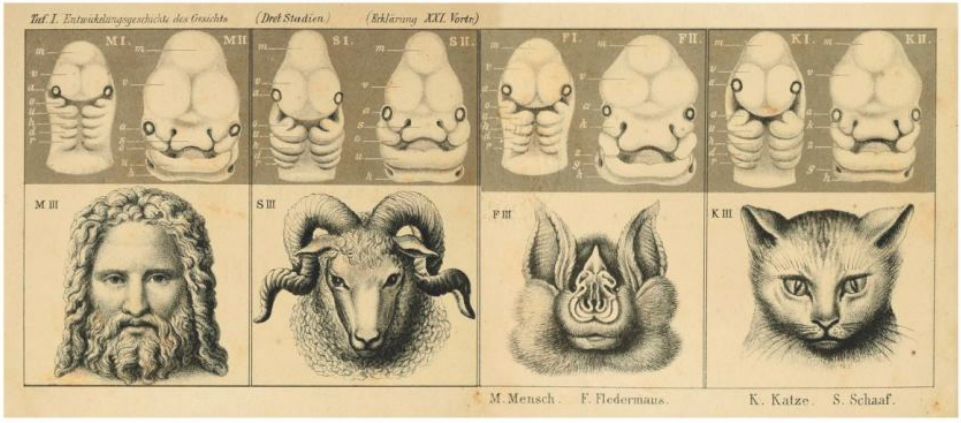
Consiglio Nazionale
delle Ricerche

Da Gould a evo-devo

Percorsi storici e teorici

a cura di
Silvia Caianiello



Filosofia e saperi - 6

Filosofia e saperi - 6

Collana dell'Istituto per la storia del pensiero filosofico e scientifico moderno del Consiglio Nazionale delle Ricerche

Diretta da
Silvia Caianiello e Manuela Sanna



Comitato scientifico

Maria Conforti
"Sapienza" Università di Roma

Girolamo Imbruglia
Università degli studi di Napoli "L'Orientale"

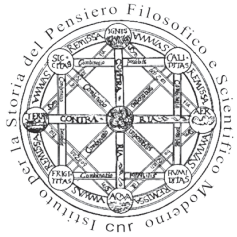
Emilia D'Antuono
Università degli studi di Napoli "Federico II"

Alessandro Minelli
Università degli studi di Padova

Olivier Remaud
École des Hautes Études en Sciences Sociales

Responsabile editoriale
David Armando

Redazione
Alessia Scognamiglio



www.ispf.cnr.it

Da Gould a evo-devo

Percorsi storici e teorici

a cura di
Silvia Caianiello

Contributi di
Maria Ina Arnone
Chiara Campanella
Silvia Caianiello
David Ceccarelli
Alessandro Minelli
Monica Riccio
Emanuele Serrelli
Maria Turchetto

Copyright © MMXIV
CNR Edizioni

www.edizioni.cnr.it
bookshop@cnr.it

P.le Aldo Moro 7
00185 Roma

ISBN 978 88 8080 385 0
DOI: 10.36173/FILOSOFIAESAPERI-2014-6
I diritti di traduzione, di memorizzazione elettronica, di riproduzione e di adattamento anche parziale, con qualsiasi mezzo, sono riservati per tutti i paesi
Non sono assolutamente consentite fotocopie senza permesso scritto dell'Editore
I edizione: dicembre 2014

Indice

7 Prefazione
Silvia Caianiello

9 Il valore di posizione della scienza: Gould sull' "influenza dilagante" della teoria della ricapitolazione
Maria Turchetto

17 Percorsi dell'«influenza dilagante»: la psichiatria di fronte all'ontogenesi
Monica Riccio

35 Per un'analisi di Gould, storico e teorico della struttura in biologia
David Ceccarelli

51 Immagini dello sviluppo da Gould a evo-devo
Silvia Caianiello

83 De Beer, Gould, Raff e oltre: riflessioni sull'eterocronia
Alessandro Minelli

97 Stephen Jay Gould, Pere Alberch e il modello-orologio dell'eterocronia: incontro e divergenza alle origini di evo-devo
Emanuele Serrelli

129 Dalla biologia dello sviluppo classica a evo-devo
Chiara Campanella

153 Evo-devo alla Stazione Zoologica ieri e oggi
Maria Ina Arnone

169 Abstracts

175 Indice dei nomi

Prefazione

Silvia Caianiello

I percorsi che collegano Stephen Jay Gould alla biologia evoluzionistica dello sviluppo (evo-devo) sono molteplici. In questo volume sono messi in risalto prevalentemente quelli che si diramano, sia sul piano storiografico che su quello teorico, dal suo libro del 1977, *Ontogenesi e filogenesi*.

I motivi di questa delimitazione sono in parte contestuali: l'idea del volume è nata da un incontro organizzato dall'"Istituto per la storia del pensiero filosofico e scientifico moderno" del Consiglio Nazionale delle Ricerche, con la collaborazione della Stazione Zoologica di Napoli "Anton Dohrn" e del Centro Interuniversitario "Res viva", sulla scorta della prima traduzione italiana di *Ontogenesi e filogenesi*, edita da Mimesis per la cura di Maria Turchetto nel 2013.

Tuttavia, tale scelta deriva anche dalla considerazione più generale che nessun'altra opera di Gould ha avuto una influenza comparabile su evo-devo: l'efficacia con quale essa riportò l'attenzione della teoria evoluzionistica sul ruolo costitutivo dello sviluppo nei cambiamenti evolutivi fu un costituente importante dell'*humus* preparatorio di evo-devo. Un costituente che si è rivelato fecondo non solo sul piano scientifico, ma anche in un più ampio contesto culturale. Lo dimostrano sia l'espansione storiografica che la stessa evo-devo ha promosso, nel movimento stesso di riallacciarsi alle tradizioni antecedenti gli irrigidimenti della Sintesi Moderna, sia la condivisione di molti degli obiettivi polemici di più ampio respiro di Gould, in primis il riduzionismo e il determinismo biologici.

Il libro di Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, è diviso in due sezioni di pari dimensioni, la prima storica e culturale nel senso più vasto del termine, la seconda di proposta teorica. Tuttavia, nello stile inconfondibile di Gould, le due parti non sono mai pienamente distinte. Anche in questo volume la demarcazione tra percorsi storici e percorsi teorici nella disamina delle implicazioni del rapporto tra sviluppo ed evoluzione è riconoscibile, e tuttavia

non rigida; testimonianza dello sforzo, ed insieme della proficuità, di un approccio multidisciplinare che ha visto coinvolti storici, filosofi e scienziati.

Di questo sforzo ringrazio tutti gli autori di questo volume e gli amici della Stazione Zoologica, che hanno ospitato l'iniziativa da cui ha preso le mosse questo volume, e che tanta energia spendono nel promuovere il dialogo tra le scienze e la società. Un ringraziamento particolare desidero rivolgere a Sandro Minelli, punto di riferimento costante e imprescindibile per le mie ricerche intorno a evo-devo.

Il valore di posizione della scienza: Gould sull' "influenza dilagante" della teoria della ricapitolazione

Maria Turchetto

La traduzione italiana di *Ontogeny and Phylogeny* è stata realizzata da un gruppo di giovani studiosi di formazione umanistica – io che ho coordinato il lavoro sono anziana, ma parimenti di formazione umanistica – convinti del grande valore di quest'opera nel campo delle scienze umane[1]. Perché tradurre quest'opera? L'ovvia risposta – perché non era stata ancora tradotta – suggerisce una domanda più intrigante. Appunto: perché non era stata ancora tradotta – non solo in italiano, ma nemmeno in francese, tedesco, spagnolo?

Una prima ragione è che si tratta della *prima* opera importante di Gould – e Gould, nel 1977, non era ancora famoso come lo sarà in seguito. Ma un'altra ragione è che si tratta di un'opera decisamente *strana*. Provocatoria fin dal titolo, che rimette una "e" tra ontogenesi e filogenesi quando la "legge fondamentale della biogenetica" di Haeckel – che univa appunto i due termini nel concetto di ricapitolazione – era così screditata da doverne parlare di nascosto[2], contiene una lunga parte storica – tutta la prima parte,

[1] Proprio per questa ragione, lo stesso gruppo ha realizzato un libro collettivo che si propone di «promuovere la lettura di quest'opera oltre la cerchia degli addetti ai lavori» nella convinzione che essa «avanza un'ipotesi sulle origini dell'uomo che non può lasciare indifferenti le scienze umane e rappresenta un ponte importante tra campi del sapere rimasti a lungo separati, specie nella cultura italiana» (A. Cavazzini, A. Gualandi, M. Turchetto, F. Turriziani Colonna, *L'eterocronia creatrice. Temporalità ed evoluzione in Stephen J. Gould*, Unicopli, Milano 2013, p. 7).

[2] Lo dice lo stesso Gould nella *Prefazione*: «Avevo avuto la stessa curiosa esperienza più di venti volte: dico a un collega che sto scrivendo un libro sul parallelo fra l'ontogenesi e la filogenesi. Quello mi prende da parte, si assicura che nessuno ci guardi, controlla gli eventuali dispositivi di intercettazione e ammette con voce piuttosto bassa: 'Sai, proprio

vale a dire una buona metà del libro – cosa che certamente non rientrava negli standard delle pubblicazioni accademiche di biologia.

È proprio di questa parte che vorrei qui brevemente parlare. Si tratta, appunto, della storia dell'idea della ricapitolazione: dai lontani precursori, al trionfo ottocentesco nella celebre formulazione haeckeliana per cui "l'ontogenesi ricapitola la filogenesi", al suo declino novecentesco. Ed è una ricostruzione storica esemplare, che ha moltissimo da insegnare agli storici della scienza e ai filosofi della scienza. Gould sa mostrare come funziona *davvero* la scienza: non procede accumulando scoperte e nozioni, e nemmeno – o non solo – attraverso rivoluzioni e confutazioni[3], ma anche per il semplice abbandono di consolidate vie di ricerca quando se ne aprono di nuove. Le ragioni del successo e dell'abbandono di una teoria, inoltre, non sono esclusivamente interne al dominio della scienza: è la società nel suo complesso, potremmo dire lo "spirito del tempo" col suo carico di istanze extrascientifiche, a decretare la fortuna o il declino di un'idea.

Il capitolo in cui Gould sviluppa questo approccio alla storia della scienza è soprattutto il quinto, intitolato *Influenza dilagante*. Un capitolo straordinario, direi il vero "cuore" della parte storica, che dà conto del successo della teoria della ricapitolazione in ambiti diversi dal campo disciplinare della biologia (ambiti diversi e disparati: dall'antropologia criminale alla psicologia infantile, dalla pedagogia alla psicoanalisi freudiana) e anticipa quello che negli anni a venire sarà un interesse costante di Gould: la critica agli usi ideologici della biologia e in particolare al determinismo biologico[4].

L'aspetto senza dubbio più inquietante del successo della teoria della ricapitolazione è rappresentato dal ruolo che essa gioca nel cosiddetto *razzismo*

---

tra me, te e quel muro, penso ci sia davvero qualcos'altro'. L'atteggiamento di discredito è palese per qualsiasi naturalista» (S. J. Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, Mimesis, Milano-Udine 2013, p. 15).

[3] Gli anni Settanta del Novecento, in cui vede la luce *Ontogeny and Phylogeny*, sono gli anni in cui si afferma la cosiddetta "nuova epistemologia", che critica appunto l'idea che la storia della scienza si sviluppi in modo continuativo e cumulativo e che le teorie precedenti confluiscano in quelle successive; autori come Kuhn, Lakatos, Feyerabend sostengono piuttosto l'idea di una competizione fra teorie, in cui la sostituzione di una teoria con un'altra avviene attraverso "rivoluzioni" scientifiche.

[4] Non a caso una parte cospicua di questo capitolo verrà trasfusa nel testo di Gould più impegnato su questo fronte, *Intelligenza e pregiudizio. Contro i fondamenti scientifici del razzismo* (*The Mismeasure of Man*, 1981) il Saggiatore, Milano 1998.

scientifico: «Per chiunque voglia affermare l'ineguaglianza innata delle razze, pochi argomenti biologici possono essere più attraenti della ricapitolazione, con la sua insistenza sul fatto che i bambini delle razze superiori (inevitabilmente i propri) passano attraverso e oltre le condizioni permanenti degli adulti delle razze inferiori»[5]. Ricordiamo che nella concezione di Haeckel la ricapitolazione funziona per addizione (o *aggiunta terminale*): un organismo più evoluto ha qualcosa in più rispetto a quello meno evoluto, dunque prolunga – accelerandolo o condensandolo – il proprio sviluppo. Nel caso di un'evoluzione umana che pretende al vertice la razza bianca, questa concezione si traduce nell'idea che i bianchi siano più sviluppati, dunque "più adulti", rispetto alle altre razze giudicate "più infantili".

Infantili, dunque incapaci di governarsi da soli, bisognosi di tutela e di direzione – per il loro bene! Ed ecco giustificate le pratiche imperialiste; così come il paternalismo nei confronti delle donne, dal momento che anche la femmina umana mantiene le stimmate dell'infanzia. Ed ecco partire una nobile gara a scovare e catalogare tratti infantili nelle "razze inferiori" e nelle donne. I loro corpi si guardano soprattutto per riconoscervi i tratti del bambino: dalla posizione relativa dell'ombelico accuratamente studiata da Serres[6], allo sviluppo del polpaccio e delle cartilagini nasali analizzato da Cope[7], con una particolare predilezione per le caratteristiche del cervello, che rendono facile la saldatura degli aspetti fisici con quelli comportamentali, intellettuali, emotivi, estetici. Scrive ad esempio Vogt che «nel cervello del negro le volute centrali sono come quelle di un feto di sette mesi, quelle secondarie sono ancora meno nette. Per l'apice arrotondato e il lobo posteriore meno sviluppato il cervello del negro assomiglia a quello dei nostri bambini, e per la protuberanza del lobo parietale assomiglia a quello delle nostre donne»[8]. Facile collegare queste osservazioni a intelligenza inferiore, impressionabilità ed emotività di tipo infantile, «grezze menifestazioni del senso estetico» come il gusto per le cose luccicanti e i colori vivaci[9].

---

[5] S. J. Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., p. 122.

[6] Cfr. ivi, p. 123.

[7] Cfr. *ibidem*.

[8] Citato in Gould, *ibidem*.

[9] Così Sully, citato ivi, p. 124. A proposito di queste bizzarre comparazioni, Gould precisa: «non sto selezionando le affermazioni pazzesche di un periodo passato. Sto citando le opere principali di leader riconosciuti» (ivi, p. 125).

La vicenda dell'uso in senso razzista e sessista della ricapitolazione ha un esito paradossale. A partire dagli anni Venti e Trenta del Novecento, non soltanto la teoria di Haeckel viene messa in discussione, ma si fa strada e conquista terreno l'idea della *pedomorfosi* della nostra specie: in molti tratti *Homo sapiens* somiglia agli stadi infantili e giovanili degli altri primati. Questo nuovo punto di vista sull'evoluzione umana è diametralmente opposto al precedente: l'uomo è diverso dagli altri primati (e superiore) non perché *va oltre* nello sviluppo, ma perché *permane* in uno stadio infantile. Cambia, di conseguenza, l'atteggiamento nei confronti del bambino: «il bambino è ora foriero di novità a venire»[10] e non il deposito di tratti ancestrali da superare. Declinato sul piano della differenza razziale e sessuale, il nuovo atteggiamento dovrebbe fornire «un lieto fine a questa triste storia»[11], fare cioè giustizia degli usi razzisti e sessisti della ricapitolazione e riabilitare una volta per tutte i "primitivi" – neri, donne o selvaggi che siano. Per cinquant'anni erano stati accumulati dati per dimostrare l'infantilismo delle donne e delle "razze inferiori". Se come afferma Bolk – all'epoca il principale sostenitore della pedomorfosi umana – «più una razza è somaticamente fetalizzata e ritardata fisiologicamente, più si è allontanata dall'antenato scimmiesco dell'uomo»[12], allora non c'è dubbio: «i duri fatti provano che […] i neri sono superiori ai bianchi»[13] e le donne, «chiaramente più pedomorfiche degli uomini»[14], sono superiori ai maschi.

Ma Bolk, anziché trarre queste conclusioni, si limitò a rigirare con destrezza la frittata: «analizzò […] il corpo umano per selezionare una lista di tratti con cui affermare la maggiore pedomorfosi dei bianchi. Cita il cranio più arrotondato, un minore prognatismo della mascella, uno sviluppo somatico più lento e una vita più lunga (senza considerare alcuna influenza ambientale). 'La razza bianca', conclude, 'sembra essere la più progredita, poiché è la più ritardata'»[15].

Ma non erano forse *fatti*, osservazioni oggettive, i dati comparativi esibiti da Serres, Cope, Vogt, Sully? La mossa di Bolk fa salva la superiorità della

[10] Ivi, p. 127.
[11] *Ibidem*.
[12] Citato ivi, p. 128.
[13] *Ibidem*.
[14] Ivi, p. 129.
[15] Ivi, p. 128.

razza bianca. Che fine fanno la cogenza dei fatti e l'oggettività della scienza?

Il problema verrà ripreso e sviluppato da Gould alcuni anni più tardi nel suo testo più impegnato sulla questione dell'uso ideologico della biologia, *Intelligenza e pregiudizio*.

Le intenzioni di Gould, che in questo libro documenta tre secoli di «profonde e istruttive falsità (non errori sciocchi e superficiali) contenute nella […] teoria dell'intelligenza unitaria, linearmente classificabile, innata e pressoché inalterabile»[16], sono esplicite: «Critico […] il mito che la scienza stessa sia un'impresa obbiettiva»[17]. Si tratta di una critica a due livelli. In primo luogo, la scienza è un *fenomeno sociale*, dunque è inevitabilmente attraversata dalle ideologie, dai conflitti, dagli interessi che animano la società: «la scienza, dal momento che viene praticata dall'uomo, è un'attività socialmente inserita. Essa progredisce per impressioni, immaginazione e intuizione. La maggioranza dei suoi cambiamenti nel tempo non registra un avvicinamento alla verità assoluta, ma il mutamento dei contesti culturali che la influenzano così fortemente»[18]. In secondo luogo, la scienza è un'*attività creativa*, non un esercizio meccanico e scontato di induzione e deduzione a partire da osservazioni obbiettive: «I fatti non sono frammenti puri e incontaminati di informazione; anche la cultura influenza che cosa vediamo e come lo vediamo. Le teorie, inoltre, non sono inesorabili induzioni dai fatti. Le teorie più creative sono spesso visioni fantasiose imposte sui fatti: anche la fonte di immaginazione è fortemente culturale»[19].

Gould tuttavia non accetta il relativismo assoluto «di certi storici e sociologi della scienza secondo i quali il mutamento scientifico riflette solo la modificazione dei contesti sociali» e dunque «la verità è un concetto senza significato»[20]: la scienza non è un discorso come un altro, essa impara dalla realtà «sebbene in maniera spesso ottusa ed errata»[21] e mantiene un compito veritativo. Non si tratta di inficiare tale compito, ma di comprendere che la scienza, proprio perché è «incastonata nella cultura»[22], ha sempre rispetto

[16] S. J. Gould, *Intelligenza e pregiudizio*, cit., p. 19.
[17] Ivi, p. 43.
[18] *Ibidem*.
[19] *Ibidem*.
[20] *Ibidem*.
[21] *Ibidem*.
[22] Ivi, p. 44.

ad essa un *valore di posizione*. In altre parole, non è e non può essere neutrale. Ne discende un inevitabile richiamo alla responsabilità *politica* degli scienziati, che del resto Gould – come i suoi più stretti collaboratori, in particolare Richard Lewontin – ha sempre ribadito e praticato.

Il problema della non neutralità della scienza, infatti, non può risolversi con semplici procedure di "depurazione" del discorso scientifico rispetto alla cultura e all'ideologia che vi penetra. La scienza non è passiva rispetto ai valori del contesto in cui opera: essa si traduce in discorsi e in pratiche che agiscono sulla società, sulle sue relazioni e gerarchie, a volte con l'effetto di consacrarle e legittimarle, altre volte trasformandole e sovvertendole. In questo senso, il valore di posizione della scienza non coincide necessariamente con l'ideologia dominante. La scienza può essere a volte «un potente agente per mettere in forse e sovvertire gli assunti che la nutrono»[23], giocando contro di essi proprio il compito veritativo che persegue: «A Galileo non furono mostrati gli strumenti di tortura in un astratto dibattito sul moto lunare. Lo scienziato aveva minacciato la tesi tradizionale della Chiesa sulla stabilità sociale e dottrinale: l'ordine statico del mondo con i pianeti che ruotano intorno a una Terra centrale, i preti subordinati al papa e i servi al loro signore. Ma la Chiesa fece pace con la cosmologia di Galileo. Non c'era scelta: la Terra ruota realmente contro il sole»[24].

Si tratta di un punto importante: la scienza non è semplicemente influenzata dalla cultura, è parte integrante e viva del sistema delle forme culturali da cui è elaborato il senso individuale e collettivo dell'essere al mondo. Per questo è oggetto di una riflessione filosofica; meglio ancora, è agente imprescindibile della produzione di una filosofia, di una *Weltanschauung*. Detto altrimenti, non solo *tecnica*, né semplicemente *conoscenza* scientifica, ma *spirito* scientifico che, se rettamente inteso e praticato, possiede virtualità emancipatrici. L'esito di una siffatta riflessione certamente non è scontato, ma credo si possa davvero riscontrare in Gould, come sostiene Andrea Cavazzini, una fedeltà al «progetto implicito nelle scienze europee di un legame organico tra il sapere e una certa idea della saggezza»[25].

L'esito non è scontato, e certamente Gould ne è ben consapevole. Come

[23] Ivi, p. 46.

[24] Ivi, p. 44.

[25] A. Cavazzini, *Un esercizio di epistemologia storica*, in A. Cavazzini, A. Gualandi, M. Turchetto, F. Turriziani Colonna, *L'eterocronia creatrice*, cit., p. 102.

scrive ancora Cavazzini, «questa fedeltà allo spirito scientifico […] richiede una certa diffidenza rispetto a tutte le forme *effettive* di esistenza delle scienze e degli scienziati: del loro statuto sociale e dei complessi intrecci di pratiche e discorsi in cui sono strutturalmente inscritti. Le prese di posizione pubbliche di Gould in questo senso sono esemplari di una consapevolezza che non si dovrà ricondurre al temperamento 'critico' e 'aperto' di un individuo, ma alla coerenza di un orizzonte intellettuale»[26]. Aggiungerei che al compito di sorveglianza circa gli usi ideologici della scienza non sono chiamati soltanto gli addetti ai lavori, ma – passatemi l'espressione – tutti gli uomini di buona volontà. L'attività di raffinato divulgatore scientifico che Gould ha svolto durante tutta la sua vita va infatti interpretata, a mio avviso, come una strategia culturale deliberata, capace di superare sia l'ambito strettamente disciplinare dei saperi scientifici, sia la volgarizzazione mediatica delle scienze, nella direzione di una più vasta circolazione delle questioni tra ricerca specialistica e cultura generale[27].

La "diffidenza" e la sorveglianza di Gould si esercitano soprattutto nei confronti del campo della biologia – e non credo semplicemente perché è il *suo* campo, ma per la percezione che si tratta di un ambito particolarmente delicato. Proprio alla fine del capitolo di *Ontogenesi e filogenesi* di cui qui ho soprattutto parlato, quello dedicato all'*influenza dilagante* della teoria della ricapitolazione, Gould sottolinea, da un lato, le molteplici valenze politiche che una medesima teoria scientifica può avere: la valenza reazionaria e oscurantista di «negare la libertà considerando certi individui biologicamente inferiori – i criminali e le "razze inferiori"»[28], ma anche – nel campo della pedagogia e dell'istruzione primaria – quella di promuovere «maggiore li-

[26] Ivi, p. 103.

[27] Soprattutto Lewontin, amico e collaboratore di Gould che certamente ne condivise il programma culturale, è particolarmente esplicito in questo senso, quando scrive, nell'introduzione a quel capolavoro di divulgazione scientifica che è *Biologia come ideologia*, che intende «familiarizzare il lettore con la verità sulla scienza come attività sociale e indurre un ragionevole scetticismo […]. C'è una differenza tra scetticismo e cinismo, infatti il primo può portare all'azione, il secondo solo alla passività. Così queste pagine hanno anche uno scopo politico che è quello di incoraggiare i lettori a non lasciare la scienza agli esperti, a non farsi disorientare da essa, ma invece a esigere una raffinata comprensione scientifica che possa essere condivisa da tutti» (R.C. Lewontin, *Biologia come ideologia. La dottrina del DNA*, Bollati Boringhieri, Torino 1993, p. 16).

[28] S. J. Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., p. 153.

bertà individuale e liberazione dagli antichi vincoli – modellare l'educazione alla natura del bambino […] anziché imporre criteri adulti di disciplina e moralità»[29]. Dall'altro lato, rimarca l'insostenibilità di ciò che accomuna questi due così diversi esiti, ossia il *determinismo biologico*: un'idea cui ci si deve opporre, a costo di «puzzare di sentimentalismo. Gli antideterministi hanno sempre questa croce da portare, ma il collasso degli argomenti ricapitolazionisti sulle potenzialità umane suggerisce che la storia potrebbe essere dalla loro parte»[30].

Non si tratta di enunciare la "verità" scientifica per affidare poi ad altri il suo "uso": questa posizione di fatto recupererebbe l'idea della neutralità della scienza che Gould ha sempre contrastato. Il valore di posizione della scienza è assai più pregnante di quello che risulta dalla sua mera strumentalizzazione a sostegno di scelte politiche e pratiche sociali. Il "buon uso" della ricapitolazione nel campo della pedagogia non assolve la teoria dal peccato di fondo, ben evidente nel suo "cattivo uso" razzista: il determinismo biologico, appunto, ossia l'idea che certi aspetti del comportamento e dello status sociale siano inevitabili in quanto naturali. Il determinismo biologico non è un'idea contingente, legata a questa o quella congiuntura politica, ma un tratto essenziale della *Weltanschauung* che accompagna la società contemporanea e che perciò riemerge costantemente nel percorso accidentato delle confutazioni e delle rivoluzioni scientifiche: «il determinismo biologico […] tocca praticamente ogni aspetto dell'interazione tra biologia e società sin dagli albori della scienza moderna».

Fin dal suo sorgere il capitalismo presenta e legittima se stesso come *società naturale*. "Naturale" è la proprietà privata e il diritto che la regola; "naturali" sono le differenze di status sociale e di distribuzione delle ricchezze perché non promanano da un'autorità ma scaturiscono dal gioco impersonale del mercato, non a caso assimilato da Spencer e dai socialdarwinisti, ma anche dalla più recente sociobiologia, alla naturalissima "lotta per la vita". Nella società capitalistica le scienze della natura sono perciò costantemente coinvolte nei dispositivi di legittimazione e l'unica difesa responsabile, per gli scienziati, è la corretta identificazione dei presupposti culturali della loro professione e la consapevolezza del valore di posizione delle loro asserzioni.

[29] *Ibidem*.
[30] Ivi, p. 154.

Percorsi dell'«influenza dilagante»: la psichiatria di fronte all'ontogenesi

Monica Riccio

Nel capitolo di *Ontogenesi e filogenesi* dedicato all'«influenza dilagante» della teoria della ricapitolazione, Gould sceglie di esaminare cinque «campi», aree di ricerca in cui questa influenza fu particolarmente forte: l'antropologia criminale, il razzismo, lo sviluppo del bambino, l'educazione primaria, la psicoanalisi[1]. È un percorso che inizia nel tardo XIX secolo, momento in cui la potenza espansiva delle teorie evoluzionistiche fu davvero deflagrante, e si spinge fino ai primi decenni del XX secolo: il filo che lo attraversa è lo smascheramento del determinismo biologico e delle sue ricadute. Nel caso della psicoanalisi si tratta invece di comprendere il nesso con la legge biogenetica di un movimento intellettuale che ha avuto a sua volta enorme influenza nel ventesimo secolo; si tratta quindi di offrire la dimostrazione migliore dell'influenza della teoria della ricapitolazione haeckeliana, «del perché sia doveroso studiare e capire questa dottrina abbandonata»[2].

Ma la figura che sbalza da queste pagine anche ad una prima scorsa, e che unifica tutte le aree di ricerca percorse da Gould, anche la psicoanalisi, è quella del bambino. Nel momento in cui esce dal terreno tutto interno alla biologia per avventurarsi sul terreno delle "influenze" della teoria biogenetica, l'indagine incontra, insieme alla ricerca antropologica – e l'antropologia proprio negli ultimi decenni dell'Ottocento si andava costituendo come scienza – le domande sull'infanzia e sullo sviluppo infantile. Domande alle quali, lo dice bene lo stesso Gould, al di là dell'ideologia, la teoria della ricapitolazione sembrava poter fornire – finalmente – una risposta: «capiamo i bambini solo quando riconosciamo che il loro comportamento riproduce un

[1] S.J. Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, ed. it. a cura di M. Turchetto, Mimesis, Milano 2013, cap. V: *Influenza dilagante*, pp. 113-154.

[2] Ivi, p. 153.

passato filetico»[3]. Dietro questa sorta di conquista – la comprensione della natura del bambino – c'è però un percorso teorico, e ideologico, complesso e accidentato, che ha condotto anche alle elaborazioni lombrosiane dell'antropologia criminale: è il percorso che indaga le patologie della psiche, il percorso compiuto dalla psichiatria.

Gould, nel paragrafo dedicato a Lombroso, cita in apertura una frase di Giuseppe Sergi, antropologo italiano che condivideva molta parte delle tesi lombrosiane: «L'antropologia criminale studia il delinquente nel suo campo naturale – ovvero in quello della biologia e della patologia»[4]. E ancora, quasi in chiusura, una frase dello stesso Lombroso tratta da *L'uomo delinquente*: «Possiamo "vedere in un criminale un uomo selvaggio e allo stesso tempo un uomo malato"»[5].

È la malattia, la patologia, *insieme* alla biologia, a permettere di inchiodare il criminale al suo destino biologico.

Nella prefazione alla stessa edizione de *L'uomo delinquente* a cui attinge Gould, Lombroso, rispondendo a chi gli rimproverava di aver mantenuto la confusione tra il criminale nato e il pazzo morale – e quindi di aver perso di vista l'atavismo, «che non ha nulla a che fare con la malattia» – respingeva l'accusa, dichiarando che «il pazzo morale non ha nulla in comune con l'alienato». Aggiungeva però di aver anche dimostrato che oltre ai caratteri propriamente atavistici ve ne sono di acquisiti, e di «completamente patologici», e infine concludeva: «certo, una teoria che si arrestasse all'atavismo per spiegare l'origine del criminale sarebbe molto più seducente; ma quante volte il vero è meno bello del falso!»[6].

Gould certamente coglie il nesso delle teorie lombrosiane con l'ambito del patologico quando nota, nei criteri di "identificazione" della criminalità congenita, l'aggiunta dell'arresto dello sviluppo mentale alla categoria dell'atavismo, riconoscendo che se «molti arresti avevano lo stesso significa-

[3] Ivi, p. 130.

[4] Ivi, p. 117.

[5] Ivi, p. 120. Gould cita dall'edizione francese del 1887: C. Lombroso, *L'homme criminel: criminel-né, fou moral, épileptique: étude anthropologique et médico-légale*, Alcan, Paris 1887, p. 651; la frase apre, quasi alla fine dell'opera, il *Résumé de la troisième partie e de l'ouvrage*: «Les études qui forment la troisième partie de ce volume s'accordent admirablement avec celles qui ont été développées dans la seconde, pour nous faire voir dans le criminel l'homme sauvage et en même temps l'homme malade».

[6] C. Lombroso, *L'homme criminel*, 1887, cit.: *Préface de l'auteur*, p. XV.

to filetico dell'atavismo, [...] altri potevano essere classificati come anomalie o malattie»[7]. Riconduce però comunque anche l'attenzione per gli arresti di sviluppo ad "argomenti" schiettamente ed esclusivamente "ricapitolazionisti", sottolineando soltanto, alla fine del saggio su Lombroso, che al triplice parallelismo della teoria della ricapitolazione i morfologi avevano aggiunto «occasionalmente una quarta fonte di evidenza – la teratologia e la spiegazione filetica delle anormalità come arresti di sviluppo. Questo quarto criterio – l'individuo anormale come uno stadio giovanile arrestato – costituisce una parte importante dell'uso della legge biogenetica da parte delle altre discipline», dall'antropologia criminale di Lombroso fino alla teoria freudiana delle nevrosi[8].

Non c'è dubbio che Lombroso e la "scuola italiana" di antropologia abbiano attinto largamente a questi studi. Ma l'arresto o il ritardo nello sviluppo infantile erano stati anche indicati, nella psichiatria ottocentesca, come causa della malattia mentale o, e a volte insieme, sintomo di una patologia mentale. Il bambino era diventato, anche lì, «il punto centrale della ricerca»[9], ma in modo più occulto e più confuso, in un panorama teorico che leggeva lo sviluppo umano e lo sviluppo patologico secondo le categorie di ereditarietà e degenerazione. Categorie di oscura definizione, sommariamente fondate, che, a partire dalla metà del secolo XIX, avevano preso larghissimo spazio soprattutto nella psichiatria francese, e "dilagando" anch'esse al di fuori della psichiatria, avevano condizionato e modificato perfino l'accezione biologica e naturalista del concetto di degenerazione[10]. L'esempio sempre

[7] Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., p. 120.

[8] Ivi, p. 121.

[9] «Parlando di arresti di sviluppo – dice Gould – i bambini diventano il punto centrale della ricerca», *Ibid.*

[10] Cfr. a proposito G. Barsanti, *Degenerazione. Dalla 'storia naturale' alla psichiatria e alla criminologia*, in http://www.treccani.it/enciclopedia/degenerazione (Universo del Corpo). Sull'incertezza delle categorie di ereditarietà e degenerazione nella psichiatria francese si veda I. Dowbiggin, *Degeneration and hereditarianism in French mental medicine 1840-90: Psychiatric theory as ideological adaptation*, in *The Anatomy of Madness. Essays in the History of Psychiatry*, vol. I. *People and Ideas*, a cura di W.F. Bynum, R. Porter, M. Shepherd, Tavistock Publications, London and New York 1985, pp. 188-232. Sull'influenza "dilagante" del concetto di degenerazione cfr. D. Pick, *Faces of Degeneration. A European disorder c.1848-c.1918*, Cambridge University Press, Cambridge 1989, tr. it. di S. Minucci: *Volti della degenerazione. Una sindrome europea 1848-1918*, La Nuova Italia, Firenze 1999.

evocato a proposito, l'opera che è considerata il detonatore di quest'immensa influenza, è il *Traité des dégénérescences physiques, intellectuelles, et morales de l'espèce humaine*, pubblicata nel 1857 da Morel, psichiatra francese. Nella prefazione Morel dichiarava impossibile per lui, ormai, separare «lo studio della patogenesi delle malattie mentali da quello delle cause che producono le degenerazioni *(dégénérescences)* fisse e permanenti»[11]. Aveva dovuto quindi abbandonare momentaneamente il punto di vista che di solito lo guidava nell'approccio all'alienazione mentale, e avvicinarsi di più alla scienza che si propone lo studio della «storia naturale dell'uomo»[12]. Illuminanti erano stati a questo scopo le lezioni «antropologiche» di Serres, i lavori di Flourens sulle idee di Cuvier e Buffon, le loro ricerche sulle funzioni del sistema nervoso, la generazione, l'embriologia[13]. Naturalmente, questo non l'aveva allontanato definitivamente dalla psicologia e dalla psichiatria. «Coloro che mi leggeranno – diceva – potranno convincersi che non mi sono dedicato ad una sola di queste scienze escludendo le altre»[14]. Alla psichiatria Morel sarebbe tornato solo tre anni dopo, pubblicando il *Traité des maladies mentales*: «l'evoluzione naturale della teoria che mi ha guidato nello studio delle degenerazioni [*dégénérescences*]», dichiarava nell'introduzione[15].

Foucault, nel ricostruire la "psichiatrizzazione" dell'infanzia nel corso dell''800, e quindi l'estensione del potere psichiatrico dall'adulto folle fino al bambino "anormale", legge l'elaborazione del concetto di degenerazione nella seconda metà del XIX secolo proprio come una delle risposte alla necessità teorica «di definire i rapporti che possono sussistere tra il bambino

[11] B.A. Morel, *Traité des dégénérescences physiques, intellectuelles, et morales de l'espèce humaine*, Baillière, Paris 1857, p. IX. L'uso del termine *dégénérescence* invece di *dégénération* è proprio della trattatistica medico-psichiatrica di questo periodo. Daniel Pick lascia in francese il termine nel suo libro perché «esso contiene echi e connotazioni specifiche assai rilevanti» per la sua esposizione (Pick, *Volti della degenerazione*, tr. it. cit., Nota al testo, p. XXXI). Dedica poi alla *dégénérescence* nella psichiatria francese, e soprattutto a Morel e Moreau de Tours molte pagine (ma cfr. soprattutto ivi, pp. 68-69). L'*Introduzione* di La Vergata al testo di Pick offre una disamina della storia del concetto di *dégénération* – in Buffon, soprattutto – fino alla sua trasformazione in *dégénérescence* (cfr. ivi, pp. XII-XVIII).

[12] B.A. Morel, *Traité des dégénérescences physiques, intellectuelles, et morales de l'espèce humaine*, cit., p. X.

[13] Ivi, p. XII.

[14] Ivi, p. XIV.

[15] B.A. Morel, *Traité des maladies mentales*, Masson, Paris 1860, p. III.

anormale e l'adulto folle». Un concetto, quello di degenerazione, che «non è soltanto, come si dice abitualmente, la proiezione dell'evoluzionismo biologico sulla psichiatria. […] La degenerazione, così come la definisce Morel, interviene prima di Darwin, prima dell'evoluzionismo»; e manterrà fondamentalmente il suo significato fino al momento in cui verrà abbandonata, agli inizi del XX secolo: starà ad indicare «la predisposizione ad anomalie che, nel bambino, renderà possibile la follia dell'adulto, ma [...] anche il marchio, impresso sul bambino in forma di anomalie, della follia dei suoi ascendenti»[16].

L'eco di queste teorie non solo arrivò a Lombroso, che proprio negli anni '60 dell'Ottocento compiva la sua formazione in psichiatria[17], ma giunse fino a Freud, che ne discusse certo vigorosamente i presupposti, ma vi attinse anche elementi e temi: l'attenzione per il bambino e la sua sessualità, ad esempio; questo retroterra, così come quello delle teorie biologiche evoluzionistiche, è stato a lungo ignorato negli studi sulla psicoanalisi freudiana[18].

2.

Del rapporto di Lombroso con la psichiatria si è molto discusso, come si è discusso del suo rapporto con le teorie evoluzionistiche[19]. Nella sua opera monumentale, in continuo, incessante rifacimento, non si può fare a

[16] M. Foucault, *Il potere psichiatrico*. Corso al Collège de France (1973-1974), edizione stabilita da J. Lagrange, tr. it. di M. Bertani, Feltrinelli, Milano 2010, p. 205.

[17] Si veda a proposito V. Babini, *Cesare Lombroso*, in *Il contributo italiano alla storia del pensiero. Filosofia*, Istituto della Enciclopedia Italiana, Roma 2012, pp. 519-526.

[18] Cfr. C. Bonomi, *Sulla soglia della psicoanalisi. Freud e la follia infantile*, Bollati Boringhieri, Torino 2007.

[19] Barsanti sostiene ad esempio che l'antropologia criminale di Lombroso «si situa [...] solo apparentemente nel solco della tradizione darwiniana. Il medico veronese si dichiarò, nel 1863, riconoscente verso l'autore dell'*Origin*, ma non per caso non ebbe mai a inserirsi nelle teorie evoluzionistiche. La sua teoria dell'atavismo (ricomparsa di caratteri ancestrali dopo svariate generazioni), su cui fondava l'antropologia criminale, e che a sua volta veniva fondata sulla scoperta della fossetta occipitale media sul cranio di un brigante […], non gli proveniva da Darwin ma da Vico» (G. Barsanti, *Una lunga pazienza cieca. Storia dell'evoluzionismo*, Einaudi, Torino 2005, p. 312). Sul rapporto particolare di Lombroso con la psichiatria cfr. F. Giacanelli, *Il medico, l'alienista*, in C. Lombroso, *Delitto, Genio, follia*. Scritti scelti, a cura di D. Frigessi, F. Giacanelli, L. Mangoni, Bollati Boringhieri, Torino 1995, soprattutto le pp. 24-33.

meno di percepire una certa "estraneità" sia alla psichiatria che all'evoluzionismo. Debiti scientifici ed "influenze" vengono trasfusi nelle numerosissime pubblicazioni, nelle loro riedizioni che attraversano gli ultimi decenni dell'Ottocento a ritmo accelerato, e che risentono a loro volta dell'enorme "influenza" che hanno generato, in Europa e nel mondo[20]. I presupposti teorici provenienti dalla psichiatria come dall'evoluzionismo vengono piegati alla forza fluviale di dati sovrabbondanti e dichiarati incontrovertibili, fino ad esserne travolti e poi spesso, di fatto, annullati.

Un passo di una delle moltissime edizioni de *L'uomo delinquente* – cinque italiane, alle quali però vanno aggiunte quelle in lingua straniera, innumerevoli[21] – sembrerebbe chiarire in modo inequivocabile la posizione teorica di Lombroso rispetto alla psichiatria e all'evoluzionismo: constatando che molti si oppongono alla "nuova scuola" dell'antropologia criminale pensando che sia basata sul darwinismo, Lombroso si dice con sicurezza «non naturalista, ma alienista»; e prosegue:

> avendo portato nella psichiatria il metodo clinico ed antropologico […], non feci che applicare lo stesso metodo allo studio del delinquente, che formava tanta parte della psichiatria e della penalità. Se dopo raccoltone i frutti, mi sono accorto che sapevano di Darwinismo, certo, non me ne dolsi, più tardi anzi ne approfittai per corroborare o controllare le vecchie e nuove osservazioni, per esempio nella fossetta occipitale mediana, nel delitto degli animali, dei fanciulli, dei selvaggi; ma ero così alieno di farmi pedissequo di Darwin che nelle prime edizioni io non credo averlo mai nominato, ed anche nell'ultima io introdussi insieme all'atavismo la malattia, come chiave di spiegazione del reato – la malattia che non ha nessun rapporto con le teorie Darwiniane[22].

Se questa dichiarazione non è del tutto dirimente, mostra tuttavia con chia-

[20] Lo stesso Gould, che in *Ontogenesi e filogenesi* esamina l'influenza della teoria della ricapitolazione su Lombroso e la sua antropologia criminale, nel successivo *The mismeasure of man*, parla di "influenza dell'antropologia criminale". Cfr. S.J. Gould, *The mismeasure of Man*, Norton & Company, New York 1981, 1996, tr. it. di A. Zani: *Intelligenza e pregiudizio. Contro i fondamenti scientifici del razzismo*, Il Saggiatore, Milano 1998, p. 138.

[21] Difficile davvero tenerne il conto: nella *Prefazione* all'edizione del 1889 Lombroso scriveva di chiamarla quarta edizione – ed effettivamente era la quarta edizione italiana – ma, «venendo dopo ed essendosi giovata delle successive edizioni tedesche, russe e francesi, è veramente l'ottava [...]» (C. Lombroso, *L'uomo delinquente in rapporto all'antropologia, alla giurisprudenza ed alle discipline carcerarie*, quarta edizione, Bocca, Torino 1889, vol. I, p. XXIX).

[22] C. Lombroso, Prefazione a *L'uomo delinquente in rapporto all'antropologia, alla giurisprudenza ed alle discipline carcerarie*, quarta edizione, cit, p. XLVIII.

rezza molti dei fili di cui è intessuto l'ordito teorico lombrosiano. C'è innanzitutto l'ennesima conferma del suo essere "alienista", psichiatra, e insieme la centralità costante dell'elemento patologico – la malattia – individuato come estraneo alle tesi darwiniane. D'altra parte, lo si è accennato a proposito di Morel, teorie evoluzionistiche si erano "infiltrate" nella psichiatria anche prima dell'elaborazione delle tesi darwiniane, trovandosi in qualche modo trasformate, certamente in parte declinate in senso patologico. Lo stesso Gould non manca di evidenziare uno dei momenti in cui, prima di Darwin e di Haeckel, la teoria della ricapitolazione ha incontrato l'ambito del patologico: quando Serres e medici e anatomisti come lui si dedicarono con particolare interesse allo studio della teratologia, dello sviluppo anormale del feto umano, degli arresti di sviluppo[23].

Ma anche la psichiatria aveva dilatato i suoi confini fino ad "infiltrarsi" nel campo dell'antropologia, del diritto, della "penalità", come la chiama Lombroso. Fu lui stesso ad esprimere vividamente, e con entusiasmo, questa sorta di "conquista recente" della psichiatria, quando, in un discorso pubblicato nel 1887, esclamò: «Sì! – Questa scienza, da umile ancella, si è infiltrata in tanti rami dello scibile, che poche le possono stare d'appresso per abuso d'inframmettenza»[24]. Si riferiva certo alla "sua" psichiatria, ma anche a quella che alla sua aveva condotto: quella psichiatria che dopo la metà del secolo aveva cercato di riscattare la debolezza dei suoi presupposti rispetto alla medicina – della quale forse si era sentita effettivamente «umile ancella» – ricorrendo non tanto e non solo alle conferme della fisiologia cerebrale, troppo spesso lacunose o assenti, ma alla categoria ampia ed onnicomprensiva, pur se debole anch'essa, della degenerazione.

Già Morel esprimeva un chiaro proposito di «inframmettenza» quando, concludendo il *Traité des maladies mentales*, prometteva al "pubblico" dei suoi lettori: «ci ritroveremo sul terreno della medicina legale degli alienati, ed avrò allora occasione di completare le mie ricerche. Infatti è indispensabile conoscere le conseguenze e le terminazioni [*terminaisons*] della follia, se si vuole avere un'idea esatta della moralità e della legalità delle azioni umane»[25].

---

[23] Cfr. Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., p. 57.

[24] C. Lombroso, *Le nuove conquiste della psichiatria. Discorso letto il 3 novembre 1887, in occasione della solenne apertura degli studi nella R. Università di Torino* (1887), in C. Lombroso, *Delitto, Genio, follia*, cit., p. 212.

[25] B.A. Morel, *Traité des maladies mentales*, cit., p. 839.

Ma mentre in Francia l'intervento della psichiatria sul terreno del diritto penale era già predisposto da una legge del 1838 – e Foucault ha magistralmente mostrato nei suoi lavori modi ed effetti di questo intervento massiccio – in Italia la questione sorse solo dopo l'Unità, quando si trattò di redigere il nuovo codice penale della nazione e di definire l'imputabilità del folle, più precisamente l'imputabilità in casi in cui la follia non era totale, il delirio era assente, ma si manifestava piuttosto un rifiuto della volontà a seguire il senso comune, una "vocazione" alla malvagità. Questi casi vennero ascritti ad un'incerta categoria nosografica, la *pazzia morale*: già emersa nelle elaborazioni psichiatriche nel corso dell'Ottocento[26], essa diventò in Italia, nell'ultimo trentennio del secolo, il fulcro del contendere tra psichiatri e giuristi, e tra psichiatri e psichiatri. Lombroso, con la sua vigorosa proposta di analogia, se non di identità, tra pazzo morale, delinquente nato ed epilettico, dette negli anni '80 una decisa virata al dibattito: la sua proposta fu sostanzialmente accettata dalla comunità degli psichiatri e «la pazzia morale finì per perdere, se mai l'aveva avuta, la sua fisionomia»[27].

Lombroso aveva certo sempre avvicinato la figura del pazzo morale a quella del delinquente, ma aveva anche sempre cercato elementi di distinzione, fondamentalmente senza riuscirci, come in qualche caso, lo si è visto, gli fu rimproverato. Forse anche senza volerlo veramente, giacché appunto la mancanza di distinzione tra il pazzo morale e il delinquente nato erano funzionali a scientifici "sconfinamenti". In occasione del suo discorso sulle conquiste recenti della psichiatria lui stesso confessava: «le linee fisse atte a distinguere il pazzo dal delinquente [...], invero, non furono trovate; scomparvero, anzi, quelle che prima parevano più chiare; – ma intanto si trovò ciò, cui meno si pensava: un nuovo metodo per gli studi penali»[28].

---

[26] Ne parlava ad esempio, ma di sfuggita, E. Esquirol nel suo *Des maladies mentales* (Baillière, Paris 1838, vol II, p. 63) come di una "varietà" di follia «esente da disordini dell'intelligenza», e ne notava la scarsa differenziazione rispetto ad altre forme di «folie raisonnante». Più tardi, le distinzioni tra le diverse forme di mania diverranno secondarie; Morel considerava la *folie morale*, manco a dirlo, sempre ereditaria (cfr. B.A. Morel, *Traité des maladies mentales*, cit., pp. 540-545).

[27] V.P. Babini, *La responsabilità nelle malattie mentali*, in V.P. Babini, M. Cotti, F. Miniz, A. Tagliavini, *Tra sapere e potere. La psichiatria italiana nella seconda metà dell'Ottocento*, Il Mulino, Bologna 1982, p. 184. Rimando all'intero saggio, alle pp. 135-198, per una sapiente analisi di questo dibattito e delle sue implicazioni teoriche.

[28] Lombroso, *Le nuove conquiste della psichiatria. Discorso letto il 3 novembre 1887, in*

3.

Insieme al pazzo morale e al criminale un terzo attore, per così dire, attraversa l'intera opera lombrosiana: quell'attore è il bambino, unito da uno stretto legame al pazzo morale quanto questi è unito, pur con ambigue differenze, al delinquente nato. Molte delle edizioni de *L'uomo delinquente* riportano, quasi all'inizio, un capitolo dedicato a *La pazzia morale e il delitto nei fanciulli*. È qui che – nella prima edizione – sono espressi più chiaramente gli argomenti ricapitolazionisti cui Gould si riferisce, e c'è un esplicito riferimento alla legge biogenetica di Haeckel. Ed è la pazzia morale ad accompagnare la relazione – certo non troppo rigorosa – tra la teoria della criminalità congenita lombrosiana e la legge biogenetica di Haeckel.

> I *germi della pazzia morale e della delinquenza* si trovano, non per eccezione, ma normalmente, nelle prime età dell'uomo, come nel feto si trovano costantemente certe forme che nell'adulto sono mostruosità; dimodoché *il fanciullo rappresenterebbe come un uomo privo di senso morale, quello che si dice dai freniatri un folle morale, da noi un delinquente nato*. Come negli animali e nei selvaggi, così anche nel bambino troviamo una quantità di atti e di sentimenti che sarebbero abnormi e veramente criminosi negli adulti, ma che sono in lui normali perché corrispondono allo *stadio arrestato psichico nel quale egli si trova, come un uomo cioè privo di senso morale*[29].

Nel bambino dunque "naturalmente" si trovano le radici della follia come della delinquenza. Certo si tratta di una follia parziale, inerente più alla mancanza di senso morale che alla perdita o all'assenza di ragione, che il bambino peraltro non possiede. Ma è pur sempre una forma di follia, giacché sono i freniatri – gli psichiatri – ad occuparsene[30].

L'infanzia è già di per sé uno "stadio arrestato", almeno da un punto di vista psichico: non si intravede, in questa iperbolica sequenza di analogie,

---

occasione della solenne apertura degli studi nella R. Università di Torino, in Lombroso, *Delitto, genio e follia*, cit., p. 214.

[29] Lombroso, *L'uomo delinquente* (prima edizione, 1876), cit., p. 33. Corsivi miei.

[30] Sulla costituzione in Italia della Società di freniatria come associazione di psichiatri, cfr. A. Tagliavini, *La "scienza psichiatrica". La costruzione del sapere nei congressi della Società italiana di freniatria (1874-1907)*, in *Tra sapere e potere*, cit., pp. 77-134. Tagliavini rimarca che «una delle prime decisioni fu quella di adottare – per la nascente associazione – il termine "freniatria" invece di psichiatria, dato che si riteneva la radice "fren" rappresentava il complesso delle forze dinamiche dell'organismo, mentre la parola "psiche" richiamava piuttosto l'anima secondo il concetto platonico» (ivi, p. 83).

alcuna possibilità di sviluppo. Qui si inserisce però il riferimento ad Haeckel e alla sua teoria della ricapitolazione, piegata bruscamente a fare da supporto all'analogia tra sviluppo fisico e sviluppo psicologico e morale.

> Il fatto che avviene nello sviluppo morale dell'uomo lo stesso fenomeno che nel suo sviluppo fisico ed anatomico è stato dall'Haeckel espresso colla sua legge biogenica fondamentale: secondo la quale l'ontogenesi, cioè lo sviluppo dell'individuo, riproduce in iscorcio le fasi per cui è passata la filogenesi, ossia lo sviluppo della specie; onde il feto presenta successivamente le forme di animali che hanno preceduto l'uomo nell'evoluzione generale, come le branchie, la peluria diffusa in tutto il corpo e alla faccia, un'appendice caudale, ecc. Ora anche nello sviluppo iniziale della psicologia individuale si ripresentano le tendenze di crudeltà, vendetta, gelosia, oscenità, pigrizia, proprie dell'umanità primitiva, che dipendono da un'analoga condizione, cioè da un deficiente o mancante senso morale. La coscienza morale si forma infatti nei fanciulli a poco a poco per paura, per abitudine, per interesse, per amor proprio e più per forza dell'esempio, per un'azione riflessa dell'intelligenza che si va svolgendo ed infine per il maturarsi degli organi. Ove tutte queste influenze agiscano o non sufficientemente o in maniera perniciosa, o gli individui vi siano refrattari per arresto di sviluppo o per malattia congenita od acquisita, non accade la trasformazione benefica della psiche infantile in quella dell'adulto, e si ha allora lo stato che si potrebbe chiamare d'infanzia morale prolungata dei delinquenti nati e dei pazzi morali[31].

Difficile capire quanto qui Lombroso sconti l'assenza, in Haeckel, di una spiegazione chiara del meccanismo della ricapitolazione[32], e quanto invece la utilizzi, colmandone i vuoti con riferimenti ora alla patologia ora alla coscienza morale, la quale peraltro ha il carattere di una mera "influenza", aliena dal "naturale" sviluppo psichico del bambino. Certo è che qui, come nella teoria della ricapitolazione haeckeliana, «l'ontogenesi non ha uno statuto indipendente»[33].

Le edizioni successive alla prima de *L'uomo delinquente* sono state molto ampliate e modificate, ma conservano, se non accentuano, il forte riferimento ad un'infanzia "naturalmente" morbosa. Elemento strutturale di questa morbosità è certo l'atavismo, ma l'atavismo non coincide mai completamente con la malattia. Anche laddove Lombroso, per spiegare la genesi di un "morbo" che fonde insieme epilessia, criminalità e pazzia morale, sceglie il criterio dell'arresto di sviluppo piuttosto che il concetto di degenerazione, lo fa perché l'arresto di sviluppo ha base anatomica, e,

[31] Lombroso, *L'uomo delinquente* (1876), cit., pp. 41-42.
[32] Cfr. Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., pp. 82-88.
[33] Ivi, p. 88.

soprattutto, «concilia l'atavismo con la morbosità». Troppo ampio invece gli sembra il concetto di degenerazione – sostenuto da una «schiera, ormai fatta falange, di alienisti» – che comprende «troppe regioni del campo patologico, dal cretino fino al genio, dal sordomuto al canceroso, al tisico, per potersi rendere applicabile, senza restrizioni»[34].

Eppure era stata proprio l'estrema estensione del concetto di degenerazione a permettere alla psichiatria europea quell'«inframmettenza» che Lombroso salutava con entusiasmo. Ciò che qui Lombroso rifiuta, probabilmente, è che il concetto di *dégénérescence* nasceva in campo psichiatrico per risolvere problemi teorici strettamente inerenti alla psichiatria, problemi di eziologia e di classificazione delle malattie mentali, ancora incerte se paragonate a quelle della medicina. Un concetto dunque che per quanto ampissimo e indeterminato, contaminato dal contatto con le teorie evoluzionistiche, rimaneva un concetto eminentemente psicopatologico.

Lombroso invece, nonostante le sue reiterate dichiarazioni di "fedeltà" alla psichiatria, non condivise mai le preoccupazioni nosografiche che impegnavano tanti degli studi a lui contemporanei, e non di rado le criticò apertamente; lo fece anche recensendo, nel 1864, il *Traité des maladies mentales* di Morel[35]. Tuttavia, erano state proprio queste preoccupazioni a favorire, in psichiatria, l'indistinta patologizzazione dell'infanzia e dello sviluppo infantile, su cui Lombroso aveva potuto innestare la sua teoria dell'atavismo.

4.

La "sistemazione" teorica con cui tutta la psichiatria ottocentesca, non solo francese, dovette confrontarsi fu certamente quella elaborata da Esquirol nei primi decenni del secolo.

Seguendo un'eziologia della follia che legava fondamentalmente la *sragione* all'eccesso passionale, Esquirol dichiarava l'infanzia «al riparo dalla follia»[36]; ne faceva invece il luogo privilegiato di una malattia senza tempo,

[34] Lombroso, *L'uomo delinquente in rapporto all'antropologia, alla giurisprudenza ed alle discipline carcerarie*, quarta edizione (1889), cit, vol. I, p. 637.

[35] Cfr. Giacomelli, *Il medico, l'alienista*, in Lombroso, *Delitto, genio, follia*, cit., p. 27.

[36] E. Esquirol, *Des maladies mentales*, Baillière, Paris 1838, tome I, p. 29.

senza sviluppo e senza possibilità di remissione: l'idiozia, «quello stato in cui le facoltà intellettuali non si sono mai manifestate». Al contrario della demenza – con la quale ad esempio Pinel l'aveva confusa – e della monomania, che cominciano con la pubertà, l'idiozia «comincia con la vita o in quell'età che precede l'intero sviluppo delle facoltà intellettuali e affettive»[37].

Da allora, da questa definizione di Esquirol, l'idiozia è rimasta malattia infantile, ed ha avuto nella trattatistica psichiatrica un "successo" crescente, dovuto anche alle esigenze istituzionali di ospedalizzazione di *tutti* i disturbi mentali. All'interno di questo processo di cura pubblica si distinse Edoard Séguin, che accompagnò gli anni di "pratica" con l'elaborazione – necessaria per la pratica – di un metodo che facesse da guida nel "trattamento" dei bambini idioti. Pur essendosi formato alla scuola di Esquirol, ne rifiutava alcuni assunti fondamentali, relativi proprio all'ineducabilità e all'incurabilità degli idioti. Il lavoro educativo sui bambini idioti richiedeva però una ridefinizione del loro stato e una precisa distinzione dallo "stato" dei bambini ritardati: in entrambi i casi si trattava di individuarne i "modi" dello sviluppo. «L'idiota [...] mostra un arresto dello sviluppo fisiologico e psicologico; il bambino ritardato non si arresta nel suo sviluppo, si sviluppa soltanto più lentamente dei bambini della sua età»[38]. L'idiozia non era più letta quindi come totale assenza di sviluppo, ma piuttosto come arresto di sviluppo; questo comportava, per Séguin, se non la piena "curabilità" del bambino idiota, certamente la possibilità di una sua educazione, dell'inserimento in un percorso "evolutivo".

Nonostante Séguin abbia contributo non poco, con il suo progetto educativo, al processo di "psichiatrizzazione" dell'infanzia e di "internamento" dell'infanzia anormale denunciato da Foucault[39], non era un medico, uno psichiatra. E negli studi che dalla metà dell'Ottocento si occuparono di idiozia, non di rado questo veniva rimarcato[40]. All'interno di una scienza

[37] Id., *Idiotisme* (*Dictionnaire des sciences médicales*, 1818), in *Recueil de Mémoires, Notes et Observations sur l'Idiotie,* par Bourneville, Paris 1891, pp. 20-21. Ma si veda anche Id., *Des maladies mentales*, cit., tome II, pp. 283-397.

[38] E. Séguin, *Traitement moral, hygiène et éducation des idiots et des autres enfants arriérés*, Baillière, Paris 1846, p. 72.

[39] Che pure non manca di sottolineare gli elementi innovativi introdotti da Séguin nella lettura dell'idiozia: cfr. Foucault, *Il potere psichiatrico*, cit., pp. 187-189.

[40] Cfr. ad esempio ancora Morel, *Traité des maladies mentales*, cit., p. 568.

medico-psichiatrica che, lo si è accennato, cercava maggiori spazi di intervento attraverso una più solida definizione dei propri fondamenti epistemologici, il problema dell'educazione degli idioti passò decisamente in secondo piano. La debolezza o l'assenza di un'eziologia precisa delle malattie mentali, insieme all'incertezza delle classificazioni formulate fino ad allora, indussero al ricorso alle categorie unificanti e apparentemente indubitabili dell'ereditarietà e della *dégénérescence*.

In questa prospettiva, follia ed idiozia cessarono di essere entità rigorosamente distinte, per diventare invece due facce di un medesimo processo degenerativo, collocato però sempre nel tempo infantile, tempo di uno sviluppo che restava misterioso e in cui, come da un fondo oscuro, potevano emergere senza preavviso segni delle più diverse patologie.

La trasformazione e la dilatazione del concetto di idiozia si manifestarono nella trattatistica psichiatrica anche prima della metà del secolo: Voisin, ad esempio, anche lui medico, già nel 1843 associava i bambini idioti a quelli «eccezionali» perché in entrambi i casi si trattava di bambini che, «in un modo o nell'altro, escono dalla linea ordinaria»[41].

Fu però Moreau de Tours, medico di Bicêtre, a tematizzare per primo con ampiezza e con pretesa sistematicità questa svolta teorica ne *La psychologie morbide dans ses rapports avec la philosophie de l'histoire*, pubblicato nel 1859; a questo testo Morel farà più volte riferimento nel suo *Traité des maladies mentales*. Moreau, unificando attraverso i concetti vaghi di *predisposizione* ed *eredità* la follia con l'idiozia, disegnava la linea "straordinaria" dello sviluppo infantile degli idioti secondo accelerazioni e rallentamenti fino all'arresto. Ci sono, scriveva, «particolarità psicologiche che la maggior parte degli idioti, o piuttosto dei futuri idioti, presenta; parliamo di quella precocità di spirito, di quell'evoluzione troppo rapida delle facoltà intellettuali e morali che, di solito, precedono l'arresto improvviso o la degradazione lenta e graduale di queste stesse facoltà [...]». Non di rado, aggiungeva, si assiste ad un processo inverso: «lo sviluppo inatteso, brusco o lento, di facoltà in soggetti che fino a quel momento si erano mostrati di una debolezza di spirito disperante, molto vicina all'idiozia conclamata»[42].

---

[41] F. Voisin, *De l'idiotie chez les enfants*, Baillière, Paris 1843, in *Recueil de Mémoires, Notes et Observations sur l'Idiotie,* cit., p. 255.

[42] J. Moreau de Tours, *La psychologie morbide dans ses rapports avec la philosophie de l'histoire*, Masson, Paris 1859, p. 59.

La precocità diventava quindi, anche grazie allo spostamento della causa patologica nel campo indefinito della predisposizione ereditaria, sintomo e insieme carattere distintivo dell'idiozia; che non era più, evidentemente, "semplice" arresto di sviluppo, ma piuttosto il "germe" di un vizio ereditario che si manifestava in molti modi e in tempi diversi come squilibrio evolutivo e, in quanto tale, poteva condurre perfino all'uomo di genio[43].

Veniva dunque disegnata, nello sviluppo del bambino, una sorta di eterocronia, modulata però secondo ritmi tutti interni all'ambito del patologico.

Morel non mancò di raccogliere i suggerimenti di Moreau, inscrivendoli però nel suo generale progetto di lettura della malattia mentale come forma degenerativa: l'idiozia diventava così frutto e sintomo di un processo ereditario degenerativo, e diventava paradigmatica della degenerazione la parabola descritta dallo sviluppo infantile nell'analisi di Moreau, dagli *enfants prodiges* agli *enfants arrierés* e viceversa[44].

5.

Attraverso Morel, come si è accennato, questa "figura" dello sviluppo infantile arrivò sicuramente fino a Lombroso. Lo testimonia l'opera che, insieme a *L'uomo delinquente*, lo accompagnò, più volte ripubblicata, per tutta la vita: uno studio sui rapporti tra genio e follia, la cui ultima edizione, nel 1894, portava il titolo *L'uomo di genio in rapporto alla psichiatria, alla storia ed all'estetica*[45]. Studio al quale Gould, nella sua breve ma acuta disamina, non ha fatto alcun riferimento, e a ragione: il lavoro lombrosiano sul genio non costruisce una forma di determinismo biologico, né porta segni dell'influenza della teoria haeckeliana della ricapitolazione; nell'ultima edizione Haeckel e la sua legge biogenetica non sono mai citati. Tuttavia la singolare contaminazione di teorie biologiche e psichiatriche che Lombroso effettua in questo testo apre una ulteriore prospettiva non solo sulle reciproche "inframmettenze" delle due discipline, ma anche, più specifica-

[43] Cfr. ivi, pp. 70-71.

[44] Cfr. Morel, *Traité des maladies mentales,* cit., pp. 564-571.

[45] C. Lombroso, *L'uomo di genio in rapporto alla psichiatria, alla storia ed all'estetica*, sesta edizione completamente mutata, Fratelli Bocca, Torino 1894. La prima edizione risaliva a trent'anni prima, al 1864: Id., *Genio e follia: prelazione ai corsi di antropologia e clinica psichiatrica presso la R. Università di Pavia*.

mente, su alcuni mutamenti della figura dell'ontogenesi che si profilavano all'interno e al confine tra queste discipline negli anni che chiudevano il secolo XIX.

Certo in questo testo lombrosiano si trova una maggiore adesione alle categorie schiettamente psichiatriche; non avrebbe del resto potuto essere altrimenti, giacché il rapporto tra genio e follia era diventato anch'esso questione dilagante nella psichiatria di fine secolo. Nella prefazione, Lombroso dichiara apertamente il debito contratto con Morel e con altri psichiatri che del genio si erano occupati – non sarebbero, le sue teorie, che «il completamento dei lavori insigni di Morel, Moreau e Jacoby» – e in tutto il testo mostra di accettare il criterio diagnostico ed eziologico offerto dal concetto di degenerazione che altrove, come si è visto, aveva rifiutato[46].

Delle tesi psichiatriche Lombroso accoglie anche senza remore l'idea di uno squilibrio patologico nello sviluppo dell'uomo di genio, innestandola però su teorie e ricerche provenienti dal campo della biologia, dell'embriologia, dell'anatomia comparata[47]. Il modello cui Lombroso attinge è quello dello sviluppo asimmetrico delle parti di un organismo, utilizzato per spiegare nascita e sviluppo del genio, e le teorie cui fa riferimento sono spesso di studiosi ancora vicini alle tesi haeckeliane, ma che queste tesi correggono e integrano. Così ad esempio citava le ricerche teratologiche di Gegenbauer[48] che, diceva:

> ci hanno indicato che molte regressioni sono compensate da un grande sviluppo in altre direzioni, e si associarono perfino ad una mobilitazione, ad un aumento, diremo, di grado: i rettili hanno più coste, più vertebre, le scimmie più muscoli ed un organo intero (la coda) più di noi, che perdendo quei privilegi, ne acquistammo ben altri. Ciò posto, ogni ripugnanza, aprioristica, ad ammettere qui la degenerazione cessa ad un tratto. Come i giganti della statura pagano il fio della loro grandezza colla sterilità e colla relativa debolezza intellettuale e muscolare, così i giganti del genio pagano il fio della loro potenza intellettuale colla degenerazione e colla follia; e perciò i segni degenerativi sonvi più frequenti che non, forse, nei pazzi[49].

Più oltre sono le teorie di Roux e di Metschnikoff, bizzarramente sovrapposte, a sostenere la spiegazione delle anomalie degenerative del genio:

[46] Cfr. Lombroso, *L'uomo di genio* (1894), cit., pp. VII e 6-7.

[47] Cfr. ad esempio ivi, p. XV.

[48] «Caro amico di Haeckel e suo sostenitore deciso sebbene critico» (Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., p. 163).

[49] Lombroso, *L'uomo di genio*, cit., p. XV.

la «lotta fagocitica degli organi», che i due scienziati avrebbero descritto, presiederebbe a tutte le trasformazioni degli organismi viventi, e farebbe seguire necessariamente «al predominio d'un organo l'atrofia degli altri»[50].

La nevrosi degenerativa del genio, "diagnosticata" in ambito psichiatrico e accolta con tutta la sua sintomatologia da Lombroso, sembra richiedere, per essere meglio fondata, una «giustificazione» esterna alla psichiatria, una giustificazione naturalistica e, benché sembri paradossale – come ammette lo stesso Lombroso – atavistica[51]. L'atavismo del genio è ribadito in tutto il testo, ed è evidentemente diverso da quello del delinquente nato; è la chiave più adatta per comprendere il genio come «variazione divergente in senso progressivo»[52] e nello stesso tempo spiegarne gli aspetti patologici, che sono insieme degenerativi e regressivi.

Allo sviluppo straordinario di talenti e facoltà si accompagnano molto spesso, nei geni, non solo "tare" fisiche, come la sterilità, il mancinismo, la bassa statura, ma anche "tare" psicologiche dovute a mancato o incompleto sviluppo, particolarmente nella sfera dell'affettività. Frequente ad esempio «l'apatia dei sensi e la crudeltà, che sono le manifestazioni più vicine all'animalità»; frequente il misoneismo: «al pari degli uomini volgari, dei bimbi e degli idioti, essi [i geni], che creano nuovi mondi, sono essenzialmente misoneici e portano un'enorme energia nel rifiutare le scoperte degli altri»[53]. I geni godono più di una volta, nel corso del testo, di un paragone con i bambini, sempre in virtù del loro scarso sviluppo affettivo; in qualche caso, nel paragone i bambini non si accompagnano agli idioti – esempio sommo di scarso o mancato sviluppo, come si è visto – ma ai selvaggi: «mentre sono superiori per le combinazioni intellettuali, [i geni]

[50] Ivi, p. 630.

[51] Cfr. ivi, p. 624.

[52] Seguendo un suggerimento unito a un rimprovero di Morselli, che Lombroso cita nella *Prefazione*: «Mi si è rimproverato di non aver trovato, e neanche studiato, l'atavismo del genio. Si disse: "Se l'evoluzione organica ha avuto per risultato uno sviluppo dalle forme inferiori alle più alte dell'animalità; se la psiche si è perfezionata parallelamente e in ragione dei processi morfologici, è evidente che in ogni epoca della terra, in ogni fase della serie filogenetica, hanno esistito variazioni divergenti in senso progressivo, e quindi individui geniali; esistono anche fra gli animali delle intelligenze e delle sentimentalità superiori" (Morselli). Questa è veramente un'obbiezione geniale, a cui avrei dovuto rispondere prima» (Id., *L'uomo di genio*, cit., p. XVI).

[53] Ivi, p. 625.

sono come selvaggi e bambini pei sentimenti e per la volontà. […] È sempre una parte dell'organismo che paga e che soffre per la troppa eccellenza delle altre»[54].

Lo squilibrio dello sviluppo, patologico e generatore di patologia, è quindi sempre ricondotto ad un ambito biologico, naturalistico. La stessa precocità, anche accettata come uno dei sintomi psicopatologici del genio, viene poi piegata ad una lettura che esula dall'ambito psichiatrico: diventa infatti *precocità atavistica*. La parabola argomentativa disegnata a proposito da Lombroso conduce la precocità dalla psichiatria alla biologia e poi di nuovo alla psichiatria senza transizioni logiche. Non c'è dubbio che la precocità sia un «carattere che il genio ha comune con la pazzia»[55], che sia uno «tra i vari segni dei geni malati»[56], ma questa precocità, aggiunge subito Lombroso, è atavistica: «Délaunay, in una comunicazione alla Società francese di Biologia[57], affermò che la precocità indica inferiorità biologica e addusse a prova i bambini Esquimesi, Negri, Cocincinesi, Giapponesi, Arabi; anche nella scala zoologica le specie più basse sviluppansi più rapidamente che quelle d'ordine più elevato; l'uomo è il più lento di tutti nello sviluppo, arriva più tardi alla maturità, e la donna prima dell'uomo». Subito di seguito però Lombroso conclude: «E questa precocità si lega alla frequenza della pazzia nel genio e la conferma. Quasi tutti gli *enfants prodiges*, scrive Moreau (*Annales de psychiatrie*, 1891), finiscono presto o impazziscono e sempre discendono da parenti nevrotici»[58].

Quello che manca, in questo concetto ibrido di precocità, è proprio il riferimento al tempo dello sviluppo – accelerato, in questo caso – che pure ne aveva fortemente caratterizzato l'accezione in psichiatria. E manca anche, di conseguenza, il nesso con l'idiozia, patologia per eccellenza dello sviluppo infantile.

Certo, come si è detto, la lettura psichiatrica ascriveva tutte le zone oscure dell'ontogenesi all'ambito del patologico, lasciando fondamentalmente inesplorate le linee dello sviluppo "ordinario"; ma l'innesto di questo

---

[54] Ivi, p. 635.

[55] Ivi, p. 16.

[56] Ivi, p. 535.

[57] Cfr. G. Delaunay, *Différenciation des individus suivant les races*, in *Comptes rendus des séances et mémoires de la société de biologie*, année 1879, Paris 1880, p. 371.

[58] Ivi, pp. 18-19. Ma un passaggio quasi identico è a p. 625.

concetto di precocità del genio, e quindi di eterocronia dello sviluppo del genio, nella «scala zoologica»[59], lo priva di ogni aspetto anche patologicamente dinamico; gli elementi regressivi della *nevrosi* del genio, come quelli progressivi, sono di fatto misconosciuti.

Qui, infine, è la biologia ad inchiodare il genio al suo destino patologico.

[59] Il capitolo dedicato all'atavismo nel genio si conclude così: «Tanto i rapporti generali del genio con la degenerazione, come quelli più minuti e particolari, si possono raccogliere (e non siamo che alle prime indagini) nella scala zoologica» (ivi, p. 629).

Per un'analisi di Gould, storico e teorico della struttura in biologia

David Ceccarelli

L'analisi svolta da Gould sulla struttura e sulla storicità del vivente ha rappresentato un passaggio fondamentale per il moderno ripensamento della teoria evoluzionistica. Un'operazione eterogenea e in un certo senso eterodossa rispetto alla *received view* della Sintesi, la cui portata ha finito col sollecitare una critica estremamente stratificata e controversa. Lo storico Joe Cain ha ad esempio definito il progressivo distacco di Gould da George Gaylord Simpson nei termini più che icastici di "parricidio ritualizzato"[1]. C'è chi invece ha individuato nell' "eterodossia" di Gould il rinfocolarsi di una concezione paleontologica tipica degli Stati Uniti: «paese che in campo paleontologico ha avuto un ruolo fondamentale nell'opposizione al darwinismo» e dove la concezione macro-evolutiva gouldiana basata su «intermittenza e predeterminazione» apparirebbe, in qualche modo, come il ritorno ad alcuni temi propri della paleontologia pre-sintetica americana[2]. Le interpretazioni, in alcuni casi, hanno addirittura travalicato lo stesso discorso scientifico, finendo col generare fenomeni grotteschi quali l'assimilazione del saltazionismo e della critica al panselezionismo all'anti-darwinismo da parte dei movimenti creazionisti americani[3].

Fenomeni di questo genere, al di là della loro intrinseca discutibilità, ci consentono di riflettere su quegli elementi di continuità e di discontinuità

[1] Cfr. J. Cain, *Ritual Patricide: Why Stephen Jay Gould Assassinated George Gaylord Simpson?*, in *The Paleobiological Revolution: Essays in the Growth of Modern Paleontology*, a cura di D. Sepkoski e M. Ruse, The University of Chicago Press, Chicago 2009, pp. 346-363.

[2] G. Pinna, *La natura paleontologica dell'evoluzione*, Einaudi, Torino 1995, pp. 449-450.

[3] Per un'analisi più dettagliata della strumentalizzazione degli argomenti gouldiani da parte dei creazionisti statunitensi il rimando va a S.J. Gould, *La struttura della teoria dell'evoluzione*, a cura di T. Pievani, Codice edizioni, Torino 2002, pp. 1228-1244.

che hanno caratterizzato il passaggio della questione morfologica dalla "eresia anti-darwiniana" a una più vasta concettualizzazione nel quadro di una teoria gerarchica dei sistemi evolutivi. Transizione in cui l'opera di Gould ha giocato un ruolo centrale. Nel tentativo di ripensare tale passaggio teorico, il presente contributo si propone di analizzare il modo stesso in cui Gould si confrontò lungo la sua produzione con i concetti di direzionalità e internalismo: un'attenzione emersa sin dalle prime pubblicazioni e che, nei venticinque anni fra *Ontogenesi e Filogenesi* (1977) e *La struttura della teoria dell'evoluzione* (2002), lo porterà in particolare a una profonda disamina storica delle teorie ortogenetiche.

Stephen Jay Gould, storico della scienza

Pochi scienziati hanno mostrato un interesse per la storia paragonabile a quello di Gould. Volendo restringere il campo a quegli autori che, negli ultimi decenni, hanno maggiormente contribuito alla teoria dell'evoluzione, la riflessione storica gouldiana sembra a tutti gli effetti rappresentare un *unicum,* frutto intellettuale di una personalità scientifica che, come nel caso altrettanto straordinario di Ernst Mayr, ha fatto della propria sensibilità interdisciplinare un tratto distintivo. Se c'è una peculiarità del lavoro di Gould, questa risiede proprio nella simultaneità con cui l'indagine scientifica e l'apertura alla storia hanno sin da subito cominciato a interagire[4]. Già a partire dal suo primo lavoro specialistico pubblicato sull'*American Journal of Science*[5], il paleontologo americano sembrò esibire quella duplice considerazione della storia che connoterà tutto il suo lavoro e che troverà in *Ontogenesi e Filogenesi* la sua prima vivida manifestazione facendo della prospettiva storica sia una chiave interpretativa del fenomeno biologico, sia uno strumento critico per lo scienziato. Ed è proprio quest'ultima concezione a rendere potenzialmente feconda l'analisi della storiografia gouldiana. Se infatti la storia diventa l'interlocutore primario della scienza, se il confronto diacronico diviene lo specchio nel quale la ricerca si riflette nel tentativo di definirsi e autodeterminarsi, l'indagine

[4] Cfr. A. Ottaviani, *Stephen Jay Gould*, Ediesse, Roma 2012.

[5] S.J. Gould, *Is uniformitarianism necessary?*, in «American Journal of Science», 263, 1965, pp. 223-228.

sulla riflessione storica acquisisce allora una rilevanza centrale nella comprensione stessa dell'impresa scientifica.

Con ogni probabilità, se Gould si fosse limitato al semplice esercizio agiografico, la sua opera avrebbe poco da dire agli occhi dello storico. Le brevi sezioni illustrative che, come sottolineò lui stesso, affollano buona parte dei trattati scientifici, quei resoconti linearisti volti a dipingere la storia pregressa come una «marcia verso le verità finali svelate nel volume»[6], rappresentano un magro corpo di studio, testimonianza, al massimo, di una prosa scientifica ancora profondamente legata alla *whiggish history*[7]. Assimilare la riflessione storica gouldiana al lavoro di quegli scienziati che talvolta «si lasciano prendere un po' la mano» finendo col creare storiografie in modo «casuale e inizialmente non voluto» rappresenterebbe un grave errore di valutazione[8]. Il canovaccio argomentativo che il paleontologo di Harvard ha consolidato nei suoi principali volumi, fondato sull'avvicendarsi di panoramiche storiche e di ricerche contemporanee, appare piuttosto come il frutto di un'attenta valutazione metodologica. Nell'introduzione di *Ontogenesi e Filogenesi*, l'opera che di fatto ha inaugurato tale approccio attraverso le sue quasi duecento pagine dedicate alla storia delle concezioni dei processi eterocronici, Gould stesso puntualizza: «Non considero questo libro come un ibrido di storia e scienza, ma come un tutto omogeneo. Non era mia intenzione, come spesso accade, scrivere una breve introduzione storica che poi crescesse man mano. La struttura finale corrisponde al mio progetto iniziale»[9].

L'omogeneità di cui parla Gould ha anzitutto un'utilità teorica. Essa serve allo scienziato per orientarsi nel *mare magnum* di quegli assunti le cui semantiche sono storicamente situate[10] e che, per poter essere comprese, hanno bisogno di passare attraverso l'indagine storica. In tal senso, la storia della scienza entra in diretto contatto con lo studio di quelle metafisiche che pongono lo scienziato entro una totalità di pratiche e orizzonti influenti.

[6] Id., *La struttura*, cit., p. 46.

[7] Cfr. P.J. Bowler, I.R. Morus, *Making Modern Science: A Historical Survey*, University of Chicago Press, Chicago 2005.

[8] Gould, *La struttura*, cit., p. 46.

[9] Id., *Ontogenesi e Filogenesi*, a cura di M. Turchetto, Mimesis, Milano-Udine 2013, p. 18.

[10] «La distinzione essenziale fra von Baer e Haeckel può difficilmente essere apprezzata al di fuori del contesto storico» (*ibidem*).

Cornici che, lungi dal rappresentare in senso costruttivistico «una qualsiasi connessione preferenziale con la verità scientifica», sembrano piuttosto «fornire suggerimenti», agganci circostanziati e salienze a partire dall'osservazione empirica[11]. In una delle sue più brillanti riflessioni epistemologiche, Gould stesso scriverà: «La scoperta scientifica non è un trasferimento a senso unico di informazione da una natura priva di ambiguità a menti che sono sempre aperte. Essa è un'interazione reciproca fra una natura multiforme e sconcertante e menti sufficientemente ricettive (molte non lo sono) per estrarre una comunicazione debole ma comprensibile dal rumore prevalente»[12].

Sin dalle sue prime battute il lavoro di Gould si è concentrato sull'individuazione dei grandi nodi problematici della storia del pensiero evoluzionistico. Il parallelismo fra ontogenesi e filogenesi, il confronto fra uniformismo e catastrofismo, quello fra strutturalismo e funzionalismo: temi di questa portata costituiscono punti fermi su cui discipline e studiosi diversi si sono concentrati nel tempo, domande fondamentali che ancora oggi animano la ricerca. Nella moderna paleobiologia, ad esempio, tornano questioni secolari come la natura vettoriale del cambiamento organico e lo scontro fra visioni puntuate e gradualiste[13]: reiterazione da cui emerge l'immagine di una scienza che sembra avanzare più per rimpiazzi che per aggiunte[14], costruendo il suo discorso attraverso problemi e soluzioni che non si definiscono mai *in vacuo* rispetto allo spirito del tempo in cui si collocano. Ogni generazione offre un contributo in linea con le condizioni della propria epoca, sia in termini di potenzialità tecniche che di "ideali del sapere"[15]. Nella metà del Diciannovesimo secolo, spiega Gould, «sia il mondo sociale sia quello scientifico erano "pronti" per l'evoluzione. Persone con pari intelligenza [a Darwin] non avrebbero potuto né formulare né accettare un simile concetto nel periodo corrispondente alla generazione di

[11] Cfr. Id., *La struttura*, cit., p. 38.

[12] Id., *Quando i cavalli avevano le dita. Misteri e stranezze della natura*, trad. di L. Sosio, Feltrinelli, Milano 1984, p. 118.

[13] Cfr. Id., *Eternal Metaphors of Paleontology*, in *Patterns of Evolution*, a cura di A. Hallam, Elsevier, Amsterdam 1977, pp. 1-26.

[14] Id., *Intelligenza e pregiudizio. Contro i fondamenti scientifici del razzismo*, trad. di A. Zani, Il Saggiatore, Milano 2008, pp. 299-300.

[15] Cfr. S.M. Amsterdamsky, *Tra la storia e il metodo*, trad. it. di L. Quercioli Mincer, Theoria, Roma 1986.

Newton, anche se un qualche ipotetico Darwin avesse proposto tale ipotesi (finendo probabilmente nel manicomio di Bedlam, per evidenti problemi mentali)»[16]. Le risposte offerte dalle generazioni di scienziati susseguitesi nel tempo non vanno però compresse in una cronologia disarticolata enunciata attraverso lo stereotipo del progresso scientifico. Rifacendosi all'analisi di David Hull, Gould sembra piuttosto avallare il ricorso a una "genealogia concettuale"[17]: una prospettiva entro la quale le idee scientifiche vengono reificate e indagate in quanto entità storiche coerenti all'interno di linee filetiche, e non sulla base di una formale somiglianza dei contenuti. Tuttavia la "morfologia" dei concetti su cui si strutturano le enunciazioni scientifiche non deve passare in secondo piano e Gould, attento alla forma sia in biologia che in storia, opta in tal senso per una visione integrata fra indagine *term token* e *term type*. Quando ad esempio si studiano le tradizioni di ricerca, queste non possono essere minimizzate a «linee ininterrotte di insegnanti e discepoli che hanno trasmesso un insieme di idee». Non si è darwiniani per il semplice fatto di trovarsi inseriti «accidentalmente in una certa linea filetica per ragioni di famiglia o di educazione». Nell'ottica gouldiana, due scienziati che non condividono le stesse *essenze* «implicite nella struttura logica» di una teoria, quei «minimi insiemi di proposizioni cruciali» la cui falsificazione minerebbe la tenuta dell'intero sistema epistemico, di fatto risultano sostenitori di due teorie diverse[18].

In *Ontogenesi e Filogenesi* il paleontologo americano scrive: «Io rifiuto un approccio alla storia della scienza che saccheggi il passato in cerca di radici e di precursori di dottrine successive; una prospettiva di questo genere ha senso solo in seno ad una visione secondo cui la scienza progredirebbe per accumulazioni verso la verità assoluta»[19]. Gould sa bene che, se ci si concentra sulle grandi domande che da sempre hanno alimentato lo studio del vivente, si rischia facilmente di disporre le risposte del passato all'interno di rigide linee filetiche concettuali tendenti alla contemporaneità. Il *bias* del "precursorismo", quello che George Caunguilhem ha notoriamente identificato come principale malattia della storia della scienza, è per Gould un chiaro bersaglio polemico, un fantasma da cui egli stesso, nel suo tentativo

[16] Gould, *La struttura*, cit., p. 38.
[17] Cfr. D.L. Hull, *Science as a Process*, University of Chicago Press, Chicago 1988.
[18] Cfr. Gould, *La struttura*, cit., pp. 9-14.
[19] Id., *Ontogenesi*, cit., p. 27.

di ricostruire una tradizione[20] del formalismo rivalutando i contributi di Geoffroy Saint-Hilaire, Charles Whitman, Richard Goldschmidt, D'Arcy Thompson, è stato costretto più volte a guardarsi. Chi costruisce i pedigree delle idee scientifiche forzando eccessivamente le genealogie concettuali entro "omologie", assimilando cioè lo sviluppo delle teorie al mero avvicendarsi di maestri e discepoli, di fatto sembra sottovalutare il potere di quei fenomeni che Gould, cooptando un termine chiave dalla paleontologia, ha definito piuttosto come "analogia" concettuale[21]. Spesso, infatti, la storia della scienza ci parla di fenomeni che in termini evolutivi sarebbero più correttamente identificabili come convergenze: analogie fra menti indipendenti le quali, muovendosi su un set limitato di attitudini teoriche, si ritrovano con il sostenere idee simili. Ovviamente, menti diverse operano in contesti diversi. Ed è proprio qui che, secondo Gould, lo svelamento dello *Zeitgeist* operato dallo storico deve entrare in gioco: una delicata analisi critica grazie alla quale i "temi immutabili" della scienza possono essere recuperati[22].

Il recupero del binomio direzionalità/internalismo

Se la meta-riflessione sulla storia ha in un certo senso rappresentato un motivo conduttore dell'opera di Gould, il tema della struttura ha senza dubbio occupato il fulcro del suo lavoro scientifico. In quanto teorico dell'evoluzione, Gould è stato uno dei più importanti protagonisti di quella reintegrazione fra "biologia dello spazio" e "biologia del tempo" che, a partire dalla fine degli anni Settanta, ha rimesso pienamente in gioco la morfologia nella riformulazione della teoria evoluzionistica[23]. L'idea che l'organismo biologico non sia riducibile a una realtà isotropa completamente assoggettata a fenomeni esterni, che i viventi non siano «palle da biliardo spinte sul

[20] Cfr. S. Caianiello, *Il ritorno dell'embriologia. Per una storiografia inversa del rapporto tra sviluppo ed evoluzione*, in «Laboratorio dell'ISPF», III, 2006, p. 49.

[21] Cfr. Gould, *Eternal Metaphors*, cit., pp. 3-4.

[22] *Ibidem*.

[23] Cfr. B. Continenza, E. Gagliasso, *Giochi aperti in biologia. Una riflessione critica su adattamento, struttura, specie*, Franco Angeli, Milano 1996; T. Pievani, *Introduzione alla filosofia della biologia*, Laterza, Roma-Bari 2005.

tavolo verso nuove posizioni da forze esterne semplici e misurabili»[24], ma che di fatto la struttura sia essa stessa una fonte di 'inerzia' positivamente incanalante, un apriori evolutivamente saliente, rappresenta il *topos* del contributo scientifico di Gould. Nel corso della sua produzione, la sensibilità verso i problemi della forma maturerà progressivamente in stretta correlazione con una divergenza sempre più forte da quella matrice adattazionista che inizialmente aveva rappresentato un chiaro *framework* di riferimento. Gould stesso evidenziò in più occasioni, e non senza un certo pudore, le letture semplicistiche presenti in lavori come *La paleontologia evoluzionistica e la scienza della forma* (1970), definito a trent'anni dalla sua pubblicazione un «clamoroso peana all'assolutismo della selezione»[25]. Tuttavia, pur facendosi spazio in un quadro teorico vicino alla Sintesi, fra gli anni Sessanta e gli anni Settanta l'attenzione per lo strutturalismo biologico emerge in modo significativo attraverso lo studio dei fenomeni allometrici[26] e il confronto con *On Growth and Form* (1917): la *summa* del lavoro di D'Arcy Thompson. Nel 1971 egli dedicherà al biologo scozzese uno dei suoi primi articoli dal taglio eminentemente storico-epistemologico[27]: un saggio, a detta dello stesso Gould, «puerile» per il forte accento posto sull'originalità del lavoro thompsoniano[28], e che tuttavia segnala il maturare di quell'interesse per il formalismo e per l'analisi multivariata dei fenomeni di crescita organica che, nel 1977, lo porterà alla stesura di *Ontogenesi e Filogenesi*.

Nonostante rappresenti, come egli stesso ebbe a dire, il suo ultimo sforzo intellettuale nel segno dell'«ortodossia della selezione naturale» e della restaurazione dei temi adattazionisti[29], l'opera del 1977 mostra un'apertura fondamentale ai temi della forma. Il bisogno di distaccarsi dall'idea di

---

[24] S.J. Gould, *Il pollice del Panda. Riflessioni sulla storia naturale*, Prefazione di D. Mazzonis, Editori Riuniti, Roma 1983, p. 21.

[25] Id., *La struttura*, cit., p. 55.

[26] Cfr. Id., *Allometry and size in ontogeny and phylogeny*, in «Biological Reviews», 41, 1966, 587-640. Per un confronto con i noti studi sul gasteropode polmonato *Poecilozonites bermudensis* si veda Id., *An Evolutionary Microcosm: Pleistocene and recent history of the land snail Poecilozonite in Bermuda*, in «Bulletin of the Museum of Comparative Zoology», 138, 1969, pp. 407-532.

[27] Id., *D'Arcy Thompson and the Science of Form*, in «New Literary History», 2, 1971, pp. 229-258.

[28] Id., *La struttura*, cit., p. 1478.

[29] Ivi, pp. 56-58.

un'ontogenesi conservativa fondata sull'omeostasi dei processi embriogenetici, il significato adattativo delle alterazioni dello sviluppo, la riflessione sulla regolazione genica e sulla dissociabilità dei processi ontogenetici sono gli argomenti che caratterizzano il nucleo teorico di *Ontogenesi e Filogenesi*. Al loro fianco, e in modo quasi del tutto inusuale per uno scienziato, Gould recupera una letteratura profonda almeno tre secoli sviluppando una dettagliata analisi storica dei concetti di eterocronia e parallelismo. Alla base di tale scelta non c'è una mera passione per l'antiquariato. La sua è una chiara prassi didascalica volta a eludere «l'ostacolo maggiore» per la comprensione della sua tesi, e cioè quella «pessima confusione che esiste in letteratura fra le idee di von Baer e la teoria di Haeckel»[30].

Nello stesso anno in cui *Ontogenesi e Filogenesi* viene dato alle stampe, Gould apre ulteriormente ai temi del formalismo biologico in *Eternal metaphors of paleontology*, lavoro meno noto quanto estremamente esemplificativo. La peculiarità di questo saggio si cela soprattutto nella doppia operazione portata avanti. Da un lato, infatti, Gould prova a sintetizzare le principali antinomie generatesi nel tempo intorno alle grandi domande della paleontologia[31]. Dall'altro egli stesso si impegna nel contestualizzare il proprio contributo suggerendo una fitta rete di relazioni storiche fra i suoi studi e le passate tradizioni evoluzionistiche. Gould indica a tal proposito tre principali antinomie: quella fra direzionalismo e anti-direzionalismo, quella fra esternalismo e internalismo e quella fra gradualismo e puntuazionismo. Fra tutte le attitudini teoriche avvicendatesi nel tempo, spiega il paleontologo, la combinazione più ostile al darwinismo è stata rappresentata per lungo tempo proprio dall'incontro fra direzionalismo e internalismo: visioni profondamente legate alla base di tradizioni che vanno dalla *Naturphilosophie* okeniana alla scuola ortogenetica[32]. È proprio in questo spaccato teorico che, secondo Gould, occorre intervenire cogliendo anzitutto la differenza fra i classici – e nocivi – argomenti basati sul binomio direzionalità/internalismo e le potenzialità esplicative di un

[30] Id., *Ontogenesi*, cit., p. 16.

[31] Gould sviluppa qui una concettualizzazione che, per certi versi, mostra più di un'analogia con la nota schematizzazione di Ernst Mayr sulle diverse sotto-teorie dell'evoluzione, cfr. E. Mayr, *One long argument. Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought*, Harvard University Press, Cambridge 1991.

[32] Cfr. Gould, *Eternal Metaphors*, cit., pp. 2-6.

darwinismo a più livelli capace di riflettere sui veri problemi messi in luce dall'ortogenesi. Un darwinismo riconfigurato a partire dal ripensamento di un retaggio teorico storicamente anti-darwiniano.

In linea con quanto sostenuto, nel saggio del 1977 il paleontologo di Harvard non nasconde il proprio orientamento teorico e si colloca in una posizione intermedia fra il pensiero di D'Arcy Thompson, l'anti-gradualismo e quel binomio direzionalità/internalismo troppe volte svilito dal progressivo "sclerotizzarsi" della Sintesi Moderna[33]. Quest'ultimo viene qui riconsiderato nel tentativo di sottolineare l'indipendenza della macro-evoluzione rispetto ai fenomeni micro-evolutivi, ad esempio mostrando come la "selezione a livello di specie" proponga una nuova idea di direzionalità evolutiva. Lungo la produzione successiva, e raccogliendo quanto già illustrato nel percorso storiografico di *Ontogenesi e Filogenesi*, la riflessione gouldiana sulla natura interna e direzionale dei fenomeni evolutivi si allargherà ulteriormente grazie a un'analisi sempre più attenta dell'ortogenesi: il depositario storico di quel prezioso, quanto vituperato, concetto di vincolo ontogenetico.

Gould e l'ortogenesi: fra "peccati storiografici" e riformulazioni teoriche

A partire da *Ontogenesi e Filogenesi* e arrivando a *La struttura della teoria dell'evoluzione*, la riscoperta di quel "tema immutabile" rappresentato dalla determinazione interna dei fenomeni evolutivi accompagnerà Gould nell'analisi di tradizioni di ricerca minimizzate e dimenticate dalla "scienza normale"[34] della Sintesi Moderna. Un'indagine sollecitata dal bisogno di sostentare una moderna riformulazione della teoria evoluzionistica attraverso la riflessione su quelle prospettive passate che, guardando all'organismo come spazio non isotropo e criticando il potere creativo della selezione naturale, hanno messo in luce la cogenza dei temi strutturalisti.

Una prospettiva di questo tipo pone tuttavia l'indagine storica in stretto contatto con la metodologia retrospettiva, materializzando tutti i rischi della tanto esecrata storiografia dei precorrimenti. Pur ripudiando chi saccheg-

[33] Cfr. Ivi, p. 20.

[34] T.S. Kuhn, *The Structure of Scientific Revolutions*, University of Chicago Press, Chicago 1962.

gia il passato al fine di ricomporre una storia ideale della scienza[35], Gould cerca voci dalla storia in grado sia di sollecitare l'autocritica della scienza, sia di fornire temi rilevanti in senso operativo per la ricerca attuale. Introducendo nel suo ultimo volume l'*excursus* sui vincoli ontogenetici, egli stesso ammette il suo "peccato storiografico":

> Non mi è possibile presentare una tassonomia completa delle proposte alternative offerte dal pensiero del tardo XIX secolo. Voglio invece commettere l'importante "peccato" storico di procedere a una visione retrospettiva *ad hoc*, puntando su quelle critiche alla creatività che hanno focalizzato temi formalisti o strutturalisti attualmente rilevanti ai fini delle riformulazioni moderne della teoria evoluzionistica[36].

Mossa dalla ricerca empirica e dall'attenzione per la contemporaneità, la storia della scienza proposta da Gould oscilla fra atteggiamenti diacronici e sincronici, fra una storia *nel* passato e una storia che *seleziona* dal passato. Ciò nonostante, essa sembra difficilmente ridursi a un mero esempio di storiografia costruita a posteriori. Come già sottolineato nel corso di queste pagine, lungo la sua produzione il paleontologo di Harvard si guardò bene dal tracciare genealogie concettuali in modo forzato, esorcizzando quei resoconti storiografici che, per usare un'immagine suggerita da Giulio Barsanti, si presentano come cronache affollate da precursori, padri fondatori e successori[37]. Gould non considera il passato come un'emanazione del presente, ma come uno stratificato complesso di risposte necessariamente situate su cui la scienza attuale ha il dovere di riflettere. Una questione come quella del parallelismo tra ontogenesi e filogenesi, ad esempio, sembra esser stata abbandonata troppo sfacciatamente a causa delle ardite e controverse soluzioni proposte in passato[38]. Se ricalibrati, però, vecchi atteggiamenti teorici possono informare la ricerca scientifica odierna.

Tale approccio troverà una delle sue migliori esemplificazioni proprio nell'analisi operata da Gould nei confronti del rapporto fra ortogenesi e vincolo interno. L'idea che il cambiamento filogenetico si svolga in modo

[35] Su *Ontogenesi e Filogenesi* Gould esemplifica tale atteggiamento polemizzando con Jospeh Needham e con la sua interpretazione dell'epigenesi aristotelica vista quale prefigurazione della ricapitolazione, cfr. Gould, *Ontogenesi*, cit., p. 27.

[36] Id., *La struttura*, cit., p. 434.

[37] Cfr. G. Barsanti, *Una lunga pazienza cieca. Storia dell'evoluzionismo*, Einaudi, Torino 2005, p. X.

[38] Cfr. Gould, *Ontogenesi*, cit., p. 15.

lineare a partire da un motore non adattativo appare quanto di più distante dall'immagine della natura descritta da Charles Darwin. Di tutte le alternative storiche consolidatesi negli anni dell'eclissi darwiniana, la «filosofia anti-utilitaristica della natura» prospettata dagli ortogenetisti, uno scenario dove «le relazioni morfologiche» costituiscono la causa primaria – spesso unica – del cambiamento evolutivo, si presenta come il più ostile atteggiamento teorico al meccanismo darwiniano[39]. Nondimeno è proprio partendo dall'idea di un'evoluzione diretta internamente sotto il controllo di fattori ontogenetici che, secondo Gould, l'attuale biologia evoluzionistica può trarre vantaggio. Nel tentativo di recuperare tale principio, il paleontologo americano attualizza alcuni dei principali contributi dell'ortogenesi attraverso due operazioni fondamentali. Egli si impegna anzitutto nel rimuovere le teorie ortogenetiche dall'alveo degli "evoluzionismi teisti".

> La maggior parte dei teorici importanti dell'ortogenesi hanno sempre insistito a gran voce sul fatto che i loro argomenti a favore della direzionalità interna non prendevano in considerazione componenti del tipo teleologico o teistico. Quasi tutti […] si attenevano a una visione strettamente meccanicistica nell'ambito del forte consenso scientifico verso il determinismo del tardo XIX. Essi sostenevano che i canali interni si profilavano quale risultato di cause convenzionali, fisiche, basate sulle proprietà di sistemi ereditari inerenti allo sviluppo[40].

Per Gould le idee ortogenetiche non vanno ricondotte a interpretazioni finalistiche e teiste. Nonostante il binomio direzionalità/internalismo innescò in alcuni autori una propensione verso metafisiche vitaliste[41], gran parte delle teorie ortogenetiche marginalizzarono le spiegazioni teleologiche, cercando di emanciparsi sempre più da quell'idealismo che aveva con-

---

[39] P.J. Bowler, *The Eclipse of Darwinism. Anti-Darwinian Evolution Theories in the Decades around 1900*, The Johns Hopkins University Press, Baltimore 1992, p. 147.

[40] Gould, *La struttura*, cit., p. 445.

[41] In *The Origin of Genera* (1968) Edward Drinker Cope ricorrerà a spiegazioni extrascientifiche per render conto dell'insorgere di modificazioni tipologiche (cfr. E.D. Cope, *The Origin of The Fittest*, D. Appleton and Company, New York 1887, pp. 91, 106-122), transitando poi verso quei concetti di "archestetismo" e "batmismo" che forniranno una delle più esplicite formulazioni della nuova concezione immanentista del *design argument* (cfr. Bowler, *The Eclipse*, cit., p. 126; si veda anche Id., *Edward Drinker Cope and Changing Structure of Evolutionary Theory,* in «Isis», 68(2), 1977, pp. 249-265). Altrettanto significativo fu il legame fra ortogenesi e vitalismo suggerito da Henri Bergson e dalla sua critica al materialismo.

trassegnato i primi modelli evoluzionistici fondati sui concetti di ordine e regolarità[42]. Ciò nonostante, Gould constata come all'irrigidimento della Sintesi sia corrisposta una demonizzazione dei temi ortogenetici, i quali finirono col divenire «un residuo teistico» della scienza passata, una prospettiva fondata su un inquinante anti-scientismo, «una teoria quasi mistica di orientamento arcano e inesorabile»[43]. Se la ricerca attuale vuole recuperare l'alternativa formalista, essa deve allora svincolarsi sia dalle prospettive intrise di finalismo, sia da quelle rappresentazioni storiografiche troppo spesso impegnatesi nel cercare capri espiatori.

In secondo luogo, temi quali l'incanalamento e la direzionalità possono essere riconsiderati storicamente solo attraverso il confronto con quelle impostazioni teoriche dimostratesi capaci di concepire l'evoluzione biologica attraverso un approccio pluralistico. Spiegazioni strutturaliste/internaliste e spiegazioni funzionaliste/esternaliste non necessariamente vanno lette come visioni incompatibili e auto-escludentesi. Già nel vivo dell'eclissi del darwinismo, argomenta Gould, sembrò emergere un'apertura illuminante verso concezioni integrate fra più modelli. Ne è un ottimo esempio il lavoro di Vernon Kellogg *Darwinism To-Day* (1907), «il testo più autorevole sulla varietà delle teorie dell'evoluzione […] in un periodo di notevole disaffezione dal darwinismo»[44]. Nel tentativo di superare la rigida prospettiva weismanniana, Kellogg evidenziò di fatto il potere ausiliario della spiegazione ortogenetica: una teoria che, postulando la natura predeterminata della variazione, «riempie» quel «vuoto da lungo non colmato» dal darwinismo[45]. Come ha sottolineato Mark Largent, pochi hanno valorizzato l'opera di Kellogg con la stessa forza di Gould[46]. E questo perché, con ogni probabilità, nessuno più di Gould ha sentito il bisogno di ragionare sulla rilevanza del pluralismo evoluzionistico in senso storico.

Il recupero delle concezioni ortogenetiche compatibiliste porterà il paleontologo di Harvard all'analisi critica di impostazioni "dure" come quella

[42] Id., *The Eclipse*, cit., pp. 147-148.
[43] Gould, *La struttura*, cit., p. 445.
[44] Ivi, p. 447.
[45] Cfr. V.L. Kellogg, *Darwinism to-day*, G. Bell & Sons, Londra 1907, p. 276.
[46] Cfr. M.A. Largent, *The So-Called Eclipse of Darwinism*, in «Transactions of the American Philosophical Society», 99(1), 2009, pp. 3-21.

avanzata da Alpheus Hyatt. Gould evidenziò sin dal 1977 il peso teorico[47] dell'ontogenesi genealogica postulata dai teorici della cosiddetta *American School*. «Per una nazione che doveva ancora raggiungere la maggiore età come potenza scientifica» la scuola americana rappresentata da Hyatt ed Edward Drinker Cope segnò un inestimabile «salto di qualità»[48]. Lungo la sua produzione, Gould sottolineò più volte come i paleontologi americani transitarono da una concezione ortogenetica profondamente internalista, fondata sull'incanalamento disposto dalla legge biogenetica della ricapitolazione (meccanismo che Haeckel, Hyatt e Cope concepirono indipendentemente nel 1866), verso una riconfigurazione della direzionalità in una prospettiva adattazionista di stampo lamarckiano[49]. Tuttavia, mentre in Cope si verificò un'effettiva inversione della causazione evolutiva nel segno del funzionalismo[50], Hyatt, pur aprendosi all'ereditarietà dei caratteri acquisti e all'importanza delle condizioni ambientali, rimase ancorato a una spiegazione sostanzialmente internalista basata sull'accelerazione ontoge-

[47] Gould definisce qui la scuola americana come «prima importante tradizione evolutiva in America» (Gould, *Ontogenesi*, cit., p. 88).

[48] Id., *La struttura*, cit., p. 463.

[49] È importante evidenziare quanto il rapporto fra lamarckismo e ortogenesi sia in realtà ricco di controversie. L'idea che il cambiamento organico proceda in modo preordinato e rettilineo sembra trovare più di un punto di divergenza con il trasformismo teorizzato da Lamarck. Gould sottolineò a tal proposito quanto il naturalista francese fu decontestualizzato divenendo una mera etichetta per descrivere la teoria dei caratteri acquisiti (cfr. Id., *The Rise of Neo-Lamarckism in America*, International Colloquium on Lamarck, Vrin, Parigi 1981, pp. 81-91). Lo stesso Cope ammise di aver formulato la sua "legge dell'uso" senza aver letto Lamarck (cfr. Cope, *op. cit.*, p. 423). Più che rappresentare la rinascita del lamarckismo, la scuola americana prospettò un'integrazione fra ortogenesi e soluzioni lamarckiane. In tal senso «l'espressione stessa "neolamarckismo"» sembra poter essere applicata alla «base "genetica" dell'ortogenesi, ma non alla teoria nel suo complesso» (Barsanti, *op. cit.*, pp. 226-338).

[50] L'analisi di questa transizione teorica assume in Gould una formulazione particolarmente cavillosa. Egli scriverà: «Quasi per ironia, il primo sistema di Cope è più sinceramente lamarckiano di quanto non lo sia il suo "neolamarckismo" più tardo e più esplicito, perché questa distinzione dei criteri di cambiamento centrale e superficiale rispecchia il concetto base di Lamarck delle cause diverse dell'evoluzione ascendente e tangenziale» (Gould, *La struttura*, cit., p. 467). Tale considerazione suggerisce la tipica interpretazione gouldiana di Lamarck caratterizzata dal forte accento sulla separazione fra cambiamenti progressivi e dei cambiamenti specifici (cfr. ivi, pp. 219-254; Id., *Ontogenesi*, cit., p. 89).

netica universale e sulla progressiva perdita di energia vitale nelle fasi filetiche senili. In una prospettiva tale, definita come la «forma più ortogenetica e intransigente di ricapitolazionismo del XIX secolo»[51], Gould sembra riconoscere solo i vicoli ciechi del discorso formalista. «Se tutto il pensiero strutturalista e formalista e tutte le teorie sulla variazione canalizzata fossero esistite solo in una modalità così antagonistica, avremmo ben poco da imparare dall'importante dibattito sull'ortogenesi del XIX secolo»[52]. I temi vitali dell'ortogenesi vanno allora cercati altrove. Essi risiedono, ad esempio, nella concezione del parallelismo evolutivo: tema oggi enucleato dagli studi sui fattori generatori omologhi che dirigono il cambiamento provocando somiglianze omoplastiche in *phyla* diversi, e che già nelle leggi di Cope e Hyatt, come anche nelle più mature formulazioni di Osborn e Scott, sembrava reclamare «furiosamente» un concetto di vincolo interno[53]. Risiedono però ancor più in quei teorici della canalizzazione ontogenetica impegnatisi nel difendere sia la compatibilità fra internalismo ed esternalismo che l'emancipazione dell'ortogenesi da metafisiche vitaliste e finaliste. Nella concezione dello stesso Theodor Eimer, primo importante divulgatore della teoria ortogenetica[54], Gould riscontrò il maturare di un interessante contrappunto fra il nucleo direzionalità/internalismo e il funzionalismo lamarckiano: un fenomeno che Eimer approfondì soprattutto nei suoi studi sull'*axolotl* messicano, il più tipico fra i *case study* della morfologia tardo ottocentesca[55]. Ancor più forte risulta la rivalutazione gouldiana di Charles Otis Whitman, quella "colomba ortogenetica" martire dei suoi tempi e di una carriera accademica poco fortunata i cui suggerimenti sembrarono però delineare i prodromi della sintesi fra forze esterne e interne che ancora oggi è in corso. «Il germe», riporta Gould citando la monografia whitmaniana pubblicata postuma nel 1919, «è una realtà evolutiva dalle basi puramente fisiche – e ogni affermazione contraria sarebbe una negazione del principio evolutivo – […] si tratta di un'autocostruzione entro i limiti delle condizio-

[51] Id., *La struttura*, cit., p. 467.

[52] Ivi, p. 482.

[53] Ivi, pp. 1348-1354.

[54] Cfr. P.J. Bowler, *Theodor Eimer and orthogenesis: evolution by "definetly directed variation"*, in «Journal History Medicine Allied Science», 34, 1979, pp. 40-73; Id., *The Eclipse*, cit.; Gould, *La struttura*, cit., p. 450.

[55] Cfr. Id., *Ontogenesi*, cit., pp. 163-167.

ni fisiche, semplicemente autonoma nella sua forma e nel suo comportamento, come lo è il cristallo. Nella formazione di un cristallo l'autodeterminazione è onnipresente; così deve essere anche nel caso dell'organismo»[56]. L'opera di Whitman costituì per Gould una tra le più autorevoli forme di embriologia meccanicistica e di critica alla concezione isotropa della variazione darwiniana: una visione fondata su un *framework* epistemologico fortemente determinista all'interno del quale la difesa dell'ortogenesi dalle strumentalizzazioni e dalle banalizzazioni teleologiche assunse un ruolo cruciale[57].

Posizioni integrate come quelle di Eimer e Whitman rappresentarono per Gould alcune delle pagine più proficue della storia della biologia formalista. Per lungo tempo il riduzionismo metodologico delle visioni panadattazioniste e delle teorie ortogenetiche più dure ha portato a sottovalutare la compatibilità fra il nucleo teorico direzionalità/internalismo e i temi esternalisti. In realtà, ciò che succede durante l'ontogenesi, dai processi pedomorfici all'estrinsecazione dei *constraints*, si inserisce in una rete causale dove la dialettica organismo-ambiente rappresenta solo un livello gerarchico fra molti altri. Gould stesso, valutando i progressi della ricerca biologica dopo la pubblicazione di *Ontogenesi e Filogenesi*, sembra stupirsi di quanto i risultati accumulati dalla letteratura scientifica siano andati incontro alle sue aspettative[58]. Eterocronia e allometria rappresentano ormai il «*locus classicus*

[56] C.O. Whitman, *Orthogenetic Evolution in Pigeons*, Carnegie Institute, Washington 1919, p. 194, cit. in Gould, *La struttura*, cit., p. 485.

[57] Gould riporta a tal proposito la replica di Whitman alle posizioni di Hugo De Vries: «Oso asserire che la variazione talvolta è ordinata, talvolta piuttosto disordinata, e che sia l'una che l'altra eventualità sono da considerarsi indipendenti dalla teleologia. [...] Se un progettista pone dei limiti alla variazione per raggiungere una meta prestabilita, allora l'orientamento degli eventi è teleologico; ma se l'organizzazione e le leggi dello sviluppo escludono alcune linee di variazione e ne favoriscono altre, sicuramente in questo non vi è nulla di soprannaturale» (Whitman, *Orthogenetic*, cit., p. 11, cit. in Gould, *La struttura*, cit., p. 486).

[58] Cfr. Id., *La struttura*, cit., p. 1323. Per un confronto con ulteriori studi sull'eterocronia Gould stesso rimanda a H.H. Whiteman, *Evolution and facultative paedomorphosis in salamanders*, in «The Quarterly Review of Biology», 69, 1994, pp. 205-221; K.J. McNamara, *Shapes of Time*, John Hopkins University Press, Baltimora 1997; M.L. McKinney, *Heterocrony: beyond words*, in «Paleobiology», 24, 1999, pp. 149-153. Sui più generali temi dell'evo-devo si veda A. Minelli, *Forme del divenire. Evo-devo: la biologia evoluzionistica dello sviluppo*, Einaudi, Torino 2007.

del vincolo positivo», fenomeni grazie a cui la selezione naturale può verosimilmente accelerare e intensificare il cambiamento adattativo[59]. Altrettanto importante risulta la rivalutazione del parallelismo evolutivo, tema spesso usato dagli ortogenisti a sostegno di un'immagine anti-adattazionista del cambiamento organico, e che oggi, grazie ai contributi *evo-devo* sullo studio delle omologie tra i sistemi regolativi dello sviluppo, ci obbliga a riflettere sul vincolo in quanto "guardiano del morfospazio" e dunque a rivalutare il significato delle prime teorizzazioni dell'incanalamento ontogenetico.

A fronte di tutto ciò, quella di Gould è stata un'impresa unica. Recuperando il valore della riflessione strutturalista e difendendo la complessità biologica dalla fiducia "panglossiana" nella selezione naturale, egli è stato uno dei principali traghettatori dei temi formalisti e tradizionalmente anti-darwinani verso una teoria dell'evoluzione estesa. Un'operazione che costò indubbiamente molto al paleontologo americano, costretto più volte a schivare gli attacchi dei suoi critici, nonché a stigmatizzare le strumentalizzazioni delle sue revisioni al gradualismo e al selezionismo. La transizione di cui egli fu protagonista, quella che ha permesso il recupero della morfologia all'interno della teoria evolutiva riconciliando sviluppo ed evoluzione, ontogenesi e filogenesi, è una storia fatta di rotture, argomenti tabù, vicoli ciechi, autori dimenticati e riscoperti dopo secoli; un avvicendarsi di controversie e rovesciamenti di fronte. Una storia in un certo senso "sbagliata"[60] di cui Stephen Jay Gould è stato doppiamente interprete. Come scienziato e come storico.

[59] Cfr. Gould, *La struttura*, cit., pp. 1292-1293.
[60] Cfr. Barsanti, *op. cit*.

Immagini dello sviluppo da Gould a evo-devo

Silvia Caianiello

Stephen Jay Gould è una figura centrale nel processo di rinnovamento della Sintesi Moderna della teoria dell'evoluzione che si era andata stabilizzando intorno agli anni '40 del '900, sotto la supervisione dei cosiddetti "architetti": Theodosius Dobzhansky, Ernst Mayr, Julian Huxley, George Gaylord Simpson e George Ledyard Stebbins. Essa aspirava a unificare «alla luce dell'evoluzione»[1] tutti i campi della ricerca biologica, costruendo una nuova koinè improntata ai metodi e ai linguaggi della genetica teorica di popolazione, che erano stati plasmati nella generazione immediatamente precedente da Ronald Fisher, J.B.S. Haldane e Sewall Wright.

Il percorso intellettuale di Gould rappresenta una fonte importante per il dibattito tuttora attualissimo sull'estensione della Sintesi Moderna, non solo perché egli ne fu protagonista diretto, ma anche perché rimase fino alla morte un sensibilissimo sismografo, capace di cogliere, con un acume amplificato dalla sua sensibilità storiografica, e catalizzare le trasformazioni in corso nel pensiero biologico[2].

Ne è testimonianza la sua personale oscillazione sul destino della Sintesi medesima. Dopo averne annunciato polemicamente la morte nel 1980, elaborando le conseguenze della teoria degli equilibri punteggiati formu-

[1] Cfr. Th. Dobzhansky, *Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution*, in «American Biology Teacher», 35 (3), 1973, pp. 125–129.

[2] Cfr. *Evolution. The Extended Synthesis*, a cura di M. Pigliucci e G.B. Müller, MIT Press, Cambridge MA 2010. Per una periodizzazione dello sviluppo del pensiero di Gould, cfr. R.K. Bambach, *Diversity in the fossil record and Stephen Jay Gould's evolving view of the history of life*, pp. 69-126; R.D.K. Thomas, *Gould's odyssey: form may follow function, or former function, and all species are equal (especially bacteria), but history is trumps*, pp. 271-290, in *Stephen Jay Gould. Reflections on His View of Life*, a cura di W.D. Allmon, P.J. Kelley, R.M. Ross, Oxford University Press, Oxford 2009.

lata insieme con Niels Eldredge, ne sostenne in seguito positivamente l'estensibilità, per giungere, nel suo ultimo libro del 2002, *La struttura della teoria dell'evoluzione*, al più ponderato e amletico dubbio che alcuni dei pilastri dell'edificio darwiniano fossero ormai radicalmente trasformati[3].

Il percorso di Gould getta dunque le sue radici nella Sintesi Moderna. Nel rivolgersi, spesso con toni polemici assai vivaci, contro gli "architetti" a lui più prossimi, il naturalista sistematico Mayr e il paleontologo Simpson, specialmente nella prima fase del suo pensiero Gould dibatte con la loro eredità dall'interno. È mutando di senso e contesto gli strumenti concettuali forniti da questi autori – la *quantum evolution* del primo Simpson, il modello di speciazione allopatrica di Mayr – che Gould ed Eldredge elaborano nel 1972 la teoria degli equilibri punteggiati[4], sfidando il dogma darwiniano del gradualismo. Un dogma che la Sintesi Moderna aveva fatto proprio, sostenendo che per spiegare la macroevoluzione – la trasformazione di specie e taxa superiori nel tempo lungo della storia della vita – si dovesse identificare il motore del cambiamento evolutivo nelle piccole variazioni compatibili con i cambiamenti di frequenze alleliche registrate nelle popolazioni naturali, peraltro le sole che le tecniche di analisi elettroforetica allora dominanti fossero in grado di identificare[5]. La Sintesi Mo-

[3] La celebre dichiarazione di "morte" della Sintesi Moderna fu lanciata da S.J. Gould, *Is a new and general theory of evolution emerging?*, in «Paleobiology», 6(1), 1980, p. 120; nel 1993 (S.J. Gould, N. Eldredge, *Punctuated equilibrium comes of age*, in «Nature», 366 (18 November), 1993, pp. 223-227), gli equilibri puntuativi sono presentati non più come alternativa ma "integrazione" del gradualismo filetico; tuttavia nel monumentale volume del 2002 (S.J. Gould, *The Structure of Evolutionary Theory*, The Belknap Press, Cambridge MA 2002, tr. it. *La struttura della teoria dell'evoluzione*, a cura di T. Pievani, Codice edizioni, Torino 2012, II ed.) la posizione di Gould appare più complessa. Da una parte Gould quasi ritratta le posizioni giovanili contro la Sintesi, riconoscendo che «l'equilibrio puntuativo conferma soltanto tutte le credenze e predizioni della Sintesi Moderna» (ivi, pp. 1000-1003), e propugna dopo un'attenta disamina dei principi imprescindibili del darwinismo una «teoria evoluzionistica fondamentalmente rivista con un nucleo darwiniano preservato» (ivi, p. 166); dall'altra ammette però che tale nuova «struttura così espansa oltre il nucleo darwiniano originario […] va costruita in modo fondamentalmente diverso dalla teoria canonica della selezione naturale, piuttosto che esserne semplicemente estensione» (ivi, p. 3).

[4] N. Eldredge, S.J. Gould, *Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism*, in *Models in Paleobiology*, a cura di T.J.M. Schopf, Freeman, Cooper & co., San Francisco 1972, pp. 82-115.

[5] R.L. Dorit, *Genetics and Development. Good as Gould*, in *Stephen Jay Gould. Reflections*

derna generalizzava così alla macroevoluzione il paradigma microevolutivo ricavato dallo studio delle popolazioni naturali attuali: dal materiale grezzo delle piccole variazioni, l'azione *creativa* della selezione naturale fissava le combinazioni più vantaggiose ed armoniche per la funzionalità degli organismi, producendo adattamenti delle forme viventi al proprio ambiente locale.

Nel modello di Gould ed Eldredge del 1972 la macroevoluzione, compatibile con la microevoluzione delle popolazioni moderne attualmente osservabili, non era riducibile a quest'ultima. Non l'azione costante e graduale della selezione naturale ma, come nella teoria della speciazione peripatrica di Mayr, la assai più rapida azione della deriva genetica in piccole popolazioni geograficamente isolate era alla base della speciazione, che poteva dunque consistere di una "rivoluzione genetica" inizialmente indipendente dalla pressione selettiva. Con lo svincolamento dei modi della microevoluzione da quelli della macroevoluzione, veniva innanzitutto in primo piano la verosimiglianza di rapidi "salti" evolutivi nella speciazione, che diveniva così il luogo deputato del cambiamento evolutivo. La macroevoluzione, infatti, appariva caratterizzata da un tempo discontinuo, nel quale si imponeva con nuova evidenza il "fatto" della stasi: l'assenza di modificazioni sostanziali nelle specie dopo una fase iniziale di eventi evolutivi rapidi sulla scala geologica - oggi considerato non l'unico, ma uno dei pattern attestati nella macroevoluzione, anche se il dibattito teorico sulle sue cause è ancora assai controverso[6]. Allora, tuttavia, il suo impatto veniva a sconvolgere non solo il gradualismo della Sintesi Moderna, ma anche una versione darwinista dell'idea di progresso che ancora riaffiorava nella raffigurazione nella rappresentazione dell'evoluzione di almeno alcuni degli "architetti"[7].

---

on His View of Life, cit., p. 321.

[6] Per una ricognizione del dibattito cfr. D.H. Geary, *The Legacy of Punctuated Equilibrium*, in *S.J. Gould*, cit., pp. 127 e 146. Una tendenza molto pronunciata è di separare gli equilibri puntuativi da meccanismi particolari di speciazione, cfr. M.M. Yacobucci, *Stephen Jay Gould's Contributions to Systematics*, in *S.J. Gould*, cit., pp. 307 s.

[7] In particolare Julian Huxley, cfr. R. Smith, *Biology and Values in Interwar Britain: C.S. Sherrington, Julian Huxley and the Vision of Progress*, in «Past & Present», 178, 2003. Cfr. M.T. Ghiselin, *Progress and the Economy of Nature*, in «Journal of Bioeconomics», 1, 1999, pp. 35-45. Una interessante testimonianza d' "epoca" si ritrova nel vivace confronto sul tema, a partire dal contributo di J.C. Greene, *The History of Ideas Revisited*, in «Revue de Synthese», IV(3), 1986, pp. 201-227; cfr. in particolare la risposta di E. Mayr, *The*

Questa nuova dimensione della durata delimitava per Gould e Eldredge il ciclo di vita delle specie, che assumevano così una dimensione ontologica autonoma di entità darwiniane di livello superiore rispetto all'organismo individuale. La loro crescita e morte differenziale, determinata dal processo selettivo di ordine superiore della *species selection*, era sufficiente a spiegare e sfatare l'illusione dell'ortogenesi, confutando dunque per nuove vie quello che era già stato uno dei bersagli polemici principali della Sintesi Moderna. Ma l'elezione delle specie a individualità darwiniane di ordine superiore, sostenuta dalla cosiddetta "regola di Wright"[8], poneva anche le basi di quella visione gerarchica dell'evoluzione che sarà sviluppata a partire dagli anni '80 da Gould e da Eldredge in modi diversi, oltre che da vari altri scienziati. Un assunto chiave, apertamente contrapposto alle varie forme di riduzionismo genetico che hanno dominato la seconda metà del secolo scorso, è che l'evoluzione avviene contemporaneamente su molti livelli gerarchici dotati di una distintiva autonomia e situati su scale temporali diverse. Una spiegazione esaustiva della storia della vita deve dunque tenere presente tanto l'esistenza di meccanismi e dinamiche diverse di cernita (*sorting*) e selezione ai vari livelli, che la complessa rete delle loro interazioni causali, ascendenti e discendenti. Un gioco prismatico nel quale la selezione naturale non è più l'unico attore, come attesta l'introduzione del più neutro termine *sorting* accanto a quello di selezione; ed un gioco intriso della *contingenza* e dell'opportunismo che caratterizza la storia evolutiva, in cui ciò che si presenta ad un livello può essere utilizzato per funzioni inedite a livelli emergenti o in nuovi contesti, come postula il celebre concetto di *exaptation* introdotto da Gould e Vrba nel 1982[9]. La conseguenza

Death of Darwin?, ivi, pp. 229-235. Il contributo più importante di Gould in proposito è S.J. Gould, *Full House. The spread of excellence from Plato to Darwin*, Harmony Books, New York 1996.

[8] Il riferimento all'*auctoritas* di Wright, in evidente funzione di legittimazione, è a S. Wright, *Comments on the Preliminary Working Papers of Eden and Waddington*, in *Mathematical Challenges to the Neodarwinian Interpretation of Evolution*, a cura di P. Moorhead e M. Kaplan, Wistar Institute Press, Philadelphia 1967, p. 120: «With respect to the long term aspects of the evolution of higher categories, the stochastic process is speciation. This was treated as directed above but may be essentially random with respect to the subsequent course of macro-evolution. The directing process here is selection between competing species often belonging to different higher categories».

[9] Cfr. S.J. Gould, E.S. Vrba, *Exaptation. A missing term in the science of form*, «Paleo-

epistemologica forse più importante dell'impostazione gerarchica è probabilmente l'apertura al *pluralismo*, un pluralismo sulle cause dell'evoluzione che è allo stesso tempo legittimazione della relativa autonomia delle scienze che si dedicano a distinti livelli scalari dell'organizzazione e del tempo biologico: *in primis* la paleontologia, che nella configurazione allora emergente e rigorosamente quantitativa di paleobiologia poteva difendere con nuovi argomenti il suo posto alla "tavola alta" della teoria evoluzionistica[10].

Le funzioni della storia in Gould

Nella sterminata produzione di Gould, il suo primo libro scientifico, *Ontogenesi e filogenesi*[11], occupa indubbiamente un posto a sé stante. Due aspetti, non irrelati, contribuiscono significativamente alla sua rilevanza: l'inedito uso della storia, e il suo significato seminale rispetto a evo-devo, la biologia evoluzionistica dello sviluppo.

Ontogenesi e filogenesi è infatti un libro originale e programmatico sin dalla sua struttura, che vede una quasi paritetica divisione tra una parte storica e una parte di proposta teorica innovativa. Le dimensioni della trattazione storica del volume indicano chiaramente che essa è parte integrante dell'intenzione scientifica; ma non è la sola estensione della trat-

biology», 8, 1982, pp. 4-15 e E.S. Vrba, S.J. Gould, *The hierarchical expansion of sorting and selection: Sorting and selection cannot be equated*, in «Paleobiology», 12, 1986, pp. 217-228.

[10] Sul pluralismo di Gould cfr. T. Pievani, *Kinds of Pluralism: Stephen J. Gould and the Future of Evolutionary Theory*, in *Stephen J. Gould: The Scientific Legacy*, a cura di G.A. Danieli, A. Minelli e T. Pievani, Springer, Milano, 2013, pp. 43-45. Cfr. W.D. Allmon, *The Structure of Gould*, in *S.J. Gould*, cit., pp. 14-22; Gould stesso riteneva Simpson il pioniere di una paleontologia nomotetica: cfr. D. Sepkoski, *"Radical" or "Conservative"? The Origin and Early Reception of Punctuated Equilibrium*, in *The Paleobiological Revolution. Essays on the Growth of Modern Paleontology*, a cura di D. Sepkoski e M. Ruse, The University of Chicago Press, Chicago-London 2009, p. 309. Cfr. anche D. Sepkoski, M. Ruse, *Introduction: Paleontology at the High Table*, ivi, pp. 1-11 e T.A. Grantham, *Taxic Paleobiology and the Pursuit of a Unified Evolutionary Theory*, ivi, pp. 215-238; D. Sepkoski, *Rereading the Fossil Record: The Growth of Paleobiology as an Evolutionary Discipline*, Chicago University Press, Chicago 2012.

[11] S.J. Gould, *Ontogeny and Phylogeny*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge Mass. 1977, ed. it. *Ontogenesi e filogenesi*, a cura di M. Turchetto, Mimesi, Milano 2013.

tazione storica a determinarne l'importanza, quanto l'uso o meglio gli usi che di essa fa Gould.

Si possono a mio avviso distinguere nell'uso che in generale Gould fa della storia della biologia tre valenze distinte, anche se inestricabilmente intrecciate.

La prima si collega con la comunicazione della scienza, vocazione ed impegno costante della sua produzione; nello stesso 1977, Gould dava alle stampe la prima delle molte raccolte di articoli rivolti al grande pubblico, tratti dalla sua rubrica mensile sulla rivista *Natural History*[12]. Anche nell'uso maieutico degli scritti più essoterici, questo aspetto si collega direttamente alla dimensione umanistica e civile del suo impegno intellettuale, che ne fece negli anni '70 uno dei protagonisti del movimento *Science for the people*[13].

La storia è qui il veicolo per rendere accessibile un'immagine della scienza come parte integrante della cultura umana, per districare i fili innumerevoli che la legano agli altri saperi, con i quali partecipa alla costruzione delle immagini storiche del mondo. Così, la ricostruzione critica del rapporto tra sviluppo e evoluzione nel pensiero biologico diviene in *Ontogenesi e filogenesi* senza soluzione di continuità una *critica della cultura*. L'analisi del ruolo della biologia nel sostenere o contrastare immagini deterministiche o indeterministiche, ma sempre storicamente determinate, dell'uomo e del suo posto nella società e nella natura, disvela le matrici culturali profonde che hanno influenzato il modo di rappresentare il rapporto tra il microcosmo della storia individuale e il macrocosmo della storia della vita. In questa archeologia della conoscenza, la potenza originaria di tali mitologemi è parte integrante della stessa potenza della scienza, dell'influsso "dilagante" che le teorie biologiche potettero avere sulle ideologie razziste, sulla psicopatologia, sull'immagine sociale dell'infanzia – come i mitologemi del cerchio e della freccia del tempo continuano ad agire sul mutare

[12] S.J. Gould, *Ever since Darwin. Reflections in Natural History*, W. W. Norton, New York 1977.

[13] Cfr. K. Moore, N. Hala, *Organizing identity: The creation of science for the people*, in *Social Structure and Organizations Revisited Vol. 19, Research in the Sociology of Organizations*, a cura di M. Lounsbury, M.J. Ventresca, Elsevier/JAI, New York 2002, pp. 309-335.

delle teorie nella sua ricostruzione della storia della geologia del 1987[14].

Questa visione della storicità della scienza, che risente della grande lezione di Thomas Kuhn, è alla base dell'anti-scientismo di Gould: la scienza non può orientare la decisione sociale, tantomeno etica[15]. Ma, come in Kuhn stesso, e certo con minore consapevolezza epistemologica, l'esito di questa prospettiva non è in alcun modo relativistico. Piuttosto, è l'opzione per un realismo scientifico di sapore popperiano, che fa da sfondo alla esplicita vocazione militante della storiografia di Gould. Un significato che non è meno esplicito nella seconda, più interna dimensione del suo uso della storia: la *critica interna della scienza*, in cui la storia funge da specchio mediante il quale lo scienziato riflette criticamente sulle proprie domande e approcci ai problemi.

In un'intervista del 1987, Gould dichiarava:

> Se gli scienziati non si interessano della storia, è a loro danno. Molti credono che le conclusioni della scienza derivino dal mondo empirico, che basti guardare gli oggetti del mondo, e che la storia proceda per accumulazione. Ma non è così: tali conclusioni sono un miscuglio complesso, condizionato dal contesto sociale e politico, e se si ignora quest'ultimo, non si comprende da dove vengano i pregiudizi, né quali alternative esistano. Ho dunque motivi assai pratici per interessarmi alla storia delle scienze. E penso che se ho potuto sviluppare teorie di qualche interesse, come quella degli equilibri punteggiati, è perché mi sono sforzato di comprendere la storia[16].

Questo uso della storia consentiva ad esempio a Gould e Eldredge, nel saggio del 1972, di rivalutare, grazie a un confronto puntuale con i testi di Darwin, il suo trascurato *pluralismo*, leva con la quale sfidavano l' «indurimento» della Sintesi Moderna degli anni '50[17]; così in *Full House* Gould

---

[14] S.J. Gould, *Time's Arrow, Time's Cycle. Myth and Metaphor in the Discovery of Geological Time*, Harvard University Press, Cambridge MA 1987, tr. it. *La freccia del tempo*, Feltrinelli, Milano 1989.

[15] Sull'influsso di Kuhn, cfr. T. Pievani, *Prefazione*, in A. Cavazzini, A. Gualandi, M. Turchetto, F. Turriziani Colonna, *L'eterocronia creatrice. Temporalità ed evoluzione in Stephen J. Gould*, Unicopli, Milano 2013, p. 12; A. Cavazzini, *Un esercizio di epistemologia storica*, ivi, pp. 91 s; Allmon, *The Structure of Gould*, cit.; D.R. Prindle, *Stephen Jay Gould and the politics of evolution*, Prometheus Books, Amherst NY 2009, cap. 2. Sull'antiscientismo di Gould cfr. Allmon, *op.cit.*, pp. 39 ss.

[16] C. Cohen, *Un théoricien de l'évolution: Stephen Jay Gould*, intervista del 10 luglio 1987, in «Alliage», 2 (6), 1990.

[17] Fu Gould stesso a lanciare la diagnosi di "indurimento", che ebbe poi una notevole fortuna storiografica: S.J. Gould, *The Hardening of Modern Synthesis*, in *Dimensions of*

emancipava Darwin dal sospetto di complicità nel "progressivismo" evoluzionistico, denunciato piuttosto come retaggio della tradizione che da Thomas Huxley giungeva fino al nipote e architetto della Sintesi Julian[18].

La contestualizzazione delle teorie scientifiche conduce ad esempio Gould, in *Ontogenesi e filogenesi*, ad una allora ancora non usuale rivalutazione della fecondità della *Naturphilosophie* tedesca, matrice primaria del concetto di ricapitolazione, in una piena ortodossia kuhniana:

> Se il progresso scientifico fosse motivato solo dall'accumulo di informazione sotto l'unica e feconda egida del "metodo scientifico", allora la speculazione fondata su una metafisica diversa sarebbe vana e dannosa, perché concatenerebbe fatti con teorie false, e guiderebbe la ricerca su percorsi scorretti. Ma i fatti non esistono mai al di fuori delle teorie, e una teoria immaginifica può essere anche più essenziale, per il "progresso" scientifico, di nuova informazione. Dobbiamo considerare la *Naturphilosophie* come un tentativo creativo e globale di comprendere la natura attraverso le credenze comuni di una cultura dominante: come ogni buona teoria, essa ha generato una moltitudine di ipotesi feconde su fenomeni specifici[19].

La storiografia di Gould è militante – incluse le molte edizioni di testi, come quelli di Dollo nel 1980, e ancor più nel 1982 di Goldschmidt, *bête noir* della Sintesi Moderna[20], fino all'ultimo enciclopedico lavoro, *La strut-*

Darwinism, a cura di M. Grene *et al.*, Cambridge University Press, New York 1983.

[18] Cfr. *supra*, n. 8. Per una visione molto diversa del progressivismo di Darwin, cfr. R.J. Richards, *The meaning of evolution: The morphological construction and ideological reconstruction of Darwin's theory*, The University of Chicago Press, Chicago-London 1992, cap. 5, dal significativo titolo *Darwin's Embryological Theory of Progressive Evolution.* La lettura di Gould lo costringe in certo senso al tentativo un po' specioso di purificare Darwin anche dal sospetto di aver sostenuto la versione haeckeliana di ricapitolazione (cfr. Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., pp. 75 ss; versione originale cit., pp. 72 ss). Su questo aspetto resta a mio avviso decisivo il saggio di de G.R. de Beer, *Darwin and Embriology*, in *A Century of Darwin*, a cura di S.A. Barnett, London 1958, pp. 153-172, in parte convergente con la visione "ricapitolazionista" di Richards. Una ricognizione recente sul rapporto tra Darwin e l'embriologia si trova in L.K. Nyhart, *Embryology and Morphology*, in *The Cambridge Companion to the "Origin of species",* a cura di R.J. Richards e M. Ruse, Cambridge University Press, Cambridge-New York 2009, pp. 194-215. Sugli "usi" di Darwin da parte di Gould, si veda Pievani, *Kinds of Pluralism*, cit., pp. 43-45.

[19] Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., p. 47; versione originale cit., p. 38.

[20] Cfr. *Louis Dollo's papers on paleontology and evolution,* a cura di S.J. Gould, Arno press, New York 1980; R. Goldschmidt, *The material basis of evolution*, a cura di S.J. Gould, Yale University Press, New Haven 1982, con un'introduzione dal titolo: *The uses of heresy*, pp. xiii–xlii. C. Cohen, *op.cit.*, riferisce dei progetti, incompiuti per la morte prematura

tura della teoria dell'evoluzione – ma non per questo meno "scientifica". Nutrita da una conoscenza enciclopedica delle fonti primarie, si fonda su una solida convinzione di metodo, che assimila la storiografia alle altre scienze "storiche" della natura per difenderne la validità a fronte delle scienze sperimentali. Paleontologia, geologia, biologia evoluzionistica, in quanto «scienze della storia usano un diverso modo di spiegazione, radicato nella ricchezza comparativa e osservazionale dei nostri dati. Non possiamo vedere direttamente gli eventi passati, ma la scienza è basata di solito sull'inferenza, non sulla cruda osservazione»[21].

Ancora nel 2001 Gould ribadisce: «per dipanare l'archeologia della conoscenza umana, dobbiamo trattare i sistemi di credenze che ci hanno preceduto come inestimabili "fossili" intellettuali, che ci consentono di penetrare nel passato umano, e ci danno un accesso prezioso a uno spettro più ampio di possibilità teoriche, solo parzialmente realizzate oggi»[22]. Funzione non ultima del laboratorio epistemologico della storia è dunque consentire di identificare le biforcazioni che hanno determinato, per accidente o per l'azione di imponenti forze in gioco, il perseguimento di alcuni possibili piuttosto che altri.

Un ultimo, più sostanziale, senso della storia, riguarda infatti il significato costitutivo che assume, nella storia evolutiva non meno che in quella umana, l'evenemenzialità, la serie impredicibile e irripetibile di eventi singolari nel determinare il corso successivo[23]. Una dimensione, questa, la cui importanza per Gould è destinata a crescere a partire dagli anni '80, in un contesto dominato dalla rivoluzionaria ipotesi di Alvarez sull'estinzione dei

---

di Gould, di un'edizione della corrispondenza di Dollo e di una storia delle origini della paleontologia.

[21] S.J. Gould, *Wonderful life: The Burgess Shale and the Nature of History*, W.W. Norton, New York 1989, p. 279. Su questo tema cfr. anche R. Laudan, *What's so special about the past?*, in *History and Evolution*, a cura di M.H. Nitecki e D.V. Nitecki, State University of New York Press, Albany 1992, pp. 55-67; E. Gagliasso, *Verso un'epistemologia del mondo vivente*, Franco Angeli, Milano 2001; S. Caianiello, *Il fattore del tempo nella spiegazione storica tra storiografia e scienze naturali*, in «Archivio di storia della cultura», XV, 2002, pp. 239-254.

[22] S.J. Gould, *I Have Landed*, Harmony Books, New York 2001, p. 168, cit. in Allmon, *The Structure*, cit.

[23] Cfr. J. Beatty, *Chance Variation and Evolutionary Contingency: Darwin, Simpson* (The Simpsons) *and Gould*, in *The Oxford Handbook of Philosophy of Biology*, a cura di M. Ruse, Oxford University Press, Oxford 2008, pp. 189-210.

dinosauri per opera di un meteorite, epitome non solo e non tanto della potenza dell'ambiente sugli organismi, quanto della radicale impredicibilità degli eventi.

> La contingenza è ricca e affascinante; essa incarna una sottile tensione tra il potere degli individui di modificare la storia e i limiti intellegibili posti dalle leggi di natura. I dettagli delle vite degli individui e delle specie non sono meri fronzoli, privi del potere di plasmare il corso su grande scala degli eventi, ma dettagli che possono, profondamente e durevolmente, alterare l'intero futuro[24].

La contingenza diviene, in *La vita meravigliosa*, da chiave di lettura per l'esplosione Cambriana, una vera e propria filosofia della storia[25], esemplificata dalla celebre immagine del nastro della vita che, se ripartisse dal principio, darebbe esiti completamente diversi[26].

La peculiarità di *Ontogenesi e filogenesi* rispetto alla struttura degli altri libri scientifici di Gould è la compresenza paritetica dei primi due sensi della storia che ho cercato di delineare, una strategia sorprendente che Gould non replicherà più nella stessa ardita formula.

La posta in gioco è riportare al centro della teoria dell'evoluzione lo sviluppo ontogenetico, per dimostrare il ruolo causale delle alterazioni dello sviluppo nell'evoluzione. Il significato di quest'opera per evo-devo, l'altro motivo di rilevanza attuale del volume al quale è dedicato il prossimo paragrafo, non è irrelato all'imponenza della sua ricostruzione storica e concettuale. L'ampiezza della prospettiva storica contribuiva infatti a legittimare l'interrogazione sul ruolo dei cambiamenti ontogenetici nell'evoluzione: evidenziandone la natura di tema di lungo periodo, Gould sottolineava al tempo stesso quanto breve risultasse, alla fine dei conti, la parentesi della sua rimozione scientifica.

Non sempre si nota invece che il terzo senso della storia, imperniato intorno al concetto di contingenza e dunque a una caratterizzazione più intrinseca del tempo, non è ancora presente in questo volume, in cui Gould mira ancora ad assicurare alla paleontologia lo statuto di scienza nomotetica[27]. Questo tema non sarà oggetto della presente trattazione, non ultimo perché costituisce forse il punto di maggiore divergenza rispetto alla successiva

[24] S.J. Gould, *Eight Little Piggies*, W.W. Norton, New York 1994, p. 77.
[25] Cfr. Pievani, *Kinds of pluralism*, cit.
[26] S.J. Gould, *Full House*, cit., p. 214.
[27] Cfr. Bambach, *op. cit.*

evo-devo. Si può tuttavia affermare che anche in questo caso, con la sua formulazione del problema, Gould abbia "set the agenda"[28], fungendo ancora di frequente da *terminus a quo* per il dibattito attuale. Dibattito complesso, in cui si percepisce l'urgenza di una nuova articolazione del rapporto tra caso e necessità nell'evoluzione[29].

Ontogenesi e filogenesi alle origini di evo-devo

Una suggestiva periodizzazione della storia della biologia evoluzionistica dello sviluppo (evo-devo), risalente al 2000, distingueva una fase romantica, una fase entusiastica, ed una fase matura o accademica – allora appena consolidatasi con la fondazione della rivista «Evolution and Development»[30]. Non sorprende che *Ontogenesi e filogenesi* vi compaia come testo inaugurale della fase "romantica"[31]. Che la potenza evocativa del grande affresco cultu-

[28] *Ibid.* Bambach sottolinea come Gould abbia "set the agenda" dei problemi in quasi tutti gli ambiti di cui si è occupato, anche e forse soprattutto in quelli in cui le sue teorie sono state più controverse.

[29] Per citare solo alcune discussioni del tema da parte di scienziati evo-devo di orientamento talvolta molto diverso, che sembrano prendere tutti Gould come interlocutore diretto: S.B. Carroll, *Chance and Necessity*, in «Nature», 409, 2001, pp. 1102-1109; Id., *The Making of the Fittest*, W.W. Norton and Company, New York 2006 (tr. it. *Al di là di ogni ragionevole dubbio*, Codice, Torino 2008); M.W. Kirschner, J.C. Gerhart, *Facilitated Variation*, in *Evolution. The Extended Synthesis*, a cura di M. Pigliucci e G.B. Müller, The MIT Press, Cambridge MA – London 2010, pp. 269 s; D.H. Erwin, *Evolutionary Contingency*, in «Current Biology» 16 (19), 2006, p. R825-R826; W. Callebaut, G.B. Müller, S.A. Newman, *The Organismic System Approach: Streamlining the Naturalistic Agenda*, in *Integrating Evolution and Development*, a cura di R. Sansom e R.N. Brandon, The MIT Press, Cambridge MA 2007, p. 57. La direzione era già predelineata in R.A. Raff, Th. Kaufman, *Embryos, genes and evolution*, Macmillan, New York 1983, p. 335, dove si rievocava direttamente Osborn: «Nature does not waste time or effort with chance or fortuity or experiment».

[30] Cfr. il "manifesto" della nuova rivista: R.A. Raff, W. Arthur, S.B. Carroll, M.I. Coates, G. Wray, *Chronicling the Birth of a Discipline*, in «Evolution and Development», 1(1), 1999, pp. 1-2.

[31] G.P. Wagner, C. Chiu, M. Laubichler, *Developmental Evolution as a Mechanistic Science: The Inference from Developmental Mechanisms to Evolutionary Processes*, in «American Zoologist», 40(5), 2000, pp. 819-831. Una riprova di questo ruolo ispiratore è indirettamente offerta da un altro testo pionieristico, che si può considerare liminare tra la fase romantica e quella molecolare: Raff, Kaufman, *op. cit.*, che a p. 2 riconoscono a

rale tracciato da Gould nel volume del 1977 sia stata parte integrante della sua importanza per evo-devo, lo testimoniano anche i giudizi meno generosi sul suo contributo effettivo: «se Steve non fosse mai esistito, sospetto che il campo di evo-devo sarebbe oggi più o meno nelle stesse condizioni in cui si trova, ma, anche se avremmo potuto arrivarci lo stesso, egli rese la storia di evo-devo più interessante e variopinta»[32]. Forte fu sicuramente il suo impatto sulla generazione di scienziati che si apprestava a costruire la fase "entusiastica", potenziata dai nuovi strumenti della genetica molecolare dello sviluppo, nel nuovo scenario della divaricazione tra "geni e forme" sancita dagli studi di evoluzione molecolare[33].

È interessante tuttavia che proprio la fase "matura" di evo-devo abbia indotto nuove valutazioni storiografiche, tese a ridimensionare l'enfasi molecolare della stessa fase "entusiastica", per sottolineare invece la continuità con la fase "romantica" di lungo periodo. Così Love e Raff nel 2003 hanno messo in prospettiva il ruolo della genetica dello sviluppo come condizione necessaria, ma non certo sufficiente, per la riproposizione di una "agenda di problemi" più antica, quella dell'embriologia comparata[34]. Sembra dunque che, ormai poste le condizioni per riaprire il dialogo tra tradizioni di ricerca separate per modelli e linguaggi, il pensiero popolazionale della Sintesi Moderna e la biologia dello sviluppo, evo-devo possa riconoscere nelle sue origini non solo mera antiquaria, ma quella che si potrebbe definire la causa remota, anche se non la causa prossima, delle sue conquiste attuali, e del suo progetto di una «scienza integrata della forma biologica»[35].

A questa fase di ripensamenti, frutto e merito anche della intensa elaborazione storiografica della teoria evoluzionistica suscitata da evo-devo, la lezione di Gould non è estranea[36]. Appare dunque un esercizio utile, non solo

Ontogenesi e filogenesi di Gould il merito di aver ripreso il testimone lasciato negli anni '50 da Garstang, Goldschmidt e de Beer e di aver dimostrato che il significato dello sviluppo per l'evoluzione «may be not only alive, but lively as well».

[32] S.C. Stearns, *Less would have been more*, in «Evolution», 56 (11), 2002, p. 2343.

[33] A. Wilson, M.C. King, *Evolution at Two Levels in Humans and Chimpanzees*, in «Science», 188, 1975, pp. 107-116.

[34] A.C. Love, R.A. Raff, *Knowing your ancestors: Themes in the history of evo-devo*, in «Evolution & Development», 5(4), 2003, pp. 327-330.

[35] Raff *et al.*, *Chronicling the Birth of a Discipline*, cit.

[36] Cfr. R. Amundson, *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo*, Cambridge University Press, Cambridge MA 2005; *From Embryology to*

storicamente, tornare a considerare *Ontogenesi e filogenesi*. È utile innanzitutto distinguere cosa non c'è in *Ontogenesi e filogenesi*, ad esempio, la critica dell'adattazionismo – la "malattia" di cui Gould e Lewontin costruirono la prima nosografia soltanto due anni dopo[37] –, o il concetto di vincolo, che pure rappresentano momenti di cruciale vicinanza di Gould con lo sviluppo teorico di evo-devo, che egli continuò a seguire con interesse anche se non fu più al centro del suo lavoro[38]. Questa distinzione consente di mettere più chiaramente a fuoco cosa invece c'è in *Ontogenesi e filogenesi*, e in che modo il libro abbia contribuito a invertire la tendenza della Sintesi Moderna a scotomizzare ("black-boxing", come si usa dire) lo sviluppo enfatizzata da molta storiografia[39]. In particolare, una simile analisi consente di mettere in luce come il confronto con la tradizione strutturalista in quest'opera non sia ancora completo, e soprattutto non riguardi ancora direttamente la cosiddetta "Sintesi tedesca", ma si concentri piuttosto nella ricerca di una conciliazione tra il funzionalismo della Sintesi Moderna e la tradizione strutturalista inglese di D'Arcy Thompson[40].

Evo-Devo, a cura di J. Maienschein e M.D. Laubichler, Cambridge University Press, Cambridge MA 2007; A. Minelli, *Forme del divenire*, Torino, Einaudi 2007.

[37] Cfr. R. Sansom, R.N. Brandon, *Preface*, in *Integrating evolution and development*, cit., pp. vii-viii. Non sono mancate di recente sottolineature dei limiti dell'anti-adattazionismo di Gould; cfr. N. Eldredge, *Stephen J. Gould in the 1960s and 1970s and the Origin of "Punctuated Equilibria"*, in *Stephen J. Gould: The Scientific Legacy*, cit., p. 7; e T.A. Grantham, *Constraints and Spandrels in Gould's Structure of Evolutionary Theory*, in «Biology and Philosophy», 19, 2004, pp. 42-43, dove mostra come la visione di Gould resti pienamente compatibile con l'idea che la selezione naturale sia la fondamentale «engine of change». Thomas, *op. cit*., p. 283, identifica con il saggio del 1979 la "svolta" anti-adattazionistica di Gould.

[38] Cfr. Dorit, *op. cit.*

[39] L'immagine è divenuta un *topos* nella storiografia evo-devo; la sua origine è in V. Hamburger, *Embryology*, in *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*, a cura di E. Mayr e W. Provine, Harvard University Press,Cambridge MA 1980, p. 99.

[40] P. Princehouse, *Punctuated Equilibria and Speciation: What Does It Mean to Be a Darwinian?*, in *The Paleobiological Revolution*, cit., pp. 149-175, ha sottolineato l'importanza di quella che definisce "German Synthesis" sul movimento paleobiologico americano e sulla teoria degli equilibri puntuativi di Eldredge e Gould in particolare, grazie anche alla mediazione negli anni '60 del principale allievo di Schindewolf, Adolf Seilacher. Tuttavia, una tradizione specificamente tedesca di strutturalismo non appare rappresentata in *Ontogenesi e filogenesi*; i rimandi a Schindewolf sono poco più che tecnici, e notevole

Al centro di *Ontogenesi e filogenesi* sta l'idea di eterocronia, delle alterazioni, nell'ontogenesi dei discendenti, dei tempi di innesco o di conclusione e dei tassi dei processi dello sviluppo rispetto ai progenitori. Un'idea il cui potenziale innovativo Gould difende per tutto il volume, concludendo non a caso con un esame delle sue conseguenze sulla concezione dell'uomo. La posta in gioco è mostrare come determinate alterazioni eterocroniche possano sortire effetti macroevolutivi, fornendo così una base esplicativa per le transizioni rapide postulate dagli equilibri punteggiati[41].

Eterocronia, insieme con eterotopia e eterometria, erano i neologismi proposti da Rudolf Virchow nella sua teoria oncologica a metà '800, per contrastare il concetto di "eterologia", che attribuiva alle cellule tumorali una specificità morfologica. La patologicità delle cellule derivava per Virchow piuttosto dalla loro proliferazione «in un punto in cui non sono appropriate [eterotopia], o in un tempo in cui non devono essere generate [eterocronia], o in una misura che devia dalla norma tipica del corpo [eterometria]»[42]. Nella legge biogenetica di Ernst Haeckel, le tre forme designano invece le diverse alterazioni cenogenetiche (dal greco *kainós*, nuovo) dello sviluppo nell'evoluzione degli organismi, che deviano dalla norma della ricapitolazione in quanto adattamenti contestuali dell'embrione all'ambiente, ma sono privi di conseguenze evolutive. La norma dello sviluppo è invece che la filogenesi è la "causa meccanica" dell'ontogenesi[43], ne ripete le fasi seppur

---

appare anche la totale assenza di riferimenti a Seilacher, con cui pure Gould già intratteneva stretti rapporti, mentre il contributo di questi è cruciale per la teoria dei vincoli presentata nel saggio del 1979: S.J. Gould, R.C. Lewontin, *The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme*, in «Proceedings of the Royal Society of London», pp. 581-598.

[41] Cfr. S.J. Gould, *Ontogeny and Phylogeny – Revisited and Reunited*, in «Bioessays», 14(4), 1992, p. 278: «l'eterocronia ha a lungo fornito il principale tema macroevolutivo per i concetti ontogenetici, ossia la proposta che piccoli cambiamenti genetici, agendo nelle fasi iniziali dello sviluppo, potessero produrre a cascata grandi effetti fenotipici, rappresentando così una delle poche giustificazioni legittimamente darwiniane per un cambiamento rapido a grande scala».

[42] R. Virchow, *Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre*, IV ed., Berlin 1871. Cfr. A.W. Bauer, *"... unmöglich, darin etwas Specifisches zu finden". Rudolf Virchow und die Tumorpathologie*, in «Medizinhistorisches Journal», 39, 2004, pp. 3-26. Haeckel fu assistente di Virchow a Würzburg.

[43] Cfr. E. Haeckel, *Antropogenia o storia dell'evoluzione umana* (1874), Unione Tipografico-Editrice, Torino 1895, p. 15. Meccanico si riferisce in Haeckel ad una causalità

condensate e accelerate, e solo le "aggiunte terminali" alla serie ricapitolativa o biogenetica costituiscono novità evolutive. L'immagine dello sviluppo che ne risulta è evidentemente *conservativa*; infatti, nell'embrione si ripetono 'meccanicamente' le forme adulte dei progenitori, si dispiega dunque la storia "definitiva" dell'evoluzione. Il nuovo organismo può soltanto aggiungere la sua necessariamente piccola variazione ad una storia già interamente scritta da altri.

Questa visione conservativa, le cui valenze ideologiche Gould sottopone a feroce disamina[44], è l'errore della legge biogenetica, che ha gettato discredito sul nesso costitutivo tra sviluppo e evoluzione. Questo nesso va invece ricostruito a partire dal padre fondatore dell'embriologia scientifica, Karl Ernst von Baer, che prima di Haeckel aveva prospettato – senza tuttavia estensioni evoluzionistiche[45] – un'immagine dello sviluppo del tutto diversa. Nei rigorosi limiti di uno stesso *embranchment*, o tipo fondamentale, secondo l'anatomia comparata di Cuvier, quel che per von Baer viene ripetuto nello sviluppo sono solo le forme embrionali, e non quelle adulte degli altri membri dello stesso gruppo. Infatti, per von Baer lo sviluppo è un processo di differenziazione, una crescita di eterogeneità e di individualizzazione della specie a partire dalla omogeneità del morfotipo; diviene dunque logicamente impossibile che forme adulte già differenziate possano fare la

---

necessaria, non all'identificazione di meccanismi nel senso odierno, il senso che darà invece alla parola la *Entwicklungsmechanik* successiva; Wilhelm His, l'iniziatore dell'embriologia sperimentale che confuterà per prima il concetto di ricapitolazione, comincerà la sua opera criticando proprio questo concetto di meccanismo. Cfr. W. His, *Das Princip der organbildende Keimbezirke und die Verwandschaft der Gewebe*, in «Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abteilung», 1901, p. 2: «Pensare che l'eredità formi esseri organici senza mezzi meccanici è un esercizio di misticismo ascientifico».

[44] La complessa filosofia di Haeckel, con la sua visione gerarchica dell'ordine del vivente, viene addirittura schiacciata in una prefigurazione del nazismo, cfr. Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., p. 82. Questa lettura indubbiamente semplificante tanto della figura di Haeckel che della sua teoria biologica è stata in seguito fortemente contestata, cfr. R.J. Richards, *The Tragic Sense of Life. Ernst Haeckel and the Struggle over Evolutionary Thought*, The University of Chicago Press, Chicago-London 2008, e, sul piano più strettamente scientifico, M.K. Richardson, G. Keuck, *Haeckel's ABC of Evolution and Development*, in «Biological Reviews», 77, 2002, pp. 495-528.

[45] Questo non significa che von Baer fosse in generale anti-evoluzionista, anche se sicuramente era anti-darwiniano; cfr. S. Brauckmann, *The Many Spaces of Karl Ernst von Baer*, in «Biological Theory», 3(1), 2008, 85–89.

loro comparsa nello sviluppo embrionale di un discendente[46]. Questa visione dello sviluppo, improntata alla più rigorosa epigenesi, si accompagna ad una acerrima opposizione all'antica concezione della scala dell'essere, e dunque a ogni visione unilineare e progressivista della storia della vita, che era invece sostanzialmente compatibile con la legge biogenetica.

L'affresco storico dipinto da Gould è ben più ricco, anche se questa opposizione ha un ruolo cruciale nella sua ricostruzione. Ma dietro le grandi icone del passato è possibile rinvenire interlocutori più prossimi.

Lo sviluppo come omeostasi nella Sintesi Moderna

Anche se oggi non è più possibile assimilare i diversi architetti come se fossero una voce sola – frutto storiografico del dibattito attuale su portata e limiti della Sintesi Moderna[47] – tuttavia si può riconoscere la pervasività di un modello influente negli anni '50-'60. Si tratta del riconoscimento di una funzione evolutiva per lo sviluppo, che si colloca oltre la spesso ribadita omissione o *black-boxing*, dell'embriologia dalla Sintesi[48], e della evidente generale semplificazione del rapporto tra genotipo e fenotipo che rendeva lo sviluppo semplicemente un "epifenomeno"[49].

[46] Quello che von Baer standardizzò nei termini di una similitudine iniziale tra gli embrioni di uno stesso morfotipo non appare più oggi, all'analisi molecolare dello sviluppo, lo stadio iniziale, ma piuttosto uno "stadio" intermedio, detto da alcuni filotipico (J.M.W. Slack, P.W.H. Holland, P.W.H. Graham, *The zootype and the phylotypic stage*, in «Nature», 362, 1993, pp. 490-492) che si produce dopo una ampia diversificazione iniziale secondo un modello a clessidra. Sulla storia della standardizzazione degli stadi dello sviluppo, cfr. N. Hopwood, *Visual Standards and Disciplinary Change: Normal Plates, Tables and Stages in Embryology*, in «History of Science», 43 (3, 141), 2005, pp. 239-303.

[47] Un esempio recente è R.G. Delisle, *Les philosophies du Néo-Darwinisme*, PUF, Paris 2009.

[48] Hamburger, *op. cit.*, sosteneva che gli embriologi per primi sarebbero stati riluttanti a lasciarsi coinvolgere della Sintesi, la cui prospettiva popolazionale aveva poca presa sui loro interessi di ricerca. Sul "conflitto" di lunga durata tra queste prospettive cfr. A.C. Love, *Idealization in evolutionary developmental investigation: A tension between phenotypic plasticity and normal stages*, in «Philosophical Transactions of the Royal Society», B 365, 2010, pp. 679-690.

[49] Cfr. Sansom, Brandon, *op. cit.*, p. vii e *passim*. Un esempio di semplificazione è quella argomentata da E. Mayr, *Animal Species and Evolution*, Harvard University Press, Cambridge MA 1963, p. 264.

Sulla scia della critica alla "genetica del sacco di fagioli", l'attenzione degli architetti si va infatti spostando negli anni '50 sempre più dal «semplice concetto di effetto genico additivo» alle interazioni epistatiche tra i geni, nel cui contesto lo stesso valore selettivo dei singoli geni può variare[50]. I geni non sono più atomi indipendenti le cui interazioni sono statisticamente irrilevanti, come nel modello di Fisher, ma compartecipi di "complessi", "sistemi" genetici integrati; e lo sviluppo diviene il luogo deputato dell'integrazione, del processo che rende possibile l' "armonia" fenotipica, in quanto viene concepito come «un unico sistema di interazioni»[51]. Questo fitto sistema di interdipendenze geniche è alla base della "resistenza al cambiamento" che consente, nella visione di Waddington, al sistema di sviluppo di mantenere costante il suo stato finale a fronte di perturbazioni genetiche e ambientali. La fissazione del vantaggio del coadattamento era opera della funzione stabilizzante della selezione naturale, che agiva, come aveva proposto Schmalhausen, promuovendo forme di ontogenesi «più protette dall'influsso perturbante dell'ambiente»[52]. La «canalizzazione», o «omeostasi ontogenetica» viene così correlata alla superiore *fitness* degli eterozigoti nelle teorie che fiorirono in quegli anni[53].

Lo sviluppo finiva in sostanza per essere, come ha osservato West-Eberhard, un fattore prevalentemente «conservativo e omeostatico nell'evoluzione, che previene piuttosto che favorire il cambiamento»[54]. Solo particolari condizioni popolazionali in cui entra in campo la deriva genetica,

---

[50] E. Mayr, *Where are we?*, in «Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology», 24, 1959.

[51] E. Mayr, *How to Carry Out the Adaptationist Program?*, in «American Naturalist», 121, 1983, p. 332; cfr. anche Id., *Animal Species and Evolution*, cit., pp. 268-278; ma cfr. anche B. Rensch, *The Laws of Evolution*, in *The evolution after Darwin*, vol. I, *The Evolution of Life*, a cura di S. Tax, p. 103 e G.L. Stebbins, *Integration of Development and Evolutionary Progress*, in *Population Biology and Evolution*, a cura di R.C. Lewontin, Syracuse University Press, New York 1968, pp. 17-36.

[52] Cfr. C.H. Waddington, *The Resistance to Evolutionary Change*, in «Nature», 175, 1955, pp. 51-52; I.I. Schmalhausen, *Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection*, Blackiston, Philadelphia 1949, p. VI.

[53] Per una sintesi storica, cfr. Ch.M. Woolf, Th.A. Markow, *Genetic Models for Developmental Homeostasis: Historical Perspectives*, in *Developmental Instability: Causes And Consequences*, a cura di M. Polak, Oxford University Press, Oxford 2003, pp. 99-115.

[54] M.J. West-Eberhard, *Developmental Plasticity and Evolution*, Oxford University Press, Oxford 2003, p. 8.

come nell'"effetto del fondatore" di Mayr di piccole popolazioni isolate biogeograficamente, sono in grado di infrangere l'omeostasi provocando in questo caso a cascata una vera e propria "rivoluzione genetica": il suo esito sarà la speciazione peripatrica, caratterizzata dalla comparsa di un insieme inedito di combinazioni genetiche[55].

Eterocronia e dissociazione

Tornare all'eterocronia significa per Gould ricominciare da un'immagine dello sviluppo assai meno monolitica. L'«alterazione e inversione di stadi» che si può riconoscere nella comparazione tra l'ontogenesi dei discendenti con quella dei progenitori, nella definizione che ne aveva dato Gavin de Beer nel 1930, implicava innanzitutto che non vi fosse una necessità causale inalterabile nella loro successione; inoltre, precisava de Beer, dacché gli stadi stessi sono essenzialmente dei costrutti teorici, nulla veniva spostato *en bloc*, ma solo certi «caratteri che possono essere caratteristici di uno stadio»[56].

Lo sviluppo appare dunque improntato piuttosto a un principio fondamentale di "dissociabilità". Per generalizzarlo, Gould tuttavia convoca un

[55] Cfr. Mayr, *Animal species and Evolution*, cit, pp. 532 ss.

[56] G.R. de Beer, *Embryology and Evolution*, Clarendon Press, Oxford 1930, p. 10. De Beer è tra i protagonisti dei tentativi di conciliare l'embriologia con la Sintesi Moderna delle origini; per poi avvisare a partire dal 1940, con crescente distanziamento, che, sulla scia della "detronizzazione" della teoria della ricapitolazione, «una *migliore sintesi* tra embriologia ed evoluzione» andava basata sul fatto che la causa della filogenesi è nella «ontogenesi modificata» (G.R. de Beer, *Embryos and ancestors*, Clarendon Press, Oxford 1940, p. V e 96). Manca ancora una ricostruzione storica puntuale dei rapporti di de Beer con la Sintesi Moderna, ma alcuni segnali indicano un raffreddamento a partire dai primi anni '40, dopo la sua partecipazione in uno dei volumi seminali della Sintesi, *The new systematics*, Oxford University Press, Oxford 1940, curata da Julian Huxley, l'"architetto" inglese il cui sodalizio con de Beer era stato così intenso da guadagnare loro il nomignolo di "gemelli di Oxford". Sebbene de Beer abbia ricevuto una notevole attenzione da parte di evo-devo e della sua storiografia (cfr. I. Brigandt, *Homology and Heterochrony: The Evolutionary Embryologist Gavin Rylands de Beer (1899–1972)*, in «Journal of Experimental Zoology», 306B, 2006, pp. 317-328 e bibliografia), manca anche un'analisi critica delle differenze tra le molteplici edizioni della sua opera principale, che dal nucleo del 1930 con il titolo di *Embryology and evolution*, ebbe con il titolo *Embryos and ancestors* almeno 5 versioni, dal 1940 al 1971 (sempre per Clarendon Press, Oxford), con variazioni interne dal '58 in poi non sempre minime, anche se tutte recano la stessa dicitura di III edizione.

nuovo alleato – difatti in de Beer tale principio non appare sancito in quanto tale, per i motivi che si vedranno a breve[57].

Joseph Needham – il biochimico inglese più celebre per i suoi successivi lavori sulla storia della scienza cinese – aveva dimostrato nel 1933 che i processi fondamentali dello sviluppo, distinti in *crescita*, *differenziamento* e *metabolismo*, sebbene «sembrino costituire un intero perfettamente integrato […] possono al contrario essere dissociati sperimentalmente»; con metafora squisitamente ingegneristica, Needham aveva parlato di processi che possono essere «thrown out of gear with one another» (disaccoppiati, come quando in un'auto il cambio delle marce è in folle). La possibilità di principio del "disengagement" di processi che appaiono armonicamente connessi nello sviluppo normale consente di affrontare quello che Needham definisce «il problema più profondo dell'embriologia: comprendere il modo del loro *engagement* o integrazione». Needham concepisce infatti la sua scoperta come «prolegomena di ogni futura teoria dell'integrazione degli organismi nello sviluppo», ma il quadro comparativo che utilizza per riflettere sulla dissociabilità già ne annuncia le implicazioni filogenetiche[58].

La "dissociazione dei processi fondamentali della morfogenesi" di Needham va collocata nel quadro concettuale della teoria dei modelli geometrici di trasformazione di d'Arcy Thompson, che poneva le basi per una misurazione quantitativa delle "anamorfosi" tra specie affini. Thompson riconosceva una molteplicità di forze, prevalentemente meccaniche e chimiche, in azione nella morfogenesi, e individuava il principale errore del darwinismo nel pretendere di spiegare "atomisticamente", per singoli caratteri, l'adattamento, senza riflettere sui principi ingegneristici che preserva-

[57] Un riferimento al saggio di Needham appare solo nell'edizione del 1958 di *Embryos and Ancestors*, dove de Beer usa l'espressione tipica di "changing of the gears", traendola tuttavia da N.J. Berrill e non direttamente da Needham. De Beer non fa uso del termine dissociazione.

[58] J. Needham, *On the Dissociability of the Fundamental Processes in Ontogenesis*, in «Biological Reviews», 8, 1933, pp. 180-181; cfr. Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., pp. 213 s. Sull'importanza di Thompson per Needham e il Theoretical Biology Club degli anni '30 cfr. D. Haraway, *Crystals, Fabrics, and Fields: Metaphors of Organicism in Twentieth-Century Developmental Biology*, Yale University Press, New Haven 1996. Needham aveva nel 1930 fornito una confutazione della ricapitolazione a livello biochimico: J. Needham, *The Biochemical Aspect of the Recapitulation Theory*, in «Biological Reviews», 5, 1930, pp.142-158.

vano la funzionalità della struttura nella trasformazione correlata[59].

Thompson dunque insisteva piuttosto sul legame tra le parti nelle trasformazioni geometriche tra specie vicine che sulla loro separabilità: tuttavia, sebbene la dissociabilità dei processi non fosse intrinseca alla sua argomentazione, prendeva le mosse dall'approccio analitico da lui inaugurato. La proposta di Needham giungeva infatti, attraverso una puntuale scomposizione dei processi morfogenetici, a sancirne la relativa indipendenza, integrando di D'Arcy Thompson del valore aggiunto di una ricerca di meccanismi causali più "prossimi" della trasformazione filogenetica. Veniva fornita così ad esempio una ragione strutturale – se non propriamente ancora una spiegazione causale – del fenomeno dell'allometria (o "eterogonia", come fu chiamata inizialmente), la crescita differenziale delle parti dell'organismo, evidenziato da Julian Huxley nel 1932, nella stessa cornice teorica inaugurata da Thompson[60].

Inoltre la prospettiva di Needham, centrata com'era sullo sviluppo, ben si coniugava con l'integrazione che Gould riteneva necessaria alla scienza strutturalista della forma di Thompson[61], ossia che nella comparazione non deve essere «la forma adulta il dato primario. Essa va ridotta a un insieme più piccolo di fattori che possano generarla durante la crescita»[62]: spostamento necessario se si assume lo sviluppo come laboratorio delle "trasformazioni" evolutive.

Non è tuttavia l'analisi delle leggi 'generiche' della crescita che condizionano la forma l'eredità di lunga durata della morfologia teorica di Thompson, quel che viene sottolineato nella lettura che ne fa Gould; egli ne accentua piuttosto l'aspetto funzionalistico, l'idea che la "causa finale" della forma è nel *design* ingegneristico, senza il quale, come Thompson contestava ai darwinisti, non si può spiegare l'adattamento. Laddove i

[59] D'A.W. Thompson, *On Growth and Form*, Cambridge University Press, Cambridge 1917, tr.it. *Crescita e forma*, Boringhieri, Torino 1969.

[60] J.S. Huxley, *Problems of Relative Growth*, The John Hopkins University Press, Baltimore 1932, dedicato a D'Arcy Thompson.

[61] *Ontogenesi e filogenesi* di Gould è dedicato a "D'Arcy Thompson e i filomorfi di Cambridge". Gould dedica nel 1971 un saggio a Thompson: S.J. Gould, *D'Arcy Thompson and the science of form*, in «New Literary History», 2(2), 1971, pp. 229-258. Per una ricognizione recente sull'influsso di Thompson su evo-devo cfr. W. Arthur, *D'Arcy Thompson and the theory of transformations*, in «Nature Reviews Genetics», 7, 2006, pp. 401-406.

[62] Gould, *D'Arcy Thompson and the science of form*, cit., p. 256.

meccanismi generici implicati nella morfogenesi, che Thompson enfatizza, saranno riletti in evo-devo come processi auto-organizzativi che determinano l'*arrival of the fittest*, nel 1971 Gould è ancora evidentemente ancora focalizzato sulla più ortodossa interrogazione sul *survival of the fittest*[63].

La lezione che Gould ritiene di trarre da Thompson è, in *Ontogenesi e filogenesi*, infatti ancora quella del suo saggio del 1971: «L'analisi della forma biologica deve porre l'accento sul concetto di adattamento - la *fitness* di una struttura a svolgere funzioni benefiche per un organismo»[64].

Secondo Gould, il quadro teorico di de Beer è carente proprio della considerazione dei «diversi significati evolutivi dell'eterocronia»[65], dove evolutivo sta evidentemente per *adattivo*.

Non che de Beer non fosse schiettamente "selezionista", e lo stesso Gould sente il bisogno di smussare la propria critica[66]; ma certo non lo era abbastanza per il Gould del 1977. De Beer infatti, in conformità con la sua concezione dell'autonomia del sistema di sviluppo come luogo di elaborazione di risposte attive agli stimoli ambientali (passibile altresì di "interiorizzare" questi ultimi nel proprio sistema genetico[67]), riteneva che la pressione selettiva «può anche operare a modificare i tassi di azione dei fattori interni, ma agirà nel complesso in modo più o meno eguale su tutti i fattori interni, e dunque non avrà la stessa importanza di questi nel produrre l'eterocronia»[68]. L'esatto contrario di quanto si spinge ad affermare Gould: «se la selezione può influenzare le misure dello sviluppo come un'unità, essa può facilmente *produrre l'eterocronia* accelerando o ri-

[63] Cfr. W. Fontana, L. Buss, *"The arrival of the fittest": Towards a Theory of Biological Organization*, in «Bulletin of Mathematical Biology», 56, 1994, pp.1-64.

[64] Cfr. Thompson, *On Growth and Form*, cit., p. 6 e Gould, *op.cit.*, p. 232.

[65] Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, p. 201; versione originale cit., p. 222.

[66] Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., p. 302: «il rifiuto di de Beer [di un significato adattivo per la progenesi] era più una valutazione sulla rilevanza retrospettiva della progenesi nella macroevoluzione che una negazione del suo valore adattativo in ambienti locali».

[67] Questa possibilità è menzionata sin dal 1930 (de Beer, *Embryology and Evolution*, cit., pp. 16 ss), ma dal 1958 (Id., *Embryos and Ancestors*, cit., 1958, p. 20) si riconnette all'assimilazione genetica di Waddington.

[68] de Beer, *Embryology and Evolution*, cit., p. 37; Id., *Embryos and Ancestors*, cit., 1958, p. 36.

tardando la loro espressione rispetto alle dimensioni»[69]. Gould non vuole certo annullare la distinzione darwiniana tra i due tempi dell'evoluzione, variazione e selezione, ma piuttosto ribadire la funzione *creativa* della selezione naturale, il pilastro del darwinismo dal quale ancora nel 2002 farà visibilmente fatica a congedarsi[70].

La percezione dell'autonomia sistemica dello sviluppo è forse anche l'argine invisibile che impedisce a de Beer di trarre le conseguenze ultime dell'eterocronia in termini di dissociabilità nel senso di Needham[71]. L'approccio di De Beer era piuttosto teso a separare le dinamiche dello sviluppo dalla loro fissazione evolutiva, come fonti di variazione indipendente dalla selezione naturale: un intento "diairetico" volto a rifondare su basi nuove, epurate dalle vecchie analogie, il nesso tra sviluppo ed evoluzione. La sua stessa moltiplicazione dei tipi di eterocronia, che Gould liquida come meri *pattern* che vanno ricondotti invece ai due soli fondamentali *processi* di accelerazione e ritardo di crescita, aveva per de Beer la funzione di articolare una classificazione fine di effetti evolutivi correlati ai

[69] Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., p. 240, sottolineatura mia.

[70] Cfr. Gould, *The Structure*, cit., pp. 141 ss, dove la creatività della selezione viene riconosciuta come componente fondamentale del darwinismo, ma nonostante la lunghezza della trattazione alla fine non risulta chiaro se essa potrà entrare a far parte della ridefinizione della teoria evoluzionistica. Cfr. Grantham, *op.cit.*, e B.H. Weber, *Extending and expanding the Darwinian synthesis: the role of complex systems dynamics*, in «Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences», 42, 2011, p. 78. Di contro, la tendenza dominante in evo-devo è di dare al processo selettivo un ruolo negativo (Cfr. G.B. Müller, *Beyond Spandrels: Stephen J. Gould, EvoDevo, and the Extended Synthesis*, in *Stephen J. Gould: The Scientific Legacy*, cit., p. 95), nel senso di un "setaccio" (cfr. M. Blute, *Is it Time for an Updated 'Eco-Evo-Devo' Definition of Evolution by Natural Selection?*, in «Spontaneous Generations», 2(1), 2008, pp. 1-5), e allo stesso tempo di rendere più concreta e articolata la rappresentazione delle dinamiche che portano a esiti selettivi; cfr. G. Fusco, *How many processes are responsible for phenotypic evolution?*, in «Evolution & Development», 3(4), 2001, pp. 283 ss.

[71] C'è tuttavia un interessante episodio, rimasto isolato, in cui de Beer sembra tentare la via della dissociabilità, costituto dal saggio *Archaeopteryx and evolution*, in «Advancement of Science», 11, 1954, pp. 160-170, nel quale conia tra l'altro l'espressione "mosaic evolution" che ha avuto successivamente grande fortuna. Ma la vicenda di questo saggio è molto complessa, specialmente in riferimento a Gould, che la ignora come fonte facendo risalire, in *Ontogenesi e filogenesi*, l'origine prima dell'espressione "mosaic evolution" piuttosto a Dollo (nel quale, almeno terminologicamente, è assente); cfr. Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., p. 211.

modi eterocronici, a seconda del livello tassonomico sul quale tendono a manifestarsi, ponendo al più alto grado la "neotenia", responsabile dei cambiamenti con potenzialità macroevolutiva[72]. Era così solo il sistema di sviluppo a determinare *quale* tipo di cambiamento veniva prodotto, e il suo ruolo nella produzione di innovazioni macroevolutive diveniva così cruciale.

Gould di contro sostiene la tesi di un vantaggio selettivo *immediato* dei cambiamenti eterocronici; tuttavia, la prospettiva in cui Gould identifica l'adattamento non è "morfologica" nel senso statico dei caratteri che contraddistinguono l'organismo adulto, e in realtà neppure di «macchina efficiente»[73], senso cui Thompson stesso non era estraneo. Ne va invece per Gould della misura più sottilmente temporale che correla i diversi modi eterocronici nello sviluppo alle condizioni ecologiche di differenti ambienti; una prospettiva in cui la struttura stessa del ciclo biologico assume la valenza di *strategia ecologica* in sé adattiva.

La relativa indipendenza tra crescita, differenziamento e metabolismo argomentata da Needham viene riletta e modificata da Gould nei termini strettamente morfologici di dimensioni e forma, misurati con riferimento all'età della maturazione sessuale (il criterio introdotto da de Beer[74]). Sono questi i parametri che Gould cerca di rendere quantificabili attraverso il cosiddetto "modello-orologio"[75].

In conformità con l'approccio quantitativo e formalistico della nuova prospettiva paleobiologica, Gould ricerca infatti una mediazione tra le misure quantitative del "clock model" e la genetica di popolazione. Più precisamente, Gould fa ricorso ai modelli di crescita densità-dipendente della popolazione sotto i regimi selettivi *r* e *K* elaborati negli anni '60 nel contesto

---

[72] Ivi, pp. 201 ss. Cfr. de Beer, *Embryos and Ancestors*, cit., 1958, pp. 111 ss. *Mutatis mutandis*, e su tutt'altra scala di osservazione, l'operazione di de Beer ha interessanti analogie con quella recente di Erwin e Davidson, che correlano il livello gerarchico delle modificazioni nell'architettura delle reti regolative dello sviluppo alla scala tassonomica dei loro effetti; cfr. E.H. Davidson, D.H. Erwin, *Gene Regulatory Networks and the Evolution of Animal Body Plans*, in «Science», 311, 2006, pp. 796-800.

[73] Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., p. 262.

[74] Cfr. R.A. Raff, G.A. Wray, *Heterochrony: Developmental mechanisms and evolutionary results*, in «Journal of Evolutionary Biology», 2, 1989, p. 412, che considerano questo l'elemento distintivo di quella che definiscono «eterocronia debeeriana».

[75] Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., pp. 221 ss.

della ecologia teorica evoluzionistica di Robert MacArthur e Edward O. Wilson[76], nella quale assumevano significato di adattamento i fenomeni legati alla scala breve del ciclo biologico, come il *timing* della riproduzione, la fecondità, la longevità. È questo il quadro di riferimento per dimostrare la diversa funzione adattiva dei due *processi* eterocronici che egli distingue nel *pattern* della *pedomorfosi*, ossia la ritenzione di caratteri giovanili del progenitore nel discendente adulto.

Laddove gli ambienti sono ricchi di risorse ma instabili, argomenta Gould, vige una selezione di tipo *r*: qui la pedomorfosi è ottenuta attraverso l'accelerazione del momento della maturazione sessuale, il *processo* che contrassegna la *progenesi*. Laddove invece gli ambienti sono più stabili ma più affollati, dunque più competitivi, ossia i regimi selettivi *K*, è vantaggioso il ritardo nella maturazione sessuale, un allungamento dei tempi dello sviluppo somatico che porta all'aumento delle dimensioni corporee; un processo che, se accompagnato a ritardo anche nella differenziazione, può avere come esito la *neotenia* nella definizione di Gould, che comporta la «ritenzione di morfologia giovanile flessibile»[77].

Non è il caso di ripercorrere le complicate argomentazioni di Gould, sia perché i regimi di selezione *r* e *K* finivano, nello stesso 1977, per essere messi in discussione nello stesso contesto dell'ecologia evoluzionistica[78], sia perché Gould comunque abbandona subito questo tipo di modellistica, grazie all'interazione con il giovane Pere Alberch[79]. Quel che conta sottolineare è che, in entrambi i casi sui quali Gould concentra la sua attenzione, la progenesi senza semplificazione e specializzazione delle strutture per la

[76] Ivi, p. 262. Cfr. R.H. MacArthur, *Some generalized theorems of natural selection*, in «Proceedings of the National Academy of Sciences USA», 48, 1962, pp. 1893-1897 e R.H. MacArthur, E.O. Wilson, *Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Princeton 1967. Negli stessi anni, Wilson passerà dalla ecologia evoluzionistica alla sociobiologia, diventando uno dei bersagli polemici principali di Gould.

[77] Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., pp. 309-310.

[78] Cfr. S.C. Stearns, *The evolution of life history traits*, in «Annual Review of Ecology and Systematics», 8, 1977, pp. 145-171.

[79] Su Gould e Alberch, cfr. in questo volume, A. Minelli, *De Beer, Gould, Raff e oltre. Riflessioni sull'eterocronia*, e E. Serrelli, *Stephen Jay Gould, Pere Alberch e il modello-orologio dell'eterocronia: incontro e divergenza alle origini di evo-devo*, che in particolare mostra come Alberch si orienti in seguito a un'opzione sistemica più prossima a de Beer che a Gould.

selezione *r*, e la neotenia per la selezione *K*, l'assunto di un vantaggio selettivo immediato, di fatto, viene meno.

Nella progenesi si verificano condizioni del tutto peculiari in cui la morfologia viene "liberata" dalla pressione selettiva costante. Una liberazione che però, tiene a sottolineare Gould, non inficia il principio: «È l'oggetto della selezione che cambia – non il controllo della selezione in se stessa»[80]. La selezione si *sposterebbe* infatti dalla morfologia al tempo di innesco della maturazione sessuale. Questo allentamento crea tuttavia le condizioni particolari che favoriscono una «sperimentazione evolutiva». Secondo la definizione che già ne aveva dato Bobb Schaeffer nel 1965, ciò significa che «una popolazione transizionale "prova" tutte le combinazioni di caratteri primitivi e avanzati che sono geneticamente, ontogeneticamente e funzionalmente possibili»[81]. Eccezionali, oltre che rare, fasi di "creatività", dunque, in cui lo sviluppo diviene un «laboratorio di sperimentazione morfologica», e il cui esito è «una miscela dinamica di tratti adulti, giovanili e intermedi»: un *mosaico*.

In senso stretto, solo la "sperimentazione" che ha luogo in questo tipo di progenesi ha conseguenze macroevolutive tali da confermare il ruolo delle alterazioni nello sviluppo «nella rapida origine dei taxa superiori»; un ruolo che consente di «salvare il darwinismo dall'imbarazzo, di solito nascosto sotto il tappeto dell'ortodossia», ossia dalla difficoltà di spiegare in modo *graduale* le grandi transizioni evolutive, continuando ad assumere un controllo costante della selezione naturale sulla morfologia[82].

Tuttavia è sulla neotenia, nonostante la sua portata evolutiva più ridotta, che Gould si concentra, non solo perché più frequente statisticamente, ma perché essa riporta il discorso sull'uomo. Qui si giocano il significato più profondo della dissociabilità dello sviluppo e, insieme, le ambiguità in cui Gould ancora si dibatte nell'abbandonare il criterio della funzione immediata. Queste ambiguità riflettono la comprensibile cautela ad abbracciare

[80] Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., pp. 338.

[81] B. Schaeffer, *The Role of Experimentation in the Origin of Higher Levels of Organization*, in «Systematic Zoology», 14(4), 1965, pp. 318-336; un ruolo per la sperimentazione evolutiva nell'origine delle novità era stato prospettato già da E. Mayr, *The Emergence of Evolutionary Novelties*, in *The Evolution of Life*, cit., p. 370; tuttavia Gould per primo localizza la sperimentazione al livello specificamente ontogenetico.

[82] Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., pp. 304-306.

forme di internalismo che nel 1977 gli apparivano ancora troppo prossime alle ragioni dell'ortogenesi, cioè del conferimento a *fattori interni* della capacità di determinare il corso dell'evoluzione in sostanziale indipendenza dall'ambiente[83].

Il mosaico umano

Il concetto di *mosaic evolution* viene mobilitato da Gould per contrapporsi alla teoria della fetalizzazione di Bolk, ancora troppo incardinata in un'ideologia "ricapitolazionista", ma soprattutto *internalista*. La teoria della fetalizzazione va dunque contestualizzata ed epurata del «bagaglio filosofico che è alla base di tutte le teorie […] per facilitare le operazioni di recupero quando nuove filosofie richiedono di separare il bambino dall'acqua sporca»[84].

Per Bolk infatti sono «fattori interni», quali una semplice alterazione del sistema endocrino, quelli che controllano la direzione dell'evoluzione, trasformando «l'intero organismo lungo traiettorie armoniche e definite, determinate vitalisticamente»[85]. Tali fattori determinerebbero il ritardo nello sviluppo di tutti i tratti *primari* umani, giustapposti a tratti di significato meramente adattivo, ma secondari.

Il concetto di *mosaic evolution* invece, nella accezione che ne aveva dato Ernst Mayr, prescrive che la selezione agisca diversamente su tratti differenti, a seconda del loro specifico significato adattivo, e che sia questa differente azione a determinare il risultato finale del mosaico[86]. La dissociazione dell'unità dell'organismo, e così il potere di minare o trasformarne

[83] Un riflesso di questo dilemma si trova ancora in Gould, *The Structure*, cit., p. 1180, dove egli distingue forme "inaccettabili" da quelle "accettabili" di strutturalismo, che «do not attempt to replace natural selection, but rather work in concert with known Darwinian mechanisms to channel possible directions of evolutionary change "from the inside" along pathways of variation that record constraints of history or principles of physical construction».

[84] Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit, p. 320-321.

[85] Ivi, pp. 323-325.

[86] Cfr. Mayr, *Animal Species and Evolution*, cit., pp. 596 ss – anche se a rigore l'evoluzione a mosaico si collega al notoriamente vago concetto di pre-adattamento, la versione che ne dà in questi anni Mayr è marcamente adattazionistica: «During the shift into a new adaptive zone, one structure or structural complex is usually under particularly strong selection pressure» ed evolve dunque «very rapidly while all other lag behind».

l'intrinseca coesione, veniva così ascritta al fattore esterno della selezione piuttosto che alla sua architettura intrinseca.

Sulla scorta di questa definizione, è possibile invertire la diagnosi di Bolk: sono i tratti pedomorfici ad essere adattamenti. Il principio di dissociabilità è responsabile del fatto che non tutti i tratti distintivi umani siano fetalizzati, o pedomorfici; vi è piuttosto un «equilibrio tra pedomorfosi e gerontomorfosi in diverse parti del corpo» ed è questo che produce la «forma distintiva dell'uomo»[87]. La forma organica che ne risulta non è dunque armoniosa, ma tuttavia funzionale: «i nostri tratti pedomorfici sono un insieme di adattamenti coordinati dalla loro comune causa efficiente, il ritardo dello sviluppo», che è il tratto distintivo dell'evoluzione umana[88].

Quando si tratta però di spiegare il vantaggio selettivo della neotenia, la sua *funzione* risulta tutt'altro che "immediata", vagamente collegata com'è a un «insieme di conseguenze potenziali»*:* dimensioni maggiori, aumento del volume del cervello, e nel caso dell'uomo funzionalità a forme di socializzazione avanzata[89]. Questa accezione di adattamento risulta non solo lontana dalla immediatezza della strategia ecologica, ma appare quasi più vicina a quel «tipo di selezione di livello superiore, non per la sopravvivibilità ma per l'evolvibilità» proposta da Dawkins nel 1989[90], che alla Sintesi Moderna.

Nonostante l'evidente difficoltà di Gould a mantenersi nel 1977 all'interno del paradigma adattazionistico che connotava il concetto di Mayr di "evoluzione a mosaico" (significativamente assente nella versione originale di de Beer), siamo tuttavia ancora lontani dal saggio *I pennacchi di San Marco*, scritto con Lewontin due anni dopo: dagli *spandrels*, dalla potenziale portata direzionale dei vincoli nell'evoluzione e dal monito che «non si deve confondere il fatto che una struttura è usata in un dato modo […] con la ragione evolutiva primaria per la sua esistenza e conformazione»[91].

---

[87] Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., p. 327; versione originale cit., p. 364; si tratta qui di una citazione da A.A. Abbie, *Timing in human evolution*, in «Proceedings of the Linnean Society New South Wales», 83, 1958, p. 202.

[88] Ivi, pp. 328 e 356.

[89] Ivi, p. 328; sui "vantaggi" adattivi cfr. anche pp. 356 ss.

[90] Cfr. R. Dawkins, *The Evolution of Evolvability*, in *Artificial Life*, a cura di C. Langton, Addison-Wesley, Redwood City 1989, p. 218.

[91] S.J. Gould, R.C. Lewontin, *The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A critique of the Adaptationist Programme*, in «Proceedings of the Royal Society of

Rispetto a questi sviluppi, *Ontogenesi e filogenesi* sembra evidenziare tutta la drammaticità di un momento di transizione, in cui la visione adattazionista dell'evoluzione a mosaico di Mayr comincia a venire incrinata dall'interno, e lascia emergere sinanche qualche 'spandrel', come per esempio il mento umano, carattere inspiegabile in termini sia di accelerazione che di ritardo. Esso è piuttosto il prodotto secondario della mera meccanica dello sviluppo: «non abbiamo nessun gene per il mento pronunciato […] il mento emerge solo perché nella mandibola una parte ha subito un ritardo più marcato nello sviluppo rispetto a un'altra»[92].

Eterocronia ed evo-devo

Cosa muove le lancette dell'orologio eterocronico? Quali sono le cause dei processi dissociativi che alterano il *timing* dei processi morfogenetici nell'evoluzione dello sviluppo?

La risposta della genetica fisiologica degli anni '30 del '900 ai fenomeni di allometria ed eterocronia era stata cercata, muovendo da Goldschmidt, nelle alterazioni dei tassi di attività di geni coinvolti nello sviluppo. Alterazioni anche minime in quelli che Julian Huxley battezzò *rate genes* potevano sortire effetti morfogenetici importanti. De Beer, con l'autorevole sostegno di Haldane, poteva porre alla base dell'eterocronia l'alterazione del tasso di azione dei geni, da cui consegue l'alterazione del «tempo in cui compare una determinata struttura»[93]. Un cambiamento genetico minimo - dunque di principio compatibile con gli assunti della Sintesi - poteva innescare una cascata di effetti fenotipici di grandi dimensioni, giustificando la rilevanza macroevolutiva delle alterazioni che avevano luogo

London», B205, 1979, p. 587.

[92] Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., p. 343.

[93] de Beer, *Embryos and ancestors*, 1940, cit. p. 18. Sin da *Embryology and Evolution*, cit., de Beer fa riferimento a R. Goldschmidt, *Einige Materialien zur Theorie der abgestimmten Reaktionsgeschwindigkeiten*, in «Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsmechanik» 98, 1923, pp. 292-313. Dal 1940, viene aggiunto alla argomentazione J.B.S. Haldane, *The Time of Action of Genes and its Bearing on some Evolutionary Problems*, in «American Naturalist», 66, 1932, pp. 5-24 – ma a differenza di Haldane, de Beer non parla esplicitamente di "mutazione" dei *rate genes* come causa dell'eterocronia.

nelle prime fasi dello sviluppo[94].

Ma nel 1977, altre spiegazioni erano ormai accessibili, a partire dalla distinzione tra geni strutturali e regolatori di Jacob e Monod, con il modello di regolazione genica eucariote di Britten e Davidson, e il saggio seminale di King e Wilson del 1975, dove si sottolineava il ruolo cruciale dei geni regolatori nell'evoluzione della forma, e differenze nei tempi di espressione genica venivano invocate per spiegare la distanza morfologica tra scimpanzé ed umani; un esito ribadito e generalizzato nel celebre saggio di Jacob, *Evoluzione e bricolage*[95]. Nella conclusione di *Ontogenesi e filogenesi*, Gould si confronta con queste scoperte e intuisce, seppure nel «vuoto virtuale […] della conoscenza sulla genetica dello sviluppo allora disponibile»[96], che anche il meccanismo dell'eterocronia sarà svelato dagli studi sulla regolazione. «I dati dell'eterocronia sono dati sulla regolazione […] la mia previsione è che questo dibattito costituirà il tema principale della biologia evolutiva degli anni '80»[97]. Una profezia che ha trovato piena conferma in evo-devo, assumendo la forma di un vero e proprio paradigma cis-regolatorio dell'evoluzione fenotipica, che, seppure rivisto e non incontestato, è tuttora dominante[98].

Tuttavia, sarà proprio la identificazione dei "meccanismi" su scala mole-

[94] A differenza della macromutazione "sistemica" di Goldschmidt, la seconda forma da lui proposta, o "developmental macromutation", fu accolta in parte nell'ortodossia della Sintesi Moderna. Cfr. M.R. Dietrich, *Macromutation*, in *Keywords in Evolutionary Biology*, a cura di E.F. Keller e E.A. Lloyd, Harvard University Press, Cambridge MA 1992, p. 199, e G. Theissen, *From Evolutionary Morphology to the Modern Synthesis and "Evo-Devo". The proper place of hopeful monsters in evolutionary biology*, in «Theory in Biosciences», 124, 2006, pp. 349-369.

[95] Cfr. F. Jacob, J. Monod, *Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins*, in «Journal of Molecular Biology», 3, 1961, pp. 318-356; R.J. Britten, E.H. Davidson, *Gene Regulation for Higher Cells: A Theory*, in «Science», 165, 1969, pp. 349-357; Wilson, King, *op. cit.*; F. Jacob, *Evolution and Tinkering*, in «Science», 196, 1977, pp. 1161-1166.

[96] Gould, *Ontogeny and Phylogeny – Revisited and Reunited*, cit., p. 278.

[97] Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., p. 365; versione originale cit., p. 408.

[98] La regolazione in cis è operata da elementi della sequenza di DNA non codificanti che regolano la trascrizione del gene codificante fisicamente contiguo, mentre fattori agenti in trans possono regolare geni anche molto distanti, legandosi alla loro sequenze cis-agenti. Tra le ricognizioni critiche recenti sul tema, cfr. G.A. Wray, *The evolutionary significance of cis-regulatory mutations*, in «Nature Review Genetics», 8, 2007, pp. 206–216 e D.L. Stern, V. Orgogozo, *The Loci of Evolution: How Predictable is Genetic Evolution?*, in «Evolution», 62(9), 2008, pp. 2155-2177.

colare a complicare il quadro, fino a ridimensionare bruscamente il concetto di eterocronia di Gould.

Alla luce della ricerca evo-devo, infatti, l'eterocronia nella definizione di Gould, tutta situata sul livello globale dell'organismo, non risulterà più tanto un *processo*, né un meccanismo causale universale dei cambiamenti ontogenetici rilevanti per l'evoluzione, quanto un *pattern* che può corrispondere a tipi molto diversi di dissociazioni, alterazioni in sistemi di controllo distribuiti su scale assai diverse, nelle quali l'effetto temporale dell'eterocronia può essere causato da processi del tutto indipendenti dal tempo[99]. «Risultati eterocronici possono sorgere da altri tipi di dissociazioni: dissociazioni in termini di numero di cellule, di crescita quantitativa, di direzione di crescita, di nuovi contatti tra cellule o connessioni in vie neuronali, o funzioni espresse in nuove localizzazioni»[100]. Eterocronie "non-morfologiche", che non concernono le variabili indipendenti di dimensioni e forma, «avvengono a tutti i livelli di organizzazione, inclusi processi molecolari e cellulari». Rispetto alle eterocronie sulla scala globale, è inoltre più frequente il caso delle eterocronie "locali": «eterocronie che avvengono entro determinate regioni ristrette e esibiscono dissociazioni temporali in relazione ad altre strutture nel dominio localizzato di azione» e che vanno dunque valutate «entro un sistema di riferimento locale»[101].

La categoria di eterocronia applicata a livello dell'intero organismo non solo è limitante, ma rischia di indurre in indebite semplificazioni. Raff lo spiega attaccando il quadro esplicativo della neotenia umana proposto da Gould. La scala molecolare rivela ad esempio che i tratti apparentemente pedomorfici che si riscontrano nel cranio umano si formano per vie di sviluppo del tutto diverse da quelle degli altri primati; ma anche le differenze anatomiche tra il cervello umano e quello dei primati non sono riconducibili alla semplice persistenza di una forma ancestrale giovanile in età adulta. La critica di Raff non inficia l'assunto generale della neotenia umana, ma sposta e moltiplica i livelli di analisi a cui ricercare le eterocro-

[99] Cfr. Ch.P. Klingenberg, *Heterochrony and Allometry: The Analysis of Evolutionary Change in Ontogeny*, in «Biological Reviews», 73, 1998, p. 82.

[100] R.A. Raff, *The Shape of Life: Genes, Development, and the Evolution of Animal Form*, Chicago University Press, Chicago 1996, pp. 96, 190, 266-267, 282-284.

[101] R.A. Raff, G.A. Wray, *op. cit.*, p. 416.

nie, e inevitabilmente complica e rende assai più indiretti i loro esiti sulla morfologia[102].

Nella prospettiva "matura" di evo-devo, rappresentata dal libro di Raff che Gould stesso definì nel 2002 «il più importante libro generale su evo-devo scritto nell'ultima decade»[103], l'eterocronia diviene un caso speciale del ben più centrale principio della *dissociabilità*.

> Per quanto ogni ontogenesi appaia inevitabilmente e inestricabilmente orchestrata nel suo flusso, essa non è un unico processo […] le ontogenesi contengono fasci di processi indipendenti e semi-indipendenti […] L'intero comincia da un unico punto, la fecondazione, con uno o pochi processi, ma si espande poi in una serie di vie parallele. Alcune influenzano poi le altre attraverso induzione o meccanismi di segnalazione. Tuttavia, se le vie parallele non sono completamente collegate tra di loro, una può essere cambiata senza influenzare le altre. Un simile cambiamento […] risulta in una dissociazione ontogenetica. Se questa dissociazione consente la produzione di un embrione capace di sopravvivere, può servire da punto di partenza per l'evoluzione di una nuova ontogenesi[104].

La dissociabilità si basa dunque sulle alterazioni dinamiche del *parallel processing* che ha luogo nello sviluppo, e che è reso possibile da un principio architettonico più profondo, «tratto ineluttabile dell'ordine biologico», garante della evolvibilità dei sistemi biologici complessi, la *modularità*, che Raff per primo stigmatizza a livello dello sviluppo[105].

È l'enfasi che *Ontogenesi e filogenesi* pone sulla *dissociabilità* a rappresentare, a mio avviso, un punto di svolta, di inversione di tendenza rispetto a una visione conservativa dello sviluppo. Una visione che riflette, notava Gould, l'immagine degli organismi di Cuvier, «come sistemi integrati in modo sublime, che cambiano sempre mantenendo una correlazione perfetta», e che aveva costituito non a caso «il primo grande argomento

---

[102] La spiegazione neotenica era stata peraltro già ritenuta insufficiente da insigni neurobiologi, come J.P. Changeux, *L'homme neuronal*, Fayard, Paris 1983, pp. 343 ss; cfr. anche M.L. McKinney, *Heterochrony: Beyond words*, in «Paleobiology», 25, 1999, pp. 149 –153; C.P.E. Zollikofer, M.S. Ponce, *The evolution of hominin ontogenies*, in «Seminars in Cell & Developmental Biology», 21, 2010, pp. 441–452; M. Somela *et al.*, *Transcriptional neoteny in the human brain*, in «Proceedings of the National Academy of Sciences USA», 106(14), 2009, pp. 5743-5748.

[103] Gould, *The Structure*, cit., p. 1089.

[104] Raff, *op. cit.*, pp. 23, 261, 260.

[105] Ivi, pp. 334 e 325.

contro l'evoluzione»[106]. In questa nuova, radicale visione della scomponibilità del vivente, l'integrazione dell'organismo non è più surrettiziamente presupposta come un *explanans*, ma diviene un *explanandum*, che richiede l'integrazione nel quadro esplicativo della teoria evoluzionistica delle proprietà auto-organizzative dei sistemi dinamici complessi.

[106] Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit. p. 211; versione originale cit., p. 234; Id., *Ontogeny and Phylogeny – Revisited and Reunited*, cit., p. 275. L'anno successivo a *Ontogenesi e filogenesi*, Lewontin ridiscute il concetto di adattamento a partire dalla dissociabilità a livello morfologico, o «quasi-indipendenza dei caratteri nel processo evolutivo», senza la quale «gli organismi come li conosciamo non potrebbero esistere perché l'evoluzione adattiva sarebbe stata impossibile» (R.C. Lewontin, *Adaptation,* in «Scientific American», 239(3), 1978, p. 169).

De Beer, Gould, Raff e oltre: riflessioni sull'eterocronia

Alessandro Minelli

Ontogenesi e filogenesi: le 'leggi' e le loro eccezioni

Nella sua opera del 1828, con la quale apriva magistralmente la strada agli studi di embriologia comparata, Karl Ernst von Baer[1] riassumeva, sotto forma di 'legge dello sviluppo', le regolarità che aveva osservato nel corso dei suoi studi su specie rappresentative dei principali gruppi dei Vertebrati. Una di queste regolarità era particolarmente importante, al punto da diventare successivamente argomento di dibattiti che sarebbero continuati fino ai nostri giorni, pur con diverse formulazioni e attraverso una ridefinizione dei termini in gioco. Si tratta dell'osservazione che gli embrioni dei vertebrati più diversi sono alquanto simili tra loro durante gli stadi precoci dello sviluppo e divergono progressivamente durante gli stadi successivi, acquistando a poco a poco i caratteri che permettono di assegnarli senza ambiguità alle diverse classi, dapprima, e poi ai diversi ordini, fino a lasciar distinguere i primi segni della loro appartenenza a una particolare specie.

In questa progressione ontogenetica nella comparsa dei caratteri diagnostici dei raggruppamenti sistematici di livello progressivamente subordinato non c'è alcun riferimento al divenire evolutivo delle specie – né possiamo aspettarcelo, vista la data di pubblicazione dell'opera, che precede di oltre trent'anni l'*Origin of Species* di Darwin.

Egualmente estranea ad ogni considerazione 'trasformista,' a dispetto dell'aggiunta di una comparazione nella dimensione del tempo geologico, era l'osservazione di Louis Agassiz – egualmente esperto in embriologia e

[1] K.E. von Baer, *Über Entwicklungsgeschichte der Thiere: Beobachtung und Reflexion,* Bornträger, Königsberg 1828, vol. 1.

in paleontologia – secondo la quale la progressione temporale dei caratteri che si osserva lungo lo sviluppo ontogenetico di alcuni pesci trova una buona corrispondenza nella successione delle forme dei rappresentanti fossili del medesimo gruppo di pesci, dal più antico al più recente[2].

Un'esplicita correlazione fra successione di forme lungo lo sviluppo dell'individuo e successione delle forme adulte in una sequenza genealogica compare infine con Haeckel (1866), in una delle prime opere in cui la visione evoluzionistica darwiniana viene utilizzata per ricostruire i possibili rapporti di parentela fra i diversi gruppi dei viventi[3]. Nella *Generelle Morphologie der Organismen*, infatti, Haeckel enuncia il suo *biogenetisches Grundgesetz* (principio fondamentale, o 'legge', della genesi delle forme), secondo il quale l'ontogenesi, lo sviluppo dell'individuo, ricapitola la filogenesi, cioè la storia della specie attraverso la serie dei suoi antenati.

Haeckel, peraltro, era un naturalista troppo esperto per ignorare che la corrispondenza fra ontogenesi e filogenesi non risponde sempre e con fedeltà a questo principio. Vi sono, infatti, esempi di strutture nuove che nel corso della storia evolutiva hanno fatto la loro comparsa in stadi precoci dello sviluppo, piuttosto che aggiungersi alla fine, in coda ad una serie di stadi che ricapitolano in forma abbreviata la successione delle forme adulte dei loro antenati, come previsto appunto dal principio biogenetico fondamentale. Oltre a questi esempi di *cenogenesi* (pensiamo, ad esempio, al dente dell'uovo, mediante il quale i piccoli di molti rettili si affacciano al mondo esterno, rompendo il guscio che fino a quel momento li aveva tenuti prigionieri), ci sono anche i casi di *eterocronia*, nei quali l'ordine degli eventi, nella sequenza ontogenetica, non segue esattamente la successione con cui i nuovi caratteri sono comparsi nel corso dell'evoluzione: in particolare, ci sono i casi in cui nel discendente compaiono innovazioni che non riguardano l'adulto, bensì uno stadio giovanile, se non addirittura embrionale.

All'inizio del Novecento, queste eccezioni al principio biogenetico di Haeckel forniscono argomenti molto importanti agli studiosi che, come Wal-

[2] Si veda, ad esempio, L. Agassiz, *Twelve lectures on comparative embryology*, Henry Flanders, Boston 1849.

[3] E. Haeckel, *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*, vol. 1*: Allgemeine Anatomie der Organismen*, Reimer, Berlin 1866.

ter Garstang[4], si adoperano per dimostrarne l'inapplicabilità. Tuttavia, una volta che gli zoologi (i botanici sembrano sostanzialmente disinteressarsene) hanno imparato a prendere le distanze dalla semplicistica generalizzazione suggerita dal principio haeckeliano della ricapitolazione, l'eterocronia diventa a sua volta argomento di indagine legittimo e potenzialmente importante.

Eterocronia 'classica', da Gavin de Beer a Stephen J. Gould e Pere Alberch

A determinare questa svolta sono i piccoli ma succosi libri di sir Gavin de Beer[5], nei quali l'eterocronia è definita come il cambiamento, nel rapporto antenato-discendente, dei tempi secondo cui lo sviluppo somatico si relaziona con il raggiungimento della maturità sessuale. Le possibili relazioni temporali fra ontogenesi e filogenesi permettono a de Beer di distinguere modalità diverse di eterocronia (ritardo, neotenia, ipermorfosi, riduzione, accelerazione), che si aggiungono ad altre modalità non eterocroniche (cenogenesi, variazione nell'adulto e deviazione) di scostamento dal modello ideale della ricapitolazione secondo Haeckel.

Le limitate conoscenze allora disponibili in materia di meccanismi dello sviluppo non permettono ancora di affrontare uno studio causale di questi diversi pattern eterocronici. Tuttavia, almeno sul piano della morfologia comparata si aprono nuovi promettenti scenari. Si va alla ricerca, per esempio, di casi – forse meno rari di quanto non si sospettasse in precedenza – in cui un gruppo di specie morfologicamente simili allo stato adulto mostra un grado notevole di diversità allo stadio larvale, se non addirittura allo stadio embrionale. Paradigmatico diventa il caso delle farfalle notturne del genere *Acronicta*, i cui bruchi divergono fra loro in modo clamoroso, mentre gli adulti delle diverse specie appaiono invece molto simili.

Molto più interessanti, però, sono gli scenari evolutivi suggeriti dalla *progenesi*, una forma di eterocronia in cui la maturità sessuale viene raggiunta in corrispondenza di uno stadio assai precoce di sviluppo somatico[6]. Ancor

[4] W. Garstang, *The theory of recapitulation: A critical restatement of the biogenetic law*, in «Journal of the Linnean Society, Zoology», 35, 1922, pp. 81-101.

[5] G.R. de Beer, *Embryology and evolution*, Clarendon Press, Oxford 1930; Id., *Embryos and ancestors*, Clarendon Press, Oxford 1940 (terza ed., 1958).

[6] W. Westheide, *Progenesis as a principle in meiofauna evolution*, in «Journal of Natural

oggi si ritiene molto probabile che l'organizzazione corporea molto semplice, e talvolta quasi larvale, di molti minuscoli anellidi – soprattutto fra quelli che vivono negli interstizi fra i granelli di sabbia dei fondali marini – sia l'effetto di una loro evoluzione per progenesi da antenati nei quali la maturità sessuale era raggiunta ad uno stadio di differenziamento somatico molto più avanzato. L'ipotetica origine progenetica di altri gruppi zoologici, peraltro, è stata smentita dagli studi più recenti. È il caso, ad esempio, degli insetti, per i quali si è a lungo suggerita una possibile derivazione da antenati dal corpo lungo, con molte paia di zampe. Suggestiva, in proposito, sembrava essere l'organizzazione corporea del primo stadio giovanile di quasi tutti i millepiedi (diplopodi), che possiede solo tre paia di zampe, proprio come gli insetti[7]. Le moderne ricerche di sistematica molecolare hanno però dimostrato che la parentela fra insetti e miriapodi è molto lontana; gli insetti, infatti, sono imparentati più strettamente con i crostacei piuttosto che con i miriapodi e, molto probabilmente, si devono addirittura considerare come un gruppo specializzato di crostacei[8]. Ma questo non significa che l'eterocronia abbia perduto il suo valore negli studi filogenetici. Su questo argomento ritornerò più avanti.

I libri di de Beer hanno avuto un certo successo, che dagli anni '30 del Novecento si è prolungato fino agli ultimi anni '50, ma è probabile che l'interesse per i rapporti fra ontogenesi e filogenesi, per l'eterocronia in particolare, si sarebbe sopito per molto tempo, se nel 1977 non fosse uscito il libro di Stephen Jay Gould, intitolato appunto *Ontogeny and Phylogeny*[9]. Preceduta da un'accurata rivisitazione storica dell'argomento, troviamo infatti in quest'opera un'ampia trattazione sul tema, in cui Gould riprende e riformula la classificazione dei modelli di eterocronia già proposta da de Beer e la illustra con una serie di rappresentazioni grafiche nelle quali le variazioni filogenetiche dei tempi di maturazione somatica e sessuale vengono visualizzate mediante lo spostamento di due lancette su una sorta di

History», 21, 1987, pp. 843-854.

[7] W. Dohle, *Myriapoda and the ancestry of insects*, The Charles H Brookes Memorial Lecture, Manchester Polytechnic, Manchester 1988.

[8] Si veda, ad esempio, G. Giribet, G.D. Edgecombe, *The Arthropoda: a phylogenetic framework*, in *Arthropod biology and evolution – molecules, development, morphology*, a cura di A. Minelli, G. Boxshall, G. Fusco, Springer, Berlin 2013, pp. 17-40.

[9] S.J. Gould, *Ontogeny and phylogeny*, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge MA 1977.

orologio che ne rappresenta la progressione in dimensioni e in complessità strutturale.

Di lì a poco, presso Gould compie i suoi studi di dottorato un giovane catalano, Pere Alberch[10], che si appassiona a questi argomenti, e nel 1979 esce un loro importante lavoro[11], al quale collaborano anche George Oster e David Wake, nel quale le eterocronie vengono analizzate in riferimento alle tre possibili dimensioni del cambiamento temporale: (1) il momento di inizio di un determinato processo ontogenetico (ad es., la formazione del cuore, o l'ossificazione di una determinata cartilagine), momento che può essere anticipato o posticipato; (2) il momento in cui un processo ontogenetico termina, e che a sua volta può essere anticipato o ritardato; (3) la velocità alla quale un processo ontogenetico decorre, velocità che può essere aumentata o diminuita. Corrispettivamente, Alberch et al. (1979) ottenevano sei diversi pattern, nel confronto fra la condizione derivata e la condizione di origine: anticipazione e ritardo; ipermorfosi e ipomorfosi; decelerazione e accelerazione.

Fossili ed embrioni

Mentre l'embriologia classica si trasformava sempre più decisamente in embriologia sperimentale e si apprestava a fare proprie le tecniche molecolari che sarebbero presto culminate nella moderna genetica dello sviluppo, gli studi di Gould e di Alberch sull'eterocronia suscitarono innanzitutto un particolare interesse presso una comunità scientifica che doveva forzatamente accontentarsi di lavorare sul piano della morfologia comparata, ma in compenso aveva accesso alla dimensione temporale del cambiamento filogenetico. Sono proprio i paleontologi, infatti, a fare propri i modelli e il linguaggio stesso di questi primi studi moderni sull'eterocronia. Di serie eterocroniche di fossili, in particolare, sono piene le pagine dei volumi e

[10] Si veda A. Etxeberria, L. Nuño de la Rosa, *A world of opportunity within constraint: Pere Alberch's early evo-devo*, in *Pere Alberch. The creative trajectory of an evo-devo biologist*, a cura di D. Rasskin-Gutman, M. De Renzi, Publicacions Universitat de València, València 2009, pp. 21-44.

[11] P. Alberch, S.J. Gould, G. Oster, D. Wake, *Size and shape in ontogeny and phylogeny*, in «Paleobiology», 5, 1979, pp. 296-317.

dei saggi di McKinney e McNamara[12].

Commentando, a distanza di un quarto di secolo, tale fervore di studi sull'argomento, si potrebbe osservare che è fin troppo facile registrare un'eterocronia. In fondo, se lasciamo fuori la rara comparsa di caratteri apparentemente nuovi[13], dei quali non si riesce a trovare un carattere corrispon-

[12] K.J. McNamara, *Heterochrony and phylogenetic trends*, in «Paleobiology», 8, 1982, pp. 130-142; Id., *Progenesis in trilobites*, in «Special Papers in Paleontology», 30, 1983, pp. 59-68; Id., *The role of heterochrony in the evolution of Cambrian trilobites*, in «Biological Reviews», 61, 1986, pp. 121-156; Id., *A guide to the nomenclature of heterochrony*, in «Journal of Paleontology», 60, 1986, pp. 4-13; Id., *Patterns of heterochrony in the fossil record*, in «Trends in Ecology and Evolution», 3, 1988, pp. 176-180; *Evolutionary trends*, a cura di K.J. McNamara, The University of Arizona Press, Tucson AZ 1990; *Evolutionary change and heterochrony*, a cura di K.J. McNamara, John Wiley & Sons, Chichester 1995; *Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach*, a cura di M.L. McKinney, Plenum Press, New York-London 1988; M.L. Mc Kinney, K.J. Mc Namara, L.G. Zachos, *Heterochronic hierarchies: application and theory in evolution*, in «Historical Biology», 3, 1990, pp. 269-287; M.L. Mc Kinney, K.J. Mc Namara, *Heterochrony. The evolution of ontogeny*, Plenum Press, New York-London 1991.

[13] La letteratura degli ultimi due decenni sulle innovazioni evolutive è molto estesa. Vanno citate almeno le opere seguenti: G.B. Müller, *Developmental mechanisms at the origin of morphological novelty: a side-effect hypothesis*, in *Evolutionary innovations*, a cura di M.H. Nitecki, University of Chicago Press, Chicago 1990, pp. 99-130; G.B. Müller, G.P. Wagner, *Novelty in evolution: restructuring the concept*, in «Annual Review of Ecology and Systematics», 22, 1991, pp. 229-256; Id., *Innovation*, in *Keywords and concepts in evolutionary developmental biology*, a cura di B.K. Hall e W.M. Olson, Harvard University Press, Cambridge MA 2003, pp 218-227; G.P. Wagner, *What is the promise of developmental evolution? Part I: Why is developmental biology necessary to explain evolutionary innovations?*, in «Journal of Experimental Zoology (Molecular Developmental Evolution)», 288, 2000, pp. 95-98; F. Galis, *Key innovations and radiations*, in *The character concept in evolutionary biology*, a cura di G.P. Wagner, Academic Press, San Diego 2001, pp. 581-605; G.B. Müller, S.A. Newman, *The innovation triad: an evodevo agenda*, in «Journal of Experimental Zoology (Molecular Developmental Evolution)», 304B, 2005, pp. 487-503; Id., *Origination of organismal form: beyond the gene in developmental and evolutionary biology*, MIT Press, Cambridge MA 2003; A. Minelli, G. Fusco, *Conserved vs. innovative features in animal body organization*, in «Journal of Experimental Zoology (Molecular Developmental Evolution)», 304B, 2005, pp. 520-525; A.C. Love, *Explaining evolutionary innovations and novelties: criteria of explanatory adequacy and epistemological prerequisites*, in «Philosophy of Science», 75, 2008, pp. 874-886; A.P. Moczek, *On the origins of novelty in development and evolution*, in «BioEssays», 30, 2008, pp. 432-447; M. Pigliucci, *What, if anything, is an evolutionary novelty?*, in «Philosophy of Science», 75, 2008, pp. 887-898; N. Shubin, C. Tabin, S. Carroll, *Deep homology and the origins*

dente nell'antenato, un po' tutti i cambiamenti osservabili lungo una linea evolutiva possono essere descritti in termini di eterocronia. Non stupisce quindi l'atteggiamento critico di molti biologi dello sviluppo, interessati ai meccanismi più che alle regolarità macroevolutive, che hanno spesso manifestato il loro disinteresse nei confronti dell'eterocronia. Del resto, come giustamente osservavano Raff e Wray[14], già nei confronti di una sequenza ontogenetica è necessario chiedersi, caso per caso, se e quando l'evento successivo è causalmente dipendente da quello che immediatamente lo precede.

È lo stesso Raff, tuttavia, a introdurre in quegli anni un modello sperimentale capace di legittimare perfettamente gli studi sull'eterocronia agli occhi dei biologi dello sviluppo. Anzi, un ottimo modello per accompagnare i primi passi di una disciplina che si muove proprio nella zona di confine fra la biologia dello sviluppo e la biologia evoluzionistica: quell'*evolutionary developmental biology*, per usare il fortunato titolo di un'opera di Brian Hall[15], oggi più nota sotto il nome abbreviato di *evo-devo*. Questo modello[16] è rappresentato da due specie di riccio di mare, molto simili fra loro allo stato adulto, che differiscono però in modo drammatico nelle di-

of evolutionary novelty, in «Nature», 457, 2009, pp. 818-823; I. Brigandt, A.C. Love, *Evolutionary novelty and the evo-devo synthesis: field notes*, in «Evolutionary Biology», 37, 2010, pp. 93-99; Id., *Conceptualizing evolutionary novelty: moving beyond definitional debates*, in «Journal of Experimental Zoology (Molecular Developmental Evolution)», 318B, 2012, pp. 417-427; A. Wagner, *The origins of evolutionary innovations. A theory of transformative change in living systems*, Oxford University Press, Oxford 2011; B.K. Hall, R. Kerne, *Levels of biological organization and the origin of novelty*, in «Journal of Experimental Zoology (Molecular Developmental Evolution)», 318B, 2012, pp. 428-437; T. Peterson, G.B. Müller, *What is evolutionary novelty? Process versus character based definitions*, in «Journal of Experimental Zoology (Molecular Developmental Evolution)», 320B, 2013, pp. 345-350.

[14] R.A. Raff, G.A. Wray, *Heterochrony: developmental mechanisms and evolutionary results*, in «Journal of Evolutionary Biology», 2, 1989, pp. 409-434.

[15] B.K. Hall, *Evolutionary developmental biology*, Chapman & Hall, London 1992.

[16] Si vedano ad esempio i lavori seguenti: J.J. Henry, R.A. Raff, *Evolutionary change in the process of dorsoventral axis determination in the direct developing sea urchin,* Heliocidaris erythrogramma, in «Developmental Biology», 141, 1990, pp. 55-69; G.A. Wray, R.A. Raff, *Rapid evolution of gastrulation mechanisms in a sea urchin with lecithotrophic larvae*, in «Evolution», 45, 1991, pp. 1741-1750; J.J. Henry, K.M. Klueg, R.A. Raff, *Evolutionary dissociation between cleavage, cell lineage and embryonic axes in sea urchin embryos*, in «Development», 114, 1992, pp. 931-938.

mensioni dell'uovo e nel decorso dello sviluppo embrionale e larvale.

Heliocidaris tuberculata, infatti, rilascia nell'acqua uova piccole, come sono quelle di quasi tutti i ricci di mare, mentre *H. erythrogramma* produce uova molto più grandi, assai ricche di tuorlo. In conseguenza di ciò, l'embrione di questa seconda specie non va incontro alla tipica sequenza di stadi embrionali che si osserva invece in *H. tuberculata* e alla fine dello sviluppo embrionale non si arriva alla formazione della tipica larva (echinopluteus) che si nutre di minuscoli organismi del plancton, bensì una larva informe, ancora piena di risorse alimentari a spese delle quali continua a vivere, fino al momento in cui al suo interno comincia ad abbozzarsi una copia in miniatura dell'adulto, similmente a quanto avviene nel pluteus di *H. tuberculata*. Data la grande affinità fra le due specie, nel caso di questi due ricci lo studio delle differenze eterocroniche nello sviluppo è stato affrontato anche attraverso l'esame dei loro ibridi, ottenuti in laboratorio, oltre che con l'appoggio delle tecniche genetiche e molecolari oggi disponibili.

Geni eterocronici

Questa operazione, però, ha avuto anche importanti conseguenze sulla stessa nozione di eterocronia. Inizialmente (in particolare, in de Beer e in Gould), l'eterocronia era intesa essenzialmente come il risultato di un'evoluzione indipendente dello sviluppo somatico rispetto alla progressione dell'individuo verso la maturità sessuale; ora, invece, si comincia a rubricare come eterocronico anche un cambiamento evolutivo basato sullo sfasamento temporale fra aspetti diversi dello sviluppo somatico, anche limitatamente a una singola fase dello sviluppo largamente precedente la maturazione sessuale[17].

In questo spirito, Bininda-Emons et al.[18] individuano, con riferimento ad un albero filogenetico dei vertebrati, linee evolutive in cui gli arti anteriori e

[17] R.A. Raff, B.A. Parr, A.L. Parks, G.A. Wray, *Heterochrony and other mechanisms of radical evolutionary change in early development*, in *Evolutionary innovations*, cit., pp. 71-98.

[18] O.R.P. Bininda-Emonds, J.E. Jeffery, M.R. Sánchez-Villagra, J. Hanken, M. Colbert, C. Pieau, L. Selwood, C. ten Cate, A. Raynaud, C.K. Osabutey, M.K. Richardson, *Forelimb-hind limb developmental timing across tetrapods*, in «BMC Evolutionary Biology», 7, 2007, p. 182.

posteriori si differenziano approssimativamente allo stesso tempo, accanto a linee in cui gli arti anteriori anticipano rispetto ai posteriori, o viceversa. Eterocronie vengono descritte anche a livello dello sviluppo embrionale, come nel caso di tre specie di *Drosophila* (*D. melanogaster*, *D. simulans* e *D. pseudoobscura*) che differiscono fra loro nel tempo in cui l'embrione passa dall'iniziale fase sinciziale alla successiva fase cellularizzata, e nel tempo di inizio della morfogenesi. Ma lo studio[19] in cui vengono descritte queste differenze è anche uno dei primi in cui si comincia a parlare di eterocronia molecolare. Questo termine va inteso, naturalmente, nel senso di eterocronia nell'espressione di un gene, e quindi dei processi che ne dipendono[20]. In realtà, i geni eterocronici erano già apparsi da qualche anno, nella letteratura scientifica, fin da quando Ruvkun et al.[21] avevano usato questa espressione per il gene *lin-14* di *Caenorhabditis elegans*; e di mutanti con effetto eterocronico si era parlato anche in riferimento alle piante, nello studio di Wiltshire et al.[22] su alcuni geni dello sviluppo nel pisello. Lavoro interessante, quest'ultimo, anche perché utilizzava la specie vegetale già resa famosa da Mendel con i suoi studi sull'ereditarietà del caratteri[23] per illustrare il ruolo di quei geni dello sviluppo la cui esistenza era stata già intuita da studiosi come Julian Huxley[24] e J.B.S. Haldane[25] e che ora, diventando accessibili all'indagine sperimentale, suggerivano di mettere fine,

[19] J. Kim, J.Q. Kerr, G. Min, *Molecular heterochrony in the early development of* Drosophila, in «Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America», 97, 2000, pp. 212-216.

[20] R.A. Raff, B.J. Sly, *Modularity and dissociation in the evolution of gene expression territories in development*, in «Evolution & Development», 2, 2000, pp. 102-113.

[21] G. Ruvkun, V. Ambros, A. Coulson, R. Waterston, J. Sulston, H.R. Horvitz, *Molecular genetics of the* Caenorhabditis elegans *heterochronic gene* lin-14, in «Genetics», 121, 1989, pp. 501-516; G. Ruvkun, J. Giusto, *The* Caenorhabditis elegans *heterochronic gene* lin-14 *encodes a nuclear protein that forms a temporal developmental switch*, in «Nature», 338, 1989, pp. 13-319.

[22] R.J.E. Wiltshire, I.C. Murfet, J.B. Reid, *The genetic control of heterochrony: evidence from developmental mutants of* Pisum sativum L., in «Journal of Evolutionary Biology», 7, 1994, pp. 447-465.

[23] G. Mendel, *Versuche über Pflanzen-Hybriden*, in «Verhandlungen des naturforschenden Vereines, Abhandlungen, Brünn», 4, 1866, pp. 3-47.

[24] J.S. Huxley, *Evolution, the modern synthesis*, Allen & Unwin, London 1942.

[25] J.B.S. Haldane, *The time of action of genes and its bearing on some evolutionary problems*, in «American Naturalist», 66, 1932, pp. 5-24.

dopo tanti anni di reciproca indifferenza, alla troppo lunga mancanza di dialogo fra biologia evoluzionistica e biologia dello sviluppo[26].

Modularità

Una fra le nozioni più importanti (ma anche controverse) emerse negli anni '90 dello scorso secolo, nell'ambito degli studi di biologia evoluzionistica dello sviluppo, è quella di *modularità*[27]. Non vi è dubbio che gli esseri viventi, gli animali più delle piante, sono sistemi integrati, nei quali le diverse parti sono strutturalmente e funzionalmente correlate, ma è anche vero che questa rete di correlazioni non è uniformemente stretta e rigida. Dal punto di vista evolutivo, ad esempio, dobbiamo riconoscere un rapporto funzionale piuttosto stretto fra l'allungamento del collo della giraffa e il potenziamento del muscolo cardiaco dello stesso animale, vista la necessità di garantire una buona irrorazione sanguigna anche al cervello, portato così in alto. È molto probabile, tuttavia, che la lunghezza della coda della giraffa non sia legata in maniera sensibile né alla lunghezza del collo, né alle dimensioni del cuore.

Anche dal punto di vista dello sviluppo, mentre è del tutto plausibile (e in alcuni casi positivamente dimostrata) un'interdipendenza dei processi ontogenetici che danno origine a due diverse parti del corpo, è altrettanto plausibile (e in alcuni casi sperimentalmente accertato) che alcuni processi morfogenetici siano largamente indipendenti da quanto avviene in altra parte dell'embrione. Di conseguenza, possiamo attenderci che singole strutture corporee possano comportarsi, in prospettiva evolutiva, come moduli indipendenti: i processi di sviluppo che danno loro origine potranno, per esempio, anticipare o ritardare, rispetto al processi responsabili della formazione di altri moduli, purché la nuova sequenza ontogenetica superi il vaglio della selezione. Un'organizzazione modulare sembra dun-

[26] Su quest'ultimo argomento si veda R. Amundson, *The changing role of the embryo in evolutionary thought: roots of evo-devo*, Cambridge University Press, Cambridge 2005.

[27] G. Schlosser, *Modularity and the units of evolution*, in «Theory in Biosciences», 121, 2002, pp. 1-80; *Modularity in development and evolution*, a cura di G. Schlosser, G.P. Wagner, University of Chicago Press, Chicago 2004; *Modularity: Understanding the development and evolution of natural complex systems*, a cura di W. Callebaut e D. Rasskin-Gutman, MIT Press, Cambridge MA 2005.

que essere il presupposto per il manifestarsi di un'eterocronia.

Eterocronia e ricostruzione della filogenesi

All'inizio di questo secolo si è verificato un progresso significativo nell'uso dell'eterocronia come fonte di dati per la ricostruzione filogenetica[28]. Ciò è avvenuto a seguito di uno spostamento dell'attenzione dall'*eterocronia di crescita* all'*eterocronia di sequenza,* per utilizzare la terminologia introdotta da Smith[29]. Quasi tutta la letteratura tradizionale sull'argomento prende in considerazione l'eterocronia di crescita, cioè i cambiamenti evolutivi nelle relazioni tra forma (espressione dello sviluppo somatico) e dimensioni (indicative della progressione verso la maturità sessuale). Tuttavia, molti cambiamenti evolutivi che interessano i processi di sviluppo non sono cambiamenti di forma o di dimensioni. Per questo motivo Smith[30] e Velhagen[31] hanno suggerito un approccio diverso, che prende il nome di *eterocronia di sequenza* e che studia le variazioni di posizione di un evento (ad es., la comparsa del primo abbozzo di cuore) rispetto ad altri eventi, lungo il decorso dello sviluppo.

Sono state proposte diverse tecniche per analizzare le eterocronie di sequenza. Nello sviluppo di un animale (o di una pianta), due eventi A e B possono verificarsi in uno dei seguenti ordini: (i) A avviene prima di B, (ii) A e B sono simultanei, o (iii) A avviene dopo B. A queste relazioni tem-

[28] A. Minelli, E. Negrisolo, G. Fusco, *Reconstructing animal phylogeny in the light of evolutionary developmental biology*, in *Reconstructing the tree of life: taxonomy and systematics of species rich taxa*, a cura di T.R. Hodkinson e J.A.N. Parnell, Taylor and Francis - CRC Press, Boca Raton FL 2007, pp 177-190; A. Minelli, *Evo-devo and its significance for animal evolution and phylogeny*, in *Evolutionary developmental biology of invertebrates*, a cura di A. Wanninger, Springer, Berlin, in corso di stampa.

[29] K.K. Smith, *Heterochrony revisited: the evolution of developmental sequences*, in «Biological Journal of the Linnean Society», 73, 2001, pp. 169-186.

[30] K.K. Smith, *Integration of craniofacial structures during development in mammals*, in «American Zoologist», 36, 1996, pp. 70-79; Id., *Sequence heterochrony and the evolution of development*, in «Journal of Morphology», 252, 2002, pp. 82-97; Id., *Time's arrow: heterochrony and the evolution of development*, in «International Journal of Developmental Biology», 47, 2003, pp. 613-621.

[31] W.A. Velhagen, *Analyzing developmental sequences using sequence units*, in «Systematic Biology», 46, 1997, pp. 204-210.

porali che caratterizzano ciascuna coppia di eventi viene dato un punteggio numerico. I dati vengono quindi riuniti in una matrice che può essere analizzata con metodi molto simili a quelli in uso nell'analisi filogenetica. Il problema principale da affrontare, naturalmente, sta nell'individuare, all'interno di una sequenza ontogenetica, eventi sostanzialmente indipendenti tra loro.

Coda

A quasi venticinque anni di distanza da *Ontogeny and Phylogeny*, Gould è ritornato sul tema dell'eterocronia, in uno dei suoi ultimi articoli[32]. Una nota molto critica e insolitamente astiosa, in cui Gould prendeva nettamente le distanze dalla maggior parte degli autori che avevano scritto dopo di lui sull'argomento. Lamentava, infatti, quello che ai suoi occhi appariva come uno stravolgimento della legittima nozione di eterocronia, fondata – su una tradizione che attraverso de Beer risaliva a Haeckel, come ho ricordato all'inizio – sulla constatazione di un disaccoppiamento, in scala evolutiva, fra maturazione sessuale e sviluppo somatico. In particolare, Gould rifiutava l'estensione della nozione di eterocronia a quella che proprio in quegli anni stava emergendo come eterocronia di sequenza. Ma erano anche gli anni in cui un'altra importante nozione della biologia comparata veniva più volte ridefinita e ridiscussa: la nozione di omologia[33]. Era troppo tardi, ormai, per riportare il discorso sull'eterocronia entro le linee in cui si era incanalato nei primi anni dopo la pubblicazione di *Ontogeny and Phylogeny*, così come sarebbe stato impossibile, alla fine del Novecento, parlare di omologia come se non fosse mai nata la sistematica cladistica[34], o come se il problema non fosse mai stato affrontato

[32] S.J. Gould, *Of coiled oysters and big brains: how to rescue the terminology of heterochrony, now gone astray*, in «Evolution & Development», 2, 2000, pp. 241-248.

[33] Per un'analisi storica del rapporto fra le due nozioni, si veda I. Brigandt, *Homology and heterochrony: The evolutionary embryologist Gavin Rylands de Beer (1899–1972)*, in «Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution», 306B, 2006, pp. 317-328.

[34] W. Hennig, *Phylogenetic systematics*, University of Illinois Press, Urbana IL 1966.

in termini di meccanismi di sviluppo[35] e, finalmente, in chiave evo-devo[36].

In termini più generali, peraltro, Gould aveva ragione nell'affermare che non tutto ciò che in quegli anni veniva descritto come eterocronia meritava realmente di essere rubricato sotto questo nome. In molti casi, la dimensione temporale era solo implicitamente coinvolta e ciò che veniva descritto erano solo variazioni di rapporti dimensionali, degni piuttosto di essere descritti come fenomeni di allometria[37]. Questa ingiustificata estensione del termine perdura ancor oggi, soprattutto in lavori di botanica dove l'eterocronia compare solo nel titolo. C'è da auspicare che la rinnovata attenzione all'opera di Gould, sollecitata in Italia dalla lungamente attesa pubblicazione di una traduzione di *Ontogeny and Phylogeny*, porti con sé anche un'attenta e critica prosecuzione degli studi in materia di eterocronia.

---

[35] G.P. Wagner, *The origin of morphological characters and the biological basis of homology*, in «Evolution», 43, 1989, pp. 1157-1171; Id., *Homology and the mechanisms of development*, in *Homology: The hierarchical basis of comparative biology*, a cura di B.K. Hall, Academic Press, New York 1994, pp. 273-299; B.K. Hall, *Homology and embryonic development*, in «Evolutionary Biology», 28, 1995, pp. 1-37; J. Bolker, R.A. Raff, *Developmental genetics and traditional homology*, in «BioEssays», 18, 1996, pp. 489-494; E. Abouheif, *Developmental genetics and homology: A hierarchical approach*, in «Trends in Ecology and Evolution», 12, 1997, pp. 405-408; A. Minelli, *Molecules, developmental modules and phenotypes: a combinatorial approach to homology*, in «Molecular Phylogenetics and Evolution», 9, 1998, pp. 340-347; M.D. Laubichler, *Homology in development and the development of the homology concept*, in «American Zoologist», 40, 2000, pp. 777-788; S.F. Gilbert, J.A. Bolker, *Homologies of process and modular elements of embryonic construction*, in *The character concept*, cit., pp. 437-456; G. Scholtz, *Homology and ontogeny: Pattern and process in comparative developmental biology*, in «Theory in Biosciences», 124, 2005, pp. 121-143.

[36] I. Brigandt, *Homology in comparative, molecular, and evolutionary developmental biology: The radiation of a concept*, in «Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution», 299B, 2003, pp. 9-17; A. Minelli, G. Fusco, *Homology*, in *The Philosophy of Biology: A Companion for Educators*, a cura di K. Kampourakis, Springer, Dordrecht 2013, pp. 289-322.

[37] C.P. Klingenberg, *Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny*, in «Biological Reviews», 73, 1998, pp. 70-123.

Stephen Jay Gould, Pere Alberch e il modello-orologio dell'eterocronia: incontro e divergenza alle origini di evo-devo

Emanuele Serrelli

Evo-devo, la biologia evoluzionistica dello sviluppo, forse per il grande interesse che oggi riscuote, ci offre un esempio particolarmente evidente delle aporie e delle *bagarre* intellettuali che sorgono quando si tentino di ricostruire le origini storiche di un campo di studi. A quanti scienziati, vissuti in decenni e anche secoli diversi, viene assegnato il ruolo di 'fondatore' o quello di 'precursore' di evo-devo o, controintuitivamente, entrambi i ruoli! Quante date di nascita vengono proposte per evo-devo! E quante idee differenti si confrontano su che cosa sia evo-devo rispetto ad altri campi, teorie, approcci, visioni!

Una ricostruzione tra le tante, di Miquel De Renzi[1], fa notare come la separazione tra le agende di paleontologi ed embriologi nel ventesimo secolo sia stata una condizione derivata rispetto alla grande affinità tra i due campi che era invece evidente nell'Ottocento. Per De Renzi, embriologia e paleontologia erano sempre state accomunate da oggetti, problemi e obiettivi: cambiamenti morfologici direzionali, l'assenza di teorie causali per questi cambiamenti, e una filosofia kantiana che spingeva a vedere il mondo in maniera unificata. Così, 'fondatori' novecenteschi di evo-devo come i paleontologi Stephen Jay Gould e Adolf Seilacher o gli embriologi Conrad H. Waddington e Gerald Edelman, con le loro visioni integrate, non avrebbero fatto altro che assecondare un naturale richiamo a ricucire una divisione artificiosa.

[1] M. De Renzi, *Developmental and historical patterns at the crossroads in the work of Pere Alberch*, In *Pere Alberch: The Creative Trajectory of an Evo-Devo Biologist*, a cura di D. Rasskin-Gutman e M. De Renzi, Publicacions de la Universitat de València, Valencia 2009, pp. 45-66.

Il libro *Ontogenesi e filogenesi* di Gould (1977)[2] è unanimemente riconosciuto come opera che testimoniò e stimolò il rifiorire di un interesse per i problemi biologici presso i paleontologi che nel Novecento avevano finito per disinteressarsene. Fin dai suoi primi lavori Gould, grazie alla sua immaginazione ed erudizione, seppe inventare immagini e coniare termini di successo per pensare l'evoluzione. Consideriamo ad esempio gli "equilibri punteggiati" (1972), gli *spandrels* (1979), o l'*exaptation* (1982).

"Equilibri punteggiati" è un nome ideato da Gould per un'osservazione che Niles Eldredge aveva già compiutamente esplicato in un lavoro sui trilobiti[3] ma che divenne nel 1972 una proposta dirompente per la comunità scientifica grazie all'immaginazione logica e al fervore argomentativo di Gould[4]. Gli equilibri punteggiati – l'immagine dell'evoluzione in cui prevale la stasi morfologica, punteggiata da brevi periodi in cui si concentrano estinzione, speciazione e divergenza – venivano così a costituire l'alternativa a una vera e propria modalità di pensiero radicata nell'evoluzione ed etichettata come "gradualismo filetico".

Con la metafora architettonica degli *spandrels* Gould, insieme a Richard Lewontin[5], volle mettere a fuoco quei caratteri, soprattutto strutture morfologiche, prodotte da effetti collaterali dei processi di sviluppo e che sono poi disponibili nel processo evolutivo per acquisire e svolgere funzioni anche cruciali per la sopravvivenza. Anche qui la curiosità intellettuale e l'erudizione di Gould furono elementi chiave. Supporto immaginifico questa volta furono i quattro spazi spioventi – gli *spandrels* appunto (pennacchi, in italiano) – attorno alla cupola della basilica di San Marco a Venezia, risultanti da una necessità architettonica ma anche fondamentali supporti per i mosaici dei quattro evangelisti, i quali a loro volta fondano l'intera decorazione della cupola. I colleghi evoluzionisti venivano equiparati da Gould a

[2] S.J. Gould, *Ontogeny and Phylogeny*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge MA 1977, trad. it. *Ontogenesi e filogenesi*, Mimesis, Milano 2012.

[3] N. Eldredge, *The allopatric model and phylogeny in Paleozoic invertebrates*, in «Evolution», 25, 1971, pp. 156-167.

[4] N. Eldredge, S.J. Gould, *Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism*, in *Models in Paleobiology*, a cura di T.J.M. Schopf, Freeman & Co., San Francisco 1972, pp. 82-115.

[5] S.J. Gould, R.C. Lewontin, *The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme*, in «Proceedings of the Royal Society of London Part B: Biological Sciences», 205, 1979, pp. 581-59.

un ingenuo visitatore della basilica di San Marco che, basandosi sull'appariscente importanza degli evangelisti, considerasse i quattro mosaici come la finalità originaria degli *spandrels*; oppure i biologi evoluzionisti venivano accostati al grottesco personaggio di Voltaire, il dottor Pangloss, che indottrinava i suoi allievi su come la spiegazione di un evento debba sempre essere cercata nella sua utilità, nella sua funzione, palese o nascosta che sia: le gambe servono a reggere i pantaloni, il naso a supportare gli occhiali, e un tragico terremoto a qualche funzione di utilità che sfugge alle nostre menti.

Pensiamo infine al termine *exaptation*[6], che identifica quegli eventi evolutivi in cui un carattere acquisisce una funzione pur essendosi evoluto per motivi estranei a quella funzione, ad esempio legati ad altre funzioni o a effetti collaterali propagati dai processi di sviluppo di altre strutture[7].

Gould regalò così immagini, metafore, termini nuovi per ragionare sull'evoluzione, e anche in *Ontogenesi e filogenesi* non fu da meno. Nel capitolo 7 presentò uno strumento da lui ideato per pensare l'eterocronia, battezzandolo modello-orologio (*clock model*). Lo vedremo in dettaglio tra breve. Per eterocronia[8] si intende un cambiamento evolutivo nella scansione temporale di processi di sviluppo, ad esempio uno sfasamento dello sviluppo somatico rispetto allo sviluppo del sistema riproduttore. Secondo un recente manuale:

> Si distinguono due principali forme di etrocronia: *pedomorfosi*, quando caratteri degli stadi giovanili dell'antenato si ritrovano allo stadio adulto dei discendenti, e *peramorfosi*, quando i processi di sviluppo delle forme derivate vanno in qualche modo "al di là" dello sviluppo delle forme primitive, così che i caratteri dello stadio adulto dell'antenato si ritrovano negli stadi giovanili dei discendenti (ricapitolazione). Diversi tipi di alterazione dello sviluppo possono produrre lo stesso risultato finale[9].

Un esempio di eterocronia è il ritardo dello sviluppo somatico rispetto

---

[6] S.J. Gould, E.S. Vrba, *Exaptation – a missing term in the science of form*, in «Paleobiology», 8, 1982, pp. 4-15.

[7] T. Pievani, E. Serrelli, *Exaptation in human evolution: how to test adaptive vs exaptive evolutionary hypotheses*, in «Journal of Anthropological Sciences», 89, 2011, pp. 9-23.

[8] Seguiamo qui G. Fusco, *Biologia evoluzionistica dello sviluppo*, in *Evoluzione. Modelli e processi*, a cura di M. Ferraguti e C. Castellacci, Pearson, Milano-Torino 2011. La fonte ultima delle sue definizioni è il classico articolo K.J. McNamara, *A guide to the nomenclature of heterochrony*, in «Journal of Paleontology», 60(1), 1986, pp. 4-13.

[9] Fusco, *op. cit.*, p. 184.

allo sviluppo del sistema riproduttore in alcune specie di anfibi urodeli, che risulta in pedomorfosi, cioè in un adulto con caratteristiche tipiche delle fasi giovanili della forma primitiva, come la presenza di branchie. Tornando al modello-orologio, che ebbe un'importanza storica nel percorso verso la stabilizzazione di questa terminologia, esso avrebbe molto presto stimolato l'intelletto di Pere Alberch, allora dottorando venticinquenne a Berkeley, in California.

Pere Alberch era nato a Badalona, una cittadina costiera vicino a Barcellona. Dopo essere emigrato negli Stati Uniti si era laureato con lode in biologia alla Kansas University nel 1976, con un progetto di erpetologia supervisionato da Linda Trueb e William E. Duellman. La sua carriera sarebbe stata breve quanto intensa: sarebbe morto giovanissimo, nel 1998, per una insufficienza cardiaca. Per conoscere la vita di Pere Alberch, almeno ad oggi, bisogna affidarsi ad alcune pubblicazioni di colleghi spagnoli[10], dalle quali traspare anche, con forza, quanto essi lo amassero e quanto furono colti alla sprovvista dalla sua morte. Oltre i confini della sua terra natale, l'importanza di Pere Alberch è riconosciuta a livello internazionale, e non è raro vedere anche lui citato tra i principali pionieri di evo-devo. Nel 2008, a dieci anni dalla sua morte, si sarebbero tenuti due workshop internazionali in suo onore: uno all'Università di Valencia e uno al Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition in Austria[11]. Tra i suoi studenti ad Harvard troviamo Neil Shubin, diventato poi famoso per i suoi ritrovamenti dei proto-tetrapodi terrestri del Devoniano e per le relative ipotesi evoluzionistiche.

In questo saggio esamineremo a grandi linee il rapporto intellettuale tra Gould e Alberch. Il biologo spagnolo fu suggestionato e influenzato dalla lettura di *Ontogenesi e filogenesi*: secondo Rasskin-Gutman e De Renzi, «Quando incontrò Stephen Jay Gould, il suo interesse nella relazione tra

[10] A. Moya, J. Peretó, *Pere Alberch (1954-1998). The passion for understanding evolution and development*, in «International Microbiology», 1, 1998, pp. 159-160; M. De Renzi, A. Moya, J. Peretó, *Evolution, development and complexity in Pere Alberch (1954-1998)*, in «Journal of Evolutionary Biology», 12(3), 1999, pp. 624-626; *Pere Alberch: The Creative Trajectory of an Evo-Devo Biologist*, cit.

[11] Il workshop del KLI fu commentato ad esempio in J.O. Reiss et al., *Pere Alberch: Originator of EvoDevo*, in «Biological Theory», 3(4), 2008, pp. 351-356. Quello di Valencia diede origine al già citato libro curato da Rasskin-Gutman e De Renzi, che raccoglie anche ristampe dei più importanti articoli pubblicati da Alberch.

sviluppo ed evoluzione ne fu talmente incoraggiato che presto elaborò un intero programma di ricerca sul ruolo che lo sviluppo doveva giocare in una teoria evoluzionistica»[12].

Dopo aver coinvolto Gould in un progetto di formalizzazione del modello-orologio, tuttavia, Alberch si accorse delle incompatibilità di esso con un altro approccio che egli pervenne a considerare come molto più adatto alla natura dinamica dello sviluppo. In questo saggio non cerchiamo di stabilire vinti e vincitori, ma senz'altro è possibile vedere nella letteratura evo-devo contemporanea il crescente successo dell'approccio dinamico seguito da Alberch, nel solco di altri importantissimi scienziati come Conrad H. Waddington[13].

Gould: modello-orologio dell'eterocronia

Nella scrittura di *Ontogenesi e filogenesi*, Gould cercava di esprimere con maggiore dettaglio e precisione come lo sviluppo possa variare nel corso dell'evoluzione, o meglio come i cambiamenti evolutivi possano avvenire attraverso modulazioni dello sviluppo, appianando le molte confusioni terminologiche e concettuali che si erano accumulate una volta spezzata la rigidità della legge di ricapitolazione di Haeckel. Gould sosteneva, su base osservativa ed empirica, l'enorme importanza dell'eterocronia, che egli intendeva principalmente come rallentamento o accelerazione dello sviluppo nel corso della filogenesi. Gould criticava le categorizzazioni di de Beer[14], che vedeva come artificiose, mentre sosteneva come riconducibili a eterocronie molti fenomeni classificati da de Beer in modo diverso, riguardanti ad esempio strutture morfologiche che cambiano di posizione. Data la straordinaria importanza dell'eterocronia nell'evoluzione e dati i suoi effetti riguardanti soprattutto l'alterazione delle sequenze di sviluppo,

[12] *Pere Alberch: The Creative Trajectory of an Evo-Devo Biologist*, cit., p. 15.

[13] Anche Gavin de Beer (1899-1972) può essere collocato in questo filone secondo l'analisi di S. Caianiello, *Immagini dello sviluppo da Gould a Evo-Devo*, in questo volume. Essendo de Beer un punto di riferimento per Gould in *Ontogenesi e filogenesi*, sia come bersaglio polemico che come fondamento per la teorizzazione, lo incontreremo di nuovo nel corso di questo saggio.

[14] G.R. de Beer, *Embryology and Evolution*, Clarendon Press, Oxford 1930. Si tratta di categorizzazioni delle tipologie di eterocronia.

Gould proponeva una riabilitazione del «linguaggio della ricapitolazione», ma con le opportune modifiche per renderlo più preciso e più rigoroso. In particolare, le comparazioni tra antenati e discendenti (nonché tra diversi discendenti del medesimo antenato) dovevano essere basate su standardizzazioni più accurate, e diversi aspetti dello sviluppo, come la dimensione e la forma, andavano esplicitamente dissociati.

Un semplice esempio per capire il problema della standardizzazione è quello, citato da Gould[15], della comparazione tra due razze di cavalli: i pony delle Shetland e i cavalli dello Shire in merito al rapporto tra la lunghezza degli arti e la lunghezza del corpo. Lo Shetland è un pony molto robusto rispetto alla sua taglia, ed è tra i cavalli più bassi in termini assoluti. Lo Shire è invece un cavallo da tiro, molto robusto e pesante, nonché molto grande (può facilmente arrivare a due metri al garrese). Comparare Shetland e Shire, in particolare rispetto al rapporto arti/corpo, non è banale. È corretto comparare animali della stessa taglia? Oppure è meglio confrontare esemplari coetanei? Standardizzare in questo contesto significa scegliere, in domini diversi, termini di paragone che siano davvero confrontabili. La standardizzazione rispetto alla taglia – fa sapere Gould – è inappropriata perché costringe a comparare uno Shire giovane con uno Shetland adulto. Poiché nei cavalli la lunghezza relativa degli arti cala durante l'ontogenesi, un esemplare giovane avrà arti relativamente lunghi. Ed ecco che, mentre dal confronto standardizzato per taglia gli Shire (giovani) risultano avere gli arti più lunghi degli Shetland (adulti), se si comparano esemplari adulti il rapporto arti/corpo è identico.

Stesso problema di "standardizzazione" si pone – in maniera anzi più complessa – se la comparazione mira a rivelare pedomorfosi o peramorfosi. Cosa bisogna comparare? Come misurare? E che cosa esattamente va misurato? Qui possiamo citare l'esempio squisitamente gouldiano delle *Gryphaea*, molluschi del Giurassico noti attraverso le loro conchiglie fossilizzate. In una certa linea di discendenza si osserva un aumento della taglia e, in contemporanea, una diminuzione dell'avvolgimento della conchiglia. I discendenti adulti sono più grandi degli antenati adulti, ma molto meno "spiralizzati". Che cosa è successo? Cosa è aumentato, cosa diminuito? Vi è stata accelerazione? Rallentamento? E di quale processo? Gould cita uno

[15] Gould, *Ontogenesi e filogenesi*, cit., p. 219.

studioso di nome Burnaby che, attraverso uno studio statistico, aveva escluso che fosse un rallentamento della spiralizzazione a contraddistinguere lo sviluppo delle forme più tarde di *Gryphaea*: «l'avvolgimento – riporta Gould – procede con lo stesso ritmo negli antenati e nei discendenti; semplicemente, esso inizia ad una taglia corporea superiore nei discendenti»[16]. Di più: «L'intera ontogenesi – non solo l'avvolgimento – è stata spostata a taglie superiori nei discendenti».

Per comparare lo sviluppo di specie imparentate – derivate e ancestrali – è necessario trovare criteri di standardizzazione che rendano gli stadi di sviluppo comparabili, e poi scegliere uniformemente quale sia lo stadio che si vuole comparare. Tradizionalmente e per convenienza, questo stadio è l'adulto, ma non è affatto detto che questa sia la scelta migliore per tutte le domande di ricerca sull'eterocronia. Il modello-orologio dell'eterocronia di Gould vuole distinguere tre domini di misurazione, che 'scorrono' durante un arco vitale: taglia, forma, età (Fig. 1). Un mollusco con la sua conchiglia, mentre l'età avanza, cresce di taglia e cambia di forma. Nel corso dell'evoluzione, da antenati a discendenti la coordinazione tra queste "lancette" si modifica, ed è questo "scoordinamento" che deve essere compreso adeguatamente, attraverso una appropriata standardizzazione, misurazione e comparazione. Possiamo parlare di "scoordinamento" non certo perché l'antenato sia effettivamente meglio coordinato dei suoi discendenti, bensì semplicemente perché è sulla specie antenata che il triplo orologio immaginario di Gould viene calibrato.

[16] Ivi, p. 220.

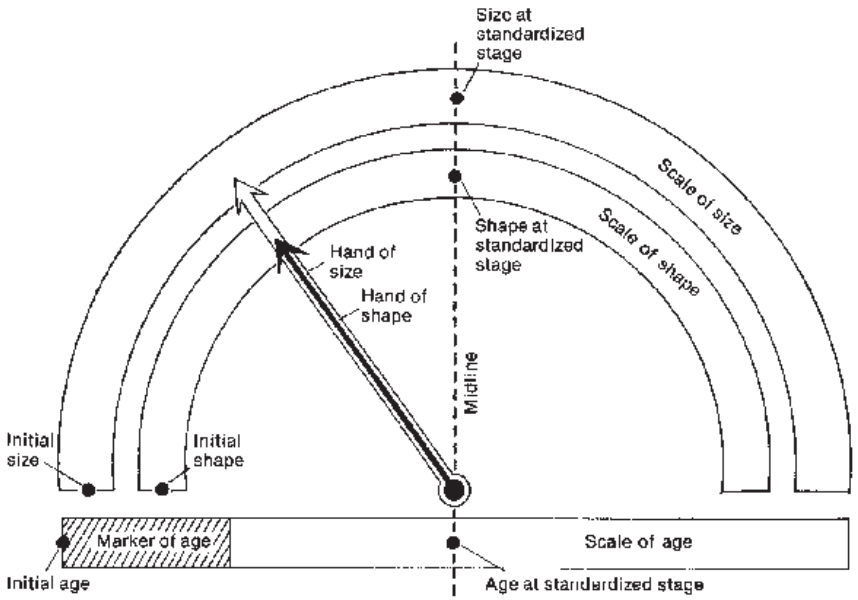


Figura 1. Legenda dei quadranti e degli indicatori del modello-orologio dell'eterocronia. Al tempo zero dello sviluppo tutti e tre gli indicatori si trovano all'estrema sinistra. L'indicatore dell'età segue un andamento monotòno lineare in modo che sulla linea mediana si trovi l'età alla quale l'antenato raggiunge lo stadio di sviluppo prescelto per la comparazione. Gli altri due quadranti vengono calibrati in modo che (1) i valori sulla linea mediana siano quelli osservati nell'antenato allo stadio di comparazione; e (2) le due lancette viaggino all'unisono nell'antenato. La parte destra dei quadranti, mai raggiunta dall'antenato, viene comunque riempita di valori estrapolati che potranno eventualmente essere raggiunti dai discendenti [Fonte: Gould (1977), Fig. 33].

Il quadrante dell'età viene regolato in modo che all'estrema sinistra si trovi l'età iniziale, sulla linea mediana si trovi lo stadio di sviluppo prescelto per le successive comparazioni, e l'indicatore avanzi «nella buona vecchia maniera newtoniana», cioè con «incrementi lineari identici in identici intervalli di tempo»[17]. Tra gli 'stadi di sviluppo', particolarmente significativo è quello della maturazione. Lo sviluppo sessuale è sufficientemente indipendente da quello somatico, e molti casi di ontogenesi prolungata o interrotta sono causati dall'accelerazione o dal rallentamento dello sviluppo delle gonadi, in altri termini dall'anticipazione o dal ritardo del momento della maturazione. I quadranti della forma e della taglia vengono graduati «in modo che [le lancette] si muovano all'unisono nell'antenato»[18], includendo però

[17] Ivi, p. 225.
[18] Ivi, p. 222.

anche, nella parte destra dei quadranti, valori estrapolati che l'antenato non raggiunge, in modo che il discendente possa, se necessario, "andare oltre". Una volta calibrato l'orologio, si traccerà, con lo stesso insieme di quadranti, il diagramma dell'ontogenesi del discendente, mirando a «sapere dove si trovano i segnalatori dell'ontogenesi discendente sui quadranti ancestrali quando il discendente ha raggiunto lo stadio di sviluppo selezionato per la comparazione»[19].

Provvisti del modello-orologio, torniamo ora riflettere su *Gryphaea*. Burnaby, osservando che un aspetto del cambiamento di forma – la spiralizzazione – è ritardato rispetto alla taglia, aveva concluso di trovarsi di fronte a un caso di pedomorfosi, ovvero di presenza, nei discendenti adulti, di forme che nell'antenato erano giovanili. Ma il modello-orologio consente, in linea di principio, un'analisi più precisa. Prescelto uno stadio di sviluppo di riferimento, ad esempio la maturità sessuale, sulla linea mediana si troveranno l'età, la taglia e la forma (grado di spiralizzazione) raggiunti dall'antenato in tale stadio. In Fig. 2 vediamo i quadranti impostati da Gould attraverso misurazioni empiriche per la *Gryphaea* ancestrale e, sovraimposte su di essi, le lancette per la *Gryphaea* discendente. Il momento prescelto per la standardizzazione è la maturità che, come si vede, le due *Gryphaea* raggiungono alla medesima età. Se, come sosteneva Burnaby, ci trovassimo di fronte a un caso di pedomorfosi, la lancetta della forma dovrebbe trovarsi più a sinistra della linea tratteggiata mediana: al momento della maturità dovrebbe esibire una forma che nell'antenato era giovanile. Ciò tuttavia non accade. L'indicatore che, allo stadio della maturità, diverge dalla posizione mediana è invece quello della taglia. Se dunque nel corso dello sviluppo che precede la maturazione si osserva un ritardo della forma rispetto alla taglia, tale ritardo in questo caso porta in ultima analisi a raggiungere la medesima forma a una taglia maggiore. Quello che appariva un caso di eterocronia si rivela dunque, grazie al modello-orologio e ad una standardizzazione più precisa, come un "semplice" aumento di taglia senza pedomorfosi. Questo esempio illustra anche un punto su cui Gould insiste particolarmente, ovvero la distinzione tra processi e risultati: il ritardo della forma rispetto alla taglia *può* produrre pedomorfosi ma *non coincide* con essa; il ritardo riguarda il processo, ed è relativo all'equilibrio tra i processi, pertanto può portare a

[19] Ivi, p. 225.

risultati differenti. Nel caso della *Gryphaea* il ritardo della forma, relativo alla taglia ma non all'età, produce non pedomorfosi, bensì adulti più grandi simili ai loro antenati più piccoli.

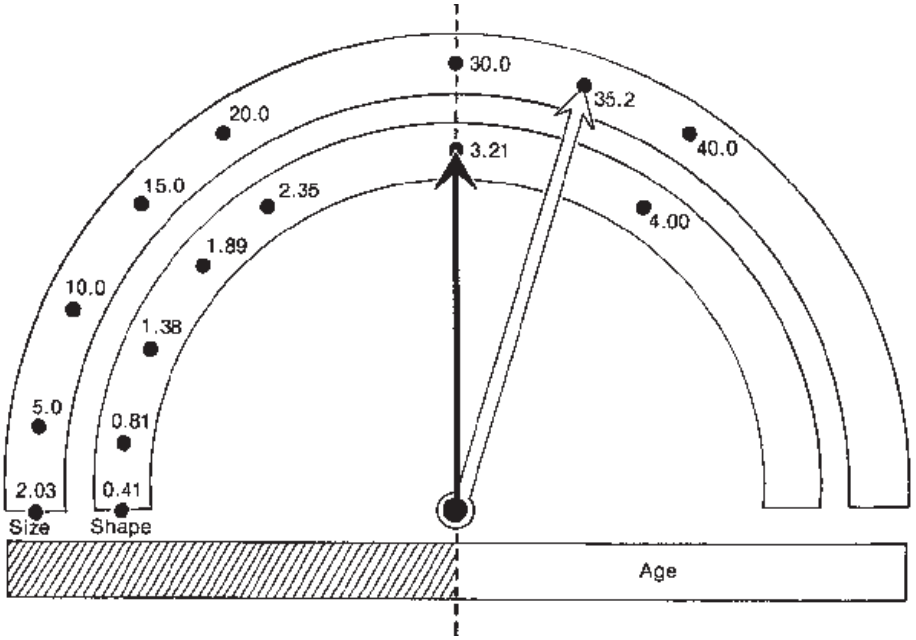


Figura 2. La situazione della *Gryphaea* discendente al momento prescelto per standardizzare la comparazione con l'antenata: la maturità sessuale. Rispetto alla *Gryphaea* antenata, la *Gryphaea* discendente ha la medesima forma (spiralizzazione della conchiglia) ed età, ma una taglia più grande. Il ritardo della forma rispetto alla taglia non costituisce quindi, secondo la definizione di Gould, un caso di eterocronia [Fonte: Gould (1977), Fig. 36].

Alberch e Gould: formalizzazione del modello-orologio

Mentre Gould pubblicava *Ontogenesi e filogenesi* con il suo modello-orologio, a Berkeley Pere Alberch studiava sotto la supervisione di David Wake e di George Oster. George Oster era un biomatematico molto aperto e innovativo[20], mentre David Wake, con il suo laboratorio incentrato su una varietà di aspetti della biologia delle salamandre, già si occupava di

[20] R. Nuzzo, *Profile of George Oster*, in «Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America», 103(6), 2006, pp. 1672-1674.

sviluppo e sarebbe diventato uno dei pionieri di evo-devo[21]. La lettura di *Ontogenesi e filogenesi* fu molto stimolante per Alberch il quale riuscì poi a coinvolgere non soltanto i suoi relatori Oster e Wake, ma anche lo stesso Gould nella scrittura di un articolo a otto mani: *Size and shape in ontogeny and phylogeny*, pubblicato su *Paleobiology* nel 1979[22]. Il modello-orologio aveva già fatto molto per chiarificare la terminologia tecnica riferita all'eterocronia, ad esempio separando analiticamente la dinamica della forma da quella della taglia, nonché la caratterizzazione dei processi da quella dei risultati. L'articolo concertato da Alberch compiva alcuni passi ulteriori. Gli autori notavano ad esempio una imprecisione terminologica residuale nel modello-orologio. Gould aveva riunito sotto il nome di "neotenia" ogni percorso di sviluppo che porti a pedomorfosi, cioè alla situazione in cui la lancetta della forma del discendente risulta più arretrata di quella dell'antenato (entrambi considerati allo stadio di sviluppo prescelto per la comparazione). Similmente, aveva raggruppato sotto l'etichetta di "accelerazione" tutti i percorsi che portano alla condizione in cui la lancetta del discendente è più avanzata rispetto a quella dell'antenato. Non trovando un termine per questa seconda condizione, Alberch et al. coniarono un nuovo termine: "peramorfosi", una "forma che va oltre". Ebbene, a parità di risultato peramorfico o pedomorfico, la terminologia di *Ontogenesi e filogenesi* non riusciva a distinguere tra differenti traiettorie molto diverse tra loro: la pedomorfosi può risultare da un processo di sviluppo rallentato, ma anche da un processo di sviluppo che inizia in ritardo, o ancora che si conclude in anticipo; la peramorfosi può risultare da uno sviluppo accelerato, ma anche da un inizio anticipato o da una interruzione ritardata. In altri termini, in un processo di sviluppo, a prescindere dai suoi risultati, è necessario distinguere parametri differenti: tasso di crescita, chiamato k; età di inizio, o α (alfa); ed età di

[21] J.R. Griesemer, *Integration of approaches in David Wake's model-taxon research platform for evolutionary morphology*, in «Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences», 44(4), 2013, pp. 525-536; Id., *What salamander biologists have taught us about evo-devo*, In *Conceptual Change in Biology: Scientific and Philosophical Perspectives on Evolution and Development* (Boston Studies in the Philosophy of Science), a cura di A. Love, Springer Verlag, in corso di stampa.

[22] P. Alberch, S.J. Gould, G.F. Oster, D.B. Wake, *Size and shape in ontogeny and phylogeny*, in «Paleobiology», 5, 1979, pp. 296-317.

interruzione β (beta)[23]. Per dare concretezza a questi parametri, pensiamo al caso della *Gryphaea*, modificandolo un poco con l'immaginazione. Abbiamo visto che nella realtà questo mollusco è solo apparentemente pedomorfico, ma supponiamo che esso sia pedomorfico realmente, cioè che i discendenti maturi siano spiralizzati come antenati giovani: nei discendenti allo stadio maturo, la lancetta della forma sarà arretrata rispetto alla linea mediana. Come si può ottenere questo pedomorfismo? Attraverso varie combinazioni dei tre parametri k, α e β: ad esempio con un rallentamento della spiralizzazione a parità di inizio e interruzione, oppure con una velocità immutata abbinata a un inizio più tardo e a una interruzione immutata, o ancora con una interruzione anticipata a parità di ritmo e di inizio. Laddove tutti questi casi erano stati riuniti da Gould sotto il termine-ombrello "neotenia", Alberch et al. decidono di mantenere tale termine soltanto per il reale rallentamento del processo (decremento di k), utilizzando per le modifiche di α e β un altro termine: *displacement*, che potremmo tradurre con "dislocamento", distinto in *pre* e *post*. La stessa scelta viene fatta per "accelerazione", che viene ristretta al solo incremento di k. Come si vede dall'utilizzo di lettere per indicare i parametri, l'impianto dell'articolo di Alberch, Gould, Oster e Wake è formale. Si tratta di una proposta di formalizzazione e di arricchimento del modello-orologio che – leggiamo nell'introduzione – mira a rendere questo modello «più dinamico». Con questo termine gli autori indicano la volontà di identificare, seguire e descrivere dettagliatamente *i processi* dello sviluppo, senza farsi sviare da terminologie e metodologie che si focalizzano sui prodotti e sui risultati di questi processi.

[23] Si noti come i parametri α e β rivelano l'inerente relatività dell'eterocronia e la necessità, nel modello di Alberch et al. (1979), di delimitare un processo di sviluppo rispetto a un contesto di riferimento più ampio (ad esempio l'intera ontogenesi dell'organismo). Come vedremo più avanti, Alberch et al. (1979) considereranno effettivamente il concetto di "traiettoria ontogenetica" come sempre riferito ad una parte dell'organismo. Tuttavia, attribuiranno questa parzialità a limiti computazionali, immaginando che, con i medesimi parametri, si possa specificare anche una traiettoria ontogenetica dell'intero organismo. Ambiguità come queste porteranno infine Alberch (1985) ad abbandonare questo tipo di modellizzazione.

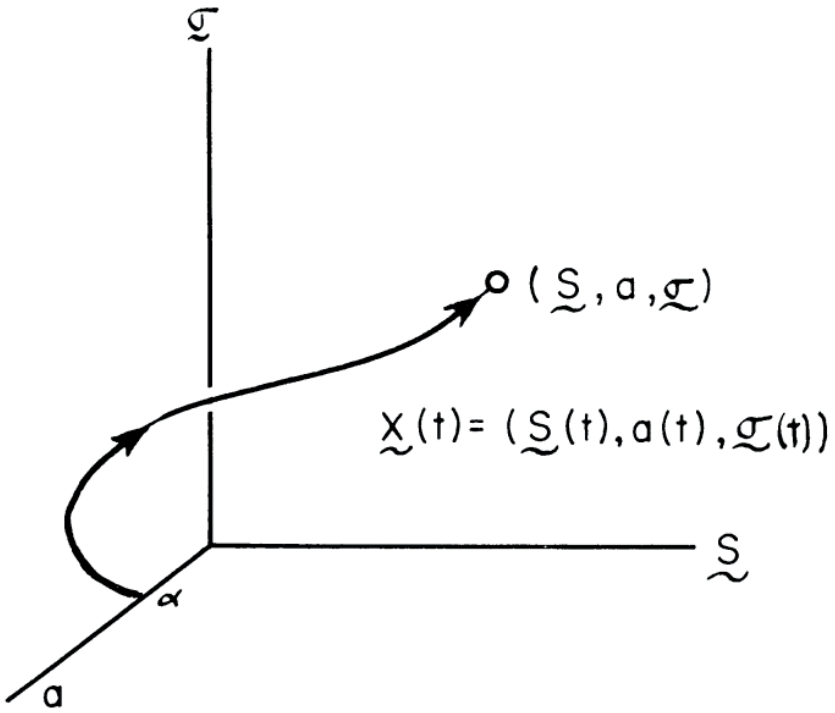


Figura 3. Una traiettoria ontogenetica nell'approccio formale di Alberch et al. (1979). I tre assi sono età (a), forma (σ) e taglia (S). Il sistema-in-sviluppo (X) inizia lo sviluppo all'età α, dopodiché lo stato delle sue tre variabili si modifica in funzione del tempo (t). La traiettoria ontogenetica contiene più informazioni rispetto al modello-orologio. Tiene ad esempio traccia di come, nel corso dello sviluppo, la velocità di cambiamento di taglia e forma subisce accelerazioni o rallentamenti [Fonte: Alberch et al. 1979, Fig. 9].

Una nozione davvero centrale nell'approccio di Alberch et al. è quella di *traiettoria ontogenetica*, cioè la crescita di un sistema vista come il suo muoversi nelle tre dimensioni già individuate da Gould nel modello-orologio: età, taglia e forma (Fig. 3). La forma, come la taglia, è una variabile che sintetizza una realtà molto complessa, ma Alberch et al. concordano con il precedente lavoro di Gould nella fiducia che attraverso metodi matematici appropriati ciascuna morfologia di un organo possa essere rappresentata con un particolare valore della variabile "forma" (σ). Altrettanto per la taglia (S). Con questi presupposti, una traiettoria ontogenetica può avere andamenti molto diversi: può essere esponenziale tra α e β, o tendente a saturazione (con un effetto limite che rallenta e infine ferma la crescita), o ancora sigmoidale. Ma che cosa illustra esattamente una traiettoria ontogenetica?

> […] la 'traiettoria ontogenetica' è una rappresentazione completa di come si presenta fisicamente il sistema […]. Di principio, se sono adeguatamente incluse le coordinate di dimensioni e forma, possiamo descrivere l'ontogenesi di un intero individuo. In pratica, tuttavia, possiamo seguire soltanto una, o poche, parti del corpo alla volta[24].

Così, il punto $X(t)$ è il sistema-in-sviluppo – l'intero organismo oppure una sua parte – all'istante t, e vi è un particolare 'campo di forze' che determina la forma dell'intera sua traiettoria[25]. Molti dei parametri che danno forma alla traiettoria ontogenetica li abbiamo già incontrati: k, α e β. Un quarto parametro è S_0, cioè la condizione (dimensione, forma) del sistema al tempo α. Le traiettorie di taglia e forma sono in linea di principio indipendenti, mantenendo così l'intuizione fondamentale del modello-orologio. I loro parametri sono analoghi. Con queste nuove distinzioni Alberch et al. rendono ancora più precisi i riferimenti a tutti i tipi di eterocronie che, nel corso dell'evoluzione, possono produrre due tipi di effetti: ricapitolazione o "ricapitolazione inversa".

> I cambiamenti eterocronici possono essere classificati secondo la natura delle perturbazioni nei parametri di crescita. Una classe "promuove" stadi ontogenetici, più precoci nel progenitore, in stadi adulti nell'organismo in esame. L'altra classe di perturbazioni porta a nuove morfologie che ancora non sono state osservate nella linea evolutiva che porta all'organismo[26].

Ricapitolazione e "ricapitolazione inversa", ovvero l'aggiunta o la perdita di stadi di sviluppo nei discendenti, sono variamente combinate nel quadro delle diverse ontogenesi che compongono un contesto filogenetico, portando a riarrangiamenti delle sequenze di sviluppo come quelli rappresentati in Fig. 4.

La collaborazione tra Stephen Jay Gould e Pere Alberch si sarebbe rivelata estemporanea. Gould avrebbe in seguito riservato soltanto riferimenti occasionali al lavoro di Alberch. Per parte sua, Pere Alberch avrebbe molto presto cambiato idea, decisamente ed esplicitamente, sulla possibilità di concettualizzare lo sviluppo nel modo proposto da Gould e seguito da lui stesso con tanto entusiasmo.

---

[24] Alberch *et al.*, 1979, cit., p. 207.

[25] Si riconoscerà qui la forte influenza della concezione dello sviluppo di Conrad Waddington, in particolare dell'idea di creodi in equilibrio dinamico.

[26] Alberch *et al.*, 1979, cit., p. 306.

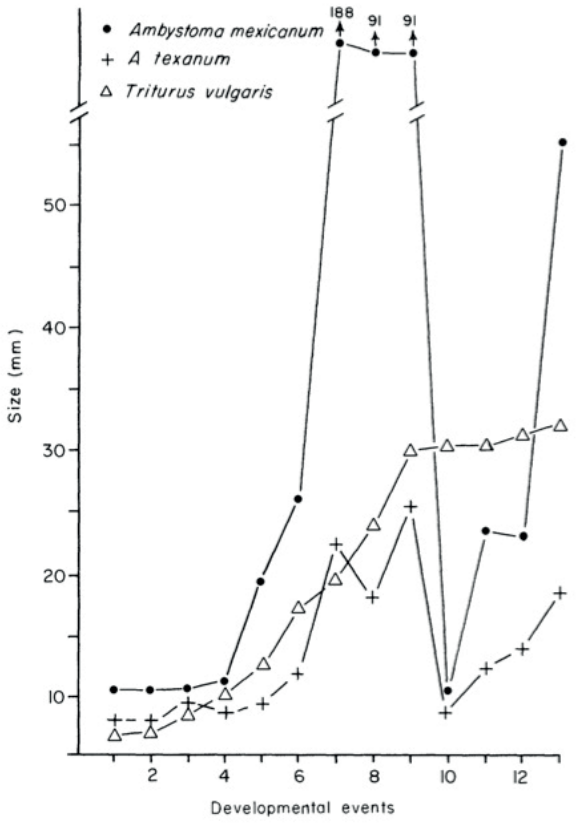


Figura 4. Eventi dello sviluppo in funzione della taglia in tre diverse specie di urodeli. La sequenza base, con la quale le altre sono confrontate, è quella di *Triturus vulgaris*. I suoi eventi sono rappresentati con triangoli, in una progressione lineare. Lo sviluppo di *Ambystoma texanum*, i cui eventi sono rappresentati con "+", segue in parte quello di *Triturus*, però alcuni eventi, ad esempio la comparsa di alcune ossa, sono dislocati a taglie differenti. Lo stesso vale per *A. mexicanum*, una specie di taglia maggiore rispetto alle altre due. La dislocazione di eventi nello sviluppo è una delle tipologie di eterocronia identificate da Alberch et al. [Fonte: Alberch et al. (1979), Fig. 5].

Gould e Alberch: otto piccoli porcellini

In quale misura l'incontro con Pere Alberch retroagì su Stephen Jay Gould? Forse Moya e Peretó esagerarono quando sostennero che: «Sulla base degli studi sullo sviluppo delle salamandre, Pere Alberch inventò il termine "vincolo di sviluppo" per spiegare perché la generazione di variabilità genetica permanente per mutazione è tamponata (*buffered*) da regole fisiche, meccaniche e ontogenetiche durante lo sviluppo dell'or-

ganismo»[27]. È vero che Gould, nel suo testamento scientifico (2002), citò Alberch (1982) giusto a proposito della propria visione positiva dei vincoli dello sviluppo. Ma la riflessione di Gould sui vincoli si svolse in larga autonomia e attinse a numerose fonti, antiche e moderne:

> Alberch accentuava anche l'aspetto positivo (dei vincoli dello sviluppo) sottolineando due grandi temi - salto e canalizzazione, o velocità e direzionalità - che hanno sempre fatto da impalcatura alla critica formalista o strutturalista del funzionalismo darwiniano: "lo sviluppo non solo definisce la ripartizione della variazione fenotipica su cui opera la selezione, ma può ingenerare discontinuità e direzionalità nelle trasformazioni morfologiche"[28].

Gould ha mille fonti per la propria riflessione sullo sviluppo, e Alberch, bisogna dirlo, non è proprio tra le più influenti. È facile riscontrare come Alberch compaia molto poco nelle opere di Gould. Un lavoro di Alberch con Neil Shubin è però definito "brillante" dal paleontologo di Harvard e posto al centro del celebre saggio divulgativo *Otto piccoli porcellini* del 1991[29]. Alcuni anni prima, Shubin e Alberch[30] avevano proposto un nuovo modello per la formazione embriologica delle dita dei tetrapodi, che avrebbe spiegato meglio dei precedenti i fenomeni di riduzione del numero di dita che si osservano tanto in individui devianti quanto tra specie diverse. Sperimentando con le loro salamandre, Shubin e Alberch avevano rilevato che lo sviluppo delle dita non parte da un "asse principale" parallelo ad esse, come postulato dal modello classico sostenuto, tra gli altri, da T.H. Huxley; lo sviluppo delle dita segue invece un asse trasversale ad esse. In questa comparsa sequenziale "a ventaglio", l'aggiunta o la sottrazione di dita diventa una questione di prolungamento o abbreviazione del processo: «Se le dita si formano da dietro in avanti nell'ordine

---

[27] Moya, Peretó, *Pere Alberch…*, cit., p. 160, corsivo mio.

[28] S.J. Gould, *The Structure of Evolutionary Theory*, Belknap Press of Harvard University Press, New York 2002, trad. it. *La struttura della teoria dell'evoluzione*, Codice Edizioni, Torino 2003, pp. 1037-1038 dell'edizione originale (chap. 10, "heterochrony and allometry as the locus classicus...").

[29] S.J. Gould, *Eight (or fewer) little piggies*, in «Natural History», 100(January), 1991, pp. 22-29, fulltext http://www.sjgarchive.org/library/text/b16/p0405.htm, trad. it. in S.J. Gould, *Otto piccoli porcellini*, Il Saggiatore, Milano 1993, pp. 67-85.

[30] N.H. Shubin, P. Alberch, *A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb*, in *Evolutionary Biology*, a cura di M.K. Hecht, B. Wallace e G.T. Prance, Plenum, New York 1986, pp. 319-387.

temporale, la riduzione può essere facilmente conseguita con un arresto anticipato della loro formazione. Il principio è ovvio e generale: fermarsi prima»[31].

Mi permetto qui una parentesi che – mi rendo conto – ricorderà le divagazioni di Gould, le quali provocano sconforto e irritazione in alcuni lettori, divertimento in altri, e sentimenti misti nella maggior parte di noi. Vorrei infatti spiegare, a chi non vi avesse mai pensato, a che cosa si riferiscano i "porcellini" del titolo del saggio di Gould sulla riduzione del numero di dita. *Five Little Pigs* è un romanzo giallo scritto da Agatha Christie nel 1942. A sua volta il romanzo prende il nome da una filastrocca inglese per bambini intitolata *This Little Piggy*, recitata in combinazione con il conteggio delle dita del piede. La versione più comune della filastrocca pare essere la seguente:

> This little piggy went to the market,
>
> This little piggy stayed home,
>
> This little piggy had roast beef,
>
> This little piggy had none,
>
> And this little piggy cried wee wee wee all the way home.

Nel romanzo la filastrocca è usata dall'investigatore Poirot per organizzare i suoi pensieri in merito all'indagine. Cinque sono gli indiziati principali, le cui caratteristiche corrispondono ai versi della filastrocca, anche se questo geniale espediente di Agatha Christie non è preservato nel titolo della traduzione italiana, *Il ritratto di Elsa Greer*. Se i tetrapodi, nel corso dell'evoluzione, avessero conservato un numero di dita diverso dal cinque, forse oggi i bambini reciterebbero *Eight Little Piggies*. In ogni caso la sequenza ritmica di sviluppo delle dita negli arti dei tetrapodi conserva molte potenzialità evolutive e tracce della storia, e il momento di "mettere il punto alla sequenza dei versi" resta un aspetto cruciale e decisivo.

Tornando alle pagine di Gould sul «brillante lavoro» di Alberch, nemmeno queste – credo – denotano un grande coinvolgimento di Gould negli studi del biologo spagnolo. Il vero spunto per i porcellini di Gould

[31] Gould, *Eight (or fewer) little piggies*, cit., p. 77.

fu infatti un articolo pubblicato su *Nature* nel 1990 da altri autori: Coates e Clack[32] avevano studiato i primi reperti fossili che consentivano finalmente di contare le dita dei più antichi tetrapodi conosciuti (*Ichthyostega* e *Acanthostega*, del tardo Devoniano), trovando numeri diversi da cinque (sette, otto) e rompendo la sospetta "universalità" della pentadattilia nei tetrapodi. Nella discussione di questa osservazione, Coates e Clack citavano i risultati di Alberch e Shubin, che erano stati pubblicati nel capitolo di un libro, e che erano quindi raggiunti da Gould solo per via indiretta. Eppure, come nota lo stesso Gould nel suo saggio, le scoperte di Shubin e Alberch erano state fatte a pochi passi dal suo studio di Harvard.

Insomma, l'evo-devo di Pere Alberch, non rimase al centro dell'attenzione di Gould dopo quel lavoro del 1979 in cui Alberch e i suoi supervisori avevano formalizzato il modello-orologio. È vero che la personalissima agenda teorica e "politica" di Gould, nonché la sua curiosità, il suo intelletto multiforme e il suo interesse per la "archeologia" delle idee biologiche, non lo rendevano particolarmente disposto a seguire il lavoro di colleghi contemporanei, tantomeno ad affezionarsi all'opera di qualcuno in particolare. Se si analizzano gli apparati del *maximus opus* di Gould[33] si vede che le possibili eccezioni a questa regola sono veramente poche: forse i lavori dei paleontologi Philip Dean Gingerich e David Jablonski, e del biologo Michael L. McKinney, sui ritmi dell'evoluzione in particolare in riferimento alla macroevoluzione e agli equilibri punteggiati. Nei primi anni '90, McKinney contribuisce, anche in collaborazione con Kenneth J. McNamara, allo studio dell'eterocronia[34]. Alberch sarebbe dunque uno tra i personaggi fugaci degli esempi di Gould. Tuttavia, come spiegheremo tra poco, in questo caso specifico potrebbe anche essere intervenuta una divergenza nel modo di concepire evo-devo, che avrebbe reso il lavoro di Alberch poco "digeribile" per Gould.

Dopo aver conseguito il dottorato nel 1980 a Berkeley, Alberch insegnò ad Harvard dal 1980 al 1989, quando fu nominato Associate Professor,

[32] M.I. Coates, J.A. Clack, *Polydactyly in the earliest known tetrapod limbs*, in «Nature», 347(6288), 1990, pp. 66-69.

[33] Gould, *The Structure…*, cit.

[34] Ad esempio: M.L. McKinney, *Heterochrony in Evolution: A Multidisciplinary Approach*, Plenum Press, New York 1988; Id.- K.J. McNamara, *Heterochrony: The Evolution of Ontogeny*, Plenum Press, New York 1991.

e fu anche curatore di erpetologia all'Agassiz Museum of Comparative Zoology. Alberch non riuscì poi ad ottenere la *tenure* ad Harvard. Wake spiegò questo fatto con un argomento familiare a chi lavori in accademia: la molteplicità di interessi non paga, e le posizioni nelle università richiedono spesso una iper-specializzazione mantenuta lungo tutto il curriculum vitae[35]. Alberch tornò allora in Spagna dove assunse il ruolo di direttore del Museo Nacional de Ciencias Naturales a Madrid, nonché di ricercatore per il Consiglio Nazionale delle Ricerche spagnolo. Nel 1998, l'anno della sua morte, Alberch stava per trasferirsi a Valencia come direttore del nuovissimo Cavanilles Institute of Biodiversity and Evolutionary Biology (ICBiBE). Nei vent'anni della sua vita che seguirono l'articolo scritto con Gould, Alberch aveva lavorato su molti temi: convergenza morfologica, variazione intraspecifica, teratologia ed evidenze di variazione discreta[36], morfodinamica, speciazione e macroevoluzione[37], nonché museologia e comunicazione della scienza. Tutti temi, questi, di potenziale interesse per Gould, e sviluppati con una forte attenzione teorica e formale, ma non raccolti dal paleontologo di Harvard. Ci focalizzeremo qui su un articolo di Alberch del 1985 che può forse contribuire a spiegare questa mancanza di interazione.

Alberch cambia strada: lo sviluppo è un sistema, eventi e strutture sono epifenomeni

Come abbiamo anticipato, Pere Alberch avrebbe cambiato direzione dopo il lavoro del 1979 su *size and shape* con Gould, Oster e Wake, fino a considerare come profondamente difettosa la visione dello sviluppo che aveva formalizzato e difeso. L'articolo che esplicita maggiormente questa nuova posizione ha il blando titolo di *Problems with the interpretation of developmental sequences*[38]. Pubblicato su *Systematic Zoology* nel 1985,

[35] D.B. Wake, *Pere Alberch (1954-98)*, in «Nature», 393(6686), 1998, p. 632. Citato anche in *Pere Alberch: The Creative Trajectory of an Evo-Devo Biologist*, cit., p. 16.

[36] A. Etxeberria, L. Nuño de la Rosa, *A world of opportunity within constraint: Pere Alberch's early evo-devo*, in *Pere Alberch: The Creative Trajectory of an Evo-Devo Biologist*, cit., pp. 21-44.

[37] De Renzi, *Developmental and historical patterns…*, cit.

[38] P. Alberch, *Problems with the interpretation of developmental sequences*, in «Systematic

questo articolo è un attacco alla visione dello sviluppo come sequenza di stadi, alla quale Alberch contrappone una «prospettiva dinamica sull'ontogenesi». L'impraticabilità della visione a stadi viene argomentata da Alberch, tra l'altro, attraverso due esempi: la varietà di *pattern* di strisce in diverse specie di zebre e la riduzione del numero di dita negli anfibi.

Secondo alcune ipotesi, le striature delle zebre evolverebbero mediante la dislocazione temporale dell'inizio della formazione delle strisce nello sviluppo embrionale. Sebbene questa spiegazione sia abbastanza accurata a livello descrittivo, non vi è alcun "segnale" o "punto" di inizio al tempo α nello sviluppo della zebra. La forma della striatura risulta, piuttosto, dalla crescita differenziale di parti diverse dell'embrione. L'interazione tra le parti dell'embrione è il comune meccanismo, ed esso può dare origine a diversi schemi di colorazione, compreso – occasionalmente – un *pattern* maculato, che sarebbe difficilmente inscrivibile in un modello a stadi 'start-stop' in stile Alberch et al. (1979): se le strisce sono la forma che si sviluppa, con un inizio e una fine, come considerare le macchie? A onor del vero, in Alberch et al. (1979) vi erano già le avvisaglie di una visione sistemica, dinamica, interattiva del rapporto tra parti dell'embrione, tuttavia si sperava ancora di poter ricondurre questi fenomeni a molteplici eterocronie che agiscono di concerto: come noto negli esperimenti di trapianto dai tempi di Waddington, il ritardo nello sviluppo di un tessuto può comportare effetti complessi, come la mancata "evocazione" di determinati *pathways* di sviluppo in tessuti adiacenti. In questo modo, scrivevano Alberch et al., «[...] l'eterocronia può produrre non solo un anticipo o un ritardo nella comparsa di alcune strutture, ma anche un insieme di conseguenze *sottili*, che pervadono l'organismo, e non direttamente connesse a singoli cambiamenti nel *timing* dello sviluppo»[39]. Alterazioni di proporzioni e discontinuità fenotipiche possono avvenire in seguito a piccole variazioni dei ritmi di sviluppo di parti dell'embrione.

Le dita delle salamandre – il cavallo di battaglia di Alberch – sono un altro caso in cui un'analisi eterocronica in senso stretto non è applicabile. Vi sono specie di salamandre con cinque dita e altre che ne hanno quattro. Nelle salamandre pentadattile, il quinto dito è l'ultimo a differenziarsi nell'ontogenesi. In quelle con quattro dita, il quinto dito è

Zoology», 34(1), 1985, pp. 46-58.

[39] Alberch *et al.*, 1979, cit., p. 315.

quello mancante. Le salamandre con quattro dita sembrerebbero pedomorfiche rispetto alle pentadattile, ma questo pedomorfismo è soltanto apparente: salamandre pedomorfiche con quattro dita possono in effetti essere ottenute da salamandre pentadattile attraverso manipolazione sperimentale, ma lo schema osseo che si ottiene è completamente diverso da quello delle salamandre filogeneticamente quadridattile. Queste ultime non possono essere considerate eterocroniche perché la loro morfologia non è rintracciabile nelle "sequenze" embriologiche o giovanili degli altri urodeli. Il messaggio generale è che le comunanze non vanno cercate nei punti toccati dalla traiettoria ontogenetica, bensì nelle caratteristiche dinamiche – parametri e variabili – del sistema:

> C'è un'organizzazione strutturale in questo schema che dovrebbe essere riconducibile ad un'analisi sistematica, ma l'informazione non è nella sequenza ontogenetica […], c'è una relazione tra le due morfologie, ma va ricercata in termini di cambiamento nelle regole di ontogenetiche di interazione o condizioni iniziali, piuttosto che in stadi ontogenetici intermedi[40].

La conservazione dei processi di sviluppo non consiste nella conservazione di stadi, eventualmente riordinati.

È affascinante notare come la proposta di Alberch (1985) si ponga in esplicito e totale contrasto praticamente con tutti gli assunti che in precedenza erano stati fondamentali in Gould e poi in Alberch e colleghi. Qui ci occupiamo brevemente del primato della morfologia, della "dissociabilità", dell'esistenza di eventi, di linee progressive, di stadi e di sequenze nello sviluppo.

Autonomia della morfologia. L'approccio sistemico e dinamico delineato da Alberch (1985) rivela come i fenomeni morfologici – strutture, sequenze, inizi, interruzioni – possano essere fuorvianti se considerati semplicemente a livello descrittivo, e siano invece da spiegare attraverso i pattern interattivi tra componenti (geni, cellule, tessuti, parti dell'embrione). Gould invece mantiene negli anni una netta distanza epistemologica dalla biologia cellulare e dalla biologia molecolare. Pur dichiarando a più riprese l'importanza del livello cellulare e di quello genetico, Gould resta saldamente ancorato a metodi morfometrici. In *Ontogenesi e filogenesi* il paleontologo fantastica che la distinzione operata dal modello-orologio

[40] Alberch, *Problems…*, cit., p. 51.

tra crescita e sviluppo possa trovare «delle basi causali nei processi cellulari», che fornirebbero a quel modello puramente strumentale «anche un grado di realtà gratificante»[41], ma vive da "utente esterno" gli approcci che si occupano di livelli sub-morfologici, spesso limitandosi ad adottarne il linguaggio, come quando chiama l'insinuarsi di innovazioni in stadi precoci dello sviluppo un «modo di trasformazione della regolazione»[42] che, seguendo Stebbins, si potrebbe definire «precocità crescente dell'azione genica»[43]. Da una parte, Gould ritiene che le osservazioni morfologiche possano in qualche modo permettere di stimare i cambiamenti genetici sottesi, con particolare riferimento ai cambiamenti «regolatori», nonché i processi a livello cellulare. Dall'altra, la sua posizione sembra volta più alla legittimazione dell'autonomia delle osservazioni morfologiche che a un'articolazione tra le diverse scale e dimensioni dello sviluppo:

> L'esigenza primaria dello studio della dissociabilità sarebbe una spiegazione soddisfacente di quest'ultima a livello cellulare. Ciò, se ben intendo un campo scientifico che mi è estraneo, non è disponibile al momento. Al suo posto, posso solo offrire, a partire da un'area a me più familiare, alcune questioni relative ad una metrica [morfologica, basata su taglia e forma] che potrebbe misurarne gli effetti quantitativi[44].

Così, la proporzione tra evoluzione per «spostamento eterocronico» ed evoluzione per «introduzione di novità», rilevabile con i metodi della morfologia classica, può offrire «una stima minimale della frequenza relativa dei mutamenti regolatori nell'evoluzione», anche se «non possiamo sapere quanti cambiamenti regolatori si annidano dietro l'introduzione di novità [fenotipiche] apparenti»[45].

Alberch et al. (1979) confermano tale attenzione alla descrizione morfologica. È quest'ultima che essi tentano di rendere più rigorosa attraverso la formalizzazione:

> «I processi cellulari soggiacenti [tasso di crescita nelle dimensioni] e [tasso di crescita nella forma] implicano proliferazione cellulare e riorganizzazione. Tuttavia,

[41] Gould, *Ontogeny and Phylogeny*, cit., p. 212.
[42] Ivi, p. 210.
[43] G. L. Stebbins, *Flowering Plants: Evolution above the Species Level*, Harvard University Press, Cambridge MA 1974. Citato da Gould, *op. cit.*, p. 210.
[44] Gould, *Ontogeny and Phylogeny*, cit., p. 214.
[45] Ivi, p. 197.

al livello della descrizione possiamo trattare i processi in modo fenomenologico»[46].

In *Otto piccoli porcellini*, poi, Gould sottolinea giustamente la necessità di una qualche soluzione sub-morfologica per il massimo rompicapo evoluzionistico dell'arto dei tetrapodi, cioè la stabilità del numero 5, inspiegabile sia attraverso la strategia adattamentista che attraverso quella contingentista prediletta da Gould. I tetrapodi possono solo perdere dita. Quelli che ne sviluppano più di 5, come il famoso panda, lo fanno attraverso meccanismi completamente diversi, così che le dita sovranumerarie si possono considerare a tutti gli effetti "finte dita". Per smentire la spiegazione adattamentista, che postula un'ottimalità funzionale del numero 5, Gould fa appello ad alcune eccezioni tra gli anfibi e tra i tetrapodi antichi (i quali però sarebbero stati parzialmente acquatici). Per Gould la contingenza storica spiega particolarmente bene la stabilizzazione iniziale del numero 5, ma non altrettanto bene la sua ostinata stabilità successiva. Se né adattamento né contingenza spiegano sufficientemente bene l'irremovibilità della pentadattilia, altri fattori devono essere esplorati, ma questi sembrano ricadere al di fuori della competenza e dell'interesse di Gould:

> Sospetto che questo sia un problema per embriologi o genetisti; la storia filogenetica può offrire ben pochi indizi. Perché il cinque, una volta ottenuto per qualsiasi via o qualsiasi ragione, dovrebbe essere così ostinatamente invalicabile come limite superiore, cosicché ogni linea genealogica che torni a sviluppare di nuovo sei o più dita deve farlo seguendo una linea diversa rispetto alla produzione delle prime cinque?[47]

Vi è da dire che la visione dinamica di Alberch non lo portò mai lontano da un'attenzione privilegiata alla dimensione morfologica, e di certo non lo proiettò ad occuparsi di reti di regolazione genica, un campo poi effettivamente rivoluzionato dall'approccio dei sistemi dinamici, però a volte erroneamente identificato come la sua unica applicazione. La genetica dello sviluppo fu «la strada non imboccata» da Pere Alberch[48], e alcuni suoi estimatori lo apprezzano proprio per questo motivo. Al citato convegno del 2008 in Austria in onore di Alberch, ad esempio, vi fu

[46] Alberch *et al.*, 1979, cit., p. 301.

[47] Gould, *Otto piccoli…*, cit., p. 82.

[48] D. Rasskin-Gutman, *Molecular evo-devo: the path not taken by Pere Alberch*, in *Pere Alberch: The Creative Trajectory of an Evo-Devo Biologist*, cit., pp. 67-84.

«un malcelato livore contro il risorgere di un pensiero riduzionistico in evo-devo»[49], e gli autori del report scrissero poi:

> La concezione di Pere dell'importanza dello sviluppo per l'evoluzione confligge con il paradigma predominante di evo-devo, che per molti è sinonimo di genetica evoluzionistica dello sviluppo (anche il termine "epigenetica" viene oggi ristretto per lo più ai *patterns* di metilazione del DNA). Sebbene fosse perfettamente aggiornato sul ruolo dei geni nello sviluppo, Pere insisteva che il livello genetico non fosse necessariamente il più cruciale per capire come i sistemi ontogenetici possono essere modificati nell'evoluzione[50].

E ancora:

> Mentre la ricerca successiva in genetica dello sviluppo ha dato rilievo al ruolo di geni selettori o regolatori *master*, della segnalazione cellulare, delle cascate geniche, nello specificare il fato cellulare e la forma dei tessuti, la convinzione di Pere che il livello morfogenetico fosse fondamentale per la comprensione dell'evoluzione è ancora pertinente, perché la morfogenesi è il solo ponte in grado di darci pieno accesso alla logica delle forme viventi[51].

Approccio sistemico, insomma, non equivale a una svalutazione della morfologia, tantomeno a un'esclusiva attenzione a geni e prodotti genici, bensì è contraddistinto dall'attenzione a processi interattivi visti come sistemi dinamici.

Dissociabilità. La critica sistemica di Alberch (1985) integra diversi livelli di osservazione dello sviluppo, minando l'autonomia della descrizione morfologica, compromettendo in particolare un presupposto fondante dell'approccio di Gould: la "dissociabilità". Vi è da notare che, oggi, si parla di "modularità" come principio architettonico fondamentale degli esseri viventi, e la dissociabilità è inquadrata teoreticamente come sua conseguenza[52]. Comunque sia, tutto il discorso di *Ontogenesi e filogenesi* sull'eterocro-

[49] Reiss *et al.*, *op. cit.*, p. 352.

[50] Ivi, p. 355.

[51] *Ibidem*.

[52] Caianiello, *op. cit.* in questo volume, fa risalire a Rudolf Raff il riconoscimento e l'applicazione della modularità allo sviluppo: R.A. Raff, *The Shape of Life: Genes, Development, and the Evolution of Animal Form*, Chicago University Press, Chicago 1996. Per un moderno commento sul rapporto tra modularità e dissociabilità di veda ad es. E.C. Raff, R.A. Raff, *Dissociability, modularity, evolvability*, in «Evolution & Development» 2(5) (2000), pp. 235-237.

nia è fondato sul fatto che nello sviluppo i caratteri, in particolare quelli somatici e quelli riproduttivi, sono parzialmente dissociati, tanto da poter avere «storie filetiche indipendenti»[53]. È così che «i caratteri che appaiono in uno stadio di un'ontogenesi ancestrale possono essere trasferiti a stadi più precoci o più tardi nei discendenti»[54], e che le tempistiche α e β di Alberch et al. (1979) possono essere pre- e post- dislocate. Inoltre, ad essere dissociabili non sono soltanto i caratteri, ma anche i processi fondamentali: crescita, maturazione, sviluppo. Ciò consente la separazione tra i quadranti del modello-orologio.

Difficile esagerare l'importanza che la dissociabilità svolge nell'intero impianto del pensiero di Gould. I termini che abbiamo citato all'inizio – *spandrels*, *exaptation* – riposano sulla possibilità di identificare strutture ben definite, modificabili nel corso dell'evoluzione, sebbene connesse allo sviluppo complessivo dell'organismo. L'articolo con Alberch viene pubblicato proprio nell'anno dell'articolo sugli *spandrels*, e vi si trovano accenni a tutti i concetti che Gould stava elaborando. Le dinamiche di sviluppo possono produrre una gamma di fenotipi discontinui, «che consentono ai discendenti di utilizzare strutture "mutanti" per funzioni e comportamenti assenti nei loro progenitori»[55]. L'emergere di strutture nuove e la loro co-optazione funzionale si lega al tema dei ritmi dell'evoluzione: «la nostra concezione della dinamica evolutiva comprende sia le lente trasformazioni morfologiche caratteristiche del gradualismo filetico che i cambiamenti repentini associati con perturbazioni evolutive "discontinue"»[56].

In Alberch (1985) non si parla di dissociabilità. Ovviamente anche nell'approccio sistemico e dinamico il punto di partenza è la fenomenologia morfogenetica: avvolgimento di conchiglie, strisce del mantello delle zebre, dita dei vertebrati tetrapodi. Tuttavia, il passaggio successivo è l'identificazione del sistema di interattori che produce la fenomenologia, e il cui repertorio di comportamenti può includere anche fenomenologie non osservate (come le macchie nelle zebre), vie molteplici per giungere agli stessi risultati, traiettorie diversamente stabili e gradi diversi di 'accessibilità' fra traiettorie differenti.

---

[53] Gould, *Ontogeny and Phylogeny*, cit., p. 211

[54] Ivi, p. 195

[55] Alberch *et al.*, 1979, cit., p. 312.

[56] *Ibidem.*

Eventi. In Alberch et al. (1979), particolare enfasi è posta sul definire lo sviluppo in termini di eventi che possono essere mappati su una linea temporale che rappresenta l'età dell'organismo, come ad esempio «[…] la comparsa della prima cellula differenziata in una serie di strutture, i primi inizi di mineralizzazione in ciascuno degli elementi scheletrici di una serie, o il primo stadio osservabile in una serie di processi ontogenetici […]. Ciascun evento può essere spostato durante la filogenesi»[57]. Ritardo e accelerazione sono concettualizzati in termini di tempistiche di eventi. In *Ontogenesi e filogenesi* Gould sottolinea spesso come la differenza tra antenati e discendenti non stia nel tasso di crescita di una parte del corpo, bensì nella collocazione dell'inizio della crescita – ciò che Alberch et al. chiameranno α – ad esempio a taglie corporee inferiori o superiori. Per Gould, dunque, «l'eterocronia implica un cambiamento nella scansione temporale degli eventi ontogenetici, non un'alterazione dei [tassi] di crescita...»[58] – tassi che Alberch et al. chiameranno k. E infatti, sempre per Gould: «Gran parte del lavoro passato sui "geni del ritmo" si è concentrato non solo sui cambiamenti di velocità delle reazioni, ma anche sugli spostamenti temporali dell'inizio del processo degli eventi dello sviluppo»[59]. Nell'approccio sistemico di Alberch (1985), gli eventi che appaiono maggiormente convenzionali lo sono davvero: sono punti arbitrari scelti nella traiettoria ontogenetica del sistema. Gli eventi più evidenti sono invece "effetti soglia" nelle traiettorie ontogenetiche. La modificazione dei parametri del sistema può creare nuove soglie, oppure cancellare o spostare le soglie esistenti. Gli eventi sono insomma, ancora una volta, non primitive dello sviluppo bensì prodotti della dinamica del sistema.

Lancette. Gli indicatori del modello-orologio, nonostante gli sforzi per concettualizzare lo sviluppo come sequenza di eventi osservabili nella morfologia, mostrano incongruenze che Gould nota ma sceglie di sminuire. Si prenda ad esempio la problematica della variazione di velocità dello sviluppo nel corso dello sviluppo stesso. Per evitare che la lancetta della forma o quella della taglia funzionino "a singhiozzo", con accelerazioni e

[57] Ivi, p. 297.

[58] Gould, *Ontogeny and Phylogeny*, cit., p. 220. Con il termine "tassi" sostituisco il vocabolo presente nella traduzione italiana ufficiale, "ritmi", meno accurato.

[59] Ivi, p. 221.

rallentamenti simili a quelli di un orologio con la batteria scarica, Gould propone una taratura ad-hoc dei quadranti:

> Poiché l'aumento della taglia (e i ritmi del cambiamento della forma) sono generalmente più rapidi nelle fasi precoci della vita, le lancette si sposteranno generalmente più in fretta all'inizio per poi rallentare (se ciò ci appare indesiderabile, il quadrante della taglia può essere reimpostato secondo una qualche trasformazione appropriata. Ciò che importa è che i quadranti della taglia e della forma siano regolati in maniera tale che le lancette si muovano all'unisono nell'ontogenesi ancestrale)[60].

L'andamento a saturare della taglia può essere compensato attraverso una scala che è più "fitta" nella parte sinistra del quadrante, per diventare via via più rada, ottenendo un movimento lineare dell'indicatore a fronte di una crescita asintotica della taglia. Anche Alberch et al. (1979) si affidano al fatto che tutti i modelli di crescita possono essere resi lineari «per mezzo di un appropriato cambio di scala»[61], come si fa ad esempio con molte curve in biologia riportate su scale logaritmiche, e procedono quindi a disegnare tutte le traiettorie ontogenetiche come linee rette. La lancetta che più delle altre rischia di "impazzire" tra le mani del suo costruttore è però quella della forma. Ci si aspetta che essa si muova, almeno nell'antenato, in parallelo a quelle della taglia e dell'età, però, come nota Gould già del 1977: «Se la stessa forma è compiuta a taglie differenti, il quadrante della forma si invertirà e noi potremmo non esser più in grado di sapere dove collocare la lancetta della forma […]»[62], vedendo così compromessa la possibilità di comparazione tra antenati e discendenti. In pratica lo sviluppo di forme anche semplici è molto difficile da comprimere in una scala lineare. L'approccio di Alberch (1985) considera sì il sistema in sviluppo come un punto che ha una traiettoria deterministica senza reali "stacchi" e vere discontinuità, ma tale traiettoria si svolge in uno spazio multidimensionale dove molte variabili possono essere stabili o periodicamente tornare ad assumere i medesimi valori senza che per questo il sistema si trovi nella stessa condizione e si orienti nella stessa direzione.

Stadi. Gli assunti esplicitati e criticati con più forza da Alberch (1985) riguardano l'esistenza di stadi dello sviluppo e la possibilità che essi siano

[60] Ivi, p. 225.
[61] Alberch *et al.*, 1979, cit., p. 304.
[62] Gould, *Ontogeny and Phylogeny*, cit., p. 224

omologhi in ontogenesi diverse. Secondo una definizione recente e molto generale, caratteri o stadi sono omologhi tra loro quando sono istanze di uno stesso carattere o stadio che "rimane se stesso" attraverso un gran numero di possibili stati alternativi che si realizzano nel tempo (ad esempio nel tempo evolutivo o in quello ontogenetico)[63]. Alberch nota ed esplicita che per poter comparare le ontogenesi come nel modello-orologio delle Fig. 1 e 2, oppure come in Fig. 4, «è imperativo omologizzare specifici stadi embrionali tra ontogenesi nonché tra stadi adulti ed embrionali»[64]. Di fronte alle evidenze circa le strisce delle zebre e le dita delle salamandre, però, il verdetto di Alberch è lapidario: «in un quadro esplicativo dinamico […] gli stadi intermedi sono privi di senso»[65]. I sistemi non possono essere comparati sulla base delle singole posizioni che attraversano, né sulla base di segmenti di traiettorie. In altri termini, la "lancetta" del discendente non transita sullo stesso "quadrante" di quella dell'antenato. Non ha, insomma, significato alcuno il postulare una corrispondenza punto a punto tra i vari "orari" di "orologi ontogenetici" distinti. Per comparare un sistema con un altro l'unico modo è considerare il suo intero repertorio dinamico, che comprende tutte le traiettorie che sono ad esso possibili e le condizioni alle quali il sistema si avvierà sull'una o sull'altra, un repertorio generato dalla configurazione delle relazioni interattive del sistema. Forse il problema dell'omologia è davvero la questione che, tra quelle sollevate in questa storia, è rimasta più aperta nella biologia contemporanea. Se da una parte è chiaro che «l'idea che caratteri [o stadi] possano "rimanere se stessi", ossia omologhi attraverso un indefinito numero di possibili stati alternativi che si succedono nel corso dell'evoluzione, è basata su una interpretazione idealistica di come evolvono gli organismi»[66], questo spinge non ad abbandonare il concetto di omologia, bensì a elaborarne versioni più articolate e adeguate alla complessità[67], venendo incontro alle neces-

[63] A. Minelli, G. Fusco, *Homology*, in *The Philosophy of Biology: A Companion for Educators*, a cura di K. Kampourakis, Springer, Dordrecht 2013, pp. 289-322.

[64] Alberch, *Problems…*, cit., p. 47.

[65] Ivi, p. 51.

[66] Minelli, Fusco, *op. cit.*, p. 295.

[67] Ad esempio il concetto di "omologia fattoriale" (Minelli, Fusco, *op. cit.*) riconosce che caratteri possono essere omologhi a un livello (ad esempio quello delle strutture morfologiche) ma cessare di esserlo ad altri (ad esempio quello del set di geni coinvolti). Allo stesso tempo rifiuta una suddivisione gerarchica fissa di "livelli di omologia", proponendo

sità pratiche ed epistemologiche dello studio degli organismi viventi. Un esempio tra mille è riportato in un manuale di biologia ed evoluzione degli artropodi[68], e riguarda un'omologia tra caratteri nei ragni:

> […] lo stadio A in un artropode X può essere omologo rispetto ad alcuni tratti ontogenetici o morfologici, ma non necessariamente ad altri. Un esempio interessante è fornito dai ragni: gli araneidei costruiscono ragnatele azzeccose dal secondo stadio in poi, i cribellati invece esibiscono questa capacità solo dal terzo stadio in poi: in un simile caso, l'omologia degli stadi in termini di posizione ordinale nella sequenza degli stadi non corrisponde a ciò che sappiamo sulla omologia funzionale, in termini di attività della ghiandola sericigena[69].

Sequenze. Di fronte alle sequenze ontogenetiche osservate e modellizzate ad esempio negli studi di eterocronia, Alberch (1985) si chiede se esse siano sequenze soltanto descrittive o anche *causali*. Dopotutto – ragiona Alberch – nello sviluppo degli urodeli, il dotto nasolacrimale induce la formazione di determinate ossa, e in sua assenza è impossibile che queste ossa si formino, e sequenze causali come queste sono note fin dall'embriologia classica. La presenza generalizzata di segnali induttivi sembra deporre a favore di una visione causale delle sequenze di sviluppo. Ma – scrive Alberch – «sfortunatamente, ci sono ampie prove che le interazioni induttive possono cambiare nella filogenesi»[70]. Ecco perché, in generale, anche nel caso di «strutture chiaramente omologhe», nel loro sviluppo «non c'è corrispondenza uno-a-uno tra stadi ontogenetici»[71]. Eppure Alberch et al. (1979) tenevano in assoluta considerazione le sequenze di sviluppo, tanto da scrivere esplicitamente: «Non è possibile esagerare l'importanza della sequenza negli eventi dello sviluppo»[72]. Sull'esistenza delle sequenze sono infatti basate le complesse analisi eterocroniche come quella in Fig. 4.

---

invece di misurare il "grado di omologia", inteso in maniera multidimensionale.

[68] A. Minelli, G. Fusco, *Arthropod post-embryonic development*, in *Arthropod Biology and Evolution*, a cura di A. Minelli et al., Springer, Berlin-Heidelberg 2013, capitolo 5, pp. 91-122.

[69] Ivi, p. 102.

[70] Ivi, p. 49.

[71] Ivi, p. 34.

[72] Alberch *et al.*, 1979, cit., p. 298.

Conclusione

Che ne è dunque di tutte le descrizioni in termini di sviluppo di forme e taglie morfologiche, con i loro relativi tempi di inizio e di arresto, con le loro accelerazioni e i loro rallentamenti? Presentando il suo approccio, Alberch (1985) rinnega definitivamente l'approccio gouldiano che aveva collaborato a raffinare: «Il problema è che, quando il lavoro è impostato in questo modo, la nomenclatura rigida del formalismo di Gould (1977, 1982) e Alberch et al. (1979) non è più valida»[73].

Resistiamo all'idea di considerare Alberch e Gould come rappresentanti di eventuali differenti tipologie di evo-devo, magari una più statica e una più dinamica, oppure una più focalizzata sulle forme e l'altra sui processi. Vi sono pubblicazioni che si occupano della struttura storica di evo-devo in maniera approfondita[74] e comunque, come dicevo all'inizio, è già piuttosto difficile individuare un'origine e dei confini per questa "disciplina" o "campo". Certamente però vi è un filone di ricerca, sia teorico che empirico, che concettualizza lo sviluppo come un sistema dinamico, e che finisce per considerare tutti gli altri aspetti come epifenomeni della traiettoria del sistema-in-sviluppo nello spazio delle possibili configurazioni delle sue variabili, una traiettoria governata dalla rete di relazioni regolative tra le variabili stesse. Lo stesso Conrad Waddington, un chiaro precursore di questo approccio, fece un percorso complesso per arrivarvi, dopo l'incontro con René Thom e con la teoria matematica dei sistemi dinamici[75].

Johannes Jaeger e James Sharpe[76] sostengono, in linea con la convinzione

[73] Alberch, *Problems…*, cit., p. 55.

[74] Si vedano ad esempio G.P. Wagner, C. Chiu, M. Laubichler, *Developmental evolution as a mechanistic science: The inference from developmental mechanisms to evolutionary processes*, in «American Zoologist», 40(5), 2000, pp. 819-831; W. Arthur, *The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology*, in «Nature», 415(6873), 2002, pp.757-764; G.B. Müller, *Evo-devo: extending the evolutionary synthesis*, in «Nature Reviews Genetics», 8(12), 2007, pp. 943-949; M. Morange, *Evolutionary developmental biology its roots and characteristics*, in «Developmental Biology», 357(1), 2011, pp. 13-16.

[75] Una parte di questa storia, con ulteriori fonti per approfondirla, si trova in G. Fusco, R. Carrer, E. Serrelli, *The landscape metaphor in development*, in *Towards a Theory of Development*, a cura di A. Minelli, T. Pradeu, Oxford University Press, Oxford 2014, Ch. 7, pp. 114-128.

[76] J. Jaeger, J. Sharpe, *On the concept of mechanism in development*, in *Towards a Theory of Development*, a cura di A. Minelli e T. Pradeu, Oxford University Press, Oxford 2014,

di molti studiosi del settore, che la teoria dei sistemi dinamici non-lineari è oggi il più promettente approccio disponibile per formalizzare lo sviluppo a diverse scale di osservazione. Mentre indicano Pere Alberch tra i precursori[77], queste presentazioni rendono evidenti i grandi progressi concettuali e tecnici degli ultimi anni, i quali hanno alimentato una teoria che Alberch poteva appena intuire. L'abbondanza di dati sull'espressione genica durante lo sviluppo, il vorticoso aumento delle capacità di calcolo per l'effettuazione di analisi numeriche, l'introduzione di nuovi metodi di analisi matematica e statistica rendono oggi possibile la costruzione e lo studio di modelli dinamici di reti di regolazione genica all'interno della cellula, di interazione inter-cellulare, e di comportamento dinamico di un tessuto o di un embrione. Tutti questi modelli dinamici sono costruiti allo stesso modo: come sistemi di variabili il cui stato cambia nel tempo, incontrando punti di equilbrio, attrattori, transizioni di fase. I sistemi dinamici offrono finalmente la maniera di 'catturare' e descrivere i processi dello sviluppo: il sistema ha un "repertorio dinamico" (*dynamical repertoire*), un "ritratto delle fasi" (*phase portrait*) che raramente può avere una fedele rappresentazione in tre dimensioni, ma che comunque caratterizza il comportamento del sistema. Ecco che diviene praticabile l'invito di Alberch a considerare come base per la comparazione l'intero "panorama dinamico" del sistema, invece che segmenti di traiettoria ontogenetica o ancor peggio singoli punti di passaggio.

Gould non appare molto interessato ai lavori di Alberch dopo il 1979. Quali che siano le ragioni di questa distanza, se ve ne sono, l'aspetto più interessante per il lettore odierno interessato allo sviluppo ontogenetico e alla sua evoluzione è, forse, l'incompatibilità tra gli approcci e soprattutto tra i loro presupposti teorici. Pere Alberch, dopo un'iniziale innamoramento per le idee di Gould alla fine degli anni Settanta, se ne distacca e dirige gran parte dei suoi lavori nella direzione dei sistemi dinamici. Nel 1985 suggella questa scelta con queste parole: «…gli evoluzionisti devono evitare di ripetere gli errori di Haeckel, che causarono il tracollo dell'intero settore. Erigendo una tassonomia rigida ed artificiale di *patterns*, si oscurano

Ch. 4, pp. 56-78.

[77] Ad esempio G. Oster, P. Alberch, *Evolution and bifurcation of developmental programs*, in «Evolution», 36, 1982, pp. 444-459; P. Alberch, *From genes to phenotype: dynamical systems and evolvability*, in «Genetica», 84, 1991, pp. 5-11.

le intuizioni più feconde»[78]. Sequenze, stadi e caratteri sono *pattern* che emergono nella dinamica temporale di un sistema. Le osservazioni circa la loro comparsa, crescita, interazione, scomparsa nel tempo devono essere spiegate da una teoria dello sviluppo. Parzialmente artificiose e convenzionali, esse non possono esserne il fondamento.

Ringraziamenti

L'autore ringrazia Silvia Caianiello per l'invito, la fiducia e l'entusiasmo; Gerd Müller per gli utili consigli; Giuseppe Fusco e Alessandro Minelli per gli attenti e perspicaci commenti critici su una precedente versione del testo, che sono stati decisivi per migliorarlo.

[78] Alberch, *Problems…*, *op. cit.,* p. 57

Dalla biologia dello sviluppo classica a evo-devo

Chiara Campanella

Evolutionary changes must be expressed in ontogeny and phyletic information must therefore reside in the development of individuals.
S.J. Gould in *Ontogeny and Phylogeny*

Introduzione

Si può affermare che l'evoluzione si basa su cambiamenti ereditabili che hanno effetti sullo sviluppo embrionale. Ciò era stato intuito da Charles Darwin che si chiedeva: «se la selezione naturale può solo operare sulle varianti esistenti, da dove provengono le variazioni osservabili?» e si rispose che esse provenivano da modificazioni che si verificavano nello sviluppo.

Thomas Huxley alla fine del XIX secolo fu tra i primi a sostenere che lo studio dello sviluppo embrionale fosse fondamentale per comprendere come si possono attuare i cambiamenti su cui può agire la selezione naturale[1]. La sfida più importante, ed all'epoca completamente inedita, era comprendere come le 'variazioni' menzionate da Darwin potessero generarsi e passare da una generazione ad un'altra. Gli studi sullo sviluppo embrionale dei grandi embriologi della fine del XIX e dell'inizio del XX secolo, la spiegazione basata sulla genetica mendeliana, sulla teoria della linea germinale di August Weismann e sulla scoperta delle mutazioni permisero di chiarire da dove hanno origine le "variazioni" e come vengono trasmesse, consentendone l'incorporazione nella teoria dell'evoluzione. Queste spiegazioni, pur permettendo di comprendere bene i piccoli cambiamenti che

[1] Cfr. Th. Huxley, *Evolution in Biology (1878),* in Id., *Collected essays*, vol. 2: *Darwiniana*, Macmillan, London 1893, pp. 187–226 (https://ebooks.adelaide.edu.au/h/huxley/thomas_henry/darwin/essay6.html).

consentono agli organismi di adattarsi all'ambiente, non spiegavano facilmente i grandi cambiamenti che avvengono nell'evoluzione e che sono alla base delle varietà di forme e piani corporei che l'evoluzione ha generato. Quindi, dovevano prima essere affrontate la genetica e la biologia molecolare per potere comprendere il significato dei geni ed i meccanismi grazie ai quali prendono forma le varie parti che compongono un embrione. Le straordinarie scoperte della seconda metà del secolo scorso hanno permesso all'embriologia di "comprendere se stessa", diventando biologia dello sviluppo. Sono stati individuati molti meccanismi molecolari, cellulari e fisiologici che controllano le varie fasi embrionali di un organismo, la formazione delle cellule, dei tessuti e degli organi con forma e localizzazione spaziale ben precise rispetto alle altre strutture che compongono l'organismo. Inoltre è stato sottolineato che gli embrioni hanno una caratteristica molto importante: sono costituiti da compartimenti, cioè da territori che daranno luogo a specifici organi (campi morfogenetici dei Vertebrati, i parasegmenti ed i dischi immaginali degli Insetti, ecc.). Ognuno di questi compartimenti ha la capacità di svilupparsi in modo largamente indipendente senza interferire con le altre parti dell'embrione. Questa è la ragione per cui possono verificarsi modificazioni dello sviluppo capaci di produrre novità evolutive.

Nel decennio che va dal 1990 al 2000 è nata una nuova disciplina che riprende, sviluppandola, l'ipotesi darwiniana. Essa è la *biologia evoluzionistica dello sviluppo* che ha poi preso il nome di *evo-devo*. Gli studi così indirizzati hanno potuto stabilire alcuni punti fondamentali:

– I geni che controllano lo sviluppo giocano un ruolo chiave nell'evoluzione;

– I cambiamenti (in senso lato) che avvengono in tali geni possono rapidamente dare origine ad importanti novità fenotipiche;

– Tra queste alcune hanno possibilità di adattamento evolutivo.

Prima di affrontare alcuni degli esempi più significativi che sostengono questi concetti di evo-devo, occorre descrivere brevemente le fasi che costituiscono lo sviluppo embrionale e il differenziamento cellulare che in esso si svolge nonché gli approcci metodologici e culturali della biologia dello sviluppo.

2. Sviluppo embrionale e differenziamento

Un vivente animale adulto è composto da differenti tipi cellulari (circa 200 nell'uomo), organizzati in tessuti e organi, ciascuno deputato ad una specifica funzione. Come scaturisce da una sola cellula (l'uovo fecondato) un organismo così complesso?

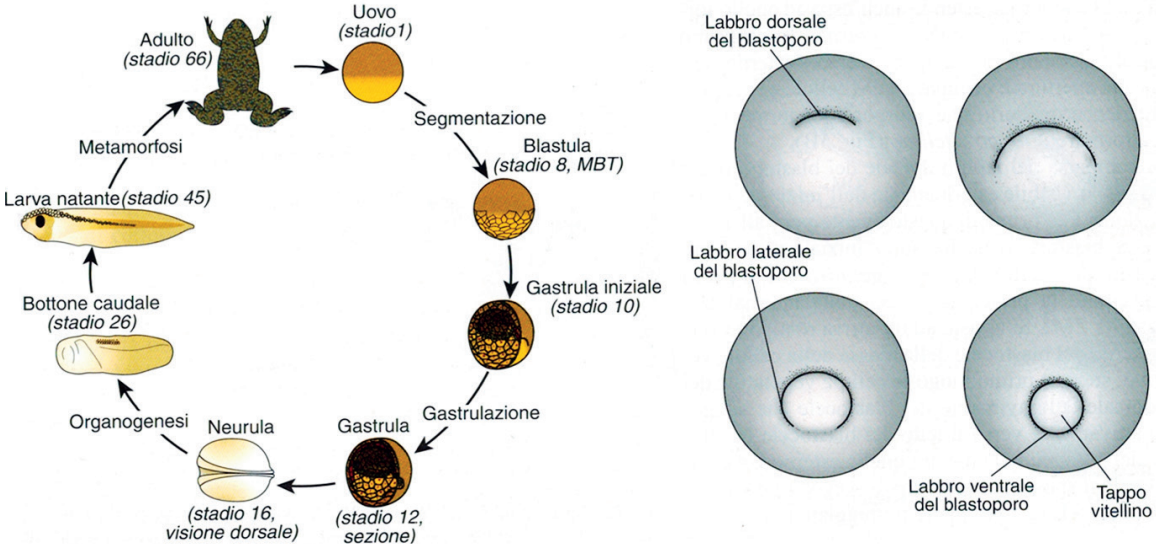


Figura 1. a. Ciclo vitale dell'anfibio anuro *Xenopus laevis*. Sono indicate le fasi principali dello sviluppo. b. Graduale formazione del blastoporo durante la gastrulazione di *Xenopus*. Si assiste dapprima alla formazione del labbro dorsale, poi delle labbra laterali ed infine del labbro ventrale. Il blastoporo si configura come una fessura a forma di cercine, attraverso la quale passano parte dell'endoderma e del mesoderma. Al centro del blastoporo sono i grandi blastomeri dell'endoderma che entreranno anch'essi all'interno dell'embrione a fine gastrulazione (da G. Giudice, G. Augusti Tocco, C. Campanella, *Biologia dello Sviluppo*, Piccin Nuova Libraria, Padova 2010, p. 173).

Lo sviluppo di un embrione generalmente prende il via da un evento di fecondazione, cioè di fusione di due cellule specializzate dette gameti, l'uovo e lo spermatozoo. I gameti sono cellule aploidi, prodotte per meiosi. Quando si uniscono, anche i loro nuclei si fondono formando un unico nucleo contenente il DNA di entrambe, e quindi si ottiene una cellula, lo zigote, diploide, con una copia del patrimonio genetico materno e una copia di quello paterno. In realtà, a seguito dei processi di ricombinazione che avvengono durante la meiosi, i cromosomi dei gameti, e quindi dello zigote risultante dalla loro fusione, non sono copie identiche dei cromosomi parentali, e pertanto l'organismo che si sviluppa da uno zigote avrà un patrimonio genetico unico, differente almeno in parte da quello dei genitori.

La fecondazione, e quindi la riproduzione sessuale, è quell'evento in natura che consente la generazione di un nuovo organismo, diverso da tutti gli altri membri della stessa specie.

L'incontro con lo spermatozoo stimola l'uovo ad attivarsi metabolicamente e iniziare il processo di sviluppo embrionale. Possiamo schematicamente suddividere lo sviluppo di un organismo animale a partire da uno zigote in tre fasi: segmentazione, gastrulazione, organogenesi (v. Figura 1, esempio di un ciclo vitale di un vertebrato, la rana *Xenopus laevis*). La segmentazione è una fase di attiva proliferazione cellulare, grazie alla quale dallo zigote viene generato un elevato numero di cellule (*blastomeri*) attraverso progressive divisioni mitotiche. Al termine di questa fase, l'embrione raggiunge lo stadio di blastula. Nella tappa successiva, la gastrulazione, una parte dei blastomeri si spostano all'interno dell'embrione (Figura 1). Si evidenzia una differenza sostanziale di comportamento tra tre territori principali dell'embrione, i cosiddetti *foglietti embrionali*, costituiti da gruppi di cellule con caratteristiche omogenee. I foglietti sono: l'*ectoderma* destinato a formare il rivestimento esterno dell'individuo e il sistema nervoso, l'*endoderma* che è destinato a diventare intestino primitivo, ed è questa la regione presuntiva della blastula che si sposta all'interno dell'embrione, insieme con il *mesoderma* che è destinato ad occupare posizioni intermedie tra i primi due foglietti. Il mesoderma darà luogo a tessuti o strutture quali derma, muscolatura e ossatura. Oltre all'intestino, si formano anche gli abbozzi degli altri *organi primitivi*, quali *tubo neurale*, *organi escretori e genitali*, ecc. Successivamente tali abbozzi continuano a modellarsi e ad accrescersi dando vita ai diversi organi dell'embrione (*organogenesi*). Studi comparativi hanno poi portato all'importante conclusione che gli aspetti fondamentali dello sviluppo embrionale sono simili nella maggior parte degli animali, facendo ritenere che esse abbiano uno schema anatomico di sviluppo comune, con i foglietti embrionali che danno vita ad organi omologhi.

È durante lo sviluppo che le cellule attuano il differenziamento, processo attraverso il quale le cellule acquisiscono specifiche caratteristiche e proprietà funzionali, e quindi la capacità di svolgere un ben preciso compito nel contesto dell'organismo. Prima di differenziarsi e formare gli organi, le cellule devono avere istruzioni, per assumere un destino preciso. In genere una cellula che intraprende il percorso di differenziamento in un dato tipo cellulare (es. muscolare) perde la capacità di differenziarsi in qualunque

altro tipo cellulare (es. neurale, osseo, intestinale), e/o di generare cellule capaci di farlo. Quindi ogni cellula nel differenziarsi subisce una restrizione delle sue potenzialità.

Tutte le cellule contengono lo stesso patrimonio genetico. La diversità delle singole cellule che costituiscono l'organismo finale si costruisce durante lo sviluppo perché ogni singola cellula esprime solo una parte del genoma. I geni attivati controllano i processi fondamentali con i quali un embrione si sviluppa, cioè la *proliferazione cellulare*, le *interazioni cellulari*, il *movimento cellulare* la *determinazione* e il *differenziamento* (Figura 2).

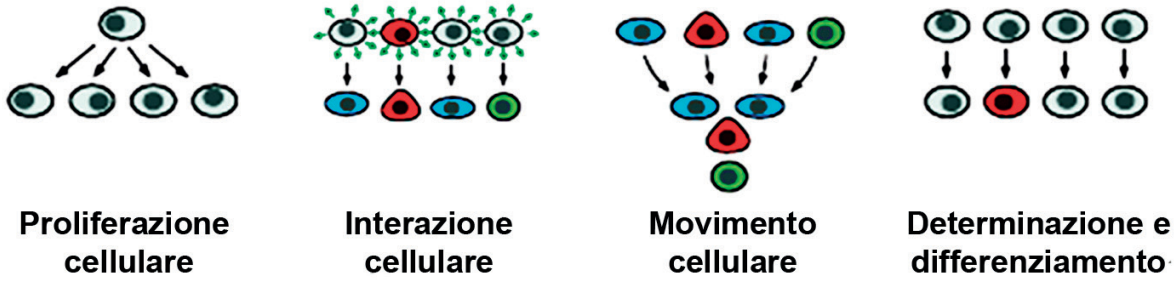


Figura 2. Schema dei processi principali che avvengono durante lo sviluppo embrionale. a. Proliferazione cellulare; b. interazione cellulare; c. movimenti cellulari; d. determinazione e differenziamento cellulare (da B. Alberts, A. Johnson, J. Lewis, R. Raff, K. Roberts, P. Walter, *Biologia Molecolare della Cellula*, Zanichelli, Bologna 2009, p. 1354).

Come viene allora modulata l'espressione genica? Esistono almeno due modalità:

1. *segregazione* nell'uovo fecondato di componenti citoplasmatiche (*determinanti* o *morfogeni*) che determinano il tipo di cellula in cui saranno racchiuse interagendo con il nucleo, quindi regolandone la trascrizione, come negli embrioni dei nematodi e di altri Protostomi (*specificazione autonoma)*;

2. *interazione cellulare ed induzione* in cui un fattore secreto da una cellula si lega a recettori di una cellula vicina e induce in questa uno specifico differenziamento. Per esempio, il legame al recettore causa lo spostamento di un fattore di trascrizione nel nucleo. Il fattore di trascrizione si lega al promotore di un gene attivandone la trascrizione e la proteina codificata dal gene stimola il differenziamento cellulare, come avviene negli embrioni dei Deuterostomi, quali i Vertebrati (*specificazione condizionata*).

A questi eventi si accompagna la morfogenesi, l'accrescimento cellulare e,

in seguito, la formazione di tessuti e di organi formati da vari tipi di tessuti.

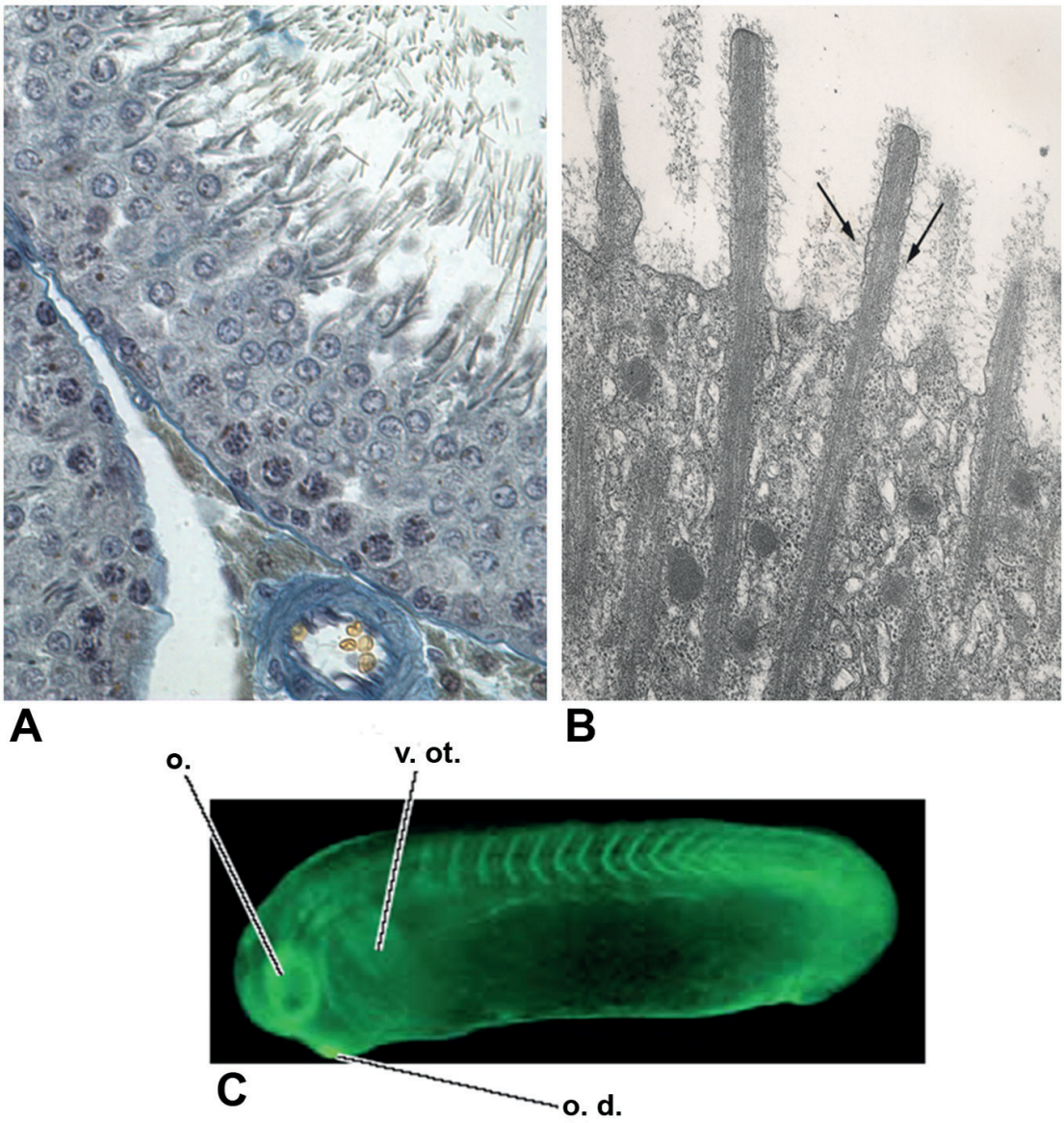


Figura 3. Esempi di preparazioni istologiche. a. Testicolo di mammifero incluso in paraffina e colorato con colorazione tricromica. Fotografia di R. Carotenuto. b. La superficie di un uovo di anfibio. Le frecce indicano un microvillo sulla superficie cellulare. Il campione è stato incluso in resina epossidica e trattato per osservazione e ripresa al microscopio elettronico. Fotografia di C. Campanella. c. Embrione di *Xenopus laevis* colorato *whole mount* con un anticorpo che si localizza in particolare nei somiti, nella vescicola otica (v.ot.), nell'occhio (o) in formazione e nell'organo adesivo (o.d.). Fotografia di R. Carotenuto.

3. Approcci metodologici e culturali della biologia dello sviluppo

La biologia dello sviluppo è multidisciplinare e si è avvalsa di molti se non di tutti i metodi sperimentali esistenti in biologia per comprendere come viene costruito un embrione. Alla base di questi studi c'è l'analisi descrittiva dei cambiamenti anatomici di un embrione durante lo sviluppo e, successivamente, delle cellule che lo costituiscono. Tale analisi è stata compiuta nei decenni passati ed in quelli più recenti mediante tecniche istologiche di base e/o di microscopia ottica ed elettronica. L'impiego di anticorpi specifici per proteine e di marcatori fluorescenti ha poi permesso la localizzazione di proteine specifiche nell'embrione (Figura 3).

Anche l'uso di metodi sperimentali nello sviluppo embrionale (trapianti, marcature in embrioni vitali, legature) è iniziato alla fine del XIX secolo ed ha portato, per esempio, alla scoperta dello sviluppo condizionato e di quello autonomo. Un argomento appassionante per gli studiosi è stato quello di studiare il significato dei vari territori che compongono un embrione (generalmente la blastula) ed il destino prospettico che essi hanno una volta che l'embrione ha compiuto la gastrulazione. Sono stati usati coloranti vitali, che applicati secondo contrassegni ben precisi sulla blastula, conservano il colore anche nelle fasi successive dello sviluppo. I territori colorati si spostano cambiando configurazione e per la maggior parte entrano dentro l'embrione alla gastrulazione andando a costituire l'intestino e la notocorda, e organi che derivano dal mesoderma. La notocorda è un organo dorsale che si forma nell'embrione dei Cordati di cui costituisce l'asse, e rispetto al quale si dispongono gli organi dell'individuo secondo una simmetria bilaterale. È stupefacente assistere alla costruzione del corpo di un embrione, sempre uguale da una generazione ad un'altra, con gli organi che si dispongono sempre nella stessa posizione secondo cui la struttura si va organizzando.

I contrassegni colorati mostrarono che ectoderma, mesoderma e endoderma occupano le stesse posizione reciproche degli embrioni dei Vertebrati, sottolineandone le somiglianze filetiche.

Due grandi embriologi, Hans Spemann e Hilde Mangold, studiarono in un anfibio il significato della porzione dorsale del blastoporo, attraverso cui converge ed entrano cellule destinate a formare la notocorda[2] (Figura 4).

[2] H. Mangold, H. Spemann, *Über Induktion von Embryonalanlagen durch Implantation*

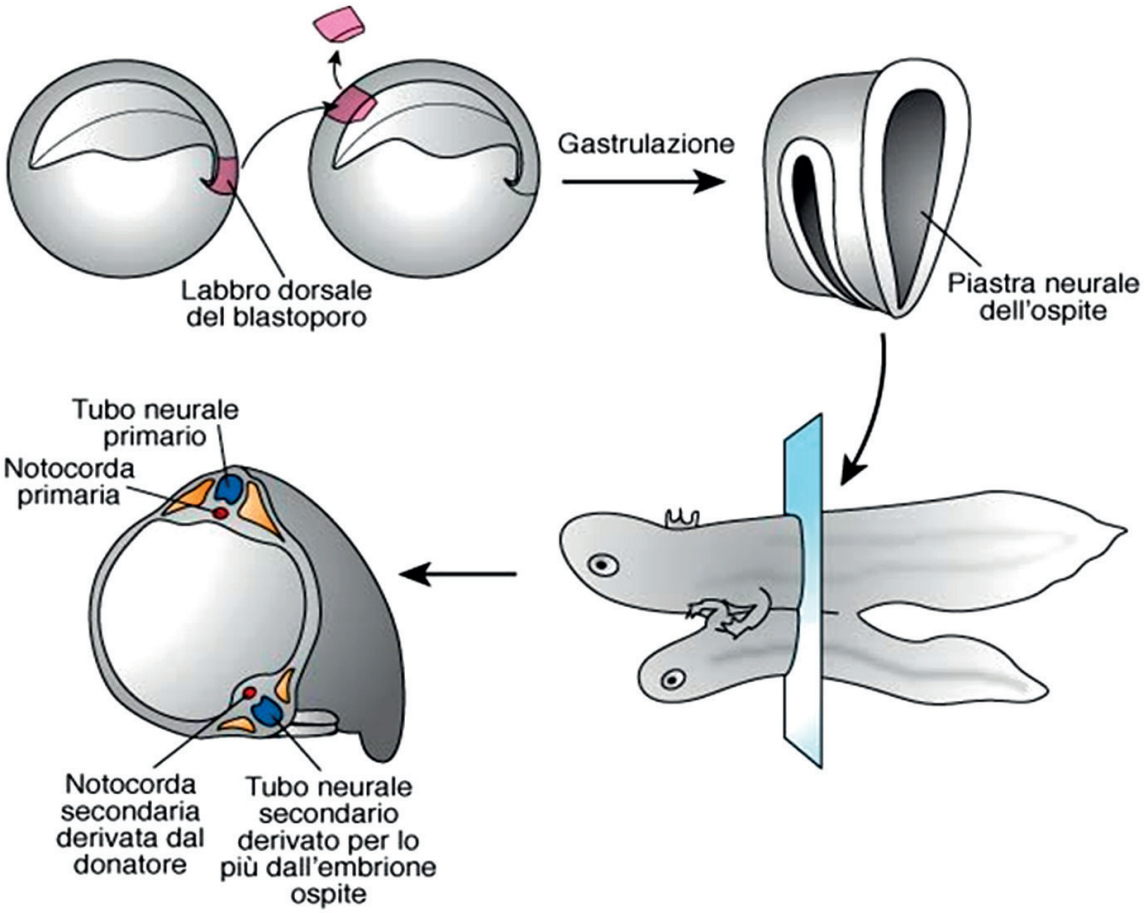


Figura 4. Esperimento di Spemann che dimostra la capacità induttive del labbro dorsale del blastoporo (organizzatore). Se si preleva tale territorio di un embrione allo stadio di gastrula iniziale e lo si trapianta in un embrione ospite allo stesso stadio in una regione di epidermide presuntiva, viene a formarsi un embrioncino (da Giudice, Augusti-Tocco, Campanella, *op. cit.*, p. 187).

Essi scoprirono che da un certo momento dello sviluppo in poi, questo piccolo lembo di tessuto è in grado non solo di differenziarsi in notocorda, ma anche di indurre il destino differenziativo delle cellule che lo circondano, indipendentemente dalla sua posizione nell'embrione (cioè anche se è prelevato e trapiantato in un territorio in cui normalmente non è presente). Venivano quindi specificati l'asse corporeo dell'embrione e l'organizzazione degli organi (in termini più moderni il *pattern* architettonico) dell'embrione. Questa straordinaria scoperta condizionò fortemente

artfremder Organisatoren, in «Archiv für Mikroskopische Anatomie und Entwicklungsmechanik», 1924, pp. 599-638.

gli studi successivi, ma solo gli studi di biologia molecolare e di genetica permisero di comprendere che l'organizzazione dell'embrione era dovuta ad un complesso di fattori diffusibili che, interagendo in modo diverso sull'asse dorso-ventrale e su quello antero-posteriore, erano in grado di costruire le coordinate spaziali di un embrione. I fattori diffusibili arrivano alla membrana plasmatica delle cellule più vicine e, legandosi a recettori specifici, sono in grado di trasmettere segnali molecolari che arrivano al nucleo, attivano la trascrizione di messaggeri e la traduzione di proteine che avviano il differenziamento embrionale.

4. Il ruolo della genetica e della biologia molecolare

La genetica si affermò all'inizio del secolo scorso, e conobbe uno sviluppo decisivo a partire dagli esperimenti di mutagenesi nel moscerino della frutta, *Drosophila*, da parte di Thomas H. Morgan negli anni '20-'30[3]. Già negli anni '40 alcuni studiosi intuirono l'importanza dello studio dell'effetto dei geni nello sviluppo per comprendere sia lo sviluppo che l'evoluzione stessa. Dopo alterne vicende la genetica si interessò all'embriologia portando, in tempi recenti, all'identificazione di numerosi geni responsabili del controllo dello sviluppo. Grazie al clonaggio molecolare, all'ibridazione degli acidi nucleici ed alla possibilità di moltiplicare selettivamente gli RNA messaggeri (PCR) è stato possibile comprendere l'espressione genica spazio-temporale negli embrioni, anche mediante ibridazione *in situ*, su sezioni istologiche o in embrioni fissati (Figura 5).

L'espressione di un dato gene può essere seguita anche in embrioni viventi, grazie, per esempio, alla proteina fluorescente GFP. Fondendo il gene di GFP con la regione regolatrice di un gene X, ovunque è espresso il gene X c'è la colorazione fluorescente di GFP che lo rivela.

[3] Cfr. R.E. Kohler, *Lords of the fly. Drosophila genetics and the experimental life*, University of Chicago Press, Chicago 1994.

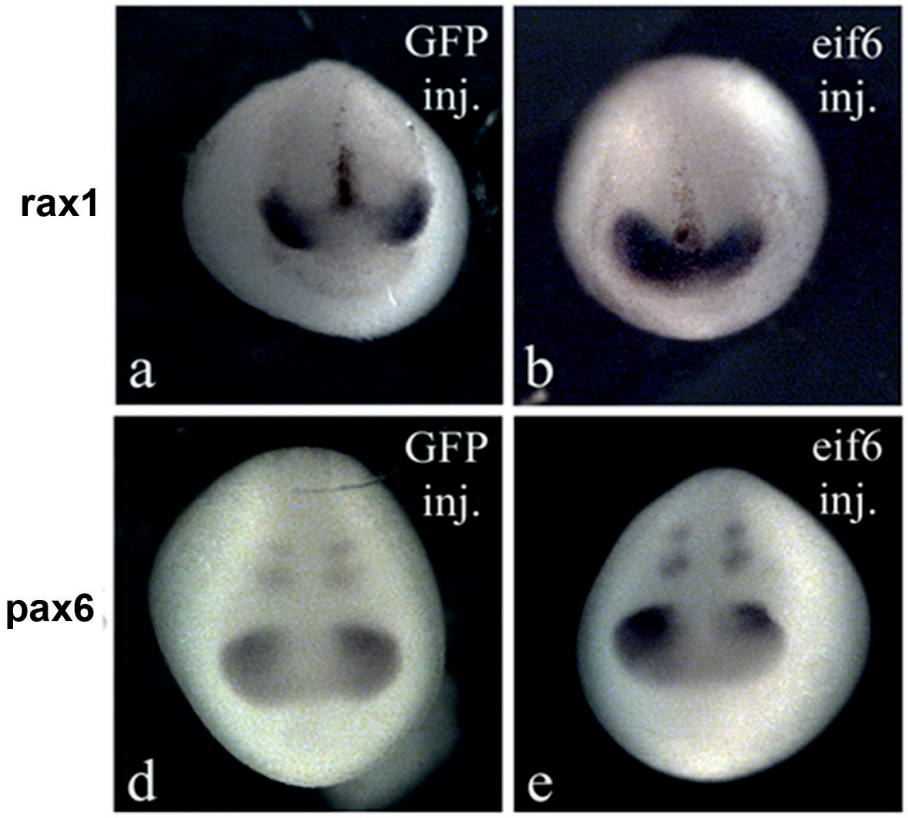


Figura 5. Ibridazione in situ di embrioni di *Xenopus laevis* allo stadio di neurula iniziale. La sonda *rax* identifica il campo dell'occhio, cioè il territorio in cui si formerà l'occhio, similmente alla sonda pax6. Fotografia di N. De Marco.

Il sequenziamento del DNA dell'intero genoma di alcune specie ha mostrato che i geni strutturali sono molto meno numerosi di quanto fosse stato ipotizzato in base alla notevole varietà di proteine presenti in un individuo. Ciò ha fatto intuire che uno stesso gene potesse avere svariate funzioni a seconda di come esso venisse regolato. Di grande rilevanza è stata allora la scoperta che un gene può essere modulato in modo diverso in diversi momenti dello sviluppo. Gli strumenti molecolari che attuano questa modulazione di espressione sono delle sequenze di DNA dette *enhancers* o intensificatori. Con questo meccanismo un singolo gene può essere utilizzato con effetti diversi in un organo o in un altro in fase diverse dello sviluppo.

5. Un progenitore comune da cui derivano geni conservati nella evoluzione e con flessibilità di regolazione

Come accennato, il meccanismo di sviluppo è simile per tutte le specie viventi. Esistono allora proteine omologhe in specie diverse, funzionalmente interscambiabili? La risposta è sì e ciò si può verificare funzionalmente. Per esempio, una proteina espressa nel cervelletto di topo, introdotta in *Drosophila* al posto della proteina corrispondente, può controllare con successo lo sviluppo dell'equivalente del cervelletto di *Drosophila*, e viceversa, la proteina di *Drosophila*, recupera lo sviluppo del cervelletto quando espressa in topi che non esprimono la propria proteina (Figura 6).

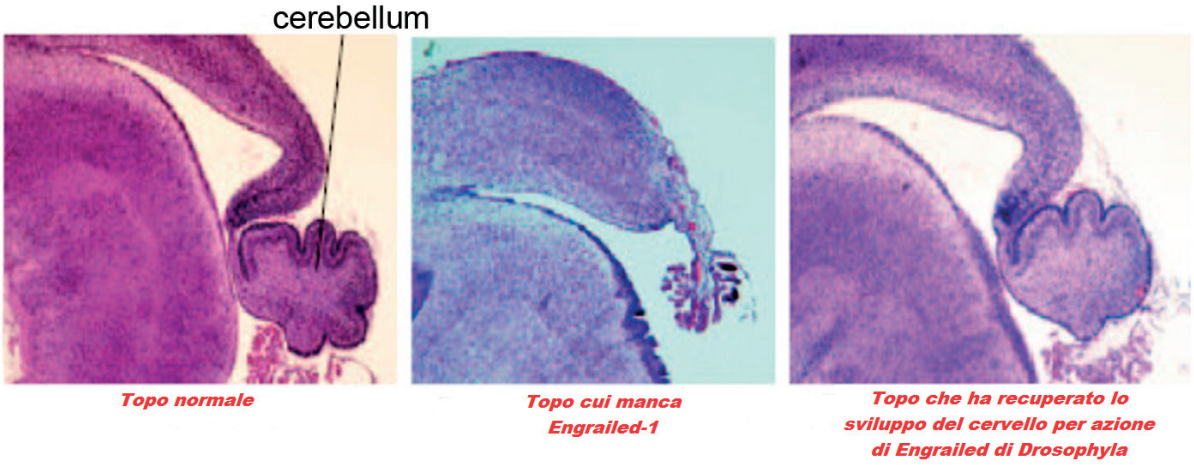


Figura 6. La figura rappresenta il cervelletto di embrione di topo in varie condizioni sperimentali. La sequenza di DNA di *Drosophila*. che codifica la proteina Engrailed, necessaria per la formazione del cervelletto, può sostituire la sequenza corrispondente che codifica la proteina Engrailed-1 di topo. La perdita di questa proteina nel topo non permette lo sviluppo del cervelletto (B) come si può vedere nel topo non trattato (A). In (C) è mostrato il cervelletto di topo privo di Engrailed-1, ma trattato con la proteina Engrailed di *Drosophila* che sostituisce efficacemente la proteina nativa, come si può osservare dal cervelletto di topo raffigurato (Da Alberts *et al.*, cit., p. 1355).

La interscambiabilità dei geni e delle proteine che controllano lo sviluppo può essere considerata un paradigma di evo-devo. Essa riflette l'evoluzione degli animali da un *progenitore comune* in cui questi geni o loro forme ancestrali erano presenti. Il progenitore comune non ci è noto, ma certamente le cellule differenziate che lo componevano erano simili alle cellule differenziate che compongono il corpo di un umano, di un mollusco, di un

insetto e così via. I primi animali di cui è stata effettuata la sequenza del genoma sono stati il piccolo verme nematode *C. elegans* (circa 20.000 geni), *Drosophila* (circa 16.000 geni) e *Homo sapiens* (circa 23.000 geni) che si sono separati nell'evoluzione circa 600 milioni di anni fa, eppure il 50% dei geni di ciascuna di queste 3 specie ha degli omologhi riconoscibili nelle altre.

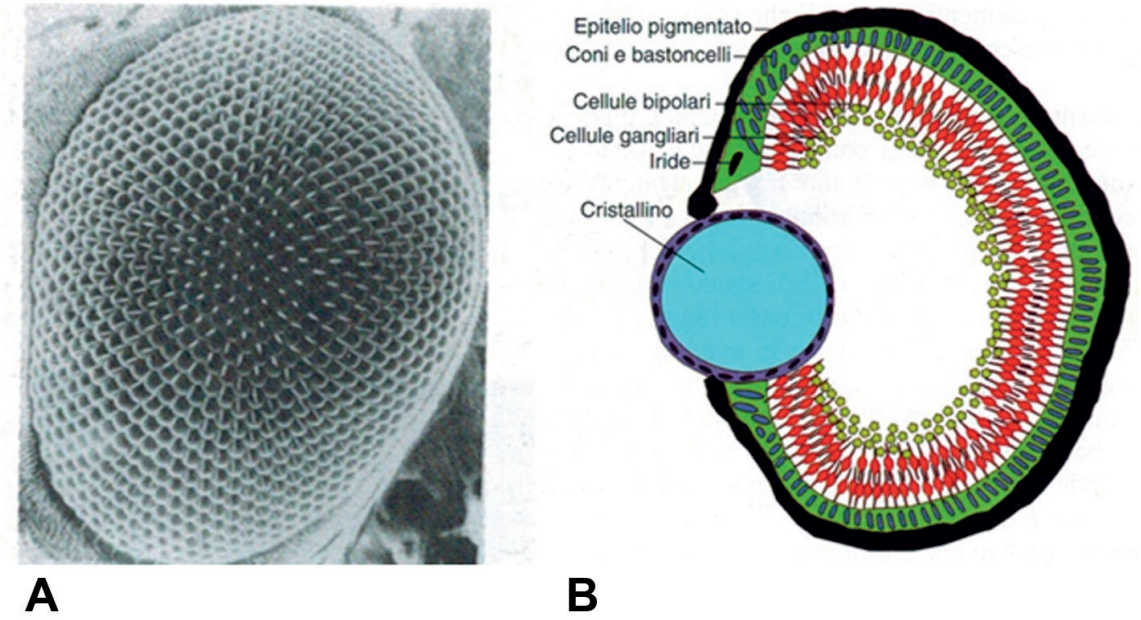
Ebbene, tra i molti geni conservati ve ne sono alcuni che si trovano all'apice dell'attività genica. Questi sono di particolare interesse per la Biologia dello sviluppo e per l'evoluzione perché controllano l'espressione e la funzione di molti altri geni quali ad es. i geni del *body planning* e del *pattern* delle parti del corpo. Codificano soprattutto per *pathways* di segnali intracellulari e per fattori di trascrizione che sono collegati funzionalmente, alla base dei circuiti regolativi. In altre parole nelle specie viventi non solo si ritrovano geni omologhi, ma anche omologhe cascate di eventi molecolari che portano all'attivazione specifica del genoma. Come se, in specie diverse, si fossero conservate nell'evoluzione le stesse modalità molecolari per costruire parti affini del corpo. Questa condizione, importantissima per permettere la macroevoluzione (v. di seguito), viene anche chiamata "parsimonia molecolare" o "piccola cassetta degli attrezzi", dove gli attrezzi utilizzati per forgiare nuovi esperimenti evolutivi sono appunto costituiti dai *tools* molecolari sopracitati.

La flessibilità della regolazione del genoma ed in particolare la modularità degli *enhancers* (intensificatori) è un altro sostanziale elemento che può fornire 'variazioni selezionabili'. Per esempio, è stato dimostrato nello spinarello (*Gasterosteus aculeatus*), del quale esistono sia popolazioni marine che popolazioni di acqua dolce, che le spine pelviche sono presenti solo nelle popolazioni marine. Ebbene, in quest'ultime viene espresso il gene *Pitx1* nella regione pelvica, mentre, *Ptx1* non è espresso nella corrispondente regione dello spinarello di acqua dolce. È stato visto che la regione *enhancer* che consente l'espressione di Pitx1 nella regione pelvica non funziona più nelle popolazioni di acqua dolce[4].

Omologie tra apparati genici regolatori conservati nell'evoluzione possono dare ragione della costruzione di caratteristiche animali specifiche, per es. l'occhio, condivise anche da specie morfologicamente e filogeneticamente

[4] M.D. Shapiro, M.E. Marks, C.L. Peichel, B.K. Blackman, K.S. Nereng, B. Jonsson, D. Schluter, D.M. Kingsley, *Genetic and developmental basis of evolutionary pelvic reduction in threespine sticklebacks*, in «Nature», 428, 2004, pp. 717-723.

lontane. Gli occhi sono molto diversi morfologicamente nelle varie forme animali ma Darwin per primo suppose che essi siano evoluti mediante selezione naturale a partire da un semplice occhio ancestrale. A sostegno dell'esistenza di omologia profonda per quanto riguarda l'occhio e dell'ipotesi darwiniana, è stato mostrato che la rete genica che innesca e controlla lo sviluppo degli occhi negli Invertebrati è simile a quella dei Vertebrati, anche se vengono formati occhi molto diversi come l'occhio composto degli Insetti e l'occhio a camera dei Vertebrati (Figura 7).



In particolare, tra i vari prodotti genici che specificano l'occhio di *Drosophila* è stato evidenziata l'azione del gene *ey*. Questo gene ha una sua controparte in tutti gli animali studiati; per esempio, nel topo il gene omologo si chiama *Pax6*. Se si fa esprimere in un disco immaginale (i dischi immaginali sono territori dell'embrione da cui prendono origine gli organi definitivi dell'adulto) qualsiasi dell'embrione (es. disco immaginale di zampa, di ala, di antenna) di *Drosophila* il gene proveniente da medusa, calamaro o topo, si viene a formare comunque un occhio composto tipico di *Drosophila* anche se… fuori posto (es. nella zampa, nell'ala, nell'antenna)[5], a dimostrazione della estrema "conservazione" non solo di questi geni omologhi, ma anche delle reti geniche che portano alla formazione dell'occhio. Quindi, la

[5] W.J. Gehring, K. Ikeo, *Pax6 mastering eye morphogenesis and eye evolution*, in «Trends in Genetics», 15, 1999, pp. 371-377.

formazione e l'evoluzione di occhi di vario tipo e di varie specie dipendono da circuiti genetici regolatori omologhi.

Nella retina esistono recettori capaci di captare la luce e dare così inizio al processo di formazione di un'immagine. Questi fotorecettori possono essere rabdomerici (usati per la visione da molti invertebrati) o ciliari (presenti negli occhi di tutti i Vertebrati). Tutti utilizzano proteine transmembrana che rispondono allo stimolo luminoso (le opsine), ma derivate da geni diversi a seconda del fotorecettore (r-opsina per i fotorecettori rabdomerici e c-opsina per i recettori ciliari). A dispetto di queste diversità, studi sui tipi di fotorecettori e di opsine in vari Invertebrati e Vertebrati hanno portato ad ipotizzare che le diverse opsine ed i diversi fotorecettori abbiano avuto origine da un comune antenato dei Bilateri[6]. In particolare, a sostegno di tale ipotesi, ci sono casi misti rivelatori, per esempio alcuni invertebrati hanno r-fotorecettori e r-opsina nell'occhio, ma anche c-fotorecettori e c-opsina, però nel cervello, con capacità di percepire l'alternanza giorno/notte. Nella retina dei Vertebrati oltre ai fotorecettori ciliati con c-opsina, che servono per la visione, è presente nelle cellule gangliari (vedi figura 7) un'opsina della stessa famiglia della r-opsina rabdomerica. Quindi, nella retina di vertebrato si trovano distinti tipi di cellule sensibili alla luce, i fotorecettori rabdomerici e ciliari con funzioni distinte. Eppure, in altri Deteurostomi, gli Echinodermi, è stato mostrato che anche la r-opsina funziona per la visione, suggerendo che nell'antenato dei Bilateri doveva essere attiva anche la funzione visiva della r-rodopsina[7].

La genetica molecolare dello sviluppo degli occhi ha mostrato che nell'evoluzione sono stati usati strumenti molecolari simili derivati dallo stesso antenato ancestrale per costruire una grande varietà di strutture che in precedenza erano state considerate come provenienti da storie indipendenti.

[6] Per approfondire, cfr. N. Shubin, C. Tabin, S. Carrol, *Deep homology and the origin of evolutionary novelty*, in «Nature», 457, 2009, pp. 818-823. e G. Barsacchi, *Genes, Evolution and the Development of the Embryo*, in *The Theory of Evolution and Its Impact*, a cura di A. Fasolo, Springer, Milano 2012.

[7] E. Ullrich-Lüter, S. Dupont, E. Arboleda, H. Hausen, M.I. Arnone, *Unique system of photoreceptors in sea urchin tube feet*, in «Proceedings of the National Academy of Science USA», 108, 2011, pp. 8367-8372.

6. I geni Hox

Questi geni sono stati i principali ispiratori di evo-devo. Essi provvedono a specificare l'identità regionale dell'asse A/P degli animali. Forniscono, ai territori in cui sono espressi, il contrassegno molecolare che attribuisce loro l'identità e una collocazione ordinata lungo l'asse embrionale. Sono evolutivamente conservati tra gli Cnidari ed i Vertebrati e sono per lo più raggruppati in un singolo *cluster* (complesso) genico. Derivano da un gene ancestrale comune per duplicazione e divergenza; nei Vertebrati se ne trovano 4 clusters paralleli. Lo studio di cladogrammi dell'organizzazione sul cromosoma dei geni Hox nelle specie attuali suggerisce com'era questa nell'antenato comune dei Bilateri e sottolinea come duplicazione genica e divergenza sono meccanismi estremamente importanti per l'evoluzione[8].

Grazie alla particolare organizzazione che tutti i geni Hox hanno sui cromosomi vi è una precisa correlazione tra la posizione dei singoli geni Hox nel cluster e la loro espressione temporale e spaziale. I geni collocati all'estremo 3' del *cluster* sono espressi in posizione più cefalica e più precocemente nello sviluppo, mentre i geni collocati progressivamente verso l'estremo 5' sono espressi in posizione più caudale e più tardivamente lungo l'asse A/P.

In *Drosophila* i geni Hox sono organizzati in due *cluster*: *antennapedia* e *bithorax*. Partendo da questi due complessi genici, si può affermare che, per esempio, nei mammiferi, vi sono geni corrispondenti su 4 cromosomi e molto simili tra di loro. La colinearità di questi geni ne stabilisce una certa sovrapposizione d'espressione lungo l'asse A/P (per maggiori dettagli v. legenda Figura 8).

[8] D. Lemons, W. McGinnis, *Genomic evolution of Hox gene clusters*, in «Science», 313, 2006, pp. 1918-1922.

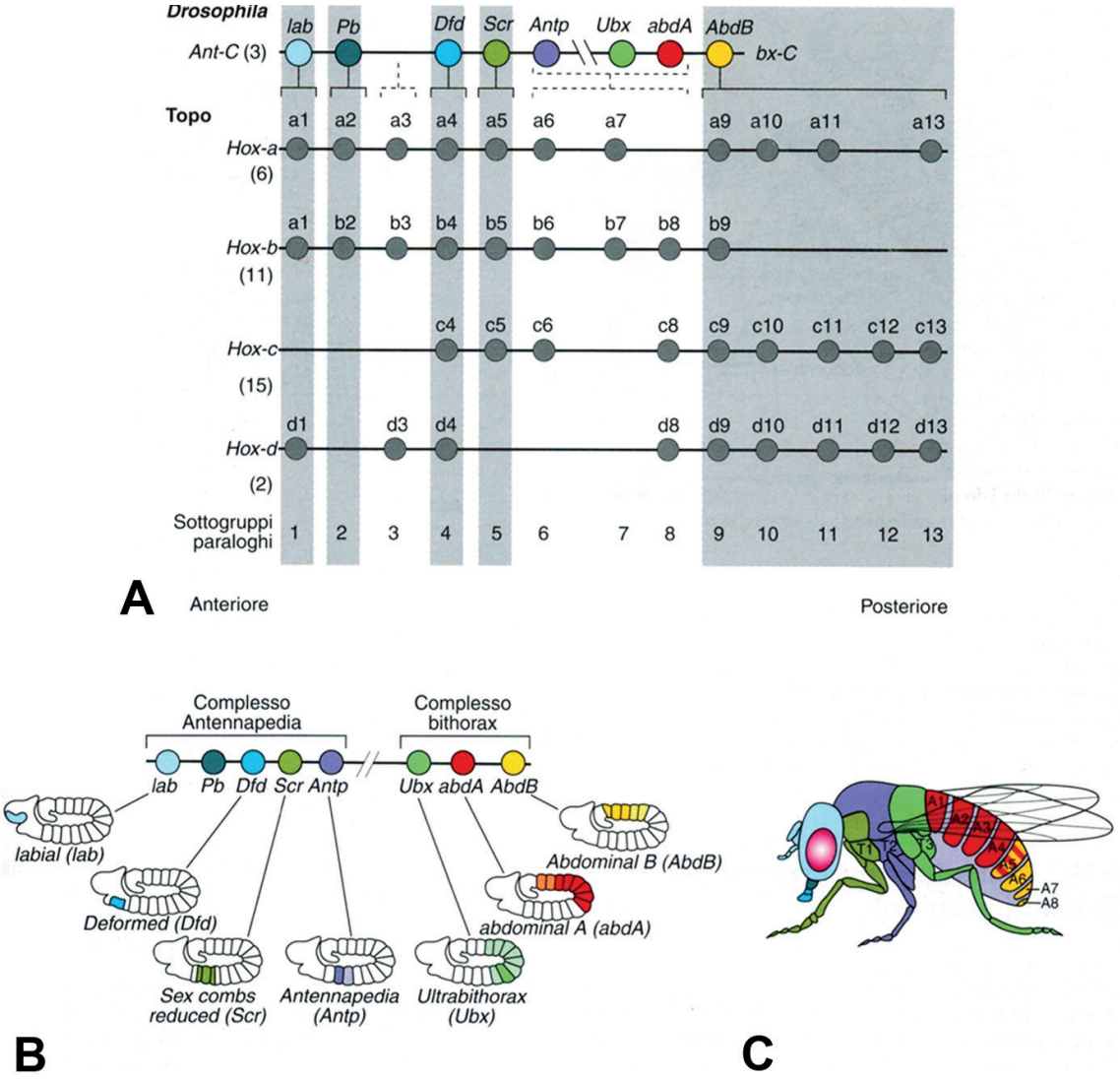


Figura 8. A. La riga superiore mostra l'organizzazione dei geni dei cluster *Antennapedia*e *bithorax* in uno stesso cromosoma in *Drosophila*. I geni disegnati verso sinistra sono quelli situati verso l'estremo 3' del cromosoma e quelli verso destra sono situati verso il suo estremo 5'. Sotto sono rappresentati i geni dei quattro raggruppamenti *Hox* del topo (a, b, c, d). I geni omologhi vengono a cadere nella stessa verticale ed i loro nomi sono scritti nei cerchi grigi. Nella colonna di sinistra sono indicati tra parentesi i numeri dei cromosomi del topo dove risiedono i raggruppamenti. Vi sono 13 gruppi di geni paraloghi (geni che hanno origine nella duplicazione di geni ancestrali), qui disposti in colonna, non tutti rappresentati in ogni cromosoma. B. Nella parte centrale della figura sono rappresentati i geni dei complessi *Antennapedia* e *bithorax* e i loro domini funzionali. Nel blastoderma dell'embrione di *Drosophila* sono rappresentate regioni in cui sono espressi gli mRNA dei geni dei due complessi e che danno vita nell'adulto (C) alle regioni del corpo con lo stesso colore (da Giudice, Augusti-Tocco, Campanella, *op. cit.*, p.111).

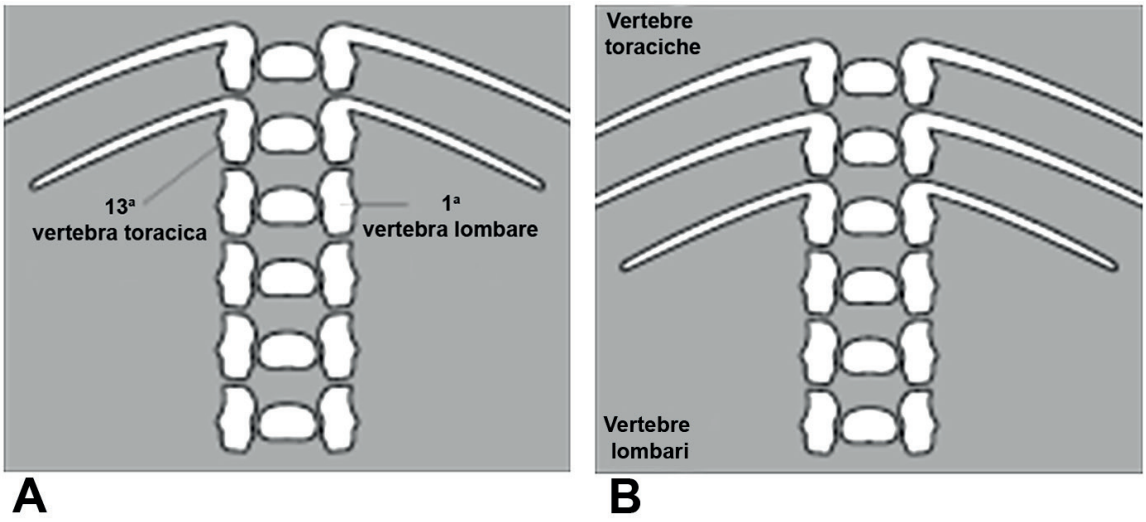


Figura 9. A. Disposizione delle vertebre toraciche e lombari di topo *wild type*. B. *Knock-out* del gene *Hoxc8*. I topi mutanti omozigoti subiscono una trasformazione omeotica della prima vertebra lombare in vertebra toracica con costola, cioè in una struttura più cefalica, lasciando le vertebre posteriori inalterate. Da L. Wolpert, R. Beddington, J. Brockes, Th. Jessel, P. Lawrence, E. Meyerowith, *Biologia dello sviluppo*, Zanichelli, Bologna 2000, p. 103).

Una delle caratteristiche dei geni Hox è la cosiddetta "prevalenza posteriore" cioè il fatto che i geni espressi in posizione più caudale tendono ad inibire l'azione dei geni Hox che si esprimono anteriormente. Quindi, i cambiamenti nell'espressione di un gene Hox alterano di norma la parte anteriore della regione in cui il singolo gene è espresso, contrariamente alla parte posteriore, che non viene alterata. La perdita di funzione dei geni Hox può produrre trasformazioni "omeotiche", da cui i geni omeotici prendono il nome, in cui si assiste alla conversione di una parte del corpo in un'altra. Per quanto riguarda per esempio il gene Hoxc8 nel topo, esso è espresso a partire dalla regione toracica fino alla parte posteriore dell'embrione. La figura 9 mostra come, nel caso del *knock-out* del gene Hoxc8, i topi mutanti omozigoti abbiano subito la trasformazione della prima vertebra lombare in vertebra toracica con costola. L'assenza di Hoxc8 ha quindi conferito alle cellule che normalmente lo esprimono un valore di posizione più cefalica. Quindi nel *wild type* questo gene inibisce anteriormente la formazione di vertebre toraciche.

Cosa fa sì che lungo l'asse A/P di un vertebrato si possa attuare il controllo dei geni omeotici delle regioni posteriori su quelle anteriori? Sembra che in

questo meccanismo siano coinvolti i microRNA (miRNA) che sono conservati nell'evoluzione tra *Drosophila* e topo. Sequenze che codificano per i miRNA sono all'interno dei *clusters* degli Hox. Esse sono trascritte dallo stesso promotore dei geni Hox posteriori e reprimono l'attività di geni anteriori del cluster (es. Hox B8 viene represso dal miRNA196).

7. Cambiamenti dell'espressione dei geni Hox possono aver generato variazioni lungo l'asse A/P durante l'evoluzione

Il cambiamento dell'identità di porzioni dell'asse A/P può aver causato importanti cambiamenti dell'assetto corporeo, selezionati durante l'evoluzione. Se si considera l'organizzazione dei somiti e delle vertebre che da questi derivano, si vede che c'è una precisa relazione tra il tipo di gene Hox espresso e l'identità delle vertebre (toraciche, lombari, sacrali, caudali) (Figura 10). Il limite anteriore d'espressione di questi geni varia a seconda si tratti per esempio delle vertebre cervicali (caratterizzate dall'espressione del gene Hoxc5) di un mammifero, di un uccello a collo lungo o corto o di un rettile. Nella parte posteriore della regione cervicale, al confine con le vertebre toraciche si forma l'abbozzo dell'arto anteriore. Nel caso dei rettili, esistono reperti fossili di forme intermedie senza arti anteriori, ma con quelli posteriori. I serpenti attuali non hanno arti. In particolare, nel pitone lo spostamento in senso anteriore dell'espressione dei geni *Hoxc6* e *Hoxc8*, che attribuiscono alle vertebre identità toracica, avrebbe trasformato nell'evoluzione le vertebre cervicali in vertebre toraciche, che portano coste fino al confine con la testa, impedendo così anche la formazione degli arti anteriori (Figura 10).

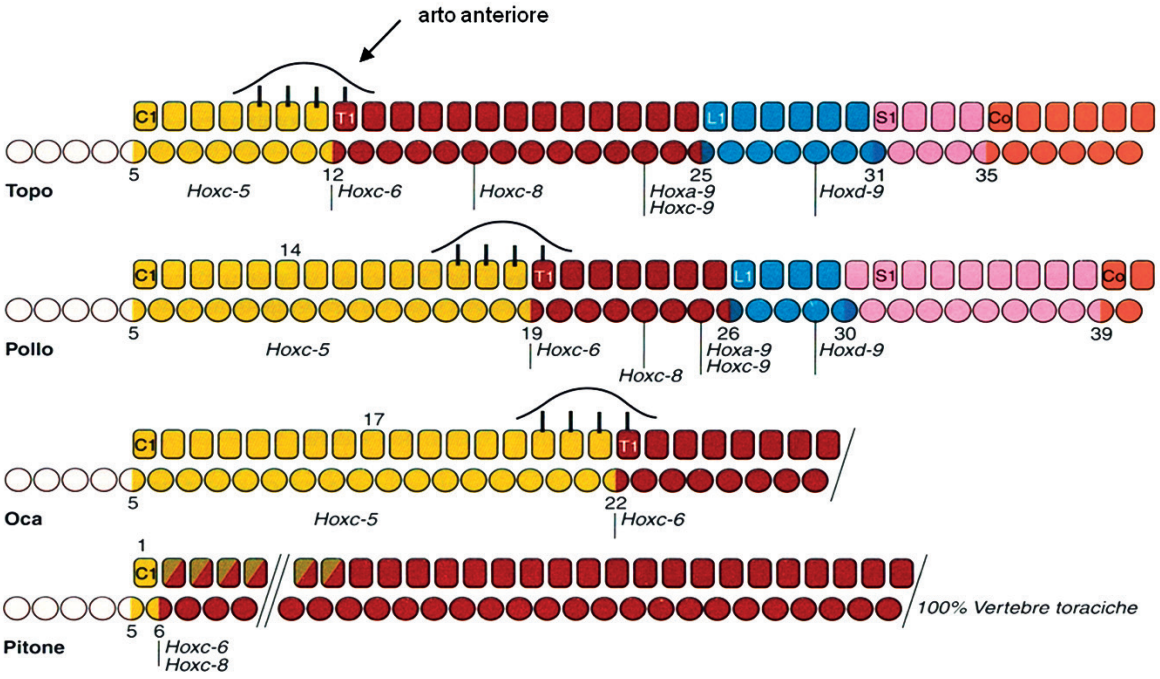


Figura 10. I tipi di somiti e di vertebre che da essi derivano è definito lungo l'asse A/P dai domini di espressione dei geni Hox. Le vertebre cervicali sono colorate in giallo, le toraciche in rosso, le lombari in azzurro, le sacrali in rosa e le caudali in arancione. I colori corrispondono ai territori di espressione degli Hox, come indicato. Lo spostamento in senso anteriore o posteriore del confine tra i geni Hoxc-5 e Hoxc-6 determina il numero delle vertebre cervicali rispetto alle toraciche nei diversi animali. In particolare nei serpenti l'espansione anteriore delle vertebre toraciche impedisce anche la formazione dell'arto indicato in figura (da Giudice, Augusti-Tocco, Campanella, *op. cit.*, pag. 315).

Le variazioni di espressione dei geni Hox possono essere state lo strumento attraverso cui il corpo senza arti dei serpenti si è diversificato rispetto alle altre linee evolutive dei Vertebrati? Si può rispondere che in generale lo spostamento in avanti o indietro del confine d'espressione di domini critici dei geni Hox lungo l'asse A/P durante l'evoluzione potrebbe avere determinato la diversa distribuzione dei tipi di vertebre dei Vertebrati viventi e quindi il cambiamento spaziale di espressione di geni regolatori (*eterotopia*) può aver generato novità evoluzionistiche.

8. Eterotopia, eterometria, eterocronia, eterotipia

In aggiunta ai geni Hox altri geni hanno un ruolo chiave nello sviluppo

e nell'evoluzione. Un altro caso di eterotopia, che coinvolge geni diversi dai geni Hox è quello della membrana interdigitale che si trova nella zampa dell'anatra, ma non in quella del pollo, una differenza causata da un cambiamento spaziale dell'espressione di un gene: un esempio di piccoli cambiamenti d'espressione spaziale di geni chiave dello sviluppo che possono avere portato all'evoluzione di innovazioni morfologiche. Durante lo sviluppo embrionale, la membrana interdigitale è presente sia nel pollo sia nell'anatra. Nel pollo essa è però eliminata per morte cellulare programmata (apoptosi) causata da una proteina appartenente alla famiglia dei fattori di crescita BMP, secreta nella membrana interdigitale. Nella membrana dell'anatra, dove pure BMP è presente, l'apoptosi è contrastata dalla proteina secreta Gremlin e quindi la membrana rimane. A riprova di ciò, esperimenti in cui si forza l'espressione di Gremlin nella zampa d'embrione di pollo, producono zampe palmate anche in questa specie[9]. Ricerche condotte sui pipistrelli e sui topi portano a simili conclusioni circa la membrana nell'arto anteriore (patagio) dei primi, dipendente anch'essa dal ruolo di Gremlin nel bloccare BMP[10]. Quindi esistono meccanismi molecolari in grado di modificare la morfologia dell'arto fornendo una spiegazione possibile sul come durante l'evoluzione alcune forme viventi abbiano acquisito nuove possibilità, es. la colonizzazione dell'aria.

Il ruolo dell'espressione genica nel generare variazioni di dimensioni (*eterometria)* è ben rappresentato dal celeberrimo caso di evoluzione adattativa dei "fringuelli di Darwin" presenti nelle isole Galapagos. La presenza di 14 specie intimamente collegate portò Darwin ad ipotizzare che l'esistenza di queste fosse rapportabile ad una scarsità originaria di uccelli in quelle isole e che quindi da una singola specie fossero derivati becchi modificati per diverse funzioni (es. becchi per schiacciare semi o per giungere al nettare dei fiori di cactus). Studi di Abzhanov et al.[11] hanno mostrato che esistono pre-

[9] R. Merino, J. Rodriguez-Leon, D. Macias, Y. Ganan, A.N. Economides, J.M. Hurle, *The BMP antagonist Gremlin regulates outgrowth, chondrogenesis and programmed cell death in the developing limb*, in «Development», 126, 1999, pp. 5515-5522.

[10] S.D. Weatherbee, R.R. Behringer, J.J. Rasweiler, L.A. Nisvander, *Interdigital webbing retention in bat wings illustrates genetic changes underlying amniote limb diversification*, in «Proceedings of the National Academy of Science USA»,103, 2006, pp. 15103-15107.

[11] A. Abzhanov, W.P. Kuo, C. Hartmann, B.R. Grant, P.R. Grant, C.J. Tabin, *The calmodulin pathway and evolution of elongated beak morphology in Darwin's finches*, in

cise correlazioni tra morfologia del becco e livelli e tempi di espressione di BMP-4 e di calmodulina, proteina mediatrice del *signaling* del calcio. Alti livelli di espressione di BMP-4 corrispondono allo sviluppo del becco largo dei fringuelli mangiatori di semi, mentre scarsi livelli espressivi espressione corrispondono ai becchi lunghi dei fringuelli succhiatori di nettare. In questi ultimi sono espresse invece elevate quantità di calmodulina. Forzando la produzione di calmodulina nell'embrione della specie con becco largo, si ottengono becchi sottili nell'adulto e risultati inversi si hanno per BMP-4. Quindi la regolazione dei livelli di queste due proteine sembra avere giocato grande importanza nell'evoluzione delle varie specie di fringuelli delle Galapagos.

Se la velocità di sviluppo di alcune parti di un organismo è spostata in relazione alle altre (*eterocronia*), si può aver la comparsa di nuove strutture durante l'evoluzione. Per esempio, al prolungato *signaling* del fattore di crescita FGF nella porzione apicale nell'arto modificato dei delfini è rapportabile l'aumento del numero di falangi nelle dita II e III e quindi la modificazione dell'arto, adatto alla locomozione in ambiente acquatico. L'eterocronia è un aspetto molto rilevante per la comprensione delle variazioni evolutive, come messo in evidenza da S.J. Gould, che ne ha trattato ampiamente in *Ontogeny and Phylogeny*[12].

Infine, l'*eterotipia* o cambiamento nella natura dell'organo prodotto, può dipendere da cambiamenti molecolari negli stessi geni regolatori o in reti geniche. Questo evento può produrre proteine con nuove capacità e può generare cambiamenti macroevolutivi nella morfologia degli organismi[13].

Fin qui sono stati riportate variazioni genetiche che possono essere l'oggetto di selezione naturale.

Ma altre sfide continuano ad appassionare gli studiosi di evo-devo. Di particolare rilevanza è l'ipotesi che eventi epigenetici possano condizionare in modo duraturo l'espressione del genoma, in quanto capaci di produrre cambiamenti anche nella linea germinale e quindi di potere essere trasmessi da una generazione all'altra. In verità, molti sono i casi in cui fenotipi indotti dall'ambiente possono essere ereditati da una generazione ad un'altra. I

«Nature», 443, 2006, pp. 563-567.

[12] Si vedano, in questo volume, i contributi di Alessandro Minelli e Emanuele Serrelli.

[13] S.F. Gilbert, *Developmental Biology*, X ed., Sinauer Associates Inc., Sunderland 2013.

processi che creano l'eredità epigenetica sono stati chiamati *epigenetic inheritance systems*. Uno tra i tanti esempi possibili è quello delle locuste della specie *Schistocerca gregaria*, che possono essere gregarie o solitarie. Parte del fenotipo della femmina gregaria è sotto il controllo di una sostanza (simile al neurotrasmettitore L-dopa) prodotta al momento della deposizione delle uova nelle ghiandole accessorie del tratto riproduttivo della femmina cresciuta in condizioni di sovraffollamento. La femmina la introduce nella schiuma che tipicamente avvolge le uova deposte. Se questa schiuma viene trasferita dalle uova deposte dalla femmina allevata in condizioni di sovraffollamento a quelle deposte da una femmina allevata in condizioni di bassa densità, queste ultime daranno vita a locuste gregarie, mostrando che il fenotipo è indotto da fattori ambientali trasmissibili[14]. La plasticità del fenotipo nel creare variazioni su cui l'evoluzione può agire è un tema di grande attualità.

Altri studi mostrerebbero che alcune sostanze chimiche provenienti dall'ambiente possono causare danni alla salute ereditabili da generazioni successive (*transgenerational epigenetic inheritance*), candidando l'introduzione di tali sostanze a nuovo strumento nell'evoluzione[15]. È stato infatti mostrato che l'iniezione di pesticidi in ratti in gestazione causa anomalie negli spermatozoi dei feti. Le anomalie persistono per almeno quattro generazioni non perché queste sostanze causino danni al DNA di per se stesso ma perché risultano in alterazioni della metilazione del DNA. Anche altre sostanze di uso comune producono lo stesso effetto e, secondo gli autori, i cambiamenti prodotti sarebbero permanenti venendo a far parte dell'eredità genetica. Tuttavia altri scienziati ritengono le prove sperimentali fin qui eseguite difficilmente riproducibili e pertanto non affidabili[16].

[14] B.F. Hügele, V. Oag, A. Bouaïchi, A.R. McCaffery, S.J. Simpson, *The role of female accessory glands in maternal inheritance of phase in the desert locust* Schistocerca gregaria, in «Journal of Insect Physiology», 46, 2000, pp. 275-80.

[15] M.D. Anway, A.S. Cupp, M. Uzumcu, M.K. Skinner, *Epigenetic Transgenerational Actions of Endocrine Disruptors and Male Fertility*, in «Science», 308, 2005, pp. 1466-1469; discusso in J. Kaiser, *The Epigenetics Heretic*, in «Science», 343, 2014, pp. 361-363.

[16] Kaiser, *op. cit*.

Ringraziamenti

Si desidera ringraziare calorosamente Paolo Bazzicalupo per l'attenta lettura del testo e per le modifiche suggerite che lo hanno sicuramente migliorato. I più sentiti ringraziamenti vanno anche a Giuseppina Barsacchi, ispiratrice delle argomentazioni che riguardano evo-devo. A Margherita Tussellino va un ringraziamento particolare per la preparazione editoriale delle immagini.

Evo-devo alla Stazione Zoologica ieri e oggi

Maria Ina Arnone

Fondata nel 1872, più di 100 anni prima della pubblicazione di *Ontogeny and Phylogeny* di Stephen J. Gould, dal biologo evoluzionista tedesco Anton Dohrn, uno dei principali sostenitori delle teorie di Darwin[1], la Stazione Zoologica di Napoli (SZN) è stata negli anni a cavallo fra 1890 e il 1914 teatro di importanti scoperte nel campo della biologia sperimentale. Sebbene Dohrn fosse principalmente un biologo evoluzionista, le ricerche svolte alla SZN in quel periodo, non a torto definito la "golden era" dell'embriologia sperimentale[2], a opera di scienziati provenienti da diverse parti del mondo, avevano come scopo principale quello di rispondere a domande fondamentali della biologia quali: Cosa determina la forma di un organismo vivente? Quali sono le basi dell'ereditarietà? Cosa definisce le proprietà dell'embrione, il nucleo o il citoplasma dell'uovo fecondato? In altre parole, i ricercatori in quegli anni erano più interessati all'ontogenesi che non alla filogenesi. Si dovrà aspettare molto tempo, con l'avvento di un nuovi approcci alla ricerca che passano attraverso la genetica e la genomica regolativa, per tornare in anni più recenti a parlare di evoluzione alla SZN.

Questo breve saggio si propone, in primo luogo, di rivisitare un celebre esperimento, non a caso ritenuto non solo una pietra miliare della ricerca sul riccio di mare ma anche una scoperta fondamentale della biologia[3], condotto da Theodor Boveri, un biologo tedesco assiduo frequentatore della Stazione Zoologica tra il 1889 e il 1914. L'analisi di tale esperimento, spes-

[1] C. Groeben, M.T. Ghiselin, *Anton Dohrn: A life for Science*, in «Marine Ecology», 29, 2009, pp. 273-275.

[2] B. Fantini, *The "Stazione Zoologica Anton Dohrn" and the History of Embryology*, in «International Journal of Developmental Biology», 44, 2000, pp. 523-535.

[3] E.H. Davidson, *The Sea Urchin Genome: Where Will It Lead Us?*, in «Science», 314, 2006, pp. 939-940.

so citato come esperimento «della dispermia nel riccio di mare»[4], permise a Boveri di dimostrare per la prima volta l'*individualità* dei cromosomi, e fu definito da Edmund B. Wilson «Boveri's crowning achievement, whether in respect to excellence of method or importance of result»[5]. Partendo da questa scoperta, attraverso un breve *excursus* storico del contributo dato dall'embrione di riccio di mare al progresso della biologia dello sviluppo, verranno evidenziati gli studi svolti alla Stazione Zoologica nell'ambito di questa disciplina, prima e dopo Boveri, fino ai nostri giorni. Per concludere, la descrizione di alcune ricerche su embrioni di riccio e stella di mare attualmente in corso alla Stazione Zoologica permetterà di illustrare l'applicazione dello studio delle reti geniche regolative (*Gene Regulatory Networks*) allo studio dell'evoluzione dei piani di sviluppo embrionale degli organismi.

L'esperimento di Boveri

Non si possono apprezzare appieno i progressi concettuali conseguiti da Boveri con il noto esperimento "della dispermia nel riccio di mare" senza dar brevemente conto dell'antecedente stato delle conoscenze sull'organizzazione della cromatina e il suo ruolo nello sviluppo embrionale. Negli anni a cavallo tra fine '800 e inizi '900, era già noto che il numero di cromosomi rimane costante tra una mitosi e l'altra, ma poca attenzione era stata prestata alle differenze di dimensioni tra i singoli cromosomi, e ancor meno al loro possibile significato; di conseguenza, si tendeva a ignorare l'*individualità* dei cromosomi, e dunque a non considerarli come distinti l'uno dall'altro. Ad esempio August Weismann, una delle principali autorità nel campo, ed anch'egli ospite della SZN negli anni 1891-1892, nella sua celebre *Keimplasmatheorie* ipotizzò che la cromatina fosse organizzata nel nucleo come un singolo filamento, che veniva a frammentarsi in singoli cromosomi di uguale taglia solo al termine della profase. Weismann pensava che ciascuno dei cromosomi presenti nella profase fosse *equivalente*, ossia che contenesse l'intero genoma, in varie copie, che si erano accumu-

[4] K. Sander, *Aneuploidy disrupts embryogenesis: Theodor Boveri's analysis of sea urchin dispermy*, in «Roux's Archive of Developmental Biology», 202, 1993, pp. 247-249.

[5] E.B. Wilson, *Theodor Boveri*, in *Erinnerungen an Theodor Boveri*, a cura di C.W. Roentgen, J.B.C. Mohr (Paul Siebeck), Tübingen 1918, pp. 74-75.

late in generazioni precedenti; i cromosomi erano depositari di tutti i tratti ancestrali esibiti dall'individuo[6]. Da questa linea di pensiero conseguiva che anche un singolo frammento di uno qualsiasi dei cromosomi, contenendo l'intero genoma, poteva essere sufficiente a dirigere l'ontogenesi. Un'altra implicazione di questo approccio era che una combinazione aberrante dei cromosomi, come quella che si ottiene quando un uovo viene doppiamente fecondato (è il caso delle uova dispermiche di cui parleremo tra breve), non poteva avere alcun effetto nocivo sullo sviluppo embrionale.

È interessante notare che anche Boveri, poco prima di condurre gli esperimenti su uova dispermiche, era convinto del fatto che «ciascuno dei cromosomi contenuti in una cellula uovo [al momento della fecondazione] contiene tutte le 'qualità cromatiniche' di quella specie»[7]. Fu grazie agli esperimenti condotti sin dal 1891 da un altro biologo tedesco, Hans Driesch, alla Stazione Zoologica – ed è più che un'ipotesi che i due biologi tedeschi, entrambi a Napoli nello stesso periodo e perfino ospiti della stessa pensione, avessero avuto molte occasioni per scambiarsi idee sull'argomento – che Boveri ad un certo punto, prima del 1902, cambiò idea. Driesch infatti dimostrò, con i suoi esperimenti di separazione dei blastomeri mediante "sbattimento" degli embrioni di riccio di mare, che il nucleo di ciascun blastomero derivante dalle prime divisioni dell'uovo fecondato di riccio di mare conteneva tutte le informazioni necessarie per un corretto sviluppo embrionale[8].

> [...] alcune riserve si stavano insinuando in me riguardo allo sviluppo patologico di embrioni derivanti da uova dispermiche, già osservato in particolare da Driesch nel riccio di mare[9]. Driesch aveva coltivato singolarmente un numero considerevole di uova dispermiche di riccio di mare ed aveva osservato che invariabilmente queste si sviluppavano in blastule patologiche (le così dette stereoblastule); nessuna di esse era in grado di gastrulare. Seguendo l'assunto che tutti i cromosomi fossero equivalenti, non mi riusciva, dopo tutte le osservazioni ed esperimenti fatti sullo sviluppo negli echinoidi, in nessun modo di trovare la causa di questo sviluppo patologico. Fu così

[6] Cfr. Sander, *op. cit*.

[7] T. Boveri, *Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns*, in «Verhandlungen der Physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg, Neue Folge», 35, 1902, p. 43.

[8] H. Driesch, *Entwicklungsmechanische Studien III-VI*, in «Zeitschirft für Wissenschaftliche Zoologie», 55, 1892, pp. 1-62.

[9] *Ibidem*.

che quando la scoperta di Herbst (1900)[10] ebbe fornito un metodo sicuro per separare i blastomeri senza danneggiarli, divenne infine ovvio che le uova dispermiche dovessero essere usate per studiare il problema dell'equivalenza dei cromosomi[11].

Così ovvio che lo stesso Boveri non voleva che l'idea si diffondesse troppo, come ebbe a dire molto esplicitamente in una sua lettera a Hans Spemann: «A proposito, ti vorrei chiedere di non parlare per ora dell'esperimento di dispermia. La cosa in sé è molto semplice, almeno una volta che si è imbattuti nell'idea di provarla»[12].

Boveri, secondo a nessuno come citologo, fu all'altezza della sfida. Ma, come sua abitudine, ponderò sul problema per molti anni prima di rendere pubblici i risultati del suo esperimento e le relative conclusioni, che trasse solo nel 1907. Le argomentazioni qui di seguito riportate provengono da un saggio da lui pubblicato a metà strada tra l'esperimento stesso e la sua pubblicazione definitiva. Innanzitutto egli analizzò in dettaglio il dilemma di Driesch.

In una cellula uovo dispermica, la divisione di entrambi i centrosomi dello spermatozoo di regola dovrebbe generare quattro 'poli'. La cellula uovo si divide simultaneamente in quattro cellule. La nostra domanda è: come saranno distribuiti i cromosomi tra i quattro blastomeri primari? Assumiamo per semplicità un numero di quattro cromosomi per ogni pronucleo. Ognuno dei dodici cromosomi si distribuirà a caso tra due dei quattro poli. Si può qui vedere che il contenuto in cromatina differisce tra i quattro blastomeri in numero e tipo; solo nella cellula in basso a sinistra sono presenti tutti e quattro i tipi di cromosomi. Fig. 48a rappresenta uno dei casi possibili; Fig. 48b mostra gli stadi successivi dopo la divisione dell'uovo in quattro cellule [vedi Fig. 1A]. Si può vedere che il contenuto in cromatina differisce tra i quattro blastomeri in numero e tipo; ed è solo nella cellula in basso a sinistra che tutti e quattro i tipi sono presenti[13].

---

[10] C. Herbst, *Über das Auseinanderweichen von Furchungs- und Gewebszellen in kalk freiem Medium*, in «Archiv für Entwickelungsmechanik (Roux's Archiv)», 9, 1900, pp.424-436. Herbst, sulla scorta di esperimenti eseguiti durante i suoi lunghi soggiorni presso la SZN, aveva dimostrato che l'acqua di mare priva di ione calcio induceva dissociazione in singoli blastomeri dell'embrione di riccio di mare.

[11] T. Boveri, *Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns*, Gustav Fischer, Jena 1904, p. 44.

[12] Cit. in F. Baltzer, *Theodor Boveri. Leben and Werk eines gro en Biologen.* Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart 1961, p. 119.

[13] Boveri, *Ergebnisse*, cit., pp. 44-46.

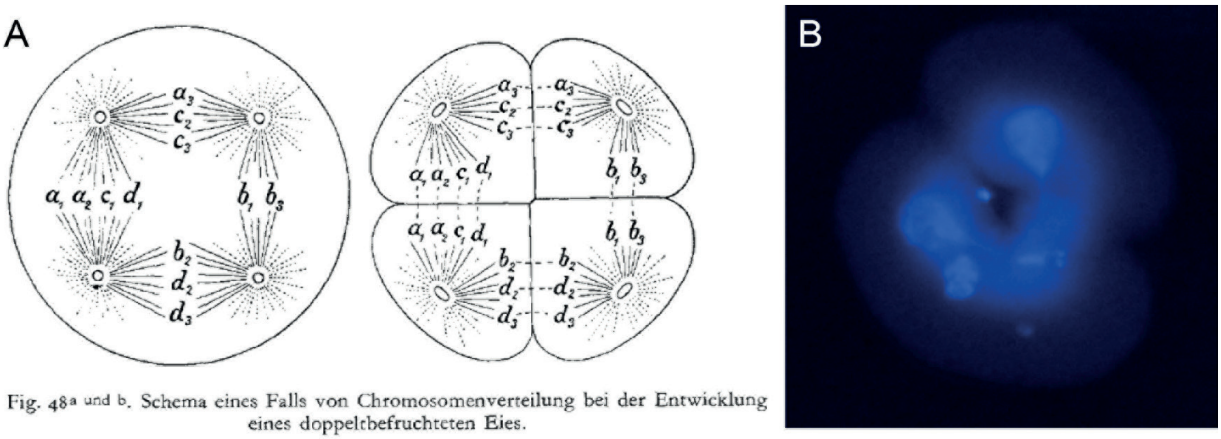


Fig. 48a und b. Schema eines Falls von Chromosomenverteilung bei der Entwicklung eines doppeltbefruchteten Eies.

Figura 1. (A) L'esperimento di Boveri della dispermia nel riccio di mare. Ipotesi di distribuzione dei cromosomi in embrioni quadripolari derivanti da uova dispermiche. Copia di Fig. 48 a e b pubblicata da Boveri in *Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns*. **(B)** L'esperimento di dispermia oggi. Esempio di embrione polispermico ottenuto mediante fecondazione con eccesso di sperma in acqua di mare artificiale a basso contenuto (50 mM) di ione sodio. La foto è stata ottenuta con un microscopio a florescenza eccitando con luce ultravioletta. I nuclei in blu sono stati evidenziati dopo fissaggio degli embrioni mediante trattamento con il colorante Hoechst. La colorazione mostra chiaramente il differente contenuto cromatinico dei quattro poli in un embrione quadripolare (o *Simultanvierer*) in la cui divisione cellulare non è ancora completa.

Da ciò si deduce quanto Boveri dimostrò sperimentalmente separando i blastomeri mediante il metodo di Herbst.

> Le quattro cellule derivanti dalla divisione simultanea di una cellula uovo dispermica sono essenzialmente equivalenti in tutte le loro proprietà del citoplasma, inclusi i centrosomi. Se lo sviluppo patologico delle uova dispermiche derivasse da un'anomalia nel citoplasma, allora la discendenza di tutte e quattro le cellule dovrebbe essere aberrante allo stesso modo; se derivasse da una distribuzione anomala della cromatina, allora ci si dovrebbe aspettare che le quattro cellule differiscano nel loro destino. L'esperimento ha condotto a quest'ultimo risultato nella maniera più spettacolare[14].

Questo importantissimo risultato, che infine confutava l'equipotenza dei blastomeri postulata da Driesch, è illustrato in un disegno pubblicato da Boveri vari anni dopo[15].

[14] Ivi, p. 47.

[15] T. Boveri, *Die Entwicklung dispermer Seeigel-Eier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns (Zellenstudien VI)*, Gustav Fischer, Jena 1907.

Il famoso esperimento della dispermia in uova di riccio di mare condotto alla SZN da Boveri è stato recentemente rivisitato nel mio laboratorio nell'ambito di un documentario per il canale BBC4[16]. Come si può osservare in Figura 1B, utilizzando le moderne tecniche di visualizzazione del DNA mediante fluorofori specifici, è molto facile apprezzare al microscopio di oggi il diverso contenuto cromatinico dei nuclei ottenuti dopo la prima divisione in uova dispermiche rispetto ad embrioni fecondati normalmente. Boveri non aveva alcun mezzo per stabilire il numero di cromosomi nei suoi embrioni dispermici, cosa che da sola avrebbe provato che lo sviluppo anormale di questi embrioni era dovuto alla perdita di specifici cromosomi. Quanto al giorno d'oggi risulta evidente al microscopio a fluorescenza (come mostrato in Fig. 1B) non era direttamente osservabile e, cosa forse anche più significativa, andava contro le nozioni correnti al tempo di Boveri. Eppure egli, dalla sola rigorosa analisi degli esperimenti di dispermia, grazie a un'accurata analisi statistica che faceva anche uso di simulazioni mediante una 'macchina casuale' che tralasceremo di analizzare in questo breve saggio, raggiunse attraverso prove indirette quelle conclusioni che gli permisero di scoprire una verità fondamentale della biologia. Com'è ormai ben noto – e ne sono testimonianza le *Erinnerungen an Theodor Boveri* scritte da Wilson nel 1918[17] – l'analisi fatta da Boveri dei suoi 'esperimenti naturali' e le conclusioni che ne trasse hanno rappresentato una delle svolte fondamentali verso la teoria cromosomica dell'ereditarietà: senza l'"individualità' dei cromosomi – o, per essere più precisi, senza l'unicità funzionale dei singoli cromosomi – a nessuno sarebbe venuto in mente di correlare il passaggio dei cromosomi da una generazione all'altra con la trasmissione dei fattori ereditari dimostrata da Gregor Mendel. E questo invece è esattamente quanto fatto da Theodor Boveri e Walter Sutton, più o meno l'uno indipendentemente dall'altro, negli anni 1902-1903, gettando così le basi della citogenetica.

L'embrione di riccio di mare

Prima di approdare in Italia, Boveri in Germania aveva a lungo studiato la

[16] *Cell: The Chemistry of Life*, 19 agosto 2009, prodotto e diretto da A. Rooper.
[17] E.B. Wilson, *Erinnerungen an Theodor Boveri*, J.C.B. Mohr, Tübingen 1918.

maturazione della cellula uovo e la riduzione dei cromosomi nel nematode *Ascaris megalocephala*. Ma furono gli studi condotti a Napoli sull'embrione di riccio di mare che gli permisero di formulare la teoria definitiva dell'unicità dei cromosomi. Ed in effetti, come abbiamo in parte già visto nel paragrafo precedente, protagonista degli studi condotti alla Stazione Zoologica in quegli anni fu appunto l'embrione di riccio di mare che, sin dalla scoperta della fusione dei pronuclei nella formazione di un unico nucleo zigotico ad opera di Hermann Fol e dei fratelli Hertwig, si è rivelato negli anni un modello eccezionale per gli studi sul ruolo svolto dal nucleo nello sviluppo embrionale di tutti gli animali, compreso l'uomo[18]. Driesch, Herbst e Boveri, attivi frequentatori della Stazione Zoologica, gettarono le basi di questi studi che permisero poi a Sven Hörstadius, biologo svedese che dal 1922 trascorse svariati inverni alla Stazione Zoologica, di formulare un primo, ma per molti aspetti ancor valido, modello di sviluppo dell'embrione di riccio di mare. Hörstadius condusse svariati esperimenti di dissociazione e ricombinazione di bastomeri che gli permisero di scoprire quella plasticità nel destino cellulare che è caratteristica dei blastomeri nei primi stadi di sviluppo nell'embrione del riccio di mare[19].

L'importanza di queste scoperte è stata recentemente rivalutata in occasione della pubblicazione della prima sequenza di un genoma di riccio di mare[20]. In Figura 2 è riportato uno schema, tratto dalla pubblicazione apparsa sulla rivista *Science* nell'ottobre 2006[21] che riassume le pietre miliari della ricerca sull'embrione di riccio di mare.

Molte delle 'pietre miliari' nella ricerca sul riccio di mare, come l'osservazione della fusione dei pronuclei materno e paterno dopo la feconda-

---

[18] M.H. Fol, *Sur le premier développement d'une Étoile de mer*, in «Comptes Rendus», 84, 1877, pp. 357-360; O. Hertwig, R. Hertwig, *Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien*, Fischer, Jena 1887; cfr. E.H. Davidson, R.A. Cameron, A. Ransick, *Specification of cell fate in the sea urchin embryo: summary and some proposed mechanisms*, in «Development», 125, 1998, pp. 3269-3290.

[19] S.O. Hörstadius, *The mechanics of sea urchin development studied by operative methods*, in «Biological Reviews», 14, 1939, pp. 132–179.

[20] Davidson, *The Sea Urchin Genome*, cit.; E. Pennisi, *Sea Urchin Genome Confirms Kinship to Humans and Other Vertebrates*, in «Science», 314, 2006, pp. 908-909.

[21] E. Sodergren *et al.*, *The genome of the sea urchin* Strongylocentrotus purpuratus, in «Science», 314, 2006, pp. 941-952; tra i co-autori ci sono vari ricercatori della Stazione Zoologica.

zione dell'uovo ad opera di Fol e dei fratelli Hertwig, e la dimostrazione dell'unicità dei cromosomi ed il loro ruolo nello sviluppo embrionale ad opera di Boveri, entrambe discusse nel paragrafo precedente, hanno anche rappresentato, per la loro generalità, scoperte fondamentali della biologia, valide non solo per il riccio di mare ma per tutti gli animali, uomo incluso. Fu questo il caso della scoperta della presenza di RNA messaggero materno nelle uova di riccio di mare a opera di Monroy, Tyler e colleghi, come pure della prima osservazione di sequenze ripetitive intersperse nell'intero genoma da parte di Britten, Davidson e colleghi, e ultima, solo in ordine di tempo, la scoperta delle cicline come molecole essenziali per il ciclo cellulare, che valse a Tim Hunt il premio Nobel per la medicina nel 2001[22].

[22] A. Monroy, A. Tyler, *Formation of active ribosomal aggregates (polysomes) upon fertilization and development of sea urchin eggs*, in «Archives of Biochemistry and Biophysics» 103, 1963, pp. 431-435; G.A. Galau, R.J. Britten, E.H. Davidson, *A measurement of the sequence complexity of polysomal messenger RNA in sea urchin embryos*, in «Cell», 2, 1974, pp. 9-20; T. Evans, E.T. Rosenthal, J. Youngblom, D. Distel, T. Hunt, *Cyclin: a protein specified by maternal mRNA in sea urchin eggs that is destroyed at each cleavage division*, in «Cell», 33, 1983, pp. 389-396.

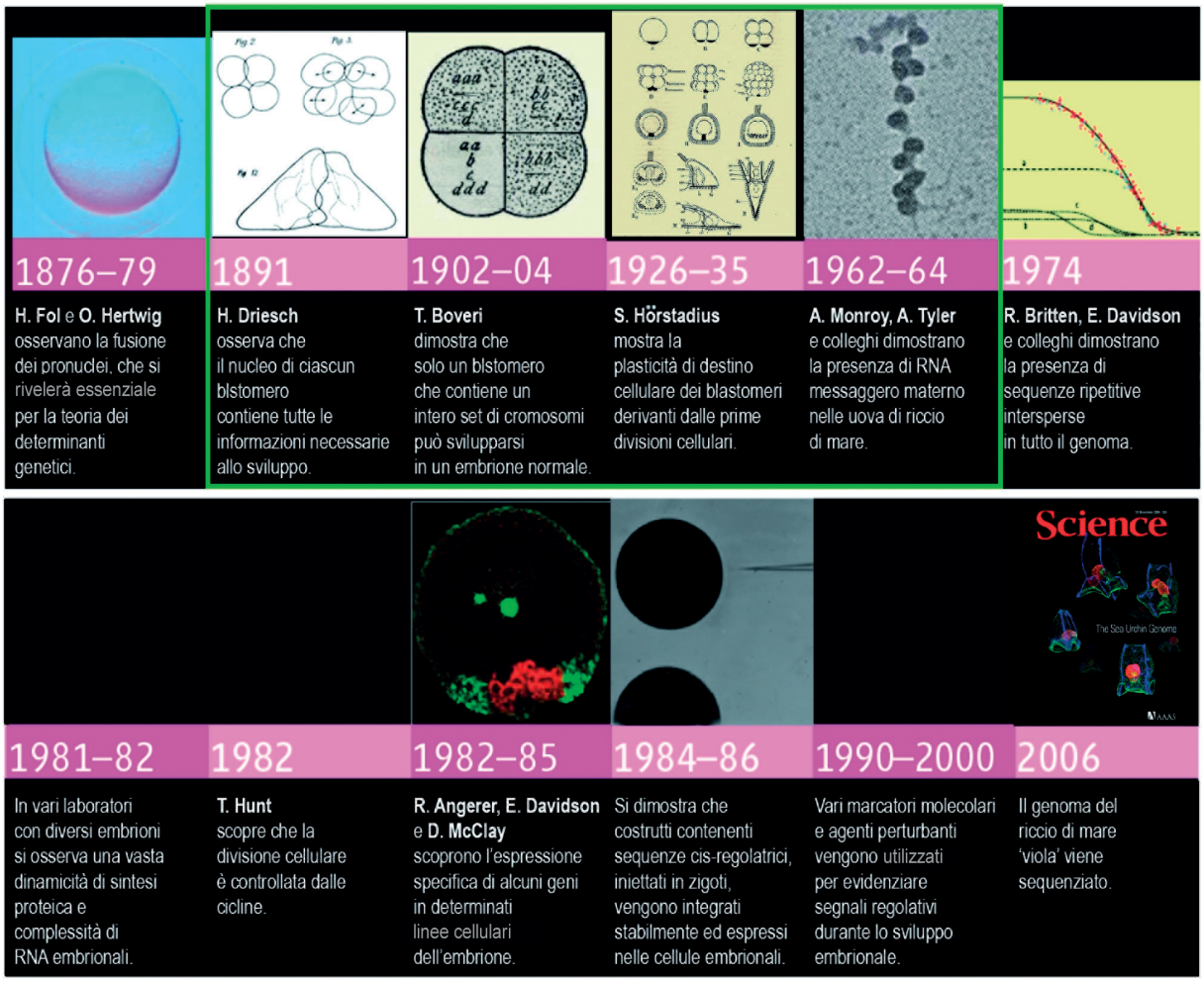


Figura 2. Pietre miliari della ricerca sull'embrione di riccio di mare. Il riquadro verde, che comprende le scoperte di Hans Driesch, Theodor Boveri, Sven Hörstadius e Alberto Monroy, evidenzia il ruolo svolto da questi scienziati alla Stazione Zoologica di Napoli (SZN), sebbene, nel caso di Alberto Monroy, le ricerche qui citate furono svolte in un periodo antecedente alla sua venuta alla SZN. Diagramma adattato dal poster allegato alla pubblicazione del genoma di riccio di mare[23].

Ma è solo nell'ultimo decennio che l'embrione di questo organismo è tornato ad essere un modello sperimentale d'avanguardia, grazie allo sforzo combinato di diversi laboratori in tutto il mondo, capitanati da Eric Davidson, promotore tra l'altro del progetto genoma del riccio di mare, ma soprattutto pioniere nello studio e nella teoria delle reti geniche regolative (*Gene Regulatory Network*) per lo sviluppo embrionale.

[23] Sodergren *et al.*, cit.

Evo-devo e Gene Regulatory Networks

Parlare di *Gene Regulatory Network* (GRN) per lo sviluppo embrionale in un breve saggio è impresa sicuramente ardua. Ancor più difficile se si vuol descrivere l'applicazione dell'approccio GRN allo studio dell'evoluzione dei piani di sviluppo embrionale degli organismi. Facendo un salto di molti anni, dando quindi per acquisiti sia lo sviluppo di varie e nuove tecnologie per lo studio dell'espressione e della regolazione genica e del ruolo che esse hanno nello sviluppo embrionale (e quindi nella ontogenesi) degli organismi, sia il dibattito culturale sulle teorie dell'evoluzione prima e dopo la pubblicazione di *Ontogeny and Phylogeny* di Stephen J. Gould (ampiamente trattati negli altri saggi del volume) fino alle più recenti proposte di interazione tra ecologia, evoluzione e sviluppo (oggi poste sotto l'etichetta eco-evo-devo), analizzeremo i risultati preliminari di uno studio attualmente in corso nel mio laboratorio alla SZN a titolo di esempio illustrativo di quello che potremmo etichettare come approccio GRN-evo-devo.

Il processo di specificazione dei territori endo-mesodermici nell'embrione di riccio di mare è stato studiato, nel corso degli ultimi venti anni, in grande dettaglio ed ha condotto alla caratterizzazione più esaustiva che si conosca a tutt'oggi di un GRN che renda conto, nello spazio e nel tempo, dei processi che controllano lo sviluppo embrionale di in un organismo[24]. L'approccio GRN messo a punto per questo studio può essere e viene utilizzato per tutti i sistemi che permettono un'analisi su larga scala dell'espressione genica o perturbazione dei fattori che la controllano (tipicamente fattori di trascrizione e molecole di segnale) per studiare lo sviluppo di un embrione intero o parti di esso. Ed è questo ad esempio il caso del GRN che controlla la formazione di un tubo digerente e la sua regionalizzazione nell'embrione di riccio di mare dopo gastrulazione; una rappresentazione schematica ne è riportata in Figura 3A[25].

Gli studi sui GRN non solo forniscono una spiegazione causale di come gli stati regolativi si stabiliscano in una particolare cellula durante lo sviluppo embrionale, e il ruolo di questi stati nel determinare l'architettura di

[24] Davidson *et al.*, A genomic regulatory network for development, in «Science», 295, 2002, pp. 1669-1678; I.S. Peter, E.H. Davidson, *A gene regulatory network controlling the embryonic specification of endoderm*, in «Nature», 474, 2011, pp. 635-639.

[25] R. Annunziata, M.I. Arnone, *A dynamic regulatory network explains ParaHox gene control of gut patterning in the sea urchin*, in «Development», 141, 2014, pp. 2462-2472.

un embrione, ma forniscono anche uno strumento eccezionale, mediante la comparazione delle architetture di GRN omologhi in diversi organismi, per scoprire l'evoluzione molecolare dei programmi di sviluppo tra i diversi organismi[26]. Numerosi studi negli ultimi dieci anni hanno messo in pratica questo approccio utilizzando in particolare l'embrione di un altro echinoderma, la stella di mare, per molti aspetti simile all'embrione di riccio di mare (nella forma, nel modo di sviluppo, nei geni coinvolti nella specificazione dell'endo-mesoderma), ma separato da questo da circa 500 milioni di anni di evoluzione[27]. Come risultato generale di questi studi si è potuto concludere che: (*i*) i GRN sono formati di unità discrete, o sotto-circuiti funzionali, che sono sottoposti a pressioni selettive differenti; (*ii*) i sotto-circuiti che presentano feedback positivi sono tendenzialmente conservati in strutture omologhe di diversi organismi, rappresentando così potenziali 'vincoli strutturali' nell'architettura di questi GRN durante lo sviluppo; (*iii*) questa elevata conservazione può essere la risultante di un particolare arrangiamento, conservato durante l'evoluzione, dei siti di legame per i fattori di trascrizione all'interno dei moduli regolativi in *cis* (ossia che agiscono esclusivamente sul DNA fisicamente contiguo)[28].

[26] E.H. Davidson, D.H. Erwin, *Gene regulatory networks and the evolution of animal body plans*, in «Science», 311, 2006, pp. 796-800.

[27] V.F. Hinman, A.T. Nguyen, R.A. Cameron, E.H. Davidson, *Developmental gene regulatory network architecture across 500 million years of echinoderm evolution*, in «Proceedings of the National Academy of Science USA», 100, 2003, pp. 13356-13361; V.F. Hinman, E.H. Davidson, *Evolutionary plasticity of developmental gene regulatory network architecture*, in «Proceedings of the National Academy of Science USA», 104, 2007, pp. 19404-19409.

[28] B.S. McCauley, E.P. Weideman, V.F. Hinman, *A conserved gene regulatory network subcircuit drives different developmental fates in the vegetal pole of highly divergent echinoderm embryos*, in «Developmental Biology», 340, 2010, pp. 200-208.

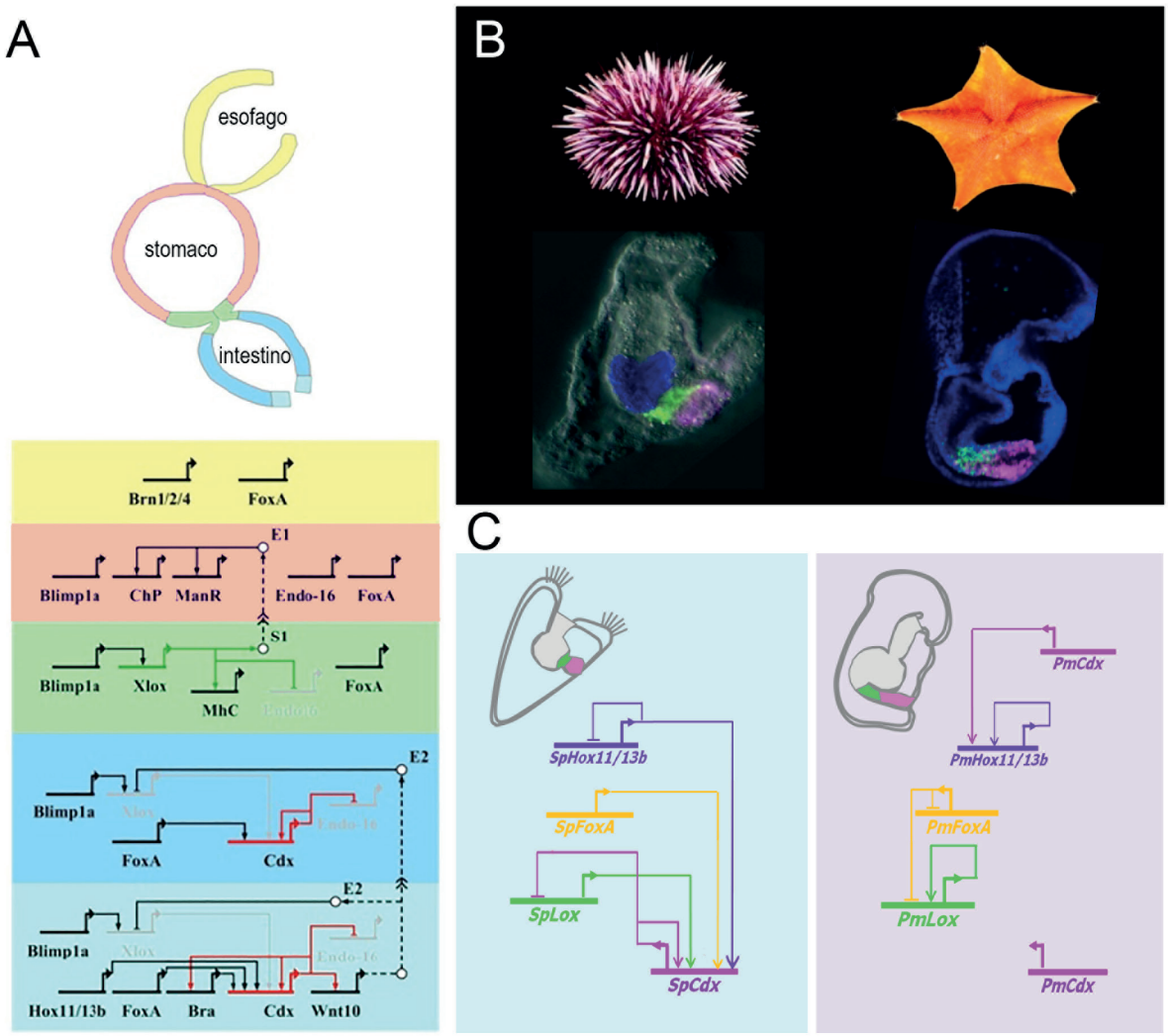


Figura 3. (A) Rappresentazione schematica del GRN che controlla la formazione del tubo digerente nell'embrione di riccio di mare. Nel pannello superiore è rappresentato uno schema, in visione laterale, del tubo digerente dell'embrione di riccio di mare allo stadio di larva, quando presenta ormai una struttura tripartita in esofago, stomaco e intestino. Colori differenti sono stati utilizzati a indicare diversi stati regolativi, corrispondenti all'espressione di un diverso insieme di geni in ciascuno dei compartimenti così definiti. Nel diagramma inferiore, gli stessi colori sono utilizzati per mostrare le interazioni fra geni in ciascuno dei diversi compartimenti. La rete di interazioni tra gene e gene è indicata da linee continue che collegano i diversi geni, rappresentati da spesse linee orizzontali sotto le quali sono indicati i nomi degli stessi, anche se nessuna di queste interazioni è stata dimostrata essere diretta. La linea termina con una freccia quando l'interazione è da considerarsi positiva (attivazione), con un segmento orizzontale quando è da considerarsi negativa (repressione). I cerchi bianchi e le frecce tratteggiate indicano segnali regolativi: S1 rappresenta una molecola segnale ancora ignota, che sotto il controllo di *Xlox* e mediante un effettore anch'esso ignoto (*E1*),

controlla l'attivazione di geni specifici per lo sviluppo dello stomaco; *E2* rappresenta il gene effettore a valle del segnale *Wnt10* e quindi di Cdx che ne controlla l'espressione, che è responsabile della repressione di *Xlox* nelle cellule posteriori dell'intestino. I geni *Xlox* e *Cdx* e le interazioni a valle di questi, quando attive, sono colorate rispettivamente in verde e rosso. Adattato da Annunziata & Arnone, 2014. **(B)** Confronto tra adulto (in alto) e larva (in basso) di riccio di mare (*Strongylocentrotus purpuratus*, a sinistra) e stella di mare (*Patiria miniata*, a destra). Le foto non sono evidentemente in scala, avendo gli adulti dimensioni che variano dai 10 ai 20 cm, ed essendo invece le larve di dimensioni inferiori al millimetro. Le foto di queste ultime sono state ottenute al microscopio. La colorazione delle cellule che esprimono i geni *Xlox* (in verde) e *Cdx* (in rosso/magenta) nell'intestino delle larve dei due animali è stata ottenuta mediante la tecnica di ibridazione in situ utilizzando sonde fluorescenti di diversi colori. **(C)** Risultati preliminari del confronto tra i GRN che coinvolgono *Xlox e Cdx* nella larva di riccio di mare (sinistra) e stella di mare (destra). Gli schemi delle larve riportati in alto a sinistra di ciascun pannello mirano ad evidenziare la conservazione della morfologia del tubo digerente (da confrontare con lo schema riportato in A) e della topologia dell'espressione dei geni *Xlox* (in verde) e *Cdx* (in rosso/magenta) fra le due specie. Tale topologia conservata è invece rappresentata, nei diagrammi sottostanti, dalla posizione dei geni, schematizzati con linee orizzontali sotto le quali sono indicati i loro nomi, utilizzando sempre lo stesso colore per geni omologhi nelle due specie: le posizioni simili nel diagramma dei geni omologhi riflettono la loro sequenza temporale e gerarchia di espressione, con la sola eccezione di *Cdx* che, nella stella di mare (*PmCdx*), inizia ad essere espresso prima di *Xlox* e, in fasi precedenti la gastrulazione, anche prima di *Hox11/13*. Da notare che sebbene la sequenza temporale e spaziale di espressione dei geni riportati nel diagramma sia, a parte la succitata eccezione, molto conservata, nessuna delle interazioni finora analizzate sembra esserlo.

Una simile comparazione a livello di GRN è in corso nel mio laboratorio con il fine ultimo di studiare i meccanismi molecolari che presiedono all'evoluzione del tubo digerente. La determinazione del GRN che controlla la regionalizzazione del tubo digerente nell'embrione di riccio di mare ha permesso di evidenziare il ruolo chiave di due geni della famiglia Parahox (famiglia di geni evolutivamente legata ai più famosi geni Hox), *Xlox* e *Cdx*. Questi due geni, espressi in domini inizialmente parzialmente sovrapposti lungo l'asse antero-posteriore del tubo digerente (con il gene *Xlox* espresso principalmente nel dominio anteriore rispetto a *Cdx*), sono coinvolti in una mutua regolazione di attivazione e repressione (vedi Fig. 3A) che ha come risultante finale la completa separazione dei loro domini di espressione. I due geni controllano rispettivamente il differenziamento dello stomaco e dello sfintere pilorico e il differenziamento del tratto

posteriore dell'intestino[29]. Recentemente l'espressione dei geni Parahox è stata studiata anche nell'embrione e nella larva di stella di mare[30], che possiede un tubo digerente a struttura tripartita molto simile a quello della larva di riccio di mare, a dispetto della notevole differenza nel piano corporeo dei rispettivi organismi adulti. Quest'analisi ha mostrato una notevole conservazione nella topologia di espressione spaziale dei geni *Xlox* e *Cdx* tra riccio e stella di mare (vedi Fig. 3B), ma ha anche permesso di scoprire una significativa differenza nella sequenza temporale con cui questi geni sono espressi durante lo sviluppo embrionale. Mentre nel riccio di mare l'espressione di *Xlox* precede nel tempo quella di *Cdx*, nella stella di mare accade il contrario[31]. Ne consegue che laddove nel riccio di mare *Xlox* controlla l'espressione iniziale di *Cdx*[32], questo non può accadere nell'embrione di stella di mare dove *Cdx* inizia ad essere espresso circa 24 ore prima di *Xlox*.

È interessante notare però che un altro gene, che nell'embrione di riccio di mare ha il ruolo di controllare sinergisticamente con *Xlox* l'espressione di *Cdx*, il gene *Hox11/13b* della famiglia Hox appare espresso nell'embrione di stella di mare a valle del gene *Cdx*. Studi preliminari di perturbazione dell'espressione genica ci hanno confermato che Cdx nell'embrione di stella di mare è uno dei fattori di trascrizione che controllano l'espressione di *Hox11/13b*, in maniera esattamente speculare a quanto accade nell'embrione di riccio di mare (vedi schema in Fig. 3C). Questa *eterocronia* (per utilizzare un termine caro a Gould) di espressione del gene *Cdx* tra riccio e stella di mare è probabilmente conseguenza della diversa architettura dei due GRN. Ulteriori studi saranno necessari per comprendere la reale divergenza e conservazione tra le architetture di questi due GRN. Forse più

[29] Annunziata, Arnone, 2014, cit.; A.G. Cole, F. Rizzo, P. Martinez, M. Fernandez-Serra, M.I. Arnone, *Two ParaHox genes, SpLox and SpCdx, interact to partition the posterior endoderm in the formation of a functional gut*, in «Development», 136, 2009, pp. 541-549.

[30] R. Annunziata, P. Martinez, M.I. Arnone, *Intact cluster and chordate-like expression of ParaHox genes in a sea star*, in «BMC Biology», 11, 2013, p. 68.

[31] M.I. Arnone, F. Rizzo, R. Annunziata, R.A. Cameron, K.J. Peterson, P. Martínez, *Genetic organization and embryonic expression of the ParaHox genes in the sea urchin* S. purpuratus*: insights into the relationship between clustering and colinearity*, in «Developmental Biology», 300, 2006, pp. 63-73; Annunziata *et al.*, 2013 cit.

[32] Annunziata, Arnone, 2014 cit.; Cole *et al.*, cit.

complicato, ma sicuramente ancora più interessante sarà scoprire come diversi GRN possono generare una topologia così simile di espressione genica.

Conclusioni

Per molti anni, soprattutto nella 'golden era' della embriologia sperimentale, la biologia degli echinodermi, e in particolare lo studio dell'embrione di riccio di mare, hanno contribuito a rispondere a domande fondamentali della biologia. La disponibilità enorme di embrioni di specie diverse a diversa distanza evolutiva l'una dall'altra, tutte accessibili alla biologia sperimentale, rende questo gruppo di animali particolarmente adatto, con le tecnologie attualmente disponibili, a rispondere a domande generali quali il controllo dello sviluppo embrionale da parte delle reti geniche regolative e la loro evoluzione. In altre parole, i modelli di studio oggi disponibili tra gli echinodermi (solo due di questi sono stati citati in questo saggio, ma grazie alle tecnologie quali sequenziamento di nuova generazione, ne stanno emergendo molti altri) hanno il potenziale per dare un importante contributo per risolvere questioni centrali per l'evoluzione e lo sviluppo, particolarmente dal punto di vista della regolazione genica, e forse anche per rispondere ad alcune delle domande che più hanno incuriosito e talvolta tormentato quel biologo evoluzionista dal carattere innovatore e anticipatore che è stato Stephen J. Gould.

Ringraziamenti

Ringrazio la dott.ssa Christiane Groeben per la consulenza sui cenni storici citati in questo saggio e la dott.ssa Silvia Caianiello per l'attenta revisione critica. La parte di questo scritto riguardante gli esperimenti di Boveri è tratta dall'illuminante saggio di Klaus Sander[33] a cui devo anche la traduzione dal tedesco all'inglese delle citazioni di Boveri qui riportate e da me tradotte in italiano.

[33] Sander, *op. cit.*

Abstracts in alphabetical order for authors

Maria Ina Arnone
Stazione Zoologica Anton Dohrn, Villa Comunale Napoli, Italia
miarnone@szn.it

Evo-devo at the Stazione Zoologica: past and present

More than a hundred years before the publication of *Ontogeny and Phylogeny* by Stephen J. Gould, Anton Dohrn, evolutionary biologist and one of Darwin's most important supporters of those times, founded in 1872 the Zoological Station of Naples, a laboratory where much of late nineteenth and early twentieth century fundamental discoveries in biology were made. Among them, of seminal importance for developmental biology, the studies on sea urchin dispermic eggs performed by Theodor Boveri demonstrated for the first time the so-called individuality of chromosomes. Since then, the sea urchin embryo has lent itself to the study of the role of the genome in embryonic development, culminating in the early years of this century, with the first large-scale developmental gene regulatory network to be solved for embryogenesis. Nowadays, with the advent of next-generation sequencing technologies and the availability of experimentally accessible embryos at various evolutionary distances within echinoderms, comparative analysis of gene regulatory networks for development is becoming a possible avenue to study evo-devo.

Silvia Caianiello
Istituto per la storia del pensiero filosofico e scientifico moderno, Consiglio Nazionale delle Ricerche, via Porta di Massa 1, 80133, Napoli
caianiello@ispf.cnr.it

Images of development from Gould to evo-devo

The paper argues that Gould's major achievement in *Ontogeny and Phylogeny* (1977) with respect to evo-devo was to prompt a shift beyond the extant conservative view of development, by means of an emphasis on dissociability as a fundamental principle of developmental systems. This move was supported by an original synthesis of Joseph Needham's and Gavin de Beer's views. This argument corroborates the constitutive role of Gould's

uses of history of science, of which a tentative classification is proposed.

Chiara Campanella
Università degli Studi di Napoli "Federico II"
chiara.campanella@unina.it.

From classical developmental biology to evo-devo

Along evolution, organisms phenotypic changes took place during their embryonic development. Some modifications generated varieties at the basis of evolutionary changes of shapes and of body planning. The paper provides a general introduction of the main steps of development and of the experimental approaches employed for unveiling their mechanisms. The interchangeability of genes and proteins controlling development is a paradigm of evo-devo constituting the basis for the evolution of different organisms from a common ancestor. As the highly conserved Hox genes specify the identity of the body along the antero-posterior axis of organisms, attention is focused on their expression modifications in body segments. Further major achievements of evo-devo research are presented, which identified major sources of developmental variation liable to be selected in evolution, the expression modulation of developmental regulatory genes, and the developmental reprogramming occurring during evolution by means of heterotopy, heterotypy, heterometry and heterochrony.

David Ceccarelli
Dipartimento di Scienze Storiche, Filosofico-Sociali, dei Beni Culturali e del Territorio, Università di Roma "Tor Vergata"
dave.ceccarelli@gmail.com

Analyzing Gould, historian and theorist of structure in biology

The paper analyzes Gould's scientific and historiographical enterprise during the twenty-five years between *Ontogeny and Philogeny* and *The Structure of Evolutionary Theory*, proposing a reflection on the way Gould reshaped the major formalist issues involved in the anti-Darwinian orthogenetic theories of evolution.

Alessandro Minelli
Dipartimento di Biologia, Università di Padova, Via Ugo Bassi 58B, I 35131 Padova
alessandro.minelli@unipd.it

De Beer, Gould, Raff and beyond – reflections on heterochrony

Moving from a notion introduced by Haeckel (1866), de Beer (1930) defined heterochrony as the change, in the ancestor-descendant relationship, of the relative timing of somatic development vs. attainment of sexual maturity. Following Gould's (1977) historical and conceptual revisitation of the concept, heterochrony became a key issue in evolutionary developmental biology. Since the late '80s, Raff and others brought it into the lab and experimental work brought to the discovery of 'heterochronic genes'. Many researchers have extended the notion of heterochrony well beyond de Beer's and Gould's concept, to include also evolutionary change in the developmental schedule of different aspects of somatic development. Efforts to use heterochrony in phylogenetic reconstruction resulted in a shift from growth heterochrony to sequence heterochrony. In one of his last papers, Gould rejected this extension of the concept, but it was too late.

Monica Riccio
Istituto per la Storia del pensiero filosofico e scientifico moderno, Consiglio Nazionale delle Ricerca, via Porta di Massa 1, 80133 Napoli
riccio@ispf.cnr.it

Routes of «pervasive influence»: Psychiatry towards ontogeny

Starting from S.J. Gould's interpretation of Lombroso's criminal anthropology, in *Ontogeny and Philogeny*, as an example of the "pervasive influence" of recapitulation theory, the paper deals with the peculiar intertwining, in Lombroso's atavistic theory, of different influences besides the Haeckelian one. Lombroso indeed, as a psychiatrist besides an anthropologist, accepted from studies on mental insanity the expansion of the "pathological field", which linked together atavisms and mental disease; moreover, he drew also from XIX Century French psychiatry the idea that mental pathologies were connected with developmental arrest. In Lombroso's criminal anthropology we can discern a reverberation of these theories, and a peculiar contamination with biological research. So is it, but in a different way, in Lombroso's work on the relation between genius and madness.

Emanuele Serrelli
Dipartimento di Scienze Umane per la Formazione "Riccardo Massa", Università degli Studi di Milano Bicocca
emanuele.serrelli@epistemologia.eu

Stephen Jay Gould, Pere Alberch and the clock-model: Convergence and divergence at the origin of evo-devo

Stephen Jay Gould's book *Ontogeny and Phylogeny* (1977), recently translated into Italian, is unanimously considered as one of the founding texts of evo-devo. Pere Alberch, another pioneer of the field, was early stimulated by reading Gould's book. In particular, he got into the "clock model", an image devised by Gould to organize thinking and terminology about heterochrony (i.e., evolutionary change of the timing of developmental processes). Alberch engaged Gould in a formalization of the clock model, which they published in 1979. After that work, however, the two authors diverged. Alberch noticed inconsistencies in the view of development they had adopted, and moved on towards a more dynamic view. Gould didn't follow this route, and remained largely insensitive to Alberch's work. Reflection on this debate allows for a clarification of the assumptions of different approaches to ontogenic development. Particular attention is given to the dynamical systems approach, grasped by Alberch in the mid 1980s, and regarded as very coherent and promising in today's evolutionary developmental biology.

Maria Turchetto
Dipartimento di Filosofia e Beni culturali, Università Ca' Foscari di Venezia, Palazzo Malcanton Marcorà, Dorsoduro 3484D - 30123 Venezia
turco@unive.it

Science's value of position: Gould on the pervasive influence of recapitulation theory

In the first part of *Ontogeny and Phylogeny*, Stephen J. Gould documents the story of the triumph in nineteenth century and subsequent decline in the early twentieth century of recapitulation theory, highlighting the problem of ideological uses of biology and, more generally, the problem of the objectivity of science.

In *Ontogeny and Phylogeny*, Gould begins a reflection on the value of science and its role in society that will continue in the years following

the publication of his first important work and especially in *The Mismeasure of Man*. On the one hand, the science is a social phenomenon – it is therefore inevitably crossed by ideologies, by conflict, by the interests that animate the society – without endangering however in discussion the veritative task. On the other hand, we have to exercise a systematic distrust of effective forms of the existence of science and their incorporation into the culture, by exercising a particular severity toward biology, called into question in a specific way – not only contingent – by the *Weltanschauung* of the contemporary society.

Indice dei nomi

Abbie A.A. 77
Abouheif E. 95
Abzhanov A. 148
Agassiz L. 83, 84, 115
Alberch P. 74, 85, 87, 97, 100, 101, 106-128
Allmon W.D. 51, 55, 57, 59
Alvarez L. 59
Ambros V. 91
Amsterdamsky S.M. 38
Amundson R. 62, 92
Annunziata R. 162, 165, 166
Anway M.D. 150
Arboleda E. 142
Arnone M.I. 142, 162, 165, 166
Arthur W. 61, 70, 126
Babini V.P. 21, 24
Bambach R.K. 51, 60, 61
Barnett S.A. 58
Barsacchi G. 142, 151
Barsanti G. 19, 21, 44, 47, 50
Bauer A.W. 64
Beddington R. 145
Behringer R.R. 148
Bergson H. 45
Berrill N.J. 69
Bertani M. 21
Bininda-Emonds O.R.P. 90
Blackman B.K. 140
Blute M. 72
Bolk L. 12, 76, 77
Bolker J. 95
Bonomi C. 21
Bouaïchi A. 150
Boveri Th. 153-161, 167
Bowler P.J. 37, 45, 48
Boxshall G. 86
Brandon R.N. 61, 63, 66
Brauckmann S. 65
Brigandt I. 68, 89, 94, 95
Britten R.J. 79, 160
Brockes J. 145
Buffon G. 20
Burnaby T.P. 103, 105
Bynum W.F. 19
Caianiello S. 40, 59, 101, 120, 128, 167
Cain J. 35
Callebaut W. 61, 92
Campanella C. 131, 134, 136, 144, 147
Carrer R. 126
Carroll S.B. 61, 88
Cavazzini A. 9, 14, 15, 57
Changeux J.P. 81
Christie A. 113
Clack J.A. 114
Coates M.I. 61, 114
Cohen C. 57, 58
Colbert M. 90
Cole A.G. 166
Continenza B. 40
Cope E.D. 11, 12, 45, 47, 48
Cotti M. 24
Coulson A. 91
Cupp A.S. 150

Cuvier G. 20, 65, 81
Danieli G.A. 55
Darwin Ch. 21–23, 38, 39, 42, 45, 54, 56–59, 67, 83, 84, 129, 141, 148, 153
Davidson E.H. 73, 79, 153, 159, 160–163
Dawkins R. 77
de Beer G.R. 58, 62, 68–74, 77, 78, 85, 86, 90, 94, 101
Delaunay G. 33
Delisle W.G. 66
De Renzi M. 87, 97, 100, 115
De Vries H. 49
Dietrich M.R. 79
Dobzhansky Th. 51
Dohle W. 86
Dohrn A. 153
Dollo L. 58, 59, 72
Dorit R.L. 52, 63
Dowbiggin I. 19
Driesch H. 155–157, 159, 161
Duellman W.E. 100
Dupont S. 142
Economides A.N. 148
Edelman G. 97
Edgecombe G.D. 86
Eimer Th. 48, 49
Erwin D.H. 61, 73, 163
Esquirol J.E.D. 24, 27, 28
Etxeberria A. 87, 115
Evans T. 160
Fasolo A. 142
Feyerabend P. 10
Fisher R.A. 51, 67
Flourens M.J.P. 20
Fol H. 159, 160
Foucault M. 20, 21, 24, 28
Freud S. 21
Frigessi D. 21
Fusco G. 72, 86, 88, 93, 95, 99, 124, 125, 126, 128
Gagliasso E. 40, 59
Galau G.A. 160
Galileo 14
Galis F. 88
Ganan Y. 148
Garstang W. 62, 85
Geary D.H. 53
Gehring W.J. 141
Geoffroy Saint-Hilaire E. 40
Gerhart J.C. 61
Ghiselin M.T. 53, 153
Giacanelli F. 21
Gilbert S.F. 95, 149
Gingerich Ph.D. 114
Giribet G. 86
Giusto J. 91
Goldschmidt R. 40, 58, 62, 78, 79
Gould S.J. 7, 9–11, 13–19, 22, 23, 25, 26, 30, 31, 35–66, 68–81, 83, 85–87, 90, 94, 95, 97–115, 117–123, 126, 127, 129, 149, 153, 162, 166, 167
Graham P.W.H. 66
Grant B.R. 148
Grant P.R. 148
Grantham T.A. 55, 63, 72
Greene J.C. 53
Griesemer J.R. 107
Groeben Ch. 153, 167
Gualandi A. 9, 14, 57
Haeckel E. 9, 11, 12, 23, 25, 26, 30, 37, 42, 47, 64, 65, 84, 85, 94, 101, 127
Haldane J.B.S. 51, 78, 91

Hall B.K. 88, 89, 95
Hallam A. 38
Hamburger V. 63, 66
Hanken J. 90
Haraway D. 69
Hartmann C. 148
Hausen H. 142
Hecht M.K. 112
Hennig W. 94
Henry J.J. 84, 89
Herbst C.A. 156, 157, 159
Hertwig O. 159, 160
Hertwig R. 159, 160
Hinman V.F. 163
His W. 65
Hodkinson T.R. 93
Holland P.W.H. 66
Hopwood N. 66
Hörstadius S. 159, 161
Horvitz H.R. 91
Hügele B.F. 150
Hull D.L. 39
Hunt T. 160
Hurle J.M. 148
Huxley J.S. 51, 53, 68, 70, 78, 91
Huxley Th. 58, 112, 129
Hyatt A. 47, 48
Ikeo K. 141
Jablonski D. 114
Jacob F. 79
Jacoby P. 31
Jaeger J. 126
Jeffery J.E. 90
Jessel Th. 145
Jonsson B. 140
Kaiser J. 150
Kampourakis K. 95, 124
Kaplan M. 54
Kaufman Th. 61
Keller E.F. 79
Kelley R.M. 51
Kellogg V.L. 46
Kerne R. 89
Kerr J.Q. 91
Keuck G. 65
Kim J. 91
King M.C. 62, 79
Kingsley D.M. 140
Kirschner M.W. 61
Klingenberg Ch.P. 80, 95
Klueg K.M. 89
Kohler R.E. 137
Kuhn Th. 10, 43, 57
Kuo W.P. 148
Lakatos I. 10
Lamarck J.B. de 47
Langton C. 77
Largent A. 46
Laubichler M.D. 61, 63, 95, 126
Laudan R. 59
La Vergata A. 20
Lawrence P. 145
Lemons D. 143
Lombroso C. 18, 19, 21–27, 30–33, 171
Love A.C. 62, 66, 88, 89, 107
MacArthur R.E. 74
Macias D. 148
Maienschein J. 63
Mangold H. 135
Mangoni L. 21
Markow Th.H. 67
Marks M.E. 140

Mayr E. 36, 42, 51–53, 63, 66–68, 75–78
McCaffery A.R. 150
McCauley B.S. 163
McGinnis W. 143
McKinney M.L. 49, 81, 88, 114
McNamara K.J. 49, 88, 99, 114
Mendel G. 91, 158
Merino R. 148
Meyerowith E. 145
Minelli A. 49, 55, 63, 74, 86, 88, 93, 95, 124–126, 149
Min G. 91
Miniz F. 24
Minucci S. 19
Moczek A.P. 88
Monod J. 79
Monroy A. 160, 161
Moorhead P. 54
Moreau de Tours J. 20, 29, 30
Morel B.A. 20–24, 27–31
Morgan Th.H. 137
Morus I.R. 37
Moya A. 100, 111, 112
Müller G.B. 51, 61, 72, 88, 89, 126
Murfet I.C. 91
Needham J. 44, 69, 70, 72, 73
Negrisolo E. 93
Nereng K.S. 140
Newman S.A. 61, 88
Nisvander L.A. 148
Nitecki D.V. 59, 88
Nitecki M.H. 59
Nuño de la Rosa L. 87, 115
Nuzzo R. 106
Nyhart L.K. 58
Oag V. 150
Olson W.M. 88
Orgogozo V. 79
Osabutey C.K. 90
Osborn H.F. 48, 61
Oster G. 87, 106–108, 115, 127
Ottaviani A. 36
Parks A.L. 90
Parnell J.A.N. 93
Parr B.A. 90
Peichel C.L. 140
Peretó J. 100, 111, 112
Peterson T. 89
Peterson K.J. 166
Pick D. 19, 20
Pieau C. 90
Pievani T. 35, 40, 52, 55, 57, 58, 60, 99
Pigliucci M. 51, 61, 88
Pinna A. 35
Polak M. 67
Ponce M.S. 81
Porter R. 19
Pradeu T. 126
Prance G.T. 112
Princehouse P. 63
Provine W. 63
Raff R.A. 61, 62, 73, 74, 80, 81, 89–91, 95, 120, 133
Rasskin-Gutman D. 87, 92, 97, 100, 119
Rasweiler J.J. 148
Raynaud A. 90
Reid J.B. 91
Rensch B. 67
Richardson M.K. 65, 90
Richards R.J. 58, 65
Rodriguez-Leon J. 148
Ruse M. 35, 55, 58, 59

Ruvkun G. 91
Sánchez-Villagra M.R. 90
Sansom R. 61, 63, 66
Schaeffer B. 75
Schindewolf O. 63
Schlosser G. 92
Schluter D. 140
Schmalhausen I.I. 67
Scholtz G. 95
Schopf T.J.M. 52, 98
Séguin E. 28
Seilacher A. 63, 64, 97
Selwood L. 90
Sepkoski D. 35, 55
Serrelli E. 74, 99, 126, 149
Serres E. 11, 12, 20, 23
Shapiro M.D. 140
Sharpe J. 126
Shepherd M. 19
Sherrington C.S. 53
Shubin N.H. 88, 100, 112, 114, 142
Simpson G.G. 35, 51, 52, 55, 59
Simpson S.J. 150
Skinner M.K. 150
Slack J.M.W. 66
Sly B.J. 91
Smith K.K. 93
Smith R. 53
Somela M. 81
Spemann H. 135, 136
Stearns S.C. 62, 74
Stebbins G.L. 51, 67, 118
Stern D.L. 79
Sully J. 11, 12
Sulston J. 91
Tabin C. 88, 142, 148
Tagliavini A. 24, 25
ten Cate C. 90
Theissen G. 79
Thomas R.D.K. 51, 57, 58, 63, 129, 137
Thompson D'A.W. 40, 41, 43, 63, 69, 70, 71, 73
Thom R. 126
Trueb L. 100
Turchetto M. 7, 9, 14, 17, 37, 55, 57
Turriziani Colonna F. 9, 14, 57
Ullrich-Lüter E. 142
Uzumcu M. 150
Velhagen W.A. 93
Vico 21
Virchow R. 64
Voisin F. 29
von Baer K.E. 37, 42, 65, 66, 83
Vrba E.S. 54, 55, 99
Waddington C.H. 54, 67, 71, 97, 101, 110, 116, 126
Wagner A. 89
Wagner G.P. 61, 88, 92, 95, 126
Wake D.B. 87, 106–108, 115
Wallace B. 112
Wanninger A. 93
Waterston R. 91
Weatherbee S.D. 148
Weber B.H. 72
Weismann A. 129, 154
West-Eberhard M.J. 67
Westheide W. 85
Whiteman H.H. 49
Whitman C.O. 40, 48, 49
Wilson A. 62,
Wilson E.B. 154, 158
Wilson E.O. 74, 79

Wiltshire R.J.E. 91
Wolpert L. 145
Woolf Ch. 67
Wray G.A. 61, 73, 79, 80, 89, 90
Wright S. 51, 54
Yacobucci M.M. 53
Zollikofer C.P.E. 81

FILOSOFIA E SAPERI

1. Roberto Mazzola (a cura di)
Le scienze nel Regno di Napoli
isbn 978 88 548 3045 5, formato 17 x 24 cm, 212 pag., 14 euro, 2009

2. Roberto Mazzola (a cura di)
Le scienze a Napoli tra Illuminismo e Restaurazione
isbn 978 88 548 3859 8, formato 17 x 24 cm, 220 pag., 14 euro, 2010

3. Enrico Nuzzo, Manuela Sanna, Luisa Simonutti (a cura di)
Anomalie dell'ordine. L'altro, lo straordinario, l'eccezionale nella modernità
isbn 978 88 548 6313 2, formato 17 x 24 cm, 442 pag., 2013

4. Roberto Mazzola (a cura di)
Antropologia e scienze a Napoli in età moderna
isbn 978 88 548 4665 4, formato 17 x 24 cm, 220 pag., 13 euro, 2010

5. Marco Celentano, Barbara De Mori, Paolo Zecchinato (a cura di)
Etologia ed Etica
isbn 978 88 548 5204 4, formato 17 x 24 cm, 212 pag., 14 euro, 2010

Finito di stampare nel mese di dicembre del 2014

Filosofia e saperi - 6

Da Gould a evo-devo. Percorsi storici e teorici

La collana "Filosofia e Saperi" raccoglie scritti e atti di iniziative scientifiche volti a indagare sistematicamente la relazione dinamica fra la tradizione filosofica e la molteplicità di saperi e pratiche conoscitive disciplinarmente differenziati, allo scopo di promuovere la comunicazione e l'interazione tra ambiti e stili di pensiero diversi.

Questo volume articola alcuni dei molti percorsi che si diramano, sia sul piano storiografico che su quello teorico, dal libro di Stephen Jay Gould, *Ontogenesi e filogenesi* (1977) all'odierna biologia evoluzionistica dello sviluppo (evo-devo). Come nel volume di Gould, anche in questo la demarcazione tra percorsi storici e percorsi teorici nella disamina delle implicazioni del rapporto tra sviluppo ed evoluzione è riconoscibile, e tuttavia non rigida; testimonianza dello sforzo, ed insieme della proficuità, di un approccio multidisciplinare che ha visto coinvolti storici, filosofi e scienziati.
Dai vari campi e temi trattati emergono le molteplici dimensioni del concetto di sviluppo, e si evidenziano le ragioni della sua centralità sia all'interno della biologia che nel dialogo di questa con altri saperi.

Contributi di:
Maria Ina Arnone, Silvia Caianiello, Chiara Campanella, David Ceccarelli, Alessandro Minelli, Monica Riccio, Emanuele Serrelli, Maria Turchetto

Silvia Caianiello è Primo Ricercatore presso l'Istituto per la storia del pensiero filosofico e scientifico moderno, C.N.R. Si è occupata di filosofia ed epistemologia della storia, di aspetti delle interazioni tra la biologia e le scienze umane, e più recentemente di storia e filosofia della scienze della vita, con particolare riferimento alla teoria evoluzionistica ed evo-devo.

In copertina
Haeckel, *Anthropogenie*, Engelmann, Leipzig 1877, Tafel I