

IL DINAMISMO DELL'EVOLUZIONE E L'EVOLVIBILITÀ DEL VIVENTE

Paolo D'AMBROSIO

Estratto

Nel contesto della recente prospettiva di indagine scientifica denominata «biologia dello sviluppo evoluzionistica» («evo-devo»), è stata introdotta la nozione di evolvibilità in riferimento alla produzione di variazione fenotipica ereditabile e selezionabile. La nozione di evolvibilità qui proposta sta ad indicare, più in generale, la potenzialità di evolvere intesa come carattere distintivo del vivente. Tale nozione sarà inquadrata nella tensione tra conservazione e innovazione inerente al processo evolutivo, per come è stato concepito a partire dalla teoria darwiniana. Dapprima, l'attenzione sarà dunque rivolta ai capisaldi concettuali della teoria di Darwin e al fondamentale dinamismo che si può attribuire al mondo biologico secondo la visione evoluzionista. Successivamente, sarà presentata una succinta panoramica riguardante alcuni dei principali sviluppi dell'evoluzionismo nel corso del ventesimo secolo, così da introdurre i termini scientifici in cui il tema dell'evolvibilità può essere delineato. Infine, saranno prese in considerazione recenti prospettive di investigazione nel campo della biologia evoluzionistica e, su tale base, si proporranno alcune linee interpretative per comprendere in che senso i vincoli biologici, la robustezza e la plasticità degli organismi, come anche le loro attività indirizzate a fini non intenzionali, possano contribuire all'evolvibilità così generalmente intesa.

Parole chiave: evo-devo, evolvibilità, selezione naturale, plasticità, robustezza, vincoli biologici

The dynamics of Evolution and the Evolvability of Living Being

Abstract

In the context of the recent and wide-ranging scientific approach known under the name of «Evolutionary Developmental Biology» (or «Evo-Devo», in brief), the notion of evolvability has been introduced with reference to the production of inheritable and selectable phenotypic variation. Here, the notion of evolvability refers more generally

to the potentiality of evolving understood as a distinctive character of the living being. This notion will be seen in relation to the tension between conservation and innovation inherent in the evolutionary process as it has been conceived starting from the Darwinian theory. First, I will focus on the conceptual pillars of the theory that Darwin introduced and to the fundamental dynamism that can be attributed to the biological realm according to the evolutionary view. Then, I will briefly summarize some of the main developments that evolutionism undergone in the twentieth century, so to frame the issue of evolvability in modern scientific terms. Finally, I will take into account more recent perspectives of investigation in the field of evolutionary biology; on this basis, I will propose some lines of interpretation for figuring out the way in which biological constraints, robustness and plasticity, as well as unintentional goal-directed activities performed by organisms, can contribute to evolvability as it is generally intended here.

Keywords: biological constraints, evo-devo, evolvability, natural selection, plasticity, robustness.

1. La dinamica evoluzionistica di matrice Darwiniana

La spiegazione della compresenza di similarità e dissimilarità tra le forme di vita del nostro pianeta può essere considerata come una delle più fondamentali problematiche cui Charles Darwin tentò di dare risposta. In termini molto generali, il mondo biologico sembra essere caratterizzato sia da continuità e conservazione, sia da discontinuità e innovazione. Per Darwin, dissimilarità e diversificazioni adattative tra gli organismi sono da attribuire a graduale generazione di variazione nella progenie e a selezione naturale, mentre similarità e comunanze attestano la discendenza da antenati comuni, attraverso cui una parte delle variazioni prodotte (quelle appunto selezionate) sono trasmesse col passare delle generazioni. In ciò consiste essenzialmente l'evoluzione biologica definita come *discendenza con modificazione*. Quindi, una spiegazione del processo evolutivo richiederebbe di individuare quali siano i fattori causali coinvolti in: (1) produzione di variazione, (2) trasmissione di variazione, e (3) selezione.

Per quanto riguarda il terzo punto, vale a dire la selezione naturale che conduce a diversificazioni adattative, Darwin sostenne che il più importante fattore causale da tenere in considerazione sono le interrelazioni che ciascun organismo intrattiene con l'ambiente, specialmente con altri organismi presenti in un determinato contesto ecologico.¹ L'adattamento risulta dunque essenzialmente dipendente da tale contesto,

¹ C. DARWIN, *The Origin of Species*, 2004 [1859], Cap. 3, 11, 12, 14.

come risultante dalle interazioni che si stabiliscono all'interno di esso e che ne determinano anche lo sviluppo dinamico attraverso il passare delle generazioni che contribuiscono a costituirlo. A seconda delle condizioni ambientali, le variazioni possono risultare svantaggiose o vantaggiose per l'organismo che ne è portatore, nella misura in cui esse permettono di adempiere, più o meno adeguatamente, funzioni legate alla sopravvivenza e alla riproduzione. Dunque, per quanto molte specie biologiche che possiamo osservare presentino un'organizzazione estremamente complessa e funzionalmente efficiente, dando addirittura l'idea di una sorta di «progetto intelligente», dovrebbe essere sempre tenuto a mente il fatto che esse si sono stabilite soltanto dopo la produzione di soluzioni intermedie, come risultato di una quantità di variazione gradualmente prodotta e di una selezione continuamente esercitata. Inoltre, secondo Darwin, il processo evolutivo comprende anche la comparsa di modificazioni adattativamente «neutrali» (ossia, non particolarmente vantaggiose né svantaggiose) che possono permanere a prescindere dalla selezione.²

In generale, per Darwin, la selezione naturale, intesa come processo che comporta la sopravvivenza e la diffusione degli organismi maggiormente avvantaggiati a seconda del contesto ecologico, rappresentava il principale *explanans* degli adattamenti, ma non l'unico in riferimento al processo evolutivo nella sua interezza, in cui altri fattori entrano in gioco. D'altronde, Darwin non poté accertare su basi empiriche i meccanismi responsabili della trasmissione di variazione (punto 2 prima richiamato) e neppure poté indicare con precisione quali fossero le cause della produzione di variazione (punto 1) che si può osservare nel susseguirsi delle generazioni. Tuttavia, egli affermò molto chiaramente che la selezione naturale non può essere la fonte da cui scaturisce tale variazione, la quale andrebbe invece principalmente imputata a fattori relativi allo sviluppo e alla riproduzione, sulla natura dei quali era possibile solo formulare ipotesi provvisorie.

Il punto cruciale è che le condizioni ambientali esterne all'organismo, di per sé, non possono determinare specifiche varianti morfologiche, anatomiche e funzionali che risultino idonee a quelle stesse condizioni. La corrispondenza tra variazioni prodotte e condizioni esterne —a loro volta soggette a cambiamento— è piuttosto un incontro tra due diverse concatenazioni causali raggiunto, di volta in volta, in maniera puramente contingente; l'equilibrio o il bilanciamento che caratterizza gli ecosistemi può essere così costantemente ristabilito in forme nuove, nel perpetuarsi di un processo dinamico. Nell'insieme, abbiamo dunque: l'apparizione di innumerevoli variazioni nella progenie (discontinuità, diversificazione, spontaneità), innestate su di un tema portante di derivazione ancestrale (continuità, discendenza comune, vincoli interni), poi «messe alla prova» quanto alla loro capacità di risultare compatibili con il contesto biotico e abiotico (selezione, vincoli esterni).

²C. DARWIN, *The Origin of Species*, 2004 [1859], Cap. 4.

Il circolo –o il circuito feedback, evocando una forse più suggestiva e calzante metafora– torna su stesso, trovando ad un tempo l'avvio per un nuovo corso, dal momento che gli organismi stessi, nello svolgere le loro funzioni, modificano l'ambiente esterno, parzialmente plasmandolo secondo le loro necessità, di modo che le generazioni successive, con le particolari variazioni che potranno presentare, si troveranno a fronteggiare diverse sfide o pressioni selettive, come anche a poter sfruttare nuove opportunità.³ Sembra così possibile ritenere che, già nella concezione di Darwin, gli organismi risultino da una parte essere dipendenti e soggetti alle condizioni ambientali, dall'altra attivamente modificare tali condizioni e quindi indirettamente e cumulativamente influire anche sull'andamento del processo evolutivo. Proveremo ad approfondire queste suggestioni sulla scorta di più recenti scoperte scientifiche e di indirizzi che il pensiero evolutivo ha conseguentemente imboccato.

2. Dagli sviluppi dell'evoluzionismo alla formulazione del problema dell'evolubilità

Nella prima metà del ventesimo secolo, l'elaborazione della genetica popolazionale (o «genetica evolutiva»), basata a sua volta sulla teoria dell'ereditarietà formulata da Mendel, forniva quella spiegazione della trasmissione di variazione di cui la concezione evolutiva del vivente delineata da Darwin aveva bisogno per poter essere considerata più che una promettente ipotesi di lavoro. Si potrebbe dire che nell'ambito del cosiddetto «Neodarwinismo» l'aspetto di continuità sia rappresentato dalle regolarità con cui un certo corredo genetico viene fedelmente trasmesso di generazione in generazione, mentre l'aspetto di discontinuità appare legato all'occasionale insorgere di mutazioni, le cui conseguenze dal punto di vista evolutivo divengono apprezzabili e misurabili su scala popolazionale in tempi più o meno lunghi. Nel contesto della cosiddetta «sintesi moderna» (genetica di matrice mendeliana combinata con la teoria evolutiva darwiniana), l'evoluzione è concepita in termini di cambiamento nelle frequenze alleliche all'interno di una popolazione, mentre la selezione naturale viene sempre più considerata come il principale fattore responsabile del processo.

Pare opportuno menzionare anche gli sforzi successivamente indirizzati a far avvicinare l'approccio matematico-formale, impiegato dai primi genetisti evolutivi, verso situazioni concrete riscontrabili in popolazioni di organismi effettivamente esistenti in natura. Ad esempio, si riconobbe che la selezione, pur essenzialmente promuovendo soluzioni alternative più efficaci di altre, può perfino giocare un ruolo di conservazione e di impedimento alla diversificazione, in quanto condizioni ambientali particolarmente stringenti non risultano compatibili con un ampio spettro di possibili varianti,

³G. AULETTA, I. COLAGÈ, P. D'AMBROSIO, «The Game of Life also Implies both Teleonomy and Teleology», 2013.

che risulteranno quindi scartate; si tratterà allora di specificare, caso per caso, quale «regime di selezione» vige in determinate condizioni e in riferimento alle popolazioni di organismi che si intende esaminare.⁴ Notevoli passi in avanti furono compiuti nell'individuare quali fattori biologici ed ecologici possono favorire od ostacolare il proliferare della biodiversità e gli stessi eventi di speciazione, come la presenza di barriere riproduttive che condizionano le possibilità di mescolanza tra corredi genetici e, ad un tempo, definiscono i contorni entro cui una popolazione di organismi è identificabile.⁵

Al di là di una ricostruzione puntuale delle acquisizioni maturate grazie al contributo degli autorevoli studiosi che parteciparono alla costituzione della sintesi moderna, possiamo qui limitarci a dire che, giunti alla metà del secolo scorso, il Darwinismo diventa il quadro generale di riferimento per lo studio dei fenomeni biologici, e l'evoluzione va a rappresentare il criterio di intelligibilità basilare di tali fenomeni: l'articolo di T. Dobzhansky, «Niente in biologia ha senso se non alla luce dell'evoluzione», è rimasto in tal senso emblematico.⁶ In altre parole, le varie discipline relative al mondo del vivente (quali botanica, zoologia, paleontologia, antropologia, anatomia comparata, e così via) trovano nel paradigma darwiniano la comune chiave interpretativa per comprendere l'oggetto di indagine cui sono rivolte; di converso, è la biologia evoluzionistica a comporsi come vasto campo disciplinare in cui confluiscono contributi teorici e dati empirici provenienti dall'ampia gamma delle «scienze della vita» – situazione, questa, ancor'oggi sostanzialmente immutata, anzi corroborata in virtù di sempre maggiori sforzi di carattere interdisciplinare.⁷

Secondo una prospettiva più filosofica, possiamo dire che, in linea con l'impostazione originaria darwiniana, le spiegazioni dei processi biologici, comprese le diverse forme di adattamento, sono formulate in conformità a quella visione puramente naturalistica che aveva animato, secoli prima, la nascita della scienza moderna nella società occidentale. Dunque, non è ammesso il ricorso a istanze metafisiche o addirittura sovranaturali che sarebbero all'opera unicamente negli esseri viventi, in qualche modo conferendo ad essi le particolari proprietà e la complessità che li contraddistinguono. Oltre a concezioni vitalistiche e, ovviamente, al fissismo delle specie, viene anche abbandonata l'idea che l'evoluzione stessa sia finalizzata a conseguire risultati specifici; il processo evolutivo non ha nessuno scopo prefissato, non persegue obiettivi, non è preordinato né a seguire un certo percorso né a raggiungere un certo culmine o punto d'arrivo.

⁴Per una chiara esposizione sulle diverse modalità che la selezione può assumere: J.G. KINGSOLVER, D.W. PFENNIG, «Patterns and Power of Phenotypic Selection in Nature», 2007.

⁵Tra i numerosi lavori dedicati al problema: T. DOBZHANSKY, «Mendelian Populations and Their Evolution», 1950; più recentemente: J.L. FEDER, «The Mystery of Speciation», 2011.

⁶T. DOBZHANSKY, «Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution», 1973.

⁷Vedi ad esempio: D.J. FUTUYMA, *Evolutionary Biology*, 1998, Cap. 1.

Tale realistica presa di coscienza è stata però spesso accompagnata da una negazione della dimensione teleologica del vivente, o comunque dall'estromissione di tale dimensione dall'ambito delle spiegazioni scientifiche che si potevano legittimamente addurre (ciò, d'altronde, coincide con la generale strategia di ricerca implementata dalla scienza moderna⁸). L'esclusione di finalità *esterne* che sospingano l'andamento dell'evoluzione, di forme di causalità «retrograda» oppure di pansichismo,⁹ contribuiva in maniera determinante a guadagnare una visione obiettiva e opportunamente demitizzata. D'altro canto, tuttavia, si finiva col trascurare del tutto un aspetto essenziale delle stesse spiegazioni darwiniane concernenti selezione e adattamento in conformità alla natura propria del vivente,¹⁰ basate com'erano sulla capacità di rapportarsi al mondo esterno e svolgere al meglio funzionalità indirizzate al conseguimento di fini –benché questi ultimi non denotino ovviamente intenzionalità o progettualità tipicamente umane.

A partire dagli anni settanta, la dimensione teleologica delle spiegazioni scientifiche relative a un vasto numero di fenomeni biologici, e alle dinamiche evolvuzionistiche in particolare, è stata riconosciuta e rivalutata da autori di spicco come F. Ayala.¹¹ Inoltre, nello stesso periodo, J. Monod spingeva a rinnovare l'attenzione nei confronti del problema della finalità inerente ai sistemi biologici dal punto di vista del «progetto teleonomico»¹² che in ciascun organismo regola la formazione di strutture e comportamenti caratteristici di una data specie. In quest'ottica, rimane interessante distinguere tra finalità intrinseche concernenti gli organismi individuali e assenza di finalità ultime inscritte nel processo evolutivo che pur riguarda gli organismi stessi, per cercare quindi di comprendere quale nesso leghi i due aspetti, eventualmente sulla falsa riga di quanto brevemente accennato al termine del paragrafo precedente. Nel paragrafo successivo, riprenderemo brevemente queste tematiche per suggerirne la rilevanza in relazione alla nozione di evolubilità.

Procedendo con ordine, la seconda metà del secolo vede poi l'impatto dirompente della biologia molecolare sulle scienze della vita, a partire dalla scoperta della costituzione fisico-chimica del DNA. Gli studi sulla trasmissione ereditaria e sulla natura delle mutazioni compiono un impressionante salto di qualità, dal momento che, grazie anche all'impiego di strumenti d'indagine tecnologicamente avanzati, diviene possibile osservare e chiarire processi biologici basilari a livello microscopico. In generale, si può dire che il darwinismo arricchito dalla conoscenza di dinamiche biomolecolari condu-

⁸Una recente analisi critica su questo tema, ed in generale sui principi che guidano l'impresa scientifica moderna e contemporanea, è proposta in: G. AULETTA, in collaboration with I. COLAGÈ, P. D'AMBROSIO and L. TORCAL, *Integrative Cognitive Strategies in a Changing World*, 2011.

⁹M. STANZIONE, «Evoluzionismo e teleologia: considerazione storico-teorica del problema», 2013.

¹⁰P. D'AMBROSIO, «Oltre il meccanicismo? Darwin e la spiegazione funzionale/teleologica in biologia», 2013.

¹¹«F.J. AYALA, «Teleological Explanations in Evolutionary Biology», 1970.

¹²J. MONOD, *Le hasard et la nécessité*, 1970, Cap. 1.

ce a un'immagine dell'evoluzione «a due livelli», ossia, il livello microscopico (il «mondo» costituito da DNA, RNA e proteine) e quello macroscopico (organismi, popolazioni, ecosistemi); gli effetti delle mutazioni che avvengono su scala microscopica risultano amplificati o ridotti dalle dinamiche selettive che avvengono su scala macroscopica. Come si può riscontrare recentemente in letteratura, l'evoluzione è considerata come un processo che prevede due grandi fasi:¹³ la produzione di variazione che in ultima analisi deriva dal livello microscopico e la selezione naturale come preservazione/promozione di alcune varianti come conseguenza delle interazioni che gli organismi intrattengono con l'ambiente, in linea con quanto originariamente sostenuto da Darwin.

Chiaramente, tale visione d'insieme del processo evolutivo pone con urgenza il problema riguardante i rapporti che intercorrono tra i due livelli. Un'altra importante acquisizione derivata dagli studi molecolari è che molte delle variazioni prodotte a livello genetico (mutazioni) non producono conseguenze fenotipiche apprezzabili, risultando quindi selettivamente «neutre».¹⁴ Le mutazioni neutrali attestano un aspetto della *robustezza* caratteristica dei sistemi biologici, ovvero la capacità di resistere a perturbazioni interne o esterne, compensandone gli effetti; se, infatti, una notevole parte della variazione genetica rimane inespressa, ciò promuoverà una maggiore stabilità e continuità nel processo di produzione dell'organismo, limitando l'insorgere di alterazioni dannose o perfino letali.

Ma allora, quali saranno, invece, le modificazioni inerenti al livello microscopico che possono condurre alle innumerevoli diversificazioni morfologiche riscontrabili a livello macroscopico? Qual è il nesso che lega le variazioni genetiche alla formazione di varianti fenotipiche che sono poi coinvolte nelle dinamiche ecologico/selettive così fondamentali nell'economia della teoria darwiniana? E, in termini più generali, come si è potuta originare un'impressionante varietà di forme biologiche molto complesse, a livello sia di specie che di più comprensive categorie tassonomiche, a partire dagli stessi mattoni di costruzione come il DNA, la cui struttura ed i cui meccanismi di duplicazione, trascrizione e traduzione risultano altamente conservati? La questione dell'evolubilità può vedersi come collocata al crocevia di questi interrogativi, e la nozione stessa è stata introdotta nell'ambito della recente e ampia prospettiva di indagine scientifica tendente a integrare biologia evuzionistica e biologia dello sviluppo,¹⁵ che verrà brevemente presa in considerazione nel prossimo paragrafo. Differenti definizioni della nozione di evolubilità sono state elaborate,¹⁶ ma il punto cruciale si può individuare

¹³Vedi ad esempio: F.J. AYALA, «Darwin's Revolution», 2011.

¹⁴Vedi: M. KIMURA, «Evolutionary Rate at the Molecular Level», 1968; M. KIMURA, «Neutralism», 1992.

¹⁵Vedi: J.H. HENDRIKSE; T.E. PARSON; B. HALLGRIMSSON, «Evolvability as the Proper Focus of Evolutionary Developmental Biology», 2007.

¹⁶Vedi: A. WAGNER, «Robustness, Evolvability, and Neutrality», 2005; N. COLEGRAVE; S. COLLINS, «Experimental Evolution: Experimental Evolution and Evolvability», 2008.

nel potenziale di produrre variazione fenotipica ereditabile e selezionabile.¹⁷ Qui, propongo di considerare un'accezione molto ampia, secondo cui l'evolubilità indicherebbe la potenzialità del vivente di istanzarsi in forme nuove, radicata nelle risorse cui le forme di vita stesse possono attingere, a motivo della loro distintiva costituzione. La realizzazione o attualizzazione di tale potenzialità potrà avvenire come conseguenza di fattori interni all'organismo in relazione a condizioni esterne ad esso.

3. Sviluppo dell'organismo ed evolubilità della vita

Il processo di sviluppo che ha luogo negli organismi multicellulari –o la capacità degli organismi di «auto-prodursi»– sembra rappresentare un punto di partenza privilegiato per poter affrontare gli interrogativi summenzionati: si tratta infatti di dirigere l'attenzione verso i meccanismi attraverso cui, a partire da un certo corredo genetico ereditato, l'embrione progressivamente prende forma, con la successiva differenziazione in complesse configurazioni fenotipiche. Anche la biologia dello sviluppo ha di molto beneficiato della rivoluzione molecolare, ed è stato possibile gettare solide basi per quella «genetica dello sviluppo» da lungo tempo auspicata. E' stato inoltre possibile riconnettere gli studi di biologia dello sviluppo con quelli evolucionistici, dopo una separazione durata quasi un intero secolo.

L'investigazione scientifica indirizzata a comprendere l'importanza dei meccanismi inerenti allo sviluppo nell'ambito del processo evolutivo è correntemente oggetto di una ulteriore sintesi teorica che prende il nome di *biologia dello sviluppo evolucionistica* («evolutionary developmental biology», o «evo-devo» in breve). Tra i principali obiettivi di tale ampio programma di ricerca si annoverano lo studio della variazione fenotipica ereditabile, la spiegazione dell'«innovazione fenotipica» o comparsa di nuove strutture e comportamenti complessi nel corso dell'evoluzione, i cambiamenti di ordine macroevolutivo (speciazione e origine di più elevati gradi di classificazione tassonomica). Dunque, si tratta di prospettive di indagine che si propongono di indagare le cause della diversificazione, di comprendere l'aspetto di discontinuità nell'evoluzione. Eppure, anche lo sviluppo in sé può vedersi come un processo altamente conservativo: esso conduce alla maturazione di individui appartenenti a una certa specie che condividono un certo genoma, e che di fatto sono accomunati da determinate conformazioni morfologiche, caratteristiche comportamentali e funzioni cognitive.

Detto in altri termini, l'esecuzione del cosiddetto «programma di sviluppo», le cui informazioni di base sono contenute nel corredo genetico ereditato, ha un esito finale

¹⁷ Su questo punto, cfr.: M. KIRSCHNER, J. GERHART, «Evolvability», 1998; A.M. NEDELCOU, R.E. MICHOD, «Evolvability, Modularity and Individuality during the Transition to Multicellularity in Volocalean Green Algae», 2004; A. WAGNER, «Robustness and Evolvability: A Paradox Resolved», 2008.

che deve essere raggiunto. Ritorna quindi il tema della robustezza: l'impatto di perturbazioni esterne o interne che potrebbero risultare dannose o fatali all'esecuzione del programma deve essere ridotto al minimo. Come scrivono alcuni teorici dell'evo-devo, «lo sviluppo può agire come un buffer che filtra variazioni e perturbazioni sia di tipo genetico che di origine ambientale».¹⁸ In generale, la *canalizzazione* dei percorsi di sviluppo, concetto approfondito già da C.H. Waddington attorno alla metà del secolo scorso,¹⁹ è oggi ampiamente riconosciuta nei termini di vincoli fisici, strutturali e funzionali che intervengono a indirizzare propriamente le fasi dello sviluppo («developmental constraints»)²⁰ e impediscono la realizzazione di configurazioni fenotipiche pure astrattamente possibili (ossia definiscono lo spazio delle configurazioni *potenzialmente* realizzabili). Dunque, sembrerebbe che il processo di sviluppo implichi una serie di fattori che *limitano* la produzione di variazione fenotipica e la comparsa di innovazioni morfologiche. Tuttavia, gli aspetti di similarità, continuità e conservazione appaiono sempre legati all'emergenza di una molteplicità di forme di organizzazione e perfino di nuove funzionalità a partire dalle menzionate variazioni su di un tema portante che possono, in tempi lunghi, condurre alle differenze che intercorrono tra un moscerino e un elefante.²¹ Tali aspetti conservativi, si potrebbe anzi affermare, risultano in una certa maniera corresponsabili dell'origine della biodiversità.

Anche W. Arthur invita a riflettere su questo stesso punto, a proposito dei geni omeotici rappresentanti una piccola «scatola» (*homeobox*) altamente conservata a livello filogenetico e responsabili della conformazione anatomica e morfologica di una quantità impressionante di organismi tra loro molto diversi; una scoperta, questa, che ha influito enormemente sulla nascita dell'evo-devo. L'autore si chiede se qui non appaia una qualche sorta di paradosso: da dove scaturirebbe la biodiversità se proprio questi geni risultano altamente conservati?²² La questione appare risolvibile se si pensa che perfino questi basilari elementi di carattere microscopico si consolidano proprio in quanto suscettibili di essere diversamente «gestiti», rappresentando *potenziali risorse* per esplorare nuove soluzioni. Come sottolinea Arthur, «la conservazione è qualcosa di relativo», ma in che senso? Ciò che più colpisce è che nei lunghi periodi considerati su scala evuzionistica, e prendendo in considerazione forme di vita man mano più complesse rispetto a batteri, la strategia adottata per il cambiamento risulta quella di una differente regolazione sull'attivazione di un determinato numero di geni durante le fasi dello sviluppo. Molto più raro risulta, invece, il caso della comparsa di

¹⁸ J.P. COLLINS *et al.*, «Modelling Evo-Devo: How to Integrate Development, Evolution, and Ecology», 2007, p. 363.

¹⁹ C.H. WADDINGTON, «Canalization of Development and the Inheritance of an Acquired Character», 1942.

²⁰ Vedi: J. MAYNARD SMITH *et al.* «Developmental Constraints and Evolution», 1985.

²¹ Cfr. S.B. CARROL, *Infinite Forme Bellissime*, 2006, Parte I.

²² W. ARTHUR, «The Emerging Conceptual Framework of Evolutionary Developmental Biology», 2002.

nuovi geni. Come dire che, anziché rivoluzionare tutto l'organico di una squadra, ci si limita occasionalmente a qualche nuovo innesto, ma per il resto si riorganizzano gli elementi già a disposizione, ottenendo così risultati finali che possono differire notevolmente da quelli ottenuti in precedenza e rivelarsi, eventualmente, selettivamente vantaggiosi.

Si tratterebbe, insomma, dell'idea del *tinkering* biologico suggerita da F. Jacob già negli anni settanta,²³ secondo cui l'evoluzione va avanti attraverso un ri-arrangiamento o un riutilizzo di materiale pre-esistente. L'idea del *tinkering* è stata ripresa nell'ambito dell'evo-devo a proposito dei diversi tipi di alterazione nella regolazione dell'espressione dei geni coinvolti nello sviluppo, alterazioni che sono state riconosciute responsabili della produzione di variazione fenotipica selezionabile e di cambiamenti su scala macroevolutiva:²⁴ queste alterazioni possono consistere nella differente regolazione di dove, quando, o quanto certi geni vengono espressi per produrre determinate proteine, oppure in una modifica della regione codificante stessa di un gene, così che la proteina risultante potrà presentare diverse proprietà funzionali. Benché tali meccanismi possano talvolta indurre cambiamenti tanto radicali da interessare l'intera conformazione di un organismo, il processo evolutivo che può derivarne non sembra presentarsi come un procedere «a salti». Strutture e funzionalità nuove, piuttosto che essere introdotte *ex abrupto* esattamente come ci si presentano, ad esempio, nelle specie esistenti, sembrano emergere e stabilizzarsi nel tempo in virtù di innumerevoli «tentativi ed errori», attraverso la graduale implementazione di strategie compensatorie come il riutilizzo in chiave funzionale di strutture sia a livello microscopico che macroscopico; tali soluzioni risultano poi soggette a ulteriori aggiustamenti e migliorie in relazione allo specifico contesto dettato dalle condizioni ambientali. Tale modalità generale di cambiamento evolutivo era stata intravista già da Darwin,²⁵ per essere ampiamente tematizzata e teorizzata principalmente da S.J. Gould tramite la nozione di *exaptation* a partire dagli anni ottanta dello scorso secolo.²⁶ Le *exaptations* –intese come strutture previe reclutate per diversi e nuovi impieghi funzionali– possono essere dunque distinte dagli adattamenti,²⁷ che risulterebbero invece direttamente dalle dinamiche selettive; tuttavia, è chiaro che anche le soluzioni ottenute tramite riutilizzo di strutture pre-esistenti dovranno poi mostrarsi effettivamente in grado di svolgere ap-

²³ F. JACOB, «Evolution and Tinkering», 1977.

²⁴ Vedi: S.F. GILBERT; D. EPEL, *Ecological Developmental Biology*, 2009, Cap. 9.

²⁵ Come osservato in: T. PIEVANI; E. SERRELLI, «Exaptation in Human Evolution: How to Test Adaptive vs Exaptive Evolutionary Hypothesis», 2011. Gli autori fanno puntuali riferimenti alla sesta edizione dell'*Origin* (Darwin, 1872) e alla seconda edizione di *The Various Contrivances by which Orchids Are Fertilized by Insects* (Darwin, 1877).

²⁶ S.J. GOULD, E. VRBA, «Exaptation: A Missing Term in the Science of Form», 1982; S.J. GOULD, «Exaptation: A Crucial Tool for an Evolutionary Psychology», 1991; S.J. GOULD, *The Structure of Evolutionary Theory*, 2002, Cap. 11.

²⁷ D.M. BUSS *et al.*, «Adaptations, Exaptations, and Spandrels», 1998.

propriamente la nuova funzione in modo vantaggioso per l'organismo (o almeno in modo non svantaggioso).²⁸

A tutto questo quadro d'insieme possiamo aggiungere il fatto che alcune modificazioni relative alla regolazione dell'espressione genica durante lo sviluppo sono state dimostrate essere ereditabili; si parlerà dunque di «ereditarietà epigenetica»,²⁹ la quale assicura alla variazione fenotipica selezionabile un ulteriore canale di trasmissione innestatosi su quello puramente genetico e che rende più immediata e relativamente più rapida la diffusione di forme e soluzioni dal valore adattativo. L'epigenesi affonda le sue radici nella filosofia aristotelica del vivente e fu riportata all'attenzione ancora da Waddington che coniava il termine «epigenetica» per indicare un'indagine indirizzata a fenomeni che si collocano oltre o al di sopra rispetto ai geni, benché ovviamente la dimensione genetica rimanga di base.³⁰ La prospettiva teorica imperniata sull'epigenesi, che considera le strutture complesse che man mano costituiscono un organismo come letteralmente costruite o sovrapposte su strutture di base meno complesse, fa oggi da riferimento per gli studi che connettono evoluzione fenotipica e sviluppo, ed è peraltro sempre più considerata anche nel campo delle discipline neuroscientifiche interessate ad indagare l'origine di funzioni cognitive di più alto livello.³¹

Un punto cruciale è che il compimento delle fasi che portano alla maturazione –o, se si vuole, l'esecuzione del programma di sviluppo ereditato– richiede anche lo sfruttamento di risorse esterne e l'integrazione di stimoli ambientali;³² ciò va ad influire sulla regolazione dello sviluppo stesso, il quale potrà imboccare un diverso percorso canalizzato, conducendo alla formazione di fenotipi diversi al variare dei parametri ambientali, anche a partire da un identico genoma. In altri termini, l'ambiente esterno all'organismo, oltre che nella selezione, è coinvolto anche nella *produzione* di variazione fenotipica. Questo aspetto va ad inquadrarsi nella nozione di *plasticità* fenotipica generalmente intesa, la quale si può considerare in stretta correlazione con l'accezione ampia di evolvibilità qui proposta; si tratterebbe infatti, in generale, della capacità degli organismi di reagire a input ambientali tramite cambiamenti che possono interessare tanto la loro conformazione, quanto i loro movimenti o ritmi di attività.³³ Ricordiamo,

²⁸ Un approfondimento dei problemi concettuali relativi a questi aspetti è proposta in: I. COLAGÈ, P. D'AMBROSIO, «Exaptation and Neural Reuse: A Research Perspective into the Human Specificity», in corso di pubblicazione (2014).

²⁹ B.K. HALL, *Evolutionary Developmental Biology*, seconda edizione, 1999, Cap. 7; E. JABLONKA, M. LAMB, *Evolution in Four Dimensions*, 2005, Cap. 4.

³⁰ Vedi: C.H. WADDINGTON, «The Basic Ideas of Biology», 1968; cfr. E. JABLONKA, M. LAMB, «The Changing Concept of Epigenetics», 2002.

³¹ Vedi ad esempio: M. FAGIOLINI, C.L. JENSEN, F. A. CHAMPAGNE, «Epigenetic influences on Brain Development and Plasticity»; J.-P. CHANGEUX, «Synaptic Epigenesis and the Evolution of Higher Brain Functions».

³² Cfr. G. AULETTA, *Cognitive Biology*, Cap. 11.

³³ M.J. WEST-EBERHARD, *Developmental Plasticity and Evolution*, 2003, Cap. 2.

infine, quanto accennato a proposito del fatto che gli organismi, attraverso le proprie attività, modificano a loro volta l'ambiente. Anche questo aspetto è stato piuttosto recentemente rivalutato, specialmente in riferimento all'abilità mostrata da *tutti* gli organismi, seppure ovviamente secondo diverse modalità a seconda della complessità delle varie specie, di costruirsi proprie nicchie ecologiche («niche construction»³⁴).

Lo studio approfondito delle dinamiche ecologiche in connessione con le interazioni tipicamente intrattenute dagli organismi conduce sempre più a comprendere quanto questi ultimi contribuiscano attivamente e cumulativamente alla costituzione degli ecosistemi, come sistemi di interdipendenze che spesso coinvolgono differenti specie, entro cui successive generazioni stabiliranno altre relazioni, e così via. Dunque, con un maggior numero di elementi a disposizione, possiamo ricongiungere di nuovo i fili del circolo che avevamo tratteggiato in precedenza per rappresentare il dinamismo del processo evolutivo. Come può apparire chiaro, gli aspetti microscopici e quelli macroscopici influiscono gli uni sugli altri, e sarebbe dunque opportuno che i corrispondenti livelli di indagine tengano conto dei reciproci risultati al fine di ottenere una realistica visione d'insieme. La consapevolezza delle interrelazioni effettivamente esistenti tra genotipi, fenotipi e ambiente, del resto già teoricamente ipotizzata da autori rivalutati in seguito come I.I. Schmalhausen,³⁵ dischiude promettenti piste di investigazione che tengano in debita considerazione la profondità dei problemi in gioco e che sono ancora tutte da esplorare.

Avviandoci a concludere, si può dire che l'evolubilità generalmente intesa dipende da fattori che possono essere considerati in relazione sia all'aspetto conservativo e «continuista» sia a quello innovativo e «discontinuista» inerenti al processo evolutivo. Certamente, l'insorgere di variazione, ad ogni livello, rimane fondamentale per offrire un qualsiasi spunto al cambiamento o, se si vuole, per fornire il materiale grezzo su cui lavorare. Ma la produzione di variazione risulta sempre emergere entro vincoli interni ed esterni. Al livello microscopico, per esempio, proprio la più conservata delle strutture, vale a dire la molecola di DNA, presenta una specifica organizzazione che garantisce la possibilità di introdurre alterazioni nella sequenza delle basi, senza che i legami chimici che garantiscono la stabilità della molecola siano compromessi, come è stato di recente chiaramente illustrato.³⁶ I vincoli, i «constraints» biologici, in genere, nel loro impedire la diffusione di *qualsiasi* novità casualmente prodotta, non proibiscono però l'emergenza di nuove forme e soluzioni durevoli; anzi spesso la permettono e, specialmente nel caso di organismi multicellulari, la favoriscono attraverso uno sfruttamento

³⁴Vedi: J.F. ODLING-SMEE, K.N. LALAND, M.W. FELDMAN, «Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology», 1999; J.F. ODLING-SMEE, K.N. LALAND, M.W. FELDMAN, *Niche Construction: A Neglected Process in Evolutionary Biology*, 2003.

³⁵I.I. SCHMALHAUSEN, *Factors of Evolution*, 1949.

³⁶G. Auletta, *Cognitive Biology*, 2011, Cap. 7.

adeguatamente canalizzato di risorse interne. In questo senso, l'ubiquità dei vincoli e perfino il loro incremento, può considerarsi come uno degli aspetti essenziali che fanno sì che l'evolubilità costituisca una vera e propria potenzialità radicata nel vivente.

È anche evidente che poter ricorrere a un repertorio di soluzioni garantite, ad esempio, dalla versatilità proteinica o da strutture ridondanti, costituisce un vantaggio; risulta particolarmente illuminante il caso di variazioni fenotipiche ereditabili e selezionabili derivanti dall'utilizzo di risorse per molto tempo non sfruttate, ma a cui diventa cruciale attingere per fronteggiare nuove pressioni stringenti. Di fatto, neppure la robustezza risulta antitetica all'evolubilità. In primo luogo, è stato evidenziato che le mutazioni genetiche neutrali –un aspetto che, come accennato, conferiscono robustezza al sistema– non rimangono tali all'infinito, ma possono eventualmente contribuire alla formazione di nuove configurazioni fenotipiche selezionabili, come conseguenza di cambiamenti nell'ambiente o perfino nella costituzione genomica di base.³⁷

Inoltre, un'altra componente della robustezza favorevole all'evolubilità consiste in compartimentalizzazione e modularità: alcune delle summenzionate modificazioni nella regolazione epigenetica di processi altamente conservati a livello genetico ha condotto alla formazione di sistemi biologici in cui l'interdipendenza tra i componenti è ridotta,³⁸ mentre versatilità e flessibilità risultano corrispondentemente incrementate. Un sistema maggiormente modularizzato, in cui le funzioni sono demandate a sottosistemi relativamente indipendenti gli uni dagli altri, sarà anche in grado di «accogliere» e integrare con minore difficoltà innovazioni rispetto a un sistema in cui invece, per così dire, tutto è interconnesso con tutto, ed in cui un'alterazione locale anche minima può riverberarsi su scala globale, con reazioni a catena difficilmente controllabili. Infine, a livello macroscopico, gli organismi si dimostrano capaci di allacciare relazioni di diverso tipo con l'ambiente esterno, e ciò va a costituire una condizione indispensabile per l'evoluzione, non solamente in relazione alle interazioni di tipo competitivo su cui Darwin concentrò maggiormente l'attenzione: l'esempio forse più eclatante è la capacità di instaurare rapporti simbiotici e raggiungere forme di integrazione tali che forme di vita più complesse sono originate dall'unione di forme più elementari (evoluzione per «simbiogenesi»)³⁹ come sembra sia stato il caso per l'emergenza della cellula eucariota.

Il fatto che gli esseri viventi abbiano la capacità di rapportarsi in vario modo con un mondo esterno a sua volta in continuo cambiamento, rappresenta una componente essenziale dell'evolubilità, una componente radicata nella dimensione teleologica del vivente, cui si accennava in precedenza. È forse da tale prospettiva che risulta maggior-

³⁷A. WAGNER, «Robustness, Evolvability, and Neutrality», 2005. Nel suo articolo del 2008 (A. WAGNER, «Robustness and Evolvability: A Paradox Resolved»), l'autore propone una serie di considerazioni tese a mostrare che robustezza ed evolubilità non sono in contrapposizione.

³⁸M. KIRSCHNER, J. GERHART, «Evolvability», 1998.

³⁹Vedi ad esempio: L. MARGULIS, «Origin of Evolutionary Novelty by Symbiogenesis», 2011.

mente chiaro come, in generale, la potenzialità di evolvere si possa ritenere, a posteriori, come necessaria affinché la vita stessa perduri. Questo, non soltanto per fronteggiare adeguatamente i cambiamenti che il mondo abiotico attraversa autonomamente in maniera ordinaria come pure straordinaria (eventi improvvisi o catastrofici), ma anche in quanto, come si menzionava, sono gli organismi stessi che, attraverso attività implementate secondo fini non intenzionali, dirette al proprio mantenimento, cumulativamente e gradualmente «cambiano il mondo». Di conseguenza, prima o poi, cambiano anche le sfide e le opportunità proposte dall'ambiente, e ciò «costringe» ad escogitare soluzioni diverse rispetto a quelle consolidatesi in precedenza (teniamo sempre presente i lunghissimi lassi di tempo considerabili su scala evuzionistica).

Dunque, alcuni interrogativi verso cui indirizzare future riflessioni, possono essere i seguenti. La potenzialità di evolvere rappresenta in sé anche un generale trend evuzionistico? Oppure, in termini un poco diversi: anche dato il fatto che i vincoli interni ed esterni evolvono, l'evolubilità può considerarsi essa stessa in evoluzione? E se l'evolubilità risultasse in qualche modo incrementata con il procedere del processo evolutivo, che relazione può sussistere tra ciò e la complessificazione degli organismi caratterizzante la storia della vita sul nostro pianeta?

Infatti, da una parte, come si accennava in precedenza, il processo evolutivo o filogenetico non sembra perseguire nessuno scopo particolare; a differenza delle attività esercitate dai singoli esseri viventi, l'evoluzione non risulta essere «goal-oriented», ed è quindi difficilmente interpretabile in termini di finalismo, se con tale termine si intende riferirsi ad un processo che, pur potendo procedere secondo traiettorie contingenti, è comunque indirizzato verso la realizzazione di risultati specifici e in qualche modo prefigurati.⁴⁰ D'altro canto, l'aumento di complessità avvenuto nel corso del processo filogenetico risulta pure innegabile, spesso in concomitanza con una crescente sofisticazione delle interdipendenze allacciate tra diversi organismi, anche tra quelli più elementari e quelli più complessi (l'esempio forse più banale, eppure suggestivo, è rappresentato dalla cruciale funzione che le forme di vita batterica vanno a svolgere nel corpo dei mammiferi e dell'uomo stesso). Come è stato suggerito, è opportuno tenere conto delle dinamiche di co-evoluzione che si stabiliscono tra gli organismi, con la loro capacità interna di auto-organizzazione, ed ambienti esterni a loro volta in costante cambiamento.⁴¹ Secondo tale prospettiva, una certa direzionalità del processo evolutivo può essere rintracciata, ed interpretata in termini teleonomici: a prescindere da qualsiasi

⁴⁰ Il problema della finalità nell'evoluzione biologica è stato recentemente affrontato secondo diverse prospettive filosofiche e teologiche in: G. AULETTA, S. PONS (eds.), *Si può parlare oggi di una finalità nell'evoluzione?*, 2013. Tra i contributi inseriti nel volume che presentano particolare rilievo per i temi qui trattati, oltre a quelli precedentemente citati, si possono confrontare: G. AULETTA, «La sfida del darwinismo e la causalità nel mondo naturale»; F. FACCHINI, «Crescita della complessità e principio finalistico nell'evoluzione della vita»; S. PONS, «Fede cristiana ed evoluzione: un incontro fecondo e stimolante»; L. TORCAL, «Complessità, direzionalità e finalismo».

⁴¹ S.A. KAUFFMAN, *The Origins of Order*, Parte I; cfr. G. AULETTA, *Cognitive Biology*, Cap. 8.

obiettivo specifico e prefissato, il continuo «accomodamento» degli organismi nei confronti di un ambiente mutevole, compiuto in virtù della loro plasticità («phenotypic accommodation»),⁴² conduce a convergere, nel lungo periodo, verso forme di vita in grado di controllare maggiormente l'ambiente stesso, le attività delle quali avranno conseguentemente un impatto ancora più incisivo nel condizionare ulteriori cambiamenti evolutivi.⁴³

Naturalmente, i termini qualitativi e quantitativi attraverso cui definire e affrontare queste tematiche di più ampio respiro potranno essere maggiormente chiariti proprio grazie alle acquisizioni che le scienze della vita saranno in grado di raggiungere, per mezzo delle promettenti prospettive d'indagine recentemente delineate.

Ringraziamenti

Vorrei indirizzare un sentito ringraziamento a Miguel R. Fuentes per il suo cortese invito a proporre un contributo. Questo lavoro ha ricevuto il supporto della John Templeton Foundation; le idee qui espresse appartengono all'autore e non riflettono necessariamente quelle della Fondazione.

Riferimenti bibliografici

- W. ARTHUR, «The Emerging Conceptual Framework of Evolutionary Developmental Biology». *Nature*, 415, 2002, pp. 757-764.
- G. AULETTA, *Cognitive Biology*, Oxford: Oxford University Press, 2011.
- G. AULETTA, in collaboration with I. COLAGÈ, P. D'AMBROSIO and L. TORCAL, *Integrative Cognitive Strategies in a Changing World*, Roma: Gregorian & Biblical Press, 2011.
- G. AULETTA, «La sfida del darwinismo e la causalità nel mondo naturale», in G. AULETTA, S. PONS (eds.), *Si può parlare oggi di una finalità nell'evoluzione?*, Roma: Gregorian & Biblical Press, 2013.
- G. AULETTA, I. COLAGÈ, P. D'AMBROSIO, «The Game of Life also Implies both Teleonomy and Teleology», in G. AULETTA, S. PONS (eds.), *Si può parlare oggi di una finalità nell'evoluzione?*, Roma: Gregorian & Biblical Press, 2013.
- F.J. AYALA, «Teleological Explanations in Evolutionary Biology». *Philosophy of Science* 37, 1970, pp. 1-15.
- F.J. AYALA, «Darwin's Revolution», in G. AULETTA, M. LECLERC, R.A. MARTÍNEZ (eds.), *Biological Evolution: Facts and Theories*, Roma: Gregorian & Biblical Press, 2011.
- D.M. BUSS, M.G. HASELTON, T.K. SCHAKELFORD, A.L. BLESKE, J.C. WAKEFIELD, «Adaptations, Exaptations, and Spandrels». *American Psychologist* 53, 1998, pp. 533-548.
- S.B. CARROL, *Infinite Forms Bellissime*, Bologna: Codice Edizioni 2006 [Traduzione italiana di S.B. CARROL, *Endless Forms Most Beautiful*, New York, 2005].
- J.P. CHANGEUX, «Synaptic Epigenesis and the Evolution of Higher Brain Functions», in P. SASSONE-CORSI, Y. CHRISTEN (eds.), *Epigenetics, Brain and Behavior*, Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2012.

⁴² M.J. WEST-EBERHARD, *Developmental Plasticity and Evolution*, Cap. 3.

⁴³ G. AULETTA, I. COLAGÈ, P. D'AMBROSIO, «The Game of Life also Implies both Teleonomy and Teleology», 2013.

- I. COLAGÈ, P. D'AMBROSIO, «Exaptation and Neural Reuse: A Research Perspective into the Human Specificity». *Antonianum Periodicum Trimestre* 2014, in corso di pubblicazione.
- N. COLEGRAVE, S. COLLINS, «Experimental Evolution: Experimental Evolution and Evolvability». *Hereditas* 100, 2008, pp. 464-470.
- J.P. COLLINS, S. GILBERT, M.D. LAUBICHLER, G.B. MÜLLER, «Modelling Evo-Devo: How to Integrate Development, Evolution, and Ecology», in M.D. LAUBICHLER, G.B. MÜLLER, *Modelling Biology. Structures, Behaviors, Evolution*, Cambridge (MA): The MIT Press, 2007.
- P. D'AMBROSIO, «Oltre il meccanicismo? Darwin e la spiegazione funzionale/teleologica in biologia», in G. AULETTA, S. PONS (eds.), *Si può parlare oggi di una finalità nell'evoluzione?*, Roma: Gregorian & Biblical Press, 2013.
- C. DARWIN, *The Origin of Species*, London: CRW, 2004 [1859].
- T. DOBZHANSKY, «Mendelian Populations and Their Evolution». *The American Naturalist* 74, 1950, pp. 401-418.
- T. DOBZHANSKY, «Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution». *The American Biology Teacher* 35, 1973, pp. 125-129.
- F. FACCHINI, «Crescita della complessità e principio finalistico nell'evoluzione della vita», in G. AULETTA, S. PONS (eds.), *Si può parlare oggi di una finalità nell'evoluzione?*, Roma: Gregorian & Biblical Press, 2013.
- M. FAGIOLINI, C.L. JENSEN, F. A. CHAMPAGNE, «Epigenetic influences on Brain Development and Plasticity». *Current Opinion in Neurobiology* 19, 2009, pp. 1-6.
- D.J. FUTUYMA, *Evolutionary Biology*, Sunderland: Sinauer, 1998.
- S.F. GILBERT, D. EPEL, *Ecological Developmental Biology*, Sunderland: Sinauer, 2009.
- S.J. GOULD, «Exaptation: A Crucial Tool for an Evolutionary Psychology». *Journal of Social Issues* 47, 1991, pp. 43-65.
- S.J. GOULD, *The Structure of Evolutionary Theory*, Cambridge (MA): Harvard University Press, 2002.
- S.J. GOULD; E. VRBA, «Exaptation: A Missing Term in the Science of Form». *Paleobiology*, 8, 1982, pp. 4-15.
- B.K. HALL, *Evolutionary Developmental Biology*, seconda edizione, Dordrecht: Kluwer Academic Publishing, 1999.
- J.L. HENDRIKSE; T.E. PARSON; B. HALLGRÍMSSON, «Evolvability as the Proper Focus of Evolutionary Developmental Biology». *Evol. Dev.* 9, 2007, 393-401.
- E. JABLONKA, M. LAMB, «The Changing Concept of Epigenetics». *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 981, 2002, pp. 82-96.
- E. JABLONKA, M. LAMB, *Evolution in Four Dimensions*, Cambridge (MA): The MIT Press, 2005.
- F. JACOB, «Evolution and Tinkering». *Science* 196, 1977, pp. 1161-1166.
- S.A. KAUFFMAN, *The Origins of Order*, Oxford: Oxford University Press, 1993.
- M. KIMURA, «Evolutionary Rate at the Molecular Level». *Nature*, 217, 1968, pp. 624-626.
- , «Neutralism», in E. FOX KELLER, E.A. LLOYD, *Keywords in Evolutionary Biology*, Cambridge (MA): Harvard University Press, 1992.
- M. KIRSCHNER, J. GERHART, «Evolvability». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95, 1998, pp. 8420-8427.
- J.G. KINGSOLVER, D.W. PFENNIG, «Patterns and Power of Phenotypic Selection in Nature». *BioScience* 7, 2007, pp. 561-572.
- L. MARGULIS, «Origin of Evolutionary Novelty by Symbiogenesis», in G. AULETTA, M. LECLERC, R.A. MARTÍNEZ (eds.), *Biological Evolution: Facts and Theories*, Roma: Gregorian & Biblical Press, 2011.
- J. MAYNARD SMITH, R. BURIAN, S. KAUFFMAN, P. ALBERCH, J. CAMPBELL, B. GOODWIN, R. LANDE, D. RAUP, L. WOLPERT, «Developmental Constraints and Evolution». *The Quarterly Review of Biology* 60, 1985, pp. 265-287.

- J. MONOD, *Le hasard et la nécessité*, Paris: Éditions du Seuil, 1970.
- A.M. NEDELCO, R.E. MICHOD, «Evolvability, Modularity and Individuality during the Transition to Multicellularity in Voloclean Green Algae», in G. SCHLOSSER, G.P. WAGNER, *Modularity in Development and Evolution*, Chicago: University of Chicago Press.
- J.F. ODLING-SMEE, K.N. LALAND, M.W. FELDMAN, «Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96, 1999, pp. 10242-10247.
- J.F. ODLING-SMEE, K.N. LALAND, M.W. FELDMAN, *Niche Construction: A Neglected Process in Evolutionary Biology*, Princeton: Princeton University Press, 2003.
- T. PIEVANI, E. SERRELLI, «Exaptation in Human Evolution: How to Test Adaptive vs Exaptive Evolutionary Hypothesis». *Journal of Anthropological Sciences* 89, 2011, pp. 1-15.
- S. PONS, «Fede cristiana ed evoluzione: un incontro fecondo e stimolante», in G. AULETTA, S. PONS (eds.), *Si può parlare oggi di una finalità nell'evoluzione?*, Roma: Gregorian & Biblical Press, 2013.
- I.I. SCHMALHAUSEN, *Factors of Evolution*, Philadelphia: Blackston, 1949.
- M. STANZIONE, «Evoluzionismo e teleologia: considerazione storico-teorica del problema», in G. AULETTA, S. PONS (eds.), *Si può parlare oggi di una finalità nell'evoluzione?*, Roma: Gregorian & Biblical Press, 2013.
- L. TORCAL, «Complessità, direzionalità e finalismo», in G. AULETTA, S. PONS (eds.), *Si può parlare oggi di una finalità nell'evoluzione?*, Roma: Gregorian & Biblical Press, 2013.
- C.H. WADDINGTON, «Canalization of Development and the Inheritance of an Acquired Character». *Nature*, 150, 1942, pp. 563-565.
- , «The Basic Ideas of Biology», in C.H. WADDINGTON (ed.), *Towards a Theoretical Biology*, vol. I., Edinburgh, 1968.
- A. WAGNER, «Robustness, Evolvability, and Robustness». *FEBS Letters* 579, 2005, pp. 1172-1178.
- , «Robustness and Evolvability: A Paradox Resolved». *Proc. R. Soc. B* 275, 2008, pp. 91-100.
- M.J. WEST-EBERHARD, *Developmental Plasticity and Evolution*, Oxford: Oxford University Press, 2003.

Paolo D'AMBROSIO
 Università Gregoriana di Roma
dambrosio@unigre.it

Article rebut: 12 de novembre de 2013. Article acceptat: 27 de gener de 2014