



MIMESIS
Kosmos

N. 1

COLLANA DIRETTA DA

DINO GAVINELLI (UNIVERSITÀ DI MILANO), MARIO NEVE (UNIVERSITÀ DI BOLOGNA, SEDE DI RAVENNA).

COMITATO SCIENTIFICO

FRANCO FARINELLI (UNIVERSITÀ DI BOLOGNA), GUGLIELMO SCARAMELLINI (UNIVERSITÀ DI MILANO), CLAUDE RAFFESTIN (UNIVERSITÉ DE GENÈVE)



PAESAGGI DELLA COMPLESSITÀ

La trama delle cose e gli intrecci
tra natura e cultura

a cura di
Roberto Barbanti, Luciano Boi e Mario Neve



MIMESIS
Kosmos

In copertina: *Tul/Mobile*, 2002, tempera su tela di cotone, cm 110 Michele Mulas (1939-2002).

Quest'opera straordinaria dell'artista Michele Mulas illustra la natura morfologica di molti esempi di fratture e fessure, che sono generalmente disposte in modo tale da formare delle vaste reti complesse. Esse si osservano spesso nelle forme naturali e nei sistemi viventi. Il motivo della frattura e della fessura permette di ricostruire la dinamica della storia evolutiva che ha condotto alla formazione di certe strutture ricorrenti nella natura. I suoi puzzle sono degli oggetti dinamici che danno un'idea di come i sistemi viventi siano delle strutture morfologiche impregnate di storia, le cui forme si trasformano per potersi adattare all'evoluzione degli ambienti vitali con i quali esse interagiscono.

Il presente volume è stato pubblicato con un contributo del Dipartimento di Storie e Metodi per la Conservazione dei Beni Culturali dell'Università di Bologna, sede di Ravenna

© 2011 – MIMESIS EDIZIONI (Milano – Udine)

Collana: Kosmos, n. 1

www.mimesisedizioni.it / www.mimesisbookshop.com

Via Risorgimento, 33 – 20099 Sesto San Giovanni (MI)

Telefono +39 02 24861657 / 24416383

Fax: +39 02 89403935

Via Chiamparis, 94 – 33013 Gemona del Friuli (UD)

E-mail: mimesis@mimesisedizioni.it

INDICE

INTRODUZIONE p. 11

PARTE I

COMPLESSITÀ DELLA NATURA E DEGLI ECOSISTEMI

1. *Giorgio Turchetti*, MECCANICA, SISTEMI
DINAMICI, COMPLESSITÀ: DAGLI ATOMI AGLI AUTOMI,
IL PASSAGGIO AL VIVENTE E FORSE AL PENSANTE p. 27
2. *F. Tito Arcèchi*, DINAMICA DELLA COGNIZIONE:
COMPLESSITÀ E CREATIVITÀ p. 55
3. *Arcangelo Rossi*, RENÉ THOM:
CATASTROFI E COMPLESSITÀ p. 89
4. *Almo Farina*, LA TEORIA GENERALE
DELLE RISORSE (TGR) p. 101

PARTE II

COMPLESSITÀ DELLE FORME E DEL MONDO VIVENTE

1. *Ludovico Galleni*, VERSO UNA TEORIA
DELLA BIOSFERA p. 125
2. *Federico Rossi, Nadia Marchettini,
Riccardo Maria Pulselli, Mauro Rustici*,
NASCITA DELLE FORME: UN PUNTO DI VISTA
CHIMICO-FISICO p. 143
3. *Claude Calame*, MODELLO DEL CODICE E MODELLO
ERMENEUTICO: UN'“ANTROPOPOIESI» GENETICA”? p. 151
4. *Giuseppe Fusco*, LA SCOLOPENDRA
E IL MILLEPIEDI: TRA SVILUPPI DELLA SEMANTICA
E SEMANTICA DELLO SVILUPPO p. 171

5. *Luciano Boi*, COMPLESSITÀ, BIODIVERSITÀ
ED ECODINAMICA: COME TESSERE NUOVE RELAZIONI
TRA NATURA E CULTURA p. 187

PARTE III COMPLESSITÀ DEL PAESAGGIO

1. *Augustin Berque*, LE OPERE E I GIORNI.
STORIA NATURALE E STORIA UMANA p. 265
2. *Mario Neve*, IL REMO E LO STAMPO p. 283
3. *Philippe Nys*, DEL PAESAGGIO p. 317
4. *Claude Raffestin*, IL TEMPO COME SCULTORE DEI LUOGHI p. 327
5. *Anna Maria Medici*, MEDITERRANEO PLANETARIO p. 351

PARTE IV COMPLESSITÀ DELLE RELAZIONI TRA ARTI E TECNICA

1. *Maria Bravi, Franco Maria Pulselli, Enzo Tiezzi*,
COSA È MAI LA BELLEZZA p. 397
2. *Albert Mayr*, LUOGHI COME PARTITURE p. 405
3. *Giuseppe O. Longo*, L'EVOLUZIONE
DI HOMO TECHNOLOGICUS p. 417
4. *Martine Bouchier*, "RICERCA E CREAZIONE"
AL CROCEVIA DI ARTI E SCIENZE p. 427
5. *Roberto Barbanti*, DALL' AUTO-REFERENZIALITÀ
ALL' INTER-REFERENZIALITÀ. LA QUESTIONE
DELLA COMPLESSITÀ NELL' ESEMPIO
DELL' ARTE GENETICA p. 435
- NOTE BIOGRAFICHE DEGLI AUTORI p. 475

LA SCOLOPENDRA E IL MILLEPIEDI: TRA SVILUPPI DELLA SEMANTICA E SEMANTICA DELLO SVILUPPO

di Giuseppe Fusco

*Dipartimento di Biologia, Università di Padova,
Via U. Bassi 58/B, 35131 Padova (Italia)*

Riassunto: La biologia dello sviluppo e la biologia evuzionistica sono entrambe scienze del cambiamento attraverso il tempo. Nel formulare e vagliare ipotesi nell'ambito di queste due discipline, o alla loro interfaccia (la cosiddetta biologia evuzionistica dello sviluppo, o 'evo-devo'), le parole che usiamo per descrivere le trasformazioni dei sistemi biologici rischiano continuamente di operare come 'trappole concettuali', cioè rappresentazioni che limitano le possibilità di progredire nella comprensione di tali processi. Questo elemento interpretativo nell'indagine e nella comunicazione scientifica ha un'interessante analogia negli stessi processi biologici che sono oggetto di studio. I processi morfogenetici dello sviluppo mostrano di disporre di 'opzioni di lettura' alternative, cioè della possibilità di essere regolati da diversi segnali nello stesso dominio corporeo. Il cambiamento evolutivo si può quindi compiere anche attraverso 'mutamenti di senso', cioè trasformazioni nella topologia delle interazioni regolative in quello che viene chiamato network genetico di sviluppo. Questo contributo è incentrato principalmente sul caso paradigmatico dello sviluppo e dell'evoluzione della segmentazione (una forma di simmetria corporea che vede strutture omologhe ripetersi lungo un asse del corpo), con un'applicazione allo studio della complessità.

Parole chiave: Centopiedi, Complessità, Genetica dello sviluppo, Morfologia, Segmentazione.

1. *Parole come trappole*

La biologia dello sviluppo e la biologia evuzionistica sono entrambe scienze del cambiamento attraverso il tempo. La biologia dello sviluppo studia i meccanismi attraverso i quali le forme degli organismi si trasformano nel corso del ciclo vitale. La biologia evuzionistica cerca invece di ricondurre le stesse forme al risultato di

cambiamenti avvenuti in un arco di tempo molto più lungo, attraverso innumerevoli generazioni. Nel formulare e vagliare ipotesi nell'ambito di queste due discipline, o alla loro interfaccia (la cosiddetta biologia evuzionistica dello sviluppo, o 'evo-devo'), le parole che usiamo per descrivere i sistemi biologici e le loro trasformazioni possono influenzare sensibilmente l'osservazione e l'interpretazione di questi stessi processi, nonché le spiegazioni che ne possiamo dare.

Un esempio è fornito dal caso di strutture anatomiche simili, in organismi diversi, che venendo indicate con nomi differenti, sono in prima istanza interpretate come strutture incomparabili, o la cui comparazione avrebbe un significato molto relativo. La sinonimia si deve al fatto che l'uso dello stesso nome per due strutture in due specie differenti verrebbe facilmente interpretato come una implicita dichiarazione di omologia (Edgecombe 2008), ossia, le due strutture potrebbero venire interpretate come versioni alternative di un stesso organo presente nel più recente antenato comune delle due specie. Il tentativo di evitare una sovra-interpretazione (in questo caso, una dichiarazione di omologia) genera una iper-proliferazione della nomenclatura biologica, come esemplificato dalla varietà di nomi con cui vengono indicati gli elementi ripetitivi del tronco di animali diversi: 'segmenti' per un lombrico, 'anelli' per un rotifero, 'zoniti' per un chinorinco, 'proglottidi' per un cestode, 'zoidi' per un catenulide (Minelli e Fusco 2004). All'opposto, non sono rari i casi di omonimia. Per adeguarsi all'avanzare delle conoscenze, il significato di un termine può venire progressivamente esteso, a volte molto al di là della sua definizione originale, divenendo pertanto più vago e impreciso. Sebbene successivamente possa venire variamente aggettivato o dotato di prefissi o suffissi per evidenziarne la nuova valenza, l'influenza del significato originale può mantenersi indipendentemente dalla pertinenza. Un esempio è offerto dal termine 'omologia', dalla sua definizione in epoca pre-darwiniana, fino al suo attuale significato nella cosiddetta era della genomica. Le parole sono certamente in relazione dinamica con la conoscenza e una continua vigilanza sul loro significato e limiti di applicazione è certamente necessaria per evitare confusione. Tuttavia, problemi di questo tipo sono ben conosciuti dagli specialisti e per questo non rappresentano particolari ostacoli al loro lavoro.

Ma questa è solo la punta dell'iceberg. Il lessico biologico può manifestare inconvenienti più subdoli ed insidiosi. I termini che descrivono i sistemi biologici e le loro trasformazioni rischiano continuamente di comportarsi come 'trappole concettuali', cioè concezioni

che limitano la nostra capacità di porci domande sensate e di tentare di rispondervi. Un termine può convogliare significati, non sempre manifesti, che possono condizionare o distorcere la percezione dello stesso oggetto che esso è chiamato a rappresentare. In biologia, numerosi esempi si trovano in morfologia descrittiva ('tagma', 'piano corporeo'), in biologia dello sviluppo ('embrione', 'larva', 'adulto') e in biologia evolutivista ('eterocronia', 'novità') (Minelli e Fusco 2005, Minelli *et al.* 2006).

Questo contributo si concentra sul significato e l'uso dei termini 'segmento' e 'segmentazione', in quanto costituiscono un caso paradigmatico di 'false friends' in biologia, ponendo un 'problema di senso' che porta ad una riflessione più generale di quella suggerita dallo specifico problema di nomenclatura nella morfologia animale.

2. *La trappola dei segmenti*

In, il termine 'segmentazione' (o 'metameria') viene usato per indicare una caratteristica architettura corporea di un organismo. Un animale segmentato presenta una ripetizione seriale di strutture simili (omologhe) lungo l'asse principale del corpo, ovvero quello antero-posteriore. La segmentazione è quindi una forma di simmetria corporea, più precisamente una forma di simmetria di traslazione. Con lo stesso termine si indica anche un processo di sviluppo in grado di produrre questa condizione morfologica. Questi due aspetti della segmentazione, la condizione morfologica e il processo che la produce, sono ovviamente correlati, ma, come vedremo, in qualche misura si possono anche considerare indipendenti.

Una scolopendra (Fig. 1) fornisce un buon esempio di animale segmentato, e la sua morfologia e la sua anatomia possono essere descritte facilmente sfruttando questa simmetria. Un libro di testo di zoologia potrebbe facilmente riportare una diagnosi del tipo seguente: "Il corpo di una scolopendra consiste di un capo e di un tronco. Il primo segmento del tronco (o, segmento forcipulare) porta un paio di massillipedi veleniferi. Il resto del tronco è generalmente formato da 21 o 23 segmenti (a seconda della specie) portanti un paio di zampe ciascuno, seguiti a loro volta da una regione anogenitale apoda." Sulla base di questa 'griglia segmentale' è facile aggiungere ulteriori dettagli anatomici, come per esempio: "ogni segmento pedifero presenta alcune placche esoscheletriche relativamente rigide, chiamate

scleriti: un tergite dorsale, uno sternite ventrale, e alcuni pleuriti laterali”, oppure, per una scolopendra con 21 paia di zampe, “i tergiti dei segmenti pediferi II, IV, VI, IX, XI, XIII, XV, XVII, XIX sono relativamente più corti rispetto a quelli dei segmenti contigui”, o ancora “gli spiracoli, le aperture del sistema respiratorio, sono generalmente portati sui pleuriti dei segmenti pediferi III, V, VII, X, XII, XIV, XVI, XVIII, XX”.

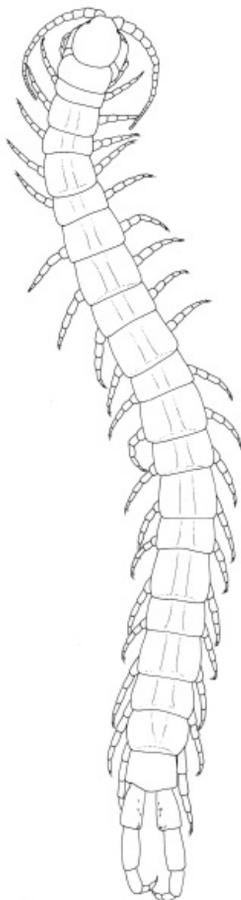


Figura 1

Habitus di centopiedi scolopendromorfo con 21 paia di zampe
in visone dorsale.

Il valore di una tale griglia descrittiva nella comunicazione scientifica, didattica o specialistica, è fuori discussione. Tuttavia, questo espediente descrittivo non è privo di conseguenze. In questo modo, più o meno inconsciamente, il motivo ripetitivo (periodico) viene implicitamente riferito all'intero tronco dell'animale, piuttosto che alle specifiche serie di elementi ripetitivi omologhi di cui questo si compone (zampe, scleriti, spiracoli, ecc.). La scolopendra viene a qualificarsi come animale segmentato perché il suo corpo è *composto* di un certo numero di *segmenti* (ciascun segmento con zampe, scleriti, ecc.), piuttosto che a motivo del fatto che il suo corpo *presenta* diverse *serie* di elementi strutturali ripetitivi (una serie di paia di zampe, una serie di scleriti dorsali, ecc.). Quando un pattern segmentale viene riferito all'intero asse del corpo, piuttosto che alle specifiche serie di elementi omologhi che si ripetono lungo lo stesso asse, l'idea di un corpo *costituito da* ('fatto di') un certo numero di moduli corporei (i segmenti) si produce fatalmente. Segmentato non vuol più dire 'con strutture ripetitive', ma 'fatto di moduli che si ripetono'. Questa deriva semantica, apparentemente innocua, comporta un numero non trascurabile di problemi.

Una prima serie di difficoltà logiche e pratiche si incontra quando diverse strutture ripetitive dello stesso asse del corpo, nello stesso animale, presentano disposizione seriale discordante. Casi di questo tipo sono molto comuni nel gruppo dei miriapodi (per intenderci, quello che annovera millepiedi e centopiedi), dove serie di elementi dorsali e ventrali del tronco possono presentare diversa cardinalità. Ad esempio, nei centopiedi craterostigmomorfi ci sono più tergiti (21) che paia di zampe (15), mentre nei centopiedi scutigermorfi il numero di tergiti (7) è minore del numero di paia di zampe (15) (Fusco 2005). Nei millepiedi, per la maggior parte del tronco ci sono due paia di zampe per ciascun tergite, ma, a complicare il quadro delle relazioni tra strutture ripetitive dorsali e ventrali, ai primi 3-4 tergiti sembra corrispondere un solo paio di zampe ciascuno. Addirittura, in alcune specie il numero di paia di zampe non può essere esattamente stimato dal numero di tergiti, e viceversa, tra i due numeri essendovi solo una correlazione statistica (Enghoff *et al.* 1993). Morfologie di questo tipo sono tradizionalmente etichettate come casi di 'segmental mismatch', un termine che associato ad un concetto modulare di segmento è chiaramente un ossimoro, perché se il corpo è 'fatto di' segmenti che si ripetono non ci sono serie segmentali distinte che possano concordare o meno.

Difficoltà di diverso ordine emergono poi nel valutare la segmentazione in chiave evolutiva. Con un concetto di segmentazione di tipo modulare, i possibili percorsi del cambiamento evolutivo a carico della condizione segmentale si riducono ad un insieme molto limitato di opzioni: al di là di cambiamenti nel numero totale di segmenti, variazioni del pattern segmentale possono derivare solo dalla fusione o dalla divisione di strutture segmentali (es., scleriti) riferibili a primitive unità modulari. Sulla base di questo implicito assunto, sembrerebbe sempre ragionevole chiedersi quale sia l'esatta corrispondenza tra le serie segmentali di strutture diverse, anche in caso di 'segmental mismatch'. Per esempio, nel caso dei millepiedi, per un certo tempo si sono confrontate due diverse ed inconciliabili ipotesi di corrispondenza tra strutture dorsali e ventrali: una basata su quella che sembrava essere una indisputabile corrispondenza tra scleriti dorsali e ventrali in specie, come gli julidi, dove tutti gli scleriti di un segmento sono fusi a formare un anello, l'altra basata su dati di embriologia descrittiva (Janssen *et al.* 2006). Un recente studio di genetica dello sviluppo su geni della segmentazione nel millepiedi *Glomeris* ha dimostrato invece che le unità segmentali dorsali e ventrali vengono stabilite in modo indipendente nell'embrione, confutando così entrambe le ipotesi precedenti (Janssen *et al.* 2004).

La segmentazione può quindi evolversi attraverso percorsi di cambiamento diversi da quelli risultanti dall'applicazione di una logica astratta basata su fusione e/o scissione di strutture segmentali preesistenti. Oltre a fornire le basi genetiche del mismatch dorso-ventrale, lo studio di Janssen e collaboratori ha mostrato che, almeno nei millepiedi, il segmento, inteso come modulo, è al più un'unità funzionale/descrittiva. Ma il suo valore come unità descrittiva non lo qualifica come unità valida per altri usi, come ad esempio per studiare l'evoluzione dei processi di segmentazione.

3. Una trappola al margine

Una figura geometrica che presenti simmetria di traslazione può essere descritta come la ripetizione regolare di un motivo periodico di una certa lunghezza (periodo) lungo una determinata direzione. Tuttavia, questo non implica che questo motivo (o, modulo ripetitivo) sia unico. Il numero di motivi periodici in una figura con simmetria di traslazione è in realtà infinito (Fig. 2). La scelta arbitraria di quale

sia il più appropriato per un dato scopo, o contesto descrittivo, è una questione di convenienza pratica o una mera convenzione.

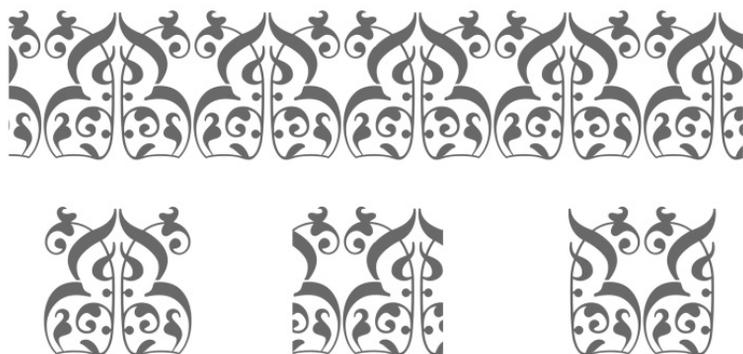


Figura 2

Un pattern periodico (sopra) assieme a tre fra gli infiniti motivi ripetitivi che possono essere usati per descriverlo (sotto).

Queste banali considerazioni geometriche non sono evidentemente così scontate nello studio della segmentazione negli animali. Ad esempio, nella descrizione standard dell'espressione periodica (segmentale) di geni dello sviluppo, è pratica comune fare uso di un sistema di riferimento basato su unità segmentali delimitate da 'confini segmentali', come se questi potessero essere univocamente definiti. Tuttavia, mentre elementi anatomici (es., scleriti) o domini cellulari (es., compartimenti) possono avere confini obiettivi, i segmenti, che sono le unità nelle quali un asse corporeo viene (convenientemente) suddiviso, hanno solo i confini forniti dalla loro stessa definizione, per le semplici ragioni geometriche appena illustrate.

Studi di genetica dello sviluppo sul moscerino della frutta *Drosophila*, uno dei più importanti organismi modello tra gli animali, hanno mostrato che nell'embrione precoce l'unità segmentale funzionale è diversa da quella nell'embrione più tardivo, che attraverso la larva si mantiene fino all'adulto (Lawrence 1992). Nell'embrione precoce, geni 'segment polarity' (come *engrailed* e *wingless*) definiscono confini di 'parasegmeti'. Questi sono limiti di restrizione clonale, cioè confini tra popolazioni di cellule appartenenti a (poli)cloni distinti. I parasegmeti non sono in fase con i più tardivi segmenti, definiti invece sulla base della definitiva articolazione del tronco. Questo slittamento nell'organizzazione segmentale è stato chiamato 'riseg-

mentazione', a indicare una traslazione nei confini dei segmenti che rispecchia una traslazione nelle 'unità di descrizione interna dell'embrione'. Ma, la risegmentazione non è un processo di per sé. Essa viene in essere solo grazie alle nostre arbitrarie definizioni di due diverse (e sfasate) unità descrittive, il parasegno ed il segmento. La realtà dello sviluppo è solo lo sfruttamento, da parte di due diversi processi morfogenetici, uno nell'embriogenesi precoce, l'altro nello sviluppo più tardivo, della stessa impalcatura di informazione posizionale fornita dall'espressione degli stessi geni. Lungo l'asse principale del corpo ci sono molte strutture segmentali reciprocamente fuori fase, per ottime ragioni funzionali. Ad esempio, alcuni muscoli longitudinali, che permettono la flessione del tronco in varie direzioni, si sviluppano 'a cavallo dei segmenti', inserendosi su elementi scheletrici (gli scleriti) 'di due segmenti contigui'. Ciò nonostante, la presenza di serie di strutture segmentali fuori fase non richiede la presenza di più 'sistemi di riferimento' (*contra* Deutsch 2004). Per strutture segmentali con lo stesso periodo, uno è sufficiente (Fusco 2005).

In modo simile al concetto modulare di segmento, l'idea del segmento (o del parasegno), come necessaria unità di sviluppo delimitata da precisi confini è un'eredità descrittiva che limita il modo in cui possiamo concepire l'evoluzione dei processi di sviluppo coinvolti nella segmentazione. In questo caso, viene imposta all'embrione una logica di sviluppo basata su unità ripetitive, apparentemente necessarie per ottenere il pattern segmentale definitivo (Fusco 2008). L'evoluzione dei percorsi di sviluppo difficilmente risente di queste costrizioni, che emergono solo dalla geometria delle nostre descrizioni.

La definizione di margine di un segmento è quindi arbitraria, ma questa considerazione di tipo geometrico ha recentemente trovato un interessante riscontro in un singolare caso di studio. In una popolazione isolata del centopiedi geofilomorfo *Stigmatogaster subterranea* si trovano frequentemente individui con anomalie morfologiche a livello delle strutture segmentali del tronco. Lo studio di queste aberrazioni morfologiche ha fornito dati importanti sullo sviluppo normale di questi artropodi nella fase di sviluppo tardo-embrionale, per motivi tecnici poco accessibile alla sperimentazione diretta (Leśniewska *et al.* in stampa). Un particolare tipo di anomalia, riscontrata in una decina di casi e denominata '*pure dorsal mismatch*', ha particolare rilievo per il problema della definizione dei margini dei segmenti. In questa specie, come in tutte le specie di centopiedi geofilomorfi, ci sono due tergiti 'per ciascun segmento': un corto pretergite, seguito da un lungo meta-

tergite. Tradizionalmente, la suddivisione tra pretergite e metatergite è considerata un confine secondario rispetto alla separazione tra metatergite e pretergite, che corrisponderebbe invece al confine tra un segmento e il segmento successivo. Nel ‘pure dorsal mismatch’, a causa di un disturbo al momento della chiusura dorsale dell’embrione, in una regione limitata tronco gli abbozzi destro e sinistro dei tergiti (emitergiti) si saldano fuori fase, come una cerniera lampo chiusa male. La cosa interessante è osservare in quanti modi diversi può formarsi un appaiamento anomalo (Fig. 3). Gli scleriti ‘diagonali’, risultanti da un appaiamento errato, possono essere composti da emitergiti dello stesso tipo (emipretergite-emipretergite, emimetatergite-emimetatergite) o di tipo diverso (emipretergite-emimetatergite). Gli emitergiti si comportano quindi in modo indipendente, svincolati dalla loro ‘appartenenza’ ad una determinata unità segmentale. Il confine tra pretergite e metatergite mostra di non avere un valore diverso (secondario) rispetto quello tra metatergite e pretergite, al quale si vorrebbe invece attribuite un fondamentale valore di confine di segmento.

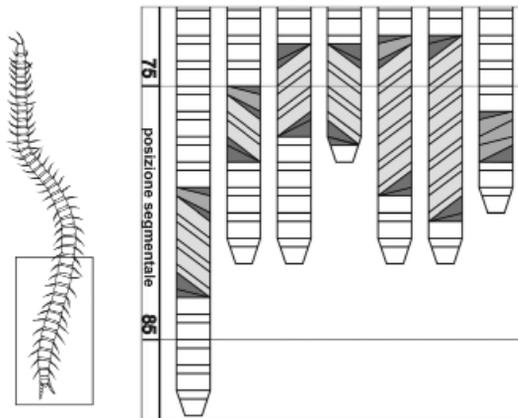


Figura 3

Sulla sinistra, habitus di un centopiedi geofilomorfo (riquadrata la parte posteriore del tronco, cui si riferisce lo schema sulla destra). Sulla destra, rappresentazione schematica del pattern segmentale dorsale della porzione terminale del tronco di alcuni casi di ‘pure dorsal mispairing’ in *Stigmatogaster subterranea*. Rettangoli vuoti corti e lunghi, pretergiti e metatergiti, rispettivamente. Triangoli grigio scuro, emitergiti spaiati. Parallelogrammi grigio chiaro, tergiti incorrettamente appaiati dello stesso tipo (pretergite-pretergite, o metatergite-metatergite). Trapezi grigio intermedio, emitergiti incorrettamente appaiati di tipo diverso (pretergite-metatergite). Modificato da Leśniewska *et al.* (in stampa).

4. *Complessità segmentale*

Riconoscere la compresenza di più serie di strutture segmentali lungo uno stesso asse corporeo, non necessariamente in registro tra loro, rende più precisa la compilazione e la comparazione dei dati anche in un campo d'indagine irto di difficoltà concettuali come quello dello studio della complessità.

Una concezione intuitiva di complessità è legata al numero delle parti di un sistema e al numero di relazioni (spaziali, temporali, funzionali) che tra queste si instaurano. Tuttavia, per sistemi biologici ad un livello superiore a quello delle molecole, come gli organismi o le comunità, la complessità si è dimostrata difficile da definire e da misurare (McShea 1996, Fusco e Minelli 2000). Facendo proprio un aforisma molto noto tra i fisici, “se non sai come si misura, non sai di cosa stai parlando”, con l'intento cioè di allontanarsi da speculazioni astratte in direzione di un approccio più empirico, alcuni autori hanno esplorato le potenzialità dell'applicazione di una cosiddetta ‘narrow view’ allo studio della complessità biologica. Attraverso una ‘definizione ristretta’, la complessità viene ad essere circoscritta ad un concetto puramente strutturale, basato sul numero di parti del sistema e sulle loro connessioni, tralasciandone quindi la funzione: “un sistema è tanto più complesso quanto più è differenziato” (McShea 1996). Sulla base di questo principio, sono state specificamente elaborate alcune metriche che permettono una valutazione quantitativa della complessità morfologica di strutture con elementi ripetitivi (in omologia seriale), come la colonna vertebrale di un mammifero o la corolla di un fiore (McShea 1992, Fusco e Minelli 2000).

Dati così ottenuti, inquadrati nella storia evolutiva dei centopiedi (ricostruita in tempi recenti sulla base di caratteri sia anatomici che molecolari, Giribet e Edgecombe 2006), hanno portato ad un ribaltamento dell'opinione corrente sull'evoluzione della complessità segmentale in questo gruppo. Da queste analisi, la condizione segmentale più primitiva risulta essere quella di scutigermorfi e litobiomorfi (Fig. 4), che tra i centopiedi possiede il più basso numero di segmenti con zampe (15 nell'adulto) e un tronco con strutture segmentali relativamente differenziate. Da una condizione segmentale caratterizzata da un certo grado di differenziamento si sarebbe quindi evoluta quella dei centopiedi geofilomorfi (Fig. 3), animali dall'aspetto vermiforme, con un elevato numero di paia di zampe (da 27 fino a 191) e con un tronco che presenta strutture segmentali scarsamente differenziate. In questo gruppo di

artropodi, dunque, l'evoluzione sembrerebbe aver seguito un cammino in direzione opposta a quella prevista dalla cosiddetta legge di Williston (vedi Minelli 2007), secondo la quale piani corporei con strutture ripetitive dovrebbero esibire una tendenza macroevolutiva a modificarsi nella direzione di una diminuzione del numero di elementi e di un aumento della loro specializzazione. L'evoluzione della segmentazione nei centopiedi (ma anche in altri gruppi di animali segmentati, vedi Minelli 2007) dimostra l'infondatezza dell'equazione 'evoluzione = progresso = aumento della complessità', che come altre 'leggi di natura', trova le sue radici in un pregiudizio finalistico.

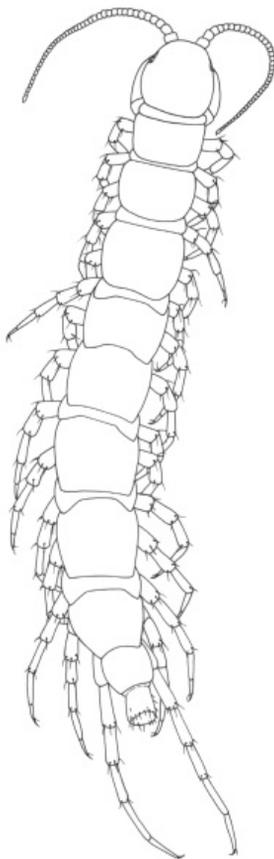


Figura 4

Habitus di un centopiedi litobiomorfo in visione dorsale.

Una ‘narrow view’ applicata allo studio della complessità è quindi un approccio solo apparentemente più limitato. Come notava Françoise Jacob (1977), nella storia della scienza si è più volte potuto constatare che mentre porre questioni molto generali (‘come si è creato l’universo’) porta generalmente a risposte piuttosto limitate, all’opposto, porre domande apparentemente più modeste (‘come cadono le pietre’) si è dimostrato un approccio più fruttuoso, in grado di fornire risposte via via più generali e fondamentali.

5. La semantica dello sviluppo

L’elemento interpretativo nell’indagine e nella comunicazione scientifica ha un’interessante analogia negli stessi processi biologici che sono oggetto di studio. I processi morfogenetici dello sviluppo mostrano di disporre di ‘opzioni di lettura’ alternative, cioè della possibilità di essere regolati da diversi segnali (pre-pattern) nello stesso dominio corporeo. Viceversa, uno stesso segnale può essere sfruttato da diversi processi di sviluppo, i cui prodotti potranno così condividere un’identica distribuzione spaziale lungo il corpo.

Questa frapposizione interpretativa tra pre-pattern e processi che sulla base di questi segnali si stabiliscono, o che da questi segnali vengono regolati, costituisce quella che si potrebbe indicare come la ‘dimensione semantica nello sviluppo’. Il meccanismo di regolazione attualmente meglio compreso è quello dell’espressione genica a livello della trascrizione. I geni degli eucarioti (in pratica, tutti gli organismi ad esclusione di quelli con organizzazione di batterio) sono associati a brevi segmenti di DNA, detti siti di regolazione (o, elementi di controllo) ai quali si possono legare dei fattori di trascrizione che promuovono o, al contrario, impediscono la trascrizione del gene e quindi la sua espressione. Questi fattori di trascrizione non sono altro che proteine codificate da altrettanti geni. Così, ci sono geni che regolano l’espressione di altri geni e attraverso queste interazioni regolative (che complessivamente prendono il nome di ‘network genetico di sviluppo’) il genoma nel suo complesso dirige e controlla lo sviluppo dell’organismo. Tornando al caso della segmentazione, il processo morfogenetico di una struttura segmentale (come quello della formazione della zampa) può ‘leggere’ (tecnicamente, essere regolato da) diversi segnali periodici, con differenti effetti su posizione e numero degli elementi ripetitivi (nell’esempio, le paia di zampe).

Nel gruppo cui appartengono le scolopendre, gli scolopendromorfi, che conta più di 700 specie, il processo morfogenetico per la formazione delle trachee del sistema respiratorio mostra diverse opzioni di lettura alternative. In questi centopiedi, tergiti corti e lunghi si alternano regolarmente, a parte una discontinuità a livello dei segmenti pediferi VII e VIII, entrambi con un tergite lungo (Fig. 1). Le aperture del sistema respiratorio, gli spiracoli, a) possono essere presenti sui segmenti con tergite lungo, tranne il settimo, interpretato come corto; b) in qualche specie, non tutte strettamente imparentate tra loro, possono essere presenti su tutti i segmenti con tergite lungo, settimo compreso, interpretato questa volta come lungo; c) in una specie (*Plutonium ziwirleri*) possono ignorare completamente questa alternanza ed essere presenti in tutti i segmenti.

Opzioni simili sono disponibili per la colorazione: a) la maggior parte degli scolopendromorfi presenta una colorazione uniforme (segnale periodico ignorato); b) alcune specie presentano colorazione diversa in regioni distinte del tronco ('lettura' di informazione posizionale regionale); c) qualche specie presenta un particolare bandeggiamento su ciascun segmento, ad esempio una banda trasversale scura al margine posteriore di ciascun tergite ('lettura' di informazione posizionale periodica, con periodo 'un segmento'); d) una specie, *Scolopendra hardwickei*, alterna segmenti di colore rosso (segmenti con tergite lungo) a segmenti melanici (segmenti con tergite corto) rispettando l'anomalia VII-VIII ('lettura' di informazione posizionale segmentale con periodo 'due segmenti', la stessa utilizzata dal sistema respiratorio).

Il cambiamento evolutivo si può quindi compiere anche attraverso 'mutamenti di senso', cioè trasformazioni nella topologia delle interazioni regolative nel network genetico di sviluppo.

Conclusioni

Ci sono buone ragioni per non prendere i segmenti troppo alla lettera, il modo in cui questi si sviluppano e si evolvono. Quando nel processo di segmentazione è coinvolto un network complesso di segnali e relazioni regolative, l'aspetto complessivo dell'animale che ne risulta dipende dal livello di concordanza tra diverse strutture segmentali. Quando molte strutture diverse presentano lo stesso periodo, viene reso l'effetto di un corpo costituito di una serie di segmenti. In

una certa misura, questo potrebbe essere il caso della scolopendra. Al contrario, quando diverse strutture sono regolate da segnali periodici discordanti, il risultato è un corpo affetto da ‘segmental mismatch’, come nel caso dei millepiedi. Segmentazione e segmenti non sono legati da una relazione causale ineluttabile. Il segmento è un prodotto epifenomenale, non garantito, del processo di segmentazione che può produrre segmenti o meno (Fusco 2005).

Ci sono molte indicazioni che si possono trarre dal questo ‘caso della segmentazione’, la maggior parte delle quali riguarda gli specialisti dell’evoluzione e dello sviluppo degli animali pluricellulari, ma c’è forse spazio anche per una riflessione più generale, che trova un interessante parallelo in una vicenda di 2500 anni fa. La propongo nell’interpretazione di Lucio Russo (1996, pp. 53-54).

La dimostrazione dell’incommensurabilità del lato e della diagonale del quadrato, ovvero la scoperta che vi sono numeri che non possono essere espressi come frazione di due numeri interi (conosciuta anche come la dimostrazione dell’irrazionalità della radice di 2), rappresentò un momento drammatico nella storia della scuola pitagorica nel VI secolo a.C.. La dimostrazione è attribuita ad un discepolo di Pitagora, Ippaso, che, si dice, fu addirittura esiliato, o forse ucciso, per la sua eresia. Pitagora pensava che i segmenti (quelli della geometria) fossero composti da un numero finito di punti. Così, se il lato di un quadrato è composto da un numero m dispari di punti, cosa possiamo dire della misura n della sua diagonale? Applicando il suo famoso teorema, che mette in relazione cateti ed ipotenusa di un triangolo rettangolo, in questo caso rappresentati dalla diagonale e da due lati del quadrato ($n^2 = 2m^2$), si osserva che n deve essere pari, perché solo i numeri pari hanno quadrati pari, ed n^2 è pari perché è due volte m^2 . Ma allo stesso tempo, n non può essere pari, perché il quadrato di un numero pari deve essere un multiplo di 4, mentre $2m^2$ non può essere un multiplo di 4, perché m^2 è dispari, in quanto quadrato di un numero dispari. Questa aporia fu vissuta come un dramma perché l’idea di un segmento composto da un numero finito di punti non era un’ipotesi geometrica, ma costituiva un elemento della realtà stessa. Per i pitagorici l’essenza dell’essere era numero, il numero era la realtà ultima. Se si scopre che una *teoria* è contraddittoria, è possibile prodigarsi nel tentativo di formulare una teoria migliore, ma se si pensa di aver scoperto che la *realtà* è contraddittoria, le conseguenze possono essere ben più vaste e profonde. A prescindere dalla effettiva

coerenza della realtà, ogni qualvolta la si scambia con una sua rappresentazione, ne possono derivare conclusioni incoerenti.

Anche senza arrivare al dramma dell'aporia scaturita dalla dimostrazione di Ippaso, la confusione tra il livello della descrizione e quello della realtà, comunque intesa, può portare a incongruenze e contraddizioni in ogni ambito delle scienze. In estrema sintesi, tutti i problemi fino qui discussi a riguardo dei concetti di segmento e segmentazione si potrebbero ricondurre ad un difetto nell'identificazione dell'oggetto di studio, uno scambio non riconosciuto di una rappresentazione per la realtà. Un sistema M può essere definito come un modello per un sistema S solo se M può essere utilmente impiegato per rispondere a domande su S . Ogni modello ha il suo ambito di applicazione, al di là del quale è solo una rappresentazione inadeguata. Come regola generale, un modello descrittivo di una forma non può essere usato per rispondere a domande sui processi generativi della stessa forma.

Bibliografia

- Deutsch, J.S. 2004. Segments and parasegments in arthropods: a functional perspective. *BioEssays*, 26: 1117-1125.
- Edgecombe, G.D. 2008. Anatomical nomenclature: homology, standardization and datasets. In: Minelli, A., Bonato, L. & Fusco, G. (eds), *Updating the Linnaean Heritage: Names as tools for thinking about animals and plants*. *Zootaxa*, 1950: 87-95.
- Enghoff, H., Dohle, W. & Blower, J.G. 1993. Anamorphosis in millipedes (Diplopoda) – the present state of knowledge and phylogenetic considerations. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 109: 103-234.
- Fusco, G. 2005. Trunk segment numbers and sequential segmentation in myriapods. *Evolution & Development*, 7: 608-617.
- Fusco, G. 2008. Morphological nomenclature, between patterns and processes: segments and segmentation as a paradigmatic case. In: Minelli A., Bonato L. & Fusco G. (eds), *Updating the Linnaean heritage: Names as tools for thinking about animals and plants*. *Zootaxa*, 1950: 96-102.
- Fusco, G. & Minelli, A. 2000. Measuring morphological complexity of segmented animals: centipedes as model systems. *Journal of Evolutionary Biology*, 13: 38-46.
- Jacob, F. 1977. Evolution and tinkering. *Science*, 196: 1161-1166.
- Giribet, G. & Edgecombe, G.D. 2006. Conflict between data sets and phylogeny of centipedes: an analysis based on seven genes and morphology. *Proceedings of the Royal Society, B*, 273: 531-538.

- Janssen, R., Prpic, N.-M. & Damen, W.G.M. 2004. Gene expression suggests decoupled dorsal and ventral segmentation in the millipede *Glomeris marginata* (Myriapoda: Diplopoda). *Developmental Biology*, 268: 89-104.
- Janssen, R., Prpic, N.-M., & Damen, W.G.M. 2006. A review of the correlation of tergites, sternites, and leg pairs in diplopods. *Frontiers in Zoology*, 3, 2.
- Lawrence, P.A. 1992. *The making of a fly*. Blackwell, Oxford.
- Leśniewska, M., Bonato, L., Minelli, A. & Fusco, G. in stampa. Trunk anomalies in the centipede *Stigmatogaster subterranea* provide insight into late-embryonic segmentation. *Arthropod Structure & Development*.
- McShea, D.W. 1992. A metric for the study of evolutionary trends in the complexity of serial structures. *Biological Journal of the Linnean Society*, 45: 39-55.
- McShea, D.W. 1996. Metazoan complexity and evolution: is there a trend? *Evolution*, 50: 477-492.
- Minelli, A., Brena, C., Deflorian, G., Maruzzo, D. & Fusco, G. 2006. From embryo to adult – beyond the conventional periodization of arthropod development. *Development Genes and Evolution*, 216: 373-383.
- Minelli, A. 2007. *Forme del divenire*. Einaudi, Torino.
- Minelli, A. & Fusco, G. 2004. Evo-devo perspectives on segmentation: model organisms, and beyond. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 423-429.
- Minelli, A. & Fusco, G. 2005. Conserved vs. innovative features in animal body organization. *Journal of Experimental Zoology, part B: Molecular and Developmental Evolution*. 304B: 520-525.
- Russo, L. 1996. *La rivoluzione dimenticata*. Feltrinelli, Milano.