

*Systema Naturae*, 2002, Vol. 4, pp. 255-277

## **UN NUOVO MODELLO PER L'ESPLOSIONE DELLA VITA NEL CAMBRIANO**

Marcello Barbieri

*Dipartimento di Morfologia ed Embriologia*

*Via Fossato di Mortara 64, 44100 Ferrara*

*e-mail brr@unife.it*

### **La testimonianza dei fossili**

Alla fine del Settecento, William Smith, un ingegnere inglese che lavorava alla costruzione dei canali, scoprì una regola empirica per stabilire un collegamento fra le rocce di diverse località geografiche. Smith ebbe l'idea di identificare gli strati delle rocce sedimentarie sulla base dei loro fossili, perché aveva notato che ogni strato contiene fossili esclusivi, diversi da tutti quelli che compaiono negli strati superiori o inferiori. Da qui l'idea che se due rocce contengono gli stessi fossili allora hanno la stessa età geologica, anche se una si trova nel fondo di una valle e l'altra sulla cima di una montagna. I fossili diventarono in questo modo lo strumento chiave per ricostruire i movimenti della crosta terrestre, e Smith li utilizzò per costruire la prima mappa geologica del Regno Unito. La scoperta di Smith, però, aveva un significato che andava ben oltre la geologia. Il fatto che i fossili di uno strato non compaiono più negli altri strati significa che in ogni epoca del passato sono esistiti organismi diversi da quelli di tutte le altre epoche geologiche. Significa che la vita sulla Terra ha avuto una storia, e che gli strati delle rocce sedimentarie ne conservano ancora le tracce.

Ma quanto è accurata la testimonianza dei fossili? Essi sono tutto ciò che rimane degli antichi abitanti del pianeta, ma potrebbero essere documenti imperfetti e perfino ingannevoli. Le rocce sedimentarie rinchiudono, in pochi centimetri di spessore, materiali che vennero depositati sul fondo dei mari nel corso di milioni di anni, e la loro struttura a strati nettamente discontinui sembra suggerire che gli organismi di ogni epoca siano

comparsi sulla Terra improvvisamente e poi che, dopo un periodo più o meno lungo, siano scomparsi altrettanto improvvisamente. Può essere questa una testimonianza fedele di ciò che è successo?

Il problema dell'interpretazione dei fossili si impose con forza alla attenzione generale quando venne scoperta la discontinuità più vistosa di tutte, la cosiddetta "esplosione" del Cambriano. Fra il 1830 e il 1840 Roderick Murchison scoprì lo strato geologico dove apparivano i primi fossili visibili di tutta la storia della Terra. Mentre negli strati inferiori non si vedeva, a occhio nudo, alcuna forma di vita, nello strato del Cambriano comparivano improvvisamente i fossili di molte varietà di animali dotati di scheletro e già caratterizzati da strutture sofisticate. Quegli animali erano totalmente diversi da quelli che esistono oggi, ma Murchison non li considerò affatto una prova di evoluzione. Per lui il dato sperimentale più significativo era la rapidità della loro origine, e concluse che la comparsa improvvisa di animali complessi poteva essere spiegata solo da un atto di creazione.

*"I primissimi segni di esseri viventi, scrisse nel 1854, annunciano già una elevata complessità di organizzazione e quindi escludono completamente l'ipotesi di una trasmutazione da gradi inferiori a gradi superiori. Il primo fiat della creazione fu sicuramente sufficiente ad assicurare il perfetto adattamento degli animali al loro ambiente circostante".*

Darwin poté rispondere a questo argomento solo invocando l'imperfezione dei documenti fossili, e soltanto un secolo dopo George Simpson poté far notare che un evento geologicamente improvviso corrisponde pur sempre ad alcuni milioni di anni, ossia a molte migliaia di generazioni, e quindi non è affatto improvviso dal punto di vista biologico.

Oggi l'argomento di Simpson è largamente confermato dai dati sperimentali e si è capito che le discontinuità dei fossili non rappresentano eventi realmente istantanei, ma questo non deve far dimenticare che l'esplosione del Cambriano resta ancora in attesa di una spiegazione.

La sua effettiva durata temporale è importante, ma il vero problema da risolvere è quello del suo meccanismo biologico.

## **Il quadro sperimentale**

La ricostruzione delle date e dei confini del Cambriano si è dimostrata tecnicamente difficile, e ci sono state molte proposte discordanti sia sulla datazione dei suoi strati che sulla sua suddivisione in sottoperiodi.

Una volta, per esempio, l'inizio del Cambriano veniva associato alla comparsa delle trilobiti (i suoi animali più caratteristici) ma poi si è visto che questi artropodi furono preceduti dai cosiddetti *small shelly fossils*, piccoli animali dotati di minuscole conchiglie che compaiono anch'essi "improvvisamente" in uno strato geologico del Cambriano inferiore che è stato chiamato *Tommotiano* (dal nome di una località russa). Per alcuni anni è stato il Tommotiano a segnare l'inizio del Cambriano, ma anche questa conclusione si è dimostrata insoddisfacente. Le rocce immediatamente sottostanti possono anch'esse essere attribuite al Cambriano ma sono praticamente prive di *small shelly fossils*, e presentano invece una grande abbondanza di *trace fossils*, ossia tane e gallerie che indubbiamente vennero prodotte da piccoli animali. Le tracce fossili non ci dicono nulla sulla morfologia degli organismi che le formarono, ma ci permettono ugualmente di suddividerli in categorie e addirittura in taxa distinti. Il taxon più caratteristico è stato chiamato *Phycoides pedum*, e una recente convenzione internazionale ha stabilito che la comparsa delle tracce fossili di *Phycoides* segna ufficialmente l'inizio del Cambriano.

Il primo stadio del Cambriano inferiore è noto ora come *Manykaiano* (comparsa delle tracce fossili) e poi vengono il *Tommotiano* (comparsa degli *small shelly fossils*), lo *Atdabaniano* (comparsa delle trilobiti) e il *Botomiano*, mentre gli stadi successivi continuano a essere indicati con i nomi generici di Cambriano medio e superiore (Figura 1).

Negli ultimi vent'anni, in conclusione, la Paleontologia, ha dimostrato che nel Cambriano sono avvenute non una ma ben tre distinte "esplosioni" degli animali: quella delle "tracce fossili", quella degli "small shelly fossils" e quella classica delle trilobiti (Gould, 1989; Raff, 1996; Fortey, 1998). A ciò bisogna aggiungere che le tre esplosioni del Cambriano furono precedute dalla cosiddetta "Fauna di Ediacara", un tipo di animali a corpo molle che alcuni considerano un esperimento fallito mentre altri pensano che abbia lasciato dei discendenti (Figura 1).

Oltre alla suddivisione del Cambriano in stadi, o sottoperiodi, è stato affrontato anche il problema della loro datazione, e anche in questo campo è stato difficile arrivare a conclusioni soddisfacenti. A partire dal 1993, però, i dati sembrano molto più attendibili di quelli del passato e oggi sono considerati quasi definitivi, nel senso che non ci si aspettano più grandi variazioni da ulteriori misure (Conway Morris, 1993; Gerhart e Kirschner, 1997).

Sulla base di questi risultati possiamo concludere che il Cambriano iniziò

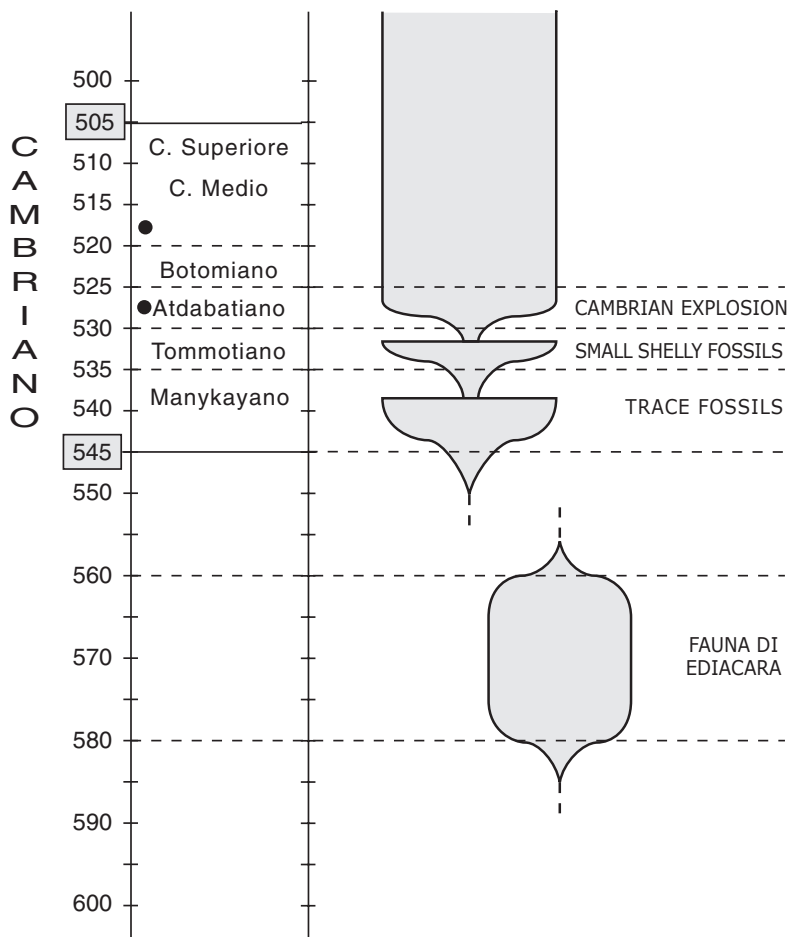


Figura 1

circa 545 milioni di anni fa e che durò complessivamente 40 milioni di anni. Un'altra conclusione importante è che lo stadio delle tracce fossili, il *Manykaiano*, durò almeno 10 milioni di anni, e soprattutto che il *Tommotiano* e l'*Atdabaniano* durarono entrambi da 2 a 5 milioni di anni.

Sia l'esplosione degli *small shelly fossils* che quella classica delle trilobiti avvennero quindi in periodi non superiori ai 5 milioni di anni, e questo sembra darci davvero l'ordine di grandezza temporale che possiamo

assegnare a quelle grandi trasformazioni.

La scoperta di gran lunga più importante, però, è venuta ancora una volta dallo studio biologico dei fossili. Più precisamente è venuta dalla loro anatomia comparata, perché questo studio ha dimostrato che gli animali del Cambriano avevano già i piani corporei di tutti gli animali che sono venuti dopo.

Tradizionalmente, l'esplosione del Cambriano è stata definita come la comparsa dei primi metazoi dotati di scheletro, ma ora possiamo associarla a un evento molto più generale: possiamo definirla come la comparsa geologicamente improvvisa di tutti i phyla animali che da allora in poi sono esistiti sulla Terra. Dopo il Cambriano, in altre parole, sono comparsi moltissimi nuovi taxa animali (nuove classi, nuovi ordini, nuove famiglie e nuovi generi) ma non è mai più comparso un nuovo phylum.

### **Piani corporei e stadi filotipici**

Il concetto di *piano corporeo* e di *phylum* sono stati introdotti in biologia (con nomi francesi) da George Cuvier nei primi decenni dell'800, assieme ad altri importanti concetti dell'anatomia comparata, di cui Cuvier è giustamente considerato il fondatore. Il piano corporeo è l'insieme dei caratteri anatomici che definiscono l'organizzazione spaziale degli apparati del corpo, e il phylum è l'insieme degli animali che hanno lo stesso piano corporeo. Per esempio, gli animali del phylum *Arthropoda* (invertebrati) hanno scheletro esterno, sistema nervoso ventrale e cuore dorsale, mentre quelli del phylum *Chordata* (vertebrati) hanno scheletro interno, sistema nervoso dorsale e cuore ventrale (Figura 2).

Per una strana coincidenza della storia, il concetto di phylum venne scoperto negli stessi anni anche da von Baer con un metodo del tutto diverso da quello di Cuvier. Invece degli animali adulti, von Baer studiava gli embrioni di diverse classi di vertebrati e scoprì che esiste uno stadio dello sviluppo in cui gli embrioni di pesci, anfibi, rettili, uccelli e mammiferi sono praticamente indistinguibili (la scoperta sembra dovuta al fatto che una sera von Baer si dimenticò di etichettare le bottiglie dei suoi preparati e il giorno dopo non riuscì più a riconoscere a quale classe appartenevano gli embrioni).

In seguito Von Baer scoprì che questo fenomeno ha una validità generale. Tutti gli animali possono essere suddivisi in gruppi -oggi chiamati *phyla-*

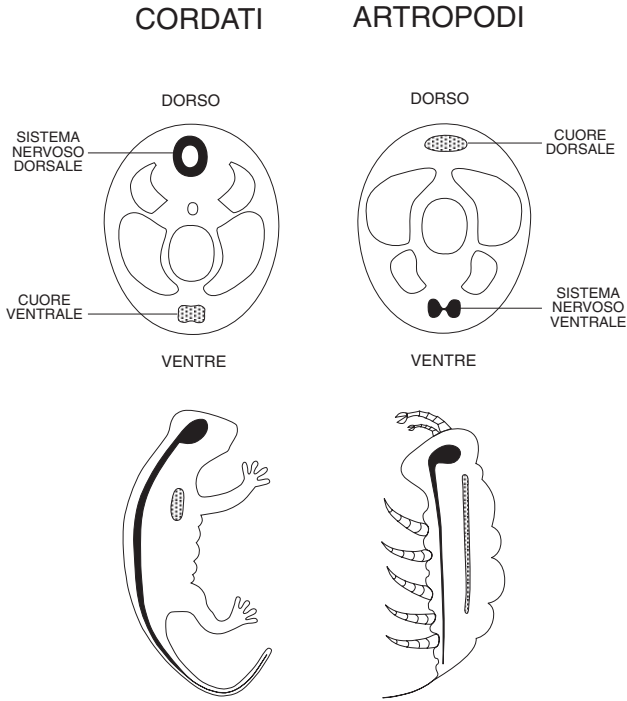


Figura 2

caratterizzati dal fatto che gli embrioni di ogni gruppo passano attraverso uno stadio di sviluppo in cui sono estremamente simili. Questo stadio di massima somiglianza morfologica è noto ora come stadio *filotipico*, perché è caratteristico di ciascun phylum (Figura 3).

Il collegamento fra le due scoperte è che i phyla definiti da Cuvier sulla base del piano corporeo degli animali adulti corrispondono esattamente ai phyla scoperti da von Baer sulla base dello stadio filotipico degli embrioni, e questa convergenza ha una spiegazione profonda. E' dovuta al fatto che il piano corporeo viene costruito durante lo sviluppo embrionale e allo stadio filotipico ha già raggiunto tutti i caratteri che definiscono il piano corporeo dell'adulto. Ciò ha conseguenze evolutive di enorme portata perché significa che la modificazione storica dei piani corporei può essere

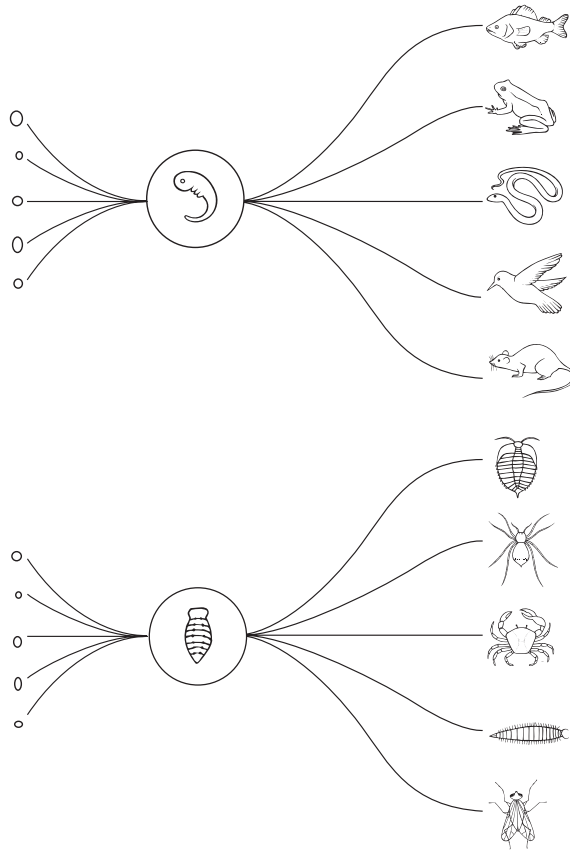


Figura 3

avvenuta solo a livello embrionale, e più precisamente a livello delle tappe che precedono lo stadio filotipico.

Poiché queste tappe sono note, possiamo fare un diagramma che rappresenta la successione *embriologica* delle scelte che sono coinvolte nella costruzione dei piani corporei (Figura 4), e anche se uno schema logico non è uno schema storico, il diagramma suggerisce che i metazoi derivarono probabilmente da un antenato comune e ci dà almeno una idea generale delle operazioni che vennero compiute durante l'esplosione del Cambriano.

L'analisi di alcuni RNA, inoltre, ha permesso di fare dei diagrammi di filogenesi molecolare che confermano l'origine monofiletica dei metazoi e che assomigliano molto al diagramma della filogenesi embriologica

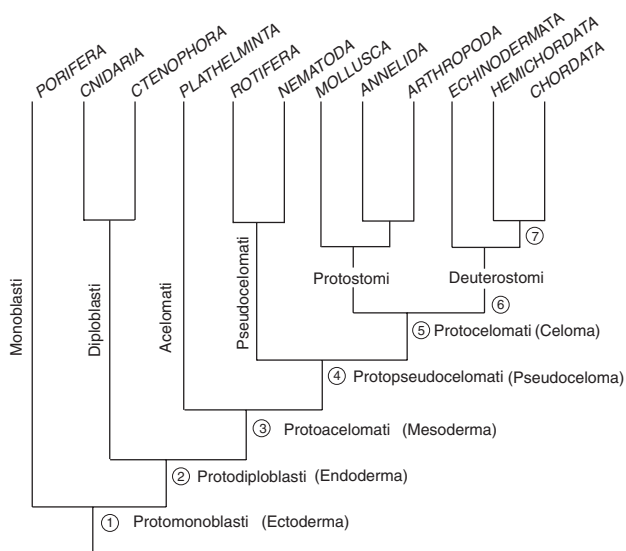


Figura 4

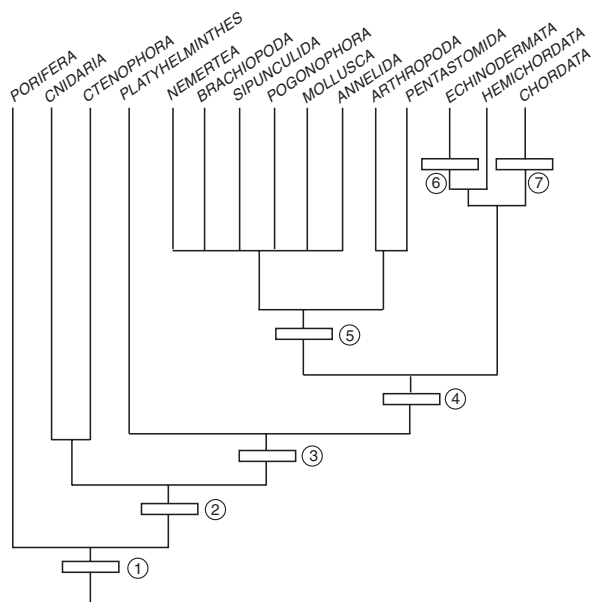


Figura 5 - Un albero di filogenesi molecolare delle relazioni fra i maggiori phyla dei metazoi ottenuto dalle sequenze codificanti per l'RNA ribosomiale 18S. L'albero non rappresenta i risultati di una sola analisi ma una sintesi che ha ottenuto il consenso di parecchi studiosi.

(Figura 5). Anche se i risultati non sono ancora definitivi, pertanto, le informazioni delle Figure 4 e 5 sembrano abbastanza attendibili ed è ragionevole pensare che le tappe dell'esplosione potranno essere ricostruite con buona approssimazione.

Ciò che resta teoricamente difficile da spiegare, invece, sono altri due fenomeni: (1) la conservazione dei piani corporei del Cambriano in tutta la successiva evoluzione degli animali, e (2) la conservazione dello stadio filotipico nello sviluppo embrionale di tutti i metazoi.

### Le spiegazioni tradizionali

Per spiegare la conservazione dei piani corporei del Cambriano sono state proposte tre soluzioni.

*(1) La spiegazione ambientale. Dopo il Cambriano non sono più stati inventati nuovi piani corporei perché non c'è più stata nessuna nicchia ecologica libera che potesse accogliere i nuovi animali.*

Questa spiegazione è veramente poco credibile perché dal Cambriano in poi gli animali hanno avuto a disposizione un grande numero di nuove nicchie ecologiche, e non una sola volta ma molte volte. Le terre emerse, per esempio, hanno offerto ambienti completamente vergini per centinaia di milioni di anni, e nel mare le specie sono state letteralmente decimate diverse volte dalle grandi estinzioni di massa, il che ha svuotato le nicchie esistenti e ha creato numerose opportunità per nuovi esperimenti evolutivi.

*(2) La spiegazione dei vincoli embrionali. I piani corporei impongono dei vincoli allo sviluppo embrionale che non possono essere modificati perché ogni modifica cambierebbe troppi caratteri e arresterebbe lo sviluppo.*

Questa spiegazione sembra ragionevole, a prima vista, ma sicuramente non può essere valida per gli animali del Cambriano. Anche loro avevano sviluppi embrionali e piani corporei, e l'esplosione significa proprio che i piani ancestrali vennero modificati. Se i vincoli dello sviluppo embrionale non impedirono la modifica dei piani corporei "prima" dell'esplosione, perché avrebbero dovuto impedirli "dopo" l'esplosione?

*(3) La spiegazione delle leggi della forma. I piani corporei sono espressione di 'leggi della forma' che sono regole immutabili per gli organismi come le leggi cristallografiche lo sono per i minerali.*

Secondo questa spiegazione classica, che oggi è stata riproposta con il nome di 'strutturalismo biologico', i piani corporei sono immutabili o perché sono

leggi matematiche, oppure perché sono il risultato di forze fisiche a cui gli organismi possono solo adeguarsi così come devono adeguarsi alla forza di gravità e ai legami chimici. Anche questa spiegazione, però, crolla davanti al fatto storico che nel Cambriano i piani corporei furono effettivamente modificati, il che dimostra che in essi non c'è nulla di immutabile.

Come si vede, le tre soluzioni tradizionali sono del tutto insoddisfacenti. Esse inoltre separano il problema della conservazione dei piani corporei dal problema della loro origine nel Cambriano, e questa dissociazione sembra artificiale e arbitraria. Ciò che dobbiamo spiegare, infatti, non è la conservazione dei piani corporei “*in assoluto*” ma la loro conservazione “*da un certo punto in poi*”. Più precisamente, il problema è di capire perché i piani corporei erano modificabili “*prima*” dell'esplosione e non sono stati più modificabili “*dopo*” l'esplosione.

### **L'unicità dell'esplosione**

La Paleontologia ha dimostrato che durante la storia della vita ci sono state innumerevoli “radiazioni adattative”, ossia processi dove un taxon ancestrale ha dato origine a molte varietà di taxa discendenti che sono diventati diversi fra loro perché si sono adattati a differenti condizioni ambientali. Alcune radiazioni adattative sono state interpretate con il meccanismo lento e continuo del Gradualismo Filetico, mentre altre sono descritte meglio dal meccanismo discontinuo degli Equilibri Punteggiati, ma in tutti i casi sembra possibile spiegarle come classici processi di adattamento all'ambiente guidati dalla selezione naturale.

Ciò ha indotto alcuni a pensare che anche l'esplosione del Cambriano fu una radiazione adattativa, ma questa conclusione è difficile da accettare perché comporta una difficoltà praticamente insuperabile. Sia il Gradualismo Filetico che gli Equilibri Punteggiati richiedono un numero di speciazioni che è tanto più grande quanto più elevato è il taxon che si considera, e quindi prevedono *necessariamente* che i cambiamenti a livello dei phyla siano avvenuti in tempi più lunghi di quelli dei taxa inferiori, e questo è in netto contrasto con tutti i risultati sperimentali.

La tentazione di “declassare” l'esplosione del Cambriano al rango di fenomeni che possiamo spiegare facilmente è indubbiamente forte, ma porta a un contrasto insanabile fra previsioni teoriche e dati sperimentali. L'unica conclusione ragionevole, pertanto, è che l'esplosione del Cambriano

non fu una radiazione adattativa, ossia non fu un semplice processo di adattamento all'ambiente, ma qualcosa di molto diverso.

Questa conclusione è suggerita direttamente dalle caratteristiche stesse dell'esplosione. Tutte le radiazioni adattative che sono venute dopo il Cambriano non hanno mai modificato i piani corporei dei taxa ancestrali, mentre l'esplosione del Cambriano è stata caratterizzata proprio dalla modifica di quei piani. In modo analogo, tutte le radiazioni adattative non hanno mai modificato lo stadio filotipico degli embrioni, mentre l'esplosione del Cambriano ha comportato proprio una diversificazione di quello stadio.

Il messaggio che la natura stessa sembra volerci mandare è che l'esplosione del Cambriano fu un evento raro, forse unico, nella storia della vita. E ciò che la rende unica, forse paragonabile solo all'origine della vita e a pochissimi altri eventi della macroevoluzione, è il fatto di aver creato *caratteristiche biologiche che da allora in poi non hanno più potuto essere modificate*. Il meccanismo che cerchiamo, pertanto, deve essere in grado di spiegare proprio ciò che distingue l'esplosione del Cambriano da tutte le altre radiazioni, anche se ciò significa rinunciare ai meccanismi tradizionali che siamo abituati a utilizzare.

### **L'ostacolo dell'epigenesi**

Il fatto che non abbiamo ancora una soluzione soddisfacente per l'esplosione del Cambriano non deve sorprendere più di tanto. In cuor loro, infatti, biologi sanno benissimo dove sta l'ostacolo che ci impedisce di capire. Il piano corporeo viene costruito durante lo sviluppo embrionale, e sappiamo che lo sviluppo è una successione di processi genetici ed epigenetici. Sui fattori genetici del piano corporeo sappiamo già molte cose, ma su quelli epigenetici brancoliamo ancora nel buio, ed è questo che ci impedisce di capire la "logica" dello sviluppo embrionale.

L'esplosione del Cambriano, d'altra parte, ha le sue radici proprio nello sviluppo embrionale e se la logica di questo sviluppo resta un mistero non abbiamo nessuna possibilità di capire i fenomeni che dipendono da essa. E fra questi non c'è solo l'esplosione del Cambriano perché tutta l'evoluzione dei Metazoi è basata sullo sviluppo embrionale, e potrà essere capita a fondo solo quando avremo un modello convincente di tale sviluppo.

Ciò che forse è meno noto è che la colpa della nostra ignoranza

dell'epigenesi non è degli embriologi, come si potrebbe pensare a prima vista. E' di tutta la nostra cultura. E' dovuta al fatto che sappiamo costruire una macchina "genetica" (un computer) ma non sappiamo ancora costruire una macchina "epigenetica", ossia una macchina che riesce ad aumentare la sua complessità come fanno appunto gli embrioni. Questa è la grande sfida non solo dell'embriologia ma di tutta la scienza del futuro: capire l'epigenesi, ossia spiegare *come fa un sistema a diventare più complesso*. A differenza della fisica, che ha costruito le sue fortune sui modelli matematici, la biologia è ancora una scienza essenzialmente empirica, e il ricorso a modelli matematici continua ad essere molto limitato. In questo caso, però, il problema non è dovuto alla resistenza dei biologi ad adottare modelli matematici dell'epigenesi, ma al fatto che lo studio di questi modelli non è ancora diventato un vero campo di ricerca. Il risultato è che nessuno sembra essersi accorto che un modello matematico dell'epigenesi esiste effettivamente.

E' chiaro che in questo campo c'è una inerzia enorme, ma è chiaro anche che non c'è alternativa. Se vogliamo capire l'esplosione del Cambriano dobbiamo capire lo sviluppo embrionale; se vogliamo capire lo sviluppo embrionale dobbiamo capire non solo la genetica ma anche l'epigenesi, e per capire l'epigenesi dobbiamo avere un modello che ci spiega come può avvenire un aumento convergente di complessità. Questo è il vero punto critico e quindi non resta che provare a utilizzare l'unico modello matematico dell'epigenesi che esiste in letteratura, e vedere se ci può dare qualche indicazione utile sull'esplosione del Cambriano.

## **Il modello della ricostruzione**

Per costruire un modello matematico dello sviluppo bisogna innanzitutto ignorare innumerevoli caratteristiche secondarie e concentrare tutta l'attenzione sulla sua proprietà fondamentale. Anche questo però non basta. Se dicessimo, per esempio, che lo sviluppo è un processo che aumenta la complessità del sistema in modo convergente, avremmo sicuramente identificato la sua proprietà essenziale, ma non potremmo andare oltre perché non abbiamo una definizione precisa della complessità. Come si vede, non basta identificare la caratteristica fondamentale dello sviluppo: bisogna anche darle una formulazione che ci permetta effettivamente di costruire un modello matematico.

Fortunatamente una soluzione esiste. Possiamo dire infatti che lo sviluppo è *la ricostruzione di una struttura a partire da informazioni incomplete*, perché questa definizione ha tutte e due le proprietà richieste. Un uovo fecondato ha meno informazioni di un organismo adulto, e quindi può essere definito come una struttura che trasporta informazioni incomplete. La ricostruzione di un organismo da questa struttura comporta necessariamente un aumento di complessità e quindi la proprietà fondamentale è rispettata. La nuova definizione, però, non parla esplicitamente di complessità ma solo di un problema di ricostruzione, e questo lo possiamo affrontare in modo rigoroso.

Una tomografia, per esempio, è la ricostruzione di una struttura a partire da proiezioni radiografiche e rappresenta un modello facilmente comprensibile (Figura 6). Il punto cruciale è che esistono teoremi matematici che ci dicono quante proiezioni sono necessarie per fare una ricostruzione completa e questo ci permette di dire esattamente che cos'è una ricostruzione da informazioni "incomplete": *è una ricostruzione eseguita con un numero di proiezioni che è inferiore di almeno di un ordine di grandezza al minimo teorico che è necessario per fare una ricostruzione esatta*.

Come si vede, il problema può essere formulato in termini precisi, e la cosa importante è che può anche essere risolto. E' stato dimostrato infatti (Barbieri 1974, 1999) che è possibile ricostruire una struttura usando solo

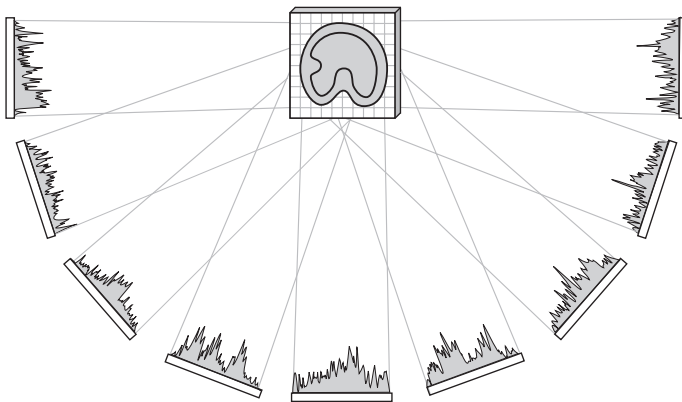


Figura 6

il 10% della informazione minima con un metodo iterativo che fa uso di opportune matrici supplementari (Figura 7).

Più precisamente, si è visto che una ricostruzione da informazioni incomplete è possibile a due condizioni: (1) se si fa uso di *matrici memoria* dove compaiono nuove informazioni, e (2) se si usano *codici* (o *convenzioni*) che trasferiscono informazioni dalla matrice memoria alla matrice struttura.

Il modello della ricostruzione da informazioni incomplete ci permette quindi di affrontare in termini rigorosi il problema dell'aumento della complessità di un sistema, e ci dice quali sono le strutture fondamentali che sono necessarie a risolverlo.

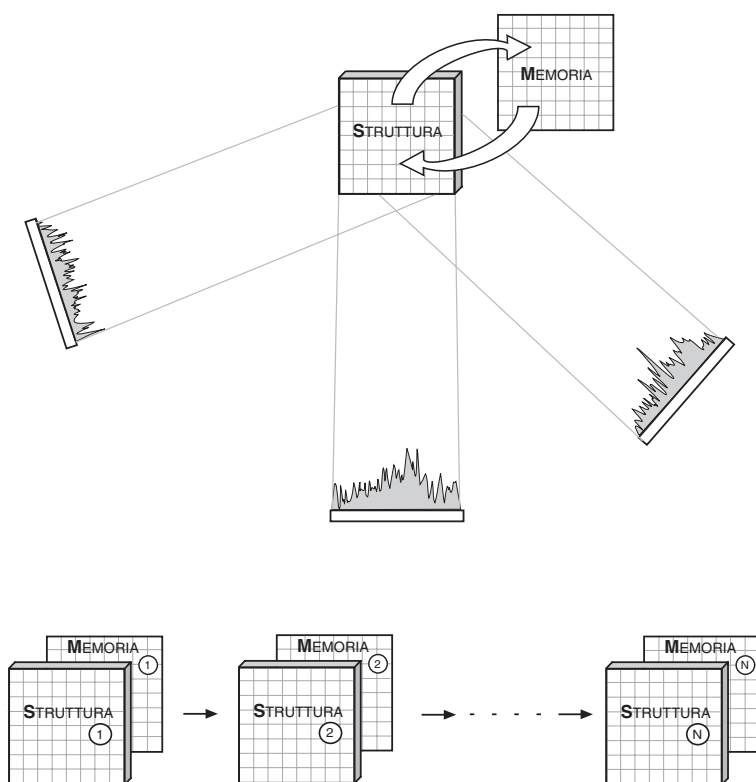


Figura 7

## **Le strutture multicellulari**

La ricostruzione di strutture individuali può servire da modello per lo sviluppo di singole cellule ma non per quello di sistemi multicellulari come gli embrioni. In questo caso, il modello deve essere in grado di fare in parallelo una pluralità di ricostruzioni individuali, e di combinarle in qualche modo fra loro per simulare le interazioni che avvengono fra le cellule durante lo sviluppo. Il problema è che il numero delle interazioni cellulari possibili è astronomico e ancora una volta c'è il rischio di essere travolti dalla complessità del sistema che vogliamo simulare.

Fortunatamente, però, il modello matematico è in grado di superare questo ostacolo. Ciò che è importante simulare, infatti, non è il numero assoluto delle informazioni, ma la differenza di informazione che esiste fra l'inizio e la fine dello sviluppo, e su questo punto il modello è chiarissimo. La differenza fra informazione iniziale e finale, e quindi l'aumento di complessità del sistema, dipende unicamente dalle memorie che vengono utilizzate, perché è solo nelle memorie che compaiono nuove informazioni.

In una ricostruzione individuale la matrice struttura può ricevere informazioni supplementari solo dalla sua matrice memoria individuale (Figura 7), ma nel caso di strutture multicellulari è possibile costruire anche una matrice memoria "collettiva", e questo ci permette di adottare due diverse strategie: possiamo continuare a usare il metodo individuale dove ogni cellula riceve informazioni extra solo dalla sua matrice memoria (Figura 8A), oppure si può scegliere un metodo dove, da un certo punto in poi, ogni cellula riceve informazioni supplementari anche dalla memoria collettiva del sistema (Figura 8B).

Nel primo caso si usa la stessa strategia di ricostruzione dall'inizio alla fine, e quindi si può dire che la ricostruzione è "continua" o "monofasica". Nel secondo caso, invece, la ricostruzione è "discontinua" o "a due fasi", perché dopo una prima fase in cui non esiste ancora la memoria collettiva, subentra una seconda fase in cui le singole cellule ricevono informazioni supplementari anche dalla neoformata memoria collettiva.

A parità di informazioni iniziali, una ricostruzione discontinua produce un aumento di complessità superiore a quello di una ricostruzione continua -perché la memoria collettiva aggiunge informazioni a quelle delle memorie individuali- ma naturalmente richiede anche un algoritmo più complesso. I due tipi di ricostruzione, pertanto, possono essere utili per risolvere diversi tipi di problemi.

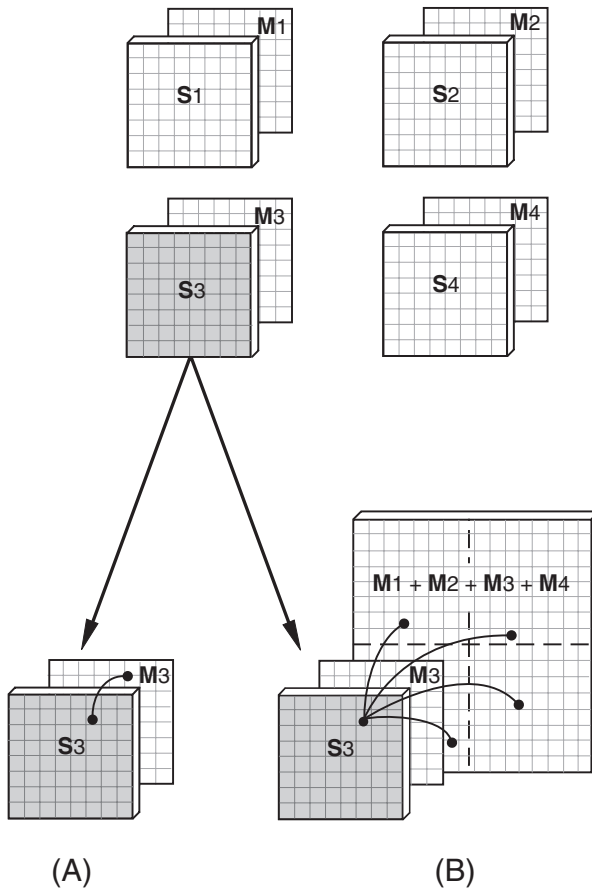


Figura 8

Il modello matematico, in conclusione, dimostra che le strutture multicellulari possono essere ricostruite con due metodi qualitativamente diversi: (1) una ricostruzione continua (o monofasica) dove si usano solo le informazioni delle matrici individuali, e (2) una ricostruzione discontinua (o a due fasi) dove, da un certo punto in poi, si usano anche le informazioni di una matrice memoria collettiva.

Se ora passiamo alle applicazioni biologiche, non è difficile vedere che questi due metodi di ricostruzione corrispondono a due diversi tipi di sviluppo che sono effettivamente presenti in natura.

*Esempio 1: il comportamento*

E' noto che il comportamento di alcuni animali è totalmente istintivo (hard-wired) mentre altri hanno un comportamento più duttile (soft-wired) perché dipende anche da processi di apprendimento. Nel primo caso lo sviluppo del comportamento è continuo o monofasico perché tutte le sue tappe sono determinate dai geni. Nel secondo caso invece lo sviluppo è discontinuo perché avviene in due fasi distinte: dopo una prima fase dove l'apprendimento non è ancora possibile, subentra una fase dove operano sia i determinanti genetici che i processi epigenetici dell'apprendimento.

*Esempio 2: lo sviluppo sessuale*

Nella maggior parte degli animali la determinazione del sesso è genetica, ma i geni determinano direttamente solo il sesso delle gonadi. In questi casi, pertanto, lo sviluppo sessuale è chiaramente discontinuo: nella prima fase la determinazione sessuale è genetica e interessa solo le gonadi, mentre nella seconda fase è ormonale e coinvolge tutti gli altri organi dell'apparato genitale.

*Esempio 3: lo sviluppo del sistema nervoso*

In alcuni animali il destino dei neuroni è programmato geneticamente dall'inizio alla fine, ma in molti altri casi lo sviluppo neurale è nettamente discontinuo: dopo una prima fase in cui vengono determinate le caratteristiche dei neuroni si ha una seconda fase dove il destino delle cellule e delle loro sinapsi viene deciso dalla effettiva stimolazione a cui sono sottoposte.

Questi esempi dimostrano che i due metodi di ricostruzione del modello matematico corrispondono a due modalità di sviluppo che esistono effettivamente in natura, ed è possibile quindi che il modello ci permetta davvero di capire qualcosa di nuovo sulla logica dello sviluppo embrionale.

**Le memorie biologiche**

Il modello matematico ci dice che per ricostruire una struttura da informazioni incomplete è necessario costruire delle matrici memoria durante il processo, e questo ci pone il problema di capire se qualcosa del genere avviene anche durante lo sviluppo embrionale. Per poter fare un parallelo fra i due casi ci serve una definizione di memoria che sia valida in entrambi i campi, e a questo scopo possiamo dire che la memoria è “un

*deposito permanente di informazioni*”, una definizione che non dipende dalle strutture particolari che formano la memoria o dai loro livelli di organizzazione.

Facciamo ora un primo elenco delle memorie che troviamo negli organismi viventi.

(1) Il genoma è sicuramente un deposito di informazioni e può essere giustamente considerato come la “*memoria genetica*” delle cellule.

(2) Lo stato di determinazione delle cellule embrionali rappresenta una “*memoria cellulare*”, perché rimane per tutta la vita dell’organismo nelle cellule e nei loro discendenti e rappresenta un deposito di informazioni che determina le loro attività specifiche.

(3) A livello sovracellulare, sappiamo che esistono depositi di informazioni sia nel sistema nervoso che nel sistema immutario, ed è per questo che parliamo di una “*memoria nervosa*” e di una “*memoria immunitaria*”.

Queste sono le memorie biologiche che incontriamo in letteratura, e se non fosse per il modello matematico forse non sentiremmo neanche il bisogno di cercarne delle altre. Il modello, però, prevede anche l’esistenza di una “*memoria collettiva*” e ciò fa nascere il sospetto che negli organismi viventi possa esistere una memoria ancora più generale di quelle che conosciamo, ossia *una memoria sovracellulare a cui contribuiscono tutti gli apparati del corpo*.

Una volta che il problema è posto in questi termini, non è difficile vedere che una simile memoria esiste davvero, perché il piano corporeo ha precisamente le caratteristiche richieste. Il piano corporeo è l’insieme dei caratteri che definiscono i phyla animali, e quindi è sicuramente una struttura *sovracellulare* a cui partecipano tutti gli apparati del corpo. Ma il piano corporeo si comporta anche come una *memoria*, perché compare a un certo punto dello sviluppo embrionale e da quel momento in poi rimane nell’organismo per tutta la vita come un deposito di informazioni per l’organizzazione spaziale degli apparati.

Il modello matematico ci permette quindi di attribuire ai piani corporei una nuova proprietà biologica, un’idea che possiamo esprimere in questo modo: *i piani corporei degli animali che conosciamo sono utilizzati come memorie sovracellulari*.

Questa ipotesi, naturalmente, avrebbe un valore anche se ci aiutasse solo a capire meglio la logica dello sviluppo embrionale, ma ha anche un valore aggiunto perché, come vedremo fra poco, suggerisce direttamente un nuovo modello per l’esplosione del Cambriano.

## Un nuovo modello per l'esplosione del Cambriano

Tutti gli animali che hanno organi e apparati hanno per definizione un piano corporeo, e quindi anche gli animali più primitivi (con la possibile eccezione delle spugne) avevano piani corporei. E' molto improbabile però che i primi animali fossero già in grado di usare i loro piani corporei come sorgenti di informazioni, ossia come memorie sovracellulari.

Abbiamo visto che lo sviluppo di molte caratteristiche può avvenire con due modalità, una continua (più semplice) e una discontinua (più complessa), e dal punto di vista evolutivo la modalità più semplice è anche quella che precede storicamente la più complessa. Un comportamento totalmente istintivo, per esempio, non è solo più semplice ma è anche più primitivo di un comportamento che dipende anche da processi di apprendimento. Più in generale, una strategia totalmente genetica precede sempre una strategia genetica-ed-epigenetica, e molto probabilmente la successione di queste due strategie avvenne anche nell'evoluzione dello sviluppo embrionale.

E' probabile, in altri termini, che i primi animali avessero uno sviluppo embrionale quasi totalmente programmato nei geni, e che solo in un secondo tempo passarono a un tipo di sviluppo che poteva utilizzare anche le informazioni sovracellulari del piano corporeo. Questo passaggio da uno sviluppo continuo (a una sola fase) a uno sviluppo discontinuo (a due fasi) sarebbe stato una trasformazione evolutiva di enorme portata per gli animali, e potrebbe benissimo corrispondere alla esplosione del Cambriano. Questa è una ipotesi nuova ma ragionevole, e quindi val la pena andare a vedere quali sono le sue previsioni per ciò che accadde prima, durante e dopo l'esplosione del Cambriano.

### (1) *Prima dell'esplosione*

I primi animali avevano sviluppi embrionali quasi totalmente programmati nei geni, e ciò aveva almeno due conseguenze importanti. La prima è che tutte le tappe dello sviluppo erano sotto diretto controllo genetico, e quindi *i piani corporei erano modificabili geneticamente*. Questo fu il periodo della effettiva possibilità di trasformare i piani corporei e di inventarne dei nuovi. La seconda conseguenza è che gli animali erano piccoli e poco complessi, perché c'è un limite al numero di caratteristiche che i geni possono controllare direttamente.

*(2) Durante l'esplosione*

Il passaggio a uno sviluppo embrionale che poteva utilizzare, da un certo punto in poi, anche le informazioni sovracellulari del piano corporeo, permise di aggiungere nuove tappe allo sviluppo degli embrioni, e sviluppi embrionali più lunghi producevano organismi più complessi, il che spiega anche la comparsa di animali statisticamente più grandi.

E' importante notare che il passaggio fra i due tipi di sviluppo non richiedeva molte innovazioni genetiche (e quindi non dipendeva da un elevato numero di speciazioni), perché i piani corporei esistevano anche prima ed erano già riserve di informazioni "potenziali" per l'organizzazione spaziale degli apparati. Era necessario solo trasformare quelle informazioni potenziali in informazioni reali, e in linea di principio una riorganizzazione di caratteri già esistenti può essere estremamente rapida.

*(3) Dopo l'esplosione*

Uno sviluppo embrionale che utilizza il piano corporeo come sorgente di informazioni sovracellulari ha un maggior numero di tappe e quindi produce organismi più grandi e più complessi, ma naturalmente c'è un prezzo da pagare perché ora il piano corporeo non può più essere modificato. Un insieme di caratteri può essere una memoria solo se trasporta informazioni che non cambiano, e ciò presuppone che i caratteri in questione vengano conservati sia nella vita dell'individuo che nelle generazioni successive.

Dopo l'esplosione, pertanto, il destino dei piani corporei cambiò radicalmente: finché non erano utilizzati come sorgenti di informazioni, potevano essere modificati a piacimento, ma dal momento in cui diventano memorie sovracellulari non potranno più essere cambiati.

Nuovi piani corporei potevano essere prodotti solo da organismi che mantenevano uno sviluppo embrionale continuo, totalmente programmato nei geni, e ciò suggerisce che tali organismi si estinsero durante o poco dopo l'esplosione del Cambriano.

Abbiamo quindi un nuovo modello che possiamo riassumere in questo modo: *l'esplosione del Cambriano fu il passaggio da uno sviluppo embrionale continuo, quasi totalmente programmato nei geni, a uno sviluppo discontinuo che utilizzava, da un certo punto in poi, anche le informazioni sovracellulari del piano corporeo.*

Può essere utile ricordare che il modello ha diverse qualità desiderabili: (1) spiega perché i piani corporei erano modificabili prima dell'esplosione e perché vennero conservati dopo l'esplosione; (2) spiega perché gli animali

erano piccoli prima dell'esplosione e perché dopo aumentarono le loro dimensioni; e infine (3) spiega perché l'esplosione avvenne in tempi geologicamente brevi.

Il modello dipende interamente dal concetto di "memoria sovracellulare", ed è importante tenere presente che le proprietà generali di questa memoria possono essere dimostrate da un modello matematico.

### **La conservazione dello stadio filotipico**

Von Baer scoprì lo stadio filotipico dei vertebrati quando non erano ancora stati scoperti gli stadi precedenti, e concluse pertanto che la prima tappa dello sviluppo portava direttamente alla formazione del piano corporeo. Da qui l'idea che lo sviluppo embrionale è un processo che procede dal generale al particolare: nella prima tappa compaiono le caratteristiche del phylum, poi quelle delle classi, degli ordini, delle famiglie, e così via fino alla comparsa dei caratteri particolari di ogni singolo individuo.

Nel giro di pochi decenni, però, vennero scoperte anche le tappe che precedono lo stadio filotipico, e si vide che le differenze fra gli embrioni di un phylum non compaiono solo dopo quello stadio ma anche prima (Figura 3). La somiglianza che si osserva allo stadio filotipico, pertanto, è il risultato di due andamenti opposti: prima dello stadio filotipico le differenze morfologiche fra gli embrioni di un phylum *diminuiscono*, mentre dopo quello stadio *aumentano*. La tendenza dal generale al particolare di von Baer era valida solo dallo stadio filotipico in poi, e ciò le tolse proprio quel carattere di universalità che era stato il suo punto di forza.

Dopo la pubblicazione dell'*Origine delle Specie*, l'intero approccio concettuale al problema dello sviluppo cambiò radicalmente, e l'interpretazione idealistica di von Baer e dei Filosofi della Natura venne sostituita da una interpretazione evolucionistica, a cui Ernst Haeckel diede una formulazione del tutto particolare.

Haeckel propose che le tappe dello sviluppo sarebbero la ripetizione semplificata e condensata delle tappe dell'evoluzione. La tendenza dal generale al particolare di von Baer venne sostituita con la tendenza evolutiva dal semplice al complesso, ma l'andamento previsto restava immutato: le differenze fra gli embrioni erano dovute a esperienze storiche divergenti e quindi dovevano aumentare continuamente durante lo sviluppo, come si osserva dallo stadio filotipico in poi. L'andamento controcorrente delle

tappe precedenti non poteva essere spiegato ed Haeckel lo attribuì a complicazioni secondarie.

Nel Novecento, la scoperta dei geni determinò un altro cambiamento di prospettiva, e lo sviluppo embrionale finì per essere interpretato come l'esecuzione di un programma genetico. Le tappe dello sviluppo non furono più viste come la ricapitolazione delle tappe evolutive, ma come i diversi stadi di realizzazione del programma scritto nei geni. Anche in questo caso, però, l'evoluzione dei programmi genetici è basata su mutazioni casuali e tutte le tappe dello sviluppo dovrebbero avere quelle divergenze che invece si osservano solo dopo lo stadio filotipico. L'andamento di segno opposto degli stadi precedenti continuò ad essere anomalo, e ancora una volta non restò che attribuirlo a complicazioni che non siamo in grado di spiegare.

Come si vede, la difficoltà di fondo è sempre quella. Tutti i meccanismi proposti prevedono per l'intero sviluppo embrionale quell'andamento divergente che si osserva solo dopo lo stadio filotipico, e devono ricorrere a spiegazioni *ad hoc* per spiegare l'andamento di segno opposto che si osserva nelle prime tappe. Questo è stato un punto critico da von Baer fino ai nostri giorni, ma oggi abbiamo un nuovo modello per l'esplosione del Cambriano e quel modello offre una nuova soluzione anche al problema dello stadio filotipico.

La difficoltà delle soluzioni tradizionali deriva essenzialmente dal fatto che lo sviluppo embrionale è considerato un processo *continuo*, ossia un processo che va dall'uovo fecondato all'organismo adulto con un solo programma di informazioni. Il nuovo modello sull'esplosione del Cambriano, invece, dice che lo sviluppo degli animali è in realtà la successione di *due sviluppi che avvengono in serie*: il primo porta alla costruzione del corpo filotipico ed è basato sulle informazioni dei geni e delle cellule; il secondo porta alla costruzione del corpo individuale ed è basato *anche* sulle informazioni sovracellulari del piano corporeo.

Questo significa che la fine della prima fase di sviluppo diventa anche l'inizio della seconda fase, e per ottenere questo risultato è *necessario* che le differenze morfologiche fra gli embrioni abbiano due andamenti opposti. Nella prima fase esse devono diminuire perché tutti gli embrioni di un phylum possono costruire un solo piano corporeo, e man mano che si avvicinano a quel traguardo aumenta il numero dei caratteri comuni. Nella seconda fase, invece, il piano corporeo non è più un punto di arrivo ma un nuovo punto di partenza, e da quel momento in poi le differenze

fra gli embrioni del phylum possono aumentare indefinitamente.

Il punto critico del nuovo modello è l'idea che il piano corporeo è *contemporaneamente* una struttura fenotipica e un deposito di informazioni. Se le informazioni potessero essere trasportate senza una precisa struttura tridimensionale, non ci sarebbe alcun bisogno di conservare le morfologie, perché sono solo le informazioni che devono essere conservate. Ma le informazioni del piano corporeo riguardano l'organizzazione spaziale e non possono essere conservate senza le strutture tridimensionali che definiscono quella organizzazione.

I modelli che sono stati proposti finora, d'altra parte, hanno visto nel piano corporeo *soltanto* una struttura fenotipica, non un deposito di informazioni (una memoria sovracellulare), ed è questo che ha impedito loro di spiegare la conservazione dello stadio filotipico.

## BIBLIOGRAFIA

- Barbieri, M. (1974). Density Modulation Reconstruction Technique. *Proceedings of an International Workshop held at Brookhaven National Laboratory*. Upton, New York.
- Barbieri, M. (1999). Verso la logica dello sviluppo embrionale. *Systema Naturae*, 2, 353-375.
- Conway Morris, S. (1993). The fossil record and the early evolution of the Metazoa. *Nature*, 361, 219-225.
- Fortey, R. (1998). *Life: An Unauthorised Biography*. Flamingo, London.
- Gerhart, J. and Kirschner, M. (1997). *Cells, Embryos, and Evolution*. Blackwell Science, London.
- Gould, S.J. (1989). *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. Norton, USA and Hutchinson Radius, London.
- Raff, R. (1996). *The Shape of Life*. The University of Chicago Press, Chicago and London.