

Sean B. Carroll

# Infinite forme bellissime

*La nuova scienza dell'Evo-Devo*

Traduzione di Silvia Boi



Sean B. Carroll  
*Infinite forme bellissime*  
*La nuova scienza dell'Evo-Devo*

La traduzione dell'opera è stata realizzata grazie al contributo del SEPS  
SEGRETARIATO EUROPEO PER LE PUBBLICAZIONI SCIENTIFICHE



Via Val d'Aposa 7 - 40123 Bologna  
seps@alma.unibo.it - www.seps.it

Progetto grafico: Gaetano Cassini/Passages

Coordinamento produttivo: Progedit & Consulting, Torino

*Endless Forms Most Beautiful* © 2005 by Sean B. Carroll

Sean B. Carroll  
*Endless Forms Most Beautiful*  
*The New Science of Evo-Devo*

Published in agreement with the author,  
c/o Baror International, Inc., Armonk, New York, U.S.A.

© 2006 Codice edizioni, Torino

ISBN 88-7578-037-4

Tutti i diritti sono riservati.  
Per le riproduzioni grafiche e fotografiche appartenenti alla proprietà di terzi  
inserite in quest'opera, l'Editore è a disposizione degli aventi diritto,  
nonché per eventuali non volute omissioni e/o errori di attribuzione  
nei riferimenti bibliografici.

*Per Jamie, Will, Patrick,  
Chris e Josh*



# Indice

- ix Prefazione
- xi Prefazione all'edizione italiana
- Introduzione*
- 3 Farfalle, zebre ed embrioni
- 17 **Parte I. La costruzione degli animali**
- Capitolo 1*
- 19 Architettura animale: forme moderne, modello antico
- Capitolo 2*
- 37 Mostri, mutanti e geni master
- Capitolo 3*
- 53 Da *E. coli* agli elefanti
- Capitolo 4*
- 79 Confezione bimbo fai da te: 25 000 geni. Montaggio a parte
- Capitolo 5*
- 105 La materia oscura del genoma: istruzioni operative per il kit degli attrezzi per il montaggio
- 127 **Parte II. I fossili, i geni e l'origine della diversità animale**
- Capitolo 6*
- 133 Il Big Bang dell'evoluzione animale
- Capitolo 7*
- 163 Piccole esplosioni: ali e altre invenzioni rivoluzionarie

	<i>Capitolo 8</i>
191	Come alle farfalle vennero le macchie
	<i>Capitolo 9</i>
213	<i>Paint it black</i>
	<i>Capitolo 10</i>
239	Una mente meravigliosa: l'origine di <i>Homo sapiens</i>
	<i>Capitolo 11</i>
271	Infinite forme bellissime
295	Ringraziamenti
299	Fonti e approfondimenti

Prefazione

## Rivoluzione n. 3

*You say you want a revolution  
Well, you know  
We all want to change the world.  
You tell me that it's evolution,  
Well, you know  
We all want to change the world...  
You say you got a real solution  
Well, you know  
We'd all love to see the plan.*

JOHN LENNON e PAUL MCCARTNEY, *Revolution 1* (1968)

Il fisico premio Nobel Jean Perrin una volta affermò che la chiave di ogni successo scientifico consiste nel riuscire a «spiegare ciò che è invisibile e complesso con qualcosa di visibile e semplice». Le due più grandi rivoluzioni in biologia, avvenute nel campo dell'evoluzione e della genetica, corrispondevano a questa descrizione. Darwin spiegò la varietà delle specie fossili e viventi come prodotti della selezione naturale nell'arco di tempo di eoni. La biologia molecolare spiegò come le basi dell'eredità in tutte le specie sia codificata in molecole di DNA costituite solo da quattro componenti. Sebbene queste indicazioni avessero molte implicazioni, erano incomplete per spiegare l'origine delle complesse *forme* visibili, dai corpi degli antichi trilobiti ai becchi dei fringuelli delle Galapagos. Né la selezione naturale né il DNA costituiscono una diretta spiegazione di *come* le singole forme si sviluppino o si siano evolute.

La chiave per comprendere la forma è lo *sviluppo*, il processo attraverso il quale una singola cellula uovo dà origine a un animale complesso di molti miliardi di cellule. Questo incredibile spettacolo è stato uno dei più grandi misteri insoluti per quasi due secoli. Inol-

tre lo sviluppo è intimamente connesso all'evoluzione perché i cambiamenti nella forma avvengono attraverso cambiamenti embrionali. Negli ultimi due decenni si è verificata un'altra rivoluzione in biologia. Scoperte nel campo della biologia dello sviluppo e della biologia evolutiva dello sviluppo (una nuova disciplina battezzata *Evo-Devo*) hanno rivelato molto sui geni invisibili e su alcune semplici regole che danno forma agli animali e all'evoluzione. La maggior parte di ciò che abbiamo scoperto è così stupefacente e inatteso che ha profondamente cambiato la nostra idea di come funziona l'evoluzione. Nessun biologo, per esempio, avrebbe mai immaginato che gli stessi geni che regolano la formazione del corpo e degli organi di un insetto controllano anche la formazione dei nostri corpi.

Questo libro racconta la storia di questa nuova rivoluzione e le indicazioni che essa fornisce su come si sia evoluto il regno animale. Il mio obiettivo è di darvi un'immagine vivida del processo attraverso il quale si "costruiscono" gli animali e di come diversi tipi di cambiamento in questo processo hanno dato luogo ai diversi animali che oggi conosciamo e la cui esistenza passata è testimoniata dai fossili.

Ho scritto questo libro pensando a diversi tipi di lettore. Per prima cosa, per chiunque sia interessato alla natura e alla storia naturale e appassionato degli animali della foresta pluviale, delle barriere coralline, della savana o dei resti fossili, dirò molto a proposito dello sviluppo e dell'evoluzione di alcuni dei più affascinanti animali del passato e del presente. Inoltre, per scienziati di fisica, ingegneria, informatici e altri interessati a capire le origini della complessità, questo libro racconta la storia dell'enorme diversità che è stata creata combinando un piccolo numero di ingredienti comuni. Per gli studenti e i docenti, credo fermamente che i nuovi dati dell'*Evo-Devo* rendano il processo evolutivo vivo e offrano un'idea più illuminante e significativa di quella che si insegna di solito nelle scuole. Infine, per chiunque si chieda "da dove vengo?", questo libro parla anche della nostra storia, sia del viaggio che abbiamo fatto dall'uovo all'adulto sia il lungo percorso dall'origine degli animali fino alla recente origine della nostra specie.

*Prefazione all'edizione italiana*

## L'architettura della vita

Vi è davvero qualcosa di «grandioso in questa concezione della vita», come scriveva Charles Darwin nella celebre chiusa de *L'origine delle specie*. Deve esservi anche qualcosa d'imprevedibile, se è vero che fino a una ventina di anni fa un libro come questo sarebbe stato impensabile. State per aprire una delle migliori introduzioni non specialistiche all'ormai celebre campo di studi dell'Evo-Devo – acronimo per “evolutionary developmental biology”, la biologia evolutiva dello sviluppo - scienza integrata che indaga la storia naturale e la determinazione genetica degli stupefacenti meccanismi che presiedono alla costruzione dell'individuo biologico. Se siete ancora affezionati all'idea che la teoria dell'evoluzione darwiniana sia sbagliata perché non riesce a spiegare l'utilità delle forme intermedie o la complessità delle strutture organiche, non è il libro che fa per voi. Questa biologia evolutiva scritta in linguaggio architettonico risponde infatti a molte domande rimaste finora inevase.

Non si tratta, naturalmente, di una disciplina inedita. L'embriologia affonda le sue radici in epoche pre-evoluzionistiche. Darwin aveva colto l'importanza delle “correlazioni di crescita” ed era fortemente attratto dall'osservazione degli stadi di sviluppo precoci degli animali e dalle loro affascinanti somiglianze. Un suo epigono in terra germanica, Ernst Haeckel, coglierà in queste omologie fra i processi di sviluppo una delle conferme più importanti della discendenza comune di tutti gli animali. Tuttavia, mancava un nesso sistematico fra la biologia dello sviluppo individuale (l'ontogenesi) e l'evoluzione delle specie (la filogenesi). Fu così che per molti decenni del Novecento il programma di ricerca neodarwiniano, la “grande sintesi” fra darwinismo e mendelismo impegnata nella definizione dei meccanismi di base dell'ereditarietà e della selezione, non prestò la giusta attenzione a una preziosa tradizione del pensiero biologico.

Ci vollero la scoperta dei meccanismi di regolazione genica, il sequenziamento del DNA e il clonaggio dei geni per rifondare su basi molecolari un incontro interdisciplinare promettente che oggi chiamiamo “Evo-Devo”, una sorta di “piccola sintesi” dentro la grande sintesi. Dopo il testo anticipatore di Stephen J. Gould del 1977, *Ontogeny and Phylogeny*, bisognerà però attendere il decennio d'oro 1992-2002 per assistere alla vera fioritura di queste ricerche, per opera di studiosi come Walter Gehring, Cristiane Nusslein-Volhard, Eric Wieschaus, Thomas Kaufman, Rudolf A. Raff e, fra questi, anche Sean B. Carroll, uno dei primi a tentarne qui una sintesi per il grande pubblico.

La domanda dell'Evo-Devo è tanto antica quanto, ancora oggi, affascinante: come è possibile che dall'incontro di due cellule sessuali che fondono insieme i loro corredi genetici prendano avvio il processo di differenziazione dei tipi cellulari, le migrazioni coordinate di cellule, la distribuzione di tessuti e di organi, le morti cellulari selettive, la costruzione architettonica del piano corporeo che in un tempo stabilito conduce alla nascita di un individuo biologico anatomicamente completo e uguale (fatte salve le irrinunciabili unicità individuali) agli altri membri della stessa specie? Com'è che questo processo di sviluppo, nonostante la sequenza delicatissima di passaggi e la rete genetica di regolazioni che da una cellula ne produce miliardi, riesce ad essere così affidabile, limitando notevolmente gli incidenti di percorso? Ma soprattutto, come si sono evoluti questi meccanismi ingegnosi che permettono il perpetuarsi di una specie di generazione in generazione?

Carroll ci presenta qui una splendida rassegna degli stratagemmi dello sviluppo, rimasti per lungo tempo nascosti alla scienza, a cominciare dall'utilizzo di strutture modulari ripetute in serie e variamente combinate. Capiamo così subito che l'Evo-Devo è l'erede legittimo dell'insigne “biologia della forma” ottocentesca: ci spiega le simmetrie dei corpi, i loro assi di crescita, la mappa evolutiva delle componenti, i bilanciamenti, le polarità, l'ordine di sviluppo, la geografia dei segmenti e delle zone embrionali. Troverete questo libro pieno di zampe e di appendici, di arti che si trasformano, di gemme che diventano articolazioni, di mostri interessanti, di larve e girini, di antenne e altre protuberanze che crescono nel posto sbagliato al momento sbagliato, di bocche, cuori, occhi, tubi neurali, vertebre

macchie, strisce, bandeggi, colori, puntinature, disegni, sofisticati mimetismi e meravigliose decorazioni. È una biologia “estetica”, una biologia del visibile, del percepibile.

Se ne evince in primo luogo che il segreto della geometria di un animale non è quello di avere un “kit degli attrezzi” specifico nel proprio genoma, ma quello di attivare e disattivare al momento giusto gli “interruttori” e i geni regolatori che stabiliscono il numero delle parti, la forma, la collocazione e le dimensioni di ciascuna struttura. È una questione di coordinamento e di organizzazione. La scatola del montaggio, invece, è uguale per tutti, al di là di ogni immaginazione. Se pensiamo che le architetture corporee dell'intero regno animale dipendono dagli stessi direttori d'orchestra che conducono la danza dello sviluppo in esseri viventi diversissimi come un insetto, una rana, un verme e un leone, appare in tutta la sua smagliante chiarezza la matrice di unità biologica e storica che abbraccia il vivente. L'intero regno animale condivide i medesimi ingredienti genetici per lo sviluppo del corpo. L'universalità dei geni *Hox* e delle regole dello sviluppo ha stupito anche i più grandi evolucionisti, che non avrebbero mai previsto che lo stesso gene potesse attivarsi per costruire l'occhio di un moscerino della frutta e l'occhio di un uomo.

Le omologie, cioè le somiglianze strutturali che un tempo apprezzavamo soltanto al livello anatomico esteriore, ora sono visibili nelle profondità più nascoste del nucleo cellulare e permeano la spiegazione evolucionistica. Ogni animale è in un certo senso una “variazione sul tema” del kit degli attrezzi che abbiamo ereditato all'inizio, una diversa combinazione di blocchi di costruzione a partire dalla stessa scatola di montaggio genetica, l'esito di un percorso costruttivo sedimentatosi nell'evoluzione per ragioni adattative differenti ma a partire dagli stessi ingredienti di base.

Tutto ciò è possibile perché la natura è in grado di insegnare nuovi trucchi a vecchi geni – come spiegò François Jacob escogitando la brillante metafora del “bricolage evolutivo” – cioè di convertire l'attivazione di un gene per una funzione inedita o di cooptare una struttura per un compito adattativo diverso da quello per cui si era formata, ma senza pregiudicare l'integrità funzionale preesistente. La logica dell'Evo-Devo quindi è quella dell'artigiano scaltro che cambia la geografia dell'embrione, lavora sull'esistente, riadatta e rimaneggia lo stesso materia-

le di base per combinazioni adattative inedite al mutare delle condizioni. Gould nel 1982 aveva chiamato “*exaptation*” questo processo di plasticità opportunistica, già peraltro intuito da Darwin quando nella sesta edizione dell’*Origine* introduce il concetto di “pre-adattamento” o meglio di “ri-adattamento” a partire da strutture già formate.

Condividiamo più del 98% delle basi nucleotidiche del nostro DNA con lo scimpanzé, il che non è sorprendente per un evolucionista che sa quanto sia stata lunga la storia comune fra noi e i nostri cugini più prossimi. Il fatto più impressionante è semmai l’inverso, cioè che un minuscolo 1% di DNA porti alla formazione di due specie così diverse. L’Evo-Devo ci aiuterà proprio a capire quali sono state le mutazioni decisive che ci hanno fatto diventare umani, nel corso di un intricato processo di speciazioni durato sette milioni di anni. È interessante come Carroll ripercorra la storia dell’evoluzione umana in particolare, vedendola come una sequenza di ingegnosi *exaptations* molecolari intervenuti nel processo di sviluppo e introdotti a mosaico da diverse specie nostre antenate. “Opportunità colte al volo”, il segreto dell’evoluzione.

Se l’embriologia cessa di essere una scatola nera con un input, l’informazione genetica, e un output, l’animale adulto, è anche possibile svelare le semplificazioni necessarie (sulle quali sarebbe però il caso di non indulgere più nostalgicamente) che abbiamo per molto tempo associato alle metafore del “programma” d’istruzioni e del gene come unità astratta, unidimensionale ed eterna di “informazione” biologica. Da questo libro i geni emergono, al contrario, in tutta la loro tridimensionale fisicità, come molecole-codice immerse in un contesto materiale di sviluppo e distribuite secondo “geografie” estese di attivazione e di interrelazione. Se l’ambiente cellulare e la struttura genomica smettono di essere visti come comprimari, i geni diventano co-protagonisti di una rappresentazione corale che si replica a ogni concepimento.

Non sono più solo geni, ma “morfogeni” il cui contenuto di informazione si esplica nell’intero processo di costruzione dell’animale. È per questo che le modificazioni degli interruttori genetici nel corso della storia naturale spiegano finalmente come sia possibile che sui tempi lunghi dell’evoluzione un’esigua differenza genetica, passata al vaglio della selezione naturale, possa dare origine ad animali con una conformazione anche molto diversa. Per gli stessi motivi, non è più un mistero che la complessità di un organismo (misu-

rata in termini di numero e di organizzazione delle sue parti) non sia affatto proporzionale alla quantità di geni contenuti nel suo corredo. Per “fare” un essere umano bastano meno di trentamila geni.

La biologia dello sviluppo diventa così una disciplina evolutivista fondamentale che ci permette per esempio di spiegare i segreti della prorompente differenziazione dei mammiferi, i quali in poche decine di milioni di anni (non comunque dalla sera alla mattina...) esplorano piani corporei diversissimi come quello di un pipistrello e di una balena. Ricordiamo che la difficoltà di dar conto in termini darwiniani della nascita dei maggiori gruppi tassonomici era da sempre un argomento prediletto dagli antievoluzionisti.

Ma l'Evo-Devo è anche la scienza nella quale forme e funzioni si incontrano – dopo molte diffidenze da parte dei rispettivi cultori – per offrire una spiegazione evolutivista più ricca, dove non contino soltanto le risposte adattative specifiche per ciascuna pressione selettiva ambientale, ma anche i vincoli strutturali interni che fanno resistenza e trovano di volta in volta compromessi accettabili con le forze ineludibili della selezione. Queste agiscono in un contesto di limitazioni strutturali, di multifunzionalità e di ridondanza, in cui spesso la specializzazione e la divisione dei compiti sono ottenute attraverso la cooptazione e la conversione di tratti già sviluppati, cioè modificando il materiale a disposizione.

Attorno a quest'ultimo nodo teorico cruciale si è consumato in passato un fraintendimento che Carroll dipana in modo magistrale nel capitolo finale, il più “politico” dell'opera. Smentendo quanti hanno ritenuto di trovare a più riprese in questi principi strutturali e di organizzazione interna degli organismi non un'integrazione ma una confutazione o comunque un superamento dei meccanismi selettivi, annunciando frettolosamente la nascita di “teorie dell'evoluzione” alternative a quella darwiniana, Carroll illustra qui con grande precisione le ragioni per cui l'Evo-Devo non soltanto è coerente con il nocciolo della spiegazione darwiniana, ma ne rappresenta una formidabile estensione.

L'Evo-Devo non apre affatto il campo all'idea che singole mutazioni “miracolose” possano stravolgere di punto in bianco il piano corporeo di una specie, facendola “saltare” a un livello superiore di complessità: per distinguere un granchio da un ragno e da un insetto non basta il tocco di bacchetta magica sopra un gene “master”. In ol-

tre, i geni dello sviluppo rappresentano un insieme di possibilità d'innovazione e di percorsi di cambiamento, non canalizzazioni inevitabili. Essi sono una fonte di vincoli su cui poi agisce la selezione naturale, giacché è pur sempre un'opportunità ecologica – cioè una nicchia ambientale che sottopone gli organismi a specifiche pressioni selettive – a favorire una possibilità genetica anziché un'altra.

I mutanti dello sviluppo, con i loro spettacolari effetti devianti, hanno aperto uno scrigno di conoscenze senza precedenti. Emerge così il lato complementare della domanda di partenza: non solo come si sono evoluti i meccanismi dello sviluppo nel corso della storia naturale, ma anche come i cambiamenti adattativi nella regolazione dello sviluppo – soprattutto nei tempi di sviluppo e nella geografia embrionale – siano stati una sorgente di variazione cruciale per permettere alcune svolte fondamentali dell'evoluzione biologica. Le forme animali cui è dedicato questo libro e i modi in cui si sono diversificate attraverso cambiamenti nei processi di sviluppo – cambiamenti emersi per normale mutazione genetica e fissatisi per selezione naturale – rappresentano un insieme di evidenze empiriche oggi indispensabile per comprendere il ruolo e la funzionalità delle forme intermedie nell'evoluzione.

È una soddisfazione vedere uscire un libro così didatticamente efficace sull'evoluzione in un paese in cui qualcuno ha pensato che non fosse il caso di insegnarla nelle scuole. Le ultime righe dell'*Origine*, come da un così semplice inizio «infinite forme bellissime e meravigliose» si sono evolute e continuano ad evolversi, rappresentano ancora oggi una domanda scientifica entusiasmante. Conosciamo i meccanismi di fondo, quelli darwiniani come mutazione e selezione, e quelli scoperti successivamente come la deriva genetica e i fattori macro evolutivi. Sono nate intere discipline come l'Evo-Devo, questa biologia delle forme in evoluzione fra permanenza e unicità, con i suoi atlanti degli embrioni, le sue latitudini e longitudini dello sviluppo. Ma per una risposta completa mancano ancora molti dettagli, e imprevedibili sorprese. Forse non arriveremo mai a una risposta completa, perché le architetture della vita e le storie di morfogenesi della natura potrebbero essere davvero “infinite” come scriveva Darwin. Con questo libro sappiamo, di sicuro, che sono bellissime.