle nuove stime popolazionistiche elaborate in questo studio, si evince che la balena della Groenlandia è molto più a rischio di estinzione di quanto sospettato in precedenza e che sono necessarie nuove strategie di conservazione che risultino ancora più restrittive al fine di assicurare la sopravvivenza di questa specie.

BIBLIOGRAFIA

- Best P.B. & Kishino H. 1988. Estimating natural mortality rate in reproductively active female southern right whales, *Eubalaena australis*. *Mar. Mam. Sci.* 14 (4): 738-749.
- Bisconti M. 2000. New description, character analysis and preliminary phyletic assessment of two Balaenidae skulls from the Italian Pliocene. *Palaeontogr. It.* 87: 37-66.
- Bisconti M. 2002. An early Late Pliocene right whale (genus *Eubalaena*) from Tuscany (Central Italy). *Boll. Soc. Pal. It.* 41 (1): 83-91.
- Bisconti M. 2003. Evolutionary history of Balaenidae. *Cranium* 20 (1): 9-50.
- Bisconti M. 2005. Skull morphology and phylogenetic relationships of a new diminutive balaenid from the Lower Pliocene of Belgium. *Palaeontology* 48 (4): 793-816.
- Cabrera A. 1926. Cetáceos fósiles del Museo de La Plata. *Rev. Mus. La Plata* 29: 363-411.
- Caswell H., Fujiwara M. & Brault S. 1999. Declining survival probability threatens the North Atlantic right whale. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 3308-3313.
- Clapham P.J., Young S.B. & Brownell R.L. Jr 1999. Baleen whales: conservation issues and the status of the most endangered populations. *Mammal Rev.* 29 (1): 35-60.
- Crandall K.A., Bininda-Emonds O.R.P., Mace G.M. & Wayne R.K. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends Ecol. Evol.* 15 (7): 290-295.
- Douglas M.S.V., Smol J.P., Savelle J.M. & Blais J.M. 2004. Prehistoric Inuit whalers affected Arctic freshwater ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101 (6): 1613-1617.
- Edwards S.V. & Beerli P. 2000. Perspective: gene divergence, population divergence, and the variance in coalescence time in phylogeographic studies. *Evolution* 54 (6): 1839-1854.
- Fordyce R.E. 2002. Oligocene origins of skim-feeding right whales: a small archaic balaenid from New Zealand. <<http://www.vertpaleo.org/meetings/Abstracts02.pdf>>
- Fujiwara M. & Caswell H. 2002. Demography of the endangered North Atlantic Right Whale. *Nature* 414: 537-541.
- Gaskin D.E. 1896. *The ecology of whales and dolphins*. London, Heinemann.
- Hedrick P.W. 2001. Conservation genetics: where are we now? *Trends Ecol. Evol.* 16 (11): 629-636.
- Lubick N. 2003. New count of old whales adds up to big debate. *Science* 2003: 301.
- Malik S., Brown M.W., Kraus S.D. & White B.N. 2000. Analysis of mitochondrial DNA diversity within and between North and South Atlantic Right Whales. *Mar. Mam. Sci.* 16:545-559.
- McKay J.K. & Latta R.G. 2002. Adaptive population divergence: markers, QTL and traits. *Trends Ecol. Evol.* 17 (6): 285-291.
- McLeod S.A., Whitmore F.C. Jr & Barnes L.G. 1993. Evolutionary relationships and classification. In: The Bowhead Whale. Burns J.J., Montague J.J. & Cowles C.J. (eds), *The Soc. for Mar. Mammalogy, Spec. Publ.* 2: 45-70.

- Montague J.J. 1993. Introduction. In: The Bowhead Whale. Burns J.J., Montague J.J., Cowles C.J. (eds), *The Soc. for Mar. Mammalogy, Spec. Publ.* 2: 1-21.
- Philo L.M., Shotts E.B. Jr & George J.C. 1993. Morbidity and mortality. In: The Bowhead Whale. Burns J.J., Montague J.J., Cowles C.J. (eds), *The Soc. for Mar. Mammalogy, Spec. Publ.* 2: 275-312.
- Reeves R.R. 2002. The origin and character of 'aboriginal subsistence' whaling: a global review. *Mammal Rev.* 32 (2): 71-106.
- Roman J. & Palumbi S.R. 2003. Whales before whaling in the North Atlantic. *Science* 301: 508-510.
- Rooney A.P., Honeycutt R.L. & Derr J.N. 2001. Population size change of Bowhead Whales inferred from DNA sequence polymorphism data. *Evolution* 55 (8): 1678-1685.
- Rosenbaum H.C., Brownell R.L. Jr, Brown M.W., Schaeff C., Portway V., White B.N., Malik S., Pastene L.A., Patenaude N.J., Baker C.S., Rowntree V., Tynan C.T., Bannister J.L. & Desalle R. 2000. World-wide genetic differentiation of *Eubalaena*: questioning the number of Right Whale species. *Mol. Ecol.* 9:1793-1802.
- Sanderson L.R. & Wassersug R. 1993. Convergent and alternative designs for vertebrate suspension feeding. In: *The Skull*. Hanken J. & Hall B.K. (eds), 3: 37-112. Chicago, The University Press of Chicago.
- Stoker S.W. & Krupnik I.I. 1993. Subsistence whaling. In: The Bowhead Whale. Burns J.J., Montague J.J. & Cowles C.J. (eds), *The Soc. for Mar. Mammalogy, Spec. Publ.* : 2579-2629.
- Swofford D.L. 2002. PAUP - Phylogenetic Systematics Using Parsimony. Beta Documentation. Laboratory of Molecular Systematics, Smithsonian Institution. < <http://paup.csit.fsu.edu/> >
- Wada S., Oishi M. & Yamada T.K. 2003. A newly discovered species of living Baleen Whale. *Nature* 426: 278-281.
- Wallace R.L. 2003. Social influences on conservation: Lessons from U.S. recovery programs for marine mammals. *Cons. Biol.* 17 (1): 104-115.
- Westgate J.W. & Whitmore F.C. Jr 2003. *Balaena ricei*, a new species of Bowhead Whale from the Yorktown Formation (Pliocene) of Hampton, Virginia. In: Cenozoic mammals of land and sea: Tribute to the career of Clayton E. Ray. Smiths. Emry R.J. (ed.), *Contrib. Paleob.* 93: 295-312.

L'anello mancato

Luca Sineo e Daniela Carrillo

INTRODUZIONE

La nozione della stretta relazione filogenetica tra *Homo sapiens* e le “scimmie”, quelle antropomorfe in particolare, è recente. Ancor più recente, ma potremmo dire in atto, è il diffondersi di un certo convincimento, nella gente comune, relativamente a questa stretta parentela. D'altro canto, l'origine dell'uomo rimane a tutt'oggi un problema cruciale per la biologia. Centocinquanta anni di moderna ricerca zoologica, paleontologica, archeologica e, molto più recentemente, genetica ci pongono di fronte ad un dato inconfutabile: l'uomo, da un punto di vista biologico, è un primate encefalizzato con un comportamento complesso mirante alla sopravvivenza in ambiente ostile, che si definisce “cultura”.

Ciò nonostante ancora molta strada deve essere fatta nella ricerca nell'evoluzione del pensiero antropologico soprattutto nella maturazione delle nostre categorie mentali.

In tempi remoti, all'indiscussa superiorità dell'uomo, faceva seguito una tremenda curiosità verso forme mostruose simili o meno a noi provenienti da mondi sconosciuti. Ad essi erano talvolta ascritte le scimmie, tal'altra creature ibride non classificabili né come uomini né come animali.

A prescindere da intuizioni ancestrali, i primi studiosi, nel descrivere l'universo del vivente, poterono basarsi unicamente sui racconti fantastici di marinai e viaggiatori, quasi sempre popolati da mostri di diversa sembianza, come quelli di Jean de Mandeville. Nel suo *Voyage autour de la terre* (1480), questo bizzarro viaggiatore che nell'arcipelago della Dondia, narra anche in base ad antiche tradizioni,

«in un'isola vivono uomini di alta statura, come dei giganti [...], essi non hanno che un occhio al centro della fronte [...]. In un'altra isola, verso mezzogiorno, vivono delle genti che non hanno la testa e hanno gli occhi sulle spalle e, in mezzo al petto, la bocca piegata a ferro di cavallo. In un'altra isola ancora, ci sono delle genti che hanno un viso del tutto piatto, unito, senza naso, senza occhi e non hanno che due piccoli buchi rotondi al posto degli occhi e una bocca piatta, come una fessura, senza labbra. E in un'altra isola, ci sono delle genti mal fatte che hanno il labbro inferiore talmente grande che, quando vogliono dormire al sole, si coprono tutto il viso con questo ...».

Al di là delle narrazioni puramente fantastiche, l'esistenza di una possibile relazione tra l'uomo e le scimmie era risultata immediatamente evidente a chi si era addentrato negli angoli allora più sperduti del globo, ma risalgono alla fine del XVI secolo le

prime dettagliate, seppur colorite, informazioni anch'esse provenienti dai racconti di viaggi dei marinai inglesi ed olandesi.

L'interesse per l'orang-utang nasce proprio dai racconti fatti dai marinai di ritorno dall'arcipelago indonesiano che parlano di un leggendario "uomo dei boschi", traduzione dal malese del nome orang-utang. La prima descrizione scientifica apparve, a seguito di questi racconti, in *Observationes medicae* (1641), pubblicata ad Amsterdam dal professor Nicolas Tulp.

Interessatosi ai lavori di Tulp, l'anatomista inglese Tyson, nel suo celebre *Orang-outang, sive Homo sylvestris*, pubblicato a Londra nel 1699, descrive in maniera fine quello che egli, a torto, aveva considerato un orango e chiamato "Pygmie". Si trattava in realtà di un piccolo scimpanzé, che Tyson però trova «più simile ad un uomo di quanto non siano gibboni e altre antropomorfe africane» (Fig. 1).

Appare, dunque evidente come questi studi, prodromi della ricerca primatologica, siano stati fondamentali nella elaborazione di un percorso di comparazione tra l'uomo e le grandi scimmie africane (Duchet 1971). Inoltre, essi hanno sottinteso un immaginario antropologico che lega queste forme distinte, come maglie di una catena di cui l'uomo rappresenta l'ultimo anello. Si tratta allora di definire "cosa" o "quale" sia la forma intermedia che porta dall'animalità all'umanità.

LA NASCITA DEL PROBLEMA/CONCETTO "ANELLO MANCANTE"

L'arrivo in Europa dei primi esemplari di antropomorfe, nel XVI secolo, al seguito di marinai e avventurieri, aveva già stimolato la curiosità e la simpatia della gente, accrescendo al contempo però la convinzione della differenza abissale con l'uomo, prodotto eletto di una volontà superiore.

Nel suo *Systema naturae* (1758, V edizione curata dall'autore), Linneo adotta quei criteri classificatori che stabiliranno l'appartenenza dell'uomo al Regno Animale, ed al tempo stesso ne sanciranno la collocazione nell'ordine dei Primati insieme con le Antropomorfe. Il termine "Primates" però, viene scelto appositamente per indicarne il primato gerarchico nella grande catena dei viventi. Ancora, nella edizione citata, egli colloca l'orango nel genere *Homo*: *Homo troglodytes*, gettando inconsapevolmente il seme di una lunga ed accesa discussione, tuttora in atto.

Negli stessi anni, ma su presupposti diversi, il naturalista e collezionista Buffon, nella sua *Histoire naturelle* (1758), si chiede «a quale distanza da noi [uomini] dobbiamo collocare le grandi scimmie anatomicamente così simili?». Questa domanda, che egli si pose all'inizio della sua monumentale dissertazione, rimane estremamente attuale: i moderni studi di comparazione fra le specie si muovono in parte ancora in questa direzione. Sul piano concettuale, però, l'opera di Buffon non contribuì sicuramente ad aprire un dibattito scientifico sull'argomento. Infatti, anche se all'inizio egli cercò di esaminare l'uomo e la sua naturalità, è pur vero che il suo discorso si sposta troppo presto sulle facoltà spirituali che farebbero dell'uomo un essere privilegiato. Inoltre,

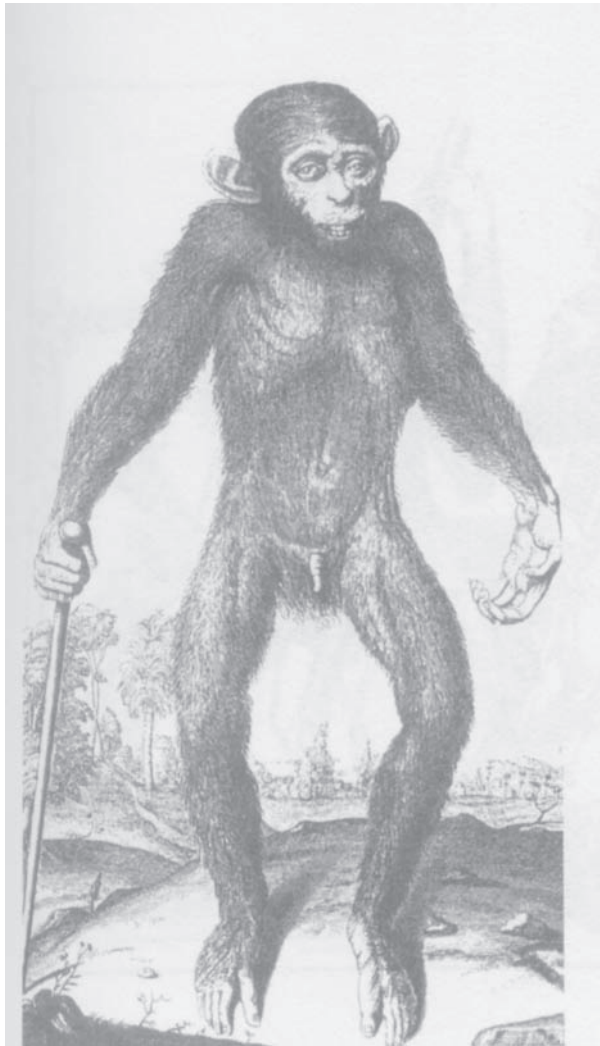


Fig. 1. “Pygmie” di Tyson [da: Tyson E. 1699, *Orang-outang, sive Homo sylvestris or, the Anatomy of a Pygmie Compared with that of a Monkey, Ape and Man*. Facsimile edition, 1966, London, Dawson].

su un piano strettamente scientifico, l’impianto filosofico di Buffon è estremamente rigido, egli non contempla la categoria del cambiamento e non prevede alcuna forma di modificazione nella specie. In questo modo, la ricerca non si muoveva ancora nella direzione della continuità, ma stabiliva una netta e imprescindibile superiorità dell’essere umano che mal poteva conciliarsi con ipotesi di forme affini non umane.

Tutto il XVIII secolo fu comunque caratterizzato dall’esigenza di secolarizzare lo studio dell’uomo, stabilirne la reale natura animale, e va da sé che l’attenzione cadde sulle forme a noi morfologicamente più simili. Diversi studiosi, contemporanei di Buffon, mostrarono particolare attenzione alle somiglianze tra uomo e antropomor-

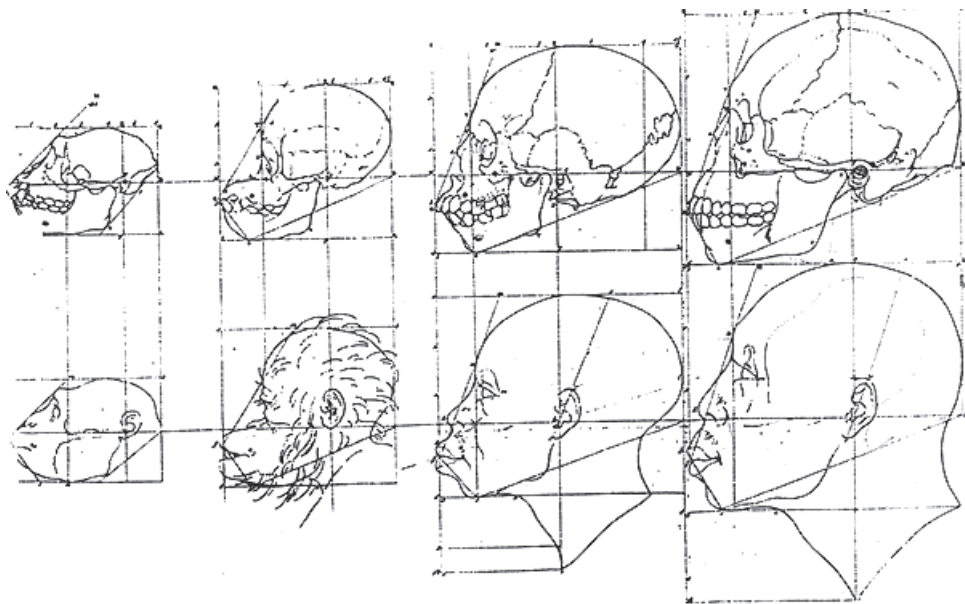


Fig. 2. L'angolo facciale di Camper [da: Camper P. 1791. *Dissertation sur les variétés naturelles qui caractérisent la physionomie des hommes des différents climats et des différents âges*. Paris, La Haye].

fe. In figura 2 è riportata una tavola di Petrus Camper (1792-1789), celebre pittore e naturalista olandese che, nella ricerca dei canoni pittorici più adatti a dipingere l'uomo, compara i crani degli uomini e di diversi animali, ponendo le antropomorfe come anello di congiunzione tra i primi e i secondi. Così egli calcola il famoso “angolo facciale”:

«Posizionando uno accanto all'altro la testa del Negro, del Calmucco, dell'Europeo e della Scimmia, mi sono accorto che una linea tirata dalla fronte fino al labbro superiore indicava una differenza nella fisionomia di questi popoli [...]. Dopo aver fatto il disegno di qualcuna di queste teste su una linea orizzontale, vi aggiungevo le linee facciali dei visi, con i loro diversi angoli. Ottenevo una testa che ricordava l'antico [il profilo classico delle statue greche]: ma quando inclinavo questa linea all'indietro [...] ottenevo definitivamente il profilo di una scimmia, di un cane e di una beccaccia».

Lo scopo di Camper era puramente descrittivo: egli cercava un modo per studiare accuratamente le proporzioni anatomiche dei crani al fine di poterli meglio rendere nei disegni. Tuttavia, anche in queste analisi, risultato di uno studio attento dei criteri classificatori di Linneo, si ritrova il principio secondo il quale la natura è ordinabile in una piramide alla cui sommità si pone l'Uomo. Camper, reputando di aver trovato un modo di classificare i crani, pensò di poterne determinare la posizione in seno alla gerarchia della natura. La volontà di trovare dei mezzi capaci di descrivere “oggettivamente” la scala del vivente, e quindi stabilire quale fosse il punto di passaggio tra l'uomo e gli altri animali, era in quegli anni condivisa da molti studiosi. In particolare, i trattati di Blumenbach (1752-1840) e Daubenton

(1716-1800) si muovono nella stessa direzione, ovvero nella ricerca di criteri classificatori che permettessero di inscrivere pienamente l'Uomo nel Regno Animale, pur sottolineandone il distacco.

Il vero scontro ideologico sulla natura animale dell'uomo si riapre un secolo dopo, con *Evidence as to Man's place in Nature* di Thomas Henry Huxley, che esce a Londra nel 1863, sulla scia della devastante teoria di Charles Darwin. L'impianto centrale della teoria darwiniana mina alle radici il creazionismo essenzialista che pervade il pensiero occidentale. L'immutabilità delle specie dopo l'evento – creazione – è il concetto che sta alla base di tutto il convincimento filosofico-scientifico fino alla fine del XVIII secolo. Cuvier, naturalista e paleontologo francese, massimo esponente di questa teoria, aveva spiegato le incontestabili evidenze fossili come risultato di estinzioni di massa, avvenute a seguito di catastrofi naturali. Il problema della comparsa di nuove forme veniva risolto dallo scienziato adducendo la colonizzazione di nuovi spazi da parte di forme rimaste per secoli segregate in ipotetiche isole lontane. Soltanto da Lamarck in poi, viene effettivamente considerata la possibilità che le specie subiscano delle modificazioni nel corso degli anni (*Philosophie zoologique*, 1809). Ciò nonostante, all'inizio dell'Ottocento il dibattito era ancora ben lungi dal coinvolgere l'uomo.

La comunità scientifica ed ecclesiastica europea, dopo la divulgazione del pensiero darwiniano, si infiamma con Ernst Haeckel (1868) ed il suo concetto dell'*anello mancante*: un organismo – non umano – ma molto umano – preludio a noi sapienti.

Ne inizia da allora una spasmodica ricerca.

Darwin, su base semplicemente deduttiva, valutando le analogie scheletriche e funzionali, dice che i parenti più prossimi dell'uomo vanno ricercati nelle antropomorfe africane (*The Descent of Man*, Londra 1871), tuttavia egli non s'impegna nel preludio (fossile) ad *Homo sapiens*.

La teoria dell'evoluzione si è diffusa rapidamente, ma molto spesso con una sorta di vizio di forma iniziale, una piccola patologia congenita e subdola, che può essere talvolta molto limitante: l'implicita presenza di un punto d'arrivo del processo, di una perfezione cui tendere. L'anello mancante, in una visione progressiva di evoluzione "tendente" verso l'Uomo, è quindi l'anello della catena della vita linneana, una catena che, in quegli anni, era vista ben tesa in senso verticale in una dimensione spazio-temporale.

In assenza di evidenze fossili, quantomeno fino alla scoperta di Dubois del *Pithecanthropus erectus* (1891), il mondo scientifico fantasma su questi quasi umani che ci hanno preceduto (dovevano necessariamente essere bruti, privi di parola, sanguinari e pronti agli istinti più bassi), allo stesso modo con cui Virey descriveva, nel XVIII secolo le popolazioni nere come se, impossibilitati ormai ad attribuire ad altri *Homo sapiens* tali comportamenti, cercassimo altri fantomatici vasi di Pandora.

Al volgere del XX secolo, la filosofia corrente vede l'Ominide come una transizione. Questo concetto, che oggi sappiamo assolutamente valido, allora, in assenza di prove, indusse ad uno dei più nocivi auto-gol della storia della scienza: il "fossile" di Piltdown.

La teoria esige un fossile chimerico tra Uomo e Antropomorfe. In assenza di autentici reperti, Charles Dawson e Arthur Smith Woodward, in pratica, idearono e

realizzarono un falso, applicando una mandibola di orango modificata ad un cranio umano storico. Tra il 1908 e il 1915, la comunità scientifica, spinta dall'entusiasmo di Arthur Keith e Henry F. Osborn, dibatté attorno a questo reperto che soddisfaceva numerose esigenze: politiche (era il primo Britannico), scientifiche (era una palese congiunzione fra uomo e scimmia), filosofiche (il cranio voluminoso e rotondeggiante indicava che – da sempre – l'uomo è stato diverso). L'auspicata precoce diversità umana indusse tra l'altro Osborn, supportato in questo da Pierre Teilhard de Chardin, noto paleontologo gesuita, a ipotizzarne un'origine eccessivamente antica (50-60 milioni di anni). Solo molto più tardi, superando l'ostilità e il protezionismo del British Museum, Wilfrid Le Gros Clark e Raymond Dart, nel 1953, dichiararono la truffa (Spencer 1990).

I FOSSILI E LA RICERCA DELL'ANELLO MANCANTE

Circa mezzo secolo prima del falso di Piltdown, nella Valle del Neander, era stato trovato uno scheletro particolarmente difforme, ma che, nel 1854, anno della scoperta, non suscitò il dovuto scalpore. L'assise scientifica del tempo mancava della categoria mentale relativa all'Uomo precedente e diverso. Lo scheletro venne frettolosamente attribuito ad un uomo deforme, o ad un cosacco al seguito delle truppe che occuparono il disfatto impero di Napoleone. Solo in seguito ai numerosi ritrovamenti, oggi noi dibattiamo su un *Homo neanderthalensis* che ha caratterizzato il panorama antropologico del Quaternario Europeo. Dobbiamo aspettare pochi anni per la prima sensazionale scoperta.

Quando l'olandese Dubois partì alla volta di Giava come medico militare, ma anche come appassionato antropologo, dichiaratamente "alla ricerca dell'anello mancante", l'impianto critico della scienza era già cambiato. La fortuna aiuta gli audaci, e Dubois, trovò nel 1894, quello che definì il *Pithecanthropus erectus*. La scelta del nome è emblematica: il sorprendente reperto coniuga caratteristiche molto ancestrali (una calotta cranica che dimostra un volume encefalico ridotto) ad altre estremamente umane (un femore moderno adatto ad un efficace bipedismo), rappresentando, per Dubois e per la comunità scientifica di allora, l'anello mancante. In realtà, oggi sappiamo che il reperto è attribuibile a *Homo erectus*, il primo che può essere definito *Homo*: bipede obbligato e notevolmente encefalizzato, palesemente euritopico vista la sua rapida ed efficace diffusione in lontani continenti.

Si apre il XX secolo, il mondo intero è pervaso da un'insaziabile sete di novità. Da Planck a Bohr, alla riscoperta di Mendel, tutte le scienze sono in fermento. Nel campo delle ricerche paleontologiche, la diffusione del darwinismo dona nuovo impulso alle campagne di scavo. Per certa parte della comunità scientifica diventa quasi impellente il bisogno di dimostrare la continuità, graduale e progressiva, dalla Scimmia all'Uomo.

Nel 1924, Raymond Dart definisce il genere *Australopithecus* (sp. *africanus*) sulla base di un reperto di cranio infantile ritrovato a Taung (provincia del Capo, Sud Afri-

ca). Sebbene il nome significhi “scimmia australe”, Dart enfatizzò le caratteristiche umanoidi di una faccia e di una dentizione di dimensioni ridotte. Sulla base della sua esperienza di anatomista, egli intuì la postura eretta dell’individuo, più eretta di quella occasionalmente assunta dalle Antropomorfe viventi. La valenza tassonomica del campione appare evidente: è l’*anello mancante*.

Da questo momento in poi, la ricerca in Africa diventa un’attività febbrile e gli scavi iniziano a distribuirsi uniformemente oltre che in Africa del Sud anche lungo il Rift.

L’Africa orientale diventa il bacino delle più sorprendenti scoperte.

Nel 1959, Louis Leakey e sua moglie Mary, scoprono, nella gola di Olduvai, *Zinjanthropus boisei* (l’uomo di Zinj, che in lingua Swahili significa “orientale”). In effetti Leakey lo definì inizialmente un “anello mancante” molto più significativo di quello descritto da Dart, salvo poi chiamarlo uomo, stante l’associazione stratigrafica con dei manufatti litici. Oggi sappiamo che si trattava in realtà di una forma di Australopithecina Robusta, vissuta circa due milioni di anni fa. Il sito darà alla luce, alcuni anni più tardi, resti di *Homo habilis* (1963) il produttore delle industrie. *Homo habilis*, da un punto di vista tassonomico è, in un’analisi lineare, ben lungi dal poter essere attribuito con certezza al genere *Homo*. Malgrado esso rappresenti un potenziale *trait-d’union* tra una specializzazione arboricola ed un bipedismo terricolo, in conseguenza del nostro concetto aprioristico di *Homo*, non è mai rientrato tra gli ipotetici “anelli mancanti”, in quanto capace di scheggiare una pietra, sulla base di un’idealizzazione (progetto).

La scoperta più sensazionale, e per mole di dati e di inferenze possibili e per l’eco mediatica scaturita, è rappresentata da Lucy. Nel 1974, uno scheletro pressoché completo di *Australopithecus afarensis*, mostra agli scienziati un post-craniale palesemente adatto alla deambulazione bipede. Lucy (3,2 milioni di anni), diventa ben presto, il termine di paragone e il punto di partenza per nuove interpretazioni.

«*The wonderful story of Man’s journeying’s towards his ultimate goal*» (G. Ellioth Smith 1919, in: Durant 1981). Malgrado tutto, sembra palese, al volgere del XX secolo, che l’evoluzione degli Ominidi non procede in senso lineare. La catena del divenire, tanto semplice e soddisfacente, con un punto di arrivo rassicurante, l’uomo, è in effetti una complessa ramificazione di forme coeve (Wood 2002), spesso diverse, e inopinatamente longeve, quale conseguenza di spinte adattative radicali. Inoltre, forme di Australopithecina, che si pensava caratterizzassero gli ambienti aridi a est del Rift si sono trovate anche molto ad ovest. Questi reperti non necessariamente negano l’ipotesi di Coppens che attribuiva un ruolo attivo alla Rift Valley nell’induzione del processo di ominazione, quale adattamento alle mutate condizioni ambientali, ma semmai ribadiscono l’estrema duttilità delle forme e l’efficacia dei mosaici scheletrici che le contraddistinguono.

Il XXI secolo è provvido di novità: recenti descrizioni di *anelli mancanti* hanno ulteriormente spostato la divergenza umana, dallo stock ancestrale, ben oltre i 7 milioni di anni: *Ardipithecus ramidus* (5,8 milioni di anni), *Orrorin tugenensis* (6 milioni di anni), *Sahelanthropus tchadensis* (6-7 milioni di anni), fino al *Pierolapithecus catalanus* (13 milioni di anni).

Da Dubois ad ora, in centotredici anni, i ricercatori hanno quindi enfaticamente annunciato una ventina di volte la scoperta dell' "anello mancante", cinque volte negli ultimi quattro anni, anticipando al contempo l'insorgenza degli Ominidi di oltre cinque milioni di anni e trovando sempre un rappresentante più antico, sempre "molto umano".

LA GENOMICA NELLA RICERCA DELL'ANELLO MANCANTE

Se il problema rimane la storia evolutiva dell'uomo e, secondo quanto detto finora, un intrinseco bisogno di trovare il punto di passaggio dall'animalità all'umanità, un contributo fondamentale è arrivato dallo sviluppo delle tecniche di genomica e dalle sue applicazioni nel campo della comparazione. Lo studio si sposta quindi sul piano delle distanze genetiche tra uomo e antropomorfe.

Negli anni sessanta, le pionieristiche comparazioni, cromosomiche e quindi genetiche tra i due gruppi hanno dimostrato che i nostri più vicini parenti sono le grandi scimmie africane, come predetto da Darwin un secolo prima. Le prime analisi immunologiche hanno posizionato la separazione tra Uomo e grandi scimmie africane, a circa dieci milioni di anni fa (Goodman 1963), dato coerente con le recenti acquisizioni in campo paleontologico. Al momento della sua proposizione, questa lontana separazione è stata oltremodo controversa, sia per la scarsità dei reperti paleontologici a supporto dell'ipotesi, sia per l'erronea convinzione di un'origine asiatica degli Ominidi (Simons 1961).

Le tecniche del bandeggio cromosomico negli anni settanta, insieme con i metodi ad alta risoluzione sviluppati negli anni ottanta, hanno lasciato pochi dubbi sul fatto che lo scimpanzé e il gorilla siano molto più vicini all'uomo di quanto non sia l'orangutan (Chiarelli 1962, Marks 1992).

Oggi diciamo «siamo scimpanzé al 98,5%»! Questo è il *leit-motiv* della divulgazione e di certa parte del moderno riduzionismo estremo: si tratta di un'affermazione sensazionale, cruciale per la sua forza e per il peso che ha nel dibattito filosofico, ma per altro triviale (non erronea, come vorrebbe qualcuno). Si basa, infatti, su una valutazione – rozza ma efficace – dell'omologia tra il DNA di uomo e scimpanzé (e di altre Antropomorfe), studiata alla fine degli anni Ottanta da un gruppo di ricercatori di Yale, negli USA.

Oggi realizziamo che la straordinaria somiglianza descritta tra i due genomi era ovvia, stante la vicinanza filogenetica di questi Primati. D'altro canto, l'omologia del nostro genoma con quello di *Caenorhabditis elegans* (un Nematode i cui fossili sono databili a ben oltre 200 milioni di anni fa) è pari a circa il 50%, dato molto più impressionante, ma che non sconvolge l'opinione pubblica quanto la vicinanza con lo scimpanzé (dal quale gli Ominidi si sono separati molto di recente, presumibilmente per una "scelta ecologica" legata alle mutate condizioni climatiche dell'Africa subequatoriale).

Questo approccio sembra quindi dimostrarci che l'anello mancante è sempre stato sotto i nostri occhi: è lo scimpanzé di Tyson che cammina appoggiandosi ad un bastone.

Ma, recentemente, la prestigiosa rivista *Nature* ha pubblicato un impegnativo e preciso studio del cromosoma 22 di *Pan troglodytes*, lo scimpanzé comune, e dell'ortologo umano, prodotto da un consorzio di ricerca internazionale (The Int. Consortium Chrm. 22, 2004). Lo studio dimostra che i due cromosomi (cioè i genomi) sono solo apparentemente simili. Si prefigura, così, una crescente definizione di un problema già noto: genomi simili si differenziano per loro caratteristiche intrinseche fini, che non sono necessariamente quantitative o qualitative. Gli autori concludono allora che le differenze genetiche riscontrate nella comparazione tra le sequenze e le possibili funzioni, di *Homo* e di *Pan*, sono più complesse di quanto atteso.

La genomica comparata ricostruisce faticosamente quanto è scritto su un'enorme stele: conosciamo l'alfabeto che vi è inciso, ma dobbiamo ancora imparare le regole della sintassi e della sua lettura, nonché il recondito significato di alcune parole.

CONCLUSIONI

«... neither the palaeontological, nor the genetical, nor the archaeological records as they now stand can tell us exactly when, where, or how ...» (Howells 1967).

Sebbene siano passati quasi quaranta anni, la valutazione di Howells rimane drammaticamente attuale. Siamo sicuri di dover trovare l'anello mancante? Ma anche se ci riuscissimo, saremo mai sicuri di averlo trovato?

Malgrado la nostra posizione nella natura sia oggi ben più chiara, dobbiamo chiederci perché continuiamo nella ricerca dell'anello mancante: forse manteniamo inconsciamente il concetto nel tentativo di trovare un momento di conferma della nostra diversità? O è solo un vezzo semantico?

Stiamo appena incominciando a superare una delle nostre più forti barriere mentali: non riusciamo a prescindere dal "mito dell'eroe", dal concetto prometeico che comunque noi possediamo gli strumenti per governare la natura (*il Mondo*); nonostante le evidenze fossili ci parlino della nostra evoluzione, non riusciamo ad accettare in pieno che il nostro essere culturale sia strettamente correlato al nostro essere biologico. In definitiva, l'*anello* potrebbe non rappresentare un motivo di congiunzione ma di ribadita separazione.

RINGRAZIAMENTI

Questo lavoro è tratto dalla relazione "L'Anello mancato", presentata da L.S. in occasione del XII incontro di Biologia Evoluzionistica, Firenze, febbraio 2004. Gli autori sono molto grati al Prof. Pietro Omodeo per i commenti preziosi. Gli autori ringraziano F. Lo Scalzo per il contributo nella discussione.

BIBLIOGRAFIA

- Camper P. 1791. *Dissertation sur les variétés naturelles qui caractérisent la physionomie des hommes des différents climats et des différents ages*. Paris, La Haye, p. 12.
- Chiarelli B. 1962. Comparative morphometric analysis of primate chromosomes II. The Chromosomes of anthropoid apes and of man. *Caryologia* 15: 99-121.
- De Mandeville J. 1993. *Voyage autour de la terre*. Tradotto e commentato da Christiane Deluz, Paris, Les Belles Lettres, pp. 153-154.
- Duchet M. 1971. *Anthropologie et histoire au siècle des lumières*. Paris.
- Durant J. 1981. The myth of Human Evolution. *New Universities Quarterly* 35: 425-438.
- Goodman M. 1963. Serological analysis of the systematics of recent hominoids. *Human biology* 35: 377-436.
- Howells W.W. 1967. Explaining Modern Man: Evolutionists vs. Migrationalists. *Journal of Human Evolution* 5: 577-596.
- Leakey L.S.B., Tobias Ph. & Napier J.R. 1964. A new species of genus Homo. *Nature* 202: 5-7.
- Marks J. 1992. Genetics and relationships among the apes and humans. *Current biology* 2: 883-889.
- Simons E.L. 1961. The phyletic position of *Ramapithecus*. *Postilla* 57: 1-9.
- Spencer F. 1990. *Pittdown: a scientific forgery*. Oxford, Oxford University Press.
- The International Chimpanzee Chromosome 22 Consortium. 2004. DNA sequence and comparative analysis of chimpanzee chromosome 22. *Nature* 429: 382-388.
- Tyson E. 1699, *Orang-outang, sive Homo sylvestris or, the Anatomy of a Pygmie Compared with that of a Monkey, Ape and Man*. Facsimile edition, 1966, London, Dawson.
- Wood B. 2002. Who are we. *New Scientist* 26, Oct. 2002: 44-47.

Quale futuro per l'umanità?

Brunetto Chiarelli

Fra le molte riflessioni che ciascuno di noi dovrebbe fare, oltre alla casualità della propria esistenza, vi è il problema dell'attuale impatto della nostra specie sul mondo della Natura e del suo futuro.

Questi sono problemi che i naturalisti antropologici si devono porre e devono porre all'attenzione dei colleghi umanisti ed agli economisti seri.

Con la scomparsa dei nostri cugini Neandertaliani, che a mio avviso potrebbe essere stata causata da una epidemia prionica (morbo di Creutzfeldt) perché carnivori e molto probabilmente anche cannibali, ma dotati di grande spiritualità (avevano sacralizzato il concetto di morte), l'Eurasia e l'intero Globo viene invaso dall'*Homo sapiens sapiens* (quello cosiddetto anatomicamente moderno, cioè noi) (Chiarelli 2004).

La storia demografica di questa nostra specie è ora ricostruita con molti dettagli dal punto di vista numerico, migratorio, genetico, adattativo e culturale. Essa compare intorno a 300 mila anni fa nella Rift Valley africana (il crogiolo di molte specie animali e anche umane) e immediatamente tende a diffondersi con susseguenti ondate migratorie. È possibile presumere che essa abbia avuto contatti e scambi genetici con popolazioni umane precedentemente stanziate in regioni diverse. Anche con le popolazioni di Neandertaliani questi scambi sono stati a più riprese evocati, ma mai provati. Più che le differenze fisiche probabilmente hanno giocato importanti ruoli le differenze culturali e le differenti abitudini alimentari.

Comunque, l'impatto demografico, incentrato su un'economia di caccia e raccolta fu relativamente lento fino al Neolitico, quando intorno a 10.000-8.000 anni fa con la introduzione dell'agricoltura e dell'allevamento esso diviene esponenziale tanto che in meno di 8.000 anni (350 generazioni) passa da 50 milioni a 300 milioni (all'epoca di Cristo, A.D.) (Tabella 1).

L'incremento numerico delle popolazioni umane tuttavia rimane relativamente lento durante tutto il Medioevo anche per le molte epidemie che costantemente colpivano le popolazioni urbanizzate (14 secoli, 70 generazioni). Infatti, all'epoca dei grandi viaggi e della scoperta dell'America, la popolazione mondiale non doveva superare i 500 milioni.

È con l'inizio della rivoluzione industriale e le migliorate condizioni igienico sanitarie, a cominciare dalla metà del XVII secolo, che si ha una decisa accelerazione dell'incremento della popolazione mondiale. Nel 1835 (dopo sole 15 generazioni) l'umanità raggiunge un miliardo di individui, due miliardi nel 1925 (90 anni dopo, in 4-5 generazioni) e si incrementa a sei e più miliardi nel 2000 con una triplicazione in soli 75 anni (2-3 generazioni) (Chiarelli 2003).

Tabella 1. Popolazione mondiale dal Paleolitico Inferiore a oggi

| <i>Cronologia</i> | <i>La popolazione mondiale In milioni di persone</i> | <i>Indice di accrescimento della popolazione</i> |
|-----------------------|--|--|
| Pleistocene Inferiore | 0,8 | 0,00007 |
| Pleistocene Medio | 1,2 | 0,0054 |
| Pleistocene Superiore | 6,0 | 0,0100 |
| Pleistocene Finale | 9,0 | 0,0033 |
| Neolitico | 50,0 | 0,085 |
| A.D. | 300,0 | 0,046 |
| 1300 | 400,0 | 0,022 |
| 1650 | 553,0 | 0,371 |
| 1750 | 800,0 | 0,44 |
| 1800 | 1000,0 | 0,52 |
| 1850 | 1300,0 | 0,54 |
| 1900 | 1700,0 | 0,80 |
| 1950 | 2500,0 | 1,74 |
| 1977 | 4300,0 | 2,01 |
| 2000 | 6100,0 | 3,02 |

Durante gli ultimi due secoli (dal 1800 al 2000) all'aumento demografico contribuiscono in modo determinante anche l'aumento della speranza di vita alla nascita, per l'accumulo delle risorse e il controllo che l'Uomo riesce ad attuare sull'ambiente.

Gli ultimi 50 anni devono infatti, essere considerati come un periodo a se stante non solo per l'enorme aumento del tasso di incremento demografico annuo, ma anche per il fatto che esso è principalmente a carico di alcune zone geografiche. L'aumento della popolazione riguarda, infatti, principalmente i continenti africano, asiatico e sudamericano, mentre in Europa i tassi di incremento tendono a rimanere costanti ed anzi anche a diminuire.

I tempi di raddoppio della popolazione, che solo pochi secoli fa era di migliaia di anni, è ora dell'ordine della decina di anni.

Secondo le previsioni dell'ONU e della World Bank, le attuali tendenze sono destinate a continuare ancora per diversi decenni. La popolazione mondiale dovrebbe raggiungere otto miliardi di persone fra il 2020 e il 2025. Anche se il tasso di fecondità si stabilizzasse rapidamente intorno ai 2,1 figli per donna (il livello di rimpiazzo fra generazioni), la popolazione mondiale raggiungerà comunque dieci miliardi di individui entro il 2050 a causa dell'intervento della durata della vita.

La situazione è tuttavia anche più allarmante per il fatto, che mentre il tasso di fecondità dovrebbe tendere a ridursi, la speranza di vita alla nascita tende ad aumentare, soprattutto in quelle nazioni che più stanno contribuendo all'aumento della popolazione. Secondo le proiezioni dell'ONU, infatti, fino al 2025 il 70% del previsto aumento di popolazione si avrà in sole 20 nazioni in via di sviluppo: India, Cina,

Nigeria, Pakistan, Bangladesh, Brasile, Indonesia, Etiopia, Iran, Zaire, Messico, Tanzania, Kenya, Vietnam, Filippine, Egitto, Uganda, Sudan, Turchia e Repubblica Sudafricana.

Qual è il numero complessivo di persone che la Terra è capace di sostenere? Esistono fattori o dati che permettono di determinare questo limite?

Ognuno di noi pesa sull'ecosistema Terra in media 2000 calorie al giorno fra alimenti, controllo della temperatura ambientale ed energia per facilitare i movimenti (Chiarelli 2003). Da questo calcolo, è facile rendersi conto degli eventi disastrosi che la nostra specie sta provocando sugli ecosistemi terrestri e che questa situazione è al livello di collisione senza ritorno, a meno che non si proceda ad un innovativo controllo delle risorse alimentari, con profonde innovazioni biotecnologiche (per esempio Organismi Geneticamente Modificati, OGM) e con innovativi metodi di produzione di energia (idrogeno) (Chiarelli & Rivola 2005).

Questo nuovo fare impone nuove norme etiche che meglio rispondano alla relazione con gli altri esseri che con noi condividono la loro esistenza su questo Pianeta. In qualche modo, una codificazione di norme che includa non solo l'interazione fra individui umani, ma anche l'intero ecosistema terrestre come quelli proposti dalla Bioetica Globale che l'*Internations Institute for the Study of Man* ha elaborato su ispirazione di A. Leopold (Chiarelli 2005).

L'Umanità ha tempi molto stretti per pianificare in modo responsabile l'incremento demografico e il suo conseguente impatto sulla biosfera, ed è bene che vi rifletta rapidamente.

Scienziati, politici, religiosi ed economisti devono ora responsabilmente rivedere le loro posizioni sui problemi dell'interazione della nostra specie con l'ambiente e sui limiti per uno sviluppo demografico sostenibile.

L'Uomo deve ora riconsiderare e ripensare il concetto di Natura. L'Etica deve trovare una dimensione biologica allargando i concetti etici al Mondo Naturale, al fine di liberarlo dal predominio e dallo sfruttamento ad opera dell'Uomo. Il fine è quello di favorirne la nostra sopravvivenza su questo Pianeta.

BIBLIOGRAFIA DI RIFERIMENTO

- Chiarelli B. 2003. *Dalla Natura alla Cultura*, Vol.III. *Uomo, Ambiente e società oggi*. Padova, Piccin Editore.
- Chiarelli B. 2004. Spongiforme encephalopathy, cannibalism and Neanderthals extinction. *Human Evolution* 19: 81-92.
- Chiarelli B. 2005. Le basi biologiche ed evoluzionistiche dell'etica e quelle storiche della morale. *Quater Coronati* 5: 33-51.
- Chiarelli B. & Rivola S. 2005. Evoluzione Energetica: dal Petrolio all'Idrogeno. *Sistema Naturae* 10, EDAP Pontecorboli Editore.

Animalità

Silvia Amodio

Mi piace perdersi nello sguardo degli animali che fotografo,
si dice che gli occhi siano lo specchio dell'anima

La mia intenzione, fin da bambina, era di fare la ricercatrice, possibilmente in qualche luogo sperduto dove avrei potuto stare a contatto con gli animali selvaggi e camminare a piedi scalzi. Dopo la tesi alle Hawaii sulle competenze linguistiche dei delfini, ho iniziato a fare reportage di animali per varie riviste sia settimanali che mensili. Un lavoro molto interessante che mi ha consentito di incontrare animali e persone, che altrimenti non avrei potuto avvicinare, e di soddisfare la mia insaziabile curiosità verso queste tematiche.

Mancava però qualcosa che caratterizzasse il mio lavoro, che lo distinguesse dagli altri e che andasse oltre la necessità di riportare una notizia. Qualcosa che unisse passione e creatività. Nasce in questo modo, contemporaneamente all'attività giornalistica, l'idea di ritrarre gli animali come fossero persone. Solitamente gli animali vengono ritratti a colori per evidenziarne la bellezza e le varietà cromatiche: io ho pensato di lavorare con il bianco e nero per concentrarmi sugli aspetti più intimi e poetici dei miei soggetti.

Strada facendo ho capito che per me è importante riuscire a fare una "bella" fotografia, secondo i criteri più tradizionali: una buona tecnica, una buona stampa eccetera, ma ancora di più è instaurare, ogni volta, un rapporto, una relazione con il soggetto che voglio ritrarre. Perché è questo che dà il senso a quello che faccio, che dà un significato etico e filosofico al mio lavoro. Mi viene in mente una frase di J.M. Coetzee che ho letto recentemente nel suo libro *La Vita degli Animali*:

«la serietà per un certo genere di artisti, è il bisogno di unire elemento estetico ed elemento etico».

Ogni volta, con cani, gatti, ma anche con giraffe, zebre, rinoceronti e ippopotami, succede qualcosa di nuovo, di imprevisto e magico.

Non ho mai fatto esercizi di meditazione ma sono sicura di andarci vicino quando fotografo: sono talmente concentrata da non sentire più il freddo, la fame, il caldo, perdo totalmente la cognizione del tempo, divento sorda e cieca, la mia testa si sgombra di pensieri e preoccupazioni, sono sola, completamente sola, con l'animale che voglio ritrarre.

Allo stesso tempo i miei sensi sono amplificati, come se riaffiorassero dal passato più remoto: gli odori, i rumori, ogni piccolo movimento non mi sfugge, mi sento un

tutt'uno con l'animale. E l'animale fa lo stesso con me: mi studia, mi osserva, mi scruta, si avvicina, mi annusa, mi sfiora, cerca un contatto con gli occhi o con il corpo.

Si crea nell'aria una leggera tensione che unisce i nostri sguardi, anche solo per una frazione di secondo; in quel momento capisco di essere stata accettata, e solo allora posso scattare la mia fotografia, molto spesso una sola.

Ecco perché quasi tutti i miei soggetti mi guardano per simboleggiare questa unione, questa continuità tra me e loro, dunque tra il nostro mondo e il loro.

È un'attesa molto intensa e, in un certo senso, romantica.

Un aspetto che mi preme sottolineare è che sono io ad andare incontro all'animale e non viceversa, io mi adatto ai suoi tempi, ai suoi bisogni e rispetto le sue paure. Non mi piace l'idea di portare l'animale da me, magari in uno studio e sottoporlo a stress. Capita che queste circostanze vengano a mancare e che l'animale, specialmente se poco abituato alla presenza dell'uomo, sia diffidente: allora non lavoro, non sono disposta a fare una fotografia ad ogni costo. Ma capita anche il contrario: che gli animali siano espansivi, curiosi, abbiano voglia di giocare, come resistere? Approfizzo del privilegio, accetto l'invito e, anche in questo caso, non scatto neanche una fotografia. C'è la Gina, per esempio, una volpe del deserto, ospite in un parco che frequento, che essendo stata rifiutata dalla madre è stata allevata a mano. Essa ha conservato una forte curiosità verso gli umani, nonostante sia poi stata reintrodotta con successo in un gruppo già esistente. È da parecchi anni che vorrei fare un ritratto alla Gina, perché sono sicura che, per via di quelle orecchie sproporzionate, verrebbe una fotografia bellissima; ma appena mi avvicino scodinzola, si arrampica in braccio, mi lecca, si mette a pancia all'aria, si intrufola tra le gambe si infila nello zaino, annusa l'attrezzatura ... abbandonano l'idea e l'assecondo nel gioco.

Con il mio lavoro vorrei suggerire di spostare l'attenzione dall'oggetto – il modo in cui solitamente guardiamo gli animali – al soggetto. Il soggetto del mio ritratto è l'animale: esattamente come se fosse un soggetto umano, cerco di cogliere quel non so che, quella luce negli occhi, quell'espressione che rende un ritratto più intenso di un altro.

La differenza sostanziale sta nel modo in cui approccio il soggetto: nel caso degli umani, affinché il ritratto sia ben riuscito, la persona deve essere a proprio agio, rilassata e per questo il fotografo deve interagire, parlare, fare in modo di creare questa atmosfera; nel caso dei soggetti animali invece la mia presenza deve essere discreta, delicata, non invadente, silenziosa, rispettosa.

Attenzione, le mie foto non sono "rubate", l'animale è perfettamente consapevole della mia presenza, inoltre, a differenza dei fotografi naturalisti, a me non interessa cogliere atteggiamenti e situazioni che abbiano anche un contenuto etologico. Il mio soggetto è completamente estrapolato dal contesto in cui vive, a me non interessa di che cosa si nutre e in che periodo dell'anno si riproduce, mi interessa la sua anima, la sua identità.

Questo concetto è rafforzato dal nome comune o proprio, nel caso degli animali domestici, e da quello scientifico, come a rivendicare una propria individualità, una precisa collocazione in questo mondo, un nome e un cognome, un piccolo segno che ci distingue dagli altri e che dovrebbero avere tutti.

Esattamente come noi, gli animali hanno una storia, un vissuto.

C'è quindi una duplice e simbolica prospettiva nel mio lavoro, attraverso l'obiettivo io/noi li guardiamo, ma anche loro ricambiano lo sguardo. Ci fissano, quasi a metterci alle strette, ci impongono una riflessione e ci invitano a un atteggiamento più umile. Uno spunto per abbandonare una visione del mondo antropocentrica per lasciare spazio ad una biocentrica.

Molto spesso quando si parla di animali e, più specificatamente, quando si affrontano argomenti complessi e controversi che riguardano i sentimenti e le emozioni, si rischia di entrare nel ginepraio dell'antropomorfismo.

Per quel che mi riguarda la fotografia risolve il problema. Premettendo che il mio lavoro non pretende di dare un contributo scientifico ma artistico, l'immagine è indubbiamente un mezzo semplice ed efficace per comunicare a tutti, con tutti, senza problemi di lingua e senza il bisogno di molte spiegazioni. Molti visitatori dopo aver visto le mie fotografie in mostra sono un po' "imbarazzati": in particolare davanti alle Antropomorfe riconoscono spesso un parente o un amico e senza rendersene conto commentano quello che osservano in termini di visi e facce, non più musi. Il mio gioco di accorciare le distanze, di trovare un filo che ci lega a loro in qualche modo emerge e di questo sono molto felice. Uso metodi e tecniche tradizionali perché sarebbe troppo semplice modificare le fotografie con il computer. Per questo mi piace la macchina fotografica, mi consente di congelare l'attimo, di riportare la realtà esattamente com'è, dunque se alcuni animali sembrano somigliarci è perché così stanno le cose. Sono solo un tecnico che fa da tramite. La fotografia è memoria, è una testimonianza obiettiva.

Mi viene spesso chiesto se proietto i miei sentimenti, in realtà lavoro con sentimento, è diverso.

Quando fotografo, spesso mi concentro sui dettagli, sui particolari, per invitare ad un'osservazione attenta e minuziosa, un modo di pensare e di vedere quello che ci sta intorno. Noi tutti sappiamo riconoscere un animale da un altro, ma quando si scende nei dettagli la faccenda si complica: com'è fatto lo zoccolo del cammello, l'orecchio dell'ippopotamo, l'occhio dell'elefante? Allora ci accorgiamo che siamo abituati a percepire ciò che ci circonda nel complesso senza approfondire. Invece la giraffa sembra sorridere, il piede dell'ippopotamo sembra un fiore disegnato da un bambino e l'orecchio del rinoceronte sembra il fiore di una calla.

Un buon esercizio, soprattutto per i bambini, privati molto spesso di una qualsiasi relazione con gli animali.

Molti filosofi e scienziati hanno dato il loro contributo per dimostrare che gli animali soffrono, pensano, provano emozioni. Darwin, nell'Origine dell'uomo, scrive:

«... per quanto grande sia la differenza che passa tra la mente dell'uomo e quella degli animali più elevati, è differenza solo di grado e non di qualità ... i sensi e le intuizioni, le varie emozioni e facoltà, come l'amore, la memoria, l'attenzione, la curiosità, l'imitazione, la ragione, di cui l'uomo va orgoglioso, si possono trovare in una condizione primitiva o anche ben sviluppata negli animali inferiori».

Da allora innumerevoli libri, più o meno controversi, sono stati scritti e numerose ricerche sono state condotte sull'argomento.

Ma è proprio necessario? Quando guardo i soggetti che ritraggo – di cui molti dettagli mi appaiono solo successivamente, in camera oscura – e in particolare i loro sguardi mi chiedo come sia possibile avere dubbi sulla loro capacità di pensare e di provare emozioni. Non ho bisogno di uno scienziato che mi dimostri che condivido con uno scimpanzé oltre il 98% del patrimonio genetico, e quindi, molto probabilmente, anche un aspetto emozionale. Mi basta osservare. È naturalmente una provocazione, ben vengano gli studi che danno sostegno e legittimano il mio pensiero, però vorrei che il rispetto verso gli animali e la natura in genere andasse oltre questo, che fosse qualcosa di profondamente radicato nelle nostre coscienze.

Spesso si tende ad avere rispetto e compassione per gli animali che ci stanno più simpatici, che sono “carini” e intelligenti; il giudizio è filtrato dalla nostra posizione antropocentrica e dalle nostre proiezioni antropomorfe. Vorrei si superasse questo limite.

Non siamo più abituati al rapporto quotidiano con gli animali, un problema enfatizzato negli ultimi decenni dall’urbanizzazione e dall’industrializzazione, che ha allontanato gli animali dai centri abitati segregandoli in aree appositamente costruite per loro, basti pensare agli allevamenti intensivi. Un allontanamento cognitivo oltre che spaziale, dove l’uomo si pone al di sopra di questa gerarchia trattando l’animale come oggetto, come “cosa” o merce di cui ne è il consumatore finale.

Rimangono i *pet*, i nostri animali d’affezione, talvolta cresciuti in casa come bambini senza tenere conto delle loro esigenze etologiche, sui quali proiettiamo le nostre solitudini e frustrazioni e il peggio della nostra società. Cani che indossano cappotti alla moda, che vanno dal toelettatore per cambiare colore del pelo e che non escono di casa se non vengono prima abbondantemente profumati. Negli ultimi anni il giro d’affari creato intorno agli accessori per animali è cresciuto considerevolmente.

Il mio lavoro è un pretesto per parlare in termini interdisciplinari. Ho preparato un’animazione con testi e foto che, grazie alle moderne tecnologie, posso facilmente presentare durante convegni e congressi scientifici. Data la natura intenzionalmente ibrida e il linguaggio neutrale dell’arte, il lavoro è stato presentato in seminari d’arte ma anche in convegni scientifici, nazionali e internazionali. Nonostante qualche diffidenza iniziale, è sempre stato accolto con entusiasmo e ha creato l’occasione per interessanti dibattiti.

Credo che il fatto di inserire ufficialmente e con pari dignità nel programma un lavoro artistico e dai forti contenuti emozionali, sia una scelta coraggiosa da parte degli organizzatori. Sappiamo tutti che in taluni ambienti accademici, sia all’Italia che all’estero, l’aspetto emotivo è fortemente inibito e considerato un ostacolo agli studi e alle ricerche; il rischio è di perdere credibilità. Così, molti studiosi sono costretti a soffocare un aspetto che a mio avviso è un contributo fondamentale e non un limite.

POSTFAZIONE

di Pietro Omodeo

Le riunioni del Gruppo di Biologia Evoluzionistica sono state sempre informali, hanno sempre offerto una libera tribuna per esporre non solo le proprie conclusioni ormai messe a punto, ma anche incertezze, dubbi ed incredulità che potevano essere superate parlandone e discutendone. Purtroppo la scarsità di tempo, ed anche il trovarsi all'improvviso di fronte a temi e argomentazioni non prevedibili, hanno spesso ridotto le discussioni a poco o a niente.

Dell'ultima riunione, Felicità Scapini ha curato gli atti, e così si possono considerare con agio i vari contributi e pesarne il valore. Di conseguenza, si è stimolati a intervenire a favore o contro.

Poiché alcuni contributi, o per il titolo che portano, o per il loro contenuto, o per tutte e due le cose, possono aver lasciato interdetto il lettore, aggiungo qui un commento esplicativo. Credo di poterlo fare dato che ho partecipato a molte riunioni del gruppo e ho seguito l'evoluzione di alcuni dei temi più controversi.

* * *

Il secolo da poco trascorso ha visto uno straordinario sviluppo della biologia e della genetica in particolare. Quest'ultima, tra tutte, è stata la disciplina portante, la più coltivata, quella che ha dato più frutti e quella che ha più profondamente influito sul moderno modo di vedere il mondo e la natura.

Nell'appassionata costruzione della genetica è apparso, tuttavia, indispensabile aggranciare a norme sicure e tagliar corto con discussioni sterili che avevano resa lenta e faticosa la crescita della biologia germanica alla fine dell'Ottocento. Norme sicure per la crescita erano le "leggi di Mendel" e le discussioni sterili nascevano dal fatto che l'ereditarietà biologica era un concetto nuovo che molti studiosi avevano concepito in modo diverso e poco produttivo.

Per tale complesso di circostanze molti genetisti hanno rifuggito dialettica trincerandosi dietro un "credo" che l'incessante susseguirsi di successi ha trasformato in ortodossia, munita di un suo "dogma centrale".

Nella seconda metà del Novecento, per di più, i principi della genetica evoluzionistica sono stati coinvolti e stravolti dall'"affare Lysenko". Si tratta di uno scandalo che non riguardava tanto le idee sballate dell'autore (sciocchezze ne sono state sempre dette e scritte tante, basta evitarle girandoci attorno, magari turandosi il naso), quanto il fatto che Lysenko, per averla vinta contro avversari molto meglio preparati di lui, si

era appellato all'autorità governativa e questa autorità – nella persona di Stalin – era intervenuta a suo favore con mano assai pesante. Del deprecabile fatto si è prontamente impossessata la propaganda della *guerra fredda* che ha compiuto purtroppo un errore analogo a quello dei sovietici: ha “mobilitato” studiosi poco seri, ed anche qualcuno di rilievo, i quali sono intervenuti distorcendo nozioni e idee del passato in modo da convincere che non solo le sciocchezze di Lysenko, ma anche certe linee di indagine e certe concezioni erano eresie che venivano dal mondo del male. Decenni di propaganda che esaltavano i santi e dannavano gli empi hanno creato una situazione equivoca che sarà difficile dipanare, così come è difficile dipanare tutti i conflitti che coinvolgono una fede.

Della etichettatura in buoni e in cattivi, anzi in pessimi, ha fatto le spese lo stesso Charles Darwin. Infatti, quando qualcuno dei teorici del nuovo orientamento, che chiameremo ultradarwiniano, è andato a leggere i suoi scritti, si è accorto che il celebrato naturalista era stato ‘contaminato’ dall'*errore di Lamarck* e aveva accettato proprio il principio della trasmissione ereditaria dei caratteri acquisiti dal soggetto. Alla scomoda constatazione è stato posto rimedio dicendo che alcune delle tesi che compaiono negli scritti di Darwin sono ‘non-darwiniane’. Di conseguenza a qualcuno il grande naturalista è cominciato ad apparire un mostro di incoerenza, uno schizoide tipo Dottor Jeckill/Mister Hyde.

* * *

L'insofferenza verso questa situazione è descritta nelle prime pagine del contributo di Damiani e Della Franca, che, con incisiva chiarezza, scrivono “Del resto molti scienziati neodarwinisti si ritengono depositari della ‘verità’ scientifica e rifiutano qualsiasi discussione che possa mettere in crisi le loro certezze”.

Essi reagiscono chiedendosi: “Può la Scienza produrre una teoria unificata del semplice mondo deterministico della fisica classica e degli imprevedibili sistemi complessi della biologia?” Dopo questi interrogativi Damiani e Della Franca ricercano “un principio ordinatore, chiamato ‘anticaos’ da Kauffman”. La risposta unificante si troverebbe nella *Teoria binaria* di Damiani legata a modelli matematici e in particolare alla *sintropia* di Fantappiè.

A suo tempo ho almanaccato a lungo su questi modelli matematici e ho dovuto concludere (nel 2000) che la sintropia, ormai vecchia di 65 anni, risulta basata su un impiego erraneo del concetto di ordine introdotto da Needham fin dal 1931 (Needham 1931; 1936). Tale concetto, che è tuttora moneta corrente della biologia teorica, non può essere di vero aiuto al biologo evoluzionista.

Tuttavia non dimentico che le idee esposte da Maupertuis a metà del Settecento e quelle esposte da E. Giglio-Tos all'inizio del Novecento a proposito di molecole suscettibili di autoriproduzione (anche con varianti) e del loro ruolo nei fenomeni ereditari sono state accolte a loro tempo con scetticismo ed avversione. Oggi, invece, dopo aver ricevuto conferma sperimentale, simili idee hanno rivoluzionato la genetica e l'intera biologia. Questo ricordo mi vieta – anche se persisto nello scetticismo – di

censurare le idee di Damiani e Della Franca che, del resto, non contrastano con quelle apprezzate dai cultori dell'autopoiesi (nella versione recente).

* * *

Alla sintropia di Fantappiè si era appellato in un suo antico scritto, Roberto Fondi, il quale però la lascia da parte nell'articolo che qui presenta. Egli preferisce attaccare non l'evoluzionismo in sé, ma le basi logiche con cui oggi viene presentato ed anche il concetto di specie oggi in uso.

Che molti studiosi di evoluzione siano, e siano stati, disattenti al rigore logico è certamente vero (Mayr però ha molto contribuito a far chiarezza) ed anch'io me ne sono lamentato e ho cercato di rimediare. Avendo però pubblicato su riviste di filosofia le mie considerazioni, queste sono sfuggite ai naturalisti, e forse anche ai filosofi. Convegno comunque che sia opportuno, ed anche urgente, che l'esame logico dell'intero corpus evoluzionistico venga ripreso.

Quanto alla critica dell'odierno concetto di specie, debbo convenire ancora una volta con Fondi, tuttavia nel contesto evoluzionistico il problema non appare grave e l'urgenza di rimediare manca, dato che da Rensch (1929) e Kleinschmidt (1930) in poi tanto i naturalisti quanto i genetisti sono stati attenti a considerare le popolazioni e non le specie come protagoniste dei processi evolutivi ed hanno trattato a parte i processi di speciazione con la relativa insorgenza di barriere riproduttive

Entrando quindi nel merito delle concezioni di Fondi troviamo che egli, da paleontologo, asserisce che la paleontologia rivela soprattutto discontinuità e non avvalorata certamente la visione del continuum presente in tutte le concezioni evoluzionistiche tradizionali, ma fornisce l'immagine di miriadi di 'segmenti di esistenza' tra loro separati. Sono tutti paralleli, questi segmenti, ed io li ho sistematicamente cercati ed elaborati per renderli obliqui e congiungerli, proponendo così rapporti di parentela, di filiazione. Questo procedimento non è un prodotto di fantasia, è un onesto lavoro scientifico purché si pongano le discontinuità in rapporto con obiettive (e quindi non soggettive) necessità di trasformazione della popolazione (estinta) al fine di adeguarsi a un forzato cambiamento di ambiente. Purché si pongano ad esempio, in rapporto con un passaggio dal mare all'acqua dolce, dall'acqua dolce alla terraferma, dalle terre emerse all'ambiente di caverna, oppure con un mutamento delle condizioni ambientali quali l'aumento della concentrazione di ossigeno, la transizione da un ambiente di foresta pluviale a un ambiente di savana o di steppa, la comparsa di nuovi predatori, e via dicendo.

C'è chi percepisce una successione di note staccate come una melodia, c'è chi è incapace di cogliere la *durée*, come direbbe Henry Bergson, e continua a percepirla come successione di note staccate. Anche i paleontologi italiani incontrano difficoltà a fare un passo di questo tipo e cogliere il divenire. Ne danno testimonianza gli atti del Convegno sull'Evoluzione organizzato nel 1959 a Ferrara da Piero Leonardi, ordinario di Geologia in quell'ateneo, e molti scritti che sarebbe lungo citare. E', in certo modo, una questione di scuola e ritengo che come tale vada esaminata e discussa. Fondi, comunque, sia per contrastare le grette applicazioni del determinismo, sia per cogliere

l'aspetto fondamentale dell'evoluzione conclude "proponendo una chiave di lettura olistica – o, se si preferisce, organicista o sistemica del divenire dei viventi".

Il ricorso all'olismo, in questo ruolo, è certamente singolare, ma tanto Michele Sarà quanto Felicità Scapini ne parlano nei rispettivi contributi.

* * *

Il contributo di Michele Sarà è quello di uno studioso che possiede una vasta conoscenza diretta e meditata dell'evoluzionismo moderno. Egli, seguendo percorsi diversi da quelli sopra considerati, giunge a condividere le proteste di quelli che lamentano la greve ortodossia che da cinquant'anni impaccia la ricerca sull'evoluzione dei viventi, ma lo fa in tono pacato. Forse perché non ritiene opportuno indulgere in aspre polemiche interne proprio nel momento in cui l'evoluzionismo viene bersagliato in sede politica.

Sarà caldeggia un evoluzionismo che comprenda anche l'evoluzione dei pianeti, delle stelle, delle galassie, dell'intero cosmo. È un programma che trova antecedenti nella filosofia evoluzionistica di Spencer e dei suoi più diretti seguaci e che è di estrema importanza per la biologia. Basti pensare a quanta chiarezza ha introdotto nel discorso evoluzionistico la tettonica a zolle della moderna geologia, la migrazione dei continenti e la precisa datazione degli eventi geologici (e quindi dei resti fossili dei viventi); basti pensare al contributo dato dall'astrofisica al problema dell'origine della vita con la tesi della formazione degli elementi chimici più pesanti del litio nelle fornaci stellari e con l'immagine dei pianeti come ammassi delle scorie di quelle fornaci.

Va tuttavia sottolineato, affinché simile sincretismo divenga proficuo, che l'evoluzione dei viventi presenta un aspetto del tutto singolare a causa del fatto che essi si riproducono e che ciascuno di essi è munito a questo fine di un patrimonio genetico (o di un programma ontogenico se si preferisce). E va anche sottolineato, e con forza, che a causa di questa peculiarità ai viventi il determinismo fisico-chimico si applica con regole diverse, molto diverse, da come si applica agli oggetti della fisica e della geologia. Non è solo conseguenza della loro complessità, io sostengo: questo statuto speciale delle piante, dei microrganismi e degli animali è conseguenza del fatto che essi dipendono non solo dal flusso di materia ed energia, ma anche dal flusso d'informazione.

Michele Sarà compie anche una coraggiosa rivalutazione dei temi che si usa chiamare lamarckiani. Della necessità di indagare in quella direzione sono anch'io profondamente convinto, ma proprio per questa convinzione ritengo giusto puntualizzare storicamente alcuni aspetti della ereditarietà biologica, oggi ignorati o distorti.

* * *

L'ereditarietà dei caratteri acquisiti è una credenza che ci è documentata fin dall'inizio del Cinquecento. Questa credenza deriva dal fatto che chi nel lontano passato si è occupato di questo argomento ha usato, come paradigma dell'ereditarietà biologica, l'ereditarietà dei beni patrimoniali.

Come un genitore col suo lavoro accumula beni di fortuna – si è riflettuto –, beni che per legge verranno trasmessi ai suoi eredi naturali, così un atleta, un artigiano, un artista, per legge di natura, trasmette alla sua discendenza naturale le doti che ha acquistato col proprio lavoro: vigore fisico, abilità tecnica, talento artistico. Simile modo di vedere è stato accolto da tutti coloro che si sono occupati di ereditarietà biologica a partire da Amerigo Vespucci, Girolamo Cardano, Michel de Montaigne, fino a Lamarck (cf. Omodeo 2001). Lamarck ne ha ricavato le leggi dell'uso e del disuso (forse qualcuno l'ha preceduto) e vede in esse un motore della trasformazione della specie.

Anche Charles Darwin, come suo nonno Erasmus, ha accolto il principio dell'ereditarietà dei caratteri acquisiti, e soprattutto di quelli comportamentali. Egli però, a causa delle sperimentazioni compiute su vari organismi, e a causa delle proprie concezioni evoluzionistiche, matura una diversa idea dell'eredità e non considera la trasmissione dei caratteri acquisiti come un motore dell'evoluzione, bensì come *una delle cause delle variazioni* (oggi mutazioni) *che poi, superata eventualmente la prova della selezione naturale, entrano a far parte del patrimonio ereditario della discendenza.*

L'antica concezione dell'ereditarietà dei caratteri acquisiti oggi non può essere accolta nel modo semplicistico di un tempo, non tanto perché confutata dagli esperimenti (non tutti probativi) compiuti da Galton, Weismann e altri, ma per due considerazioni tra loro connesse. La prima è che non tutte le doti acquisite dai genitori sono necessariamente utili ai figli (a sentir loro, nessuna). La seconda considerazione, legata a recenti conoscenze, persuade che, se tutte le doti acquisite dai genitori venissero automaticamente immagazzinate nella memoria genetica trasmessa ai figli, l'operazione avverrebbe a un costo proibitivo, sia in termini di termodinamica, sia in termini di ingombro del substrato di memoria.

La questione da indagare è quindi diversa ed è da porre in questi termini: compaiono mutazioni che, in qualche modo, rispondono alle richieste che l'ambiente col suo variare pone ai membri di una popolazione, come Darwin vagamente prospettava?

Per affrontare simile questione, Sarà segue un percorso logico al riparo da facili contestazioni, un percorso che non scateni acritici rifiuti, verificandone ad uno ad uno i nodi cruciali.

In primo luogo esamina se il substrato del patrimonio genetico, cioè il DNA, è in grado di ricevere informazioni sulle condizioni esterne alla cellula, e risponde: sì, è ben noto sin dal 1961 quando Jacob e Monod hanno proposto il modello dell'operone per i Batteri; inoltre le ricerche sulla fisiologia della cellula hanno posto in rilievo come, a seguito di diversi stimoli che attivano in cascata una serie di trasduttori, il DNA recepisce lo stimolo e reagisce attivando e disattivando una serie di geni strutturali preposti alla sintesi delle proteine adatte.

In secondo luogo esamina se la risposta data dal DNA può causare un qualche effetto ereditario. E le molte citazioni di dati sperimentali persuadono che compaiono sia risposte generiche, sia risposte puntuali mediate da fenomeni di epigenesi ...

Non insisto su questo riassunto e spero che quanto ho fin qui esposto possa convincere che si tratta di un lavoro importante e che l'*Evoluzione costruttiva* di Sarà merita attenta riflessione.

* * *

Michele Sarà, nel concludere, definisce la propria teoria come olistica e sistemica. Ritroviamo ancora insieme questi due termini che bisticciano tra loro. È infatti vero che il termine olistico è di solito impiegato in senso antimeccanicistico. Ma è anche vero che von Bertalanffy ha elaborato la Sistemica e ha introdotto il termine 'sistema' in luogo di 'organismo', perché quest'ultimo gli pareva troppo legato a concezioni materialistiche e meccaniciste; ma sta di fatto che la scuola statunitense (e lo stesso von Bertalanffy) ne hanno fatto un uso tale per cui 'sistema' è diventato sinonimo di 'organismo'. E ne fanno fede le ultime edizioni del dizionario Webster.

* * *

Pasquino Paoli tratta un tema, quello della coscienza, considerato da tanti un tabù, un tema inammissibile nelle scienze biologiche, sia pure sotto il profilo evolutivo. In effetti il tema ispira un certo sgomento per le sue implicazioni filosofiche, neurologiche, psicologiche e anche religiose. Si teme di smarrirsi e fare brutte figure con chi di queste cose s'intende sul serio.

A me, comunque, lo scritto di Paoli ha bruscamente risvegliato stupori infantili, di quando la maestra ci parlava di muscoli volontari e involontari e mi sorprendevo di tutto quel lavoro che i visceri andavano facendo a mia insaputa. Mi ha anche riportato alla memoria il piccolo negozio di barbiere dove sedevo in mezzo a due grandi specchi: immagini di me stesso, visto di fronte e da dietro in lunghissima infinita fila, che si muovevano insieme a me come soldati in manovra. Il ricordo mi si era già risvegliato quando leggevo dei circuiti riverberanti di Moruzzi e Magoun, circuiti situati nel tronco encefalico, ove potrebbe avere sede la coscienza: io guardo me stesso che guardo il mio operare, io guardo me stesso che guardo il mio operare... senza fine, ma solo la prima immagine è a fuoco e il resto conta poco. Non è come nel labirinto di specchi al Luna Park ove le tue immagini diritte o ribaltate si muovono verso destra e verso sinistra e non riesci a imboccare la via giusta.

La maestra richiama lo scolaro che segue il volo delle mosche, vuole che la si ascolti... La coscienza è quel che dice Pasquino Paoli e anche tutto questo. È quella che si vorrebbe richiamare vegliando l'amico in coma, è l'aprire o riaprire la comunicazione. E' vano richiamare l'attenzione del ragazzo autistico, dell'epilettico che tenti di soccorrere: le comunicazioni sono chiuse, per sempre, o per quei brevi drammatici momenti.

Nel Settecento ed ancora nel primo Ottocento, il comportamento dei sonnambuli è stato a lungo considerato e discusso: il sonnambulo è l'automa che continua a vagare, quando il riverberare dello sguardo rivolto a se stesso che vaga è spento.

Il problema della coscienza era di attualità allora ed è importante oggi. Ad esempio: gli antropologi si sono interrogati più volte sul momento in cui l'autocoscienza è divenuta appannaggio della stirpe umana, e in particolare se l'uomo di Neanderthal ne era provvisto, considerando che esso aveva riti funerari e faceva musica con i flauti che sapeva ricavare dalle ossa dell'orso delle caverne.

È in quella direzione che bisogna cercare, io credo, oltre che nell'evoluzione del genotipo, come fa Paoli. Michele Sarà sostiene che l'eredità culturale prosegue l'evoluzione biologica ed è nel vero. La necessità di comunicare con se stessi mentre si costruisce un oggetto, la necessità dell'infante di comunicare con la madre e i membri della comunità, la necessità di comunicare tra i primitivi cacciatori, la vita sociale insomma, ha incrementato questa attitudine e con essa, appunto, la coscienza nei suoi vari aspetti.

BIBLIOGRAFIA

- Bergson H. 1889. *Essai sur les données immédiates de la conscience*. Paris.
- Giglio-Tos E. 1900-1910. *Les problèmes de la vie*. 4 voll. Torino-Cagliari.
- Jacob F, Monod J. 1961. Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. *J. Molec. Biol.*, 3: 318-356.
- Kleinschmidt O. 1930. *The Formenkreis theory and the progress of organic world*. Witherby, London.
- Leonardi P. (a cura di). 1959. *L'evoluzione*. Venezia.
- Omodeo P. 2000. *Gli abissi del tempo*. Aracne, Roma.
- Omodeo P. 2001. *Alle origini delle scienze naturali (1492-1632)*. Rebbettino, Saveria Mannelli (37)
- Needham J. 1931. *Chemical embryology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Needham J. 1936. *Order and life*. Cambridge University, Cambridge.
- Rensch B. 1929. *Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung*. Bornträger, Berlin.

Indirizzi degli autori

Dott. Silvia Amodio
Via G.B. Vico, 25 50136 Firenze
Tel. 347.6209272 055.2341615
nahele@iol.it; www.silviaamodio.com

Prof. Giulio Barsanti
Dipartimento di Biologia Animale e genetica “Leo Pardi”, Università di Firenze
Via Romana 17, 50125 Firenze
barsanti@dbag.unifi.it

Dott. Michelangelo Bisconti
Dipartimento di Scienze della Terra, Università di Pisa
Via Santa Maria 53, 56126 Pisa
Tel. 050.2215843; Fax: 050.2215800 ;
bisconti@dst.unipi.it

Dott. Daniela Carrillo
Dipartimento di Biologia Animale, Università di Palermo
via Archirafi 18, Palermo
Tel. 091.6230139; Fax 091.6230144

Prof. Brunetto Chiarelli
Laboratorio Antropologia ed Etnologia, Università di Firenze
Via del Proconsolo 12, 50122 Firenze
Tel. 055.2398065
antropos@unifi.it

Dott. Giuseppe Damiani
Istituto di Genetica Molecolare–CNR
Via Ferrata 1, 27100 Pavia
damiani@igm.cnr.it

Prof. Paola Della Franca
Liceo Scientifico Statale “Niccolò Copernico”
Via Verdi 23/25, 27100 Pavia

Prof. Roberto Fondi
Dipartimento di Scienze della Terra, Università di Siena
Via Laterina 8, 53100 Siena
fondi@unisi.it

Prof. Federico Masini
Dipartimento di Geologia e Geodesia, Università di Palermo
Corso Tukory 131, 90134 Palermo
fmasini@unipa.it

Dott. Pasquino Paoli
CNR, Istituto per lo Studio degli Ecosistemi – Sezione di Firenze
Via Madonna del Piano, 50019 Sesto F.no (Firenze)
pasquino.paoli@ise.cnr.it

Prof. Pietro Ramellini
via Appia Sud 130, 00049 Velletri (Roma)
ramellini.pietro@inwind.it.

Prof. Michele Sarà
Dipartimento per lo Studio del Territorio e delle sue Risorse, Università di Genova
Corso Europa 26, 16132 Genova
Tel. 010.3538176
sara@dipteris.unige.it

Prof. Felicita Scapini
Dipartimento di Biologia Animale e Genetica “Leo Pardi”, Università di Firenze
Via Romana 17, 50125 Firenze
Tel. 055.2288217
scapini@dbag.unifi.it

Prof. Alberto M. Simonetta
Dipartimento di Biologia Animale e Genetica “Leo Pardi”, Università di Firenze
Via Romana 17, 50125 Firenze

Prof. Luca Sineo
Dipartimento di Biologia Animale, Università di Palermo
Via Archirafi 18, Palermo
Tel. 091.6230139 Fax 091.6230144
llsineo@unipa.it

