UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI MESSINA

DIPARTIMENTO DI SCIENZE COGNITIVE, PSICOLOGICHE, PEDAGOGICHE E DEGLI STUDI CULTURALI

DOTTORATO DI RICERCA IN SCIENZE COGNITIVE

XXXII CICLO

BIOLINGUISTICA EVOLUZIONISTICA DELLO SVILUPPO: UNA PROSPETTIVA ESTESA

Dottorando:
Salvatore Ivan AMATO

Supervisore tesi:
Ch.mo Prof. Antonino PENNISI

Coordinatore del dottorato:
Ch.ma Prof.ssa Alessandra FALZONE

Anno Accademico 2018/2019

INDICE

Introduzione 1

Capitolo 1 – Alla Ricerca di un Fenotipo per il Linguaggio 10
1.1. - Il Fenotipo Linguistico 10
1.1.1 - L'operatore Merge 18
1.2. – The Language-Ready Body 23
1.2.1. - Strutture corticali 24
1.2.2. - Aree corticali e complessità delle grammatiche 26
1.2.3. - Strutture Sotto-corticali 29
1.2.4. - L'Ipotesi Periferica 33
1.2.5. - L'Ipotesi Neurale o di Kuypers-Jürgens 36
1.3. - Basal Ganglia Grammar e Dendrofilia 39
1.4. - Sulla Ricchezza dello Stimolo 44
1.5. - La Nostra Teoria dell'Evoluzione del Linguaggio dipende dalla nostra Teoria dell'Evoluzione 45

Capitolo 2 - Quale teoria dell'Evoluzione? 52
2.1. - EvoDevo: l'arrivo del più adatto 52
2.2. - Il Problema dell'Ontogenesi delle Forme 62
2.3. - Novità e Omologia 66
2.3.1. - Genetic Regulatory Network (GRN) 71
2.3.2. - Character Identity Network (ChIN) 77
2.3.3. - L'Omologia Organizzativa e la Triade dell'Innovazione 85
2.4. - La Mappa che porta dal Genotipo al Fenotipo 90
2.5. - Verso una Sintesi Evoluzionistica Estesa 95

Capitolo 3 - Verso una Prospettiva Estesa 106
3.1. - La Povertà del Programma 106
3.2. - Una Barriera e Dogma alle Fondamenta della Biologia 118
3.3. - Quale nozione di Gene 126
3.2. - Considerare lo Sviluppo seriamente 132
3.3. - Su ciò che è Innato 138
3.4. - Il Regno della Contingenza 151
3.5. – Developmental Systems Theory 156
3.6. – La Nicchia Ontogenetica 165
3.7. – Epigenesi Probabilistica 172

Conclusione 174

Bibliografia 184

INTRODUZIONE

Questo lavoro si muove in continuità con altri studi inerenti l'evoluzione e le basi biologiche del linguaggio che si sono succeduti in questi anni (Fitch 2010; Balari&Lorenzo 2013; Pennisi&Falzone 2016). Quindi, parallelamente a problematiche che caratterizzano l'ambito linguistico, o per meglio dire *biolinguistico*, si farà riferimento ad aspetti e questioni inerenti l'ambito biologico; si ritiene infatti che chiarificazioni e problematizzazioni di tematiche inerenti quest'ultimo ambito possano ritornare utili, se non per risolvere, quantomeno per allentare tensioni caratterizzanti il primo.

La nostra vuole essere una prospettiva multi-componenziale alla facoltà di linguaggio (Fitch 2010; Pennisi Falzone 2016), ovvero che non concepisca tale facoltà come un blocco monolitico, ma che cerchi di individuare le componenti che la costituiscono – dalle strutture neurali alle strutture "periferiche". Vuole essere un'analisi multi-componenziale anche per quel che riguarda i meccanismi e i livelli di organizzazione biologica implicati. Conseguenza di questa prospettiva sarà l'adozione di un approccio che rifiuta la ricerca della *singola causa*, del *singolo fattore* da ritenere responsabile per l'evoluzione o lo sviluppo del linguaggio. Riteniamo che, per considerare adeguatamente il linguaggio da una prospettiva evoluzionistica, dobbiamo considerare tanto le componenti cerebrali quanto le componenti corporee più estese; in una prospettiva che tenda a mettere in rilievo più gli aspetti strutturali (Forme) che gli aspetti funzionali (Funzioni/ Adattamenti).

Cercheremo di lasciare al di fuori della nostra indagine questioni di ordine teorico incentrate sulla modellizzazione linguistica – ovvero questioni su quale sia il miglior modello descrittivo della facoltà di linguaggio, quali paradigmi linguistici alternativi possano essere presi in considerazione all'interno di una indagine biologica, etc. – per concentrarci sul lato 'Bio' dell'indagine Bio-linguistica. Dovendo tuttavia fornire un

Fenotipo Linguistico di riferimento che muova la nostra indagine, ci atterremo a quella suddivisione generale ampiamente adottata all'interno dell'ambito biolinguistico (Berwick&al. 2013) – che prevede la distinzione tra un sistema computazionale, un sistema sensori-motorio e un sistema concettuale-intenzionale –, senza che ciò implichi una nostra adesione agli assunti e alle conclusioni portate avanti da questi autori. Uno degli interrogativi principali che porteremo avanti sarà quello che riguarda il ruolo svolto dall'operatore computazionale Merge, le sue origini evolutive e la relazione che intrattiene con gli altri due sistemi con cui viene suddivisa la facoltà di linguaggio.

Nostro obiettivo principale non è quello di fornire una teoria dell'evoluzione del linguaggio, né tantomeno del suo sviluppo; (tuttavia) sebbene sarà inevitabile, all'interno dell'argomentazione, evidenziare proposte, fenomeni e ipotesi che, alla luce delle teorie della biologia evoluzionistica dello sviluppo (EvoDevo), ci aiutino a problematizzare su cosa intendere per Ontogenesi e sui possibili meccanismi che influenzano la Filogenesi.

Presenteremo una critica alle posizioni gene-centriche che caratterizzano l'ambito biologico (e per certi aspetti anche biolinguistico), che tuttavia non deve essere intesa come un misconoscimento o rifiuto degli importantissimi conseguimenti della genetica molecolare (Caroll&al. 2001; Carroll 2006; Davidson 2001); quanto una critica a quelle narrazioni che tendono a ricondurre al Genoma e al DNA un fondamentale – se non esclusivo – ruolo causale e informazionale in quello che è il processo di costruzione ed evoluzione delle forme. Emendare il discorso biologico da simili narrazioni permette di considerare il contributo di diversi fenomeni, di diversi livelli di organizzazione e il ruolo svolto da diversi fattori causali/informazionali sia nell'Ontogenesi, sia nella Filogenesi delle forme biologiche (Oyama 2000; Minelli 2003; West-Eberhard 2003). Il primo passo per la cura dal *genocentrismo* passa dall'accettazione che vi sono altri livelli di organizzazione oltre quello genetico, ognuno dei quali caratterizzato da propri elementi, meccanismi, dinamiche e proprietà. Tale ispezione critica avrà dei risvolti anche per quel che riguarda l'indagine Bio-linguistica, che negli anni passati e anche in tempi più recenti è stata caratterizzata da posizioni *geneticiste* (Medawar&Medawar 1983).

Tre tematiche o questioni attraverseranno in maniera carsica la nostra argomentazione e che cercheremo di mettere in rilievo sistematicamente:

1. La possibilità che la capacità che caratterizza la nostra facoltà di linguaggio possa avere delle forti basi sensorimotorie;
2. La possibilità di individuare meccanismi Ontogenetici e Filogenetici che non vengano appiattiti esclusivamente sul livello genetico;
3. La possibilità di andare oltre posizioni innatiste per quanto riguarda lo sviluppo del linguaggio, abbracciando prospettive interazioniste, secondo cui lo sviluppo della facoltà di linguaggio dipende dallo sviluppo di diverse componenti corporee e cerebrali e secondo cui il contesto di apprendimento – la nicchia ontogenetica – svolge un ruolo fondamentale e complementare a quello delle strutture biologiche di partenza.

Il primo capitolo è principalmente dedicato a questioni inerenti l'ambito biolinguistico. Verranno prese in considerazione alcune delle posizioni classiche riguardanti la caratterizzazione del fenotipo linguistico (Hauser&al. 2002; Pinker&Jackendoff 2002) e verranno inoltre tratte alcune posizioni riguardanti l'evoluzione di tale fenotipo, con l'obiettivo di metterne in luce le criticità nel prosieguo della nostra argomentazione (Pinker&Bloom 1990; Berwick&Chomsky 2016). Applicando un approccio multi-componenziale (Fitch 2010; Pennisi&Falzone 2016) individueremo alcuni 'candidati' – componenti corporee – da sottoporre a indagine per farne emergere il contributo nell'attività che caratterizza il nostro fenotipo e il possibile ruolo svolto in prospettiva evoluzionistica (ovvero, se consistono di caratteri omologhi condivisi con altre specie o se si tratta di novità evoluzionistiche riscontrabili solo nella nostra specie).

Verranno presentati diversi esprimenti che mirano a indagare la capacità di alcuni animali di apprendere, riconoscere e produrre sequenze che, per complessità sintattica, sono riconducibili a quelle generate da una grammatica sopra-regolare (Gentner&al. 2006;

Jiang&al. 2018); ciò rappresenterebbe una forte obiezione nei confronti di quelle posizioni che vedono il linguaggio umano, dotato dell'operazione Merge, come l'unico sistema cognitivo in grado di gestire linguaggi parzialmente context-free (Berwick&Chomsky 2016).

Tuttavia vi sono anche posizioni scettiche, più che comprensibili, riguardo la possibilità che la complessità computazionale rifletta la complessità della cognizione (Öttl&al. 2015). Risultato comunque interessante è che la capacità di combinare elementi non sia esclusiva della nostra specie e che abbia forti basi nel sistema sensori-motorio (apprendimento vocale e visivo in particolare). Vi sono esperimenti che mostrano come i bambini, già a partire dai 4 mesi, sarebbero in grado di sfruttare *indizi acustici* presenti all'interno degli input vocalici al fine di individuare parole ed estrarre 'regole grammaticali' (Mueller&al. 2012). Tale capacità di estrarre *patterns regolari* è una capacità presente anche in altri domini cognitivi (come la visione) e che caratterizza non solo l'uomo, ma anche alcune specie di volatili (Stobbe&al. 2012).

Prendendo in considerazione la proposta di (Lieberman 2006) individueremo un network estremamente distribuito su aree corticali e sottocorticali, in cui il *complesso funzionale dei gangli della base* svolge il ruolo di dispositivo generatore di sequenze motorie e cognitive. Questo *complesso* - congiuntamente a un apparato fonatorio in grado di produrre uno spettro di suoni più ampio, a delle connessioni dirette tra la corteccia motoria e i nuclei del tronco encefalico che controllano i muscoli laringali e congiuntamente a un'espansione delle aree BA44-BA45 e della connettività che queste intrattengono con altre regioni corticali - ha contribuito al complessificarsi di una capacità le cui basi erano già condivise con altre specie.

Diversi aspetti del linguaggio umano non possono essere visti come adattamenti per la funzione che svolgono nel linguaggio, ma sono il riflesso di vincoli di sviluppo e filogenetici sulla cognizione e sui meccanismi di apprendimento. Il cervello umano

presenterebbe quindi un insieme di pre-adattamenti, exaptation e re-use di vecchie parti per nuovi usi (Adrews&al. 2002). Molti organismi hanno dei vincoli (biases) che determinano ciò che possono apprendere facilmente e quando; spesso tali vincoli sono fondati in comportamenti specie-specifici che si sviluppano in maniera affidabile (instinct). Tali vincoli possono essere centrali per comprendere l'evoluzione dell'apprendimento del linguaggio e della cognizione. Bisogna inoltre mettere in evidenza l'importanza di pre-adattamenti ed exaptation, in quanto molte sotto-componenti della facoltà di linguaggio umana rientrano in questa categoria – quindi sono precedenti all'emergere della facoltà di linguaggio come la conosciamo noi.

I possibili scenari evoluzionistici che riguardano l'emergere della facoltà di linguaggio rappresentano il lato più speculativo riguardante l'evoluzione di tale tratto complesso (Pinker&Bloom 1990; Szamado&Szathmary 2006). Da un certo punto di vista rappresentano l'altro lato della medaglia, ovvero i possibili vantaggi adattivi/funzionali derivanti dall'avere una capacità di un certo tipo, ma poco ci dicono riguardo i meccanismi generativi e le strutture tramite cui siamo arrivati in possesso di tale facoltà. La *logica* esplicativa che sta dietro gli scenari adattamentisti è quella della 'sopravvivenza del più adatto', mentre la *logica* che abbiamo ricercato nella nostra indagine è quella che muove e ispira l'EvoDevo, ovvero di come si 'arrivi al più adatto' (Buss&Fontana 1994; Wagner 2014) – ovvero, quali siano i meccanismi generativi in grado di spiegare l'origine delle forme a prescindere dal vantaggio adattivo.

Nel secondo capitolo cercheremo di presentare una panoramica che riguarda la biologia evoluzionistica dello sviluppo (EvoDevo) e in particolare ci concentreremo su tre approcci legati alla tematica novità/omologia. Come abbiamo detto in precedenza, il nostro interesse nei confronti dell'EvoDevo sta nel fatto che si presenta come un approccio meccanicistico, ovvero come una disciplina che mira a mettere in luce quelli che sono i processi e i meccanismi generativi che stanno alla base della varietà delle forme biologiche che possiamo osservare in natura. Fine ultimo auspicabile dell'EvoDevo è quello di creare una 'sintesi' tra processi che caratterizzano l'Ontogenesi e processi Filogenetici (Hall 2000;

Minelli 2007; Pigliucci&Müller 2010). L'EvoDevo cerca di ricondurre i cambiamenti che caratterizzano la Filogenesi degli organismi, ai cambiamenti che ne caratterizzano l'Ontogenesi. Riteniamo che tale prospettiva possa essere utile anche per fare chiarezza sull'evoluzione della facoltà di linguaggio; indagare l'ontogenesi del linguaggio – i processi e i meccanismi implicati nel suo sviluppo e acquisizione – può gettare luce sui meccanismi che ne hanno interessato la filogenesi.

La logica che ne sta alla base è differente dagli approcci funzionalisti che indagano il valore adattivo di una forma. Vi è una contrapposizione tra meccanismi esterni (selezione naturale) e meccanismi interni, che guidano lo sviluppo degli organismi e che li rendono dei sistemi. L'approccio strutturalista riconosce gli organismi come dei sistemi complessi organizzati, aventi delle dinamiche interne che ne guidano il processo di costruzione (Alberch 1991; Goodwin 1994); la selezione naturale interviene in ultima istanza come *filtro* in grado di 'trattenere' solo le forme che risultano adatte a un determinato ambiente. Seguiranno tre approcci alla questione omologia/novità evoluzionistica, che al tempo stesso ci permetteranno di avere una prospettiva parziale riguardo come vengono concepiti lo sviluppo e l'evoluzione all'interno dell'approccio EvoDevo.

Il primo approccio che presenteremo è quello che viene chiamato in causa da Chomsky per spiegare l'emergere improvviso della nostra facoltà di linguaggio (Carroll&al. 2001; Carroll 2005). Tale approccio appiattisce il livello morfologico e la varietà di forme che lo scaratterizzano a modificazioni dell'architettura genetica (*kit degli attrezzi*) che accumuna specie anche molto differenti tra loro. Da questo punto di vista la possibilità di produrre tratti simili od omologhi è garantita dalla presenza di stessi geni; mentre la varietà e la diversità delle forme è da ricondurre al modo in cui tali geni vengono usati – al complesso gioco di attivazioni e spegnimenti di interruttori genici che caratterizza i networks di regolazione genica (Genetic Regulatory Network, GNR). Mutazioni in questi interruttori possono causare delle modificazioni morfologiche catastrofiche. Proprio una di queste mutazioni genetiche 'catastrofiche', ma che ha avuto degli effetti positivi, ha causato

un leggero ricablaggio del sistema nervoso umano che ha permesso l'emergere dell'operazione computazionale Merge (Chomsky 2010; Berwick&Chomsky 2016).

Gli altri due approcci sono tra loro complementari:

1. Da una parte abbiamo il concetto di Character Identity Network (ChIN), che mira a spiegare come un determinato carattere possa avere dei meccanismi generativi individualizzati che consentono di determinarne *l'identità morfologica* (Wagner 2014). Tali networks svolgono il ruolo di tradurre l'informazione posizionale della cellula, all'interno dell'organismo e nel corso dello sviluppo, in specifiche attività morfogenetiche. I geni che costituiscono tale network interagiscono in seguito con altri geni chiamati *realizzatori*, i quali sono responsabili dello *stato di un carattere*. I ChIN traducono l'informazione posizionale "astratta" in uno specifico processo di sviluppo di un carattere, controllandone l'espressione genica. La possibilità che uno stesso carattere possa presentarsi in una varietà di stati dipende da modificazioni nei rapporti con i geni realizzatori. Lo *stato del carattere* indica il grado di autonomia e di variabilità di un certo fenotipo rispetto a quelli che sono i meccanismi che invece ne determinano l'*identità* - e che devono mantenersi relativamente stabili nel corso della Filogenesi. È l'insorgere di un nuovo ChIN che determina l'emergere di una novità evoluzionistica, mentre il suo mantenimento è la condizione affinché si possa parlare di caratteri omologhi. Esempio paradigmatico sono gli arti degli animali quadrupedi che, sebbene siano presenti in una varietà di modi differenti – basti pensare alle ali degli uccelli, alle braccia dell'uomo e agli arti superiori dei pipistrelli –, hanno alla base un meccanismo relativamente ben conservato che ne determina l'identità in quanto *arti superiori*.

2. L'altro concetto complementare è quello di *Omologia Organizzativa* (Müller 2003) che cerca di spiegare, dal punto di vista morfologico, come due caratteri possano essere gli stessi nonostante differenze nella forma, nella funzione e persino nelle basi genetiche e dello sviluppo. Tale concezione non spiega come i caratteri assumano una certa identità, come si originino – ruolo che invece viene svolto dall'approccio precedente –, ma cerca di spiegare come un carattere venga integrato all'interno della organizzazione

corporea dell'organismo. Secondo tale approccio i caratteri omologhi rappresentano degli elementi autonomi dell'organizzazione morfologica dei fenotipi. Tali caratteri rappresentano inoltre dei 'blocchi di costruzione' fondamentali per il piano corporeo di un insieme di organismi e svolgono il ruolo di *vincoli* per la forma, consentendo tuttavia ai processi sottostanti un certo grado di variazione.

Ciò che emerge da questi due ultimi approcci alla novità e alla omologia è che il processo che lega il genotipo al fenotipo è estremamente complesso e tutt'altro che lineare – non è possibile appiattire la forma sul livello genetico o ricondurla a un'informazione contenuta nel DNA. La strada che conduce dal genotipo al fenotipo è tortuosa e presenta diversi livelli intermedi in cui si trovano risorse e processi fondamentali per lo sviluppo (Alberch 1991). I geni e i networks genetici sono una risorsa fondamentale per lo sviluppo degli organismi, la cui portata non va oltre la sintesi proteica o un ruolo stabilizzatore dei processi di sviluppo; e di certo (i geni) non sono i detentori delle istruzioni o dell'informazione per la generazione delle forme (Minelli 2003). Il che ci porta a considerare lo Sviluppo da una prospettiva più ampia: non lo 'svolgimento' di un programma genetico che contiene l'informazione per determinati tratti o per l'intero organismo, quanto un complesso sistema di livelli tra loro interagenti le cui dinamiche e meccanismi sono essi stessi soggetti a 'evoluzione' (Minelli&Pradeu 2014). Ciò che si prospetta e si auspica è una Sintesi più estesa dei meccanismi che contribuiscono allo *sviluppo costruttivo* degli organismi (Laland&al. 2015).

Nel terzo capitolo presenteremo una "narrazione" alternativa per concepire lo sviluppo al di là degli approcci gene-centrici e in linea con le posizioni di diversi esponenti dell'EvoDevo (Minelli 2003; Pigliucci&Müller 2010; Laland&al. 2015). Verranno presentate diverse obiezioni riguardo al ruolo 'monocratico' del livello genetico. Verrà messo in luce come la nozione di gene di cui si fa uso all'interno dell'ambito biologico sia per certi aspetti una realtà opaca; gli usi e l'entità a cui rimanda il concetto di gene per la biologia evoluzionistica non è detto che siano sovrapponibili con il concetto di gene di cui fa uso la

biologia dello sviluppo (Beurton&al. 2000; Falk 2009; Gilbert 2003). Verranno presentati degli approcci (Developmental Systems Theory, Epigenesi Probabilistica) che rappresentano delle cornici teoriche valide per problematizzare e proporre eventuali prospettive alternative riguardo lo sviluppo - in cui una molteplicità di fattori contribuisce alla costruzione delle *forme* necessarie affinché si sviluppi una determinata funzione (Gottlieb 1992; Oyama 2000; Oyama&al. 2001). Se da una parte abbiamo presentato una serie di strutture e meccanismi che concorrono allo sviluppo della facoltà di linguaggio, in questo capitolo cercheremo di mettere in evidenza una componente fondamentale, la *nicchia ontogenetica* , che svolge il ruolo di stabilizzatore delle forme e delle funzioni da queste derivanti (Stotz 2014). Inoltre è proprio nella nicchia che ritroviamo tutti quei fattori (apprendimento al linguaggio articolato, gaze behaviour, etc.) che rappresentano quell'insieme complesso di fattori distribuito su più livelli di organizzazione biologica e aspetti della cognizione, che congiuntamente contribuiscono all'acquisizione della competenza linguistica.

Capitolo 1 - Alla Ricerca di un Fenotipo per il Linguaggio

1.1 Il Fenotipo Linguistico

Con il termine *Biolinguistica* possiamo intendere secondo un'accezione molto generale qualsiasi approccio che studia la facoltà di linguaggio da una prospettiva biologica, senza che l'indagine sia connotata da una precisa tradizione linguistica; tuttavia tale termine si può intendere anche secondo un'accezione più ristretta e specifica, per indicare l'approccio, lo stato attuale che caratterizza il paradigma generativo. È all'interno di questa tradizione linguistica che negli ultimi 20 anni sono stati fatti i maggiori sforzi per comprendere gli aspetti biologici della facoltà di linguaggio. Quindi il termine *Biolinguistica* rimanda all'impresa attuale in cui è impegnato il paradigma Generativo, ovvero quella di indagare la facoltà di linguaggio da una prospettiva biologica: il *Linguaggio* deve essere inteso e indagato in quanto *oggetto naturale*. Nello specifico, per *Linguaggio* bisogna intendere una componente biologica (interna) della mente/cervello di ogni individuo (*I-Language*); un sistema computazionale che consente di generare in maniera ricorsiva una serie di espressioni strutturate in maniera gerarchica (Chomsky 2010).

Il fenotipo linguistico di riferimento dell'indagine biolinguistica è rappresentato da tre componenti: un sistema sensori-motorio, un sistema concettuale-intenzionale e il sistema computazionale. Mentre i primi due pongono l'uomo in una posizione di continuità rispetto ad altre specie animali, è l'insorgere della sistema computazionale che rappresenta il carattere unico e distintivo della nostra specie (Hauser&alii 2002). Il panorama concettuale offerto dalla biologia evolutiva dello sviluppo (EvoDevo) sarebbe in

grado di spiegare l'insorgere di tale evento evolutivo. Questa novità evolutiva sarebbe da ricondurre a una modificazione nei geni o nei sistemi di regolazione genica avvenuta circa 100.000 anni fa (Berwick&Chomsky 2016).

Secondo Carroll l'origine e la diversità delle forme biologiche sarebbe da ricondurre a un sottile gioco di attivazioni e inibizioni che interessa i geni e i networks di regolazione genica, i quali sarebbero responsabili di omologie, di novità evolutive e più in generale della varietà di forme biologiche che possiamo osservare in natura (Carroll 2005).

Il linguaggio umano, in quanto oggetto biologico (un organo del corpo del tutto assimilabile al cuore, al fegato, etc.) viene definito come un *organo mentale* che è possibile *ridurre* a qualche struttura cerebrale. Tale organo in quanto sotto-componente di un organismo complesso ha una sua integrità interna che consente di studiarlo in autonomia, astraendolo dalla rete di interazioni complesse con altri sottosistemi dell'organismo in cui si trova inserito.

> "From the biolinguistic perspective, we can think of language as, in essence, an "organ of the body", more or less on a par with the visual or digestive or immune systems. Like others, it is a subcomponent of a complex organism that has sufficient internal integrity so that it makes sense to study it in abstraction from its complex interactions with other systems in the life of the organism. In this sense it is a cognitive organ, like the systems of planning, interpretation, reflection, and whatever else falls among those aspects of the world loosely "termed mental,"[…]" (Berwick&Chomsky 2016, p. 56)

Ciò che si vuole evidenziare è lo studio del linguaggio come se fosse un qualsiasi altro attributo o caratteristica della nostra specie, in particolare come se fosse un organo della nostra mente/cervello (Chomsky 2000; Berwick&Chomsky 2011; Boeckx&Grohmann 2007). Il linguaggio non deve essere inteso, come avviene comunemente, ovvero come un dispositivo di comunicazione o come una facoltà connessa od orientata alla comunicazione; non è questa la sua funzione principale. Il linguaggio può

essere usato sì per la comunicazione, ma la sua funzione principale è interna, ovvero quella di essere strumento di organizzazione del pensiero. A tale distinzione corrisponde quella tra *I-language* e *E-language*, il primo consiste nel linguaggio visto da una prospettiva cognitiva, mentre il secondo consiste nel linguaggio visto da una prospettiva socio/ culturale (Chomsky 1986).

La capacità basilare della nostra facoltà di linguaggio è quella di costruire e interpretare una infinità discreta di espressioni strutturate in maniera gerarchica, che tramite una procedura generativa ricorsiva applicata su elementi di base (elementi lessicali stoccati nel lessico) è in grado di produrre una serie di espressioni strutturate più complesse. Gli aspetti centrali di tale facoltà sono quindi 'gli atomi della computazione', ovvero gli elementi lessicali, e la procedura generativa che ci consente di produrre un numero infinito di espressioni. Il problema collaterale è quello di capire come connettere gli *oggetti mentali interni,* risultanti da tale operazione, con i due sistemi di interfaccia esterni alla facoltà di linguaggio: *il sistema di pensiero* (concettuale-intensionale) e il sistema sensori-motorio; che ci consentono di esternalizzare le computazioni e i pensieri.

Scopo della biolinguistica è quello di desrivere e scoprire la natura della nostra facoltà di linguaggio, cercando contestualmente di scoprire come si sviluppa tale facoltà negli individui. L'equipaggiamento biologico, geneticamente determinato (Chomsky 2000), che rende possibile l'acquisizione di una lingua è chiamato *Grammatica Universale* (UG) che caratterizza lo stato iniziale dell'organo mentale linguistico.

In linee generali l'obiettivo del Programma biolinguistico è quello di indagare quali aspetti della cognizione sono propriamente umani e quali invece sono condivisi con altri animali, e come tali sistemi interagiscono e si interfacciano all'interno della cognizione. Problema fondamentale è capire come sia emersa dal punto di vista evolutivo (circa 50.000-100.000 anni fa) tale procedura generativa.

Domande che sorgono spontanee sono: perché tale facoltà/organo è presente esclusivamente nella nostra specie? E come mai possiamo osservare una grande varietà di lingue differenti tra loro? Tali interrogativi riguardano il problema di riconciliare l'unità e la

diversità: come è possibile che da un unico organo/facoltà possa derivare una così grande varietà di lingue? In questi anni, l'obiettivo della grammatica generativa è stato quello di risalire, a partire dalle grammatiche delle lingue particolari, a una Grammatica Universale – riconducibile alla dotazione genetica che contraddistingue la nostra specie – di cui queste non sarebbero altro che delle istanze particolari (Chomsky 2000).

Possiamo quindi vedere come l'indagine Biolinguistica sia stata caratterizzata fin dalla sua origine da una serie di domande a cui tenta di fornire delle spiegazioni adeguate (Boeckx&Grohmann 2007):

1. What is the knowledge of faculty of language? (Humboldt's Problem)
2. How did this knowledge or faculty develop in the individual? (Plato's Problem)
3. How is that knowledge put to use? (Descartes's Problem)
4. How is it implemented in the brain? (Broca's Problem)
5. How did that knowledge emerge in the species? (Darwin's Problem)

A partire dalla seconda metà del '900 il paradigma generativo si è concentrato principalmente sulle prime tre domande, mentre a partire dagli anni 2000 le ultime due, e in particolare modo il problema di Darwin, hanno assunto un ruolo sempre più centrale. Questi interrogativi sono ovviamente interrelati. Ad esempio il problema di Platone e il Problema di Darwin possono ricevere una formulazione analoga incentrata sull'ipotesi della *povertà dello stimolo*: data la ricchezza e la complessità della nostra conoscenza del linguaggio umano, il poco tempo che hanno a disposizione i bambini per l'acquisizione del linguaggio, la povertà degli input linguistici a cui sono sottoposti, non vi è altro modo di rispondere a tali interrogativi se non facendo riferimento alla presenza di una componente innata della mente/cervello dell'individuo, ovvero la UG – minimizzando il ruolo dell'ambiente. Il problema di Platone cerca di rispondere a come si presenta sul piano

ontogenetico questa capacità; mentre il problema di Darwin indaga il lato filogenetico, ovvero come questa capacità sia emersa nel corso dell'evoluzione. Per spiegare il modo in cui si è arrivati dal punto di vista evoluzionistico alla facoltà di linguaggio, Chomsky, adotta una strategia simile a quella del problema di Platone, overo minimizzano il ruolo ambientale (rifiutano il ruolo degli adattamenti o il fatto che per arrivare a tale facoltà di linguaggio ci sia stato bisogno di piccoli passi adattivi).

L'emergere di una novità evolutiva può essere facilitata dalla presenza di strutture corporee/cognitive condivise con i nostri antenati, in maniera tale che tale novità consiste in piccole modificazioni che però hanno avuto un effetto dirompente. In questi termini bisogna intendere la facoltà di linguaggio, come un insieme di tratti e strutture cognitive condivise a fronte di un minimo numero di novità che hanno portato alla specificità della facoltà di linguaggio umana. Secondo Boeckx 2011 anche Gould 2002 si è lanciato contro l'estremizzazione dell'adattamentismo di stampo Darwiniano o della Sintesi Moderna imperniato sui due meccanismi di variazione e selezione; ciò che manca è una teoria della forma, una teoria della variazione, ciò che non è riuscito a spiegare né Darwin, né la Sintesi Moderna. Gould2002 funzionalisti-adattazionisti vs strutturalisti-formalisti. Distinzione interessante tra E-Biology e I-Biology – la distinzione tra I/E-language è stata introdotta da Chomsky 1986.

Il problema intrinseco della posizione chomskyana è che viene riconosciuto ai geni un ruolo causale che in realtà non hanno, ovvero quello di determinare causalmente il fenotipo (linguistico).

> "[…] all living things are designed on the basis of higly conserved developmental systems that read an (almost) universal language encoded in DNA base pairs". (Hauser&alii 2002)

> "[…] how the genetic code changed in such a way as to generate a vast number of mutually incomprehensible communication systems across species while maintaining clarity of comprehension within a given species." (Hauser&alii 2002)

Ciò che emerge dagli studi comparativi sulla cognizione è che vi sono sia casi di continuità sia casi di discontinuità. Per giustificare tali casi di discontinuità non è necessario fare ricorso a molteplici meccanismi o algoritmi, ma è sufficiente un singolo algoritmo (Merge) in grado di nutrirsi delle informazioni elaborate da altri moduli mentali e combinarli insieme. Con l'evoluzione della lessicalizzazione vi è stata l'applicazione di un formato unitario ai concetti che non si sarebbero potuti combinare in altro modo. Concetti elaborati da moduli mentali separati – che in un certo qual modo vengono mantenuti separati in altre specie – nell'uomo hanno trovato, nell'operazione Merge, il meccanismo in grado di unificare e di combinare una molteplicità di formati e di concetti o in grado di trasporre aspetti di esperienze cognitive da un dominio cognitivo ad un altro. Secondo (Boeckx 2010) e (Hauser 2008) ciò che caratterizza la cognizione umana e la renderebbe unica risiede in quattro particolari caratteristiche del nostro apparato cognitivo: 1) la capacità di combinare e ricombinare informazioni elaborate da moduli cognitivi differenti in maniera tale da ottenere nuovi 'oggetti mentali' ; 2) la capacità di applicare le stesse regole e soluzioni a un problema anche se in situazioni diverse; 3) creare una rappresentazione simbolica delle computazioni; 4) svincolare le modalità di pensiero dagli input sensoriali e percettivi grezzi – quest'ultima posizione è simile a quanto detto da (Pylyshyn 1980).

> "Human language […] takes the form of a central processing unit that creates a lingua franca, a genuine language of thought, out of the mutually unintelligible dialects of thoughts that are the core knowledge systems." (Boeckx 2010)

Studiare il linguaggio come un oggetto biologico presuppone che vi sia un fenotipo associato a tale organo e che sia possibile fornirne una descrizione. Quando parliamo di linguaggio a cosa facciamo riferimento? Come viene definito da Chomsky e dalla corrente biolinguistica il *linguaggio*? Di certo non come un fattore comunitario. Bisogna quindi individuare quella che è l'architettura del fenotipo linguistico e quelle che sono le caratteristiche fondamentali. Inoltre bisognerà mantenere separate le problematiche riguardanti il linguaggio inteso come sistema di comunicazione, da quella che è la ricerca delle operazioni fondamentali soggiacenti a esso. A questo punto è utile distinguere tra *E-language* e *I-language* (Chomsky 1986): nel primo caso per linguaggio intendiamo un costrutto indipendente da quelle che sono le proprietà della mente/cervello, una collezione di azioni e comportamenti, un prodotto socio-culturale; nel secondo caso invece facciamo riferimento a un sistema di conoscenze rappresentate internamente alla mente/cervello di ciascun individuo.

Secondo (Hauser&alii 2002) il fenotipo linguistico a cui facciamo riferimento in ciascuno dei due casi è profondamente diverso. Distingueremo a questo punto tra facoltà di linguaggio da un punto di vista comunicativo e facoltà di linguaggio da un punto di vista computazionale:

- FLB (*faculty of language in the broad sense*) all'interno della quale possiamo riconoscere principalmente tre sistemi: 1) il sistema sensori-motorio; 2) il sistema concettuale-intenzionale; 3) il sistema computazionale interno. Esclusi da tale facoltà sono tutti quei sistemi che sono ritenuti necessari, ma non sufficienti, per il linguaggio (come la memoria, la respirazione, la digestione, etc.);
- FLN (*faculty of language in the narrow sense*) che include esclusivamente il sistema computazionale astratto chiamato anche *Narrow Syntax* (da qualsiasi sistema modale specifico), il quale genera delle rappresentazioni interne e le *mappa* verso le interfacce. Capacità fondamentale delle narrow syntax è la *ricorsione*, tramite cui tale sistema è in grado di generare, a partire da un numero finito di

elementi ,un insieme potenzialmente infinito di espressioni discrete. Da un punto di vista evolutivo solo la FLN presenta caratteristiche esclusivamente umane.

Sebbene una precisa caratterizzazione del fenotipo linguistico sia ancora un risultato sfuggente, la posizione fondamentale della *Tesi Minimalista Forte* (Bolhuis&alii 2014) ritiene che la caratteristica principale della facoltà di linguaggio risieda nel fatto che le espressioni sintattiche siano strutturate in maniera gerarchica. Secondo tale tesi è stato sufficiente, da un punto di vita evolutivo l'emergere di una singola operazione in grado di combinare ripetutamente tra loro degli elementi sintattici. Il linguaggio deve essere concepito come un particolare sistema cognitivo computazionale implementato nel sistema nervoso e in grado di generare espressioni sintattiche aventi una struttura gerarchica. L'evoluzione del linguaggio non deve essere messa in relazione ad aspetti comunicativi. Ridurre la facoltà di linguaggio umana a semplici meccanismi computazionali rende le spiegazioni evolutive per questi meccanismi semplici da dover spiegare. Ogni espressione sintattica deve essere poi interpretata (condizioni di leggibilità) da due interfacce: il sistema sensori-motorio (che assocerà all'oggetto sintattico generato un suono – nel caso del linguaggio parlato); e il sistema concettuale-intenzionale (che assocerà all'oggetto sintattico una interpretazione semantica, una interpretazione pragmatica o qualche forma di pianificazione).

(Chomsky2005) individua tre fattori connessi con l'acquisizione e lo sviluppo del linguaggio in un individuo: 1) fattori genetici argomento della UG; 2) esperienza, che permette un certo margine di variazione; 3) principi non specifici per il linguaggio - incluso il principio di computazione efficiente, di particolare rilevanza per un sistema come il linguaggio. La UG è ciò che otteniamo quando astraiamo gli effetti del secondo e del terzo fattore; più ricco è il residuo, più difficile sarà rendere conto dell'evoluzione della UG.

La FLN è costituita da un sistema computazionale che costituisce la Narrow Syntax, la capacità ricorsiva di strutturare espressioni incassate in maniera indefinita (*unbounded embedding*), per poi mappare gli oggetti sintattici ai sistemi concettuali-intenzionali e

sensori-motorio. Invece nella FLB troviamo tratti e caratteristiche che condividiamo con altre specie sia dal punto di vista senso-motorio sia dal punto di vista concettuale intenzionale (Carruthers 2006; Cheney&Seyfarth 1990; 2007). Una volta che si è istanziata la FLN è anche possibile che questa abbia influenzato la FLB (Hauser&alii 2002); inoltre le caratteristiche strutturali della FLN sono emerse da vincoli pre-esistenti e che non sono il risultato di adattamenti per fini comunicativi.

Probabilmente le sottocomponenti che costituiscono la FLN sono presenti negli scimpanzé, sebbene non siano interconnesse in maniera adeguata. È anche possibile che in seguito all'emergere della FLN, tali sottosistemi siano andati in contro a un processo di modificazione per regolarsi a tale nuova capacità – e quindi in un certo senso possano essere intesi anch'essi come unici, anche se in maniera limitata. Tuttavia il lessico può rappresentare una eccezione; nonostante possa essere considerato un'omologia con i sistemi di memoria degli animali non umani, oramai rappresenta una vera e propria specializzazione umana (Hauser&Fitch 2010). Un approccio comparativo deve studiare i meccanismi che maggiormente contribuiscono alla facoltà di linguaggio, come pure le loro interazioni e le condizioni di interfaccia. Inutile ripetere che la facoltà di linguaggio non si è evoluta per fini comunicativi; all'inizio tale facoltà poteva semplicemente coesistere con i sistemi di comunicazione vocale o gestuale, per poi co-optare aspetti da questi sistemi di comunicazione pre-esistenti.

1.1.1. L'operatore Merge

Per (Hause&alii 2002) la FLN non sarebbe altro che un sistema computazionale in grado di generare degli oggetti sintattici tramite uno specifico operatore computazionale, per poi mappare tali oggetti ai sistemi concettuale-intenzionale e sensori-motorio. Chomsky individua *Merge* come l'operazione più semplice ed elementare in grado di generare in maniera ricorsiva le strutture di cui è composta la facoltà di linguaggio (Chomsky 2004).

Siano *x* e *y* due elementi, l'operazione *Merge* combina questi due elementi per formare l'insieme *{x,y}*; dall'iterazione di questa operazione si ottengono delle strutture ricorsive del tipo *{d,…, {g, {a,b}}…}*.

Possiamo distinguere tra *Merge esterno,* che combina due elementi selezionati dal lessico non connessi in precedenza, e *Merge interno,* il quale combina due elementi, uno dei quali già contenuto nell'insieme in cui vengono combinati gli elementi – tale configurazione permette di ottenere anche il fenomeno di *displacement/movement*. La procedura ricorsiva più semplice possibile è l'operazione *Merge,* che consiste in una operazione che prende due elementi *X* e *Y* e li combina per formare un nuovo elemento che contiene *X* e *Y* come elementi. Gli elementi su cui si applica tale operazione sono gli atomi concettuali presenti nel lessico; tramite l'operazione Merge tali elementi possono essere combinati in maniera indefinita per produrre una serie (potenzialmente) infinita di espressioni strutturata in maniera gerarchica. Tali espressioni vengono poi interpretate dal sistema concettuale andando a costituire un vero e proprio linguaggio del pensiero (Berwick&Chomsky 2011). Possiamo definire quindi Merge, in via del tutto preliminare, come procedura ricorsiva infinita.

Chomsky definisce Merge come una operazione di combinazione e di raggruppamento, lasciandola distinta dall'operazione di etichettatura (*labelling algortihm*). Boeckx ritiene che sia vantaggioso scomporre ulteriormente Merge in operazioni ancora più basilari, così da fare emergere le caratteristiche che rendono tale il linguaggio e che lo distinguono dagli altri sistemi ricorsivi (Boeckx 2011). L'aspetto caratteristico di Merge in relazione al linguaggio è che prendendo due elementi *X* e *Y* e combinandoli non si ottiene un nuovo elemento *Z*, ma o *X* o *Y*; ciò che si ottiene è una struttura gerarchica chiamata *endocentrica*, che svolge il ruolo di etichetta nella sintassi. Altri sistemi ricorsivi non funzionano allo stesso modo del linguaggio; infatti tale modo di strutturare elementi in gerarchie endocentriche è un aspetto fondamentale del linguaggio. Ma come si arriva a tale *endocentricità*? Scomponendo l'operazione *Merge* in almeno due sotto-operazioni: 1) una semplice sotto-operazione di raggruppamento, ovvero una procedura che prende due

elementi *X* e *Y* e li combina insieme – tale operazione è caratteristica anche di altri moduli cognitivi, quindi non è specifica per il linguaggio, ma rappresenta forse l'operazione più basilare di un sistema cognitivo; 2) una seconda operazione che consiste nel selezionare uno dei due elementi coinvolti nella combinazione e utilizzarlo come unità di riferimento per le ricombinazioni successive – in linguistica tale operazione è chiamata *copiyng operation.*

Queste due sotto-operazioni (raggruppamento di base e copia) conferiscono a una struttura endocentricità, e di conseguenza conferiscono all'operazione Merge, la specificità nel conferire un certo tipo di struttura gerarchica. È dalla combinazione di queste due operazioni basilari (concatenazione e copia) che si ottiene l'operazione specifica che chiamiamo *Merge*. Tuttavia queste due operazioni (*Basic Grouping* e *Copy)* non sono necessariamente specifiche per il linguaggio, anzi possibilmente possono essere state reclutate da altri sistemi cognitivi che hanno utilizzato le operazioni di copia o di combinazione in riferimento a oggetti. Tuttavia è dalla combinazione di queste due operazioni che emerge la specificità dell'operazione *Merge* per il linguaggio. Così come in biologia è estremamente difficile assistere alla comparsa evolutiva di nuovi elementi/ oggetti, mentre è piuttosto comune assistere a una ricombinazione di vecchi elementi per dare vita a nuovi elementi, lo stesso vale per l'operazione Merge. Secondo Boeckx dovremmo quindi ricercare delle operazioni di base che, una volta combinate insieme, producano un'unica operazione specifica che può essere usata esclusivamente per il linguaggio, ma che eventualmente può essere anche reclutata da altri sistemi.

Vi è anche un aspetto estremamente importante che rende gli elementi *mergeable* (*combinabili*). Secondo (Boeckx 2011) la formazione di insiemi è una operazione computazionale estremamente basilare, che non si limita al linguaggio e che non è necessariamente specifica dell'animale uomo, ma ciò che rende *Merge* tanto speciale è che si tratta di una operazione ricorsiva. Le lessicalizzazione è un processo che dota i concetti di una certa inerzia, ovvero una sorta di stato di attività che consente agli elementi lessicali di

potersi combinare. Gli elementi lessicali sono *appiccicosi* (*sticky*), caratteristica che (Chomsky 2008 – *On Phases*) chiama *edge features* (*caratteristica di confine*):

> "For a L[exical] I[tem] to be able to enter into a computation, merging with some [syntactic object], it must have some property permitting this operation. A property of an LI is called a feature, so an LI has a feature that permits it to be merged. Call this the edge-features (EF) of the LI." (Chomsky 2008)

Estremamente interessante è come per (Boeckx 2011), parallelamente alla capacità combinatoria, altro evento fondamentale e centrale per l'evoluzione del linguaggio è il processo di lessicalizzazione, il quale viene ritenuto il tratto distintivo dell'essere umano. La capacità di trascendere i confini dei moduli per produrre degli oggetti concettuali trans-modulari consiste nella capacità di creare connessioni tra moduli differenti. Solo quando i concetti sono stati in grado di dissociarsi dalla loro fonte concettuale (o dominio) tramite il *lexical envelope* (involucro lessicale), solo allora la mente è potuta divenire algebrica e libera dallo stimolo. Quindi la creazione del lessico va di pari passo con Merge. Boeckx 2011 rappresenta un elemento lessicale dotato di una *caratteristica di confine* nel seguente modo: *+{C}* rappresenta un concetto con un involucro lessicale, con il segno + che sta ad indicare la *proprietà di confine*, ovvero la possibilità che tale elemento vada incontro a combinazioni. Possiamo anche pensare all'*involucro lessicale* come a una istruzione di mappatura verso il sistema concettuale-intesionale per raggiungere un concetto *C*. Il processo di lessicalizzazione non solo è un prerequisito affinché sia possibile Merge, ma permette anche una demodularizzazione. In poche parole ciò che può aver contribuito all'unicità della cognizione umana è stata la capacità di andare oltre i limiti, oltre i confini dei moduli e dei vari organi mentali presenti nel sistema nervoso, in maniera tale da costruire nuovi oggetti mentali partendo dalle informazioni elaborate da questi moduli; ed è stato proprio il processo di lessicalizzazione che ha consentito di estrarre concetti dai loro confini modulari e che ha portato alla formazione di concetti *cross-modulari*.

"The emergence of lexical items was the sort of perfect storm that gave Man his niche. Once concepts are dissociated from their conceptual sources by means of a lexical envelope, the mind truly becomes algebraic and stimulus-free."(Boeckx)

Non vi è alcun bisogno di porre una molteplicità di meccanismi per rendere conto della nostra *umanicità*, ma il semplice verificarsi dal punto di vista evolutivo (sebbene Boeckx non si impegni su come sia potuto accadere) delle *edge features* basta per rendere conto di tale unicità. Tramite l'*involucro lessicale* l'uomo è stato in grado di svincolare le modalità di pensiero dagli input sensoriali e percettivi grezzi, e tramite la capacità di lessicalizzazione ha creato delle rappresentazioni simboliche che potessero divenire oggetto di computazione. Tramite *Merge* l'uomo è stato in grado di combinare e di ricombinare uno spettro di informazioni provenienti da diversi domini cognitivi. Tramite *Merge/edge features* l'uomo ha creato una sorta di lingua franca – un linguaggio del pensiero – a partire da una serie di moduli che precedentemente erano mutualmente incomprensibili, in un certo senso dei dialetti del pensiero. Tramite la *combinazione di elementi lessicali* l'uomo è stato in grado di formulare *concetti di concetti*, *rappresentazioni di rappresentazioni*, *associazioni di associazioni*. Questi sono i tratti distintivi dell'*Homo combinans*: tramite *Merge/edge features* l'uomo è diventato la specie simbolica.

La Tesi minimalista forte (Chomsky 2008) asserisce che la procedura generativa è ottimale, ovvero che i principi del linguaggio devono essere computazionalmente efficienti; il linguaggio è fondato sulla più semplice operazione ricorsiva (Merge), che deve soddisfare delle condizioni di interfaccia in accordo con dei principi indipendenti di computazione efficiente. Vi è una asimmetria tra le due interfacce, con l'interfaccia concettuale intensionale (semantica-pragmatica) che ha un ruolo di rilievo rispetto a quella sensori-motoria. L'evoluzione del linguaggio si riduce all'emergere dell'operazione Merge, all'evoluzione degli atomi concettuali del lessico, alle connessioni con i sistemi concettuali e alle modalità di esternalizzazione. Non vi è spazio per alcun precursore del linguaggio,

proto-linguaggio od olofrasi. I processi di esternalizzazione sono secondari, così come l'esternalizzazione sembra essere indipendente dalla modalità specifica – sia essa parlata, o segnata (in quanto le proprietà strutturali dei segni e delle lingue parlate sono estremamente simili). Da ciò la conclusione che il linguaggio sia ottimizzato per il sistema di pensiero, mentre le modalità di esternalizzazione siano secondarie. I principi organizzativi del design del linguaggio sono indipendenti dalla modalità di esternalizzazione.

Tuttavia secondo alcuni autori la ricorsione non è una operazione esclusiva della facoltà di linguaggio, ma è possibile riscontrarla anche in altri sistemi cognitivi (Culicover&Jackendoff 2005; Pinker&Jackendoff 2005). Ciò di cui sembra essere carente la posizione di Boeckx, e quella Chomskyana in generale, è che non viene proposto alcun meccanismo di acquisizione del lessico.

1.2. The Language-Ready Body

Ciò che ci preme mettere in evidenza in questo paragrafo sono tre aspetti legati al linguaggio: 1) dal punto di vista funzionale il linguaggio si basa su un insieme distribuito di strutture neurali che svolgono vari ruoli; 2) la capacità linguistica adulta è il risultato di un processo di sviluppo in cui le varie componenti sono in stretta dipendenza; 3) l'architettura neurale umana presenta delle differenze rispetto all'architettura di altri primati, con risvolti inevitabili anche sul piano funzionale. Indagare le differenze neuroanatomiche, sia dal punto di vista strutturale e sia dal punto di vista funzionale, può fornire informazioni rilevanti per l'evoluzione delle basi neurali del linguaggio. Il confronto tra filogenesi e ontogenesi delle strutture cerebrali implicate nella facoltà di linguaggio può essere fondamentale per fare emergere punti di continuità e discontinuità nel corso dell'evoluzione.

1.2.1. Strutture Corticali

Quando si fa riferimento alle aree neurali implicate nella facoltà di linguaggio è oramai prassi consolidata inquadrarle all'interno di un Network del Linguaggio (Friederici 2017); contrariamente ai modelli classici che tendevano a ricondurre specifici aspetti funzionali ad aree limitate della corteccia – modello Geschwind-Wernicke (Geschwind 1974). Tale Network linguistico si estende ben oltre le aree classicamente riconosciute come coinvolte nel linguaggio, andando ad includere:

1) quello che è stato ridefinito '*complesso di Broca*' (Hagoort 2010), ovvero l'insieme delle aree presenti nella *corteccia frontale inferiore sinistra* (*left inferior frontal cortex*, LIFC) e in particolare le BA44, BA45, BA 47 con l'aggiunta della parte ventrale della BA6 (corteccia pre-motoria e supplementare);

2) parti della corteccia temporale media e superiore – contenenti le BA42 e BA22, classicamente conosciute come area di Wernicke;

3) la corteccia parietale inferiore – BA40 e BA39;

4) due coppie di fasci di fibre parallele – due fasci paralleli dorsali (Fascicolo Arcuato) e due fasci paralleli ventrali (Fascicolo fronto-occipitale inferiore) – che garantiscono la connettività tra queste aree. In particolare il primo dei fasci dorsali connette la BA22 con la BA6, mentre il secondo fascio dorsale connette la BA22 con la BA44. Invece il primo dei fasci ventrali connette la BA22 (nello specifico il giro temporale superiore anteriore) con la BA45, mentre il secondo fascio ventrale la stessa porzione di BA22 con l'opercolo frontale.

Tale modello a Network, oltre a differire dal modello classico per l'estensione delle aree coinvolte, presenta delle differenze anche dal punto di vista funzionale. Infatti per quanto riguarda le aree di Broca e di Wernicke, a cui classicamente veniva attribuita rispettivamente la funzione di produzione e comprensione del linguaggio, si è scoperto che svolgono funzioni di integrazione e unificazione dell'informazione sintattica e semantica, per quanto riguarda l'area di Broca, e produzione e comprensione di parole, per quanto riguarda l'area di Wernicke (Indefrey&Levelt 2004). Inoltre tali aree sembrano non essere esclusivamente implicate in compiti linguistici, ma anche in altre capacità cognitive come la musica, la pittura, i gesti, etc. (Kaan 2009). Nello specifico l'area di Broca sembra essere anche coinvolta in processi di riconoscimento di azioni e di preparazione motoria (Thoenissen&al. 2002; Hamzei 2003&al.).

Queste osservazioni ci devono fare riflettere riguardo al tentativo di stabilire delle mappe struttura:funzione basate su un rapporto del tipo 1:1 (Mesulam 1998; Poeppel&Embick 2005). Ciò ha portato alcuni studiosi a guardare con scetticismo a quelle posizioni che riconoscono l'area di Broca come una struttura specializzata nell'elaborazione dell'informazione sintattica (Hagoort 2010). Nelle indagini che mirano a individuare i correlati neurali di una determinata capacità linguistica sarebbe forse più opportuno chiedersi non quali aree elaborano la sintassi, la semantica, o più in generale il linguaggio, ma piuttosto *le aree che elaborano la sintassi, la semantica, etc. quali altre funzioni/informazioni elaborano?* Il ribaltamento di tale prospettiva piuttosto che essere un esercizio ozioso di retorica, può rappresentare una linea guida fertile all'interno di una prospettiva evoluzionistica che permette di ipotizzare fenomeni di *exaptation* e di *riuso neurale* che hanno interessato determinate strutture nel corso della filogenesi. L'area di Broca sembra attivarsi non solo durante la produzione di linguaggio (vocale o segnato), ma anche durante complessi movimenti volontari delle labbra e dell'apparato vocale in assenza di contenuto linguistico (Horwitz&al. 2003).

Possiamo distinguere l'area di Broca in quattro regioni in base alla loro grado di granularità: BA 45 ha uno strato 4 granulare ben definito (granulare); BA 44 ha uno strato 4

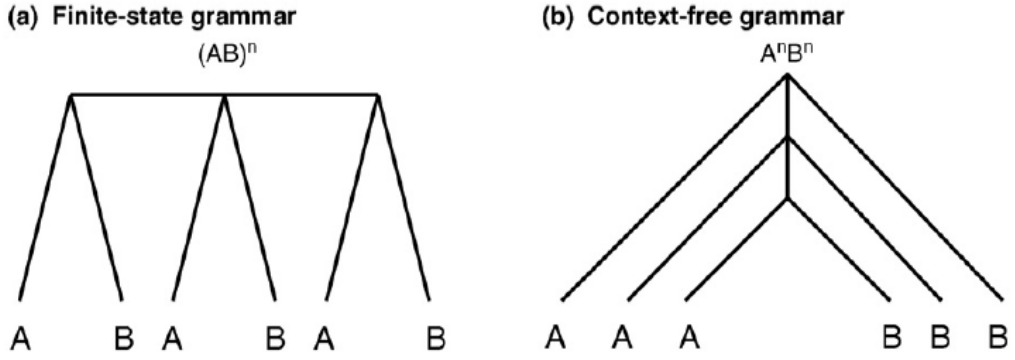
poco sviluppato (disgranulare); mentre le altre due aree non possiedono uno strato 4 (caratteristica tipica delle regioni motorie) sono agranulari. La connettività cambia in queste regioni anche in base alla citoarchitettonica soggiacente. Nei macachi la BA 45 si divide in due componenti: la BA 45B è fortemente connessa con i circuiti che controllano i movimenti oculari; mentre la BA 45A ha delle forti connessioni con le aree superiore temporale e uditiva e sembra essere quella più strettamente omologa alla BA 45 umana. Studi mostrano una trattografia peculiare nel caso dell'uomo.

Il fascicolo arcuato è suddiviso in due fasci: 1) il fascio di fibre più ventrali sembra essere implicato nei processi di mappatura uditivo-motoria e di apprendimento della produzione vocale; inoltre tale fascio connette la corteccia uditiva BA42/22 con la corteccia motoria e pre-motoria BA6; 2) mentre il fascio di fibre più dorsali, sebbene sia già presente alla nascita, "matura" gradualmente nel corso dello sviluppo e si ipotizza svolga un ruolo chiave nei processi di elaborazione sintattica (Rilling&al. 2008; Friederici 2017). In particolare quest'ultimo tratto, essendo particolarmente sviluppato e connettendo la BA42/22 con l'area di Broca – la quale è stata interessata da un processo di espansione – , è l'area corticale più espansa. Nello specifico sembra che tale area si sia duplicata nel corso dell'evoluzione e che sia stata exaptata per ruoli sintattici a partire da ruoli vocali-motori.

1.2.2 - Aree corticali e complessità delle grammatiche

Uno studio di Fitch e Hauser del 2004, in cui si chiedevano quali tipi di sequenze sintattiche potessero essere riconosciute e apprese da un tamarino (una piccola scimmia del nuovo mondo), ha dato l'impulso a una serie di studi mirati a testare e a distinguere le capacità sintattiche presenti in altre specie animali. L'esperimento originario, la cui struttura ha rappresentato la base anche per studi successivi, consistette nel sottoporre a un gruppo di scimmie tamarine due tipologie di stimoli uditivi organizzati in maniera specifica.

Il primo tipo di stimoli (figura a) consisteva in una sequenza di sillabe pronunciate da una voce femminile e da una maschile in maniera alternata, la cui struttura può essere assimilabile a quella di una stringa generata da una grammatica a stati finiti (*finite state grammar*, FSG) $(AB)^n$: AB,…, AB. Il secondo tipo di stimoli (figura b) consisteva in una disposizione sequenziale delle sillabe emesse dalla voce femminile seguite da quelle emesse dalla voce maschile; la struttura soggiacente a tale tipo di sequenze è quella di una grammatica a struttura frasale innestato al centro (center embedded Phrase Structure Grammar appartenente alle Context-free Grammar, PSG) A^nB^n: A,..,AB,..,B. Il fatto che le sillabe fossero pronunciate da una voce maschile e da una femminile era funzionale affinché si presentasse una differenza tonale nei patterns fonetici riconoscibile dalle scimmie.



Hauser&Fitch 2004

Dopo una fase di familiarizzazione con le sequenze di suoni, venivano introdotte delle violazioni a quelle che erano le "regole" della grammatica. Ciò che emerse è che la scimmie tamarine erano in grado di riconoscere la violazione delle regole appartenenti alle grammatiche a stati finiti, mentre non erano in grado di discriminare tra sequenze grammaticali e sequenze che presentavano una violazione, appartenenti a una grammatica a struttura frasale. Soggetti umani invece erano in grado di discriminare violazioni ed estrarre regolarità da entrambi i tipi di sequenze. La differenza sostanziale tra i due tipi di sequenze è che mentre nel primo caso si tratta di un'iterazione di una sequenza di suoni, il

secondo caso rappresenta unastruttura sintattica ricorsiva con annidamento al centro che – sebbene sia relativamente meno presente nelle lingue naturali, che invece sono caratterizzate da una asimmetria verso destra - dal punto di vista computazionale rappresenta una grammatica più complessa.

Tali esperimenti vennero ripetuti coinvolgendo sia specie filogeneticamente a noi più vicine, come gli scimpanzé, sia specie a noi vicine per quanto riguarda le capacità di apprendimento e produzione vocalica, come gli storni o altri uccelli canori. In particolare uno studio di Gentner e colleghi del 2006 sugli storni europei sembrava ammettere la possibilità che questi uccelli fossero in grado di riconoscere e apprendere sequenze aventi strutture sintattiche ricorsive proprie di una Context-free grammar. Sottoponendo a quattro esemplari di storni delle sequenze simili a quelle dell'esperimento di Hauser&Fitch, gli autori di tale studio arrivarono alla conclusione che gli storni fossero in grado di padroneggiare delle regole ricorsive con annidamento al centro. Ciò fu ritenuto una prova del fatto che la capacità ricorsiva, considerata una caratteristica unica della FLN umana, in realtà è condivisa con altre specie animali.

Tali risultati vennero replicati anche nei babbuini, i quali vennero ritenuti in grado di apprendere e riconoscere delle strutture con annidamento al centro (Rey&al. 2012). Uno studio più recente che ha coinvolto i macachi ha fatto emergere come queste scimmie potessero apprendere dei patterns che rientravano nell'insieme delle grammatiche sopra-regolari (Jiang&al. 2018). Uno degli aspetti più interessanti legato alla questione della complessità sintattica è stato il tentativo di rintracciare le aree neurali ritenute responsabili dei vari tipi di grammatiche.

Vediamo quali sono alcune implicazioni sul piano neurale della capacità di estrarre sequenza usando le grammatiche artificiali. Studi tra scimmie (tamarine, abbuini, macachi) e uomini rivelano che entrambi sono in grado di apprendere FSG, mentre solo gli umani sono in grado di apprendere CFG. Tuttavia sono state individuate delle specie di uccelli (storni e passeriformi) in grado di discriminare tra FSG e CFG. Aree cerebrali differenti rispondono a FSG e CFG; la corteccia premotoria ventrale e l'opercolo frontale sono attivati

da entrambi i compiti di riconoscimento delle grammatiche, mentre la BA44 viene attivata solo nel riconoscimento delle CFG.

Secondo una ipotesi (Okanoya 2007) la capacità di estrarre una sequenza di suoni avente una struttura più complessa è strettamente connessa con la capacità di apprendimento vocalico. Chi apprende deve prima segmentare il flusso uditivo in *sottoflussi* e poi provare a combinare (merge) il proprio repertorio di suoni in una sequenza che ricalchi il flusso udito. Nel processo di combinazione (merging) i patterns motori ridondanti possono essere integrati. Tale capacità combinatoria, necessaria nel processi di apprendimento vocalico, può essere considerata precorritrice dell'operazione merge del *programma minimalista*. Dato che l'apprendimento vocalico (vocal learning) coinvolge un coordinamento sensori-motorio, deve anche sviluppare un sistema *mirror* per l'imitazione vocale nell'area corticale orofacciale; tale circuito, congiuntamente a un sistema mirror sviluppato in altri domini, si evolverà in un sistema imitativo più generalizzato.

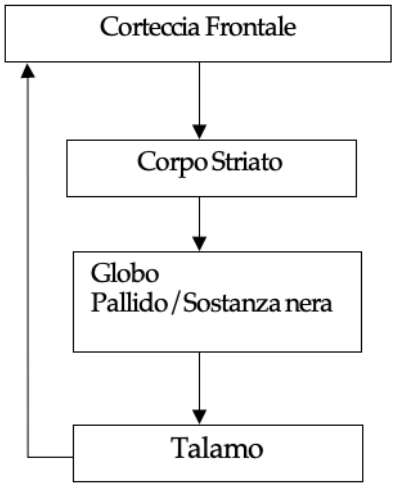
1.2.3 – Strutture Sotto-Corticali

Oltre alle regioni corticali presentate precedentemente, viene riconosciuto un ruolo fondamentale per il Linguaggio anche a particolari strutture sotto-corticali, come i gangli della base e il cervelletto. Queste strutture stabiliscono una serie di connessioni con diverse aree corticali (area premotoria) e sotto-corticali (sostanza nera, talamo) andando a costituire un complesso *circuito corticale-ganglio-corticale* che si ritiene implicato in una serie di funzioni che riguardano il controllo motorio, emotivo e cognitivo in generale (Lieberman 2006).

I gangli della base sono delle strutture cerebrali filogeneticamente molto antiche – risalenti a circa 500 milioni di anni fa – che, oltre a essere presenti in tutto il taxon dei mammiferi, sono condivise con tutto il phylum dei vertebrati (all'interno del quale hanno mantenuto la principale funzione di controllo, di generazione e apprendimento di patterns motori). I gangli della base rappresentano le strutture che hanno garantito il successo

adattivo dei vertebrati, consentendo di adottare una serie di strategie motorie che vanno dalla natazione, alla locomozione e al volo. I gangli della base si sono evoluti per svolgere determinati compiti motori, ma gradualmente sono stati co-optati per altre funzioni e altri compiti. (Stephenson-Jones&al. 2011; Grillner&Robertson 2016).

I gangli della base sono costituiti dal *nucleo caudato* e dal *nucleo lentiforme*, che insieme costituiscono il *corpo striato*. Il *lentiforme* può essere a sua volta diviso in *putamen*, una struttura ricevente input sensoriali da diverse aree del cervello, e in *globo pallido* o *palladio*, che riceve input dal *putamen* e dal *nucleo caudato* e rappresenta la principale struttura di output dei gangli della base. A questa organizzazione di base si vanno ad aggiungere degli altri nuclei sottocorticali fortemente interconnessi con queste aree e che insieme formano il *complesso funzionale dei gangli della base* (Lanciego&al. 2012). Il complesso funzionale dei gangli della base include quindi: putamen, nucleo caudato, globo pallido e insieme di interconnessioni tra sostanza nera e nuclei subtalamici. Il complesso dei nuclei della base invia delle proiezioni complesse verso determinate aree corticali che sono ancora poco chiare. Tuttavia possiamo individuare una organizzazione generale del circuito che si viene a creare tra aree corticali e complesso dei gangli della base.



A questa organizzazione generale fanno riferimento cinque circuiti che connettono varie aree della corteccia frontale al complesso dei nuclei della base (Cummings 1993): 1) un circuito oculomotorio che si origina nella BA8 – che permette l'apprendimento e il riconoscimento di patterns visivi; 2) un circuito motorio che si origina nelle aree motorie supplementari, nella corteccia pre-motoria, nella corteccia motoria e nella corteccia somatosensoriale – tale circuito è fondamentale per l'esecuzione e il controllo dei patterns motori; 3) tre circuiti che si originano nella corteccia prefrontale (corteccia prefrontale dorsolaterale, corteccia orbitale laterale, corteccia cingolata anteriore). Riassumendo, questi circuiti si originano nei lobi frontali, inviano proiezioni alle strutture dello striato (caudato, putamen, e striato ventrale), stabiliscono delle connessioni dallo striato al globo pallido e alla sostanza nera, in seguito vengono inviate delle proiezioni da queste due strutture ai nuclei talamici e infine tornano indietro ai lobi frontali.

Quali sono le operazioni svolte dai gangli della base all'interno di tale organizzazione complessa? È possibile riconoscere principalmente due differenti funzioni di controllo motorio (Marsden&Obeso 1994): 1) la prima funzione riguarda l'esecuzione automatica di movimenti di ruotine, facilitando i movimenti desiderati che si generano nella corteccia e sopprimendo l'attività muscolare indesiderata; 2) la seconda funzione invece riguarda la capacità di intervenire per alterare o interrompere azioni in corso a causa di cambiamenti nella situazione esterna.

La capacità di innescare o interrompere azioni è riconosciuta a tutto il complesso funzionale dei gangli della base; tuttavia è il globo pallido a rappresentare la struttura principale di output in cui è possibile distinguere una via eccitatoria che proietta alla sostanza nera, andandosi poi a connettere con i bersagli corticali, e una via inibitoria che proietta ai nuclei subtalamici. In questo modo il sistema agisce come un dispositivo di sequenziamento, permettendo di alternare segnali eccitatori e inibitori: i canali eccitatori proiettano alla sostanza nera tramite il segmento interno del globo pallido e connettono l'informazione specificata in un generatore di pattern con il bersaglio corticale; il canale inibitorio, tramite un canale di output esterno, proietta al globo pallido e ai nuclei

subtalamici per disconnettere un generatore di pattern. Sia i generatori di pattern motori e sia i generatori di pattern cognitivi – che specificano i sub-movimenti degli atti motori e dei processi di pensiero (regole linguistiche incluse) – sono attivati e inibiti tramite queste due vie.

> "The basal ganglia constitute a sequencing engine that can link routine actions or interrupt an ongoing motor act or cognitive process. The sequencing engine performs in the same way, whether it operates on the motor pattern-generators that are the elements reiterated to form motor acts, or on the cognitive pattern-generators." (Lieberman 2006, p. 355)

Questo tipo di attività svolta dai gangli della base sarebbe il meccanismo neurofisiologico responsabile delle operazioni soggiacenti la sintassi. Tale attività di sequenziamento è caratterizzata da due regole complementari che rendono il funzionamento dei gangli assimilabile a quello di un interruttore: i pattern generati e archiviati – quindi precedentemente appresi – sono connessi/attivati e disconnessi/inibiti ai rispettivi bersagli cerebrali; ciò fa sì che una determinata sequenza venga prodotta per svolgere un certo compito.

L'architettura funzionale dei gangli della base è composta da canali inibitori ed eccitatori i quali rispettivamente inibiscono o attivano i generatori di patterns, connettendoli o disconnettendoli con i vari bersagli corticali. Una sequenza di generatori di patterns motori viene inviata ai circuiti corticali bersaglio, che permetteranno di eseguire una sequenza motoria in cui vi sarà un'alternanza di componenti motorie. Tale meccanismo si verificherà anche per generatori di patterns cognitivi, come la generazione di frasi e la comprensione di enunciati (Lieberman 2006). I gangli della base, inoltre, intervengono 'on-line' durante l'esecuzione di una sequenza motoria in corso di svolgimento, interrompendo il pattern sulla base di input riguardanti cambiamenti nelle condizioni esterne. Rappresentano, quindi, dei *sequenziatori*, dei generatori di sequenze di

patterns motori e cognitivi – linguistici inclusi. Inoltre, sono coinvolti nei circuiti di ricompensa durante l'apprendimento di un compito motorio; sovrintendono all'apprendimento di specifici patterns di azioni.

Quindi, secondo Lieberman, l'operazione che sta alla base della sintassi consiste nella combinazione (attivazione) di elementi precedentemente archiviati – presenti in specifiche aree corticali (elementi fonologici, semantici, etc.). I generatori di patterns motori/cognitivi vengono appresi per svolgere un compito, dopodiché vengono archiviati sotto forma di routine automatizzate. Il putamen sembra essere anche coinvolto in questo processo, in quanto al suo interno sono presenti delle popolazioni di neuroni implicate nei processi di apprendimento. In questo modo lo sviluppo della capacità linguistiche, anche sintattiche, è in una certa misura dipendente, o quantomeno strettamente connesso, con il sistema sensorimotorio.

I gangli della base prendono parte a un circuito corticale-striato-corticale che è soggiacente alla comprensione della sintassi, alla generazione di patterns motori sequenziali, ma anche ad aspetti legati alla regolazione delle emozioni, dell'attenzione e di altri comportamenti. Lieberman sostiene che le regole sintattiche – essenzialmente l'operazione di combinazione ricorsiva – vengono trasferite nello spazio computazionale di memoria di lavoro, che probabilmente coincide con l'area di Broca, e i gangli della base agiscono come interruttori che attivano-disattivano la combinazione di patterns che stanno alla base della sintassi.

Secondo Lieberman la capacità ricorsiva che sta a fondamento della sintassi di tutte le lingue naturali e che consente di generare delle strutture complesse organizzate gerarchicamente, deriva dalla capacità di ripetere, sequenziare e riordinare patterns motori e cognitivi che vedono il circuito creato dai gangli della base e le varie aree corticali come un complesso neurale che, nel corso della filogenesi, ha garantito un successo adattivo.

1.2.4 – L'Ipotesi Periferica

Con l'espressione *ipotesi periferica* – che si deve a Fitch&al. 2016 – intendiamo fare riferimento a quelle posizioni che mettono in rilievo la specie-specificità e l'unicità di quelle strutture corporee implicate nella produzione del linguaggio articolato; posizione principalmente sostenuta da Lieberman in più occasioni (Lieberman 2000; Lieberman 2006). Sebbene l'anatomia di base e la fisiologia della laringe e del tratto vocale umano siano condivisa con gli altri mammiferi e la maggior parte dei principi fisici alla base del linguaggio articolato si applichi a tutti i tetrapodi (Fitch 2018), Lieberman ritiene che la particolare configurazione del tratto vocalico e il conseguente aumento qualitativo dei suoni prodotti sia una caratteristica distintiva della nostra specie.

Le strutture implicate in tale capacità tutta umana vanno dai polmoni – a voler essere generosi – alle strutture della laringe e della cavità orale. Si tratta di componenti ampiamente condivise con altri animali, i quali le sfruttano in maniera analoga per l'emissione di vocalizzi, sebbene non siano in grado di raggiungere il grado di complessità articolatoria che contraddistingue la nostra specie. Ciò che ci fornisce tale capacità è la configurazione assunta da tali strutture.

Procedendo con ordine cominciamo con la laringe: una struttura complessa formata da cartilagine, muscoli e altri tessuti molli. All'interno delle sue strutture cartilaginee troviamo le corde vocali, ovvero delle componenti muscolari che chiudendosi e aprendosi rapidamente svolgono la funzione di valvole per il rilascio del flusso d'aria proveniente dai polmoni. Modulando tale flusso, anche grazie al grado di tensione dei muscoli laringali, le corde vocali permettono di produrre determinate frequenze di suoni. Le strutture sopra-laringali, lingua, labbra e faringe formano il cosiddetto tratto vocalico sopra-laringeo (*supralaryngeal vocal tract*, SVT). Tramite la modificazione dinamica del SVT è possibile modificare ulteriormente i vocalizzi provenienti dalle vie aeree inferiori, producendo e modulando uno spettro di suoni significativamente più ampio rispetto a quello dei nostri cugini primati. Ciò che permette la produzione di tale insieme di suoni

qualitativamente più ampio è la particolare configurazione assunta dalle strutture del SVT. Quest'ultimo è possibile dividerlo in due sezioni: una verticale (SVT_v), che include la faringe; e una orizzontale (SVT_h), che include la cavità orale, la bocca e l'orofaringe. Negli adulti la lunghezza di tali segmenti è in un rapporto di 1:1, con le sezioni disposte a formare un angolo retto. I movimenti della lingua all'interno della cavità orale sono fondamentali, in quanto consentono di produrre 10 cambiamenti nel diametro del SVT fondamentali per produrre le frequenze formantiche delle vocali che caratterizzano il linguaggio articolato: le vocali quantali [a], [u] e la cosiddetta super vocale [i] – quest'ultima rappresenterebbe secondo Lieberman un suono esclusivo derivante dalla configurazione del nostro tratto vocale. Questo tratto acquisisce tale configurazione nel corso dello sviluppo dell'uomo; infatti negli infanti il tratto vocale è simile a quello dei primati e degli altri mammiferi (Lieberman&McCarthy 2007). È tra i 6-8 anni che si raggiunge una configurazione tale da poter produrre lo spettro di vocali quantali; questo grazie a una discesa della lingua nella faringe al di sotto del livello della mascella causando un conseguente abbassamento della laringe. Ulteriore abbassamento della laringe si ha limitatamente ai maschi in età adolescenziale.

Tale attenzione di Lieberman per queste strutture periferiche non deve fare pensare che le strutture cerebrali siano ininfluenti; anzi è proprio a causa della capacità di produrre uno spettro di suoni più ampio che il sistema nervoso deve attuare dei meccanismi di controllo più fine della muscolatura implicata nell'attività fonatoria. Tuttavia nessuna nuova struttura o meccanismo sono richiesti; vengono sfruttati i gangli della base, strutture ben collaudate dall'evoluzione per quanto riguarda i processi di controllo motorio.

Tuttavia a tale posizione riguardo l'unicità della configurazione del SVT nella nostra specie si oppone a più riprese Fitch, il quale sostiene che nelle analisi di Lieberman non si tiene conto del carattere plastico che la muscolatura dell'apparato fonatorio può assumere in altre specie animali, come nei macachi (Fitch&al. 2016), e che renderebbe tali strutture periferiche *pronte* per il linguaggio articolato e in grado di produrre lo spettro vocalico umano. Ciò che in realtà manca a queste specie, secondo Fitch e colleghi, è un adeguato

controllo neurale in grado di coordinare quel complesso gioco di meccanismi costituito dalla respirazione, dalla fonazione e dai movimenti del tratto vocale. L'assenza di tali strutture cerebrali fa propendere gli autori verso una *ipotesi neurale* riguardante l'evoluzione del linguaggio articolato, secondo cui il vero punto di svolta nella capacità articolatoria dei nostri antenati è stata l'acquisizione di un controllo diretto sui muscoli articolatori da parte di aree della corteccia (Fitch 2018).

1.2.5 - L'Ipotesi Neurale o di Kuypers- Jürgens

Secondo l'ipotesi di Kuypers-Jürgens la complessità rappresentata dal controllo motorio del linguaggio articolato richiede delle connessioni dirette tra aeree della corteccia e neuroni motori presenti nel tronco encefalico (Connessioni Cortico-Ambiguali), i quali vanno a innervare i muscoli motori della laringe (Jürgens 2002; Fitch 2010). Inoltre la presenza di tali connessioni dirette sembra essere un prerequisito fondamentale per le specie capaci di apprendimento vocale; in specie distanti, come alcuni passeriformi e l'uomo, tali connessioni sembrano rappresentare un caso di convergenza evolutiva (Fitch&Jarvis 2013).

Queste connessioni si differenziano da un altro tipo di connessioni indirette ampiamente condivise con gli altri mammiferi e che innervano i muscoli dell'apparato fonatorio mettendo in collegamento l'area della corteccia cingolata anteriore, la sostanza grigia periacqueduttale (un struttura mesencefalica) e i neuroni motori del nucleo ambiguo. Tali connessioni sono implicate nelle vocalizzazioni specie specifiche non apprese (*innate calls*). Aspetto interessante che è emerso dallo studio comparato delle connessioni dirette e indirette tra corteccia motoria, sistemi motori subcorticali del tronco encefalico e del midollo spinale in animali come gatti, primati non umani (scimpanzé e macachi) e umani (Jürgens 2002), è che anche negli altri primati erano presenti delle connessioni dirette tra corteccia e muscoli motori ambiguali, che vanno però a innervare i

muscoli facciali responsabili del controllo delle labbra e della mascella. Quest'ultimo aspetto non è da sottovalutare, in quanto, affinché vi sia una comunicazione volontaria che faccia uso di determinate strutture corporee e affinché sia possibile innescare un processo di apprendimento, vi devono essere delle connessioni dirette. Questi primati infatti utilizzano le labbra, la lingua e la mascella per produrre volontariamente vocalizzazioni in assenza di suono, come schiocchi di labbra e di mascella o vibrazioni labiali.

Un'altra potenziale autapomorfia a livello neurale è che l'uomo possiede due regioni per il controllo motorio della laringe, mentre gli scimpanzé ne hanno solo una. La regione ventrale nell'uomo sembra essere omologa a quella degli scimpanzé, mentre quella dorsale, da cui dipartono delle connessioni cortico-motorie dirette verso il tronco encefalico, sembra essere unica della nostra specie. Tuttavia non è sufficiente una capacità di controllo motorio volontario affinché vi sia apprendimento della capacità di produrre un linguaggio articolato. È necessario che vi sia anche una mappatura tra rappresentazione uditiva e output motorio, e questa capacità è consentita dalla presenza di connessioni intracorticali dorsali tra la corteccia uditiva, attraverso la corteccia parietale, e la corteccia motoria – e questo sembra essere un circuito dorsale autopomorfico. Vi sono due fasci di fibre che costituiscono il fascicolo arcuato: 1) un primo fascio sembra supportare il processo di mappatura audio-vocale richiesto per l'apprendimento di parole e si sviluppa relativamente presto; 2) un altro fascio di fibre parallelo al primo matura in seguito e connette la corteccia temporale e parietale con l'area di Broca. Sebbene l'area di Broca sembri supportare la morfologia e la sintassi è possibile che sia emersa nel corso dell'evoluzione tramite duplicazione exaptiva della via vocale-motoria, la quale costituirebbe un pre-adattamento per la sintassi. Entrambe le componenti del fascicolo arcuato sembrano essere delle autopomorfie della nostra specie, ma solo la via interna che si sviluppa prima è direttamente connessa con il linguaggio articolato e l'apprendimento vocale.

Come hanno sviluppato gli umani tali connessioni che sono assenti negli altri primati? Vi è una risposta quasi certa, legata a un pre-adattamento presente nei

mammiferi, che spiegherebbe questa situazioni così peculiare per la nostra specie. La chiave è il tratto cortico-spinale, una via discendente dalla corteccia motoria ai neuroni motori presenti nel midollo spinale. Gli assoni cortico-spinali si generano nei neuroni piramidali nel V strato della neocorteccia (principalmente nella corteccia motoria primaria, ma anche nella corteccia premotoria, nell'area motoria supplementare, nel giro cingolato e nella corteccia somatosensoriale); tale tratto è presente in tutti i mammiferi. Tratto simile è quello rappresentato dalle proiezioni cortico-motorie che costituiscono il tratto cortico-bulbare, le cui proiezioni vanno dalla corteccia motoria a vari nuclei motori del tronco encefalico – presenti nel trigemino (CN V, che controlla la mascella), facciale (CN XII, che controlla le labbra e altra muscolatura facciale), ipoglosso (CN XII, che controlla la lingua) – tutti nuclei del tronco encefalico. Nei primati tutti questi tratti (cortico-bulbare e cortico-spinale) vanno a innervare i neuroni motori che si trovano sopra e sotto i neuroni motori laringali, che si trovano nel nucleo ambiguo (CN X, che contine i neuroni motori del complesso che costituisce il nervo vago – inclusi i nervi laringali). Quindi è possibile che uno di questi tratti o entrambi abbiano fornito i precursori delle connessioni dirette cortico-ambiguali presenti nell'uomo. Dunque il processo di sviluppo soggiacente la crescita assonale e la formazione di sinapsi nel tratto cortico-spinale è stato exaptato per generare delle connessioni cortico-ambiguali che svolgono un ruolo fondamentale nel linguaggio articolato.

È interessante notare come nel circuito corticale-ambiguale sotteso alla capacità di controllo e apprendimento vocale proposto da Jürgens, sarebbero implicate delle componenti del complesso funzionale dei nuclei della base. Queste ultime sembrano essere coinvolte sia nell'elaborazione degli input propriocettivi, dovuti all'esecuzione dei movimenti della muscolatura dell'apparato fonatorio, sia nell'elaborazione degli input uditivi, provenienti dalla corteccia temporale. Inoltre rappresentano dei punti di snodo necessari per l'esecuzione dei programmi motori richiesti. Ciò ci fa riflettere su come *ipotesi periferica*, *ipotesi neurale* e ruolo dei gangli della base non siano delle proposte incompatibili tra loro e anzi rappresentano una adeguata 'chiusura' dei meccanismi coinvolti nella produzione e nell'apprendimento del linguaggio articolato.

1.3 - Basal Ganglia Grammar e Dendrofilia

Fitch, basandosi sulle differenze citoarchitettoniche e di connettività riguardanti le BA44, BA45, BA6 e l'opercolo frontale, avanza due possibili ipotesi complementari riguardo le origini delle capacità linguistiche umane (Fitch 2011).

Secondo l'*Ipotesi dell'Origine Premotoria*, le computazioni soggiacenti la sintassi del linguaggio umano sono in qualche modo connesse con il controllo motorio e la pianificazione motoria. La natura gerarchica delle strutture linguistiche è in qualche modo collegata con la natura gerarchica della pianificazione motoria. In particolare è possibile suggerire che le funzioni premotorie della BA 6 e dell'opercolo profondo frontale – agranulari – rappresentano i precursori delle computazioni caratteristiche del linguaggio, tramite una graduale granularizzazione della materia grigia e tramite rafforzamento delle connessioni pre-esistenti con le altre regioni della corteccia. Cominciando con la BA 44 e continuando con BA 45 vi è stato un graduale ampliamento delle funzioni computazionali astratte dell'area di Broca – che culmina nella BA 45 amodale e granulare.

Altra ipotesi riguarda le possibili origini sociali delle capacità linguistiche umane, ipotesi che mette al centro la visione e i *gaze behavior.* I movimenti oculari richiedono delle funzioni motorie, ovvero delle forti integrazioni intracorticali tra aree visive e aree multimodali. Quando questa dipendenza visiva è combinata con delle intense pressioni sociali, possiamo ipotizzare che le computazioni dei movimenti oculari divennero più astratte e generalizzate rispetto a movimenti che riguardano le gambe o le mani. Come abbiamo visto nei macachi la BA 45B è strettamente legata con i movimenti oculari, mentre

l'altra BA45 A stabilisce delle connessioni corticali a lunga distanza. L'ipotesi è che le computazioni astratte e amodali implicate nel linguaggio trovino come pre-adattamenti o precursori i *gaze behavior* dettati da dinamiche sociali.

Entrambe le ipotesi, oltre a essere complementari, si integrano con una serie di studi che vanno in direzioni simili e che mettono in rilievo come aspetti sensorimotori, visivi, pragmatici e sociali possano aver svolto il ruolo di precursori e di preadattamenti alla capacità sintattica umana (Fitch&al. 2010; Stobbe&al. 2012; Westphal-Fitch&al. 2012; Seyfarth&Cheney 2016). Questo complesso di aree in stretta interazione tra loro permette di combinare una serie di informazioni multimodali, consentendo così la generazione di strutture gerarchiche. Sebbene la BA6 e l'opercolo profondo frontale si siano evoluti in quanto aree dedicate alla pianificazione motoria e la controllo motorio (in grado di costruire patterns motori gerarchici), in seguito sono stati co-optati per produrre un circuito generale e amodale che, congiuntamente al fascicolo arcuato, è in grado di svolgere un ruolo computazionale simile al ruolo svolto da Unify o Merge. Tali meccanismi sarebbero in atto durante l'ontogenesi favorendo l'acquisizione del linguaggio.

Differenti studi confermano il ruolo del *giro inferiore frontale sinistro* (Area di Broca) nell'elaborare frasi con una sintassi complessa. L'IFG è un importante punto di snodo (Hub) all'interno del network neurale implicato nell'elaborazione di strutture sintattiche complesse. Uno studio di (Schenker 2010) ha messo in evidenza come nell'uomo le dimensioni delle regioni che caratterizzano l'IFG (definite dalla loro citoarchitettonica) rispetto a quelle degli scimpanzé sono più grandi di 6.6 volte per quanto riguarda la BA44, invece di 6 volte per quanto riguarda la BA45. Invece l'area visiva V1 del cervello umano è grande solo 1.4—1.8 volte in più rispetto a quella degli scimpanzé. Sembra dunque che la IFG è la regione del cervello umano che si è maggiormente espansa. Inoltre, oltre a queste aree incredibilmente espanse, vi è anche un'espansione della connettività garantita dal fascicolo dorsale arcuato relativamente agli altri primati (Rilling&al. 2008).

Da questi risultati è possibile ipotizzare che sia proprio tale configurazione ed espansione dell'IFG a rappresentare un prerequisito per l'emergere delle capacità

sintattiche umane, rappresentando quella *pila di memoria/stack* in grado di fornire le capacità sopra-regolari che caratterizzano la sintassi umana (Fitch 2014; Fitch&Friederici 2012). Qualsiasi circuito sia coinvolto deve essere multimodale (visivo e uditivo) sia in input che in output (deve cioè consentire sia la generazione che il riconoscimento di patterns sopra-regolari). Se tale capacità sopra-regolare è dovuta all'aumento delle capacità di una grammatica a stati finiti, con l'aggiunta di una forma di memoria specifica, dal punto di vista dell'elaborazione neurale dovremmo aspettarci una distinzione tra grammatiche sopra-regolari e grammatiche regolari.

Le capacità sintattiche umane possono essere divise in due componenti:

1) Le capacità sintattiche, paragonabili a un sistema a stati finiti, con una capacità di memoria a lungo termine che può immagazzinare diversi elementi e diverse operazioni su questi elementi (combinazioni). Tali tipi di capacità computazionali sono proprio quelle richieste dalla fonologia umana. Studi comparativi dimostrano che certe computazioni su questo livello della gerarchia delle grammatiche sono condivise con altre specie; infatti la capacità di elaborare strutture regolari doveva essere presente nel nostro comune antenato con gli scimpanzé;

2) La capacità sopra-regolare della sintassi umana è uno stato derivato della nostra linea di discendenza. Tale capacità ci permette di elaborare diversi tipi di regolarità e di strutture rispetto ai sistemi a stati finiti – come le grammatiche specchio, ma anche come le grammatiche più complesse in cui vi sono delle corrispondenze a lunga distanza o strutture gerarchiche su più livelli.

A queste due distinzioni corrispondono due ipotesi presente da (Fitch 2018): 1) l'ipotesi della continuità fonologica pone l'uomo in continuità con le strutture e le funzioni presenti in altri animali; 2) l'ipotesi della dendrofilia asserisce come la nostra specie sia caratterizzata da una capacità computazionale sopraregolare assente in altre specie.

Ipotesi della Continuità Fonologica:

> "humans share the processing capabilities required to deal with regular-level sequential processing, and thus phonology, with other animals, and these shared capabilities are implemented in homologous neural processing algorithms and circuitry." (Fitch 2018, p.72)

Ipotesi della Dendrofilia:

> "[…] humans have the ability and proclivity to precess input in a hierarchical fashion, requiring supra-regular computational capabilities that are either less developed or entirely absent in other animal." (Fitch 2018, p.70)

Quali sono le basi neurali che conferiscono quest'ultima capacità? E quali sono state le modificazioni evolutive che hanno portato a tale capacità sintattica sopra-regolare?

Secondo la *Basal Ganglial Grammar* (Lieberman 2006) la capacità ricorsiva umana – che viene ritenuta al centro della sintassi – è da ricondurre a circuiti cortico-striato-corticali e deriverebbe da meccanismi di regolazione del controllo motorio. Tale circuito rappresenterebbe un sistema che collega differenti parti del cervello.

> "It is surely the case that certain brain regions as well as bodily structures such as the vocal cords and the space above the vocal cords evolved to enhance production and recognition of vocal sounds. It is also evident that the portions of the brain known as the basal ganglia were already able to help the cortex regulate and recognize sequences of motor acts. The interaction of basal ganglia with the motor, sensory, and prefrontal areas of the cortex may have led to a generalized capability of detecting sensorimotor sequences, a kind of "basal syntax." Were that the case, a syntax-based true language may have arisen as an invention based on these already evolved capabilities." (Edelman 2006, p.64)

L'attività dei gangli della base è fondamentale all'interno di quel circuito che regola il controllo motorio e la cognizione. Il sequenziamento dei gangli della base può essere descritto tramite due regole (attivazione e inibizione). I gangli della base operano come se fossero degli interruttori; i patterns generati che vengono archiviati sono successivamente connessi (attivati) e disconnessi (inibiti) verso i bersagli corticali. L'architettura funzionale dei gangli della base include i canali inibitori ed eccitatori i quali o (A) inibiscono o (B) attivano i generatori di patterns, disconnettendoli o connettendoli alle aree corticali bersaglio. Una sequenza di pattern motori può essere quindi inviata ai circuiti corticali bersaglio inibendo le sotto-componenti motorie richieste e attivando nuove componenti motorie.

Le sequenze di pattern motori sono acquisite sia negli animali sia nell'uomo per svolgere determinati compiti e vengono stoccate (memorizzate) in routine automatizzate. Dato che le strutture neurali che supportano questi circuiti di regolazione motoria e del linguaggio si sovrappongono, non vi è ragione di supporre che le operazione neurali che avvengono nel cervello differiscano per la sintassi e per il controllo motorio. Le regole sintattiche vengono trasferite nello spazio computazionale della memoria di lavoro (probabilmente nell'area di Broca) e i gangli della base funzionano come meccanismo di switching (interruttore) che attiva e inibisce i pattern che costituiscono le regole della sintassi. In animali distanti dall'uomo i gangli della base, in quanto generatori di patterns motori, contribuiscono alla sopravvivenza della specie. La capacità di produrre comportamenti motori adattivi è un aspetto fondamentale nell'evoluzione e i gangli della base, da questo punto di vista, rappresentano un dispositivo in grado di regolare le sequenze motorie affinché venga generato un linguaggio articolato.

Potremmo a questo punto avanzare l'ipotesi secondo cui la FLN non è una facoltà indipendente, ma una proprietà che emerge dall'interazione di diverse facoltà non sintattiche della FLB (incluso apprendimento vocale) – ma anche non legate alla FLB. Secondo tale ipotesi la FLN è una facoltà, una proprietà emergente da interazioni che riguardano la FLB (Okanoya 2007). Se una CFG è caratterizzata dalla ricorsione, un

automa connesso con una pila di memoria (push-down automaton) dovrebbe essere in grado di utilizzare tale grammatica. Un push-down automaton è in grado di riconoscere stringhe appartenenti a una grammatica del tipo 2 della gerarchia di Chomsky e può produrre stringhe che hanno caratteristiche delle CFG. In termini biologici una pila di memoria è simile a una memoria di lavoro (memory performance), spesso usata nella navigazione spaziale degli animali, e la struttura biologica implicata in tale meccanismo è l'ippocampo. Invece un automa a stati finiti può essere implementato da un *loop cortico-gangliare* (cortical-basal ganglia loop). In questo modo il sistema nervoso dei vertebrati dispone di abbastanza strumenti per implementare una grammatica context-free.

1.4 - Sulla Ricchezza dello Stimolo

Alla luce di quanto esposto finora emergono diversi indizi ed ipotesi riguardo le basi biologiche della facoltà di linguaggio, che mettono in risalto il ruolo di meccanismi, processi di acquisizione e strutture fortemente connesse con il sistema sensori-motorio. La capacità di estrarre pattern da sequenze acustiche fin dai primi mesi (Friederici); la possibilità di riconoscere e apprendere patterns a partire dalle interazioni sociali; il ruolo che l'apprendimento di un linguaggio articolato con il complesso insieme di movimenti articolatori facciali e il controllo a livello neurale richiesto, sono tutte delle possibili *fonti* a cui l'individuo attinge nel corso dell'ontogenesi per sviluppare quelle che sono le sue capacità sintattiche. Questa 'batteria' di strutture conferisce alla nostra specie le capacità di estrarre, apprendere e produrre pattern da una serie di input multimodali che vanno dal fonatorio, all'uditivo, dal motorio, al visivo, fino a includere interazioni complesse che rimandano al contesto sociale. Tutti questi indizi sembrano suggerire che da una prospettiva ontogenetica gli stimoli a cui è sottoposto il bambino fin dai primi mesi, siano abbastanza ricchi da poter fare emergere quella capacità sintattica che caratterizza l'uomo. Con il prosieguo dello sviluppo le capacità linguistiche aumenteranno anche grazie a una maggior padronanza dei vari sistemi, dovuta alle interazioni.

Uno degli argomenti che viene spesso presentato a favore dell'innatezza su basi genetiche della facoltà di linguaggio, riguarda l'incredibile velocità con cui un bambino acquisisce la capacità di apprendere la propria lingua nativa. Contrariamente, invece, alla difficoltà con cui un adulto apprendere una seconda lingua. Se però consideriamo il fatto che un'adulto che apprendere una seconda lingua è esposto per meno tempo allo stimolo (con una media di due ore a settimana per trenta settimane otteniamo sessanta ore in un anno e trecento ore in cinque anni) mentre un bambino che apprendere la propria lingua nativa è esposto per molto più tempo allo stimolo (con una media di circa dodici ore al giorno per sette giorni a settimana, per cinquantadue settimane all'anno si ottiene la cifra di 4368 ore in un anno) (Lombardi Vallauri 2004). Se a questo aggiungiamo che le fonti da cui il bambino può estrarre i patterns, che utilizzerà per strutturare la sua capacità sintattica, non sono esclusivamente di natura linguistica, ma anche motoria, sociale e pragmatica, allora lo stimolo a cui è sottoposto non sembra poi così tanto povero.

Sebbene non abbiamo fornito, almeno al momento, alcuno scenario evolutivo su come possa essere insorta la capacità di linguaggio umano, ci troviamo di fronte a un insieme di meccanismi e strutture corporee ampiamente condivise con altre specie e soprattutto con i nostri 'parenti' più prossimi. Non necessariamente bisogna formulare scenari in cui l'emergere di una nuova struttura o una mutazione a livello genetico siano da ritenere i fattori scatenanti per l'insorgere di una nuova capacità. L'Evoluzione 'preferisce' sfruttare il materiale di cui già dispone. Il nostro organismo durante l'ontogenesi presenta strutture e meccanismi che sono il risultato di una traiettoria evolutiva specifica della nostra specie, ma caratterizzata da vincoli che derivano dalla nostra storia filogenetica di primati, di mammiferi e di vertebrati.

1.5 – La nostra Teoria dell'Evoluzione del Linguaggio dipende dalla nostra Teoria dell'Evoluzione

Parafrasando (Jackendoff 2010), la teoria dell'evoluzione del linguaggio che adottiamo dipende da quella che è nostra teoria del linguaggio. Sarebbe il caso di aggiungere che la nostra teoria dell'evoluzione del linguaggio dipende da quella che è la nostra teoria dell'evoluzione.

Come abbiamo visto (Berwick&Chomsky 2016) ritengono che l'emergere della facoltà di linguaggio sia dovuta a delle mutazioni in qualche genere regolatore che ha causato un ricablaggio nel sistema nervoso portando che ha reso possibile l'operazione Merge.

> "We argue that most of the ingredients for human language were antecedently in place. Existing cortical circuits were repurposed. Small genomic changes then led to relatively large cognitive effect […]" (Berwick&Chomsky 2016, p. 111)

I cambiamenti genomici e gli effetti a cascata sull'organizzazione cerebrale da essi causati possono quindi determinare l'emergere repentino dal punto di vista evoluzionistico di una nuova capacità cognitiva, nel nostro caso della facoltà di linguaggio e nello specifico dell'operazione Merge, così come asseriscono (Fisher&Ramus 2009):

> "[…] it is unlikely that such a new cognitive capacity could have evolved overnight thanks to a single mutation. Even if it is truly new in a cognitive sense, it is likely to be much less novel in biological terms. For instance, a change in a single gene producing a signaling molecule (or a receptor, channel, etc.), could lead to creating new connections between two existing brain areas. Even an altogether new brain area could evolve relatively simply by having a modified transcription factor prenatally define new boundaries on the cortex, push around previously existing areas, and create the molecular condition for a novel form of cortex in Brodmann's sense: still the basic six layers, but with different relative importance, different patterns of internal and external connectivity, and different distributions of types of neurons across the layers. This would essentially be a new quantitative variation within a very general construction

plan, requiring little new in terms of genetic material, but this area could nevertheless present novel input/output properties that, together with the adequate input and output connections, might perform and entirely novel information-processing function of great importance to language." (Ramus&Fisher 2009, p.865)

Né Berwick&Chomsky né Ramus&Fisher asseriscono che vi sia un *gene per il linguaggio,* ma che vari cambiamenti genetici che si siano accumulati nel corso dell'evoluzione e che qualcuno di questi 'lievi' cambiamenti genetici possa aver portato alla formazione di nuove connessioni o di una nuova area cerebrale.

"Even if the ultimate form of that brain area tuns out to require many genetic changes, there is no necessity that all the changes coevolved simultaneously. Once the area is delineated, further genetic changes could progressively shift its boundaries and refine its cellular makeup and thus its information-processing capabilities. […] Dramatic effects can be obtained by small changes in the way the construction plan is laid out." (Ramus&Fisher 2009, p. 865)

Se andiamo a vedere le modificazioni che hanno condotto alle peculiarità genomiche proprie della *condizione umana* (Pääbo 2014), che emergono dal confronto tra Dna di sapiens e Dna delle due specie estinte a noi più vicine (Neanderthal e Denisoviani) , ci troviamo di fronte alla seguente situazione: 1) vi sono circa 31,389 posizioni nucleotidiche del genoma dell'Homo sapiens che differiscono da quelle del neanderthal o del denisoviano; in questi ultimi i nucleotidi sono presenti allo stato ancestrale mentre nel sapiens si trovano in uno stato derivato; 2) di queste posizioni nucleotidiche, 3,117 si trovano in regioni regolatorie e di questi nucleotidi 32 si trovano in probabili siti di splicing (un complesso fenomeno che interessa il pre-mRna che avremo modo di introdurre nel terzo capitolo) mentre 96 coinvolgono gli amminoacidi che formeranno 87 proteine (Pääbo 2014, p.219-220); 3) all'interno di queste 87 proteine, ve ne sono cinque interessate dai cambiamenti negli amminoacidi che le costituiscono (CASC5, KIF18A,TKTL1, SPAG5,

VCAM1) e che, sebbene non sia ancora chiaro quali siano gli esiti funzionali derivanti da tali modificazioni, sembrano essere implicate in aspetti peculiari dello sviluppo della corteccia del sapiens. Oltre a questi geni, vi è un gene il quale è stato ritenuto maggiormente implicato nelle capacità linguistiche; stiamo parlando del gene FOXP2, il quale codifica per un fattore di trascrizione che retroagisce sul filamento di Dna andando a regolare l'espressione di altri geni. In particolare è stato rilevato (Pfenning&al.2014) che il gene FOXP2 va a bersagliare il gene SLIT1, un gene implicato nella guida assonale di determinate aree motorie (nello specifico le aree della corteccia motoria che controllano i movimenti laringali) implicate in quel circuito corticale-ganglio-corticale a cui facevamo riferimento in precedenza. Aspetto interessante è che il gene FOXP2 ha subito due variazioni da quando il sapiens si è separato dai neanderthal e dai denisoviani, il che potrebbe fare pensare a un suo stretto coinvolgimento nell'evoluzione della capacità di articolare e di apprendere un linguaggio vocale (Maricic&al. 2012).

A queste posizione che cercano di rintracciare le cause dell'emergere della facoltà di linguaggio in una qualche mutazione riguardante il livello genetico, vengono contrapposte altre ipotesi più classiche.

Secondo (Pinker&Bloom 1990) il linguaggio in quanto tratto complesso è il risultato della selezione naturale, così come per altri tratti come la capacità di ecolocazione o l'occhio. La selezione naturale viene ritenuto l'unico meccanismo in grado di spiegare l'origine di questi tratti complessi. Contrariamente alle posizione exattive di Chomsky e Gould, secondo cui il l'origine del linguaggio sarebbe stato l'effetto collaterale di altri processi o meccanismi, come l'aumento delle capacità cerebrali dovute a un variazione che ha interessato la crescita e la struttura.

La teoria evoluzionistica standard basata sulla selezione naturale può spiegare come un tratto o una caratteristica si distribuisce in una popolazione o può rappresentare un vantaggio adattivo, tuttavia non dice niente su come sia possibile arrivare alla formazione di nuove specie o l'emergere di nuovi tratti o caratteristiche (problemi che invece sono posti al centro della biolinguistica evoluzionistica dello sviluppo).

Ciononostante Pinker&Bloom ritengono la selezione naturale come un meccanismo in grado di spiegare l'evoluzione di un tratto; il che ci dice molto su quella che è la teoria evoluzionistica di riferimento. Criticando l'ipotesi exattiva questi autori ritengono che la selezione naturale sia l'unico meccanismo in grado di spiegare la complessità adattiva presentata da alcuni tratti che possiamo descrivere come dei sistemi complessi composti da diverse parti tra loro interagenti e la cui funzione è legata allo svolgimento di una funzione. È addirittura assurdo che delle leggi generali di crescita e forma possano dare origine a un occhio funzionante, in quanto effetto collaterale della crescita o dell'organizzazione di un'altra parte corporea.

> "Natural selection - the retention across generation of whatever small, random modifications yield improvements in vision that increase chances of survival and reproduction - is the only physical process capable of creating a functioning eye, because it is the only physical process in which the criterion of being good at seing can play a causal role. As such, it is the only process that can lead organisms along the path in the astronomically vast space of possible bodies leading a body with no eye to a body with a functioning eye." (Pinker&Bloom 1990, p. 710)

Allo stesso modo il linguaggio viene ritenuto un sistema complesso specializzato (per finalità comunicative) che si è evoluto tramite selezione naturale.

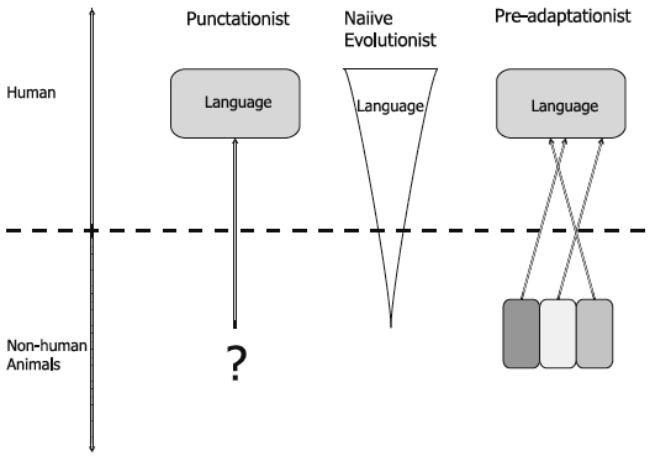
> "Language show signs of complex design for the communication of propositional structures and only explanation for the origin of organs with complex design is the process of natural selection" (Pinker&Bloom 1990, p. 726)

Ulteriore problema, contenuto implicitamente a quanto abbiamo detto finora, è rappresentato dalle origini del linguaggio; ovvero se vi sono degli antecedenti o precursori da cui si sia potuta evolvere questa facoltà. Tale problema è stato

formulato da Derek Bickerton (1990) e chiamato *Paradosso della Continuità* secondo cui se il linguaggio si è evoluto da un sistema pre-esistente, allo stato attuale non sembra individuabile in natura alcun sistema che ha le caratteristiche e la complessità tali da cui si sarebbe potuto evolvere.

> "Language must have evolved out of some prior system, and yet there does not seem to be any system out of which it could have evolved." (Bickerton 2009, p.35)

Lo schema seguente (tratto da Fitch 2012) esprime quelle che sono le varie formulazioni riguardanti l'origine del linguaggio. La prima posizione è quella *puntuazionista* secondo cui il linguaggio sia emerso come una nuova facoltà che non ha dei precursori in altre facoltà o capacità. L'*evoluzionismo ingenuo* è quella posizione secondo cui il linguaggio deriverebbe da un graduale aumento e miglioramento di capacità preesistenti (come il linguaggio gestuale o la capacità di vocalizzazione). Infine la posizione *preadattamentista* si basa sull'ipotesi che la facoltà di linguaggio sia una capacità multicomponenziale, in cui i vari fattori che la compongono sono stati interessati da dinamiche evoluzionistiche separate, e che dall'exattamento di queste capacità si sia origina la facoltà di linguaggio per come la conosciamo noi.



Fitch 2012

Sebbene interrogarsi sulle origini della facoltà di linguaggio sia un aspetto importante e fondamentale in una indagine biolinguistica, il nostro interesse è legato non principalmente agli aspetti funzionali e ai possibili vantaggi evoluzionistici derivanti, ma alle strutture e ai meccanismi generativi a esse soggiacenti. Per diverso tempo la biolinguistica ha fatto riferimento alla selezione naturale come unico meccanismo in grado di spiegare l'evoluzione delle forme biologiche. Tuttavia la portata esplicativa della selezione naturale si limita a quelli che sono i vantaggi del possedere una determinata funzione o di come una capacità si diffonda all'interno di una popolazione di organismi. Non ci niente invece di quelli che sono i meccanismi soggiacenti allo sviluppo e alla trasmissione dei caratteri. La Biolinguistica evoluzionistica dello sviluppo si presenta come approccio che mira a indagare proprio quelli che sono i meccanismi generativi intrinseci agli organismi e responsabili per l'emergere delle varie forme.

Capitolo 2 - Quale Teoria dell'Evoluzione?

2.1 - EvoDevo: l'arrivo del più adatto

Abbiamo concluso il capitolo precedente presentando alcune posizioni all'interno dell'ambito bio-linguistico che riconoscevano nella selezione naturale il meccanismo in grado di spiegare l'insorgere della facoltà di linguaggio. Tuttavia abbiamo asserito come tale meccanismo non svolge un ruolo causale nella generazione di una certa caratteristica, piuttosto determina la diffusione di un certo tratto sulla base di quelli che sono i vantaggi adattivi- funzionali derivanti dal suo possesso. La rilevanza della selezione naturale è fuor di dubbio, tuttavia si limita a mantenere, a stabilizzare le forme o le innovazioni, ma non svolge alcun ruolo nella loro *generazione*. Secondo la vulgata evoluzionistica, le popolazioni di organismi presenterebbero delle variazioni fenotipiche individuali ereditabili e la cui origine è casuale, che forniscono ai vari individui una capacità di sopravvivenza differenziale rispetto a quelle che sono le loro condizioni di esistenza (Mayr 1982). Il fatto che si faccia riferimento al cambiamento casuale per spiegare la variazione delle forme, è indicativo dell'ignoranza dei meccanismi che ne stanno alla base.

> "[…] la selezione naturale scruta di giorno in giorno, di ora in ora, in tutto il mondo, qualsiasi variazione, anche la più leggera, rifiutando ciò che è cattivo e conservando ed accumulando quel che è buono: lavorando silenziosamente e

> insensibilmente, tutte le volte ed ovunque se ne dia l'occasione, al perfezionamento di ciascun essere vivente in rapporto alle sue condizioni di vita organiche ed inorganiche." (Darwin 1859, p.)

Tuttavia è lo stesso Darwin nell'introduzione all'Origine delle Specie a dire come la selezione naturale sia il meccanismo principale, ma non il meccanismo esclusivo, che sta alla base della discendenza con modificazioni. Ciò che manca all'interno dell'opera di Darwin è una presentazione dei meccanismi che stanno alla base della variazione e dell'eredità. Sebbene il quinto capitolo dell'*Origine delle Specie* sia dedicato alle leggi della variazione, in più occasioni nel corso della sua opera ammette lo stato carenziale in cui versano le scienze naturali in riferimento a questi due fenomeni.

> "Le leggi che governano l'eredità sono del tutto sconosciute". (Darwin, 1859, p. 204)

> "Nei capitoli precedenti, parlando delle variazioni – così comuni e multiformi nei viventi allo stato domestico ed in minor grado in quelli allo stato di natura – mi sono espresso come se fossero dovute al caso. Naturalmente si tratta di un'espressione assolutamente scorretta che, però, serve a far capire chiaramente la nostra ignoranza delle cause di ciascuna variazione particolare." (Darwin 1859, p. 279)

La selezione naturale non è una forza creatrice, ma agisce sulle variazioni presentate dagli organismi, permettendo che determinati tratti e innovazioni si diffondano nella popolazione; tuttavia non ci dice niente sui meccanismi generativi che stanno alla base della variazione e dell'innovazione (Wagner, A. 2014). Tale situazione era nota tanto a Darwin quanto ai suoi successori, come Hugo de Vries che nel suo testo *Species and Varieties*

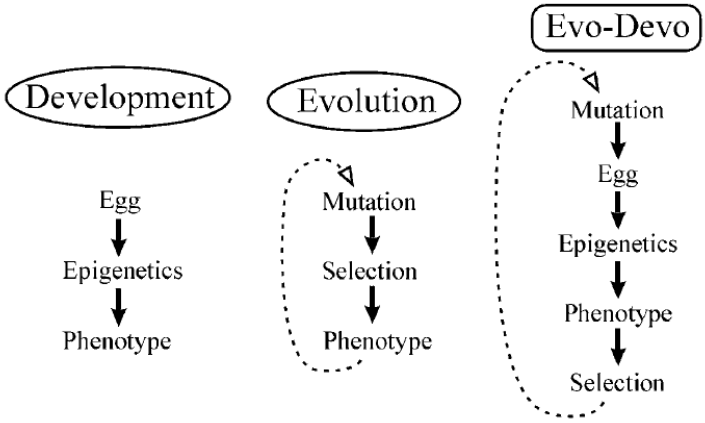
conclude con la frase "*Natural selection may explain the survival of the fittest, but it cannot explain the arrival of the fittest*" (de Vries 1905, p. 825-826).

Apparentemente questa situazione sembra sbloccarsi con la sintesi tra pensiero evoluzionistico darwiniano e teoria dell'ereditarietà mendeliana. È tra gli anni 20 e 40 del novecento che si arriva alla 'formulazione' della *Sintesi Moderna,* in grado di spiegare le origini delle variazioni presentate dagli organismi come riconducibili a variazioni genetica casuali. Il *Consenso Evoluzionistico* derivante dalla Sintesi Moderna descrive i processi evolutivi come cambiamenti nelle frequenze delle varianti geniche all'interno di una popolazione. La Teoria Evoluzionistica Standard (Standard Evolutionary Theory) derivante aveva quindi come capisaldi: le nuove variazioni sono il risultato di mutazioni geniche casuali; il Dna è l'unico mezzo dell'ereditarietà; la selezione naturale è l'unica causa dell'adattamento. Tuttavia la Sintesi Moderna ha considerato lo sviluppo come una *black-box.* La Sintesi Moderna ha 'inscatolato' lo sviluppo preferendo concentrarsi su dinamiche popolazionistiche e sul livello genetico. La biologia evoluzionistica dello sviluppo nasce dall'esigenza di riconsiderare il ruolo dello Sviluppo all'interno della Teoria dell'Evoluzione e riconsiderare la possibilità che i processi e i meccanismi che caratterizzano lo Sviluppo possano essere intesi come delle cause evoluzionistiche, che qualora sottoposte a cambiamenti e modificazioni possono produrre come risultato dei cambiamenti sul piano fenotipico.

Ciò che manca è il ponte tra variazione genetica e variazione fenotipica; tale ponte mancante all'interno del neoDarwinismo è rappresentato dallo sviluppo. l'espressione della variazione è strutturata dallo sviluppo (Waddington 1957, p. 294). Problema fondamentale è che la Sintesi Moderna ha ridotto il fenotipo all'azione causale del genotipo – i geni causano i tratti fenotipici – trascurando il ruolo dei processi di sviluppo – quest'ultimo trattato come una sorta di black box. Nel paradigma neo-darwiniano il fenotipo è visto come un epifenomeno di dinamiche, processi e meccanismi che interessano i geni e le popolazioni; lo sviluppo era inteso come quella struttura nascosta all'interno della mappa tra genotipo-fenotipo, un'astrazione formale che traduceva i valori

del genotipo in valori del fenotipo (Pigliucci 2007). Le basi genetiche sono concepite come cause prossime che determinano la forma del fenotipo e i processi evolutivi sono concepiti come cause ultime che guidano la selezione di certi fenotipi; da una parte abbiamo la genetica molecolare, dall'altra la genetica delle popolazioni (Pigliucci 2010). All'interno di questo panorama, dove si colloca lo sviluppo? Tra le cause prossime o le cause ultime? Risposta interessante è quella che considera lo sviluppo come un ponte di collegamento tra cause prossime e cause ultime. Da una parte abbiamo i geni, che costituiscono il genotipo, dall'altra abbiamo strutture, funzioni e comportamenti che costituiscono il fenotipo dell'organismo. Segue la domanda: in che relazione sono tra loro genotipo e fenotipo? Non possiamo ridurre la relazione tra queste due dimensioni a un semplice rapporto uno-a-uno; dobbiamo fare chiarezza su quella *Black Box* che unisce genotipo e fenotipo. Il problema consiste nell'esplicitare al meglio questo percorso. Dobbiamo definire genotipo e fenotipo, al di là della semplice formulazione *insieme di tutti i geni di un organismo* e *insieme di tutte le caratteristiche di un organismo*.

Quali componenti e processi collegano genotipo e fenotipo? La risposta semplice e immediata è lo *Sviluppo*, i processi e i meccanismi di sviluppo. Quale ruolo per i geni? Lo schema tratto da (Hall 2003), illustra come vengono concepiti evoluzione e sviluppo nella sintesi moderna e come l'EvoDevo si presenti come approccio in grado di integrare i meccanismi che caratterizzano Ontogenesi e Filogenesi.



Hall 2003

La struttura esplicativa e i problemi scientifici posti dall'Evo-Devo – principalmente i patterns e i processi di evoluzione fenotipica e in particolar modo il problema dell'innovazione. L'aspetto rivoluzionario dell'EvoDevo è il carattere inclusivo nei confronti di spiegazioni riguardanti l'evoluzione fenotipica.

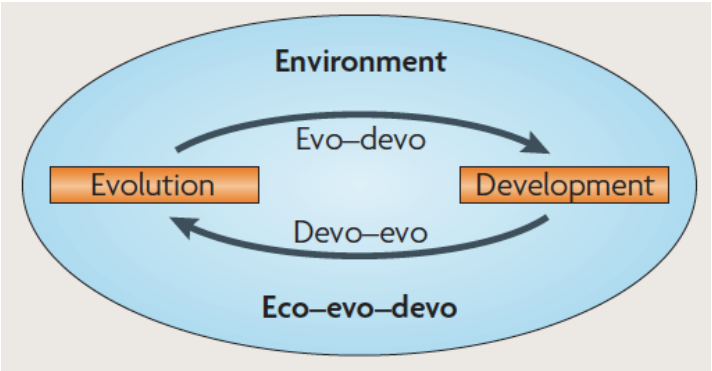
Cosa dobbiamo intendere quindi per Biologia Evoluzionistica dello Sviluppo? Forniamo qualche definizione operativa che ci possa fungere da 'bussola', sebbene nel corso della trattazione ci renderemo conto che non si tratta di un panorama teorico omogeneo.

> "[…] For Evolutionary Develpmental Biology (EDB or 'evo-devo') is not merely a fusion of the fields of developmental and evolutionary biology, the grafting of developmental perspective into developmental biology. EDB strives to forge a unification of genomic, developmental, organismal, population and natural selection approaches to evolutionary change. It draws from development, evolution, population, molecular and systematic biology, but has its own set of questions, approaches and methods." (Hall 1999, p. XV)

> "Evolutionary Developmental Biology (evo-devo) seeks to discern how the mechanisms of development effect evolutionary change and stasis, how changes in development generate evolutionary novelty, how development might constrain certain phenotypes from arising, and how developmental mechanisms themselves evolve. Evolutionary developmental biology links genetics and evolution via the agency of development. Because development connects genotype and phenotype, heritable changes in development can yield new phenotypes that can be retained through natural selection. […] Evolutionary developmental biology is both a synthesis

between evolutionary and developmental biology and an ongoing negotiation between these two disciplines." (Gilbert&Burian 2003, p. 61)

L'EvoDevo non rappresenta una semplice unione di discipline o metodologie provenienti da ambiti diversi, ma una disciplina caratterizzata dalle proprie domande e dal proprio apparato concettuale, che tuttavia è ancora in cerca della propria identità (Müller 2008; Minelli 2010). Si tratta di una sintesi tra biologia evoluzionistica, principalmente incentrata sullo studio delle funzioni, e biologia dello sviluppo, che prende in considerazione prevalentemente le forme e i processi di costruzione che caratterizzano gli organismi. Sintesi che però necessita di un apparato concettuale 'nuovo'; un nuovo modo di studiare i cambiamenti evolutivi, un nuovo modo di guardare i fenomeni inerenti il livello genetico e i processi che caratterizzano il Sistema di Sviluppo degli organismi, che *rimetta* al centro la morfologia, intesa per molto tempo come semplice esito di dinamiche e processi soggiacenti ritenuti più fondamentali (Minelli 2003). L'EvoDevo mette al centro i rapporti tra Ontogenesi e Filogenesi, nel tentativo di spiegare come i cambiamenti evoluzionistici possano nascere da modificazioni che interessano i processi di sviluppo degli organismi.



Müller 2007a

L'EvoDevo è caratterizzato da diverse '*agende*' caratterizzate da una serie di domande e prospettive specifiche, che tuttavia insieme costituiscono la cornice concettuale

di fondo di questa nuova disciplina/sintesi (Müller 2007a). Ad esempio approcciarsi allo studio dell'evoluzione e dello sviluppo da una prospettiva EvoDevo significa interrogarsi sull'origine del sistema di sviluppo, su come questo si sia evoluto e quali modificazioni nei processi che lo caratterizzano hanno contribuito all'evoluzione. Invece la prospettiva DevoEvo prende in considerazione come lo sviluppo possa modificare la temporalità e la direzionalità delle variazioni fenotipiche, di come possa contribuire al mantenimento di caratteristiche morfologiche all'interno di una linea di discendenza (il fenomeno dell'omologia) e di come possa causare l'emergere di novità evoluzionistiche. Potremmo dire che l'EvoDevo è una Sintesi in continua espansione, come testimonia il fatto che vi sia un crescente interesse nei confronti del ruolo svolto dall'ambiente sia durante l'Ontogenesi sia durante la Filogenesi (Eco-Evo-Devo). L'ambiente non consiste semplicemente in una fonte di pressioni adattive che vengono sottoposte agli organismi, come nel panorama classico, ma rappresenta una componente fondamentale con cui il sistema di sviluppo è in stretta interazione e che contribuisce a guidare, istruire e determinare alcune caratteristiche fenotipiche degli organismi (Gilbert&Epel 2009).

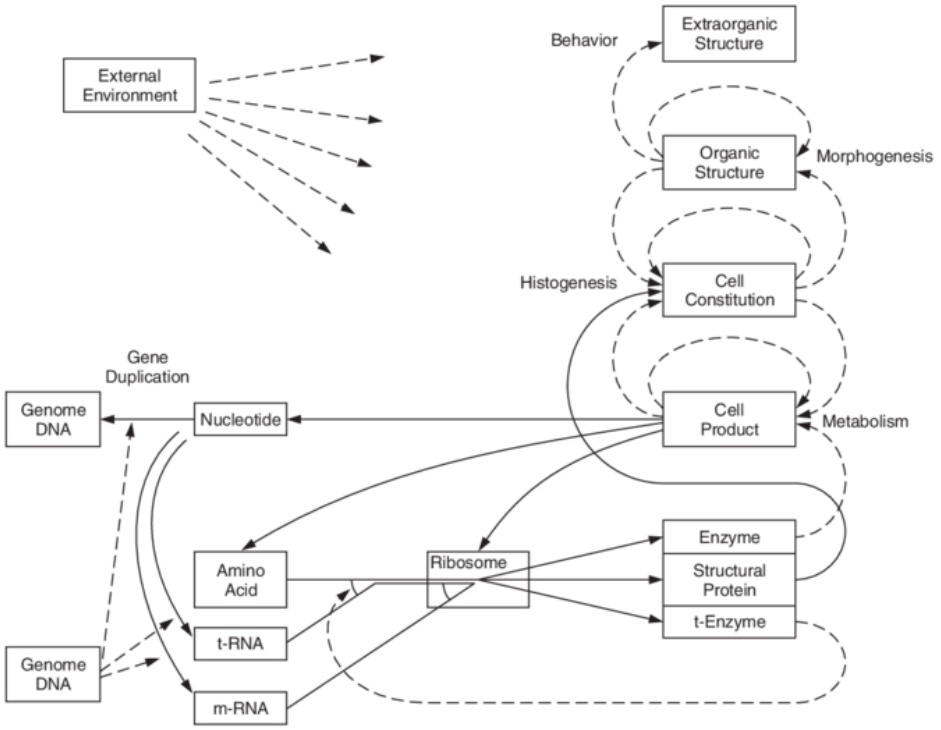
Per l'EvoDevo i fenotipi non sono da intendere come il risultato di processi evolutivi guidati principalmente da cambiamenti genetici interni e forze evoluzionistice esterne – selezione naturale e drift genetici – ma sono concepiti come luoghi in cui si integrano una serie di meccanismi (dal molecolare all'epigenetico, dal fisiologico all'ambientale). I patterns e i processi di cambiamento fenotipico sono il risultato della combinazione di diversi meccanismi causali che interessano scale organizzative e temporali diverse.

Da un punto di vista storico l'evodevo si presenta come un paradigma che cerca di spiegare diversi aspetti connessi con l'evoluzione del fenotipo, che la teoria neo-darwiniana ha relegato nella Black-box dello sviluppo. Ad esempio quelli che sono i fenomeni sottesi alla variazione dei tratti morfologici - vincoli ed evolvibilità (Oster&Alberch 1982; Maynard-Smith&al. 1985), oppure spiegare i rapidi cambiamenti di forma che emergono dalle tracce fossili e l'origine dei tratti non adattivi (Gould&Eldredge

1977; Gould&Lewontin 1979). E soprattutto l'origine dell'organizazione morfologica (omologia, bodyplans, novelty).

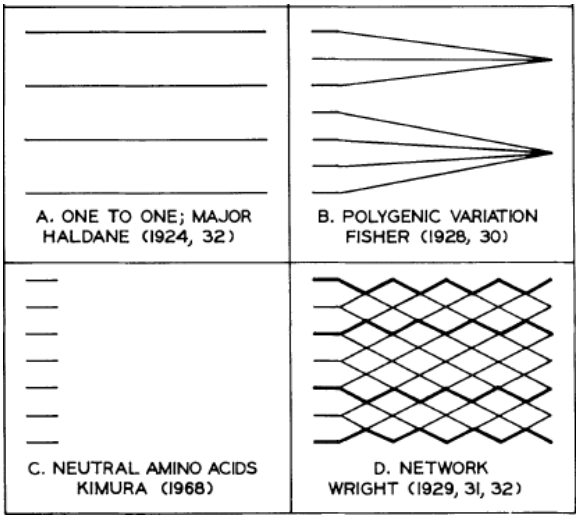
Le fondamenta dell'EvoDevo sono da ricercare nella genetica dello sviluppo (Laubichler 2010), che ha fornito una nuova cornice teorica basata su tre "scoperte": 1) la conservazione di geni hox e di altri fattori di trascrizione a livello genetico; 2) la logica regolatoria strutturata dei sistemi di sviluppo, che consisteva in dei networks di regolazione genica; 3) e la presenza di un numero limitato di geni strutturali negli organismi superiori. Per comprendere l'evoluzione fenotipica bisogna comprendere a) in cosa consiste questo toolkit genetico dello sviluppo, b) la natura della regolazione genica durante lo sviluppo.

Tuttavia sebbene lo Sviluppo sia stato negletto all'interno della Sintesi Moderna è doveroso citare il caso di Sewell Wright, che tra gli 'architettti' della Sintesi è stato probabilmente quello che più si è interessato di indagare la complessità dei fattori che concorrono a produrre il fenotipo degli organismi a partire dal repertorio genotipico. Come possiamo notare dall'immagine che schematizza quello che Wright chiama *Sistema di Sviluppo Interattivo* (Wright 1968, p.58), la concezione dello sviluppo che traspare è estremamente articolata, in cui vengono presi in considerazione diversi processi e meccanismi fisiologici, includendo anche influenze ambientali.



Wright 1968

Quella di Wright non è affatto una prospettiva da sottovalutare; anzi rappresenta una concezione estremamente attuale (Alberch 1991). La costruzione di un organismo e la relazione che è possibile stabilire tra geni e tratti morfologici è il risultato di una serie complessa di interazioni che riguarda molteplici fattori che si distribuiscono su più livelli. Ogni fase dello sviluppo, che costituisce il *Sistema Interattivo,* è dipendente dalla serie di processi che l'hanno preceduta, ovvero dall'azione locale di geni e da altri eventi che hanno interessato la linea cellulare che costituirà il tratto o l'organismo in questione. É inoltre importante rilevare la complessità delle interazioni che avvengono nell'ambiente interno dell'organismo, che tra l'altro sono aperte su più livelli alle influenze provenienti dall'ambiente esterno (Wright 1934). La relazione tra geni e caratteri - la mappa tra genotipo e fenotipo - non è ben rappresenta dal modello semplicistico 1:1, oramai superato da tempo, né dal modello in cui un carattere è determinato dall'azione di più geni (variazione poligenica); ma da una intricata rete di rapporti multifattoriali e pleiotropici che collegano geni e caratteristiche fenotipiche. In figura (Wright 1980) possiamo vedere i vari modi in cui è stata espressa la relazione tra geni (lato sinistro dei vari riquadri) e fenotipo (lato destro).



Wright 1980

Riteniamo che la descrizione migliore di quello che è il processo di Sviluppo che caratterizza gli organismi e della relazione che lega genotipo e fenotipo, provenga proprio dal contesto della Sintesi Moderna; il che dovrebbe fare riflettere sulle pretese rivoluzionarie avanzate all'interno dell'EvoDevo da parte di alcuni proponenti.

Come abbiamo fatto riferimento in precedenza l'EvoDevo è un panorama tutt'altro che unitario e omogeneo. Da una prospettiva generale l'EvoDevo cerca di spiegare i cambiamenti evoluzionistici in termini di cambiamenti che riguardano lo sviluppo, ovvero indagare i rapporti che legano Ontogenesi e Filogenesi. Tuttavia questo fa sì che il modo in cui viene concepita l'Ontogenesi determinerà il modo di concepire la Filogenesi. Riteniamo che questo sia un punto fondamentale da mettere in rilievo e che rappresenta il filo conduttore che attraversa trasversalmente questa nostra trattazione.

Ciò porta all'individuazione di più approcci e modi di concepire tanto l'Evoluzione quanto lo Sviluppo. Vi sono approcci più legati alla genetica molecolare e che affondano le proprie radici nella scoperta dei geni hox e dei meccanismi genetici regolatori. Da questa prospettiva lo sviluppo delle forme consiste appunto nell'espressione differenziale, controllata da diversi meccanismi che fanno parte di un network di regolazione genica, e di conseguenza l'evoluzione delle forme dipenderà da modificazioni in questo complesso macchinario (Davidson 2001; Carroll 2005). Vi sono altri approcci più legati a concezioni *strutturaliste* o che fanno riferimento alla *teoria dei sistemi auto-organizzati*. Questi tendono a mettere in risalto il ruolo dell'organismo inteso come sistema complesso organizzato, caratterizzato da leggi morfogenetiche e principi generativi di auto-organizzazione, che interagendo con l'ambiente esterno determinano i cambiamenti evoluzionistici sulla base dei principi di organizzazione interna dell'organismo (Kauffman 1993; Goodwin 1994). Altri ancora ritengono che, oltre alle dinamiche che interessano il livello genetico, siano da prendere in considerazione quell'insieme di *processi epigenetici* - che secondo una certa tradizione rappresenterebbero propriamente il sistema di sviluppo (Waddington 1957) - che caratterizzano sia i processi di espressione e regolazione genica sia i processi morfogenetici che interessano il livello cellulare e tissutale, andando a configurare dei

complessi circuiti di feedback che coinvolgono più livelli di organizzazione (Newman&Müller 2003). Infine un approccio che viene considerato da alcuni come estremista è quello della *Teoria dei Sistemi di Sviluppo* che avremo modo di presentare più nel dettaglio nel terzo capitolo (Oyama 2000; Oyama&al. 2001).

Questa è una brevissima panoramica parziale esemplificativa della varietà di approcci presenti all'interno di questa nuova Sintesi, la cui complessità va ben oltre una semplicistica tassonomia di posizioni (Callebaut&al. 2007). Qualora volessimo proporre una definizione il più inclusiva possibile di EvoDevo, potremmo intendere con tale espressione *qualsiasi approccio che miri ad indagare i rapporti tra Ontogenesi e Filogenesi, e nello specifico che riconduce i cambiamenti che si verificano nel corso della Filogenesi come dipendenti dai cambiamenti che si verificano nel corso delle Ontogenesi*. Questa formulazione, sebbene possa fare pensare a quella fase *aurorale* dell'EvoDevo riconducibile alle opere di Karl von Baer e di Ernst Haeckel (Gould 1977), ha il vantaggio di non essere incentrata su alcun livello di organizzazione o meccanismo in particolare; ciò permette di considerare di volta in volta il contributo causale di vari fattori, distribuiti su più livelli di organizzazione, all'interno del processo di generazione della forma. Le variazioni che interessano i fattori e i processi di sviluppo comportano delle variazioni nell'Ontogenesi degli organismi, da cui dipenderà quella *discendenza con modificazioni* (delle forme) di cui parlava Darwin.

2.2. - IL PROBLEMA DELL'ONTOGENESI DELLE FORME

La questione della priorità delle *funzioni sulle forme* o delle *forme sulle funzion*i, ovvero se abbiano la priorità, rispettivamente, le capacità funzionali legate alle condizioni di esistenza degli organismi o se sia piuttosto l'organizzazione morfologica a dettare quelle che saranno le possibilità funzionali, è riconducibile alla controversia ottocentesca tra George Cuvier e Etienne Geoffroy Saint-Hilaire. Controversia che non si è mai sopita nel corso del pensiero

biologico ed è stata portata avanti dalla biologia evoluzionistica, per quanto riguarda il primato delle funzioni, e dalla biologia dello sviluppo, per quanto riguarda il primato della forma. L'EvoDevo ambisce a essere una sintesi tra queste due logiche, riunendo la frattura tra forme e funzioni (Minelli 2003).

> "The main battle-ground of these two opposing tendencies is the problem of the relation of function to form. Is function the mechanical result of form, or is form merely the manifestation of function or activity? What is the essence of life - organisation or activation?" (Russell 1916, p. v)

La tensione tra Forma e Funzione, riportata da Edward Russell, riguardava la contrapposizione tra pensiero morfologico trascendentale e pensiero evoluzionistico funzionale, che imperversava agli inizi del secolo scorso. Tale contrapposizione è tutt'altro che superata, anzi, ha attraversato indenne il '900 portando alla contrapposizioni in termini moderni tra *approccio adattamentista* e *approccio strutturalista* (Amundson 2005). Questi due approcci stanno alla base, rispettivamente, del pensiero della Sintesi Moderna, secondo cui sono le popolazioni di individui ad evolvere sotto la 'guida' di modificazioni riguardanti la distribuzione di geni e la spinta di pressioni adattive dovute alla Selezione Naturale, e della nuova Sintesi tra Biologia Evoluzionistica e Biologia dello Sviluppo, in cui sono sì le popolazioni ad evolvere, ma sotto la spinta di variazioni Ontogenetiche individuali che riguardano più livelli di organizzazione (dal genetico al comportamentale). Quindi oggetto da prendere in considerazione per capire i cambiamenti evoluzionistici sono le Ontogenesi che rispecchiano l'organizzazione dei sistemi di sviluppo interni all'organismo. Tanto la variazione quanto la stabilità delle caratteristiche degli organismi sono da ricondurre ai loro processi Ontogenetici, che vanno a determinare l'insieme delle forme possibili su cui poi andrà ad agire la selezione naturale (Alberch 1991).

Ulteriore problema legato all'ontogenesi delle forme ha radici ancora più profonde rispetto a quello che riguarda la contrapposizione tra Forma e Funzione, ed è quello legato alla contrapposizione tra Preformismo ed Epigenesi.

Anche in questo caso, una contrapposizione riconducibile al XVI secolo, ma le cui radici affondano fino ad Aristotele, si ripresenta all'interno del dibattito biologico contemporaneo; in particolar modo, in quelle posizioni che tendono a concepire il materiale genetico come depositario dell'informazione e delle istruzioni necessarie per la costruzione dell'interno organismo.

Riportiamo le parole di una delle figure legate all'origine della 'rivoluzione' EvoDevo in ambito genetico, Walter Gehring, e che ben presentano in maniera esplicita delle posizioni *preformiste.*

> "Genomic DNA contains three kinds of basic information: (1) genetic information, which is passed on from generation to generation; (2) a precise developmental program, according to which an organism develops and functions; and (3) historical information, reflecting the evolution of the organism. How the linear information, stored in the sequence of the nucleotides in the DNA, is translated into the three-dimensional structure of an organism (or into four dimensions if we also include time as an additional dimension) is the enigma of developmental genetics." (Gehring 1985a, p. 243)

Secondo queste prospettive, non solo il Dna conterrebbe le informazioni sotto forma di programma necessario allo sviluppo e al corretto funzionamento di un organismo, ma con la trasmissione di tale informazione nel corso delle generazioni quella che viene trasmessa è anche l'informazione filogenetica, ovvero la storia delle modificazioni che tale programma ha subito nel corso delle generazioni. Le regole e le istruzioni specie-specifiche da cui dipende la costruzione del piano corporeo dei vari

organismi risiederebbero nel DNA delle varie specie; riducendo così in ultima analisi l'evoluzione della forma a evoluzioni genetiche (Carroll 2006).

Implicito – non così tanto – a queste metafore è il pensiero che i geni controllino sia lo sviluppo sia la conseguente morfologia (fenotipo) degli organismi (Nijhout 1990). Il genoma conterrebbe l'insieme di istruzioni necessarie per lo sviluppo, comprese le tempistiche entro cui un determinato gene deve attivarsi, controllando così ogni aspetto dell'espressione spaziale e temporale dei geni. Le modificazioni subite da questo programma di espressione e controllo differenziale, nel corso dell'evoluzione, hanno portato alla varietà di forme biologiche che possiamo osservare in natura. I geni e i loro prodotti sono visti come i principali agenti della differenziazione e il controllo dell'espressione genica è vista come la forza che guida il progressivo cambiamento nello sviluppo. Questa concezione dello sviluppo e dell'evoluzione è stata indicata con il nome di *Preformismo Rappresentazionale*, in quanto non si fa più riferimento all'intero organismo che sarebbe presente *pre-formato* nella sua interezza all'interno dell'ovulo o dello sperma, ma la morfologia dell'organismo sarebbe contenuta, rappresentata sotto forma di istruzioni e programmi all'interno del genoma (Moss 2002b; Robert 2004). Vedremo nella sezione dedicata ai *Network di Regolazione Genica* le entità e i processi a cui fanno riferimento i sostenitori di questa concezione.

Gli approcci gene-centrici che caratterizzano alcune prospettive EvoDevo si possono ritenere in continuità con la tradizione della Sintesi Moderna; ovvero, concentrandosi esclusivamente, o in maniera prevalente, sulla complessa architettura del genoma non fanno altro che mantenere o ricacciare lo sviluppo all'interno di una *black-box*. Inoltre il problema non consiste solo nell'appiattire tutti i processi e i fenomeni biologici, che avvengono ai livelli di organizzazione superiori, sul livello genetico, ma implica il non tenere conto del fatto che ogni livello ha delle dinamiche autonome che tuttavia necessitano di essere *integrate* all'interno della complessa rete di interazioni che costituiscono il *sistema di sviluppo* (Müller&Newman 2003; Callebaut&al. 2007). Se vogliamo indagare come le forme abbiano origine e tramite quali meccanismi vengano

modificate, producendo quella *discendenza con modificazioni* di cui parlava Darwin, dobbiamo indagare ogni aspetto che contribuisce allo sviluppo e non ricondurre tutto il peso causale su di un solo livello di organizzazione biologica.

Cercare di capire l'Evoluzione e lo Sviluppo degli organismi significa indagare i processi e i fenomeni soggiacenti la stabilità, la variazione e la discontinuità delle forme nel corso delle varie generazioni e della Filogenesi. I concetti di novità e omologia che andremo a trattare ci saranno d'aiuto per indagare queste tematiche e al tempo stesso saranno degli indicatori della complessità concettuale e della varietà di posizioni che caratterizzano l'EvoDevo.

2.3 - Novità e Omologia

Cominciamo con introdurre questi due concentti che interessano l'organizzazione biologica degli organismi fornendo delle definizioni operative. Nel prosieguo della trattazione, soprattutto nelle tre sezioni successive, prenderemo in considerazione alcune formulazioni specifiche e 'parziali' che questi concetti hanno ricevuto all'interno dell'approccio EvoDevo. Sebbene questi due fenomeni siano presenti anche nella tradizione del pensiero biologico precedente, all'interno dell'EvoDevo hanno assunto un ruolo centrale anche perché da essi dipendono, o sono comunque collegati, altri concetti cruciali per comprendere l'organizzazione, lo sviluppo e l'evoluzione delle forme (come ad esempio i concetti di *body-plan*, di *modularità* e di *evolvibilità*).

Possiamo procedere definendo in maniera preliminare l'*omologia* e la *novità evoluzionistica* come due concetti relazionali, in quanto rimandano a una prospettiva comparativa. Nel caso dell'*omologia* avremo che un tratto o una caratteristica morfologica di un organismo appartenente a una specie è in continuità - seppure con qualche

variazione - con le caratteristiche o tratti di organismi appartenenti ad altre specie; nel caso della novità evoluzionistica invece noteremo una situazione di discontinuità.

In realtà dietro la semplicità di queste formulazioni c'è tutta la problematicità riassunta dall'espressione 'seppur con qualche variazione'. Che tipo di variazioni permettono di stabilire una relazione di omologia o di discontinuità (novità evoluzionistica) tra tratti appartenenti a specie differenti? Quindi primo aspetto problematico riguarda la qualità dei cambiamenti, delle variazioni che interessano e separano organismi di specie diverse.

Altro problema è rappresentato dai luoghi su cui agisce la variazione, ovvero così come ci possono essere delle variazioni che interessano diversi livelli di organizzazione biologica (dal genetico al cellulare, dal tissutale, al sistemico, fino ad arrivare al comportamentale, includendo tutti i vari processi, meccanismi ed entità coinvolte), allo stesso modo i concetti e i fenomeni di omologia/novità attraversano trasversalmente ogni livello di organizzazione biologica. Tale problematicità è indicativa della complessità delle relazioni causali che sussistono tra i vari livelli di organizzazione biologica (Striedter&Northcutt 1991) che può portare a chiedersi se il concetto di omologia sia un retaggio della tradizione concettuale passata con scarsa applicabilità al giorno d'oggi (Wake 1999).

Questo significa che non è detto che l'individuazione di una omologia o di una novità su di un livello di organizzazione biologica implichi una omologia o novità sui livelli di organizzazione superiore o inferiore rispetto al livello considerato. Inoltre, concentrandoci su quello che è un livello di organizzazione privilegiato, ovvero il morfologico, non è detto che omologhi morfologici debbano avere dei meccanismi o processi generativi a esso soggiacenti omologhi. Detto in altri termini non è detto che strutture omologhe debbano esse controllate da geni omologhi, così come viceversa (de Beer 1971; Müller 2003). Allo stesso modo non è detto che una novità morfologica debba emergere dall'introduzione di un nuovo elemento o processo all'interno di un certo livello di organizzazione, ma anzi, così come diverse formulazioni suggeriscono, le novità

evoluzionistiche emergono dalla ricombinazione di tratti o componenti pre-esistenti (West-Eberhard 2003; Minelli 2003).

A questo punto cerchiamo di conferire maggiore profondità ai nostri concetti, cominciando con l'introdurre la prima formulazione del concetto di omologia che proviene direttamente dalla tradizione morfologica ottocentesca e nello specifico è Richard Owen a fornire una definizione nel glossario presente al termine della sua opera *Lectures on Comparative Anatomy* (1843):

> "HOMOLOGUE. (Gr. *homos*, like; *logos*, speech) The same organ in different animals under every variety of form and function." (Owen 1843, p. 379)

Questa definizione di *omologia* fa riferimento esclusivamente al piano morfologico degli organismi - d'altronde Owen era un celebre morfologo - ed è interessante notare come tale nozione non sia semplicemente una relazione di *similarità*, ma di *uguaglianza*. Infatti due caratteri omologhi sono *lo stesso organo* (*The same organ*) presente in due organismi diversi, nei quali possono assumere varie forme e svolgere anche funzioni diverse. Esempio lampante è rappresentato dagli arti dei tetrapodi, che in diversi organismi come nelle balene, nei pipistrelli, negli uccelli e nell'uomo hanno assumono una varietà di forme e di funzioni pur rimanendo lo stesso tratto. Nella concezione di Owen si potevano indicare questi organi come *lo stesso tratto* in quanto facevano riferimento per la loro organizzazione in un *archetipo ideale* che rappresentava la forma di cui queste sono delle variazioni (Minelli 2016). Quindi per omologia, secondo questa accezione morfologica, dovremmo intendere una relazione di equivalenza tra caratteri presenti in organismi diversi e prescindendo dalla forma e dalla funzione che svolgono. Tuttavia ciò che manca in questa concezione è una prospettiva temporale, una prospettiva evoluzionistica.

All'interno dell'*Origine delle Specie,* Darwin giustificò quella che lui ribattezzò *unità di tipo* chiamando in causa un'*unità nella discenza*; con ciò intendeva dire che il fatto che organismi diversi presentassero stessi organi, sebbene modificati nelle forme e nelle funzioni, è dovuto alla condivisione di un antenato (Hall 1994). Questa formulazione del concetto di omologia trova ampia applicabilità nelle ricostruzioni delle relazioni filogenetiche che prendono in considerazione i tratti di vari organismi e li mettono in relazioni con gli antenati condivisi (Patterson 1982).

Possiamo quindi distinguere in via preliminare tra: 1) un concetto di *omologia ideologico o trascendentale*, secondo cui due caratteri sono ritenuti omologhi in quanto corrispondono al piano corporeo archetipico, dove per archetipo dobbiamo intendere un modello di riferimento astratto secondo il quale vengono costruiti i corpi dei vari organismi; 2) dall'altra abbiamo il concetto di *omologia filogenetico o storica* che cerca di spiegare la presenza di un tratto simile/uguale in due organismi differenti facendo riferimento alla discendenza da un antenato in comune (Patterson 1988)

In aggiunta a queste formulazioni, possiamo individuare, all'interno dell'EvoDevo, una nuova formulazione di omologia:

> "A homolog (or homologous structure) […] is a heritable semiautonomous unit of the phenotype that gains its individuality with respect to the rest of the body by its unique developmental organization and has been acquired only once in the history of the group of animals possessing this character. However, not all aspects of the developmental pathway are equally relevant. Only those features of the develomental system that cause a restriction in the possible genetic variation (i.e. developmental constraints) matter at all." (Wagner 1989, p. 1169)

All'interno di questa formulazione di omologia, chiamata *omologia biologica,* vengono definiti due tratti o caratteristiche come omologhe se condividono un insieme di vincoli di sviluppo causati dall'azione locale di meccanismi auto-regolatori che sovrintendono alla differenziazione degli organi. L'intento di quest'ultima accezione del

concetto di omologia è quella di spiegare i meccanismi generativi soggiacenti l'origine o l'evoluzione di caratteri morfologici. L'evoluzione degli organismi è strettamente connessa all'origine, alla costruzione e alla stabilizzazione di questi *blocchi di costruzione* morfologica, i quali possono essere soggetti a variazioni in quelli che sono i meccanismi generativi a essi soggiacenti (Müller&Wagner 1996).

Per quanto riguarda la nozione di *novità evoluzionistica* la situazione non è meno problematica. Volendo fornire delle definizioni generali possiamo indicare come *novità* un tratto fenotipico che è nuovo nella composizione o nel contesto di espressione relativamente a un tratto ancestrale (West-Eberhard 2008, p. 198); oppure, ancora, come *una nuova struttura qualitativa con un'origine discontinua* (Müller 1990, p. 101). Tuttavia la formulazione che coglie meglio la problematicità della nozione è quella fornita da Müller&Wagner, che prenderemo come riferimento nel corso della trattazione.

> "A morphological novelty is a structure that is neither homologous to any structure in the ancestral species nor homonomous to any other structure of the same organism." (Müller&Wagner 1991, p. 244)

In conclusione di questa sezione, possiamo asserire che data la problematicità rappresentata dalle nozioni di omologia e novità, riteniamo utile adottare un *approccio fattoriale* o *combinatorio* allo studio di tale fenomeni. Secondo questo approccio nuove strutture consistono in una ricombinazione di vecchi elementi e quindi la questione novietà-omologia sarebbe meglio descrivere come un continuum di processi e fenomeni (Minelli 1998; West-Eberhard 2003).

> "[…] I believe that evolutionary novelties stand out as completely new features only if we arbitrarily decide to select a given set of traits as a unit for which we cannot trace a global homology to the features present in the relevant ancestor we have chosen as term of comparison. […] I do not share the widespread perspective in

comparative biology according to which in analyzing an organism's structure we can recognize a hierarchy of objectively identifiable homologues. Instead, I favour a factorial approach to homology according to which all novelties are seen as a mixture of conserved features and novel elements to be disentangled before submitting them to analysis." (Minelli 2010, p. 220)

Come avremo modo di vedere, ci sono alcune posizioni che individuano i meccanismi soggiacenti l'emergere delle novità evoluzionistiche, nonché il mantenimento degli omologhi lungo certe linee di discendenza, all'interno di complessi network di regolazione genica (Carroll 2006; Davidson 2006). Altri ritengono responsabili dell'emergere delle novità una varietà di meccanismi che si distribuiscono su più livelli di organizzazione.

2.3.1 - Genetic Regulatory Network, GRN

In questa sezione andremo a presentare alcune delle posizioni di una delle correnti che caratterizzano l'EvoDevo e che sicuramente è quella che ha avuto più successo, sia dal punto di vista sperimentale sia dal punto di vista divulgativo. Le origini di questa particolare prospettiva sono da rintracciare nella tradizione della genetica molecolare e nello specifico nella scoperta di un particolare gruppo di geni, i geni homebox. Prima di proseguire presentiamo alcune posizioni teoriche che riteniamo problematiche, in quanto presentano una 'narrazione' di ciò che si deve intendere per Evoluzione e Sviluppo eccessivamente appiattita sul livello genetico.

"If morphological diversity is all about development, and development results from genetic regulatory programs, then is the evolution of diversity directly related to the evolution of genetic regulatory programs? Simply put, yes. But to understand how

diversity evolves, we must first understand the genetic regulatory mechanisms that operate in development." Carroll&alii (2006)

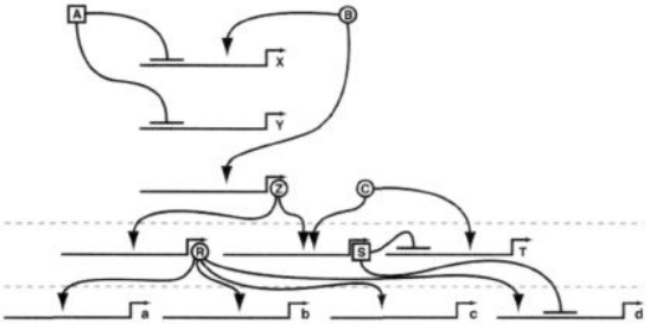
"Lo sviluppo della forma dipende da attivazione e inibizione di geni in diversi momenti e parti dell'embrione nel corso dello sviluppo. Le differenze di forma si generano da cambiamenti evolutivi nell'area e nel momento in cui questi geni sono utilizzati, in particolare nei geni che governano il numero, la forma o le dimensioni di una struttura." (Carroll 2006, p. 12)

"Questo DNA regolatorio contiene le istruzioni per costruire l'anatomia, e i cambiamenti evolutivi in questo DNA portano alle diversità della forma."(Carroll 2006, p. 13)

Queste tre citazioni riassumono perfettamente quello che in precedenza abbiamo chiamato *Preformismo Rappresentazionale*, ovvero quella concezione secondo cui all'interno del genoma e del Dna sarebbero contenuti, rispettivamente, il programma di controllo dello sviluppo e le istruzioni eseguite da questo programma. Aspetto interessante è che non si fa riferimento a nuovi geni strutturali da ritenere responsabili delle diverse forme, ma a fenomeni regolatori tramite cui dall'inibizione e dall'attivazione di certi geni si ottengono determinati risultati morfologici. Questo processo di attivazione e inibizione è effettuato da un'insieme di geni, la cui scoperta ha rappresentato per alcuni l'avvio del programma di ricerca EvoDevo.

Si tratta dei *geni omeotici,* i quali sono caratterizzati da una sequenza di 180 nucleotidi (chiamata *omeobox*) la quale codifica una porzione (composta da 60 amminacidi e chiamata *omeodominio*) importante di quello che sarà il prodotto proteico; tale porzione svolge un ruolo importante all'interno dei un fattori di trascrizione, consentendo al gene omeotico di riconoscere particolari sequenza di Dna, regolandone di conseguenza i pattern di attivazione (Carroll 2006). La logica regolatoria di questi geni è presentata nella figura seguente (Carroll 2006, p. 124), in cui abbiamo una serie di geni regolatori (indicati

con le lettere maiuscole) i quali svolgono il ruolo di attivatori (lettere all'interno dei quadrati) o di inibitori (lettere presenti all'interno dei cerchi) che agiscono su degli interruttori presenti lungo le sequenze nucleotidiche di geni strutturali. Lo schema riportato è una forma semplificata del complesso gioco regolatorio che si verifica durante lo sviluppo e che prevede la formazione di estese reti di geni regolatori (*genetic regulatory network*).

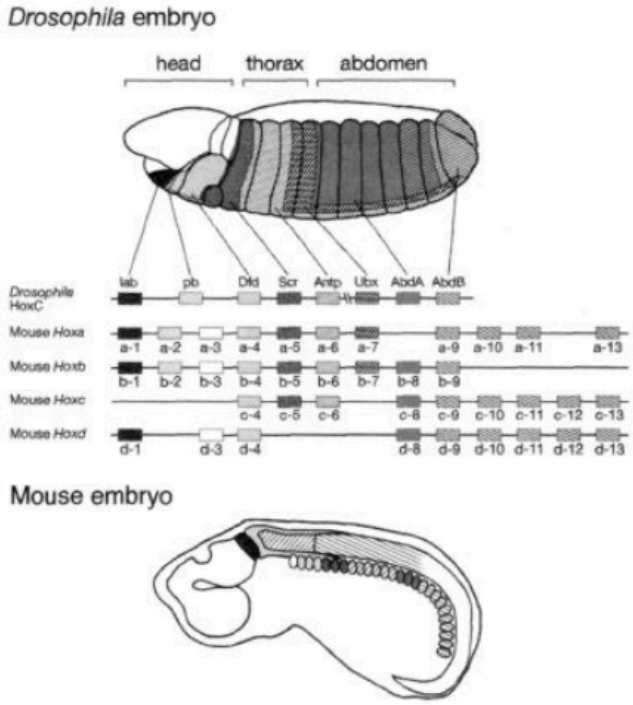


Carroll 2006

In che modo il macchinario regolatorio rappresentato da questo network di geni è in grado di spiegare la costruzione delle forme? La differenziazione e il patterning di un qualsiasi tessuto o parte corporea richiede l'attivazione di centinaia di geni, la cui espressione è controllata da estesi *networks regolatori*. Nel corso dello sviluppo assistiamo a un'attivazione differenziale di geni, la cui espressione in momenti e luoghi specifici dello sviluppo permette la costruzione di specifiche parti corporee. I *geni omeotici* svolgono il ruolo di interruttori, che in un complesso gioco combinatorio, che avviene in momenti e tempi specifici dello sviluppo e che può variare da specie a specie, attivano e disattivano geni bersaglio. Da questa attivazione/disattivazione differenziale dipenderebbe la costruzione della varietà di strutture e forme che caratterizzano i vari organismi. Senza tali strumenti regolatori l'espressione genica sarebbe relativamente uniforme nelle varie parti che costituiscono l'organismo e i patterns corporei sarebbe molto limitati e poco stabili.

Gli aspetti fondamentali per capire la centralità e il ruolo rivoluzionario attribuibile a questi geni sono: 1) contrariamente da quello che si aspettavano gli scienziati, la diversità morfologica degli organismi non dipende dal numero o da geni specifici contenuti all'interno del genoma; 2) è possibile ricondurre la diversità delle forme all'azione dei geni regolatori; 3) tanto l'*omeodominio*, quanto la sequenza codificante (*omeobox*) sono ampiamente condivisi (omologhi) all'interno del regno animale. Tale condivisione arriva al punto che i geni *ey*, *Small eye* e *Aniridia* - appartenenti rispettivamente alla drosofila, al topo e all'uomo - implicati nella formazione dell'occhio, presentano una percentuale di similarità del 90% all'interno dell'omeodominio (Halder&al. 1995).

Tale forma di omologia, che interessa i geni implicati nei circuiti regolatori che sovrintendono la formazione di determinati tratti, prende il nome di *omologia profonda* (Shubin&al. 2009). A differenza dell'omologia morfologica, che secondo Shubin e colleghi riguarda la similarità delle forme in organismi diversi dovuta alla discendenza da un comune antenato, l'*omologia profonda* implica una continuità dal punto di vista storico/ evoluzionistico, nonostante sul piano morfologico si possano avere degli esiti diversi; come nel caso degli occhi dei vertebrati e degli invertebrati. La nozione di *omologia profonda* rimanda a un circuito genetico regolatorio condiviso da diversi animali e utilizzato per la costruzione morfologica delle caratteristiche. La nozione di *omologia profonda* prevede anch'essa una continuità evolutiva, sebbene non sia evidente dalle morfologie degli organismi, ma fa riferimento a un complesso circuito di regolazione genica ereditato da un antenato comune. Nel caso dei geni hox una delle loro funzioni è talmente cruciale nello sviluppo degli organismi - in quanto determinano, tra le altre cose, la suddivisione degli organismi lungo l'asse antero-posteriore e la segmentazione dei tagmata (negli insetti) e dei somiti (nei vertebrati) - che si sono mantenuti costanti nel corso di milioni di anni.



Carroll 2006

Nell'immagine (Carroll 2006, p. 65) possiamo vedere come sia l'embrione della drosofila sia l'embrione del topo utilizzino gli stessi geni hox per determinare quella che è la loro disposizione lungo l'asse antero-posteriore. Stessi geni homeobox determinano e controllano lo sviluppo di differenti piani corporei appartenenti a specie diverse. È possibile anche apprezzare come, per generare la complessità delle forme che caratterizzano i vertebrati, non ci sia stato bisogno dell'introduzione di nuovi geni, ma è 'bastato' che l'insieme di geni hox andasse incontro a due fenomeni di duplicazione genomica.

Quindi allo stesso tempo, le *omologie profonde* rappresentano una base importante da cui possono scaturire le novità evolutive, attraverso lo sfruttamento di meccanismi pre-esistenti. Anche secondo questo approccio novità e omologia sono due fenomeni strettamente connessi.

"[…] a "novelty" is defined as a structure or pattern of elements, or even an entire body plan, that has a new adaptive function." (Carroll&al. 2001, p. 160)

"New structures require the evolution of new developmental programs. To understand the origin of morphological novelties, we must look again to the genetic control of development." (Carroll&al. 2001, p. 159)

Nel corso dell'evoluzione, nuove strutture (novità morfologiche) emergono dalla modificazione di *circuiti regolatori genetici pre-esistenti*. Per quanto riguarda le novità non è necessario creare nuovi programmi di sviluppo affinché si producano nuove strutture corporee; basta lavorare sul materiale genetico di cui già si dispone, in una forma di ri-uso genetico. Le novità evoluzionistiche emergerebbero da strutture ancestrali i cui programmi di sviluppo e i patterns di espressione genica sono cambiati (Carroll&al. 2001).

Riassumiamo alcune posizioni che ci permettano di capire l'importanza del ruolo attribuito ai geni hox e ai circuiti di regolazione genetica (Gilbert&al. 1996; Gehring 1998): 1) le sequenze che caratterizzano i geni hox sono estremamente conservate nel corso della filogenesi - i patterns di espressione lungo l'asse corpore antero-posteriore sono gli stessi sia nei vertebrati sia nella drosofila; 2) svolgono un ruolo fondamentale nella costruzione dell'architettura corporea degli organismi, essenzialmente andando a modulare in maniera differenziale l'espressione di geni a loro subordinati all'interno di un network genetico; 3) mutazioni in certi geni hox (complessi *bithorax* e *Antennapedia)* nella *Drosophila,* così come in altri organismi, possono portare ad alterazioni 'mostruose'; 4) i geni omeotici dei vertebrati e quelli della drosofila si dispongono lungo i cromosomi seguendo lo stesso ordine; 5) geni omeotici omologhi se sostituiti in organismi diversi mantengono un certo grado di funzionalità; 6) le 'cascate' di eventi di sviluppo in organismi differenti sembrano essere innescate dagli stessi geni hox.

Tutte queste caratteristiche hanno fatto sì che, fin dalla loro prima individuazione, questi geni fossero ritenuti responsabili del controllo e dello sviluppo dell'organismo. Ad

esempio (Halder&al. 1995, p. 1791) stimano che il gene *eyeless*, che controlla lo sviluppo dell'occhio nella drosofila, faccia parte di un circuito regolatorio in cui ricopre un ruolo gerarchico da cui controlla a 'cascata' direttamente o indirettamente circa 2500 geni implicati nel processo morfogenetico di costruzione dell'occhio. Motivo per cui questi geni da cui dipende lo sviluppo dell'organismo, o che controllano lo sviluppo di determinate parti corporee, siano stati chiamati *master control genes* (Gehring 1998). Dal ruolo centrale ricoperto da questi geni, derivano le narrazioni metaforiche secondo cui *all'interno dell'informazione genetica che viene trasmessa da una generazione all'altra sarebbe contenuto un programma di controllo dell'ontogenesi* (Gehring 1985a, p. 3) e che tale programma *controllerebbe tanto l'evoluzione quanto lo sviluppo* (Gehring, 1998, p. XIII). Secondo questi approccio l'evoluzione delle forme, compresi i fenomeni di omologia e di novità evoluzionistica, non sarebbe altro che una questione riguardante il livello genetico (Carroll 2006, p. 11).

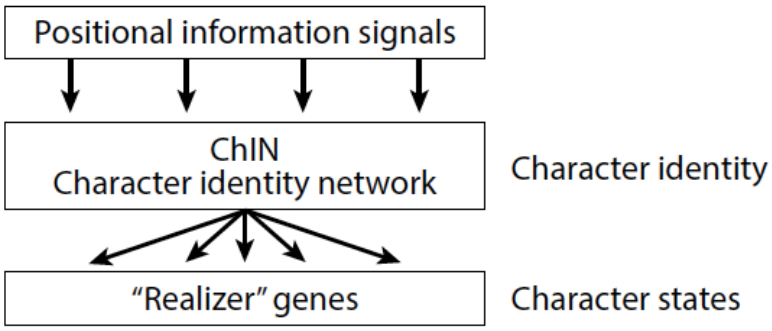
Ovviamente all'interno dell'EvoDevo vi sono anche delle posizioni scettiche riguardo questo ruolo di *controllori dello sviluppo* riconosciuto ad alcuni geni (Akam 1998; Minelli 2003). Nel corso della trattazione presenteremo delle proposte che considerano in maniera più problematica il rapporto che lega morfologia e livello genetico; con delle conseguenze anche per quel che riguarda il modo di concepire l'omologia e la novità evoluzionistica. Le due sezioni seguenti si inseriscono lungo questo percorso di problematizzazione.

2.3.2 - Character Identity Network, ChIN

Occupiamoci adesso di un approccio alternativo, proposto da Gunter Wagner, alla novità e all'omologia che prende in considerazione anch'esso il livello genetico, tuttavia da una prospettiva differente. Come abbiamo visto in precedenza, il nome di Wagner è legato al

tentativo di fondare i concetti di omologia e di novità su basi e meccanismi generativi biologici.

Abbiamo anche visto come all'interno della definizione di omologia, per omologo bisogna intendere lo stesso carattere in organismi diversi, che nel corso dell'evoluzione può essere stato oggetto di cambiamenti nella morfologia e nelle funzioni. Quindi uno stesso carattere omologo può presentarsi in organismi differenti secondo una varietà di forme. In maniera analoga distingue sul piano genetico tra geni responsabili per l'identità di un carattere e geni responsabili per lo stato differenziato in cui si trova il carattere in organismi diversi. In figura (Wagner 2014, p. 97) possiamo vedere quella che è l'architettura genetica soggiacente l'identità e lo stato di un organo, e quindi soggiacente al fenomeno dell'omologia.



Wagner 2014

Il processo di costruzione di un carattere parte con la presenza di un segnale induttivo, che interagendo con una popolazione di cellule è in grado di determinare l'*informazione posizionale*, ovvero dove si trovano all'interno della geografia dell'embrione. Il segnale posizionale viene in seguito interpretato da un networks di geni regolatori che metteranno in atto un processo di sviluppo sulla base di quella che l'informazione posizionale specifica. Questo è quello che si chiama *Character Identity Network* (ChIN) e rappresenta l'interfaccia tra segnale di sviluppo e quei geni che formano il carattere nel corso della morfogenesi e della differenziazione. Infine intervengono i *geni realizzatori*, che

sotto il controllo del *ChIn*, sovrintendono alla produzione del carattere e sono da ritenersi responsabili per lo *stato* specifico in cui quel carattere si trova in una determinata specie.

I *ChIN* rappresentano le basi meccanicistiche che garantiscono l'identità di un carattere – e quindi l'omologia – mediando tra segnali riguardanti l'informazione posizionale, che rappresenta un parametro variabile filogeneticamente, e i geni realizzatori che determinano lo stato variabile del carattere, anch'essi suscettibili di variazione nel corso della filogenesi. I ChIN traducono l'informazione posizionale "astratta" in uno specifico processo di sviluppo di un carattere, controllandone l'espressione genica. Quindi i *ChIN* sono delle relazioni regolatorie altamente conservate rispetto ad altri aspetti dello sviluppo, e svolgono il ruolo di tradurre l'informazione posizionale in specifiche attività morfogenetiche della cellula nel corso dello sviluppo.

Un aspetto fondamentale del ChIN è che i geni coinvolti rappresentano una gerarchia causale di interazioni nel corso dello sviluppo (ovvero rappresentano una sequenza di eventi di attivazione genica), tuttavia il network stesso può diventare *auto-regolatorio*, nel senso che membri del networks sostengono la reciproca espressione e congiuntamente influenzano l'espressione di geni a valle. Quindi i geni contenuti non rappresentano soltanto una sequenza causale lineare, ma costituiscono una unità funzionale in cui la causalità nel corso dello sviluppo si realizza al livello del network piuttosto che a livello di singoli geni – questo significa che congiuntamente i membri di un Network sono necessari per lo sviluppo di un determinato carattere morfologico, ma che qualcuno dei sui membri da solo è sufficiente per iniziare il processo di morfogenesi e differenziazione.

Per riassumere, possiamo dire che il modello *ChIN* è un insieme di geni con le seguenti caratteristiche (Wagner 2014, p 118): 1) I geni formano un network di geni cross-regolatorio in cui si sostengono reciprocamente; 2) Il network è associato con l'esistenza di un carattere morfologico avente una certa identità – l'omologia del carattere morfologico e quella del network sono co-estensive; 3) I membri del network sono necessari congiuntamente per lo sviluppo del carattere morfologico, e alcuni membri del networks

da soli sono sufficienti per attivare la morfogenesi e la differenziazione del carattere, anche se non sono in grado di garantire il completo sviluppo; 4) I membri del network reprimono congiuntamente lo sviluppo di un carattere alternativo o l'identità di una cellula, reprimendo le attività di un alternativo ChIN; 5) I membri del network controllano l'attività dei geni a valle soggiacente l'attività di sviluppo delle cellule che andranno a costituire il carattere.

Così come nella definizione di novità morfologica presentata da (Müller&Wagner 1991) in cui tale nozione era strettamente correlata a quella di omologo, anche in riferimento alla sua teoria dei *Characters Identity Network* Wagner mette in stretta relazione i due fenomeni. Se per ChIn dobbiamo intendere quel meccanismo che sovrintende all'identità di un carattere, mentre i geni realizzatori determinano lo stato in cui si trova tale carattere, è possibile individuare due tipologie di novità (Wagner 2014, p. 127):

1. La *Novità di tipo 1*, che riguarda l'origine dell'identità di un nuovo carattere, a cui è possibile associare un nuovo network genetico regolatorio soggiacente;
2. La *Novità di tipo 2*, che invece riguarda l'origine di una nuova modalità variazionale, ovvero un nuovo stato del carattere.

Aspetto interessante che Wagner mette in evidenza è che il modello da lui proposto non spiega quali possano essere le cause che stanno alla base dell'emergere di un nuovo ChIN. Tuttavia ipotizza che fenomeni come la plasticità fenotipica, l'induzione ambientale e vari meccanismi epigenetici, proposti da (Müller&Newman 2003) e da (Gilbert&Epel 2009), possano rappresentare le cause dell'insorgere di un nuovo carattere morfologico dotato di una certa identità, che viene poi stabilizzato tramite la formazione di un nuovo ChIN. Tuttavia i meccanismi che collegano l'emergere di un nuovo tratto morfologico, la cooptazione di un insieme di geni per sovrintendere la costruzione di quel tratto e il processo di stabilizzazione che porta alla costruzione di un network genetico in grado di produrre in 'relativa autonomia' quel carattere, sono tutt'altro che noti (Wagner 2014, p. 173-175). Questo non ci deve fare pensare a una mancanza di coerenza nel modello

presentato da Wagner, ma piuttosto è indicativo di come la sua proposta teorica rappresenti un aspetto parziale di fenomeni e processi che vengono colti da modelli complementari - come quello riguardante l'omologia organizzativa di cui andremo a trattare nella prossima sezione.

Aspetto che però riteniamo debba essere messo in evidenza è come omologie morfologiche e omologie che riguardano altri livelli di organizzazione siano tra loro indipendenti. L'evidenza della discontinuità della informazione genetica per i caratteri omologhi è emersa dagli studi di genetica dello sviluppo della *Drosophila*, in particolare i lavori sulla segmentazione; processo che è stato analizzato in grande dettagli sia a livello genetico sia a livello molecolare. Nella Drosophila è possibile distinguere tre fasi principali di sviluppo, in base a quelli che sono i differenti geni attivi durante tali fasi (Wagner 2014, pp. 88-90):

1. vi è una prima fase di attività dei *geni gap*, in cui mutazioni possono causare la perdita di grandi regioni dell'asse antero-posteriore del corpo (geni gap: *Knirps (kni), Kruppel (Kr), Hunchback (hb)*);
2. segue una seconda fase di attività dei geni *pair rule*, in cui una mutazione produce la perdita di segmenti (ad esempio una mutazione del gene *ftz* produce una perdita dei parasegmenti – strisce di tessuto che comprendono la metà posteriore di ogni segmento dispari e la metà anteriore di ogni segmento pari – ; una mutazione nel gene *eve* produce degli effetti complementari);
3. infine subentra una fase di attività dei geni della polarità segmentale (segment polarity), determinano i limiti definitivi dei segmenti, e mutazioni in questi geni producono un perdita della polarità dei segmenti (perdità di differenza tra parte anteriore e posteriore dei segmenti).

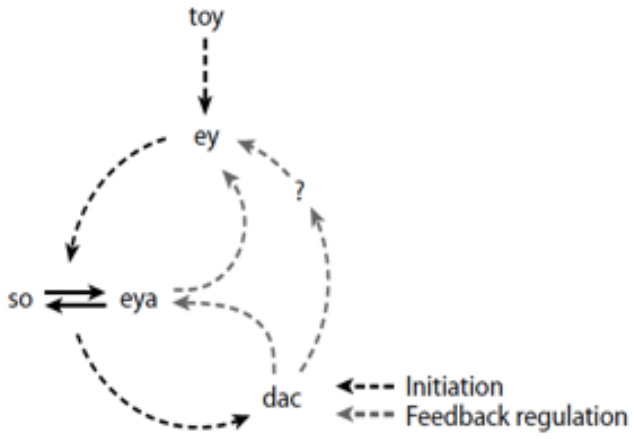
Questi geni sono fondamentali e necessari per lo sviluppo della Drosofila; la perdita della funzionalità di uno di questi geni è letale. Quello che ci aspetteremmo è che geni

omologhi in altri insetti svolgano la stessa funzione di controllo dello sviluppo della segmentazione, nonostante vi possano essere differenti modalità di sviluppo. Tuttavia non è così. Ad esempio nelle cavallette e in altri tipi di insetti, i geni omologi *eve* e *ftz* sono espressi durante lo sviluppo del sistema nervoso, ma non partecipano allo sviluppo della segmentazione. Wagner ritiene che più lavori comparativi a livello molecolare verranno fatti su varie specie, più emergeranno esempi di organi omologi sul piano morfologico ma con differenti meccanismi di sviluppo a livello genetico.

Ulteriore esempio è rappresentato dello sviluppo dell'occhio nella drosofila. Gli occhi della Drosophila si sviluppano a partire da due *dischi imaginali* posti ai lati della testa della larva. Un network fondamentale per lo sviluppo dell'occhio è chiamato ESED ed è costituito dai geni: *eyless* (*ey*), *sine oculis* (*so*), *eyes absent* (*eya*) e *dachshund* (*dac*). In aggiunta a questi vi è anche il gene *toy* (*twin of eyeless*) rappresenta un gene paralogo del gene *ey*. Questi geni rappresentano il network regolatorio per lo sviluppo dell'occhio composito della Drosophila. Non è un caso che il significato di ognuno di questi geni è *senza occhi*, proprio perché dall'azione (congiunta) di questi geni dipende la formazione dell'occhio.

Tre di questi geni *ey*, *toy* e *so* codificano per proteine che svolgono la funzione di fattori di trascrizione; *eya* e *dac* invece codificano per dei co-attivatori trascrizionali, ovvero delle proteine che si legano al DNA indirettamente legandosi a fattori di trascrizione. Durante il normale sviluppo dell'occhio tali geni seguono una semplice gerarchia lineare: *toy* viene espresso per primo, poi attiva *ey* il quale attiva *so* ed *eya*. *Ey* e *toy* sono i più potenti attivatori di occhi ectopici e sono espressi nelle varianti mutanti in cui manca *eya* e *so*. *Eya* e *so* si regolano reciprocamente, in assenza di *eya* non si esprime *so*, in assenza di *so* l'espresisone di *eya* è ridotta. L'elemento più a valle di questo network è *dac* che durante lo sviluppo normale richieste l'espressione di *ey* ed *eya*. Dopo che vengono espressi nel disco immaginale tre di questi geni *so*, *eya* e *dac* rappresentano un gene regolatorio incrociato in cui i geni che sono a monte della cascata di sviluppo sono anche regolati dai geni che si trovano a valle. Questi tre geni sono interdipendenti nello sviluppo dell'occhio - vi sono diversi circuiti di feedback che mantengono l'attività regolatoria del network.

Nel caso in cui *eya* e *dac* siano ectopici possono indurre l'espressione di *ey*, e la capacità di *eya*, *so*, e *dac* di produrre un occhio ectopico dipende dalla presenza del gene *ey*. Aspetto interessante è che il solo *ey* non è sufficiente a far sì che si formi correttamente un occhio, in quanto manca il contributo dei geni *eya*, *so*, e *dac* che contribuiscono all'espressione reciproca, retroagendo anche su geni posti più in alto nella gerarchia, come *ey*. In figura possiamo vedere rappresentato il circuito regolatorio che unisce i geni implicati nella formazione dell'occhio della drosofila (Wagner 2014, p. 103).



Wagner 2014

A questo punto è interessante persi tre domande riguardo questo circuito regolatorio (Wagner 2014, pp. 104 - 111): 1) vedere come si comporta questo networks nel caso degli altri occhi della Drosophila; 2) vedere se vi è un networks omologo anche nel caso dei vertebrati; 3) vedere quello che è il ruolo del network ESED in altri organi.

La Drosophila è caratterizzata da tre tipi di strutture visive: due occhi compositi; tre ocelli; e gli Organi di Bolwig, ovvero degli occhi presenti allo stato larvale e che allo stato adulto si trovano sotto forma di fotorecettori extra-retinici. Quest'ultimo tipo è il più semplice in quanto consistono in un semplice agglomerato di fotorecettori. Gli occhi compositi sono i più complessi e sono costituiti da 800 ommatidi (definisci) contenenti circa 6000 fotorecettori; ogni ommatide rappresenta un'unità funzionale completa, composta da

cellule recettrice, cellule pigmentate e una lente. Gli ocelli si trovano sulla cima della testa contengono 95 fotorecettori in una retina a forma di coppa (concava) con una cornea e una lente. Tutti e tre queste strutture paramorfiche derivano dallo stesso *organo presuntivo* presente durante lo stadio embrionale situato sul dorso della testa neuroectodermica. L'aspetto interessante è che solo i geni *eya* e *so* sono fondamentali per il processo di formazioni di questi occhi paramorfici, mentre i geni *ey* e *toy* ricoprono una importanza differente nei tre tipi di occhi.

Nel caso dello sviluppo dell'occhio dei vertebrati invece sono implicati diversi geni: ai geni della drosofila *ey*, *toy*, *so*, *optix* e *dac* corrispondono, rispettivamente, i geni ortologhi dei vertebrati *Pax6*, *Pax4*, *Six1*, *Six6* e *Dach*. Di questi geni il gene *Pax6* che svolge un ruolo fondamentale ed analogo a quello svolto dal gene *ey* nella drosofila; un malfunzionamento in uno di questi due geni durante lo sviluppo compromette la formazione dell'occhio. Tuttavia se andiamo a indagare il contributo degli altri geni ortologhi, che nella drosofila fanno parte del network genetico regolatorio per lo sviluppo dell'occhio, possiamo notare come alcuni non partecipano affatto nello sviluppo dell'occhio (Six1, dach), altri sono coinvolti nello sviluppo di strutture come il bulbo oculare o del nervo ottico, ma non contribuiscono ulteriormente nella costruzione di altre strutture dell'occhio (Six6). Nel caso dell'occhio dei vertebrati, sebbene sia possibile stabilire delle relazioni di omologia tra geni presenti anche nelle drosofile, non è possibile riscontrare una organizzazione che sovraintende allo sviluppo del carattere in questione (l'occhio) omologa. Da questa situazione Wagner trae la seguente conclusione:

> "Non-homologous organs can use developmental genes from the same gene family, but their regulatory networks are likely to be non-homologous in the case of vertebrate and insect eyes. This is important if it is hypothesized that homologous morphological structures correspond to homologous gene regulatory networks (ChINs). A correlate of this assumption is that non-homologous organs should be regulated by non-homologous ChINs. This seems to be the case for vertebrate and arthropod eyes […]." (Wagner 2014, p.111)

Infine è possibile riscontrare un coinvolgimento dei geni del network ESED anche nello sviluppo di altri organi, come ad esempio i muscoli, i reni, il cristallino e l'orecchio interno.

Da questa situazione è possibile trarre alcune conclusioni: 1) organi omologhi seriali all'interno di uno stesso organismo (i vari occhi paramorfici della drosofila) non è detto che siano regolato dal medesimo network regolatorio; 2) sebbene specie distanti tra loro condividano delle famiglie di geni (caratterizzati quindi da quella che abbiamo chiamato in precedenza omologia profonda) non è detto che abbiamo un medesimo meccanismo regolatorio soggiacente e soprattutto non è detto che abbiamo delle strutture morfologiche omologhe (gli occhi dei vertebrati e quelli degli insetti non sono omologhi dal punto di vista morfologico); 3) i geni coinvolti in un network regolatorio mantengono un grado di libertà tale che consente loro di partecipare allo sviluppo e all'attività regolatoria di altri organi; 4) ma l'aspetto più importante è che il processo di originazione di un carattere e l'origine di un nuovo ChIN sono due processi distinti, di cui i meccanismi riguardanti il piano morfologico o epigenetico sono un aspetto complementare che verrà indagato nella prossima sezione.

2.3.3 - L'Omologia Organizzativa e la Triade dell'Innovazione

Il concetto omologia organizzativa non spiega come gli omologhi assumano una propria identità, quindi, come dicevamo in precedenza, non è una prospettiva opposta, ma complementare a quella presentata da Wagner. Il concetto di *omologia organizzativa* rimanda alla relazione tra tratti omologhi e altre parti corporee, cercando di spiegare l'integrazione e la stabilità nel corso dell'evoluzione di queste varie parti all'interno dell'organizzazione

corporea dell'organismo. Presentiamo la formulazione di omologo che sta alla base della posizione di Müller.

> "*Homologs are autonomized elements of the morphological phenotype that are maintained in evolution due to their organizational roles in heritable, genetic, developmental and structural assemblies*."(Müller, 2003, p. 65)

Aspetto fondamentale di questa formulazione è che le caratteristiche morfologiche omologhe mantengano un certo grado di autonomia rispetto a quelli che possono essere i processi generativi soggiacenti. Gli omologi morfologici rappresentano quegli elementi autonomi dell'organizzazione dei fenotipi che si sono conservati nel corso dell'evoluzione, grazie al loro ruolo fondamentale svolto nell'organizzazione dei processi e dei fenomeni di natura genetica, di sviluppo e strutturale.

> "Morphological homology is a manifestation of structural organization that mantains identical building elements despite variation in their molecular, developmental, and genetic makeup. The recognition of this biological fact is crucial for an understanding of the origin and diversification of organismal form." (Müller 2003, p. 59)

L'omologia morfologica detiene uno statuto autonomo rispetto agli altri livelli di organizzazione, in quanto i fenomeni di omologia che si verificano a livello morfologico rimandano a una stabilità dei 'blocchi di costruzione' del fenotipo, che prescinde dalle modificazioni che possono subire le componenti genetiche e di sviluppo. In questo modo gli omologhi assumono il ruolo di 'attrattori' dell'organizzazione e dell'evoluzione morfologica (Müller&Newman 1999).

Questa posizione è in netto contrasto con quelle proposte che ritengono che si debba individuare nel livello genetico il luogo privilegiato in cui risiedono i fenomeni e i

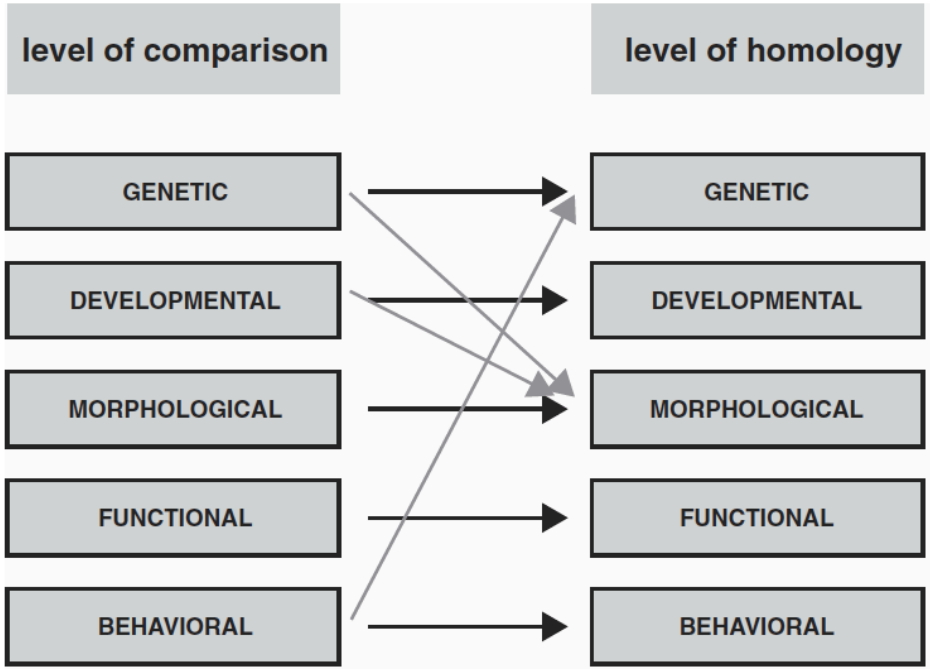
meccanismi soggiacenti all'omologia morfologica - come invece proposto all'interno delle prospettive della GRN, in cui i caratteri morfologici omologhi venivano associati patterns di espressione di geni fondamentali che dirigerebbero lo sviluppo. All'interno della prospettiva dell'omologia organizzativa è fondamentale marcare l'autonomia tra geni e strutture morfologiche (Wray 1999), in quanto lo stesso risultato fenotipico può essere raggiunto tramite diversi percorsi di sviluppo.

Anche nel caso in cui ci troviamo di fronte a strutture omologhe in specie relativamente vicine, i percorsi di sviluppo e i meccanismi generativi soggiacenti possono essere stati sottoposti a modificazioni considerevoli. Ad esempio in alcune specie di anfibi l'induzione embrionale per la formazione del cristallino - una struttura omologa - è indotta durante l'embriogenesi da un *vescicola ottica* in alcune specie (*Ambystoma maculatum, Rana fusca*), ma non in altre specie con cui sono strettamente imparentate (*Ambystoma mexicanum, Rana esculenta*) (Hall 1995). Questo è un esempio di autonomizzazione degli omologhi, conseguenza della variabilità e dell'allentamento della dipendenza tra evoluzione genetica o di sviluppo ed evoluzione morfologica.

Possiamo individuare sette punti che caratterizzano l'*omologia organizzativa* (Müller 2003): 1) gli omologhi sono degli elementi costanti della costruzione degli organismi, sono indipendenti da cambiamenti nella forma e nella funzione; 2) per omologia dobbiamo intendere identità, e non similarità dei caratteri morfologici; 3) gli omologi sono fissati da una serie di interdipendenza che riguardano i processi che si distribuiscono su vari livelli di organizzazione gerarchica a livello gerarchico (agendo quindi come vincoli in grado di mantenere certi processi costanti, consentendo al tempo stesso ad altri processi di variare);4) gli omologi sono delle unità di costruzione individualizzate dal punto di vista dello sviluppo, ovvero dotate di una certa individualità a cui abbiamo fatto riferimento nella sezione precedente; 5) gli omologhi sono indicatori di una costanza/stabilità nell'organizzazione costruttiva, nonostante i cambiamenti che possono interessare i meccanismi generativi soggiacenti; 6) gli omologhi sono degli organizzatori del fenotipo;

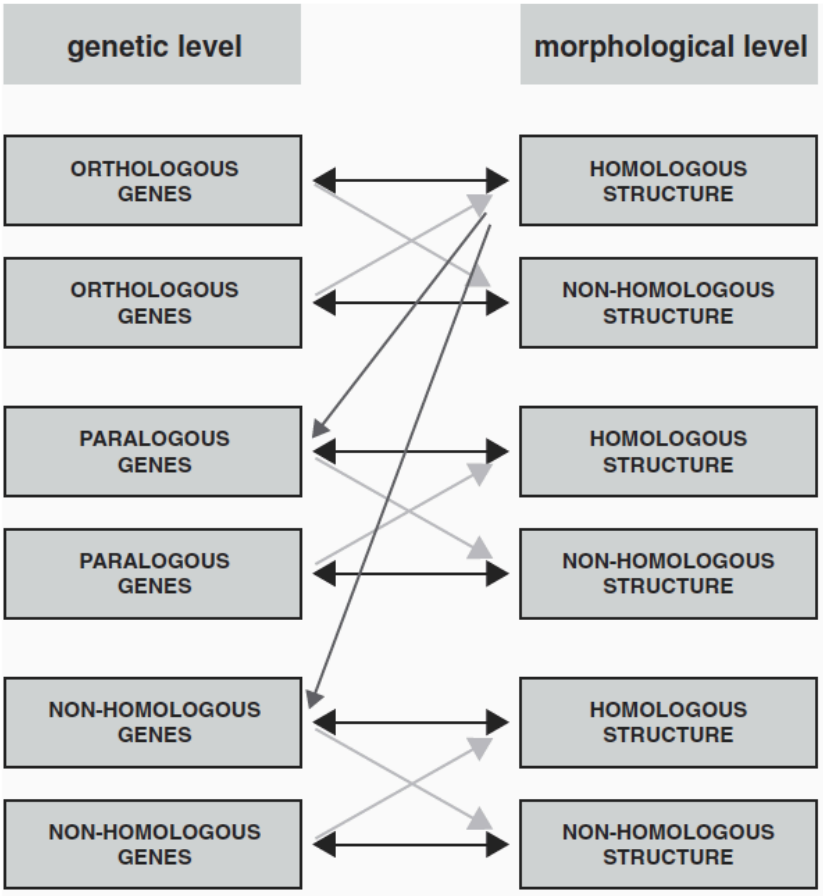
7) gli omologhi agiscono come degli organizzatori nell'evoluzione del complesso network molecolare e genetico.

Dato che il fenotipo non è una semplice manifestazione sul piano morfologico del genotipo, in quanto non vi sono delle relazioni causali semplici, dirette e rigide dal punto di vista evolutivo, è rischioso tentare di stabilire o di ricondurre i fenomeni di omologia che si verificano su di un livello a fenomeni di omologia presenti su di un altro livello di organizzazione. Questa situazione è colta dal grafico tratto da (Müller 2003, p. 55), in cui viene messo in evidenza come il concetto di omologia sia applicabile esclusivamente se si mettono in relazione fenomeni pertinenti gli stessi livelli (linee nere); mentre si ha un uso scorretto del termine, ovvero che porta a conclusioni errate riguardanti il fenomeno di omologia, nel momento in cui si cerca di ricondurre processi o fenomeni che si verificano su di un livello a processi che si verificano su altri livelli.



Müller 2003

Il caso più frequente in cui vengono messi in relazione fenomeni di omologia che pertengono livelli differenti, è quello in cui omologie sul piano morfologico vengono ricondotte alla presenza di omologia sul piano genetico. Tuttavia come possiamo vedere dal seguente schema (Müller 2003, p. 58) le relazioni che intercorrono tra omologia genetica e omologia morfologica sono tutt'altro che semplici; anzi ciò che viene espressa è la dissociazione che si può verificare nel corso dell'evoluzioni tra geni omologhi e strutture morfologiche omologhe (Wray 1999).



Müller 2003

Tuttavia una volta che abbiamo evidenziato come gli omologhi morfologici siano delle entità autonome rispetto ai meccanismi generativi a essi soggiacenti, emergono tre aspetti di cui bisogna tenere conto (Müller&Newman 1999): 1) l'origine degli omologhi morfologici; 2) l'integrazione degli omologhi, ovvero in che modo un nuovo elemento viene incluso nell'organizzazione corporea di un organismo in quanto elemento dotato di una certa individualità; 3) l'autonomia degli omologhi morfologici, ovvero in che modo diventano degli elementi dell'organizzazione strutturale che acquisisce un certo grado di libertà rispetto ai meccanismi generativi e variazionali. Riteniamo che gli ultimi due aspetti vengano colti dalla proposta teorica di (Wagner 2014), almeno per quanto riguarda il livello genetico, da cui la complementarità delle due proposte. Mentre per quanto riguarda il primo punto è possibile asserire che:

> "[…] the mechanistic basis for the emergence of homology in phenotypic evolution is largely epigenetic, i.e. that homology arises as a consequence of the propensities of developmental systems under Darwinian and non-Darwinian modification. This does not negate the importance of genes, but emphasizes that genetic evolution takes place in a lineage-specific epigenetic context that itself evolves and that is more determinative for biological form than genes *per se*. We propose that epigenetic factors affect morphological evolution in two important ways. One is generative - causing new structures to arise. The other is organizational - causing the integration of structures into fixed essemblies." (Müller&Newman 1999, p. 66)

Questa problematica ci permette di introdurre tre tematiche inerenti l'evoluzione delle forme biologiche e che è stata chiamata da (Müller&Newman 2005) *Triade dell'Innovazione* (*Innovation Triad*). Secondo gli autori la complessità dei meccanismi generativi soggiacenti l'evoluzione morfologica è stata sottovalutata nel corso del pensiero evoluzionistico. In parte perché venivano commessi errori come quelli presentati in precedenza riguardanti l'omologia e i vari livelli di organizzazione morfologica. In parte

perché mancavano gli strumenti concettuali adeguati per problematizzare il fenomeni della novità evoluzionistica. Viene così introdotta un triade di concetti - *originazione, innovazione,* e *novità* - in grado di rendere conto il fenomeno dell'emergere di nuovi elementi nel corso dell'evoluzione. Nonostante i tre termini possano sembrare dei sinonimi, e in parte sono stati usati in questo modo all'interno dell'ambito biologico, rimandano a tre aspetti dell'evoluzione morfologica bene specifici.

Per *novità* dobbiamo intendere un risultato sul piano fenotipico, sia esso una novità morfologica, fisiologica o comportamentale. Per *innovazione*, invece, dobbiamo intendere i meccanismi generativi soggiacenti l'emergere di una *novità*. Infine, il concetto di *originazione* rimanda alle condizioni causali iniziali che da un punto di vista evoluzionistico hanno portato alla *novità* e all'*innovazione*. Questi ultimi concetti si contrappongo, rispettivamente, ai concetti più tradizionali di *adattamento* e *variazione,* da cui si discostano profondamente. Mentre il concetto di *adattamento* rimanda al grado di variabilità morfologica presentata da un insieme di organismi - quindi una variazione quantitativa -, il concetto di *novità* rimanda a un carattere che si discosta qualitativamente rispetto alle variazioni presentate all'interno di una linea di discendenza; così come proposto da (Müller&Wagner 1991). Il concetto di *novità* rimanda all'emergere di un nuovo tratto morfologico dotato di una sua identità, a cui facevamo riferimento in precedenza riguardo i ChIN. Allo stesso modo il concetto di *innovazione* si differenzia da quello di *variazione* in quanto, quest'ultimo indica i meccanismi soggiacenti la stabilità delle forme (ovvero gli omologhi), mentre il primo indica quei meccanismi generativi in grado di spiegare l'insorgere di un nuovo carattere che non intrattiene alcuna relazione di omologia; dando così origine a una nuova linea di discendenza di caratteri omologhi. Infine il concetto di *originazione* viene ricondotto a quell'insieme di processi e di entità che caratterizzano i processi epigenetici costruzione della forma.

Quello che emerge è che tanto il fenomeno dell'omologia, così come i fenomeni colti dalla *Triade,* siano caratterizzati da un autonomia e da una dissociazione nei confronti del livello genetico - che comunque può intervenire come fattore di stabilizzazione di forme o

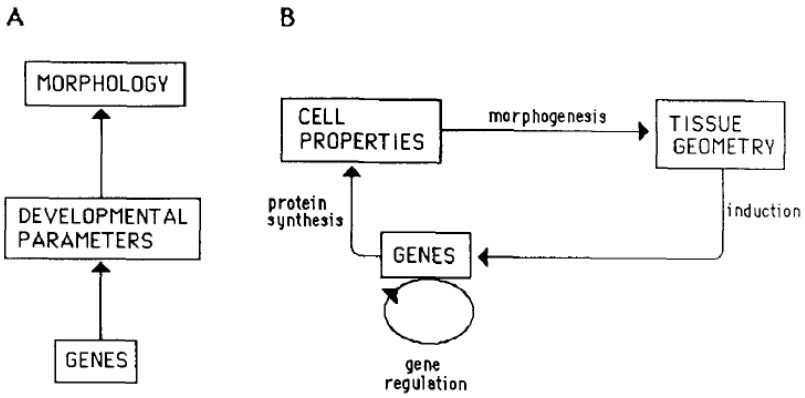
di processi di sviluppo (Minelli 2003). Alla luce delle distinzioni poste in questa sezione e in quella precedente, possiamo procedere andando a vedere come le relazioni tra livello genetico e livello fenotipico, tra omologia e novità, siano molto più complesse e i meccanismi causali da includere vanno oltre l'espressione, seppur complessa, di geni.

2.4. - La Mappa che porta dal Genotipo al Fenotipo

Abbiamo più volte fatto riferimento nel corso del capitolo a come l'EvoDevo abbia rimesso al centro dell'indagine lo Sviluppo, il quale era stato 'inscatolato' durante il periodo della Sintesi Moderna, riducendosi a una mero esplicitarsi dell'informazione filogenetica veicolata dai geni.

La mappa genotipo:fenotipo è una metafora con cui si cerca di cogliere la correlazioni tra geni e caratteristiche morfologiche; che in alcune formulazioni ha ricondotto l'evoluzione delle forme degli organismi sia un stretta conseguenza dell'evoluzione dei programmi genetici. Tuttavia la relazione tra geni e forma è una condizione altamente derivata, un prodotto dell'evoluzione piuttosto che una sua precondizione. Prima che vi fosse la canalizzazione biochimica dei percorsi di sviluppo e la stabilizzazione dei fenotipi, l'interazione degli organismi multicellulari con il loro ambiente fisico-chimico potrebbe aver innescato una mappatura molti-a-molti tra genomi e forme. Queste forme potrebbero essersi generate tramite meccanismi epigenetici, ovvero processi fisici di condensazione, materiali chimici attivi e in seguito interazioni induttive tra tessuti degli organismi in costruzione (Newman&Müller 2000). I meccanismi epigenetici potrebbero fornire delle spiegazioni interessanti, se non adeguate, dell'originazione dei caratteri morfologici, dell'origine delle novità morfologiche, dell'omologia e dei rapidi cambiamenti di forma. Ciò potrebbe portare a un ripensamento dei rapporti tra geni e forme biologiche.

I geni non determinano lo sviluppo, tantomeno la forma dell'organismo, ma rappresentano uno dei fattori causali insieme ai processi di sviluppo (Alberch 1991). Si deve ad Alberch la metafora della mappa GP. Risultati dell'indagine di Alberch furono: 1) che la mappa rivela una relazione molto più complessa tra genotipo e fenotipo rispetto a una mera relazione uno-a-uno, in cui uno stesso fenotipo può essere ottenuto da una combinazione diversa delle stesse risorse genetiche; 2) l'area dello spazio dei parametri in cui un particolare fenotipo esiste da una idea di quanto stabile quel fenotipo deve essere (a perturbazioni ambientali o genetiche o ad alterazioni dei parametri di sviluppo); 3) lo spazio dei parametri è limitato/delimitato da dei *confini trasformazionali* (t*ransformational boundaries*), ovvero delle aree in cui dei cambiamenti in uno o più parametri di sviluppo causa la transizione da uno stato fenotipico ad un altro; 4) la stabilità fenotipica di una determinata popolazione dipenda da quale area di parametri occupa, in particolare se è vicina (in questo caso si verificano fenomeni di polimorfismo o polifenismo) o no (in questo caso sarà meno sensibile alla variabilità fenotipica) ai confini trasformazionali. Esempio paradigmatico è l'evoluzione del numero delle dita negli anfibi.



Alberch 1991

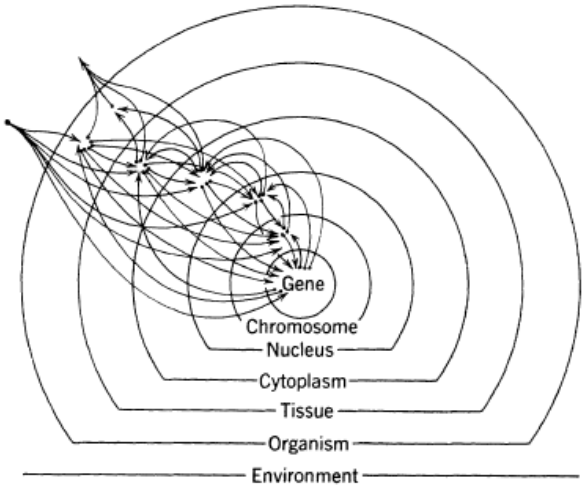
La morfologia di un organismo non sarà altro che il risultato delle interazioni tra sistema genetico e sistema di sviluppo; queste interazioni sono caratterizzate da proprietà che emergono dalle dinamiche del sistema e che quindi non sono codificate nel genoma

(Oster&Alberch 1982; Oster&al. 1988). La diversità morfologica può essere dovuta a una perturbazione che interessa i valori di alcuni parametri (tasso di diffusione, adesione cellulare, etc.) o le condizioni iniziali. Tuttavia la struttura delle interazioni che tra le componenti del sistema rimane costante; se i parametri del sistema vengono perturbati il sistema genererà un sottoinsieme limitato e discreto di fenotipi. Le forme possibili sono una proprietà strettamente dipendente dalla struttura interna del sistema di sviluppo.

È possibile intendere quindi lo sviluppo come il *ponte* necessario tra cause prossime e cause ultime; la mappa GP esprime un meccanismo di *codifica dello sviluppo* (*developmental encoding*) tramite cui un organismo è in grado di produrre un fenotipo adatto all'ambiente, o in altri termini, rappresentano una serie di istruzione che consentono al sistema di sviluppo di un organismo di essere sensibile e di reagire sia alle interazioni che si verificano nell'ambiente esterno sia quelle che si verificano in quello interno (Pigliucci 2010). Le informazioni necessarie per la costruzione di un organismo sono così distribuite tra geni, meccanismi di sviluppo e ambiente esterno (Oyama&alii2001). La codifica dello sviluppo consente al sistema evolutivo di partire con un numero relativamente basso di istruzioni genetiche per arrivare a un alto numero di risultati fenotipici, grazie alle interazioni locali tra gli elementi del sistema e alle interazioni tra sistema e ambiente. Riteniamo che tale concezione della rete di interazioni possibili che coinvolge un organismo su più livelli di organizzazione sia colta da (Paul Weiss 1959), di cui riportiamo una schematizzazione.

La strada, la mappa che porta dal genotipo al fenotipo, oltre a essere una metafora, è un'astrazione delle complesse dinamiche che avvengono durante lo sviluppo e che vedono i geni come uno dei tanti fattori implicati nella generazione delle forme. Cercare di indagare il contributo degli altri fattori causali, che si presentano lungo il percorso di questa *mappa*, può aiutare a concepire in maniera diversa le relazioni tra omologia e novità e più in generale tra Evoluzione e Sviluppo.

La rete di interazioni possibili che coinvolge un organismo e che interessa più livelli di organizzazione. (Paul Weiss (1959) *Cellular Dynamics,* Reviews of Modern Physics, Volume 31, Number 1, January 1959.



2.5. - Verso una Sintesi Evoluzionistica Estesa?

Nel 2014 è comparso sul numero 514 della rivista *Nature* un articolo che vedeva contrapposti due schieramenti composti da biologi e filosofi della biologia che avevano come motivo del contendere quali processi fossero da ritenere fondamentali all'interno dell'Evoluzione (Laland&al. 2014). Questo gruppo di scienziati provenienti da diversi ambiti disciplinari è chiamato a rispondere a una domanda: La Teoria dell'Evoluzione necessita di un ripensamento?

Da una parte abbiamo lo schieramento in cui spiccano le figure del biologo comportamentale Kevin Laland, della genetista Eva Jablonka e del biologo teorico Gerd Müller, i quali sostengono apertamente il bisogno di espandere la Teoria Evoluzionistica Classica, includendo al suo interno fenomeni e processi che vadano al di là dei meccanismi di selezione Naturale e Mutazione genetica propugnati dagli architetti della Sintesi Moderna; ritengono invece che fenomeni e processi 'negletti' come la *costruzione della*

nicchia, *la plasticità fenotipica*, *l'ereditarietà inclusiva* e *i vincoli dello sviluppo* siano dei meccanismi causali centrali per spiegare i cambiamenti evolutivi.

Dall'altra parte abbiamo uno schieramento composto, tra gli altri, dal genetista Gregory Wray e dai biologi evoluzionisti Hopi Hoekstra e Douglas Futuyma, i quali ritengono invece che non vi siano stati dei processi negletti all'interno della Teoria Evoluzionistica Standard e che, anzi, alcuni di tali processi fossero noti e fossero stati considerati fin dai tempi di Darwin. Inoltre ritengono che i processi presentati dai *riformisti* siano secondari e marginali e che comunque necessitino di ulteriori studi empirici a loro sostegno, affinché possano essere ritenuti dei meccanismi centrali all'interno dei processi evolutivi.

Quindi abbiamo un gruppo di studiosi *riformisti*, i quali ritengono che sia giunto il momento per una *Sintesi Evoluzionistica Estesa* (*Evolutionary Extended Synthesis*, EES), in cui il ruolo di certi meccanismi e processi è più centrale rispetto a quanto ritenuto in passato. Un altro gruppo di studiosi *conservatori* ritiene che tali processi siano già stati considerati dalla *Teoria Evoluzionistica Standard* (*Standard Evolutionary Synthesis*, SET), che affonda le proprie radici nella Sintesi Moderna, e che quindi non vi è alcuna esigenza di una nuova sintesi evoluzionistica.

A un anno di distanza da questa prima contrapposizione dei due schieramenti, il gruppo riformista pubblica quello che possiamo considerare il 'manifesto' della *Sintesi Evoluzionistica Estesa*, in cui vengono esposte la struttura, gli assunti di fondo e la portata esplicativa di tale teoria (Laland&al. 2015). Come abbiamo già accennato in precedenza, la critica che viene mossa alla SET da parte dei proponenti di una Sintesi Estesa è quella di non tenere conto di diversi fenomeni e processi, rubricandoli come semplici effetti secondari o collaterali dell'evoluzione. Il *consenso evoluzionistico* derivante dalla Sintesi Moderna, e che caratterizza la SET, concepisce i processi evolutivi come cambiamenti nelle frequenze delle varianti geniche all'interno di una popolazione di individui - in linea con la formulazione classica proposta da Theodosius Dobzhansky (1951). Secondo tale concezione le variazioni presentate dagli individui sono il risultato di mutazioni genetiche

casuali, che vengono trasmesse di generazione in generazione tramite l'unico mezzo dell'ereditarietà, ovvero il Dna. La Selezione Naturale viene concepita come l'unico meccanismo in grado di plasmare le caratteristiche degli organismi e di consentirne l'adattamento a determinate condizioni ambientali. All'interno di questo panorama vengono ritenuti degli effetti secondari dell'evoluzione fenomeni quali: 1) i *vincoli di sviluppo*, dove il termine vincolo è da intendere anche nella sua accezione positiva – e non solo come limitazione alla variabilità fenotipica –, ovvero come la capacità dei processi di sviluppo di guidare, facilitare e dirigere la costruzione e l'evoluzione delle forme, che si muoverebbe seguendo un serie limitata di percorsi possibili (Maynard-Smith&al. 1985); 2) la *plasticità di sviluppo*, intesa come capacità intrinseca degli organismi di sviluppare delle varianti fenotipiche in risposta a dei cambiamenti nelle condizioni ambientali (West-Eberhard 2003); 3) la *costruzione della nicchia*, intesa come capacità degli organismi di modificare l'ambiente in cui si trovano, andando allo stesso tempo a modificare le influenze e le pressioni selettive che intervengono sia durante lo sviluppo sia durante l'evoluzione (Odling-Smee&al. 2003); 4) l'*ereditarietà inclusiva*, secondo cui gli organismi non ereditano esclusivamente il patrimonio genetico dai loro progenitori, ma ereditano anche una varietà di materiali e fattori - quali marcatori epigenetici, ormoni, simbionti, conoscenze e capacità comportamentali, ereditarietà ecologica, etc. (Jablonka&Lamb 2006). Secondo la EES questi non sarebbero dei semplici effetti collaterali dell'Evoluzione, ma delle vere e proprie cause evolutive che contribuiscono alla variazione e alla generazione delle forme biologiche.

Quella che viene proposta è una visione dell'evoluzione alternativa e complementare rispetto a quella proposta dalla SET; in tale prospettiva i meccanismi che contribuiscono all'evoluzione delle forme non sono da ricondurre esclusivamente all'azione dei geni, ma è possibile riconoscere un valore e un ruolo causale nell'evoluzione anche a questi processi, tramite cui gli organismi crescono e si sviluppano. L'eccessiva attenzione al ruolo dei geni, che si traduce in una visione dell'evoluzione prevalentemente gene-centrica, è uno dei punti problematici che caratterizza la posizione della SET. Infatti questa visione fortemente incentrata sul gene porta a concepire i processi evolutivi come

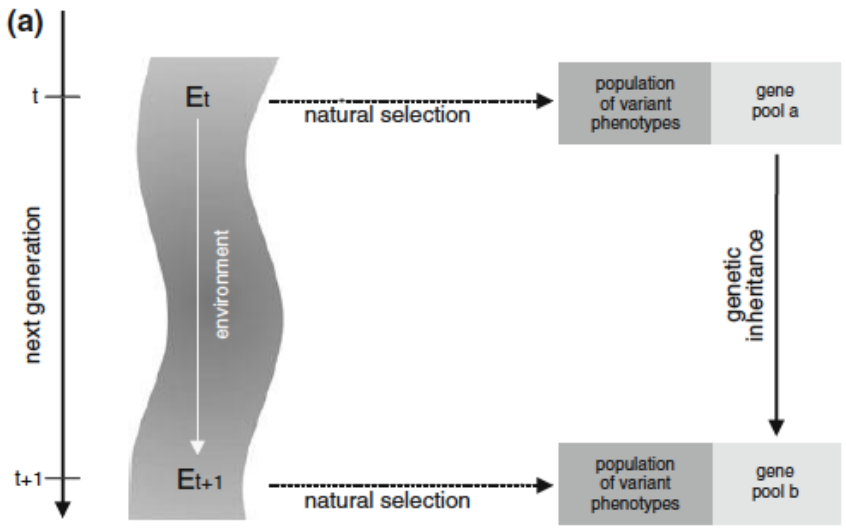
dipendenti esclusivamente da cambiamenti nella frequenza dei geni e i meccanismi presi in considerazione riguardano principalmente il piano genetico. Possiamo riassumere le posizioni della SET riportando una citazione da uno dei testi di biologica evoluzionistica più influenti degli ultimi decenni e il cui autore è uno dei difensori della SET (Futuyma 1986):

> "The major tenets of the evolutionary synthesis, then, were that populations contain genetic variation that arise by random (i.e. not adaptively directed) mutation and recombination; that population evolve by changes in gene frequency brought about by random genetic drift, gene flow, and especially natural selection; that most adaptive genetic variants have individually slight phenotype effects so that phenotypic changes are gradual (although some alleles with discrete effects may be advantageous, as in certain color polymorphisms); that diversification come about by speciation, which normally entails the gradual evolution of reproductive isolation among populations; and that these processes, continued for sufficiently long, give rise to changes of such great magnitude as to warrant the designation if higher taxonomic levels (genera, families, and so forth)." (Futuyma 1986, p. 12)

In questa citazione troviamo riassunte le posizioni principali della SET secondo cui (Futuyma 2017): 1) l'evoluzione è un processo che riguarda esclusivamente popolazioni di individui e non singoli organismi – i cambiamenti, affinché tale processo avvenga, riguardano cambiamenti nella frequenza di variazioni ereditabili all'interno di una popolazione; 2) l'eredità riguarda i geni, e tutti gli altri tipi di ereditarietà, sebbene riconosciuti dalla sintesi moderna, svolgono un ruolo del tutto marginale e secondario nel processo di evoluzione biologica; 3) le variazioni ereditate sono il risultato di variazioni individuali casuali dovute a fenomeni di mutazione genetica (intesa come qualsiasi modificazione del materiale ereditario che viene trasmessa in maniera stabile nel susseguirsi delle generazioni), e dovute anche a fenomeni di flusso genico, di deriva genetica e della selezione naturale (che viene concepita come l'unica fonte causale di cambiamento direzionale e adattivo); 4) al centro dell'indagine vi sono le specie, intese

come gruppi di popolazioni di individui isolati dal punto di vista riproduttivo, che emergono a seguito di isolamento geografico di una popolazione (speciazione allopatrica) e che si evolvono in maniera graduale; 5) i cambiamenti fenotipici fondamentali avvengono nel corso di lunghi periodi temporali e si verificano tramite l'accumulazione di piccoli cambiamenti graduali.

Per cogliere meglio la concezione dell'Evoluzione proposta dalle due teorie, presentiamo due schemi esplicativi presenti in (Müller 2013) che descrivono le posizioni della SET e della EES.

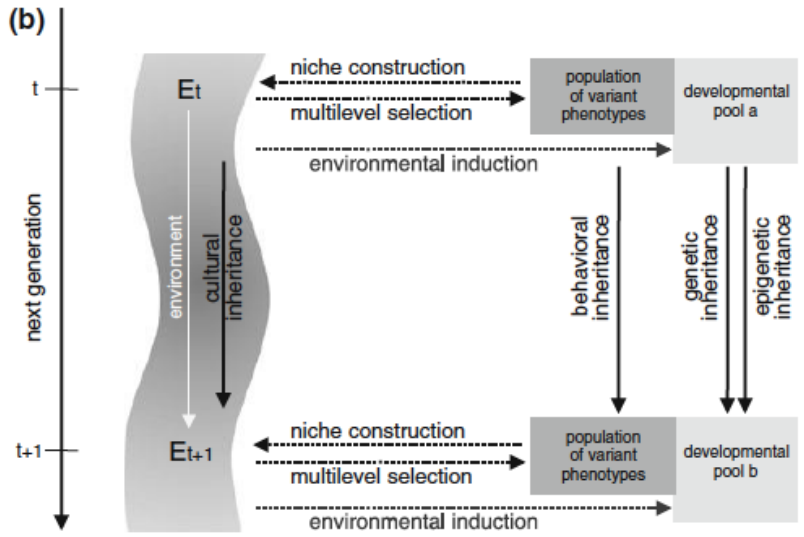


Müller 2013

Secondo lo schema evoluzionistico della Sintesi Moderna in un periodo temporale *t* una popolazione di individui è caratterizzata da una varietà di *tratti fenotipici* e da un *pool genico* specifico; entrambi questi 'parametri' sono il risultato dell'azione della *selezione naturale*. Con il passare delle generazioni, passando da *t* a *t+1*, avremo delle modificazioni ambientali, con la conseguenza che le pressioni a cui è stata sottoposta la popolazione nel tempo *t* saranno cambiate. Una tale modificazione si traduce in un cambiamento nei tratti fenotipici presentati dalla popolazione, i quali dipendono strettamente dai cambiamenti all'interno del pool genico – unica fonte di ereditarietà. Possiamo quindi dividere lo schema esplicativo in tre parti: 1) abbiamo la selezione naturale che rappresenta l'unico

meccanismo in grado di imprimere direzionalità o influenzare i cambiamenti fenotipi; di conseguenza gli individui che presentano varianti fenotipiche avranno dei tassi differenziali di riproduzione e sopravvivenza, in base alle pressioni ambientali che ricevono; 2) le variazioni fenotipiche presentate dagli organismi saranno graduali e dipenderanno dal pool genico presente nella popolazione, che rappresenta sia l'unico fattore in grado di determinare durante l'ontogenesi le caratteristiche degli individui sia l'unico fattore ereditario; 3) le variazioni presenti all'interno del pool genico emergono gradualmente e in maniera casuale; le variazioni nella frequenza dei geni guidate dalla selezione naturale determinano l'evoluzione delle popolazioni/specie. Possiamo notare una logica causale relativamente lineare in cui le caratteristiche fenotipiche degli organismi dipendono dalle varianti genetiche presenti nella popolazione; per quanto riguarda il loro successo evolutivo, tali varianti genetiche dipendono dall'azione della selezione naturale

Lo schema a cui fa riferimento la EES è più complesso e prevede diversi fattori, processi e cause a determinare l'evoluzione e lo sviluppo degli organismi.



Müller 2013

Possiamo subito notare come i fattori che hanno una qualche rilevanza nei cambiamenti evoluzionistici sono molti di più rispetto allo schema esplicativo della Sintesi Moderna. Le risorse da cui dipendeno lo sviluppo degli organismi e lo svulippo delle varianti fenotipiche presenti all'interno della popolazione non sono da ricondurre esclusivamente a un pool genico, ma a un insieme di *risorse di sviluppo* che presentano una sorta di 'apertura' alle influenze e ai contributi ambientali (induzione ambientale) nel corso dell'ontogenesi (Gilbert 2003). Le varianti fenotipiche presentate dagli organismi intrattengono con l'ambiente una relazione reciproca e bidirezionale, in cui l'ambiente presenta delle pressioni selettive su più livelli di organizzazione biologica (non più solo sul piano morfologico o sul piano genetico); di contro gli organismi, con le loro attività comportamentali, fisiologiche, etc., contribuiscono a plasmare l'ambiente e le conseguenti forze selettive che influenzeranno le generazioni successive (Odling-Smee&al. 2003). Tali generazioni erediteranno non solo un pool genico, ma anche un complesso sistema di risorse, processi e fattori che globalmente costituiscono il *Sistema di Sviluppo* , la cui stabilità è garantita da un sistema di ereditarietà multiplo in cui diversi fattori - genetico, epigenetico, comportamentale e culturale - concorrono per garantire la continuità, e per favorire la variazione delle forme (Jablonka&Lamb 2005). La variazione fenotipica presentata da una popolazione/specie dipenderà quindi dalle proprietà del *Sistema di Sviluppo* proprio della popolazione/specie in questione. L'evoluzione dipenderà quindi, oltre che dalla selezione naturale, dalle proprietà intrinseche del *Sistema di Sviluppo*; questo deve intendersi come un complesso sistema che si estende su più livelli includendo i meccanismi regolatori, presentati in precedenza (Carroll ; Wagner 2014), proprietà fisico-chimiche che caratterizzano la *materia biologica* - viscosità, etc. (Forgacs&Newman 2003), processi epigenetici e comportamentali.

L'aspetto innovativo della EES non consiste esclusivamente nell'estensione dei processi aventi un contributo causale nell'evoluzione, ma anche nel riconsiderare il ruolo di fenomeni, processi e livelli di spiegazione presenti in discipline spesso trascurate durante il periodo della Sintesi Moderna, come l'embriologia (termine con cui si indicava la biologia dello sviluppo) e la fisiologia (Morange 2011). Quest'ultima, ad esempio, è il livello di

indagine considerato più vicino agli aspetti funzionali: mentre nella Sintesi Moderna gli aspetti funzionali sono rilevanti solo nella misura in cui concorrono a garantire una maggiore adattabilità (fitness) di un organismo, per la EES la fisiologia – e in particolare l'approccio sistemico della Systems Biology – si presenta come disciplina in grado di integrare alcuni dei meccanismi causali che mettono in relazione genotipo e fenotipo (Noble&al. 2014). La fisiologia può dunque svolgere un ruolo importante nella nuova sintesi, reintroducendo all'interno del dibattito evoluzionistico: 1) il ruolo svolto dalla funzione; 2) il ruolo svolto dai principi di organizzazione superiori a quello genetico; 3) e il ruolo svolto dalle proprietà emergenti del sistema rappresentato dall'organismo.

Soggiacente a questa estensione dei processi e meccanismi da considerare centrali tanto nello sviluppo quanto nell'evoluzione, vi è la rivalutazione di ciò che bisogna intendere per *causa* in ambito biologico. A tal proposito fondamentale è stata la distinzione tra cause prossime e cause ultime effettuata da Ernst Mayr. Secondo questa distinzione posta da (Mayr 1961) bisogna distinguere tra le *cause prossime*, che sovrintendono alla costruzione dell'organismo, e le *cause ultime*, che racchiudono al loro interno sia la storia delle modificazioni passate subite da una certa linea di discendenza, sia le informazioni che servono per costruire l'individuo adulto. All'interno della cellula zigote risiederebbe un programma genetico (*cause prossime*) responsabile per l'espressione dell'informazione contenuta nei geni (*cause ultime*).

> "Organism, in contrast to inanimate objects, have two different sets of causes because organism have a genetic program. Proximate causes have to do with decoding of the program of a given individual; evolutionary causes have to do with the changes of genetic program through time, and with the reason for these changes." (Mayr 1982, p.68)

L'intento di Mayr è quello di indagare come venga utilizzato il concetto di causa in ambito biologico; e per far ciò prende in prestito espressioni provenienti dal linguaggio

della teoria dell'informazione, fornendo una caratterizzazione delle domande e dei tipi di causa che guidano diversi ambiti biologici (Mayr 1961). Distingue così tra due ambiti: la *Biologia Funzionale* e la *Biologia Evoluzionistica*. La prima si interroga sul *come* un organismo funziona, ovvero su come le componenti che costituiscono un organismo interagiscono in maniera complessa nel processo di costruzione di quest'ultimo. Il tipo di causalità che è possibile riconoscere a questo tipo di indagine è quello legato alle *cause prossime*, intese come una serie di meccanismi, e di aspetti messa in atto da un organismo o da un organo in risposta a dei fattori ambientali *immediati*. La *Biologia Evoluzionistica*, invece, si interroga sul *perché* un organismo presenta certi tratti morfologici o certe caratteristiche comportamentali. Da un certo punto di vista interrogarsi sul *perché* apre a una certa ambiguità; infatti una domanda sul *perché* può riguardare sia le cause storiche, in grado di spiegare l'insorgere di certe caratteristiche in determinati organismi, sia il *fine* (funzionale) che giustifica la presenza di tali caratteristiche. Utilizzando metaforicamente il linguaggio della teoria dell'informazione, Mayr indica la *Biologia Funzionale* come ambito di indagine che ha a che fare con tutti gli aspetti, fenomeni e meccanismi implicati nella decodifica dell'informazione contenuta nel DNA della cellula zigote; mentre la *Biologia Evoluzionistica* è interessata alle cause storiche, legate all'incorporazione di tale informazione all'interno del DNA, e ai meccanismi che ne controllano la variazione nel corso di varie generazioni e per mezzo della selezione naturale.

Questa distinzione dicotomica porta a concepire l'ontogenesi e la filogenesi come a dei 'meccanismi' o processi alternativi tramite cui l'informazione, necessaria per lo sviluppo dell'organismo, viene utilizzata. Come abbiamo visto, secondo la prospettiva della Sintesi Moderna le caratteristiche fenotipiche sono soggette a cambiamenti evolutivi o tramite l'azione di mutazioni che interessano il livello genetico o tramite pressioni adattive provenienti dall'ambiente. Quello che si stabilisce in questo modo è una sorta di priorità ontologica delle cause ultime - in quanto 'forze' direttrici della costruzione dell'organismo - sulle cause prossime. I geni sono quindi concepiti come i depositari dell'informazione filogenetica che nel corso dell'ontogenesi viene 'spacchettata' per costruire i caratteri e

l'organismo in generale. In questa presunta priorità consiste quella che viene chiamata *Fallacia Filogenetica* (Lickliter&Berry 1990).

Dall'inclusione di nuovi meccanismi e dal contributo esplicativo di vecchie-nuove discipline emerge una concezione dello sviluppo e dell'evoluzione più ricca e quindi meritevole di essere sottoposta a ulteriore indagine per sondarne la portata esplicativa e predittiva. Tale processo passa anche dal riconsiderare l'utilità delle spiegazioni risultanti da questa contrapposizione dicotomica tra cause ultime e cause prossime.

A partire dagli anni 2000 è diventata sempre più esplicita l'esigenza di estendere e includere i fenomeni, i processi e i meccanismi considerati di qualche rilevanza all'interno dell'evoluzione, oltre le posizioni della Modern Synthesis (Müller and Newman 2003;West-Eberhard 2003; Jablonka and Lamb 2005; Pigliucci and Kaplan 2006).

L'EvoDevo ha messo al centro la complessità del rapporto tra genotipo e fenotipo, considerando non solo i cambiamenti evolutivi che hanno interessato il geni regolatori, ma indagando anche proprietà e processi che riguardano la complessità delle proprietà cellulari e tessutali (Müller&Newman 2003) con i processi fisici e fisiologici che ne stanno alla base. Al di là di temi classici come la variazione genetica, l'eterocronia e i vincoli dello sviluppo (developmental constraint) l'EvoDevo ha cominciato a interessarsi sempre più a tematiche quali la variazione facilitata (facilitated Variation), la modularità dello sviluppo, il ruolo dell'epigenetica nell'emergere di novità evolutive, etc. Questo ha permesso di ampliare il ruolo che lo sviluppo svolge nell'evoluzione degli organismi. A differenza di come veniva concepita l'evoluzione dalla sintesi moderna, vi sono degli sforzi verso un'estensione dei processi, dei meccanismi e delle tematiche ritenute centrali all'interno dell'evoluzione degli organismi.

La variazione fenotipica non è il risultato esclusivo della variazione genetica, ma può essere anche il risultato dello sviluppo e della sua plasticità. Non vi è un unico sistema di ereditarietà che trasferisce le informazioni da una generazione ad un altra, ma vi sono diversi sistemi di ereditarietà. Non vi è una

mappatura semplice tra genotipo e fenotipo, ma la relazione che li lega è dovuta a dinamiche ricorsivi e non lineari. La selezione naturale non rappresenta l'unico fattore direzionale nell'evoluzione, ma anche i vincoli di sviluppo e le capacità generative del sistema di sviluppo possono imprimere e determinare direzionalità nell'evoluzione.

Riteniamo fondamentale adottare una prospettiva estesa in quanto la Teoria Evoluzionistica possa ritornare ad essere, dopo essere stata e in parte ancora essendo in ostaggio di una teoria genetica, una teoria della forma (Pigliucci 2007). Quelli che vengono proposti sono nuovi fattori causali evolutivi, non fenomeni marginali. Motivo del contendere riguarda quindi il ruolo e l'importanza causale ed esplicativa che tali fattori hanno all'interno dell'evoluzione.

Capitolo 3 - Verso una Prospettiva Estesa

3.1. - La Povertà del Programma

Al cuore etimologico dei concetti di *sviluppo* e di *evoluzione* vi è una medesima metafora, quella dello *svolgimento* di un qualcosa (Lewontin 1983); un *qualcosa* che inizialmente aveva assunto le caratteristiche dell'*omuncolo* nella *Teoria Preformazionista*, ma che con il progredire della biologia e della genetica molecolare ha assunto i connotati metaforici di un *programma*, di un *piano* o di un *progetto di costruzione* per l'organismo, andando così a configurarsi come una sorta di *Preformismo Rappresentazionale* (Moss 2002a). Nel capitolo precedente abbiamo fatto riferimento a queste metafore utilizzate per descrivere lo sviluppo e l'evoluzione degli organismi. Il primo uso di tali metafore è possibile ricondurlo a due influenti articoli, entrambi pubblicati nel 1961 da parte di Ernst Mayr (Mayr 1961) e di François Jacob e Jacques Monod (Jacob&Monod 1961).

> "The completely individualistic and yet also species-specific DNA code of every zygote (fertilized egg cell), which controls the development of the central and peripheral nervous systems, of the sense organs, of the hormones, of the physiology and morphology, is the program for the behavior computer of this individual. Natural selection does its best to favor the production of codes guaranteeing behavior that increases fitness. [. . .] The purposive action of an individual, insofar as it is based on the properties of its genetic code, therefore is no more or less purposive than the actions of a computer that has been programmed to respond appropriately to various inputs" (Mayr 1961, pp. 1503–1504)

In questo articolo, a cui abbiamo già fatto riferimento in precedenza riguardo la nozione di causalità in biologia, Mayr utilizza la metafora del programma per intendere l'insieme di istruzioni specie-specifiche codificate nel Dna, responsabili della costruzione dei vari tratti di un organismo. A tale formulazione viene associata la distinzione tra *cause prossime,* ovvero l'insieme di condizioni fisiologiche e aspetti ambientali che costituiscono un determinato fenomeno biologico, e *cause ultime* per indicare la storia evolutiva che ha interessato diverse generazioni e che ha plasmato la dotazione genetica rendendola responsabile della costruzione di un determinato tratto. Quindi le cause prossime fanno riferimento all'espressione di un programma (genetico), mentre le cause ultime fanno riferimento alla storia del programma. La decodifica dell'informazione contenuta nel programma è compito della biologia funzionale, mentre la ricostruzione della storia è compito della biologia evoluzionistica. Interessante è il fatto che è la storia del programma ad avere un certa preminenza rispetto alle condizioni tramite cui questo viene espresso. La teorizzazione di un programma genetico apre la porta a posizioni neo-preformazioniste, che tuttavia nella prospettiva di Mayr non rappresentano un'ostacolo.

> "The first step came from the field of genetics, which distinguished between a genotype (the genetic constitution of an individual) and a phenotype (the totality of the observable characteristics of an individual) […] By thus providing the information for development, the genotype is the preformed element. But by directing the epigenetic development of the seemingly formless mass of the egg, it also played the role of the vis essentialis of the epigenesis. Finally, molecular biology removed the last unknown by showing that the genetic DNA program of the zygote was this vis essentialis. The introduction of the concept of a genetic program terminated the old controversy. The answer was thus, in a way, a synthesis of epigenesis and preformation. The process of development, the unfolding phenotype, is epigenetic. However, development is also preformationist

because the zygote contains an inherited genetic program that largely determines the phenotype." (Mayr 1997, p. 158)

Secondo Mayr, concepire lo sviluppo degli organismi come l'esecuzione di un programma rappresenterebbe la soluzione per mettere fine alla vecchia controversia tra preformisti ed epigenetisti. Il programma genetico non sarebbe altro che l'informazione filogenetica presente preformata all'interno del materiale genetico ereditato dai vari organismi; e al tempo stesso rappresenta il progetto contenente l'insieme di istruzioni necessarie per la costruzione delle caratteristiche fenotipiche durante lo sviluppo. Quest'ultimo processo, sebbene caratterizzato da un insieme di processi epigenetici, avviene comunque sotto il controllo del programma che viene ereditato. Inoltre, il programma genetico rappresenta la cifra costitutiva che permette di distinguere tra materia vivente e materia inanimate (Mayr 1982).

Invece in (Jacob&Monod 1961) troviamo un uso più cauto del termine *programma*, utilizzato per caratterizzare il meccanismo regolatorio che sta alla base della sintesi proteica. Troviamo che l'uso fatto del termine *programma*, così come di quello del termine *blueprints* (progetto) - altra metafora ricorrente - è più accorto, in quanto fa riferimento ai prodotti proteici o ai costituenti cellulari, senza spingersi fino a includere caratteristiche morfologiche o comportamentali dell'organismo.

"According to the strictly structural concept, the genome is considered as a mosaic of independent molecular blueprints for the building of individual cellular constituents. In the execution of these plans, however, co-ordination is evidently of absolute survival value. The discovery of regulator and operator genes, and of repressive regulation of the activity of structural genes, reveals that the genome contains not only a series of blue-prints, but a co-ordinated program of protein synthesis and the means to control its execution." (Jacob and Monod 1961, p. 354)

Nell'articolo di Jacob&Monod, in cui vengono descritti i meccanismi che interessano il sistema del lattosio e del ciclo lisogeno dell'*Escherichia coli,* viene messo in luce come i geni siano necessari e sufficienti per definire la struttura di una proteina e che i meccanismi di controllo dell'espressione delle proteine operano a livello genetico. Nel loro articolo vanno avanti avanzando l'ipotesi che il modello di regolazione genico che sovrintende la sintesi delle proteine possa essere applicato sia all'embriologia sia al cancro, spiegando come cellule dell'organismo aventi lo stesso genoma producano differenti fenotipi e comportamenti. Il modello di Jacob&Monod prevede tre elementi inclusi all'interno del genoma: 1) un insieme di *blue-prints*; 2) un programma coordinato per la sintesi delle proteine; 3) e i mezzi per controllare l'esecuzione del programma. Questa prospettiva è più specifica e articolata, in quanto non vengono ricondotte all'interno del Dna esclusivamente le istruzioni per la produzione di una determinata componente proteica, ma viene incluso anche il programma regolatorio in grado di specificare tempo e luogo in cui una certa componente deve essere prodotta.

> "In the genetic programme, therefore, is written the result of all past reproductions, the collection of successes, since all traces of failures have disappeared. The genetic message, the programme of the present-day organism, therefore, resembles a text without an author, that a proof-reader has been correcting for more than two billion years, continually improving, refining and completing it, gradually eliminating all imperfections. What is copied and transmitted today to ensure the stability of the species is this text, ceaselessly modified by time. Time, in this case, means the number of consecutive copies of the message, the number of successive generations leading from a remote ancestor to our present day bacterial cell." (Jacob 1973, p. 287)

Aspetto interessante, come messo in evidenza da (Peluffo 2015), è che il termine utilizzato in francese da Jacob sia *programme,* che in inglese si dovrebbe tradurre con *programme* e non *program* (quest'ultimo appartenente al gergo delle computer science).

Il primo termine, invece, rimanda all'idea di un *programma cronologico*, inteso come una serie organizzata di eventi. Di conseguenza un *programma genetico* dovrebbe essere inteso come una tabella di marcia per l'espressione di geni necessari durante lo sviluppo o per innescare adeguate risposte fisiologiche.

Tuttavia ancora più interessante è la citazione di una intervista fatta a Monod, in cui viene presentato in maniera ancora più esplicita cosa intende per programma; anche qui possiamo apprezzare come la concezione di programma di Monod sia più 'vicina' al livello molecolare.

> "[t]he 46 chromosomes [of a human embryo] contain the program to make a child. That is, it doesn't contain the full description like the homunculus [referring to earlier preformationist theories]; it contains the program, that is, the instructions necessary for producing on one hand, the molecules, essential to make the adult, and on the other hand the means of producing them in time and space. . . . How it is planned for which molecule will express itself in time and space, in which conditions, how the cells will differentiate from each other, of this we have no idea for the moment, simply no idea. In other words, what is the computer language, the language spoken by this program. . . . [T]his we don't know at all" (Jacob 1979, 00:20:00–00:21:30; in Peluffo 2015)

> "No preformed and complete structure pre-existed anywhere; but the architectural plan for it was present in its very costituents. It can therefore come into being spontaneously and autonomosly, without outside help and without the injection of additional information. The necessary information was present, but unexpressed, in the costituents. The epigenetic building of a structure is not a creation; it is a revelation." (Jacob 1973, p.7)

L'uso della metafora del programma e di altre metafore affini non è da ritenere esclusivo del periodo iniziale della genetica e della biologia molecolare, ma è pervasivo

anche all'interno dei moderni approcci della biologia - come l'EvoDevo per come viene declinato da alcuni autori come Carroll, Gehring o come possiamo evincere da questa citazione di Schwartz in cui è presente l'ulteriore metafora dei *geni come interruttori* che regolerebbero lo sviluppo di un organismo.

> "[…] the difference between a fruit fly and a human might have as much (or even more) to do with the turning on and off of homeobox genes that both animals share as would the acquisition in various ancestral vertebrates and mammal of a small number of mutation that duplicated, added slightly to, or deleted slightly from, already present homeobox genes - in short, that fundamental differences between organisms could result simply from altering the course of development through activating or deactivating certain homeobox genes, changing the timing of interactins of homeobox genes, or both." (Schwartz 1999, p. 22)

È possibile individuare tre posizioni caratterizzanti il *consenso moderno* riguardante lo sviluppo e che in una certa misura sono presenti negli approcci gene-centrici a cui abbiamo fatto riferimento in precedenza (Robert 2004, p. 39): 1) *Informazionismo Genetico*, secondo cui nei geni sono presenti, in qualche modo pre-formate, tutte le informazioni specie-specifiche necessarie per lo sviluppo di un organismo; 2) *Animismo Genetico*, all'interno del Dna di un organismo è presente un programma che ne controlla lo sviluppo; 3) *Primato Genetico*, secondo cui i geni rappresentano le unità ereditarie, gli agenti dello sviluppo e i principali blocchi di costruzione di cui si serve l'organismo durante lo sviluppo. Come abbiamo avuto modo di notare in precedenza, all'interno del Dna sarebbe codificata l'informazione necessaria per la produzione di prodotti proteici (secondo una posizione più moderata e relativamente condivisibile) o addirittura per la produzione dei vari tratti, inclusi quelli comportamentali, degli organismi (secondo una prospettiva più radicale che riteniamo di dover respingere in toto in quanto estremamente semplicistica). Anche la concezione secondo cui il Dna conterrebbe un programma che controlla lo sviluppo dell'organismo, tende ad attribuire al livello genetico un ruolo centrale di

controllo che non è detto che abbia e che non è detto che risieda in alcuna parte dell'organismo che si sviluppa - anzi vedremo come sia possibile concepire l'ontogenesi come un processo contingente e distribuito. Infine per quanto riguarda il primato dei geni

Lo spirito che muove la nostra trattazione è in opposizione con le tre posizioni che abbiamo appena presentato e cercheremo di presentare come la realtà biologica e alcune teorizzazioni rivelino una realtà più complessa riguardo i processi e i meccanismi che caratterizzano l'Ontogenesi - e di riflesso la Filogenesi. Per far ciò riteniamo sia utile analizzare il concetto di gene, in quanto da esso e dal funzionamento che gli viene associato, dipendono quelle posizioni che tendono a ricondurre i fenotipi all'azione dei geni e ai geni il compito di determinare i tratti dell'organismo.

Riteniamo sia possibile presentare parzialmente - sebbene esistano delle ricostruzioni storiche più dettagliate (Falk 2009) - il percorso concettuale che ha portato alla concezione secondo cui all'interno del Dna risiederebbe l'informazione necessaria per la costruzione dell'organismo. Per far ciò riteniamo utile presentare una serie di formulazioni che il concetto di gene ha ricevuto nel corso della storia del pensiero biologico.

Raphael Falk definisce il concetto di *gene* come un *concetto in tensione* (Falk 2000, p. 317); tensione che dura fin dalla sua prima formulazione implicita nei lavori di Mendel e che è perdurata fino all'era Genomica e Post-Genomica - in cui dalla mappatura di diversi genomi è emersa la complessità e la varietà di attori molecolari coinvolti nell'espressione del materiale contenuto nel Dna (Griffiths&Stotz 2006). Il cambiamento subìto dalla nozione di gene - con la complessità, diversità di sfumature e accezioni che ha assunto nel corso del tempo, - non è altro che segno del cambiamento dello *spirito del tempo* (*Zeitgeist*), ovvero dei cambiamenti, non solo teorici, ma anche pratico/sperimentali che ha subito la biologia (Moss 2003). Di conseguenza la nozione di *gene*, nata a cavallo tra '800 e '900, non è detto che possa passare indenne tre secoli senza che venga messa in dubbio sia la sua spendibilità in quanto oggetto teorico, sia il suo statuto ontologico sul piano sperimentale. Se concepiamo la *Scienza* come attività che si

realizza ed è costituita dalle *pratiche* in cui sono impegnati gli uomini coinvolti in questa attività, e se tali pratiche su cui si basa la *Scienza* generano degli *oggetti epistemologici,* allora il gene non è altro che uno di questi oggetti (Falk 2004).

Il concetto di *gene* sembra essere un concetto *bifronte*, con una faccia che guarda al fenotipo e un'altra faccia che guarda al livello molecolare. Contrariamente a quello che si può pensare, ovvero che quando si parla di *gene* si faccia riferimento a un qualcosa di ben definito, tanto l'entità materiale quanto il concetto a essa sovrastante sono tutt'altro che univoci e unitari. Il concetto di *gene*, così come la ricerca dell'entità materiale a esso associata, sono stati oggetto di una '*evoluzione*' nel corso del pensiero e dell'indagine biologica (Falk 2009).

Quando si pensa al termine *Gene* o *Genetica* è inevitabile non pensare a Gregor Mendel, ritenuto da molti il padre della genetica. Nel suo articolo del 1865 *Versuche über Pflanzen-Hybriden* (*Esperimenti su Ibridi nelle Piante*) cerca di spiegare quali siano le 'leggi' soggiacenti alla formazione e allo sviluppo di forme ibride e che stanno dietro alle regolarità fenotipiche presentate nel corso delle generazioni. L'intento è quello di individuare una tipologia di forme ibride diverse, in maniera tale da stabilire dei rapporti statistici in grado di determinare l'emergere di certe forme nel corso delle generazioni. Una volta individuati una serie di caratteri che differiscono in maniera costante in diversi individui appartenenti alla stessa varietà di piante, è possibile procedere all'ibridizzazione in maniera tale da fare emergere le regolarità soggiacenti. Se andiamo a vedere gli scritti di Mendel quindi, l'intento non era quello di scoprire i fattori causali della forma, ma quelle che sono le leggi quantitative della variazione, ovvero delle leggi che permettessero di individuare delle correlazioni statistiche nelle differenze presentate dai vari individui appartenenti a una specie nel corso delle generazioni. Tali regolarità statistiche emersero nel corso degli esperimenti di ibridizzazione, il che portò Mendel a ipotizzare l'esistenza di fattori - quelli che in seguito saranno chiamati geni - in grado di spiegare le differenze fenotipiche e morfologiche presentate dai vari individui. Quella di Mendel non era altro che una analisi

quantitativa degli aspetti qualitativi, ovvero i caratteri, presentati dagli individui osservati. Assunto insindacabile è che i discendenti non ereditano direttamente i tratti fenotipici dai progenitori, ma le risorse che permettono ai tratti di svilupparsi. I *fattori* Mendeliani sono quindi delle entità non ben definite dal punto di vista materiale, che è possibile però ritenere responsabili per la presenza di certi tratti fenotipici. La presenza di un tratto fenotipico all'interno degli individui di una generazione era da ritenersi correlato, o addirittura dipendente, alla presenza di un qualche fattore di cui il tratto era manifestazione evidente. In questa primissima fase il gene è più un'entità descrittiva utile ai fini dell'analisi della distribuzione dei caratteri nel corso delle generazioni, che una realtà biologica di cui si può conoscere la struttura (Falk 1986).

Com'è noto i lavori di Mendel furono dimenticati per più di trent'anni e solo in seguito alla riscoperta dei suoi scritti agli inizi del '900 da parte di tre studiosi (Hugo de Vries, Carl Correns ed Erich von Tschermak) lo studio delle leggi soggiacenti all'ereditarietà dei caratteri ricevette nuovo impulso.

A William Johannsen si deve l'introduzione dei termini *gene*, *fenotipo* e *genotipo* (Johannsen 1911); con il termine genotipo indica ciò che viene ereditato dai parentali, mentre con il termine fenotipo indica il carattere o l'insieme di caratteri che si sviluppano a partire da un seme o da un uovo. La relazione tra fenotipo della progenie e quella dei progenitori non rappresenta il reale fenomeno dell'ereditarietà, ma è soltanto un'evidenza di un processo soggiacente. Viene introdotto il termine *gene* per indicare le unità che compongono il genotipo; ogni gene può presentarsi secondo un numero di forme alternative chiamate alleli. Ciò che viene ereditato non sono le caratteristiche fenotipiche dei parentali, ma delle risorse da cui queste dipendono; la somiglianza tra i tratti presentati dagli individui nel corso delle generazioni viene indicata da Johannsen come *eredità apparente, ma non è questo l'oggetto che costituisce la vera teoria dell'ereditarietà*. Le caratteristiche fenotipiche dei parentali non rappresentano la causa delle caratteristiche fenotipiche dei discendenti, ma sia le caratteristiche di progenitori

che dei discendenti dipendono dalle cellule sessuali (gameti) che vengono ereditate dagli antenati. A tal proposito Johannsen formula l'ipotesi secondo cui l'eredità sarebbe legata al genotipo, inteso come totalità dei geni da cui dipenderebbe la trasmissione dei caratteri. Le caratteristiche direttamente osservabili e che permettono di stabilire delle relazioni di somiglianza tra generazioni sono chiamate *fenotipi.*

> "As to the nature of the "genes" it is as yet of no value to propose any hypothesis; but that the notion "gene" covers a reality is evident from Mendelism." (Johannsen 1911, p. 990)

Con il termine gene Johannsen intendeva indicare ciò che viene ereditato dai parentali, mentre con il termine fenotipo intendeva ciò che si sviluppa a partire da un seme o da un uovo. Sebbene si occupò di indagare nuovamente i fenomeni colti dalle leggi del'ereditarietà mendeliane, non si espose riguardo la natura materiale dell'unità ereditaria, che ricondusse a qualcosa presente nei gameti e nello zigote, riconoscendo così al gene lo statuto di mera entità ipotetica, una sorta di costrutto teorico necessario per spiegare la trasmissione dei fenotipi (Falk 1986).

> Heredity may then be defined as the presence of identical genes in ancestors and descendants, or, as Morgan says in full accordance with this definition; "The word heredity stands for those properties of the germ-cells that find their expression in the developing and developed organism." (Johannsen 1911, p. 1000)

Anche con Thomas Hunt Morgan, uno dei padri della genetica moderna, siamo sempre su questa linea di ricerca. Tuttavia vennero fatti dei grandi passi avanti per delineare il gene in quanto entità materiale. In particolare si ritenne che

i geni, ancora intesi come delle entità astratte, fossero situati sui cromosomi e vennero formulate le prime mappe cromoscomiche (*linkage maps*) in grado di disporre sequenzialmente i geni responsabili per tratti specifici lungo un determinato cromosoma. Dagli esprimenti di *linkage* emerse che la relazione tra tratto fenotipico osservato e sito cromosomico (gene), ritenuto responsabile per quel tratto, era relativamente costante; con la conseguenza di mettere in stretta correlazione l'entità astratta necessaria per giustificare l'ereditarietà di un tratto, con una entità materiale ritenuta essere depositaria di quelle risorse necessarie per la costruzione dei fenotipi presenti nei progenitori.

> "Now that we locate [the gene] in the chromosomes are we justified in regarding them as material unit; as chemical bodies of a higher order than molecules?[…] There is not consensus of opinion amongst geneticists as to what genes are - whether they are real or purely fictious - because at the level at which the genetic experiments lie, it does not make the slightest difference whether the gene is a hypothetical unit, or whether the gene is a material particle" (Morgan 1933)

In questa fase possiamo parlare di gene in quanto *entità riduzionista strumentale*, ovvero utilizzabile per fini sperimentali in grado di spiegare la correlazione tra tratti (Falk 1986). Tuttavia più ci avviciniamo alla data fatidica della scoperta della struttura molecolare del Dna (1953), più la nozione strumentale utilizzata negli esprimenti di *linkage* e la nozione ipotetica di gene si vanno confondendo. Da un certo punto di vista possiamo dire che con gli esperimenti di Morgan si ha il processo di *materializzazione* del gene, da entità teorica che è possibile inferire esclusivamente dalla presenta di un tratto a entità materiale di cui gradualmente si stavano cominciando a comprendere la natura e la collocazione a livello molecolare.

Un ulteriore passo in avanti verso l'individuazione del gene in quanto entità materiale venne fatto da uno degli allievi di Morgan, Hermann Müller. A differenza di quanto sostenuto da Morgan, ovvero che è a partire dai tratti che è possibile determinare la presenza di un certo gene, secondo Müller sono i geni a determinare in maniera più o meno diretta il fenotipo.

> "[…] besides the ordinary proteins, carbohydrates, lipoids, and extractives, of their several types, there are present within the cell thousands of distinct substances — the "genes"; these genes exist as ultramicroscopic particles; their influences nevertheless permeate the entire cell, and they play a fundamental role in determining the nature of all cell substances, cell structures, and cell activities. Through these cell effects, in turn, the genes affect the entire organism." (Müller 1922, p. 32)

Nonostante la composizione chimica dei geni fosse ancora sconosciuta così come le reazioni tramite cui producono i loro effetti fenotipici, per Müller rappresentava una certezza il fatto che i caratteri costitutivi di un organismo sono il risultato di un sistema di reazioni complesso, delicato e finemente bilanciato causato dall'interazione di un numero indefinito di geni, e ogni aspetto della struttura e dell'attività degli organismi dipende da alterazioni che interessano questo complesso sistema (Müller 1922, p. 33).

In questa fate antecedente alla scoperta la scoperta la struttura molecolare della molecola di Dna, si erano già fatti dei passi avanti nel caratterizzare il gene in termini materiali. La conseguenza era che da una parte molti studiosi guardavano al gene in termini strumentali, ovvero come utile entità unitaria che stava ad indicare la presenza di un carattere all'interno degli organismi, dall'altra c'era chi voleva conferire concretezza a tale entità individuando un'unità materiale associata alla trasmissione e allo sviluppo dei caratteri. L'avvento della genetica

molecolare e la scoperta di Watson&Crick 1953a rappresenta il punto culminante di questa impresa in cui il gene veniva accostato a una sequenza di Dna da cui fare dipendere l'espressione del fenotipo degli organismi.
"the amino acid sequences of the proteins of an organism are the most delicate expression possible of the phenotype of an organism" (Crick 1958, on protein synthesis, p. 142).

Arrivati in prossimità della scoperta della struttura molecolare del Dna dobbiamo fare un passo indietro alla fine dell'800, in quanto può esserci d'aiuto per capire il perché di tanti sforzi nell'indagare la natura del gene in quanto unità ereditaria, evolutiva e di sviluppo.

3.2. - Una Barriera e un Dogma alle Fondamenta della Biologia

Da un certo punto di vista la riscoperta e l'accettazione dei risultati di Mendel fu facilitata da un contesto teorico fertile e preparato ad accogliere tali 'nuove' formulazioni, che vide come figura centrale quella di August Weismann, ritenuto, dopo Darwin, uno dei pensatori ad aver avuto il maggior impatto sul pensiero evoluzionistico (Mayr 1982). Weissman, dopo un periodo di entusiastica accettazione della teoria dell'eredità dei caratteri acquisiti, si impegnò a sviluppare una teoria in grado di spiegare la variazione e la continuità delle forme nel corso delle generazioni. In due articoli *Sull'Eredità* (*Über die Vererbung* 1883) e *Sulla Continuità del Plasma Germinale come Fondamento della Teoria dell'Eredità* (*Die Kontinuität des Keimplasmas as Grundlage Einer Theorie der Vererbung* 1885) pone le basi della teoria riguardante l'eredità, l'origine della generazione dei tratti e della loro variazione che verrà sviluppata in maniera più ampia nell'influente opera del 1892 *Il Plasma Germinale: una Teoria dell'Eredità* (*Das Keimplasma: eine Theorie Der Vererbung* 1892). Una delle domande che muove l'indagine di Weismann è come un organismo riesca a trasmettere in maniera così precisa e affidabile le proprie caratteristiche alle progenie.

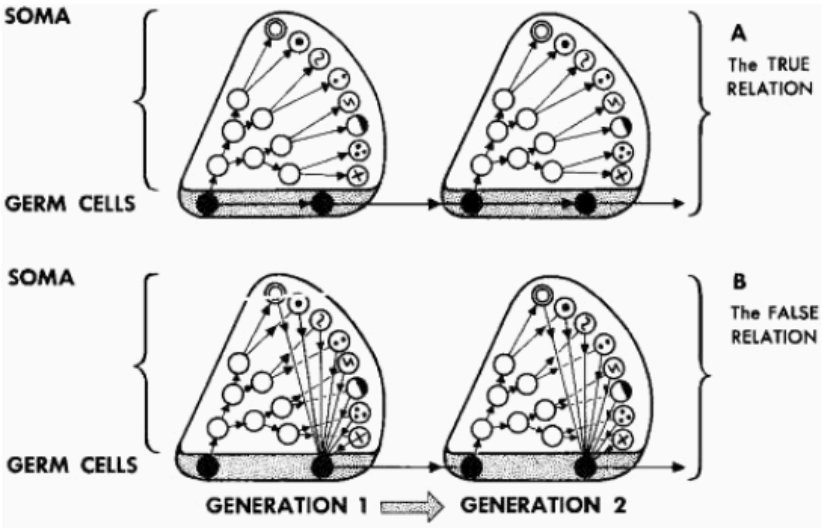
"How is that a single cell of the body can contain within itself all the hereditary tendencies of the whole organism?" (Weismann 1885, p. 167)

La risposta a tali domande è tutt'altro che semplice e in quegli anni stava animando il dibattito all'interno dell'ambito biologico. Come abbiamo visto nel capitolo precedente, Darwin al momento della stesura dell'*Origine delle Specie* è consapevole della mancanza di 'leggi' in grado di spiegare l'eredità dei tratti e le variazioni che questi subiscono negli organismi. Tuttavia non gli impedì di avanzare un'ipotesi (*Ipotesi della Pangenesi*) presente all'interno dell'opera del 1868 *La Variazione degli Animali e delle Piante allo Stato Domestico* al capitolo XXVII, in cui delle particelle chiamate *gemmule* sono da ritenere responsabili sia dell'eredità sia del controllo e della guida dello sviluppo degli organismi. Queste particelle si genererebbero in ogni parte del corpo e sono legate all'eredità e allo sviluppo di quella specifica parte corporea. Inoltre sarebbero anche in grado di *registrare* le modificazioni subite da un tratto dovute all'uso e al disuso da parte dell'organismo durante la propria esistenza; aprendo così la strada a una possibile teoria dell'ereditarietà dei caratteri acquisiti.

L'importanza della formulazione teorica di Weismann consistette nel porre una linea di demarcazione tra particelle responsabili dell'ereditarietà dei caratteri e particelle di cui è composto l'organismo e che subiscono le influenze ambientali legate agli effetti dell'uso e del disuso. Viene quindi posta la distinzione tra *cellule somatiche*, le cellule che compongono i vari organi dell'organismo, e *cellule germinali*, cellule sessuali le quali contengono al loro interno - e nello specifico all'interno del nucleo (particolare non da poco per gli sviluppi successivi della genetica ad opera di Morgan) - il *plasma germinale*. Secondo Weissman quest'ultimo rappresenta una struttura avente un costituzione chimica e molecolare altamente complessa, in grado di dare origine allo sviluppo di un organismo e allo stesso tempo di garantire trasmissione dei caratteri da una generazione all'altra. In ogni generazione, una parte del *plasma germinale* viene impegnata nell'Ontogenesi

dell'organismo divergendo a un certo punto dello sviluppo, dando così origine alla linea di *cellule somatiche*, mentre un'altra parte viene preservata per essere trasmessa alle generazioni successive, all'interno delle *cellule germinali*. In estrema sintesi in questo consiste la Teoria della Continuità del Plasma Germinale e con l'espressione *Barriera di Weismann* si indica l'impossibilità che le modificazioni subite dalla linea somatica vengano trasmesse alla linea germinale e in seguito ereditate dalle generazioni successive.

In figura possiamo vedere una immagine tratta da (Simpson 1957), a testimonianza della centralità teorica che la formulazione di Weismann ebbe all'interno della Sintesi Moderna, in cui viene rappresentata la relazione tra *linea cellulare somatica* e l*inea cellulare germinale*: la parte in alto esprime la giusta relazione tra le due linee, in cui non vi è alcuna azione causale delle cellule somatiche sulle cellule germinali - mentre queste ultime sono tra loro sono in una relazione di continuità anche intergenerazionale; la parte in basso, invece, rappresenta la relazione sbagliata in cui sono ammessi meccanismi causali lamarckiani che portano a una modificazione della linea germinale.



Simpson 1957

Sebbene dal punto di vista sperimentale sono ancora lontani i tempi in cui si riuscirà ad arrivare nel dettaglio della struttura molecolare che caratterizza il Dna,

Weismann disponeva degli strumenti adatti per osservare il processo di mitosi che interessava la cellula zigote e che prevedeva il 'rimescolamento' del materiale presente nel nucleo, in cui riteneva risiedesse il plasma germinale.

> "[…] the germ-plasm was that part of a germ-cell of which the chemical and physical properties - including the molecular structure - enable the cell to become, under appropriate conditions, a new individual of the same species." (Weismann 1885, p. 174)

> "[…] heredity depends upon the continuity of the molecular substance of the germ from generation to generation." (Weismann 1883, p.70)

> "Such early differentiations are only the visible proof of certain highly complex molecular re-arrangements in the cells, and the facts appear in the course of ontogeny depend upon the chemical and physical constitution of the molecules in the reproductive cell." (Weismann 1883, p.79)

Quest'ultimo passo in particolare ha attirato l'attenzione degli studiosi successivi (Mayr 1985) in quanto in tale formulazione è contenuta implicitamente una concezione simile a quella del *programma genetico*, da cui dipenderebbe il controllo dello sviluppo dell'organismo e che al tempo stesso rappresenterebbe il depositario dell'informazione Filogenetica.

> "This observation led Weismann in 1885 to his theory of the "continuity of the germ plasm," which states that the "germ track" is separate from the body (soma) track from the very beginning, and thus nothing that happens to the soma can be communicated to the germ cells and their nuclei. We now know that Weismann's basic idea - a complete separation of the germ plasm

> from its expression in the phenotype of the body - was absolutely correct. His intuition to postulate such a separation was faultless. However, among two possible ways for effecting this, he selected the separation of the germ cells from the body cells, while we now know that the crucial separation is that between the Dna program of the nucleus and the proteins in the cytoplasms of each cell." (Mayr 1982, p. 700)

La *Barriera di Weismann* e la distinzione tra le due *linee* fu fondamentale all'interno della Sintesi Moderna, la quale era sempre alla ricerca di strumenti per combattere il fantasma della Lamarckismo che imperversava in altri contesti scientifici - basti pensare all'esperienza di Lysenko in Unione Sovietica (Gould 1983). Per molti anni, in assenza di giustificazioni sul piano sperimentale e molecolare, rappresentò l'unica teoria/ formulazione in grado di spiegare la continuità dei caratteri e in grado di inserirsi coerentemente con la nascente disciplina genetica, che sotto l'impulso di William Bateson(1905), Thomas Hunt Morgan (1910) e Alfred Sturtevant (1913) stava individuando con sempre maggior dettaglio le cause dell'ereditarietà e della variazione dei tratti nel materiale molecolare presente all'interno del nucleo.

Tuttavia la svolta fondamentale avvenne nel 1953a, anno in cui Watson&Crick pubblicarono su *Nature* l'ormai classico, nonché fondamentale, articolo *Molecular Structure of Nucleic Acids: a Structure for Doxyribose Nucleic Acid* in cui veniva proposta non solo la struttura a doppia elica assunta dalla molecola, ma anche le relazioni che intercorrono tra le basi azotate (Adenina, Guanina e Timina Citosina) che ne caratterizzano l'organizzazione. È però con l'articolo di Crick del 1958 *On Protein Synthesis* che si vedrà la formulazione di due importanti enunciati teorici: l'*Ipotesi della Sequenza* e il *Dogma Centrale*. Secondo l'*Ipotesi della Sequenza* la linearità presentata dalla sequenza proteica sintetizzata rispecchia la linearità della sequenza nucleotidica che funge da base per la sintesi; in altri termini è la sequenza nucleotidica a determinare e a specificare la sequenza del polipeptide.

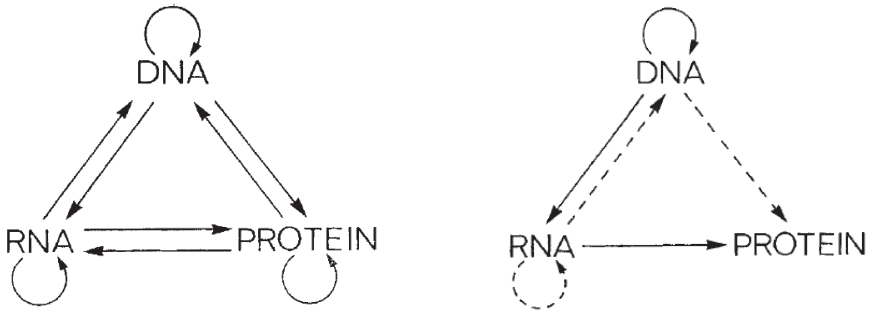
> "In its simplest form it assumes that the specificity of a piece of nucleic acid is expressed solely by the sequence of its bases, and that this sequence is a (simple) code for the amino acid sequence of a particular protein." (Crick 1958, p.152)

Il *Dogma Centrale* invece stabilisce che l'informazione, intesa come specificazione della sequenza di aminoacidi di una proteina, è contenuta principalmente all'interno del Dna. Se l'*ipotesi della sequenza* rappresenta una formulazione 'positiva' riguardo il procedere dell'informazione, ovvero che la sequenza lineare dei nucleotidi determina la sequenza lineare polipeptidica, il *Dogma* rappresenta una formulazione 'negativa', nel senso che dice che non è possibile che i prodotti proteici possano retroagire modificando la sequenza lineare di nucleotidi.

> "This states that once 'information' has passed into protein *it cannot get out again*. In more detail, the transfer of information from nucleic acid to nucleic acid, or from nuclei acid to protein may be possible, but transfer from protein to protein, or from protein to nucleic acid is impossible. Information means here the *precise* determination of sequence, either of bases in the nucleic acid or of amino acid residues in the protein." (Crick 1958, p.153)

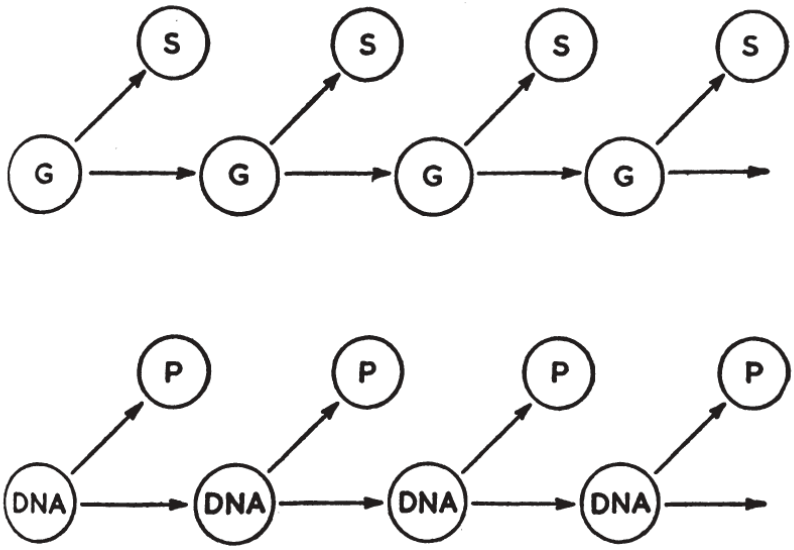
Nelle due figure successive, tratte da (Crick 1970), possiamo vedere rappresentati i principali attori implicati nei processi di sintesi proteica. Nel primo grafico vediamo rappresentate tutte le possibili interazioni che possono interessare i vari componenti nel processo di espressione dell'informazione. Oltre a delle relazioni bidirezionali tra Dna, Rne e Proteine, sono possibili dei cicli chiusi che interessano le singole componenti. Tuttavia se si sottrae da questo grafico, contenente tutte le interazioni causali possibili, le interazioni ammesse dal Dogma Centrale e osservate a livello sperimentale, quello che otteniamo è un grafico con un numero minore di interazioni e con una differenza qualitativa riguardante le interazioni stesse. Possiamo subito notare come vengano meno interazioni che prevedano un flusso di informazione che va dalle proteine al Dna, all'Rna o che interessi le proteine

stesse; questo in linea con quanto stabilito dal Dogma Centrale, ovvero una volta che l'informazione (intesa come capacità di determinare la sequenza polipeptidica) è passata alle proteine, non può più tornare indietro. Le linee continue rappresentano i processi più comuni riscontrati all'interno delle cellule, mentre le linee tratteggiate rappresentano processi più rari in quanto dipendenti da circostanze particolai, ma comunque ammessi. In ogni caso possiamo vedere come non viene mai ammessa la possibilità che le proteine possano retroagire a modificare tanto la sequenza dell'Rna, quanto e soprattutto la sequenz di Dna.



Crick 1970

Riepiloghiamo quindi le scoperte che si sono verificate a partire dal 1953: 1) scoperta della struttura molecolare del Dna e organizzazione delle basi azotate; 2) i processi che riguardano l'espressione dell'informazione per la produzione di proteine è contenuta nelle sequenze lineari di nucleotidi; 3) i prodotti proteici non possono retroagire a modificare le sequenze di Dna in cui è depositata l'informazione. Questi risultati conferivano un forte contenuto molecolare alla *Ipotesi della continuità del plasma germinale* e all'esistenza della *Barriera di Weissman,* che in precedenza era state più delle formulazioni teoriche, sebbene dotate di elementi a loro sostegno sul piano sperimentale. In questo modo all'interno della Sintesi Moderna fu possibile associare linea germinale con informazione contenuta nel Dna e linea somatica con il fenotipo derivante dai prodotti proteici. In figura possiamo vedere come tale associare veniva esplicitata anche in alcuni testi di esponenti della Sintesi Moderna (Maynard-Smith 1965, p.).



Maynard-Smith 1965

Riteniamo che risultato di questo percorso di ricerca concettuale e sperimentale, riguardante la natura dei geni e del materiale da ritenere depositario della trasmissione e dell'espressione dei fenotipi, sia culminato con la formulazione dell'Ipotesi della sequenze e del Dogma Centrale. In questo modo si conferiva concretezza a quella che prima era una entità che dal punto di vista materiale era male definita e al tempo stesso si riconduceva l'espressione dell'informazione per la costruzione dei fenotipi a delle sequenze lineari di nucleotidi.

Tuttavia a partire da questo importante conseguimento della genetica molecolare assistiamo a un graduale complessificarsi del gene materiale, a cui però si contrappone una stagnazione del gene mendeliano - ciò è dovuto anche al fatto che si stava cominciando a fare collassare quest'ultimo concetto con il primo. Come vedremo il problema consisterà proprio la relazione tra gene mendeliano, inteso come unità dell'ereditarietà, e gene molecolare, la cui architettura organizzativa va ben oltre il semplice modello lineare della sequenza nucleotidica (Fogle 1990).

3.3. - Quale nozione di gene?

Quello che è emerso dalla trattazione precedente è che il concetto di *gene* ha avuto una molteplicità di usi nel corso della sua storia. Riassumendo le posizioni teoriche fin qui esposte possiamo distinguere, all'interno delle varie formulazioni, almeno due concezioni della nozione di gene (Falk 1986; 2009): 1) il *gene* concepito come una *unità strumentale*, utile all'interno delle analisi di trasmissione dei caratteri tra varie generazioni (gene mendeliano); 2) il *gene* concepito come *unità materiale* (ipotetica) utile a giustificare l'ereditarietà dei caratteri, nato dal tentativo di fornire le basi materiali della ereditarietà. Sebbene i due concetti non siano tra loro *incommensurabili*, l'appiattimento del *gene strumentale* sul *gene materiale* ha portato alla posizione secondo cui le sequenze nucleotidiche sono depositarie dell'informazione per costruire i fenotipi. Da ciò sono derivate le metafore che estendono la dipendenza dei tratti fenotipici dal programma contenuto nei geni.

A queste due concezioni di gene possiamo associare la distinzione individuata da (Moss 2002b) tra Gene-P e Gene-D. IL Gene-P (in cui la P sta *phenotype, prediction* e *preformation*) è un'entità strumentale analoga al gene mendeliano, che, come quest'ultimo viene definito su base fenotipica, ma l'entità materiale a esso associato (la sequenza di Dna) rimane indeterminata. Questo concetto è funzionale per indicare l'associazione con un probabile effetto fenotipico; ad esempio Moss indica come la fibrosi cistica non sia riconducibile all'azione di un gene o di pochi geni, ma è possibile individuare fino a 900 variazioni, in quelle che altrimenti sarebbero delle nelle normali risorse genetiche, collegate a tale patologia. Il Gene-D (dove la D sta per *Developmental resource*) è individuabile e descrivile nel dettaglio della sequenza genetica e dei meccanismi regolatori - il che lo rende un'entità analoga al gene materiale -, ma quello che rimane indeterminato è l'esito a livello fenotipico. Il problema sorge quando questi due tipi di geni vengono fatti coincidere, portando alla prospettiva che abbiamo criticato riguardo il ruolo informazionale ricoperto dal Dna e dal genoma (in quanto depositari delle istruzioni per la costruzione dell'organismo) e che Moss chiama Preformismo Rappresentazionale

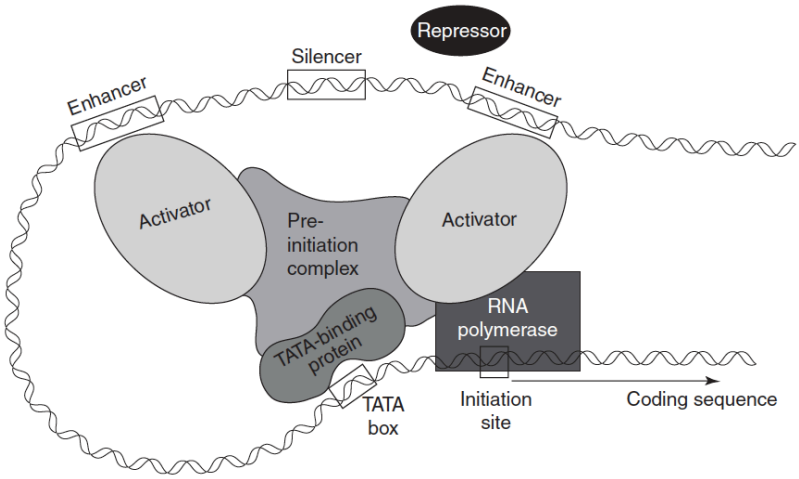
Con la *Rivoluzione Molecolare*, culminata con la scoperta di Watson&Crick e la formulazione del *Dogma* da parte di quest'ultimo, non c'è stata la sostituzione del gene mendeliano - avente un ruolo causale nella trasmissione dei fenotipi - con un'entità molecolare (gene molecolare), ma entrambi i concetti sono sopravvissuti, spesso anche confondendosi (Fogle 1990). Tuttavia più la genetica si addentrava nello studio del funzionamento molecolare del Dna, più emergevano discrepanze tra i due concetti. Tale tensione viene avvertita anche nell'emergente Biologia Evoluzionistica dello Sviluppo, in cui è avvertito il rischio di utilizzare formulazioni del concetto di gene che provengono da ambiti diversi tra loro come la genetica delle popolazioni, la biologia molecolare e biologia dello sviluppo (Minelli 2003, pp. 94-96). Scott Gilbert (2000) asserisce come il gene della Sintesi Moderna, che ha caratterizzato il pensiero della genetica delle popolazioni, sia un'entità teorica ben diversa rispetto al gene che sta emergendo da quella che lui chiama *Developmental Synthesis*, ovvero la nuova sintesi risultante dall'unione della biologia evoluzionistica e biologia dello sviluppo (EvoDevo). Il gene della *Sintesi Moderna* rimane ancorato alla tradizione mendeliana, quindi viene ancora concepito come una entità astratta la cui presenza poteva essere inferita basandosi sulle differenze presentate a livello fenotipico, e alle spiegazioni selezioniste, in grado di spiegare la distribuzione di alleli all'interno di una popolazione. Inoltre i cambiamenti evoluzionistici erano spiegati in termini di modificazioni che interessavano le regioni che codificavano per un certo prodotto enzimatico o proteico. Aspetto più interessante è che il gene della sintesi Moderna era un'unità relativamente autonoma rispetto ad altri geni, con i quali potevano esserci fenomeni di vicinanza cromosomica che comportava la possibilità di essere ereditati congiuntamente. La cornice teorica entro cui si colloca il gene della Sintesi tra Evoluzione e Sviluppo è drasticamente differente. Innanzitutto il gene dell'EvoDevo è molto ben caratterizzato per quanto riguarda la sequenza molecolare, la quale include non solo regioni codificanti, ma tutto il complesso macchinario regolatorio presente sul Dna (come i promotori, gli attivatori, i silenziatori, introni, regioni non tradotte, etc.). In maniera sorprendente, ciò che emerse dalla capacità di entrare nel dettaglio della sequenza molecolare non fu la possibilità di spiegare la varietà rappresentata a livello fenotipico, ma

ciò che venne individuato fu l'estrema somiglianza tra famiglie di geni presenti in specie anche molto distanti tra loro dal punto di vista filogenetico (come abbiamo visto nel caso dei geni hox). In questo modo anziché descrivere la distribuzione di alleli all'interno di una popolazione che ne spiegasse i vantaggi adattivi, fu possibile descrivere come i principi generatori della variabilità fenotipica siano vincolati alle possibilità dell'architettura genetica. Infine, per l'appunto, i geni non sono più concepiti come delle entità isolate, ma interagiscono dinamicamente con altri geni ed elementi regolatori, andandosi a inserire all'interno di un complesso network in cui prendono parte in quanto elementi di *percorsi di sviluppo.*

Il modello del gene molecolare, in quanto unità discreta in grado di specificare l'ordine lineare degli elementi polipeptidici, ha avuto vita breve. La formulazione del modello classico di gene molecolare rappresenta l'apice e l'inizio della sua decadenza concettuale. Con il complicarsi del panorama molecolare, nel giro di pochi anni emergerà che la specificità informazionale, ritenuta essere caratteristica costitutiva del gene molecolare, non è situata esclusivamente a livello delle sequenze codificanti, ma è distribuita su una molteplicità di fattori (tra cui sequenze codificanti, sequenze regolatorie, prodotti proteici, ed Rna) includendo anche il contributo di segnali ambientali che agiscono alterando il complesso macchinario regolatorio deputato al processo di sintesi proteica (Neumann-Held 1999).

La proposta teorica dell'*Epigenesi Molecolare (*Burian 2004; Stotz 2006), coglie l'esigenza di spiegare la complessità dei meccanismi coinvolti nel processo di espressione della sequenza nucleotidica. Non basta più fare riferimento al gene, inteso come sequenza nucleotidica, come depositario dell'informazione per la produzione di un prodotto proteico. Bisogna ampliare la prospettiva indicando con il termine gene un'entità funzionale complessa, che dal punto di vista materiale non è riconducibile a una sequenza nucleotidica, ma ad un insieme di fattori (repressori, attivatori, Rna polimerasi, proteine varie) che congiuntamente contribuiscono a generare un prodotto anche sulla base di quelle che sono informazioni provenienti dall'esterno della cellula. In figura

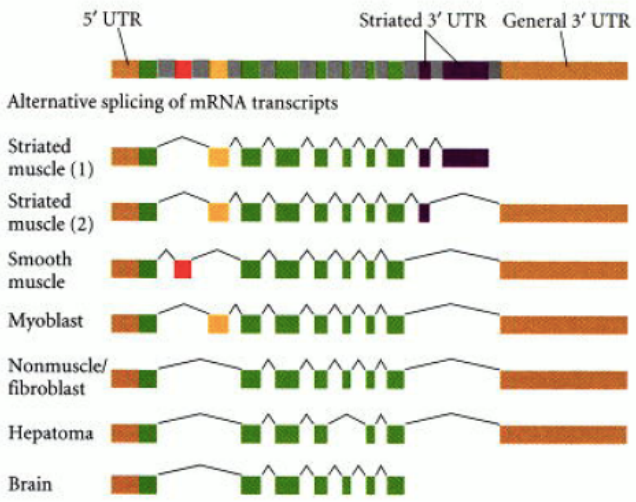
(Griffiths&Stotz 2013, p. 86) possiamo vedere la complessità di tale macchinario, che una volta individuata la sequenza TATA - la quale indica che dopo un certo numero di basi troveremo la sequenza di codifica - vengono mobilitati un insieme di 'attori' la cui presenza è necessaria anche per influenzare il tasso di trascrizione della sequenza - andando a interagire con sequenze enhancer anche distanti molte basi dalla zone in cui avviene la trascrizione. Il caso rappresentato non è un'eccezione di ciò che avviene durante il processo di trascrizione.



Griffiths&Stotz 2013

Tuttavia la complessità dei processi legati alla produzione di un prodotto proteico non si fermano al livello della trascrizione della sequenza di nucleotidi. Una volta che la sequenza è stata trascritta, con il contributo di questo complesso macchinario molecolare, ciò che si ottiene è pre-mRna, ovvero un Rna messaggero 'impuro', nel senso che può essere ulteriormente sottoposto a modificazioni prima di arrivare alla traduzione. Uno dei processo fondamentali per ottenere un mRna che fungerà da base per la traduzione in termini proteici, è il fenomeno rappresentato dallo *splicing alternativo*. Con tale espressione si indica la possibilità di ottenere più prodotti a partire da uno stesso filamento di pre-mRna, in cui sono intervallate delle sequenze codificanti (esoni) e sequenze non codificanti (introni), in base a quelle che sono le 'esigenze' della cellula; ovvero in base al contesto di

sviluppo in cui si trova la cellula verranno escluse alcune sequenze affinché si ottenga un certo prodotto proteico necessario affinché quella determinata cellula diventi una cellula della muscolatura liscia, o una cellula cerebrale, etc.. In figura (Gilbert 2003, p. 113) è rappresentato il fenomeno dello splicing alternativo, ed è possibile apprezzare come da una sequenza lineare, contenente introni (in grigio) ed esoni (colorati), sia possibile ottenere una varietà di prodotti proteici implicati nella costruzione di varie componenti corporee. Una prospettiva ben diversa rispetto a quella che tende a ricondurre a una semplice sequenza lineare il controllo di un tratto.



Gilbert 2003

A questo punto possiamo dire che il problema sembra essere più epistemologico che ontologico, ovvero riguarda più le 'narrazioni' che vengono fatte dello sviluppo, piuttosto che i processi, i meccanismi, i fattori e la successione di eventi che lo caratterizzano concretamente. Assegnare un ruolo *formativo di rilevanza* esclusivamente al Dna, e riconoscere la presenza di una rappresentazione codificata del fenotipo al suo interno, sembra essere (apparentemente) l'unico modo di concepire lo sviluppo come un processo strutturato (Oyama 2000a, p.31).

Come abbiamo avuto modo di vedere e come sostengono diversi studiosi (Lewontin 2000) il Dna da solo non produce niente; è la molecola organica più inerte che ci

sia. Perché svolga un qualsiasi ruolo all'interno dell'organismo è necessario che interagisca con un complesso macchinario regolatorio in grado di rispondere a segnali sia intra-cellulari, sia extra-cellulari e sia ambientali. I meccanismi di regolazione ed espressione genetica non dipendono solo da fattori e meccanismi interni all'organizzazione del Genoma, ma questo è aperto a *segnali che provengono dall'alto* rispondendo a una serie di fattori esterni (ambientali) come temperatura, fotoperiodo, dieta, densità della popolazione, presenza di predatori - i quali possono contribuire al controllo dei patterns di espressione genica - svolgendo quindi un ruolo *istruttivo* nella formazione del fenotipo (Gilbert 2003; Keller 2014). Il genoma deve essere concepito come una risorsa fondamentale per lo sviluppo, la cui evoluzione dipende da quelle che sono le possibili interazioni tra varie risorse distribuite su più livelli e risposte ambientali. Questo non significa voler sminuire il ruolo svolto dal livello genetico, anzi implica metterne in risalto tutta la complessità e dinamicità combinatoria.

> "[…] the genome is reactive as well as active, and organism have evolved to let environmental factors play major roles in phenotype determination. […] In instructive interactions, a signal from the inducer initiates new patterns of gene expression in the responding cells. In permissive interactions, the responding tissue contains all the information required to express the genes; it needs onlu the permissive context in which to activate them. It is usually assumed that the developing organism's environment constitutes a necessary permissive set of factors, whereas its genome provides the speicificity of the interaction. In istances of developmental plasticity, however, the geneome is permissive and the environment is instructive." (Gilbert 2003, p. 92)

Il problema sta quindi solo nel dove collocare il programma? Ad esempio Keller non rinuncia alla metafora del programma, di per se affatto nociva, tuttavia rimodula associandola allo sviluppo *programma di sviluppo*, che risiederebbe all'interno della cellula (Keller 2000a, 2000b, 2001, 2002). Il problema e al tempo stesso la forza rappresentata dalla

metafora del programma genetico è che da una parte rimanda a un "codice" ben individuabile e trattabile sperimentalmente; mentre l'impossibilità di individuare un *codice epigenetico* (che includa tutti i processi e meccanismi sovragenetici che però possono intervenire nell'espressione dell'informazione contenuta nel Dna) che tenga conto della molteplicità e della complessità dei fattori che intervengono durante lo sviluppo nella produzione del fenotipo (Hall 1999, p. 401). In questo consiste la difficoltà nello sviluppare una teoria dello sviluppo (Minelli&Pradeu 2014).

Secondo (Hall 1999) il contesto cellulare è il luogo in cui individuare il gene materiale, ed è la cellula che consente ai geni di svolgere funzioni nello sviluppo e nell'evoluzione; e dall'interazione tra materiale nucleare e materiale citoplasmatico che si innescano i processi di sviluppo. I geni non agiscono isolatamente, ma richiedono un contesto nucleare, citoplasmatico, intra-cellulare, peri-cellulare ed extra-cellulare per poter svolgere una funzione nello sviluppo. Non è da sottovalutare il ruolo delle matrici peri-cellulari ed extra-cellulari in quando veicolano e reagiscono a quelli che sono i segnali provenienti dall'ambiente esterno, consentendo di innescare delle azioni genetiche per la sintesi di un determinato prodotto in base alle esigenze del contesto di sviluppo in cui si trova la cellula.

(Robert 2004) asserisce come molti approcci incentrati sul livello genetico si sono basati sulla procedura sperimentale di isolare dal contesto funzionale un certo gene, pensando così di poter individuare quelli che sono i processi a cui questi geni sovrintendono (come il caso dei geni master).

Quello che è necessario è riconsiderare le relazioni tra organismo e ambiente, tra interno ed esterno, tra organizzato e impressionante (Lewontin 2000, p. 47) e sviluppare una concezione più inclusiva del concetto di gene (Griffiths&Neumann-Held 1999; Neumann-Held 2001). Questo non significa voler sminuire il ruolo svolto dal livello genetico, anzi implica metterne in risalto tutta la complessità e dinamicità combinatoria.

> "Genes are passive sources of materials upon which a cell can draw, and are part of an evolved mechanism that allows organisms, their tissues and their cells to be independent of their environment by providing the mean of synthesizing, importing, or structuring the substances (not just gene products, but all substances) required for metabolism, growth and differentiation. The function of regulatory genes is ultimately no different from that of structural genes, in that they simply provide efficient ways of ensuring that the required materials are supplied at the right time and place." (Nijhout 1990, p. 444)

3.4. - Considerare lo Sviluppo Seriamente

Bisogna considerare lo Sviluppo come qualcosa che vada al di là dell'attivazione epigenetica di un programma di sviluppo contenuto nei geni, concezione a cui Mayr faceva riferimento. Considerare in maniera adeguata lo sviluppo (Robert 2004) significa non limitarsi a considerare il potere causale dei geni in quanto *istruzioni* o *programmi* del futuro organismo. Per considerare in maniera adeguata lo sviluppo bisogna considerare i processi, i meccanismi di differenziazione, di morfogenesi, di crescita e il ruolo attuale dei geni in un organismo che si sviluppa. Vi è una sorta di consenso interazionista secondo cui geni e ambiente interagiscono per la produzione di un organismo e dei suoi tratti (Lewontin 2000). Considerare esclusivamente l'espressione differenziale dei geni per spiegare lo sviluppo significa proporre una visione parziale di quello che è lo sviluppo; e di conseguenza di quelli che sono i processi e la natura dell'evoluzione. Compito della biologia dello sviluppo è quello di spiegare come, a partire da una massa cellulare relativamente semplice e omogenea, si possa differenziare e generare un organismo relativamente complesso ed eterogeneo. Lo sviluppo non avviene in maniera unilaterale tramite l'azione dei geni; i geni sono importanti, ma non sufficienti per assicurare lo sviluppo dell'organismo. Né geni, né ambiente sono sufficienti per la produzione dei fenotipi (Lewontin 2000).

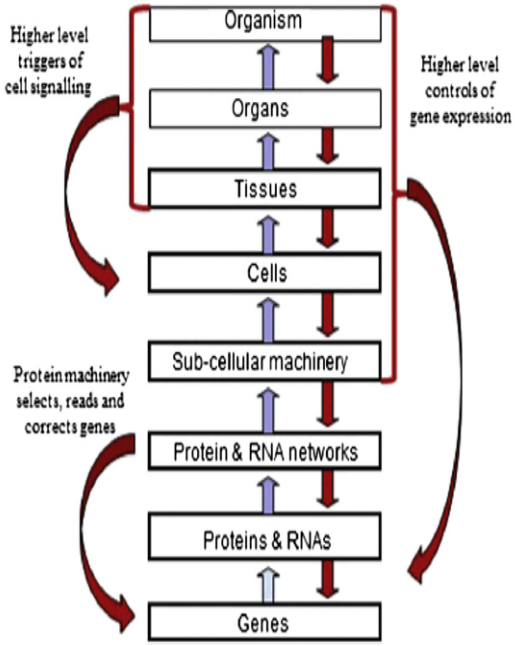
"'Genes are not predetermined entities lined up in the genome like beads on a string; rather, they are "things an organism can do with its genome" on the spot to create a template resource for a product a cell may need at any particular time." (Stotz 2006a, p. 905)

"[…] a gene initiates a sequence of events only if one chooses to begin analysis at that point; it occupies no privileged energetic position outside the flux of physical interactions that constitutes the natural (and the artificial) world." (Oyama 2000a, p. 40)

"The causal pathway is endless and involves not only genetic, but manifold structural, chemical, and physicochemical events, a defect in any of which can derail the normal process" (Nijhout 1990, p. 442)

"[…] a gene initiates a sequence of events only if one chooses to begin analysis at that point; it occupies no privileged energetic position outside the flux of physical interactions that constitutes the natural (and the artificial) world." (Oyama 2000a, p. 40)

Questo significa che anche l'espressione di quei geni che vengono ritenuti fondamentali per lo sviluppo dipende da una serie di percorsi causali che li precedono dal punto di vista temporale, ma che al tempo stesso provengono da livelli di organizzazione superiori. Andando così a configurare un processo di causazione sia dal basso verso l'alto (in cui i geni producono i prodotti proteici di cui l'organismo ha bisogno in un determinato momento dello sviluppo), sia dell'alto verso il basso (in cui dinamiche e fenomeni che si verificano in altri livelli di organizzazione retroagiscono fino al livello genetico andando a sollecitare l'espressione di determinati prodotti).



Noble 2012

L'informazione necessaria per la costruzione di un organismo non pre-esiste né in forma rappresentazionale, né in forma di codice, ma viene costruita nel corso dell'Ontogenesi, di volta in volta in maniera contingente, andando così a configurare lo Sviluppo come caratterizzato dall'*Interazionismo Costruttivista* (Oyama 2000a) o *Interazionismo Dialettico*, in cui questo dipende dall'interazione di una molteplicità di fattori distribuiti su più livelli di organizzazione.

> "[…] developmental information does "develop", not by special creation from nothingness, but always from the conditional transformation of prior structure - that is, by ontogenetic process. […] such transformation can be described as resulting from interactions among entities, such as cells or organism, or from interactions within an entity, such as an embryo or a family." (Oyama 2000a, p.4)

È proprio questo il senso dell'*Ontogenesi dell'Informazione*: l'informazione necessaria per la costruzione di un determinato tratto, e in maniera più generale di un organismo, non pre-esiste alle componenti, ai processi e alle condizioni necessarie affinché il tratto in questione venga formato nel corso dello sviluppo. Il punto è che i patterns e le relazioni tra costituenti non pre-esistono ai processi che li realizzano e che sono il risultato dell'azione reciproca di più fattori nel corso dell'Ontogenesi. Un qualsiasi elemento o processo sarà significativo per l'organismo solo nella misura in cui costituisce una fonte di informazione per il *Sistema di Sviluppo* dell'organismo. L'informazione che è presente nei geni o nell'ambiente non è biologicamente rilevante se non nel momento in cui non prende parte, come componente costitutiva, all'interno dei processi di costruzione fenotipica. Il ruolo causale attribuibile ai geni è quello di essere *uno* dei fattori che prendono parte ai processi biologici; inoltre rappresentano un fattore particolarmente reattivo che si attiva grazie a dei segnali provenienti dall'ambiente intra-cellullare o extra-cellulare a seguito di cambiamenti all'interno del contesto di sviluppo (cambiamenti che possono riguardare lo stato di differenziazione in cui si trova una popolazione di cellule, oppure input provenienti dall'ambiente esterno).

> "[…] if a deciphering mechanism is universal, then it is easy to attribute meaning to the message itself. […] if the same message can be interpreted in several ways, it is harder to consider the several meanings as inherited in the message, […]. All messages are coded […] but when a code is very familiar one tends to ignore the decoding mechanisms and identify the message with its meaning. Thus is just what seems to have happened with the genetic code, its phenotypic "meanings", and the "decoding mechanisms" of ontogeny, and this is why the variety of ontogenetic pathways, and therefore of decoded meaning, is so important." (Oyama 2000a, p. 23-24)

Il tipo di causazione auspicata da Oyama è multipla, contingente e non lineare, in cui le forme emergono da una serie di interazioni - andando a creare una *cascata di*

contingenze (Oyama 2000b) - e in cui non vi è un *agente* che controlla o impone la forma, ma sono le componenti stesse a formare i vari livelli di organizzazione gerarchica e ad essere caratterizzate da una *reattività intrinseca.*

Come abbiamo esposto, vi è una diffusa opposizione nei confronti di approcci eccessivamente incentrati sul gene, per dei motivi che oramai dovrebbero essere emersi in maniera piuttosto chiara nel corso della trattazione, ma che ci sembra opportuno riassumere prima di proseguire.

1. l'Evoluzione consiste in *una discendenza con modificazioni* in cui si succedono forme tra loro simili/uguali (omologhe), seppure con qualche grado di variazione, e forme che rappresentano delle novità dal punto di vista evoluzionistico;
2. La *successione* di queste forme dipende in parte dal meccanismo di Selezione Naturale, in parte (soprattutto) dai processi e dai meccanismi generativi che caratterizzano l'Ontogenesi;
3. Le forme che noi osserviamo non sono esclusivamente il risultato di un processo che interessa l'organismo allo stato embrionale, o solo fino a quando non raggiunge lo stadio adulto, ma è un processo che interessa tutto il ciclo vitale dell'organismo;
4. In questo processo di Ontogenesi delle forme che caratterizzano gli organismi i geni rappresentano uno dei fattori che contribuiscono a questo processo di costruzione (probabilmente come agenti stabilizzatori dei processi e delle forme stesse);
5. I geni non contengono un'informazione o un programma per la costruzione dell'organismo, né svolgono il ruolo di controllori del processo di sviluppo, ma dipendono da un complesso meccanismo di reclutamento e controllo regolatorio che coinvolge diverse componenti presenti sia all'interno della cellula, sia nell'ambiente extracellulare (ambiente esterno all'organismo incluso);

6. Per descrivere la regolarità e la stabilità del processo rappresentato dall'Ontogenesi non è necessario fare riferimento a un programma, se non nel senso di successione di forme stabile e contingente, in cui ogni forma costruita nel corso dello sviluppo rappresenta una struttura stabile che aiuta il processo di costruzione delle forme successive (Minelli 2003, p. 20). Giustificare la stabilità del processo di sviluppo e la regolarità delle forme facendo riferimento a un programma è sintomo di un atteggiamento finalistico che non soddisfa il bisogno di spiegazioni meccanicistiche che muove i vari approcci biologici contemporanei (EvoDevo).

3.3. - Su ciò che è innato

La problematica legata al pre-formismo e le metafore da esso derivanti, che abbiamo trattato nel capitolo precedente e nella prima parte di questo capitolo, hanno avuto un riverbero sul piano funzionale producendo l'annosa questione riguardante l'*innatismo* (Gray 1992). I geni non contengono i comportamenti, così come non contengono le forme dei fenotipi. Se per quanto riguarda i tratti, la morfologia o l'organizzazione strutturale, sia macroscopica sia microscopia dell'organismo, si è soliti dire che si trovano pre-formati o codificati in qualche piano strutturale o programma a livello genetico, il concetto di innatismo rimanda fondamentalmente, ma non esclusivamente, ad aspetti riguardanti il piano funzionale. La nozione di *innato* o di *innatezza* viene spesso invocata per fare riferimento a capacità o aspetti funzionali di un organismo; Q.I. e linguaggio sono tra i casi più celebri in letteratura. Uno degli aspetti problematici, legati alla

formulazione di una definizione di innatezza quanto più chiara possibile, è legatao al fatto che spesso vengono coinvolte altre nozioni problematiche, come ad esempio l'apprendimento o la contrapposizione con l'ambiente, dando così origine a quelle relazioni dicotomiche *innato:appreso* o *innato:ambientale* ormai divenute classiche. Come vedremo la nozione di *innatezza* è tutto fuorché univoca o coerente, il che mette in dubbio la sua spendibilità sul piano teorico.

La problematicità del concetto di *innatezza* è evidente fin dal momento in cui cerchiamo di formularlo. Volendo partire da una definizione che prende in considerazione il significato letterale ed etimologico del termine *innato*, vediamo come questo derivi dal participio passato (*innatus*) del verbo latino *innascor,* il quale ha il significato di *nascere in* (all'interno) e che nella forma al participio assume come significato quello di *congenito, naturale, presente fin dalla nascita* - che tra l'altro rappresenta una delle accezioni del termine che possiamo riscontrare nella letteratura scientifica. Quindi soffermandoci sul significato letterale ed etimologico, per innato dobbiamo intendere qualcosa che è *presente fin dalla nascita.* Vi sono diverse formulazioni per così dire dicotomiche che vedono il concetto di innato contrapposto ad altri concetti come quello di appreso, di ambientale, o di non acquisito. Tuttavia tali contrapposizioni sono sterili nella misura in cui ne andiamo a indagare le implicazioni. Ad esempio in riferimento alla dicotomia innato/acquisito, possiamo vedere come non sia possibile indicare alcun tratto come non-acquisito, a meno che non si voglia riesumare pericolose nonché problematiche concezioni preformiste. Se definiamo come *innato* 'ciò che non è acquisito' e definiamo 'ciò che non è acquisito' come 'ciò che è presente quando l'organismo comincia la sua esistenza', possiamo vedere come difficilmente un qualsiasi tratto possa essere riconosciuto come innato; in quanto il processo di differenziazione morfologica richiede fin dalle prime fasi cellulari una stretta interazione tra zigote che si sviluppa e ambiente circostante (Gilbert 2003).

Secondo alcuni studiosi il concetto di *innatezza* è un termine appartenente alla *folkbiology/folkpsychology* (Griffiths 2002), ovvero una concezione vernacolare

legata al senso comune; il che potrebbe giustificare qualche posizione scettica riguardo l'utilità e la spendibilità di tale concetto in ambito scientifico. Tuttavia un'indagine dell'uso che di tale concetto viene fatto in varie discipline scientifiche è utile per farne emergere tutta la problematicità soggiacente e implicita nell'uso vernacolare. Nell'analisi portata avanti da Griffiths il concetto di *innato* racchiude al suo interno almeno tre nozioni che rimandano a delle realtà biologiche/ psicologiche; superfluo aggiungere che queste tre nozioni sono strettamente interrelate. Tutti e tre questi aspetti costituiscono quello che viene definito da Griffiths come *folk essentialism*. Possiamo dire che dietro al concetto di *innato*, in riferimento a un tratto fenotipico, sia esso morfologico o comportamentale, vi è l'idea di una *fissità nel corso dello sviluppo* (*Developmental Fixity*), ovvero che un determinato tratto è relativamente stabile a perturbazioni che potrebbero alterarne l'insorgere nel corso dell'Ontogenesi. Inoltre il concetto di *innato* rimanda a una sorta di *specie-specificità* (*species nature*) di un tratto, secondo cui appartenere a una determinata specie significa possedere determinati tratti. Infine il concetto di *innato* rimanda all'idea di un *risultato previsto (intended outcome*) nel corso dello sviluppo; quest'ultimo aspetto rimanda al fatto che spesso un tratto viene definito innato in quanto viene considerato un esito 'inevitabile' dello sviluppo di un organismo (dovuto all'influenza della selezione naturale che ha plasmato una specie in un determinato modo, o alla presenza di programmi genetici per quel determinato tratto o caratteristiche della specie) e di cui l'assenza o lo sviluppo alterato condurrebbe a malformazioni o abnormità. Questi sono i tre aspetti che stanno alla base del concetto di *innato* e che secondo Griffiths costituiscono quel *folk essentialism* che caratterizza le spiegazioni nella biologia comportamentale o nelle scienze cognitive.

In (Bateson 1991) vengono presentate sette differenti accezioni in cui viene utilizzato il termine innato all'interno degli studi riguardanti il comportamento degli animali: 1) innato in quanto *presente alla nascita*; 2) innato in quanto *differenza comportamentale causata da una differenza genetica*; 3) innato in quanto *adattato nel*

corso dell'evoluzione; 4) innato in quanto *stabile/invariabile nel corso dello sviluppo*; 5) innato in quanto *condiviso da tutti i componenti di una specie*; 6) innato in quanto *non appreso*; 7) innato in quanto *sistema di comportamento organizzato guidato dall'interno dell'organismo*. Oltre a notare qualche differenza e somiglianza con i criteri presentati da Griffiths, possiamo anche rilevare come quando utilizziamo il concetto di innato facciamo riferimento a una dimensione interna all'organismo.

All'interno del paradigma generativo, tanto in riferimento alla cognizione in generale quanto in riferimento al linguaggio in particolare, sono frequenti i ricorsi alla nozione di *innatismo* (Fodor ; Pinker ; Chomsky 2000); basti pensare all'*ipotesi della povertà dello stimolo* a cui abbiamo fatto riferimento nel primo capitolo. Tale ipotesi fa leva su una spiegazione di tipo *innatista,* ovvero l'esistenza di una grammatica universale in grado di spiegare il perché un qualsiasi bambino sia in grado di *sviluppare,* in un brevissimo lasso di tempo e nonostante una scarsità di input a sua disposizione, la capacità di comprendere e produrre strutture linguistiche di una qualsiasi lingua; prescindendo quindi dal contesto linguistico e culturale all'interno del quale il bambino si sviluppa. Di conseguenza la *facoltà di linguaggio* deve essere innata in quanto fa affidamento su di un dispositivo di acquisizione basato su di un corredo genetico; qui possiamo vedere come la concezione di innato a cui fa riferimento Chomsky è una concezione di *innato in quanto contenuto nei geni*.

Abbiamo fatto riferimento in maniera superficiale a diversi usi del termine *innato*, tuttavia riteniamo estremamente utile fare riferimento al lavoro di (Mameli&Bateson 2006) in cui vengono analizzate in dettaglio diverse accezioni o usi del concetto di *innatezza* all'interno di vari ambiti scientifici. Partendo da una definizione vernacolare, secondo cui un tratto viene considerato innato se intrinseco alla natura di un organismo, i due autori individuano 26 criteri secondo cui è possibile indicare un tratto come innato; di seguito riportiamo la tabella riepilogativa ri-elaborata a partire da (Mameli&Bateson 2006).

Un Tratto è *innato* se e solo se:

1. Il tratto in questione non è acquisito.

2. Il tratto è presente alla nascita.

3. Il tratto emerge in maniera stabile durante una particolare fase del ciclo vitale dell'organismo.

4. Il tratto è geneticamente determinato.

5. Il tratto è geneticamente influenzato.

6. Il tratto è geneticamente codificato.

7. Il tratto si sviluppa senza il contributo di informazioni presenti nell'ambiente.

8. Il tratto non è indotto dall'ambiente.

9. Non è possibile produrre un tratto alternativo modificando/manipolando le condizioni ambientali.

10. Tutte le manipolazioni ambientali che potrebbero condurre a un tratto alternativo conducono alla produzione di un tratto abnorme.

11. Tutte le manipolazioni ambientali che potrebbero produrre un tratto alternativo sono abnormi dal punto di vista statistico.

12. Tutte le manipolazioni ambientali che potrebbero produrre un tratto alternativo sono abnormi dal punto di vista evoluzionistico.

13. Il tratto è altamente ereditario.

14. Il tratto non è appreso.

15. Il tratto in questione è 1) un primitivo psicologico; e 2) è il risultato di uno sviluppo normale.

16. Il tratto non è prodotto da meccanismi di sviluppo che si sono adattati per produrre differenti tratti in risposta a differenti condizioni ambientali.

17. Il tratto 1) non è prodotto da meccanismi che si sono evoluti per mappare differenti condizioni ambientali in differenti fenotipi; 2) ed è il risultato di uno sviluppo normale.

18. Il tratto 1) non è prodotto da meccanismi che si sono evoluti per mappare differenti condizioni ambientali in differenti fenotipi; 2) non è il risultato delle influenze di fattori evoluzionistici ambientali abnormi sullo sviluppo.

19. Il tratto è generativamente radicato (generatively entrenched) nel design di una caratteristica adattiva.

20. Il tratto non è sensibile a un certo grado di variazione ambientale.

21. Il tratto è canalizzato nel corso dallo sviluppo dall'ambiente, ovvero esiste un meccanismo adattivo che si è evoluto in maniera tale da assicurare che lo sviluppo del tratto in questione sia robusto rispetto a un certo grado di perturbazioni ambientali.

22. Il tratto è canalizzato in seguito allo sviluppo dall'ambiente, ovvero esiste un meccanismo adattivo che si è evoluto in maniera tale che la continuità del tratto è robusta rispetto ad alcune perturbazioni ambientali.

23. Il tratto è specie-specifico.

24. Il tratto è un adattamento darwiniano.

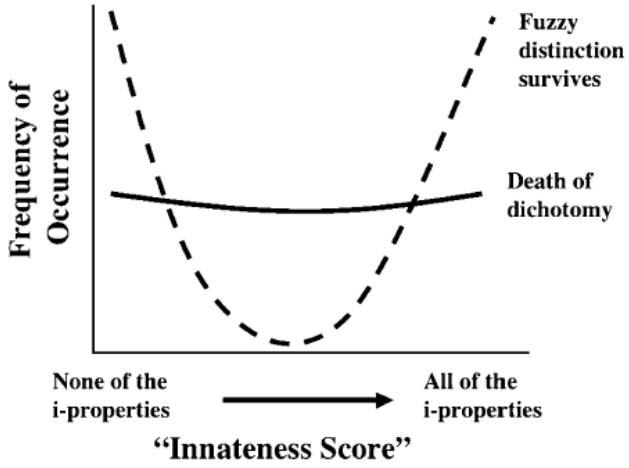
25. Il tratto è un adattamento darwiniano standard.

26. Il tratto è prefunzionale.

Tuttavia di questi 26 criteri gli autori ne individuano solo 8 - i criteri 3, 12, 18, 19, 21, 22, 23, 25 - ritenuti in qualche modo versioni scientificamente più adatte a cogliere il significato della concezione vernacolare. L'aspetto rilevante è capire se e in che modo queste definizioni sono in qualche modo correlate tra loro. A questo punto quindi sorge il problema di come concepire il rapporto tra questi criteri, ovvero: basterà che un tratto possegga solo uno di questi criteri per essere considerato innato? O dovrà possederli tutti? Oppure basta la combinazione di alcuni di essi? Data questa ulteriore problematicità (Mameli 2008) propone la distinzione tra *Ipotesi del Mucchio* (*Clutter Hypothesis*) e *Ipotesi del Grappolo* (*Cluster Hypothesis*), nel tentativo di allentare le tensioni che stanno alla base della ricerca di una definizione univoca o quantomeno unitaria del concetto di *innatezza*. Secondo l'*ipotesi del Mucchio* la nozione di *Innato* è composta da tutte queste proprietà; tuttavia nell'effettuare inferenze e classificazioni riguardanti l'innatezza di un tratto o di una caratteristica non sarà possibile adottarle contemporaneamente tutte quante. In questo caso è possibile che in certi ambiti l'adozione della nozione di innato faccia riferimento a delle proprietà e non ad altre. In un certo senso questa ipotesi fa riferimento allo stato attuale di come viene concepito il concetto di innatezza, ovvero come un insieme di proprietà tra loro eterogenee che hanno diversi ambiti di applicazione e che presentano un comportamento del tipo tutto-o-nulla. Invece l'*ipotesi del Grappolo* rende la nozione di innato più coerente e spendibile dal punto di vista teorico. Secondo questa ipotesi la nozione di *innatezza* è un *grappolo di proprietà omeostatiche,* nel senso che è costituito da un insieme di proprietà che co-occorrono in quanto sono tenute insieme in maniera stabile da un processo causale soggiacente. Non tutte le proprietà presenti nel cluster devono essere presenti in ogni situazione in cui si

istanzia il concetto, ma data la relazione causale che unisce le varie proprietà deve essere possibile inferire la presenza di una certa proprietà a partire dalla presenza di un'altra. Vengono chiamate *i-proprietà* tutte quelle proprietà appartenenti al cluster che permettono di stabilire le seguenti inferenze: inferenza 1) da *il tratto T è innato* a *il tratto T ha la proprietà P*; inferenza 2) da *il tratto T ha la proprietà P* a *il tratto T è innato*. Secondo l'ipotesi del cluster quindi le *i-proprietà* formano un grappolo di proprietà omeostatiche, in maniera tale che quando si usa il concetto di *innato* si sta facendo riferimento a questo insieme di proprietà. Le *i-proprietà (innatenes properties*) a cui abbiamo fatto riferimento sono: 3) il tratto innato emerge in maniera stabile/affidabile in una particolare fase del ciclo vitale dell'organismo; 12) tutte le manipolazioni ambientali che potrebbero produrre un tratto alternativo sono delle 'strade' impercorribili o abnormi dal punto di vista evoluzionistico; 18) il tratto non è il risultato di un meccanismo adattato per mappare differenti condizioni ambientali in differenti fenotipi e allo stesso tempo non è il risultato di fattori ambientali abnormi dal punto di vista evoluzionistico; 19) è radicato dal punto di vista generativo nel design di una caratteristica adattiva; 21) è il risultato di una canalizzazione ambientale nel corso dello sviluppo; 22) è il risultato di una canalizzazione ambientale a seguito dello sviluppo; 23) rappresenta una caratteristica specie-specificità; 25) è un adattamento darwiniano standard.

In questi termini il concetto di *innato* proposto da Mameli&Bateson si viene a configurare non come un concetto del tipo *tutto-o-nulla*, ma come uno sfumato, una scala graduata in cui il possesso di più o meno *i-proprietà* (il grado di correlazione esistente tra le varie proprietà in specifiche situazioni) determina il grado di innatezza del tratto o della caratteristica in questione. Di conseguenza i due autori arrivano a definire un tratto come innato nella misura in cui ha un maggior numero di *i-proprietà.* Quindi trattare queste proprietà come un gruppo di caratteristiche correlate statisticamente permette di considerare un tratto non come totalmente innato o totalmente non-innato, ma come caratterizzato da un certo grado di innatezza in base al numero di *i-proprietà* a cui è associato.



Mameli&Bateson 2006

In conclusione della loro analisi Mameli&Bateson presentano un grafico (Mameli&Bateson 2006, p. 182) in cui sono presentati due possibili esiti riguardanti la nozione di innatezza. Sull'asse orizzontale viene rappresentato il *punteggio di innatezza*, che dipende dal possesso di *i-proprietà* che un certo tratto presenta. Sull'asse verticale invece viene rappresentata la frequenza di occorrenza di un certo tratto avente un certo punteggio di innatezza. Sebbene per alcuni tratti il comportamento sia più assimilabile a quello di una curva a campana rovesciata, in cui non vi è più una dicotomia netta, ma vi è uno sfumato graduale tra gli estremi; risultato ottimale sarebbe quello rappresentata dalla linea continua, che rappresenterebbe la correlazione ottimale tra le varie *i-proprietà* che concorrono a definire un tratto in quanto innato.

Proseguiamo introducendo due posizioni interessanti riguardo la nozione di innatezza che prendono in considerazione lo Sviluppo e che ci saranno utili per trarre qualche conclusione.

(Ariew 1999) difende il concetto di *innatezza* cercando di fondarlo su basi legate allo sviluppo e in particolare al concetto di canalizzazione da ricondurre a Waddington, secondo cui un tratto è innato nella misura in cui è canalizzato nel

corso dello sviluppo. Per canalizzazione dobbiamo intendere la capacità del sistema di sviluppo di resistere alle variazioni ambientali e arrivare a un certo risultato morfologico (Waddington 1975). Diremo quindi che un tratto è canalizzato se i processi che lo caratterizzano nel corso dello sviluppo condurranno allo stesso prodotto finale nonostante le perturbazioni ambientali che possono intervenire sia nello stato iniziale sia durante lo sviluppo del tratto. Il concetto di *innatezza* viene così a definito come 1) una proprietà interna dell'organismo che si sviluppa; 2) una stabilità a fronte di perturbazioni ambientali; 3) e infine viene definito facendo riferimento all'azione della selezione naturale - ovvero un tratto sarà canalizzato se è stato stabilizzano nel corso dell'evoluzione da parte della selezione naturale.

L'altro approccio è presentato da (Wimsatt 1986), la cui formulazione di *radicamento generativo* (*Generative Entrenchment*) rientra tra le proprietà finaliste presentate da Mameli&Bateson. Cominciamo con l'introdurre la nozione di *radicamento generativo* e vediamo come tale concetto possa aiutarci a problematizzare ulteriormente la nozione di innato e a sviluppare una concezione di sviluppo coerente con quanto detto finora.

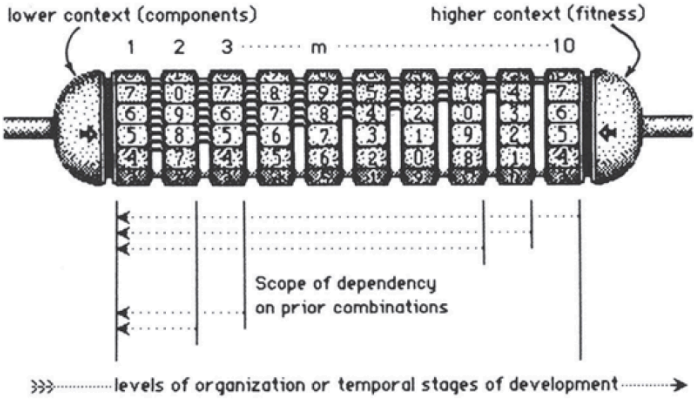
Diremo che una caratteristica è *radicata dal punto di vista generativo* (*generatively entrenched*) nella misura in cui lo sviluppo e il funzionamento di altre caratteristiche, che si verificano in fasi successive dello sviluppo appartenenti all'organismo, dipendono causalmente dalla caratteristica considerata (Wimsatt 1986). Questa definizione viene proposta per indicare come gli eventi e i processi che avvengono durante lo sviluppo siano strettamente interrelati e in certi casi siano caratterizzati da dei rapporti di dipendenza. Elementi e processi che si verificano nel corso dello sviluppo sono caratterizzati da relazioni di dipendenza, in base a cui i fenomeni che si verificano in fasi iniziali dello sviluppo sono quelli più *radicati* (*conservati*) dal punto di vista evoluzionistico. Tale formulazione di *radicamento generativo*, secondo Wimsatt, coglie il senso delle 'Leggi di von Baer' riassunte nel principio "*La differenziazione delle caratteristiche morfologiche procede dal*

generale al particolare" (Osvopat 1976). In questi termini, una caratteristica che si presenta in fasi precoci dello sviluppo sarà più radicata dal punto di vista filogenetico, mentre caratteristiche che si presentano in stadi più avanzati dello sviluppo rappresenteranno delle caratteristiche evolutive successive.

Per descrivere il modo in cui il *radicamento generativo* caratterizza lo sviluppo, Wimsatt presenta un modello descrittivo dell'Ontogenesi descrivendo quest'ultima come un 'lucchetto' formato da una serie di dieci ingranaggi, la cui disposizione determina la combinazione 'corretta' perché un organismo si sviluppi. Partiamo dalla distinzione fatta da Wimsatt tra tre tipi di lucchetto: 1) un lucchetto complesso, in cui vi sono dieci ingranaggi rotanti con dei numeri sul dorso che vanno da 0 a 10 e la cui combinazione corretta può essere individuata tra le 10elevatoa10 combinazioni possibili; 2) un lucchetto semplice, in cui il meccanismo presenta un elemento facilitatore nella ricerca della soluzione, ovvero nel momento in cui l'ingranaggio viene posizionato sul numero corretto della combinazione scatta un click - ciò contribuisce a ridurre considerevolmente il numero dei tentativi per individuare la combinazione corretta; 3) il lucchetto di sviluppo (rappresentato in figura da Wimsatt 1986, p. 193) che combina gli aspetti di entrambi i lucchetti precedenti, con una leggera complicazione; ovvero che la posizione corretta di un ingranaggio dipende dalla configurazione degli altri ingranaggi che si trovano alla sua sinistra.

Approfondiamo il funzionamento di questo ultimo tipo di lucchetto. Se cerchiamo di risolvere il lucchetto procedendo da sinistra verso destra, arriviamo alla soluzione in un numero di combinazioni previsto dal tipo di lucchetto semplice (in quanto in entrambi è presente il 'click' indicatore della posizione corretta dell'ingranaggio). Tuttavia se si procede in senso opposto, da destra verso sinistra, ecco che il problema della risoluzione torna ad essere estremamente complesso, data la dipendenza degli ingranaggi di destra da quella degli ingranaggi di sinistra. Vediamo come applicare questa modello allo Sviluppo. Innanzitutto espandiamo sia il numero di posizioni che può assumere ogni singolo

ingranaggio - da 10 a 100 - sia il numero di combinazioni corretto per ogni singolo ingranaggio - da 1 a 10. In questo modo è possibile rendere conto della molteplicità di soluzioni adattive che un organismo può conseguire durante lo sviluppo; le 10 posizioni che costituiscono la soluzione per quel dato ingranaggio rappresenteranno le soluzioni adattive. Ogni ingranaggio rappresenta una fase di sviluppo. Gli ingranaggio presenti nella parte sinistra rappresentano gli stadi iniziali dello sviluppo, i quali dovranno essere posizionati su di una combinazione accettabile affinché gli stadi successivi possano configurarsi di conseguenza; in altri termini ogni stadio di sviluppo dipende dagli stadi di sviluppo precedenti e proprio questo rappresenta la caratteristica principale del radicamento generativo.



Wimsatt 1986

A questo punto, tenendo sempre in considerazione il modello a lucchetto, andiamo a esplicitare quelle che sono le caratteristiche del *radicamento generativo* (Wimsatt 1986, p. 197):

1. Le caratteristiche espresse precocemente durante lo sviluppo hanno più probabilità di essere caratteristiche necessarie per lo sviluppo di caratteristiche successive;

2. Le caratteristiche espresse precocemente durante lo sviluppo avranno un maggior numero di caratteristiche subordinate che si presentano in fasi successive dello sviluppo;
3. Le caratteristiche che si esprimono prima durante lo sviluppo sono probabilmente più antiche filogeneticamente;
4. Le caratteristiche che si esprimono prima nel corso dello sviluppo è possibile che siano ampiamente distribuite (condivise in quanto omologie) dal punto di vista tassonomico, rispetto alle caratteristiche che vengono espresso in fasi successive;
5. Le caratteristiche che sono profondamente radicate generativamente, se sono perturbate o non si verificano del tutto possono essere causa di abnormità nelle fasi successive;
6. Mutazioni che sono espresse precocemente nello sviluppo è possibile che abbiano maggiori effetti deleteri rispetto a quelle che si verificano dopo;
7. Da analisi comparative filogenetiche dei processi di sviluppo è possibile ricavare delle informazioni significative riguardo la struttura di questi processi;
8. Le informazioni ambientali possono essere radicate dal punto di vista generativo.

Questo modello di sviluppo è in grado di descrivere e di includere fenomeni quali la canalizzazione, l'interazione ambientale e la presenza di periodi critici dello sviluppo. Riguardo la natura delle entità e dei processi che possono essere *radicati generativamente* nello sviluppo, la proposta di Wimsatt è piuttosto inclusiva. Non si tiene conto esclusivamente della complessità dell'architettura regolatoria genetica, ma vengono inclusi in tale modello anche vincoli generici e contributi ambientali; vi è un rifiuto nel porre una dicotomia tra interno:esterno. Infatti vengono indicati quelli che sono 'i requisiti minimi' affinché si possa considerare l'ambiente come fonte di informazione innata/radicata (Wimsatt 1986, p. 200): 1) l'acquisizione di

una certa informazione ambientale in una fase dello sviluppo è radicata dal punto di vista generativo (nel senso che abbiamo presentato, ovvero che da essa dipendono altre caratteristiche o fasi dello sviluppo) rispetto a un certo comportamento che si svilupperà nelle fasi successive; 2) il programma di sviluppo ha delle caratteristiche tale che lo rendono reattivo a questo tipo di informazione nel corso dello sviluppo; 3) l'informazione ambientale deve essere relativamente specifica; 4) nell'ambiente in cui si sviluppa l'organismo deve essere presente in maniera stabile la fonte di informazione che agirà in certe fasi dello sviluppo.

Vediamo come quanto detto finora possa essere ricondotto a una cornice coerente che ci consenta di orientarci all'interno della complessità del concetto di innatezza. Abbiamo visto come tale concetto appartenga a un contesto vernacolare e che gli usi che di tale concetto vengono fatti in varie discipline sono tra loro ampiamente eterogenei; il che può fare sorgere dei dubbi circa la spendibilità del concetto e possano suggerirne l'abbandono. Tuttavia riteniamo che una formulazione di innatezza che faccia riferimento al radicamento generativo e al piano morfologico, inteso come insieme di vincoli e possibilità funzionali di un corpo dotato di una certa organizzazione morfologica (Pennisi 2016; Lo Piparo 2018), possa rappresenta una proposta interessante, non solo per meglio definire il concetto di innato, ma anche per allentare il divario che c'è tra forme e funzioni.

Quello che si dovrebbe cercare di fare è fondare il concetto di innato sul piano morfologico, intendendo quest'ultimo come livello privilegiato in cui proprietà, fenomeni, processi ed entità appartenenti ai livelli di organizzazione biologica inferiore contribuiscono per formare/costituire quelle che sono le proprietà intrinseche del tratto o dell'organismo in questione. Una delle trappole che stanno dietro il concetto di innato è che spesso mancano quelle che sono le cause, le spiegazioni circa le modalità e i processi che contribuiscono nel corso dello sviluppo alla formazione del tratto considerato. Le capacità funzionali dipendendono di volta in volta dallo stato in cui si trova l'organizzazione

morfologica dell'organismo. Di conseguenze le possibilità funzionali che sono inscritte nelle possibilità corporee emergeranno contestualmente nel corso dello sviluppo con lo strutturarsi e il modificarsi/trasformarsi delle forme.

3.4. - Il Regno della Contingenza

Nel corso di questa trattazione abbiamo fatto riferimento, in maniera più o meno esplicita, a delle caratteristiche intrinseche degli organismi; ovvero la loro capacità di resistere alle perturbazioni ambientali e al tempo stesso di rispondere plasticamente a tali perturbazioni andando a modificare quelli che sono i processi e i risultati dello sviluppo. Abbiamo visto, nella sezione riguardante l'omologia organizzativa, come caratteristiche morfologiche omologhe non necessariamente saranno caratterizzate dagli stessi processi di sviluppo soggiacenti, così come geni omologhi non necessariamente produrranno gli stessi fenotipi. Questa 'libertà' che caratterizza i processi di sviluppo ci sembra essere colta dal concetto di *Contingenza*, che sebbene sia un termine di pertinenza dell'ambito filosofico, ha avuto un ruolo fondamentale anche nelle scienze biologiche.

Steven Jay Gould è stato forse lo studioso che più di tutti ha valorizzato questa tematica, presentandosi come un vero e proprio biologo e filosofo della *contingenza.* Nel testo del 1989 *La vita meravigliosa,* Gould presenta la celebre metafora dell'evoluzione (della storia della vita) intesa come un *film* il cui riavvolgimento porterebbe a esiti radicalmente diversi da quelli che si sono verificati storicamente (Gould 1989, p. 48). Gould prosegue dicendo come ciò non implichi che l'evoluzione delle forme biologiche sia completamente in preda al caos, che non vi possano essere regolarità, ma che la varietà degli esiti possibili derivanti dal riavvolgimento del nastro non sia prevedibile da quelli che sono i 'fotogrammi' iniziali. In questo consiste l'*essenza della storia*, in una serie di eventi

contingenti (imprevisti) che si verificano per delle ragioni e tramite meccanismi specifici, ma che non conducono ad un esito predeterminato.

> "[…],with contingency, we are drawn in; we become involved; we share the pain of triumph or tragedy. When we realize that the actual outcome did not have to be, that any alteration in any step along the way would have unleashed a cascade down a different channel, we grasp the causal power of individual events. We can argue, lament, or exult over each detail – because each holds the power of transformation. Contingency is the affirmation of control by immediate events over destiny, the kingdom lost for want of a horseshoe nail. […] Our own evolution is a joy and a wonder because such curious chain of events would probably never happen again, but having occurred, makes eminent sense. Contingency is a license to participate in history, […]." (Gould 1989, p.285)

Secondo tale accezione l'evoluzione e la storicità che caratterizza la successione delle forme e dei viventi è caratterizzata da una dimensione contingente. *La contingenza della storia,* espressione utilizzata da Gould in maniera ricorrente, indica sia come gli organismi e le specie sono caratterizzati nella loro storicità da un fattore di imprevedibilità che interessa le strutture e le funzioni - così come la loro permanenza, modificazione ed estinzione - sia una forma di causalità che lega insieme i vari momenti del procedere dell'evoluzione.

> "[…] contingency, or the tendency of complex systems with substantial stochastic components, and intricate nonlinear interactions among components, to be unpredictable in principle from full knowledge of antecedent conditions, but fully explainable after time's actual unfoldings." (Gould 2002, p. 47)

> "Historical explanations take the form of narrative: E, the phenomenon to be explained, arose because D came before, preceded by C, D, and A. If any of these earlier stages had not occurred, or had transpired in a different way, then E would not exist (or would be present in a substantially altered form, E1,

requiring a different explanation). Thus, E makes sense and can be explained rigorously as the outcome of A through D. But no law of nature enjoined E; any variant E1 arising from an altered set of antecedent, would have been equally explicable, though massively different form and effect." (Gould 1989, p. 283)

L'influenza che la storia, gli eventi e gli incidenti hanno sulla successione di forme viventi caratterizza il fenomeno che chiamiamo *Evoluzione*. Quindi la *Contingenza Filogenetica* rappresenterebbe il carattere costitutivo della *natura della storia* e non un ostacolo per la formulazione di leggi biologiche. Rappresenta il principio che governa la storia, in cui le spiegazioni degli eventi evolutivi non sono il risultato di deduzioni a partire da leggi di natura, ma a partire da una sequenza di eventi imprevedibili di stati precedenti e in cui ogni mutamento che interessa uno stadio di questa sequenza ha degli effetti sul risultato finale (Gould 1989, p. 290). Interessante notare come la contingenza permea anche il fenomeno della cooptazione funzionale, in quanto non è possibile prevedere gli esiti futuri o successivi di un tratto che ha delle funzioni attuali diverse - esempio sono le piume degli uccelli inizialmente utilizzate per la regolazione del calore corporeo e in seguito cooptate per il volo.

Così come osserva (Gould 2002) la *contingenza* appartiene alla quadrupla di concetti che caratterizzano la scienza contemporanea - gli altri sono i concetti di indeterminatezza, caos e punteggiature - e che si contrappongono all'approccio concettuale passato che si basava sulla nozione di determinismo graduale, progressivo e prevedibile; che come abbiamo avuto modo di vedere hanno caratterizzato la concezione di sviluppo propria degli approcci gene-centrici.

Si può applicare lo stesso ragionamento alla dimensione storica dell'Ontogenesi? Sì, ma con i dovuti distinguo. All'imprevedibilità della Filogenesi, concepita come impossibilità di predire quali percorsi e risultati evolutivi si otterranno, non corrisponde una imprevedibilità in senso stretto nel corso dell'Ontogenesi; dato un ovulo o un embrione di un organismo

appartenente a una determinata specie, avremo sempre un prevedibile risultato finale, ovvero un organismo che presenterà certe caratteristiche coerentemente con la specie di appartenenza. Ciò che invece caratterizza la contingenza in ambito ontogenetico è l'impossibilità di ricondurre la totalità dei tratti, siano essi morfologici o comportamentali, a una informazione contenuta all'interno del genoma, o comunque predeterminata o preformata da qualche parte all'interno dell'organismo. Susan Oyama distingue, sulla scorta dell'uso fatto del termine da Gould, tra un'eccezione epistemologica del termine *contingenza,* che rimanda alla nozione di imprevedibilità (dei processi), e una accezione *ontologica,* che riguarda i processi causali coinvolti tanto dalla Filogenesi quanto dall'Ontogenesi (Oyama 2000b). Le caratteristiche specie-specifiche sono strettamente *dipendenti* - questo è uno dei significati che assume la *contingenza causale ontogenetica* - dai processi, non pre-esistenti, che durante lo sviluppo concorrono a costruirle. Importante notare come problematiche e formulazioni legate a entrambe le accezioni non siano necessariamente separate.

Bisogna proporre una visione alternativa dello sviluppo in cui un insieme di entità e processi eterogenei, che interagiscono tra loro in maniera complessa e che si vincolano reciprocamente, contribuiscono a costruire un organismo, non seguendo un piano di costruzione centralizzato e fisso, ma un controllo fluido e distribuito (Oyama 2000, p. 118). E proprio in questo consistono i *Cicli di Contingenza*: nella ricostruzione, nel corso delle varie generazioni, dell'insieme di interazioni fluide e distribuite che interessano l'insieme di fattori, entità e processi interagenti che si succedono ciclicamente nel corso della filogenesi.

La ricostruzione dei cicli vitali non è legata tanto a una forma o a un messaggio o a qualsiasi altra metafora vogliamo utilizzare per indicare la priorità causale di un fattore o di una risorsa di sviluppo rispetto ad altre, ma è legata alla stabilità - aperta a modificazioni - dell'intera rete di interazioni che caratterizzano l'Ontogenesi. Quindi da un lato la contingenza dello sviluppo rimanda alla dipendenza di un tratto o di un organismo dai vari fattori e processi implicati nella

sua formazione, ma al tempo stesso rimanda anche alla possibilità di modificare in maniera opportunistica i processi che caratterizzano lo sviluppo dell'organismo.

> "[…] a heterogeneous and causally complex mix of interacting entities and influences that produces the life cycle of an organism. The system includes the changing organism itself, because an organism contributes to its own future, but it encompasses much else as well." (Oyama 2000, p.1)

> "Development involves the repeated arising and transformation of complexes of interacting processes and entities. These occur not because of preordained necessity, and not, obviously, by "mere chance", if this means an absence of regularity or causal relation. Rather, they come about through systems of contingencies whose organization may itself be contingent, and in any case, must be accepted for." (Oyama 2000, p. 117)

Un fattore, un'entità o un processo rappresenta una risorsa per un organismo, in base alla relazione che si stabilisce tra organismo e risorsa. Ma è nel corso dell'Ontogenesi che le risorse e i fattori rilevanti per la costruzione dell'organismo vengono mobilitati, caratterizzando così l'Ontogenesi come un processo contingente che garantisce allo stesso tempo stabilità e ripetibilità dei processi, lasciando aperta la possibilità a modificazioni.

La contingenza intesa come insieme di nessi causali, in una prospettiva filogenetica, significa che lo stato delle forme attualmente esistenti dipende dagli eventi che l'hanno preceduto. Discorso analogo vale nel caso dell'Ontogenesi: non è possibile ricondurre a uno unico fattore causale il controllo dello sviluppo, tantomeno la presenza pre-formata delle caratteristiche di un organismo; ma anche in questo caso, ogni stadio, ogni momento che caratterizza lo sviluppo di un organismo dipende dall'interazione e dal controllo distribuito di diversi fattori e dall'insieme o rete di interazioni che l'hanno preceduto (Minelli 2003).

Secondo la *Teoria dei Sistemi di Sviluppo* (*Developmental Systems Theory*, DST) tanto l'Ontogenesi quanto la Filogenesi devono essere intesi come dei processi in cui un insieme eterogeneo di risorse e di fattori sono implicati nella costruzione e ricostruzione dei cicli vitali degli organismi. Processi di costruzione e di ricostruzione in cui un insieme di risorse vengono riassemblate in maniera contingente e più o meno stabile in ogni ciclo vitale. In questo continuo processo di costruzione e ricostruzione consistono i *Cicli di Contingenza*. In questi cicli l'*informazione* necessaria per la costruzione dell'organismo viene anch'essa costruita nel corso dell'Ontogenesi, e non si trova *pre-formata* in alcun luogo (Oyama&al. 2001, p.1). Andiamo ora a considerare più nello specifico quelle che sono le posizioni della DST.

3.5. - Developmental Systems Theory

La *Teoria dei Sistemi di Sviluppo* più che una teoria avente carattere predittivo, in grado di generare modelli che possono essere confrontati con modelli alternativi, si presenta come una prospettiva teorica generale riguardante lo *sviluppo*, l'*eredità* e l'*evoluzione* (Oyama&al. 2001). Si presenta come uno di quegli approcci che ambisce a concepire lo sviluppo seriamente, considerando la complessità delle interazioni e dei fattori coinvolti nel processo di costruzione di un organismo (Griffiths&Gray 1994; Oyama 2000). Le radici della DST sono da rintracciare nella teoria dei sistemi di sviluppo epigenetici di Conrad Hal Waddington, in cui possiamo ritrovare la concezione che verrà poi mutuata dai sostenitori della DST, secondo cui gli organismi sono dei *sistemi di sviluppo* e l'evoluzione delle specie dipende da modificazioni che interessano i *sistemi di sviluppo* nel corso dell'Ontogenesi.

> "There can be no doubt nowadays that this epigenetic point of view is correct. […] An animal is, in fact, a developmental system […] and it is these systems, not the mere adult forms which we conventionally take as typical of the species, which becomes modified during the course of evolution." (Waddington 1952, p. 155)

Cercando di considerare la molteplicità delle componenti implicate e la complessità delle interazioni che caratterizzano l'Ontogenesi, la DST si presenta come il tentativo di superare certe dicotomie che hanno caratterizzato e continuano a caratterizzare la pratica biologica e non solo (nature/nurture, geni/ambiente, biologia/cultura, etc.). La DST evita spiegazioni dicotomiche riguardanti lo sviluppo, in cui vengono contrapposti geni e ambiente, ad esempio. In questa prospettiva i geni solo una delle risorse di cui dispone il processo di sviluppo; l'insieme delle risorse di sviluppo rappresentano un sistema complesso che deve essere replicato, ricostruito durante lo sviluppo e nei vari cicli vitali. Obiettivo polemico della DST è l'*interazionismo standard* secondo cui tutti i fenotipi sono il prodotto dell'interazione tra geni e ambiente; quindi il problema si sposterebbe sul peso ricoperto dai vari fattori nel corso dello sviluppo, su quanto influisce la componente ambientale o la componente genetica nella costruzione di un particolare fenotipo (la questione non è più se l'intelligenza o il linguaggio siano innati o acquisiti, ma se dipenda no al 50% dai geni o al 70% dai geni e per il restante dalle influenze ambientali). Tuttavia la DST rifiuta la ricerca di tale ripartizione causale in quanto, piuttosto che ricercare cause centrali e cause di supporto, si dovrebbe formulare una adeguata teoria dello *sviluppo*. Che le varie risorse svolgono ruoli diversi nel corso dello sviluppo è fuor di dubbio, ciò che tuttavia appare come ingiustificato è la suddivisione in categorie nette. A questo punto è lecito chiedersi che cosa dobbiamo intendere per *Sistema di Sviluppo.*

> "What we are moving toward is a conception of a developmental system, not as the reading off of a preexisting code, but as a complex of interacting influences, some inside the organism's skin, some external to it, and including its ecological niche in all its spatial and temporal aspects, many of which are

typically passed on in reproduction either because they are in some way tied to the organism's (or its conspecifics') activities or characteristics or because they are stable features of the general environment." (Oyama 2000, p. 39)

Le forme che caratterizzano gli organismi emergono da questo complesso processo di interazioni causali multiple, in cui più elementi e risorse concorrono e co-occorrono a costituire quello che è il *Sistema di Sviluppo*. Possiamo definire in linee generali un *sistema di sviluppo* come quell'insieme di risorse mobilitate per produrre un certo tratto, fenotipo o comportamento e che viene ricostruito, riprodotto e replicato stabilmente all'interno di una certa linea di discendenza (Griffiths&Gray 1994). In questo modo la DST rappresenta una proposta alternativa per spiegare la stabilità delle forme nel succedersi delle generazioni.

"[…] species-typical traits are constructed by a structured set of species-typical developmental resources of information. Some of these Developmental resources are genetic, others, from the cytoplasmatic machinery of the zygote to the social events required for human psychological development, are non-genetic.The spatio-temporal disposition of the resources is itself a critical resource, as it helps induce self-organization. The fact that appropriately structured resources are available can receive an evolutionary explanation. The processes which effectively replicate themselves are those which find appropriately structured resources in each generation. An extended notion of inheritance, which stresses the role of past generations in structuring the developmental context of their successors, is thus a critical part of the theory."(Griffiths&Gray 1994, p. 283)

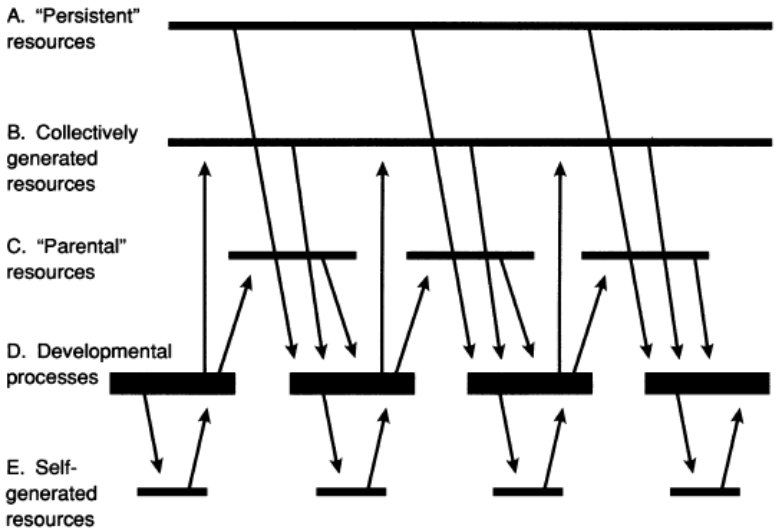
Andiamo a presentare quella che possiamo definire *l'ontologia dei sistemi di sviluppo* (Griffiths&Gray 1994, p. 291), ovvero una caratterizzazione dei costrutti teorici principali che vengono utilizzati nelle descrizioni fornite dalla DST. Un *Sistema di Sviluppo* è costituito da una serie di *processi di sviluppo,* intesi come una serie di eventi derivanti da dei processi di sviluppo precedenti e in grado di dare origine a dei processi di sviluppo successivi. Sembra una descrizione molto circolare, ma il senso è proprio questo. In questo modo sarà

possibile concepire un sistema di sviluppo, che caratterizza una linea di discendenza evolutiva, come una serie di cicli di processi di sviluppo in cui i vari elementi sono connessi tra loro dal fatto che ogni ciclo è una conseguenza causale di uno o più cicli precedenti e causa di uno o più cicli successivi. I vari elementi che interagiscono con l'organismo durante i processi di sviluppo sono chiamati *risorse di sviluppo*, della cui natura abbiamo fatto più volte riferimento in precedenza (risorse genetiche, molecolari, cellulari, ambientali, comportamentali, etc.). Queste risorse sono gli elementi che vanno a costituire le interazioni di sviluppo, ovvero gli eventi in cui un qualche fattore contribuisce a modificare lo stato attuale dell'organismo in maniera tale da apportare un contributo nella produzione di un risultato dello sviluppo. Alcune di queste risorse saranno il risultato di precedenti stati del processo, altre saranno il risultato dei precedenti cicli del processo, mentre altre ancora esisteranno indipendentemente dal processo stesso. In questo modo è possibile effettuare la distinzione tra risorse di sviluppo che devono la loro esistenza ai sistemi di sviluppo delle generazioni precedenti e quelle che hanno una esistenza indipendente. Alcune risorse saranno quindi replicate dai progenitori (geni, citoplasma, cure affettive, etc.), altre sono il risultato dell'attività collettiva di una popolazione (tradizioni culturali, modificazioni dell'ambiente, etc.), mentre altre risorse persistono in ogni generazione in quanto fattori di natura fisico-chimica (raggi solari, gravità, etc.). Una interazione fa parte del processo di sviluppo se è di una tipologia tale da aver svolto un ruolo nell'evoluzione del processo, e di conseguenza è stata inclusa all'interno del sistema di sviluppo. Ciò comporta che le interazioni fondamentali che hanno avuto un ruolo evolutivo devono essere ricostruite nel corso dello sviluppo sotto forma di risorse utilizzabili nel processo e dal processo stesso.

Possiamo quindi definire un *Sistema di Sviluppo* come l'insieme delle risorse e delle interazioni che sono coinvolte nei processi di sviluppo e che permettono di ricostruire con una relativa stabilità e periodicità gli eventi di sviluppo che hanno caratterizzato la linea di discendenza degli organismi considerati. Tuttavia l'unità centrale da prendere in considerazione da una prospettiva DST è il processo generale rappresentato dal *ciclo vitale*, inteso come una serie di eventi di sviluppo in grado di formare una *unità di ripetizione*

all'interno di una linea di discendenza evolutiva. Ogni ciclo vitale ha inizio con un periodo in cui le unità funzionali caratteristiche, proprie di una linea di discendenza evolutiva, devono essere ricostruite a partire da un insieme di risorse relativamente semplici. Anche l'evoluzione di s*trutture funzionali complesse* richiede che si ripetano le condizioni di sviluppo adatte all'interno di un ciclo vitale tramite cui tali strutture vengono ri-assemblate. A dover essere replicate secondo la DST sono tutte le interazioni dello sviluppo, così come tutte le risorse implicate dovranno essere rese disponibili alle fasi successive del processo o alle generazioni successive. In opposizione a quanto detto da (Dawkins 1976) se per replicatore definiamo un qualcosa che ha il potere causale intrinseco per replicare se stesso, allora dobbiamo ammettere l'esistenza di un unico replicatore: il *ciclo vitale*, inteso come unità in grado di stabilizzare (ma anche di ammettere variazioni alterando quelli che sono i processi di sviluppo) le forme nel corso delle generazioni.

L'insieme complesso di interazioni che costituiscono il sistema di sviluppo può essere colto in maniera immediata dalla figura seguente tratta da (Griffiths&Gray 1994, p. 285), in cui vediamo come i *processi di sviluppo* siano influenzati e costituiti da una molteplicità di fattori appartenenti a diversi livelli.



Griffiths&Gray 1994

Possiamo notare come l'insieme di risorse coinvolte e necessarie per garantire la stabilità delle forme tra più generazioni, non consiste esclusivamente nella trasmissione di risorse genetiche, ma di una ricca rete di interazioni che vanno a includere anche risorse provenienti dall'ambiente esterno all'organismo.

Per chiarire quali risorse e interazioni sono fondamentali all'interno di un sistema di sviluppo in prospettiva evoluzionistica è utile fare riferimento a quello che è stato chiamato *Elvis Presley Problem* (Griffiths&Gray 1994), formulato a partire da una critica avanzata da Kim Sterelny alla nozione di sistema di sviluppo. Secondo questa critica, se una risorsa (la musica di Elvis Presly) ha un ruolo causale rilevante nello sviluppare una certa caratteristica dell'organismo (una certa sensibilità musicale), allora tale risorsa dovrà essere inclusa all'interno del sistema di sviluppo. Tuttavia tale obiezione non coglie il senso della stabilità transgenerazionale delle forme attribuita al sistema di sviluppo (Griffiths&Gray 1994, p. 286). Dato che è da escludere che tale stabilità sia da ricondurre a un programma o a istruzioni contenute in un qualche fattore specifico, ciò che interessa alla DST è quell'insieme di risorse la cui presenza nelle varie generazioni possa essere ritenuta responsabile della stabilità delle forme, le quali dovranno essere caratterizzate da una storia evoluzionistica adattiva e che quindi si possono ricostruire stabilmente all'interno di una linea di discendenza. Elvis Presley rappresenta un fattore individuale, che contribuirà a specificare una caratteristica riconducibile a un individuo, ma che non rappresenta una risorsa fondamentale dal punto di vista evoluzionistico.

La DST intende sia l'*evoluzione* sia lo *sviluppo* come dei processi di *costruzione* e di *ricostruzione* in cui vari fattori eterogenei e contingenti contribuiscono alla formazione degli organismi, questi ultimi intesi come cicli di eventi contingenti (Oyama&al. 2001). Vediamo quelle che sono alcune posizioni teoriche che caratterizzano la DST (Schaffner 1998; Griffiths&Knight 1998; Oyama 2000): 1) le caratteristiche fenotipiche sono il risultato dell'azione congiunta di molteplici cause; ogni tratto è prodotto dall'interazione di diverse risorse di sviluppo – la classica suddivisione gene-ambiente è uno dei tanti modi (grossolano e non necessariamente adeguato) di individuare e di classificare questi fattori

interagenti; 2) viene attribuito ruolo centrale al contesto e alla contingenza, in maniera tale che ogni risorsa e processo che ricorrono durante l'ontogenesi dovranno essere considerati in una prospettiva ecologica e di dipendenza da altri fattori e processi causali; 3) viene considerato un sistema di ereditarietà esteso, in cui ogni organismo eredita un grande insieme di risorse che vengono mobilitate e interagiscono per costruire il *ciclo vitale* dell'organismo; 4) lo sviluppo è inteso come un processo di costruzione – né i tratti né le rappresentazioni dei tratti sono trasmessi alla progenie – in cui i tratti sono costruiti e ricostruiti all'interno dei processi di sviluppo; 5) il controllo è distribuito, ovvero non vi è un centro da cui vengono diretti gli eventi che caratterizzano lo sviluppo; 6) l'evoluzione viene anch'essa concepita come processo di costruzione, non da intendersi come un insieme di organismi che vengono plasmati dall'ambiente, ma come un sistema interagente composto da organismo-ambiente che cambia nel corso del tempo. Vediamo di esplicitare meglio queste posizioni teoriche.

In precedenza più volte abbiamo fatto riferimento alla posizione teorica nota come *interazionismo standard*, secondo cui i tratti e gli organismi si svilupperebbero a partire da interazioni tra fattori genetici e fattori ambientali. Tale posizione è alla base di varie dicotomie quali *nature/culture*, *genetico/ambientale* o *genetico/acquisito*. Problema di tale posizione è che pone una distinzione netta tra le cause che contribuiscono allo sviluppo delle forme, andando a individuare una tipologia di cause composta essenzialmente da due categorie. La DST si oppone a tale concezione proponendo una *concezione multifattoriale* secondo cui vi sono molti altri fattori che contribuiscono e interagiscono alla costruzione dei tratti e non tutti hanno lo stesso ruolo o lo stesso peso. La suddivisione tra geni e altri fattori (ambientali) è una delle possibili suddivisioni, ma procedendo in questo modo si ottiene una suddivisione dicotomica che si traduce in una portata esplicativa sterile e grossolana, non in grado di stabilire una adeguata tipologia dei fattori che contribuiscono allo sviluppo e con il rischio, concentrandosi esclusivamente sul livello genetico, di marginalizzare o tralasciare altri livelli di organizzazione.

Una delle formulazioni caratterizzanti la DST è la *tesi di parità* (Griffiths&Knight1998), secondo cui le varie risorse coinvolte durante lo sviluppo sono sullo stesso piano. Ciò non significa asserire che non vi sia differenza tra geni e altri fattori o che abbiamo tutti lo stesso contributo causale, ma che le differenze che caratterizzano i vari fattori non giustificano la distinzione in fattori che svolgono un ruolo informazionale o di controllo (riconosciuto in altri approcci principalmente al DNA) e altri fattori che svolgono un ruolo di supporto (materiale citoplasmatico, organelli vari, etc.) nel compito di sintesi del prodotto proteico e in seguito nel processo di costruzione delle forme. Un gene è qualcosa di più di una unità di ereditarietà o di un *difference-maker* mediato dalla scatola nera rappresentata dallo sviluppo(Sterelny&Kitcher 1988). Il Dna non contiene programmi per lo sviluppo e non rappresenta né l'unica, né la principale unità soggetta all'evoluzione. La tesi di parità asserisce che sia i geni sia altre cause materiali sono sullo stesso piano, ma ciò non significa dire che sono di uguale importanza (come alcuni detrattori della DST sembrano voler imputare). Ciò che vuole dire questa tesi è che è scorretto attribuire al Dna e ai geni il ruolo di detentori dell'informazione e il controllo sullo sviluppo di un organismo, mentre altri materiali ereditati svolgono il ruolo di supporto (ad esempio le membrane svolgono il ruolo di supporto nella lettura del Dna).

Tale posizione teorica è strettamente connessa con la rivalutazione e l'importanza riconosciuta sensibilità al contesto e contingenza. Il problema rappresentato dalla minimizzazione del contributo contestuale e della contingenza è dovuto alla prevalenza della metafora secondo cui il DNA conterrebbe l'informazione per la costruzione del fenotipo (Keller 1985; Oyama 2000). Secondo questa metafora il contesto contribuirebbe come elemento di disturbo, come interferenze su quelli che sono i pattern di base di causazione presenti nei geni. Secondo la DST tanto il contesto quanto la contingenza rappresentano le condizioni di base, sia che i risultati fenotipici siano quelli attesi o meno.

Secondo alcune posizioni dominanti il motivo per cui i geni sono fattori privilegiati sia da una prospettiva ontogenetica sia da una prospettiva filogenetica è dovuto al fatto che sono le uniche unità dell'ereditarietà – le uniche cose che gli organismi ereditano dai loro

progenitori. Secondo la nozione di ereditarietà della DST vi sono una serie di risorse che vengono trasmesse e che diventano quindi disponibili per ricostruire il ciclo vitale di un organismo. Alcune di queste sono comuni: cromosomi, nutrienti, temperatura ambientale. Mentre altre sono meno riconosciute: eredità epigenetica (marcatori della cromatina – regolano espressione genica, gradienti chimici citoplasmatici, endosimbionti); costruzione/ eredità della nicchia ecologica, alla costruzione della quale partecipa anche l'organismo stesso. I Geni non sono tutto ciò che viene ereditato da un organismo, ma vi sono anche altri elementi: corpi basali (corpuscoli), centri di organizzazione dei microtubuli, patterns di metilazione del Dna, membrane e organelli sono tutti ereditati (Jablonka&Lamb 1995; Jablonka&Szathmary 1995; Moss 1992). Cambiamenti che interessano questi elementi si traducono in variazioni ereditabili nel fenotipo cellulare. Questi elementi vanno a costituire quello che possiamo chiamare un *sistema di ereditarietà epigenetica* (Jablonka&Szathmary 1995). La DST estende il concetto di ereditarietà ancora oltre andando a includere qualsiasi cosa che in ogni generazione contribuisce a ricostruire il ciclo vitale (Griffiths&Gray 1994).

Importante, anche in questo caso, è il ruolo riconosciuto al *contesto*: i geni non hanno alcun significato *per se*, ma in un contesto contenente altri geni e in un ambiente cellulare, extracellulare ed extraorganismico assumono significato. Il vero correlato molecolare del gene mendeliano (inteso come unità dell'ereditarietà) non è il classico gene molecolare (inteso come una sequenza di nucleotidi da 'leggere'), ma è da intendere come una sequenza accompagnata da quei meccanismi di reclutamento regolato e controllo combinatorio che caratterizzano l'*Epigenesi Molecolare* (Burian ; Stotz).

Per costruzione bisogna intendere un processo di interazione che coinvolge diversi fattori, tanto nell'evoluzione, quanto nello sviluppo (Oyama 1992). Non vi sono rappresentazioni pre-esistenti o istruzioni che plasmano o formano l'organismo dall'interno, così come non vi sono nicchie pre-esistenti o problemi ambientali che plasmano o formano dal di fuori. Se intendiamo per evoluzione un cambiamento nel sistema di sviluppo, allora non è possibile possibile pensare l'evoluzione come la formazione di un organismo in vista dell'adattamento a una nicchia ambientale. Invece

sono i vari elementi e componenti del sistema di sviluppo che co-evolvono: gli organismi costruiscono le loro nicchie, sia trasformando il contesto circostante, sia cambiando quali elementi dell'ambiente esterno partecipano al sistema di sviluppo e quindi influenzano il processo evolutivo di una specie.

La DST sostiene una prospettiva epigenetica dello sviluppo, rifiutando qualsiasi forma di preformazionismo. La prospettiva epigenetica vuole invece spiegare come tramite lo sviluppo si arrivi a un determinato esito fenotipico. Secondo il *costruttivismo interazionista* il ciclo vitale di un organismo è costruito nel corso dello sviluppo, e non programmato o preformato: è il risultato dell'interazione tra organismo e ambiente e tra vari fattori interni all'organismo stesso. La pratica di cambiare una variabile alla volta mantenendo le altre costanti è importante, ma incompleta. Ciò che è importante è stabilire come i fattori causali sono associati in un *sistema di cause* che concorre allo sviluppo di un organismo, in maniera tale da poter rendere conto di come sono collegati e come variano nel corso del tempo.

3.6 - La Nicchia Ontogenetica

In precedenza abbiamo fatto riferimento al concetto di *Nicchia* come a un concetto centrale all'interno dell'emergente Sintesi Evoluzionistica Estesa; indice di come si stia tentando di ripensare il rapporto tra organismo e ambiente. In questa cornice teorica la proposta più interessante è costituita dalla *Teoria della Costruzione della Nicchia* (Odling-Smee&al. 2003), che individua nel meccanismo di *costruzione della nicchia* un processo selettivo che pone maggiormente l'attenzione su quello che potremmo definire il ruolo attivo degli organismi nel modificare e imprimere pressioni selettive nell'ambiente circostante. Tali pressioni potranno in seguito retroagire sia sugli organismi fonte di queste nuove pressioni selettive, sia sugli altri organismi che condividono lo stesso habitat.

> "[…] evolution depends on two selective processes rather than one: a blind process based on the natural selection of diverse organisms in populations exposed to environmental selection pressures, and a second process based on the semantically informed selection of diverse actions, relative to diverse environmental factors, at diverse times and places, by niche-constructing organisms." (Odling-Smee&al. 2003, p. 185)

Quindi per *costruzione della nicchia* dobbiamo intendere i cambiamenti che una popolazione di organismi impone nei confronti di un fattore presente nel suo ambiente; da tale modificazione seguiranno delle alterazioni nelle pressioni adattive che interessano sia gli organismi che appartengono alla stessa specie, sia gli organismi che condividono lo stesso habitat. Queste nuove pressioni adattive agiranno sulla popolazione di organismi andando a determinare quali caratteristiche saranno più adatte per il nuovo ambiente modificato, innescando così una serie di feedback in cui organismo e ambiente si influenzano reciprocamente (Odling-Smee&al. 2003, p. 43). La costruzione della nicchia è il risultato delle interazioni tra organismi e ambiente, dove per interazioni dobbiamo intendere: le attività metaboliche; l'assunzione di risorse energetiche presenti nell'ambiente; le attività in cui sono coinvolti gli organismi, come la costruzione di nidi, tane, ragnatele, ambienti chimici, artefatti, strategie comportamentali (come meccanismi di apprendimento e cure parentali) e anche aspetti culturali; in generale tutte le attività che vedono gli organismi come degli agenti attivi delle dinamiche e delle scelte che compiono in un determinato ambiente.

È fondamentale distinguere tra *azione* della *selezione naturale* e *azione* della *costruzione della nicchia* (Odling-Smee&al. 2003, p. 175). Tuttavia non bisogna concepire questi due meccanismi come due processi mutualmente esclusivi, ma come interdipendenti e complementari. Da una parte abbiamo la selezione naturale, che include sia componenti ambientali abiotiche sia altri organismi, e che rappresenta un meccanismo privo di finalità e di alcun contenuto informazionale semantico che possa fungere da 'guida' per le azioni

degli organismi e a cui questi rispondono solo passivamente. Dall'altra abbiamo la *costruzione della nicchia* dovuta essenzialmente al ruolo attivo degli organismi, la quale ha degli effetti ad ampio raggio, andando a interessare sia la capacità di sopravvivenza, sia il successo riproduttivo, così come le altre attività che implicano una 'scelta' da parte dell'organismo che interagisce con il suo ambiente. Proprio questa capacità di scelta interattiva, che sta alla base dell'interazione tra organismo e ambiente, caratterizza questo meccanismo (la costruzione della nicchia) come direzionato dall'attività degli organismi. Azioni, scelte e pressioni selettive che sono state costruite dalle generazioni precedenti impongono dei vincoli sulle scelte e sulle possibilità di interazione che le generazioni successive avranno all'interno della nicchia.

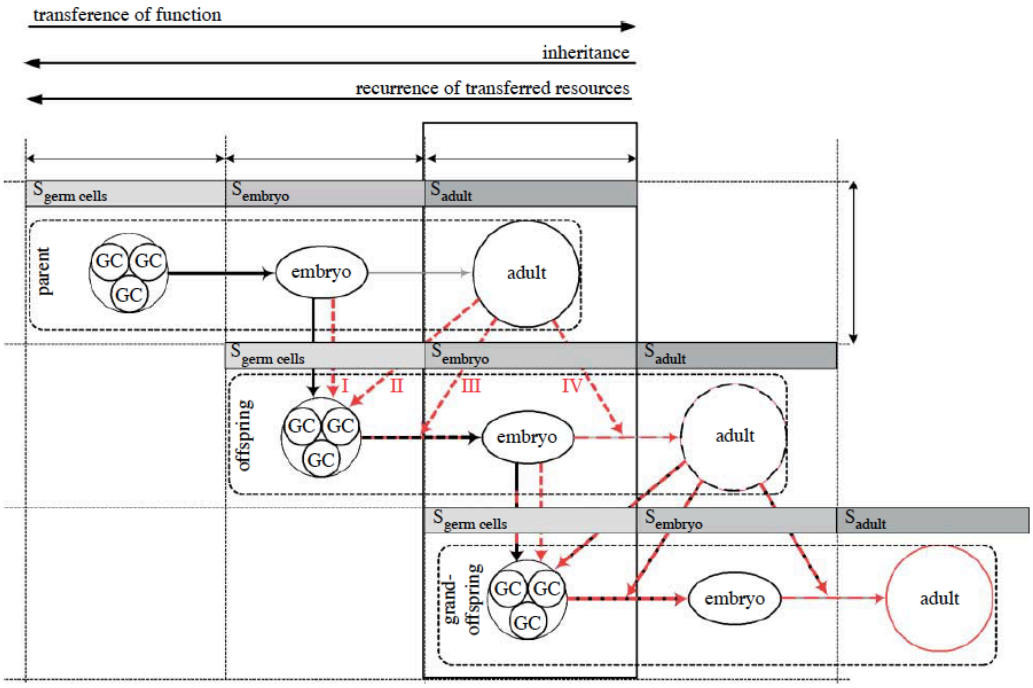
Il concetto di nicchia è applicabile non solo alla dimensione filogenetica, ma possiamo parlare di *nicchia di sviluppo* o *nicchia ontogenetica* per indicare il contributo *istruttivo* dell'ambiente allo sviluppo dell'organismo. Il concetto di *Nicchia Ontogenetica* è da ricondurre a (West&King 1987; West&al. 1988) i quali introducono il termine per indicare l'insieme di circostanze e di parametri ecologici e sociali che vengono ereditati dagli organismi. La *Nicchia* si pone come quello spazio di interazioni in grado di allentare le tensioni dicotomiche tra *natura* (nature) e *cultura* (nurture); dove con il termine *cultura* dobbiamo intendere in senso più ampio quello che è il contributo dell'ambiente allo sviluppo dell'organismo e non aspetti culturali specifici.

La prospettiva che caratterizza la posizione di West&King è una prospettiva ecologica che possiamo riassumere con la frase «*ask not what's inside the genes you inherited, but what the genes you inherited are inside of*» (West&King 1987, p.552), proprio per indicare come sia importante considerare il ricco contesto di supporto in cui sono inseriti i geni. Quello che è auspicabile è un approccio ecologico allo sviluppo che consenta di individuare quegli aspetti dell'ambiente che contribuiscono in maniera significativa all'Ontogenesi delle forme. L'Ontogenesi non è un qualcosa che l'organismo subisce passivamente, ma è un qualcosa che l'organismo *fa* mentre si sviluppa (Stotz 2014). L'approccio ecologico permette così di considerare le relazioni che sussistono tra ambiente

specie-specifico (un ambiente che ha una certa salienza per una determinata specie) e tratti fenotipici (comportamenti inclusi) specie-specifici. Le nicchie sono delle entità fisiche e sociali che svolgono la funzione di ponte tra le generazioni, in grado di garantire la stabilità delle forme e quindi la trasmissione/ricostruzione dei fenotipi. La nicchia svolge un ruolo 'istruttivo', ovvero contribuisce alla generazione e alla trasmissione delle forme nel corso delle generazioni, in quanto depositaria di informazioni di cui il sistema di sviluppo dell'organismo necessita nel corso dell'ontogenesi. La Nicchia rappresenta quindi una forma di ereditarietà esogenetica.

Il problema consiste innanzitutto nel caratterizzare meglio cosa debba intendersi per Nicchia Ontogenetica e questa caratterizzazione passa attraverso l'individuazione dei possibili meccanismi e fattori che ne fanno parte. La nicchia, secondo West&King, si pone come un terzo elemento della struttura triadica *nature-nurture-niche* in grado di allentare la tensione tra gli altri due elementi, fungendo da ponte. Ciò che unisce le generazioni non è esclusivamente il legame generativo che lega progenitori e discendenti, tramite l'unione di due cellule parentali per formare una cellula zigote, ma anche la serie di meccanismi di sviluppo presenti nell'ambiente che vengono messi a disposizione dei discendenti. Diverse risorse esogenetiche sono presenti nella nicchia; il problema consiste proprio nel cogliere i meccanismi che caratterizzano le interazioni tra *nature* e *nurture*.

Presentiamo uno schema tratto da (Badyaev&Uller 2009, p. 1171) in cui vengono presentate le relazioni tra vari meccanismi che possono intervenire nel corso dello sviluppo all'interno della nicchia ontogenetica e che contribuiscono alla continuità dei fenotipi, e delle informazioni necessarie alla formazione di questi, nel corso di varie fasi dello sviluppo e nel corso delle generazioni. In particolare gli autori ritengono la relazione tra *continuità dei fenotipi* e la *continuità dell'informazione* sia garantita e facilitata dalle *interazioni con i parentali* (*parental effects*).



Badyaev&Uller 2009

Nelle varie righe sono rappresentate le generazioni (parenti, progenie1, progenie2), mentre nelle colonne sono rappresentati gli stadi di sviluppo (cellula germinale, embrione, adulto). Possiamo distinguere vari tipi di interazioni che si verificano sia all'interno di una singola generazione, sia tra le varie generazioni: 1) le frecce nere, rappresentano l'induzione delle cellule germinali a partire dai tessuti embrionali; 2) le frecce grigie rappresentano il processo di sviluppo individuale tra embrione e adulto; 3) le frecce rosse tratteggiate rappresentano vari effetti epigenetici, tra cui sono inclusi gli *effetti parentali* che contribuiscono a determinare e modificare i fenotipi delle progenie. All'interno di questi è possibile individuare quattro meccanismi indicati con i numeri romani: 3a) il meccanismo I indica le influenze dei parentali sulle cellule germinali dei discendenti (marcatura epigenetica della cromatina); 3b) il meccanismo II indica le influenze che i tessuti somatici dell'individuo adulto ha sulle cellule germinali (apoptosi cellulare, migrazione cellulare, trasferimento di organelli); 3c) il meccanismo III rappresenta le influenze che le cellule parentali somatiche hanno sulle cellule parentali delle progenie nel corso dello sviluppo di

queste ultime (ormoni, nutrienti, fattori immunologici); 3d) il meccanismo IV invece include tutte quelle influenze che avvengono nel corso dello sviluppo tra stadio embrionale e stadio adulto (apprendimento, eredità di fattori sociali e culturali presenti nella nicchia).

In questo modo le interazioni con i parentali contribuiscono a creare e/o a trasferire delle risorse di sviluppo contenute all'interno della nicchia ontogenetica, svolgendo un ruolo fondamentale nell'esplicitare e stabilizzare quelle che sono le possibilità contenute all'interno del genoma della progenie, ma svolgendo anche un ruolo nel trasmettere quelle che sono delle variazioni che intervengono nel corso dello sviluppo e contribuiscono alla somiglianza dei fenotipi nel corso delle generazioni. Inoltre, queste interazioni permettono di introdurre delle *nuove variazioni* nei discendenti, in risposta a modificazioni presenti nella generazione dei parentali.

A questo punto è utile distinguere tra *costruzione della nicchia* e *nicchia ontogenetica*, che sebbene possano condividere certi aspetti e certe componenti rappresentano due concetti distinti. Come abbiamo visto, secondo la *teoria della costruzione della nicchia* l'ambiente subisce delle modificazioni dovute alle varie attività che caratterizzano gli organismi e da tali modificazioni emergono delle pressioni selettive che influenzeranno le generazioni successive. Queste influenze vanno a formare una *nicchia selettiva*, ovvero un insieme di parametri che vanno a determinare l'adattabilità (*fitness*) degli organismi appartenenti a una specie. La *nicchia di sviluppo* invece è un insieme di parametri che devono essere presenti entro un certo range affinché un certo ciclo vitale si verifichi – o in altri termini affinché un organismo si sviluppi normalmente. Sebbene le due nicchie possono condividere certi parametri, dal punto di vista concettuale sono distinte (Stotz 2017). La principale differenza tra *Costruzione della Nicchia* e *Nicchia Ontogenetica* è che la prima rappresenta una fonte esterna di pressioni selettive, risultato delle modificazioni da parte degli organismi che retroagiscono sulle generazioni successive; mentre la seconda rappresenta una fonte di variazione fenotipica che prevede il contributo di fattori presenti sia nell'ambiente interno all'organismo sia in quello esterno, in cui sono anche presenti

molteplici canali di ereditarietà che interagiscono e sono co-dipendenti, in maniera tale che questa varietà di risorse concorrono nel processo di costruzioni dell'organismo e dei suoi tratti.

> "[…] developmental niche afford the robust experiences necessary for normal development. They include food and habitat imprinting in insects through oviposition; maternal care and stimulation for neural development (sexual behavior and fear reaction in rats; learning disposition in chickens); territorial and habitat inheritance (nest sites, food resources, a hierarchy of relatives) in woodpeckers and jays; maternal rank inheritance in carnivores and primate; exploratory, social, reproductive, and mating behavior […]." (Stotz 2010, p. 490)

Come abbiamo avuto modo di mettere in evidenza nel corso del capitolo, le forme e le caratteristiche degli organismi non sono presenti già preformate da qualche parte dell'organismo, ma emergono durante lo sviluppo tramite l'interazione di più risorse distribuite su diversi livelli di organizzazione biologica - fino a inglobare componenti ambientali che possono anche includere interazioni con co-specifici, come nel caso delle cure parentali (Badyaev&Uller 2009). All'interno del sistema di sviluppo saranno quindi incluse, come risorse fondamentali per l'ontogenesi delle caratteristiche dell'organismo, anche le interazioni sociali necessarie affinché un determinato tratto si sviluppi.

Fondamentale sarà quindi ricostruire - e dal punto di vista epistemologico individuare gli elementi che la compongono - quella cascata di eventi di sviluppo contingenti tramite cui un tratto si sviluppa e che globalmente vanno a costituire una Nicchia di Sviluppo (Griffiths&Stotz 2000). La *Nicchia di Sviluppo* si viene così a configurare come un ambiente ontogenetico altamente strutturato in cui sono presenti molteplici risorse che contribuiscono in maniera decisiva alla costruzione di un tratto. Per Nicchia Ontogenetica dobbiamo intendere quindi l'insieme di fattori genetici, epigenetici, sociali, simbolici ed ecologici che vengono ereditati da un organismo e che vengono inclusi

all'interno del Sistema di Sviluppo in quanto risorse necessarie durante l'Ontogenesi. Ciò che viene ereditato da un organismo è un complesso di fattori e di risorse che durante lo sviluppo viene ricostruito, andando così ad assumere un aspetto organizzato che ha caratterizzato le generazioni precedenti. Questi fattori intrattengono delle complesse interazioni reciproche all'interno della Nicchia, la quale svolge la funzione di centro distribuito di raccolta, di regolazione e di organizzazione dell'informazione necessaria per lo sviluppo.

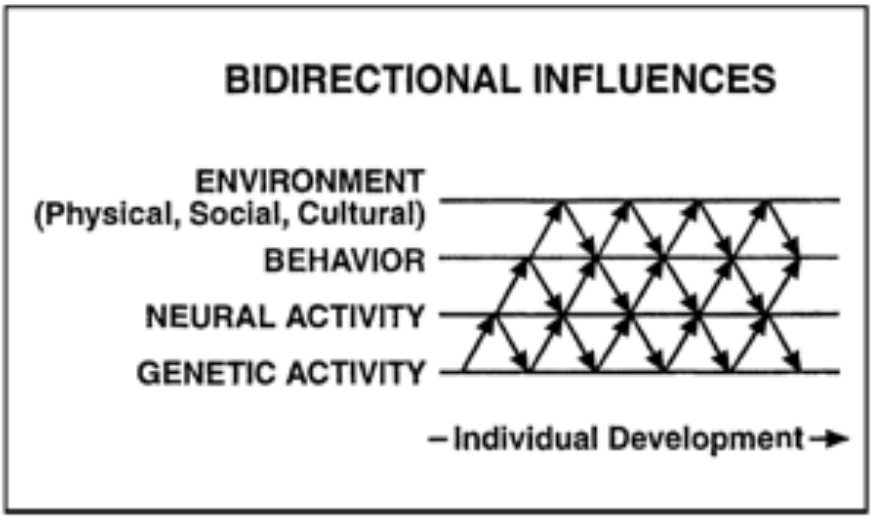
3.8. - Epigenesi Probabilistica

Penso che oramai anche il più accanito sostenitore della centralità dei geni e del livello genetico, sarà costretto ad ammettere che lo sviluppo di un organismo non proceda in maniera unidirezionale dai geni verso il fenotipo senza implicare una qualche forma di interazione con delle componenti ambientali; quello che viene chiamato *interazionismo standard* o *consenso interazionista* (Oyama 2000; Robert 2004). In una certa misura siamo tutti interazionisti. Il punto sta nel comprendere cosa si debba intendere per interazione e quali siano le entità, i meccanismi e i livelli di interazione coinvolti.

Da un certo punto di vista possiamo intendere lo Sviluppo come una successione complessa di interazioni che avvengono nel corso dell'Ontogenesi dell'organismo. Tra queste interazioni dobbiamo includere l'attivazione dell'espressione genetica da parte di fattori non-genetici di matrice cellulare ed extra-cellulare, ma anche relazioni e dinamiche cellula-cellula, tessuto-tessuto, organo-organo tutti responsabili di quello che è il processo di generazione della forma (Hall 1999).

Per *Epigenesi Probabilistica* dobbiamo intendere un modello teorico in cui lo sviluppo è caratterizzato da un insieme di influenze bidirezionali sia all'interno di uno stesso livello di organizzazione, sia tra vari livelli organizzativi (Gottlieb 2007). Secondo questa concezione gli aspetti funzionali, i patterns di attività che caratterizzano un certo livello,

contribuiscono a influenzare e a modificare tanto l'organizzazione strutturale, quanto gli stessi pattern di attività sia all'interno dello stesso livello sia nei livelli con cui è interconnesso. Esempio è il sistema nervoso che è caratterizzato da una attività spontanea-intrinseca (endogena) e da stimoli estrinseci che possono innescare delle attività con degli affetti sulle attività/processi di sviluppo.



Gottlieb 2007

Quello che vogliamo dire in conclusione di questo capitolo e di questa trattazione è che la costruzione dei tratti fenotipici e comportamentali è un processo complesso che avviene durante lo sviluppo e che prevede il coinvolgimento di diversi fattori, componenti e meccanismi che si distribuiscono su una varietà di livelli, andando così a caratterizzare il processo di costruzione come una processo dinamico e complesso.

CONCLUSIONE

La posizione che vorremmo emergesse dal primo capitolo è la seguente: le espressioni linguistiche delle lingue naturali sono caratterizzate da una organizzazione gerarchica avente una struttura ad albero. Peculiarità della nostra facoltà di linguaggio e della nostra forma di cognizione è proprio la capacità di individuare, riconoscere, apprendere e produrre strutture gerarchiche aventi una organizzazione ramificata – Ipotesi della Dendrofilia (Fitch 2014). A fondamento di questa capacità di 'pensare per alberi' vi è la capacità di combinare in maniera ricorsiva tra loro degli elementi eterogenei aventi un'origine multimodale. A differenza di posizioni che vedono tale capacità come un aspetto unico della nostra specie e caratterizzante esclusivamente la facoltà di linguaggio – ovvero rappresenterebbe un modulo specifico non condiviso con altri domini cognitivi – noi riteniamo che sia un aspetto condiviso con diverse specie animali e che emerga, o sia comunque già presente in misura ridotta, anche in altri ambiti della nostra cognizione. Sosteniamo quindi la posizione secondo cui la capacità di 'pensare per alberi' sia emersa dall'interazione di diverse capacità sensori-motorie – produzione e apprendimento del linguaggio articolato, riconoscimento di patterns visivi, apprendimento ed esecuzione di patterns motori complessi, etc. (Lieberman 2006; Okanoya 2007; Fitch2012) – e dall'interazione di diversi aspetti legati alla cognizione sociale – gaze behavior, ToM, parental care, etc. (Tomasello 2005; Fitch&al. 2010; Seyfarth&Cheney 2014). La facoltà di linguaggio sarebbe fondata su una serie di strutture e meccanismi multimodali ampiamente condivisa con altre specie, già presente nei nostri antenati, senza che vi sia la necessità di individuare nuove strutture o meccanismi all'interno della nostra organizzazione corporea che ci pongano in una posizione di discontinuità. È possibile che

questi meccanismi siano stati co-optati nel corso dell'evoluzione (exaptation) per facilitare il processo di apprendimento linguistico, andando a sovrapporsi ad aree neurali che svolgono compiti non esclusivamente linguistici (neural reuse).

Tale organizzazione corporea/cognitiva mette a disposizione dell'uomo una serie di caratteri e meccanismi omologhi che non sono il risultato di *adattamenti* per il linguaggio, né tantomeno risultati innovativi dirompenti, ma una serie di vincoli ancestrali che hanno portato alla traiettoria evolutiva che ha permesso l'emergere di tale facoltà nella nostra specie. Ciò che abbiamo cercato di mettere in evidenza, all'interno di un'indagine sulle basi biologiche del linguaggio, è come 'basti' seguire le strutture per poter rintracciare le possibili funzioni derivanti. Le spiegazioni e i meccanismi che sono stati proposti per spiegare l'evoluzione del linguaggio relativamente classici: da una parte abbiamo coloro i quali credono nel potere creativo della selezione naturale, ritenuta in grado di migliorare le capacità funzionali di determinati tratti che compongono la facoltà di linguaggio e di direzionarli verso finalità comunicative (Pinker&Bloom 1990; Pinker&Jackendoff 2005); dall'altra abbiamo studiosi che ritengono sia possibile fare riferimento al livello genetico sia per giustificare l'emergere della facoltà di linguaggio dal punto di vista evoluzionistico, sia per giustificare il processo di acquisizione di tale facoltà (Berwick&Chomsky 2016).

Questi ultimi autori ritengono che il nuovo paradigma della Biologia Evoluzionistica dello Sviluppo (EvoDevo), con i meccanismi e processi da questa proposti, rappresenti una cornice teorica per spiegare i meccanismi generativi che sono stati alla base dell'emergere del linguaggio. Dato che la facoltà di linguaggio è una caratteristica specie-specifica dell'uomo e che il suo emergere è stato ricondotto a un evento repentino che deve essersi verificato tra i 200-150mila anni fa (Tattersall 2017), l'unico meccanismo in grado di spiegare tale innovazione fulminea deve essere stata una qualche forma di ricablaggio neurale dovuta a una mutazione in alcuni geni regolatori. Allo stesso modo noi riteniamo che la selezione naturale sia un meccanismo in grado di spiegare gli eventuali vantaggi adattivi derivanti dall'emergere del linguaggio (forma di comunicazione migliore, maggiore complessità del pensiero, coordinazione nella caccia, forma di grooming, etc.).

Tuttavia per quanto possano essere ricchi e plausibili i dettagli di questi scenari adattivi, poco ci dicono sulle basi materiali e suoi meccanismi generativi che hanno portato e che costituiscono la facoltà di linguaggio. Riteniamo che la Biologia Evoluzionistica dello Sviluppo rappresenti la cornice teorica adeguata per individuare i possibili meccanismi che stanno alla base della costruzione delle forme biologiche (intese sia come organismi, sia come tratti particolari e quindi anche le componenti implicate nella facoltà di linguaggio). Tuttavia riteniamo utile indagare quella che è la varietà e complessità di proposte avanzate all'interno di tale paradigma, anziché individuare meccanismi che sono riconducibili facilmente all'interno di una proposta teorica riguardante il linguaggio.

Nel secondo capitolo ci siamo preoccupati di: presentare la proposta teorica rappresentata dalla Biologia Evoluzionistica dello Sviluppo (EvoDevo) e mettere in luce quelli che sono le caratteristiche che la contraddistinguono dalla paradigma della Sintesi Moderna; introdurre le nozioni di novità e di omologia al fine di fare emergere la varietà di posizioni e la complessità dei fenomeni indagati da varie correnti interno all'EvoDevo; abbiamo presentato tre modi diversi (GRN, ChIn, Omologia Organizzativa e Triade dell'Innovazione) di approcciarsi allo studio della novità e dell'omologia in particolare, e all'Ontogenesi e alla Filogenesi in generale; infine abbiamo presentato alcuni punti dell'emergente paradigma della Sintesi Evoluzionistica Estesa.

L'EvoDevo rappresenta una nascente disciplina che si contrappone al paradigma della Sintesi Moderna (incentrata su spiegazioni riguardanti principalmente il livello genetico e il livello popolazionista). Mentre la Sintesi Moderna aveva tralasciato di indagare quei processi che costituiscono lo Sviluppo degli organismi, l'EvoDevo non solo mette al centro della propria indagine l'Ontogenesi, ma ritiene che cambiamenti nei processi di sviluppo possano causare dei cambiamenti Filogenetici. Una volta aperta la *black-box* rappresentata dallo sviluppo ciò che ci si trova davanti sono una varietà di fenomeni e meccanismi che interessano diversi livelli di organizzazione biologica. Abbiamo ritenuto opportuno concentrarci su due di questi fenomeni, l'omologia (lo stesso carattere in organismi differenti, sebbene in forme e funzioni diverse) e la novità

evoluzionistica (l'emergere di un carattere discontinuo nel corso della filogenesi), nel tentativo di fare emergere la complessità dei meccanismi considerati da tale paradigma. Abbiamo quindi presentato tre prospettive teoriche che indagano in maniera differente l'omologia e la novità. Un primo approccio, sulla scorta delle rivoluzionarie scoperte riguardanti i meccanismi regolatori contenuti all'interno del genoma degli organismi, ha appiattito lo sviluppo e l'evoluzione delle forme a cambiamenti nei programmi contenuti a livello genetico (Gehring 1998; Carroll 2006). In questa prospettiva l'omologia si spiega come la condivisione da parte di organismi diversi di medesimi programmi genetici regolatori, i quali sovrintendono al processo di costruzione delle forme. La novità, invece, viene ricondotta a modificazioni subite da tali programmi; modificazioni che potranno portare ad esiti morfologici discontinui sul piano morfologico (come mutazioni abnormi). In questa prospettiva programmi e istruzioni genetiche sono strettamente associate al controllo e all'evoluzione della varietà di forme presenti in natura.

Gli altri due approcci che abbiamo presentato sono tra loro complementari. La proposta di (Wagner 2014), riguardante l'omologia, prevede che vi siano dei network genetici che *contribuiscono*, insieme ad altri fattori, a determinare l'*identità* di un carattere morfologico, congiuntamente alla presenza di *geni realizzatori* che invece determinano lo *stato* particolare di un determinato carattere. Le ali degli uccelli, le pinne delle balene, gli arti degli uomini e le ali dei pipistrelli sono lo *stesso carattere* (quindi omologhi) sebbene si presenti in *stati* differenti; ciò significa che condivideranno un network genetico che garantirà l'identità del carattere in questione, ma la variazione presentata sul piano morfologico, dovuta a cambiamenti nel corso dell'evoluzione, è dovuta a una diversità nei *geni realizzatori*. La proposta di Wagner riguarda principalmente i meccanismi tramite cui viene mantenuto un carattere nel corso della filogenesi, ma per spiegare come si originino nuovi network di regolazione dell'identità dei caratteri (ovvero come insorgano nuovi omologhi nel corso dell'evoluzione) bisogna fare riferimento a fenomeni diversi rispetto a quell ogenetico (plasticità, induzione ambientale, meccanismi epigenetici).

L'altra posizione complementare è rappresentata dal concetto di *omologia organizzativa* e di *triade dell'innovazione* (Müller 2003; Müller&Newman 2005). Il concetto di *omologia organizzativa* riconosce un ruolo fondamentale al livello morfologico. Gli elementi di costruzione dell'organizzazione corporea degli organismi, nel corso della filogenesi, tendono a mantersi stabili (omologhi), in quanto rappresentano degli attrattori dell'organizzazione morfologica; ovvero dei punti di stabilità verso cui convergono durante l'ontogenesi i vari processi di sviluppo. Questi ultimi potranno essere soggetti a variazioni su vari livelli di organizzazione biologica, pur avendo lo stesso esito sul piano morfologico. I processi in grado di generare una novità evoluzionistica, invece, non vengono ricondotti su di un livello specifico, ma viene riconosciuto un rilevante contributo causale ai vari processi epigenetici (che includono tra gli altri, sia modificazioni nei meccanismi genetici regolatori, sia proprietà fisico-chimiche che caratterizzano il materiale biologico, sia vari processi di interazione cellulare e tissutale). Ciò che invece viene ritenuto fondamentale e disarticolare il concetto di *novità evoluzionistica,* per distinguere al suo interno diverse componenti. Avremo così la *Triade* costituita da: 1) l'*originazione*, ovvero il primo contesto, contenente tutte le condizioni di sviluppo, in cui è emersa la novità evoluzionistica; 2) la *novità*, ovvero un risultato discontinuo sul piano morfologico; 3) e l'*innovazione*, ovvero i cambiamenti nei processi generativi che conducono alla *novità*. In questo modo è possibile fare emergere tutta la problematicità legata a due concetti apparentemente semplici come quelli di novità e omologia.

Contrariamente a quanto ritenuto da alcune prospettive, lo sviluppo e l'evoluzione della forma implicano dei processi e dei meccanismi che si distribuiscono su più livelli di quella che è la strada che conduce dal genotipo al fenotipo (Alberch 1991). Lungo questa strada vi sono diversi fenomeni e meccanismi che possono intervenire nel modificare l'ontogenesi e di conseguenza la filogenesi. É in corso il tentativo di includere all'interno delle spiegazioni evoluzionistiche, il contributo causale di vari fattori (plasticità fenotipica, costruzione della nicchia, processi epigenetici, etc.) in maniera tale da estendere l'insieme delle cause, oltre ai geni e alla selezione naturale, che possono influire sull'evoluzione delle forme (Laland&al. 2015). L'emergente paradigma della Sintesi Evoluzionistica Estesa

ritiene di poter avere una portata esplicativa maggiore, delle dinamiche che caratterizzano l'ontogenesi e la filogenesi, alla Teoria Evoluzionistica Standard. Tale portata esplicativa passa anche da un ripensamento di ciò che dobbiamo intendere per sviluppo e di quali fattori debbano essere presi in considerazione; evitando spiegazioni gene-centriche favorendo invece delle spiegazioni che facciano riferimento a dei processi di causalità multipla che si distribuiscono su più livelli di organizzazione.

Nel terzo capitolo ci siamo preoccupati di presentare: una critica della metafora del programma genetico, analizzando anche dal punto di vista storico-concettuale il percorso subito dalla nozione di gene che giustificasse tali metafore; abbiamo presentato in piccolo la complessità che caratterizza il livello genetico e come questo necessiti di interazioni con altri livelli di organizzazione biologica, motivo per cui non vi è spazio una prospettiva preformista; abbiamo avanzato una critica alla nozione di innatismo, che come abbiamo visto nel caso della povertà dello stimolo, spesso è incentrata sul livello genetico; abbiamo presentato il modello teorico della *Teoria dei Sistemi di Sviluppo*, ritenendola una cornice teorica in grado di problematizzare dal punto di vista concettuale tanto lo sviluppo quanto l'evoluzione; abbiamo fatto riferimento alla *Nicchia Ontogenetica* intesa come contesto generale che contribuisce allo sviluppo dell'organismo e alla costruzione delle sue forme; infine abbiamo concluso con la teorie dell'epigenesi probabilistica, intesa come modello teorico in grado di cogliere la complessità e la varietà dei fenomeni che intervengono nel corso dello sviluppo.

Siamo partiti da una critica della nozione di programma genetico, che come abbiamo visto caratterizza alcune posizioni interne all'EvoDevo, presentando un breve percorso storico in grado di farci capire la problematicità soggiacente al concetto di *gene*. Abbiamo individuato due accezioni secondo cui è stato usato tale concetto (Falk 1986): 1) il *gene mendeliano o stumentale*, utilizzato all'interno delle analisi genetiche riguardanti la distribuzione dei caratteri nel corso delle genezioni; 2) e il *gene materiale*, con cui si indicava l'entità materiale ritenuta responsabile della trasmissione dei caratteri e della loro formazione. Gradualmente queste due accezioni sono collimate andando a formare la

concezione *informazionale di gene*, che caratterizza le metafore del programma genetico, secondo cui non solo sarebbe depositario delle istruzioni per costruire i tratti fenotipici, ma svolgerebbe anche il ruolo di controllo dello sviluppo.

In contrapposizione a questa concezione dei geni e del livello genetico, abbiamo presentato alcune risultati della genetica molecolare (Epigenesi Molecolare, Reattività del Genoma) secondo cui i geni non sono più da intendere come entità unitarie, tanto dell'eredità quando dello sviluppo, riconducibili a delle sequenze nucleotidiche, ma si presentano come delle *entità funzionali* che nel processo di sintesi proteica coinvolgono un grande numero di attori, per comporre un complesso macchinario regolatorio in grado di produrre a partire da una medesima sequenza una varietà di prodotti proteici. Il meccanismo di regolazione, il meccanismo di reclutamento delle componenti che compongono questo macchinario e infine il processo di espressione del prodotto proteico, non dipendono da istruzioni proveniente dall'interno del genoma, ma devono essere inseriti nell'adeguato contesto cellulare e di sviluppo. Il genoma rappresenta un organo della cellula, aperto e reattivo a quelli che sono i segnali provenienti dall'alto, ovvero dal contesto extracellulare e ambientale. I geni sono solo una delle risorse di cui dispone il Sistema di Sviluppo di cui sono costituiti gli organismi. Per concepire *seriamente lo sviluppo* (Oyama 2000; Minelli 2014) bisogna prendere in considerazione il contributo di vari fattori causali che concorrono nella costruzione degli organismi.

Abbiamo quindi presentato la proposta teorica della *Teoria dei Sistemi di Sviluppo* (Oyama 2000; Oyama&al. 2001), caratterizzata da posizioni fortemente anti-preformiste - non vi è spazio per metafore come quelle di programma genetico - e secondo cui lo Sviluppo non sarebbe un processo controllato e preformato in qualche sua componente, ma sarebbe il risultato di interazioni causali multiple e contingenti che coinvolgono diversi fattori di sviluppo distribuiti su più livelli (ambiente esterno incluso). L'informazione necessaria e il controllo dello Sviluppo di un tratto o di un organismo, emergono continuamente, contestualmente e in maniera contingente nel corso dell'Ontogenesi. La stabilità delle forme sarà quindi da ricondurre alla stabilità dei processi di sviluppo, che nel

corso delle generazioni si ripresentano in maniera affidabile seppur con qualche variazione. Tanto lo Sviluppo quanto l'Evoluzione saranno quindi concepiti come dei processi di costruzione, in cui non sono i geni a rappresentare le unità in grado di riprodurre e di trasmettere le forme, né lo sono i fenotipi, ma è il *ciclo vitale* degli organismi a rappresentare nella sua interessa la fonte di stabilità e di variazione delle forme.

Gli organismi non saranno più intesi come entità passive che subiscono le pressioni adattive ambientali, ma come degli agenti in grado di modificare, tramite le loro azioni e le loro 'scelte', quello che è il loro ambiente circostante (Nicchia Selettiva); con la conseguenza che andranno a modificare sia le pressioni selettive sia le caratteristiche ambientali con cui le generazioni successive, o altri tipi di organismi, potranno interagire (Odling-Smee&al. 2003). Il ruolo svolto dalla *Nicchia* non è solo quello di supporto in una prospettiva evoluzionistica, ma svolge anche un ruolo di supporto nel corso dell'Ontogenesi; andandosi a configurare così come una *Nicchia Ontogenetica* o *di Sviluppo* (Stotz 2017). Questa *Nicchia* include tutte quelle risorse e strutture di supporto (comprendenti soprattuto, ma non solo) necessarie affinché un determinato tratto si sviluppi; includendo quindi interazioni con i parentali, con i co-specifici e con aspetti culturali in generale. In questo modo la *Nicchia di Sviluppo* si configura come il centro di raccolta, di regolazione e di organizzazione dell'informazione necessaria per lo sviluppo delle forme.

In conclusione vorremmo mettere in evidenza alcune conclusioni e posizioni che hanno animato e animano questo progetto:

1) Indagare lo sviluppo e l'evoluzione della facoltà di linguaggio umano significa indagare quelle che sono le strutture materiali su cui si istanzia;

2) Il linguaggio non si presenta come un organo unitario, ma come un organo complesso composto da più fattori (Prospettiva Multifattoriale);

3) Data questa multifattorialità non è possibile ricondurre l'emergere della facoltà di linguaggio, dal punto di vista evoluzionistico, all'emergere di un singolo fattore o funzione (operazione Merge), ma la strada da percorrere richiede l'indagine delle varie

componenti (anche e soprattutto quelle periferiche) che la compongono come tratto complesso;

4) Cercare di spiegare l'evoluzione di un tratto non significa soltanto fornire quelle che sono le ragioni o i vantaggi adattivi derivanti dal possesso di quel tratto;

5) Cercare di spiegare come un tratto sia emerso, in quanto novità evoluzionistica, o come si sia mantenuto, in quanto omologia all'interno di una linea di discendenza, significa indagare quelli che sono i meccanismi generativi soggiacenti allo sviluppo di quel tratto;

6) In linea con l'approccio EvoDevo, per cercare di comprendere quel processo di *discendenza con modificazioni* in cui consiste l'Evoluzione, bisogna indagare come cambiano le Ontogenesi nel corso delle generazioni;

7) Indagare le ontogenesi significa prendere in considerazione quelli che sono i meccanismi e i processi coinvolti nello sviluppo, i quali non coinvolgono esclusivamente un solo livello di organizzazione biologica;

8) Per indagare adeguatamente le Ontogenesi bisogna prendere in considerazione i vari fattori, i vari processi e vari meccanismi che interessano, localmente i vari livelli di organizzazione, globalmente il Sistema di Sviluppo dell'intero organismo;

9) Bisogna evitare di ricondurre esclusivamente su singoli livelli di organizzazione il controllo, la trasmissione e la variazione dell'informazione necessaria alla costruzione dell'organismo;

10) Il Sistema di Sviluppo non si ferma ai 'confini' dell'Organismo, ma include anche fattori ambientali che contribuiscono attivamente (in senso istruttivo e non semplicemente permissivo) al processo di costruzione e trasmissione delle forme.

11) Da uno studio adeguatamente problematico dell'Ontogenesi e che ne consideri adeguatamente la varietà dei fenomeni che la caratterizzano, sarà possibile capire come modificazioni dello sviluppo possano portare a modificazioni fenotipiche nel corso della Filogenesi;

Quello che abbiamo voluto proporre in questo progetto non è né un modello, né un paradigma di ricerca. Tuttavia se vogliamo comprendere come un tratto si sia evoluto e si sviluppi dobbiamo considerare cosa il contesto teorico della biologia evoluzionistica ci offre. Riteniamo che quello che sia emerso è che non è possibile ritenere che i tratti e le capacità funzionali (quantomeno a livello morfologico) di un organismo risiedano nei geni o che da questi ne dipenda lo sviluppo. Quello che ci insegna la Biologia Evoluzionistica dello Sviluppo è che ci sono una varietà di fattori e meccanismi che concorrono nello sviluppo di un organismo; in questo processo bisogna includere anche componenti ambientali, le quali svolgono sia un ruolo stabilizzatore nel corso dello sviluppo sia nel corso dell'evoluzione.

All'insegna di questa cornice teorica riteniamo che la facoltà di linguaggio possa essere indagata e problematizzata da una nuova prospettiva, che metta al centro il processo di sviluppo senza concentrarsi su di un solo livello, includendo il contributo della *Nicchia Ontogenetica* all'interno della quale si sviluppa e il contributo delle componenti sensorimotorie nell'emergere delle capacità sintattiche.

Lo studio dell'Ontogenesi del Linguaggio getterà Luce sulla sua Filogenesi.

Bibliografia

- Akam, M. (1998) *Hox genes: from master genes to micromanagers,* Curr. Biol.8: R676–R678.
- Alberch, P. (1991) *From Genes to Phenotype: dynamical systems and evolvability*, Genetica 84: 5-11, 1991.
- Amundson, R. (2005) *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Andrews, P. W., Gangestad, S. W., Matthews, D. (2002) *Adaptationism - how to carry out an exaptationist program*, Behavioral & Brain Sciences, 25, 489–553.
- Ariew, A. (1999) *Innateness is canalization: a defense of a developmental account of innateness,* in Hardcastle, V. (ed.) *When Biology Meets Psychology,* MIT Press, Cambridge.
- Badyaev, A.V., Uller, T. (2009) *Parental Effects in Ecology and Evolution: Mechanism, Processes, and Implications*, Phil. Trans. R. Soc. B (2009) 364, 1169–1177.
- Balari S., Lorenzo G. (2013). *Computational Phenotypes: towards an evolutionary developmental biolinguistics*. Oxford University Press, Oxford.
- Bateson, P.P.G. (1991) *Are there Principles of Behavioural Development?*, in Bateson, P.P.G. (ed.) *The Development and Integration of Behavior: Essays in Honor of Robert Hinde*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Bateson, W. (1905) *A Suggestion as to the Nature of the "Walnut" Comb in Fowls*, in Punnett, R.C. (ed.), Scientific Papers of William Bateson (1928) Vol. II, pp. 135-138, Cambridge: Cambridge Unversity Press.
- Berwick R.C., Chomsky N. (2011). *The Biolinguistic Program: The current state of its development*, in Di Sciullo A.M., Boeckx C. (2011), *The Biolinguistic Enterprise: new perspective on the evolution and nature of the human language faculty*,

- Berwick R.C., Chomsky N. (2016). *Why only us: language and evolution*. MIT Press, Cambridge, MA.
- Berwick R.C., Friederici A. D., Chomsky N., Bolhuis J. J. (2013). *Evolution, brain, and the nature of language*. Trends in Cognitive Sciences, February 2013, Vol. 17, No. 2
- Beurton, P.J., Falk, R., Rheinberger, H.-J. (2000) *The Concept of the Gene in Development and Evolution: Historical and Epistemological Perspective*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Bickerton, D. (1990) *Language and Species*, Chicago&London: The University of Chicago Press.
- Bickerton, D. (2009) *Adam's Tongue: How Humans made Language, How Language made Humans*, NewYork: Hill and Wang.
- Boeckx, C. (2011) – *Some reflections on Darwin's Problem in the context of cartesian Biolinguistics* in Di Sciullo A.M., Boeckx C. (2011), *The Biolinguistic Enterprise: new perspective on the evolution and nature of the human language faculty*,
- Boeckx C. (2010). *Language in Cognition: Uncovering Mental Structures and the Rules Behind Them*, John Wiley & Sons.
- Boeckx C. (2011) *The Nature of Merge*, in Piattelli-Palmarini, M., Uriagereka, J., Salabru, P. (eds.) *Of Mind and Language*, Oxford University Press.
- Boeckx C., Gorhmann K. (2007) *The Biolinguistics Manifesto*, Biolinguistics 1: 001–008, 2007.
- Bolhuis J.J., Tattersall I., Chomsky N., Berwick R.C. (2014). *How Could Language Have Evolved?*. PLoSBiol 12(8): e1001934.
- Burian, R.M. (2005) *The Epistemology of Development, Evolution, and Genetics: Selected Essays*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Callebaut, W., Müller, G.B., Newman, S.A. (2007) The Organismic Systems Approach: Evo-Devo and the Streamlining of the Naturalistic Agenda, in

Sansom, R., Brandon, B. (eds.) Integrating Evolution and Development. From Theory to Practice, pp.25-92, MIT Press, Cambridge, 2007.

- Carroll, S.B., Grenier, J.K., Weatherbee, S.D. (2001) *From Dna to Diversity: Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design*, Blackwell Publishing.
- Carroll, S.B. (2006) *Endless form beauty: the new science of Evo Devo*. W.W. Norton&Company, Inc. New York.
- Carruthers, P. (2006) *The Architecture of the Mind: Massive Modularity and the Flexibility of Thought*, UK: Oxford University Press.
- Cheney, D.L., Seyfarth, R.M. (1990) *The Representation of Social Relation by Monkey*, Cognition, 37 (1990), pp. 167-196.
- Chomsky N. (1986). *Knowledge of Language: its nature, origin, and use*. Praeger Publisher, New York.
- Chomsky, N. (2000) *New Horizons in the Study of Language and Mind*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Chomsky, N. (2004). *Beyond explanatory adequacy,* MIT Working Papers in Linguistics.
- Chomsky, N. (2005) *Three factors in language design*, Linguistic Inquiry, Volume 36, Number 1, Winter 2005 1–22
- Chomsky, N. (2008) *"On Phases"*, in Freidin, R., Otero, C.P., Zubizarreta, M.L. (eds.), *Foundational Issues in Linguistic Theory: Essays in Honor of Jean-Roger Vergnaud*, pp. 133-166, MIT Press, Cambridge, MA.
- Chomsky, N. (2010). *Some simple evo devo theses: how true might they be for language*. In: Larson RK, Déprez V, Yamakido H (eds) *The evolution of language. Biolinguistic perspectives*. Cambridge University Press, Cambridge, MA, pp 45–62.
- Crick, F.H.C. (1958) *On Protein Synthesis*, Symp. Soc. Exp. Biol., 1958;12:138-63.
- Crick, F.H.C. (1970) *Central Dogma of Molecular Biology,* Nature, Vol. 227, August 8 1970, pp.561-563.

- Culicover , Jackendoff R. (2005) *Sympler Syntax,* Oxford University Press.
- Cummings, J.L. (1993) *Frontal-subcortical circuits and human behavior*, Arch. Neurol., 1993 Aug;50(8):873-80.
- Darwin, C. (1859) *On the origin of Species by Means of Natural Selection*, (tr. It.) *L'Origine delle Specie per Selezione Naturale o la preservazione delle razze privilegiate nella lotta per la vita*, (2010), Newton Compton.
- Darwin, C. (1868) *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, (tr. It.) *Le Variazioni degli animali e delle piante allo stato domestico*, (2011) Giulio Einaudi Editore.
- Davidson, E.H. (2001) *Genomic Regulatory Systems: Development and Evolution*, Academic Press.
- Davidson, E.H. (2006) *The Regulatory Genome: Gene Regulatory Networks in Development and Evolution*, Academica Press.
- Dawkins, R. (1976) *The Selfish Gene*, Oxford University Press.
- De Beer, G. (1971) *Homology: an Unsolved Problem*, Carolina Biological Supply Co.
- De Vries, H. (1905) *Species and Varieties: their origin by mutation*, Chicago, The Open Court Publishing Company.
- Dobzhansky, T. (1951) *Genetics and the Origin of Species,* Columbia University Press, New York (3rd Edition).
- Edelman, G.M. (2006) *Second Nature: Brain Science and Human Knowledge*, Yale University Press.
- Falk, R. (1986) *What is a Gene?*, Studies in the History and Philosophy of Science, 17:133-173.
- Falk, R. (2000) *The Gene - A Concept in Tension*, in Beurton, P.J., Falk, R., Rheinberger, H.-J. (eds.) *The Concept of the Gene in Development and Evolution: Historical and Epistemological Perspective,* pp.317-348, Cambridge: Cambridge University Press.

- Falk, R. (2004) *Long live the Genome! So Should the Gene,* History and Philosophy of the Life Sciences, 26 (1): 105-121.
- Falk, R. (2009) *Genetic Analysis*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Fitch, W.T. (2010) *The evolution of language,* Cambridge:Cambridge University Press.
- Fitch, W.T. (2011) *Unity and diversity in human language, Phil. Trans. R. Soc. B 2011 366, 376-388.*
- Fitch, W.T. (2012) *Evolutionary Developmental Biology and Human Language Evolution: Constraints on Adaptation,* Evol Biol (2012) 39:613–637.
- Fitch, W.T. (2014) *Toward a computational framework for cognitive biology: Unifying approaches from cognitive neuroscience and comparative cognition*, Physics of Life Reviews 11 (2014) 329–364.
- Fitch, W.T. (2018) *The Biology and Evolution of Speech: A Comparative Analysis*, Annual Review of Linguistics, Vol. 4:255-279.
- Fitch, W.T., de Boer, B., Mathur, N., Ghazanfar, A.A. (2016) *Monkey vocal tracts are speech-ready,* Sci. Adv. 2016;2: e1600723.
- Fitch, W.T., Friederici, A.D. (2012) *Artificial grammar learning meets formal language theory: an overview*, Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 2012 Jul 19;367(1598):1933-55.
- Fitch, W.T., Hauser, M.D. (2004) *Computational constraints on syntactic processing in a nonhuman primate*, Science, 2004 Jan 16;303(5656):377-80.
- Fitch, W.T., Huber, L., Bugnyar, T. (2010) *Social Cognition and the Evolution of Language: Constructing Cognitive Phylogenies*, Neuron, Volume 65, Issue 6, 25 March 2010, Pages 795-814.
- Fitch, W.T., Jarvis, E.D. (2013) *Birdsong and other animal models for human speech, song, and vocal learning*, in Arbib, M. (ed) *Language, Music and the Brain,* The MIT Press; Cambridge MA.
- Fogle, T. (1990) *Are Genes Units of Inheritance?*, Biology and Philosophy 5: 349-371, 1990.

- Fontana, W., Buss, L.W. (1994) *The Arrival of the Fittest: toward a theory of biological organization*, Bulletin of Mathematical Biology, Vol. 56, No 1, pp. 1-64, 1994.
- Forgacs, G., Newman, S.A. (2003) *Biological Physics of the Developing Embryo,* Cambridge University Press.
- Friederici, A.D. (2017a) *Evolution of the Neural Language Network*, Psychon Bull Rev (2017) 24:41–47.
- Friederici, A.D. (2017b) *Language in our Brain: the Origins of a Uniquely Human Capacity*, The MIT Press.
- Futuyma, D.J. (1986) *Evolutionary Biology*, Sunderland, MA: Sinauer.
- Futuyma, D.J. (2017) *Evolutionary biology today and the call for an extended synthesis,* Interface Focus 7:20160145.
- Gehring, W.J. (1985a) *The Homeobox: a key to the understanding of development?* Cell, Vol . 40, 3-5, January 1985.
- Gehring, W.J. (1985b) *Homeotic Genes, the Homeo Box, and the Genetic Control of Development*, Cold Spring Harb Symp Quant Biol 1985. 50: 243-251
- Gehring, W.J. (1998) *Master Control Genes in Development and Evolution: the Homeobox Story*, Yale University Press.
- Gentner, T.Q., Fenn, K.M., Margoliash, D., Nusbaum, H.C. (2006) R*ecursive syntactic pattern learning by songbirds*, Nature. 2006 Apr 27;440(7088):1204-7.
- Geschwind, N. (1974) *Selected Papers on Language and the Brain*, Springer Verlag.
- Gilbert, S. (2003a) *Evo-Devo, Devo-Evo, and Devgen-Popgen*, Biology and Philosophy 18: 347-352.
- Gilbert, S.F. (2003b) *Developmental Biology* (Seventh Edition), Sinauer Associated Inc.
- Gilbert, S.F., Opitz, J.M., Raff, R.A. (1996) *Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology,* DEVELOPMENTAL BIOLOGY 173, 357–372 (1996).

- Gilbert, S.F., Burian, R. (2003) *Development, Evolution, and Evolutionary Developmental Biology*, in Hall, B.K., Olson, W.M. (eds.) *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*, Cambridge: Harvard University Press, pp. 61-67.
- Gilbert, S.F., Epel, D. (2009) *Ecological Developmental Biology: Integrating Epigenetics, Medicine, and Evolution*, Sinauer Associates Inc.: Sunderland, MA.
- Goodwin, B.C. (1994) *How the Leopard Changed Its Spots: the Evolution of Complexity*, London: Weidenfeld and Nicholson.
- Gottlieb, G. (1992) *Individual Development and Evolution: the Genesis of Novel Behavior*, Oxford University Press.
- Gottlieb, G. (2007) *Probabilistic Epigenesis*, Developmental Science 10:1 (2007), pp. 1–11.
- Gray, R.D. (1992) *Death of the gene: Developmental Systems Strike Back*, in Griffiths, P. (ed) *Trees of Life,* Australasian Studies in History and Philosophy of Science, vol 11, pp. 165-209, Springer, Dordrecht.
- Griffiths, P.E. (2002) *What is Innateness?*, The Monist, vol.85, no.1, pp.70-85.
- Griffiths, P.E., Gray, R.D. (1994) *Developmental Systems and Evolutionary Explanation*, The Journal of Philosophy, Vol. 91, No. 6. (Jun., 1994), pp. 277-304.
- Griffiths, P.E., Neumann-Held, E.M. (1999) *Thinking of biology: the many faces of the gene,* Biosciences 49(8):656–662.
- Griffiths, P.E., Knight, R.D. (1998) *What is the Developmentalist Challange?*, Philosophy of Science, 65 (June 1998) pp. 253-258.
- Griffiths, P.E., Stotz, K. (2000) *How the Mind grows: a Developmental perspective on the Biology of Cognition*, Synthese 122: 29–51, 2000.
- Griffiths, P.E., Stotz, K. (2006) *Genes in the Postgenomic Era*, Theoretical Medicine and Bioethics (2006) 27:499–521.

- Griffiths, P.E., Stotz, K. (2013) *Genetic and Philosophy: an Introduction,* Cambridge University Press.
- Grillner, S., Robertson, B. (2016) *The Basal Ganglia Over 500 Million Years*, Curr Biol. 2016 Oct 24;26(20):R1088-R1100.
- Gould, S. J. (1977) *Ontogeny and Phylogeny,* Belknap Press.
- Gould, S.J. (1983) *Hen's Teeth and Horse's Toes*, W.W. Norton&Compagny, New York.
- Gould, S.J. (1989) *Wonderful Life: the Burgess Shale and the Nature of history*, W.W. Norton&Company.
- Gould, S.J. (2002) *The Structure of Evolutionary Theory*, Belknap Press.
- Gould, S. J., Lewontin, R. C., (1979) *The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme,* **205** *Proc. R. Soc. Lond. B.*
- Hagoort, *P.* (2010) *Reflections on the Neurobiology of Syntax,* in Bickerton, D., Szathmary E. (eds.) *Biological Foundations and Origin of Syntax*, pp. 279-298, The MIT PRESS.
- Hall, B. K. (1994) *Homology: The hierarchical basis of comparative biology,* San Diego: Academic Press.
- Hall, B.K. (1995) *Homology and Embryonic Development*, Evolutionary Biology, Volume 28.
- Hall, B.K. (1999) *Evolutionary Developmental Biology,* 2nd edition, Springer.
- Hall, B.K. (2000) *Evo-Devo or Devo-Evo – Does it matter?*, Evolution & Development 2:4, 177–178 (2000).
- Hall, B.K. (2001) *The Gene is not Dead, merely Orphaned and seeking a Home*, EVOLUTION & DEVELOPMENT 3:4, 225–228 (2001).
- Hall B. K. (2003a) *Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms*, Int. J. Dev. Biol. 47:491-495 (2003)

- Hall B. K. (2003b) *Unlocking the Black Box between Genotype and Phenotype: Cell Condensations as Morphogenetic (modular) Units*, Biology and Philosophy 18:219-247, 2003.
- Halder, G., Callaerts, P., Gehring, W.J. (1995) *Induction in Ectopic Eyes by Targeted Expression of the eyeless Gene in Drosophila*, Science, vol. 267, 24 march 1995.
- Hamzei, F., Rijntjes, M., Dettmers, C., Glauche, V., Weiller, C., Buchel, C. (2003) *The human action recognition system and its relationship to Broca's area: an fMRI study,* Neuroimage. 2003 Jul;19(3):637-44.
- Hauser, M. (2008) *The Seeds of Humanity*, The Tanner Lectures on Human Values, Princeton University.
- Hauser M., Chomsky N., Fitch W.T. (2002). *The Faculty of Language: what is it, who has it and how did it evolve?*, Science, Vol.298.
- Hauser M., Fitch T. (2010). *What are the uniquely human components of the language faculty?*
- Horwitz, S.M., Irwin, J.R., Briggs-Gowan, M.J., Bosson Heenan, J.M., Mendoza, J., Carter, A.S. (2003) *Language Delay in a Community Cohort of Young Children*, J Am Acad Child Adolesc Psychiatry. 2003 Aug;42(8):932-40.
- Indefrey, P., Levelt, W.J.M. (2004) *The spatial and temporal signatures of word production components,* Cognition 92 (2004) 101–144.
- Jablonka, E., Lamb, M.J. (1995) *Epigenetic Inheritance and Evolution*, Oxford University Press.
- Jablonka, E., Szathmary, E. (1995) *The evolution of information storage and heredity*, Trends in Ecology and Evolution, Volume 10, Issue 5, May 1995, pp. 206-211.
- Jablonka, E., Lamb, M.J. (2005) *Evolution in Four Dimension*, Cambridge, MA:MIT Press.
- Jacob, F. (1973) *The Logic of Life: A History of Heredity*, Pantheon Books, New York.

- Jacob, F., Monod, J. (1961) *Genetic Regulatory Mechanisms in the Synthesis of Proteins*. J. Mol. Biol. 3: 318–356.
- Jackendoff, R. (2010). *Your theory of language evolution depends on your theory of language*. In R. Larson, V. Déprez, & H. Yamakido (Eds.), *The Evolution of Human Language: Biolinguistic Perspectives* (Approaches to the Evolution of Language, pp. 63-72). Cambridge: Cambridge University Press.
- Jiang, X., Long, T., Cao, W., Li, J., Dehaene, S., Wang, L. (2018) *Production of Supra-regular Spatial Sequences by Macaque Monkeys*, Current Biology 28, 1851–1859, June 18, 2018.
- Johannsen, W. (1911) *The Genotype Conception of Heredity*, American Naturalist, 45 (531): 129-59.
- Jürgens, U. (2002) *Neural pathways underlying vocal control,* Neurosci Biobehav Rev. 2002 Mar;26(2):235-58.
- Kaan, E. (2009) *Fundamental Syntactic Phenomena and Their Putative Relation to the Brain*, in Bickerton, D., Szathmary E. (eds.) *Biological Foundations and Origin of Syntax*, pp. 117-134, The MIT PRESS.
- Kauffman, S. (1993) *The Origins of Order: Self-Organization and selection in Evolution*, Oxford: Oxford University Press.
- Keller, E.F. (2000a) *The century of the gene,* Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Keller, E.F. (2000b) *Decoding the genetic program*, in Beurton, P., Falk, R., Rheinberger, H.-J. (eds.) *The Concept of the Gene in Development and Evolution*, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Keller, E.F. (2001) *Beyond the Gene but Beneath the Skin*, in Oyama, S., Griffiths, P.E., Gray, R.D. (eds.) *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*, pp. 299-312, The MIT PRESS.
- Keller, E.F. (2002) *Making Sense of Life: Explaining Biological Development with Models, Metaphors, and Machines,* Harvard University Press, Cambridge, MA.

- Keller, E.F. (2014) *From Gene action to reactive genome*, J Physiol 592.11 (2014) pp 2423–2429.
- Laland, K., Uller, T., Feldman, M., Sterelny, K., Müller, G.B., Moczek, A., Jablonka, E., Odling-Smee, J., Wray, G.A., Hoekstra, H.E., Futuyma, D.J., Lenksi, R.E., Mackay, T.F.C., Schluter, D., Strassmann, J.E. (2014) *Does Evolutionary Theory Need a Rethink?*, Nature 514, 161-164 (09 October 2014).
- Laland, K.N., Uller, T., Feldman M.W., Sterelny, K., Mu¨ller, G.B., Moczek, A., Jablonka, E., Odling-Smee, J. (2015) *The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions,* Proc. R. Soc. B 282: 20151019.
- Lanciego, J.L., Luquin, N., Obeso, J.A. (2012) *Functional Neuroanatomy of the Basal Ganglia*, Cold Spring Harb Perspect Med. 2012 Dec; 2(12): a009621.
- Laubichler, M.D. (2010) *Evolutionary Developmental Biology Offers a Significant Challenge to the Neo-Darwinian Paradigm,* in Ayala, F.J., Arp, R. (eds.) *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*, John Wiley & Sons, Ltd., Publication.
- Lewontin, R. (1983) *Gene, Organism and Environment,* in Bendall, D.S. (ed.) *Evolution: From Molecules to Men*, pp. 273–285. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lewontin, R. (2000) *The Triple Helix: Gene, Organism, and Environment,* Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Lickliter, R., Berry, T.D. (1990) *The Phylogeny Fallacy: Developmental Psychology's Misapplication of Evolutionary Theory*, Developmental Review 10, 348-364 (1990).
- Lieberman, P. (2000) *Toward an Evolutionary Biology of Language: Toward an Evolutionary Biology of Language*, Harvard University Press.
- Lieberman, P. (2006) *Toward an Evolutionary Biology of Language,* Belknap Press.
- Lieberman, P., McCarthy, R.C. (2007) Tracking the evolution of language and speech. Expedition, 49: 15-20.

- Lombardi Vallauri, E. (2004) *The relation between mind and language: The Innateness Hypothesis and the Poverty of the Stimulus*, The Linguistic Review 21 (2004), pp. 345–387.
- Lo Piparo, F. (2018) *Sulla natura dei corpi. Con l'aiuto di Aristotele*, in "Reti, saperi, linguaggi, Italian Journal of Cognitive Sciences" 1/2018, pp. 175-190.
- Mameli, M., Bateson, P. (2006) *Innateness and the Sciences,* Biology and Philosophy (2006) 21:155–188.
- Mameli, M. (2008) *On innateness: The clutter hypothesis and the cluster hypothesis*, Journal of Philosophy 105 (12):719 (2008).
- Maricic, T., Gunther, V., Georgiev, O., Gehre, S., Curlin, M., Schreiweis, C., Naumann, R., Burbano, H.A., Meyer, M.,Lalueza-Fox, C., de la Rasilla, M., Rosas, A., Gajovic´, S., Kelso, J., Enard, W., Schaffner, W., Pääbo, S. (2012) *A recent evolutionary change affects a regulatoru element in human FOXP2 gene,* Mol. Biol. Evol. November 28, 2012.
- Marsden, C.D., Obeso, J.A. (1994) *The functions of the basal ganglia and the paradox of stereotaxic surgery in Parkinson's disease,* Brain. 1994 Aug;117 (Pt 4):877-97.
- Maynard-Smith, J. (1975) *The Theory of Evolution*, Middlesex: Penguin.
- Maynard-Smith, J., Burian, R., Kauffman, S., Alberch, P., Campbell, J., Goodwin, B., Lande, R., Raup, D., Wolpert, L. [1985] *Developmental Constraints and Evolution*, The Quarterly Review of Biology, Vol. 60, N. 3.
- Mayr, E. (1961) *Cause and Effect in Biology: Kind of Causes, Predicatability, and Teleology are viewed by a practicing biologist*, Science, vol. 134, 10 November 1961, pp. 1501-1506.
- Mayr, E. (1982) *The Growth of Biological Thought*, Cambridge, Mass: Harvard University Press.
- Mayr, E. (1985) *Weismann and Evolution*, Journal of the History of Biology, vol. 18, No. 3 (Fall 1985), pp.295-329.

- Mayr, E. (1997) *This is Biology: The Science of the Living World,* Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Medawar, P.B., Medawar, J.S. (1983) *Aristotle to Zoos: a Philosophical dictionary of Biology*, Harvard Univ Press.
- Mesulam, M.-M. (1998) *From Sensation to Cognition,* Brain (1998), 121, 1013-1052.
- Minelli A. (1998) *Molecules, Developmental modules, and Phenotypes: a Combinatorial Approach to Homology*, Molecular Phylogenetics and Evolution, Vol. 9, No. 3, June, pp.340-347, 1998.
- Minelli, A. (2003) *The development of animal form: ontogeny, morphology, and evolution,* Cambridge University Press.
- Minelli, A. (2010) *Evolutionary Developmental Biology Does Not Offer a Significant Challenge to the Neo-Darwinian Paradigm*, in Ayala, F.J., Arp, R. (eds.) *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*, John Wiley & Sons, Ltd., Publication.
- Minelli, A. (2014) *Naturalistic perspectives in cognitive sciences: evolution and development*, in "Reti, saperi, linguaggi, Italian Journal of Cognitive Sciences" 1/2014, pp. 37-48.
- Minelli, A. (2016) *Scaffolded Biology*, Theory Biosci. (2016) 135: 163.
- Minelli, A., Pradeu, T. (eds.) (2014) *Towards a Theory of Development*, Oxford University Press.
- Morange, M. (2011) *What will result from the interaction between functional and evolutionary biology?*, Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences 42 (2011) 69–74.
- Morgan, T.H. (1910) *Chromosomes and heredity*, The American Naturalist, 44, 449-498.
- Morgan, T.H. (1933) *The Relation of Genetics to Physiology and Medicine*, The Scientific Monthly, Vol. 41, No. 1 (Jul., 1935), pp. 5-18.

- Moss, L. (1992) *A Kernel of Truth? On the Reality of the Genetic Program*, PSA 1992, Vol. 1, pp. 335-348.
- Moss, L. (2002a) *From Representational Preformationism to the Epigenesis of Openness to the World? Reflections on a New Vision of the Organism*, Ann. N.Y. Acad. Sci. 981: 219–230 (2002).
- Moss, L. (2002b) *What Genes Cant Do?*, The MIT Press.
- Moss, L. (2003) *One, two (too), many Genes*, The Quarterly Review of Biology, , Vol. 78, No. 1, March 2003.
- Mueller, J.L., Friederici, A.D., Mannel, C. (2012) *Auditory perception at the root of language learning*, Proc Natl Acad Sci U S A. 2012 Sep 25;109(39):15953-8.
- Müller G. B. (1990) *Developmental mechanism at the origin of morphological novelty: a side-effect hypotesis*, in Nitecki (ed.) *Evolutionary Innovation*, 1990, pp.99-130.
- Müller G.B. (2003) *Homology: The Evolution of Morphological Organization*, in Müller G. B., Newman S. (eds.) *Origination of Organismal Form*, The MIT Press.
- Müller G.B. (2007) *Evo-devo: extending the evolutionary synthesis*, Ntura Reviews, Vol. 8, 2007.
- Müller, G.B. (2008) *Evo-devo as a discipline*, in Minelli, A., Fusco, G. (eds.) *Evolving Pathways: Key Themes in Evolutionary Developmental Biology*, pp. 5-30, Cambridge University Press.
- Müller G. B., Newman S. (2003) *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*, The MIT Press.
- Müller G. B., Newman S. (2005) *The Innovation Triad: an EvoDevo Agenda*, Journal of Experimental Zoology (MOL DEV EVOL) 304B:487-503 (2005).
- Müller G. B., Wagner G. B. (1991) *Novelty in Evolution: Restructuring the Concept*, Annu. Rev. Ecol. Syst. 1991, 22:229-256.
- Müller G. B., Wagner G. B. (1996) *Homology, Hox Genes, and Developmental Integration*, Amer. Zool., 36:4-13 (1996).

- Müller, G.B. (2013) *Beyond Spandrels: Stephen J. Gould, EvoDevo, and the Extended Synthesis,* in Danieli, G.A., Minelli, A., Pievani, T. (2013) *Stephen J. Gould: The Scientific Legacy*, Springer-Verlag Italia 2013.
- Müller, H.J. (1922) *Variation due to change in the individual genes,* The American Naturalist, 56: 32-50.
- Neumann-Held, E.M. (1999) *The Gene Is Dead — Long Live the Gene! Conceptualizing Genes the Constructionist Way,* in Koslowski, P. (ed) *Sociobiology and Bioeconomics. Studies in Economic Ethics and Philosophy*, Springer, Berlin, Heidelberg.
- Neumann-Held, E.M. (2001) *Let's Talk about Genes: the Process Molecular Gene Concept and Its Context*, in Oyama, S., Griffiths, P.E., Gray, R.D. (eds.) *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*, pp. 69-84, The MIT PRESS.
- Newman, S.A., Müller, G.B. (2000) *Epigenetic Mechanisms of Character Origination*, Journal of Experimental Zoology (MOL DEV EVOL) 288:304–317 (2000).
- Nijhout, H.F. (1990) *Metaphors and the Role of Genes in Development*, BioEssays Vol.12, No. 9- September 1990.
- Noble, D. (2012) *Why integration?*, Integrative Medicine Research, 1 (2012), pp. 2–4.
- Noble, D., Jablonka, E., Joyner, M.J., Müller, G.B., Omholt, S.W. (2014) *Evolution Evolves: physiology returns to centre stage*, J Physiol 592.11 (2014) pp 2237–2244.
- Odling-Smee, F.J., Laland, K.N., Feldman, M.W. (2003) *Niche Construction*, Princeton, N.J.:Princeton University Press.
- Okanoya, K. (2007) *Language evolution and an emergent property,* Current Opinion in Neurobiology 2007, 17:271–276.
- Ospovat, D. (1976) *The influence of Karl Ernst von Baer's embryology, 1828–1859: A reappraisal in light of Richard Owen's and William B. Carpenter's*

"Palaeontological application of 'von Baer's law', Journal of the History of Biology, March 1976, Volume 9, Issue 1, pp 1–28.

- Oster, G.F., Alberch, P. (1982) *Evolution and Bifurcation of Developmental Programs*, Evolution, Vol. 36, No. 3 (May, 1982), pp. 444-459.
- Oster, G.F., Shubin, N., Murray, J.D., Alberch, P. (1988) *Evolution and Morphogenetic Rules: the Shape of the Vertebrate Limb in Ontogeny and Phylogeny*, Evolution, 42(5), 1988, 862-884.
- Oyama, S. (1992) *Is Phylogeny Recapitulating Ontogeny?*, Varela, F.J., Dupuy, J.P. (eds), *Understanding Origins*, pp. 227-232, Kluwer Academic Publishers.
- Oyama, S. (2000a) *The Ontogeny of Information: Developmental Systems and Evoution*, Duke University Press.
- Oyama, S. (2000b) *Evolution's Eye: a Systems View of the Biology-Culture Divide*, Duke University Press.
- Oyama, S., Griffiths, P.E., Gray, R.D. (2001) *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*, The MIT Press.
- Owen, R. (1843) Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals, Delivered at the Royal College of Surgeons, London: Longman Brown Green and Longmans.
- Öttl, B., Jäger, G., Kaup, B. (2015) *Does Formal Complexity Reflect Cognitive Complexity? Investigating Aspects of the Chomsky Hierarchy in an Artificial Language Learning Study*. PLoS ONE 10(4): e0123059.
- Pääbo, S. (2014) *The Human Condition - a Molecular Approach*, Cell 157, March 27, 2014, pp. 216-226.
- Patterson, C. (1982) *Morphological characters and homology*, in Joysey, K.A., Friday, A.E. (eds), *Problems of phylogenetic reconstruction* (The Systematics Association Special Volume No. 21). London: Academic Press, pp. 21-74.
- Patterson, C. (1988) *Homology in classical and molecular biology,* Molecular Biology and Evolution 5: 603-625.

- Peluffo, A.E. (2015) *The "Genetic Program": Behind the Genesis of an Influential Metaphor*, Genetics, Vol. 200, 685–696.
- Pennisi, A. (2016) *Prospettive evoluzioniste nell'embodied cognition. Il cervello «inquilino del corpo»*, in "Reti, saperi, linguaggi, Italian Journal of Cognitive Sciences" 1/2016, pp. 179-201.
- Pennisi A., Falzone A. (2016). *Darwinian Biolinguistics: Theory and History of a Naturalistic Philosophy of Language and Pragmatics*. Springer International Publishing, Cham, Switzerland.
- Pfenning, A.R., Hara, E., Whitney, O., Rivas, M.V., Wang, R., Roulhac, P.L., Howard, J.T., Wirthlin, M., Lovell, P.V., Ganapathy, G., Mouncastle, J., Moseley, M., Thompson, J.W., Soderblom, E.J., Iriki, A., Kato, M., Gilbert, M.T.P., Zhang, G., Bakken, T., Bongaarts, A., Bernard, A., Lein, E., Mello, C.V., Hartemink, A.J., Jarvis, E.D. (2014) *Convergent transcriptional specializations in the brains of humans and song-learning birds*, Science, 12 December 2014, Vol. 346 Issue 6215.
- Pigliucci M. (2007) *Do we need an extended evolutionary synthesis?*, Evolution 61-12: 2743-2749.
- Pigliucci M. (2009) *An Extended Synthesis for Evolutionary Biology*, The year in Evolutionary Biology 2009: Ann. N.Y. Acad. Sci. 1168:218-228 (2009).
- Pigliucci M. (2010) *Genotype-phenotype mapping and the end of the 'genes as blueprint' metaphor*, Phil. Trans. R. Soc. B (2010) 365, 557-566.
- Pigliucci, M., & Kaplan, J. (2006) *Making Sense of Evolution: The Conceptual Foundations of Evolutionary Biology,* Chicago: Chicago University Press.
- Pigliucci M., Müller G. B. [2010] *Evolution: the extended synthesis,* The MIT Press.
- Pigliucci M. (2010) – Genotype-phenotype mapping and the end of the 'genes as blueprint' metaphor, Phil. Trans. R. Soc. B (2010) 365, 557-566.
- Pinker, S., Bloom, P. (1990) *Natural Language and Natural Selection*, BEHAVIORAL AND BRAIN SCIENCES (1990) 13, 707-784.

- Pinker, S., Jackendoff, R. (2005) *The Faculty of Language: what's special about it?*, Cognition 95 (2005) 201–236.
- Poeppel, D., Embick, D. (2005) *Defining the Relation between Linguistics and Neuroscience*, in Cutler, A. (ed.), *Twenty-first century psycholinguistics: Four cornerstones,* pp. 103-120, Lawrence Erlbaum Associates.
- Ramus, F., Fisher, S.E. (2009) *Genetics of Language*, in Gazzaniga, M.S. (ed.) *The Cognitive Neurosciences,* 4th edition, pp. 855-871, The MIT Press.
- Rey, A., Perruchet, P., & Fagot, J. (2012) *Centre−embedded structures are a by−product of associative learning and working memory constraints: Evidence from baboons (Papio Papio),* Cognition, **123**(1), 180–184.
- Robert, J.S. (2004) *Evolution, Epigenesis and Evolution: Taking Development Seriously*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Russell, E.S. (1916) *Form and Function: a contribution to the history of animal morphology*, London, J. Murray.
- Schaffner, K.F. (1998) *Genes, Behavior, and Developmental Emergentism: One Process, Indivisible?*, Philosophy of Science, 65 (June 1998) pp. 209-252.
- Schwartz, J.H. (1999) *Homeobox Genes, fossils, and the Origin of Species*, THE ANATOMICAL RECORD (NEW ANAT.) 257:15–31, 1999.
- Seyfarth, R.M., Cheney, D.L. (2014) *The evolution of language from social cognition,* Current Opinion in Neurobiology 2014, 28:5–9.
- Seyfarth, R.M., Cheney, D.L. (2016) *Precursors to language: Social cognition and pragmatic inference in primates*, Psychonomic Bulletin & Review, February 2017, Volume 24, Issue 1, pp 79–84.
- Simpson, G.G. (1957) *Life: An Introduction to Biology,* Harcourt, Brace and Company.
- Shubin,N., Tabin, C., Carroll, S. (2009) *Deep homology and the origins of evolutionary novelty*, NATURE, Vol 457, 12 February 2009.

- Stephenson-Jones, M., Samuelsson, E., Ericsson, J., Robertson, B., Grillner, S. (2011) *Evolutionary conservation of the basal ganglia as a common vertebrate mechanism for action selection,* Curr Biol. 2011 Jul 12;21(13):1081-91.
- Sterelny, K., Kitcher, P. (1998) *The Return of the Gene*, The Journal of Philosophy, Vol. 85, Issue 7, July 1998, pp. 339-361.
- Striedter, G.F., Northcutt, G.R. (1991) *Biological Hierarchies and the Concept of Homology*, Brain Behav Evol 1991;38:177–189.
- Stobbe, N., Westphal-Fitch, G., Aust, U., Fitch W.T. (2012) *Visual artificial grammar learning: comparative research on humans, kea (Nestor notabilis) and pigeons (Columba livia)*, **367**Phil. Trans. R. Soc. B.
- Stotz, K. (2006a) *Molecular Epigenesis: Distributed Specificity as a Break in the Central Dogma*, History and Philosophy of the Life Sciences, Vol. 28, No. 4.
- Stotz, K. (2006b) *With 'Genes' Like That, Who Needs anEnvironment? Postgenomics's Argument for the 'Ontogeny of Information'*, Philosophy of Science, 73 (December 2006) pp. 905–917.
- Stotz, K. (2010) *Human Nature and Cognitive-Developmental Niche Construction*, Phenom Cogn Sci (2010) 9:483–501.
- Stotz, K. (2014) *Extended Evolutionary Psychology: the importance of transgenerational developmental plasticity*, Frontiers in Psychology, August 2014, Volume 5, Article 908.
- Stotz, K. (2017) *Why Developmental Niche Construction is not Selective Niche Construction: and why its matter*, Interface Focus 7: 20160157.
- Sturtevant, A. H. (1913) *The linear arrangement of six sex-linked factors in Drosophila, as shown by their mode of association,* Journal of Experimental Zoology, 14: 43-59.
- Számadó, S., Szathmáry, E. (2006) *Selective scenarios for the emergence of natural language*, Trends in Ecology and Evolution, 21(10), pp. 555-561.
- Tattersall, I. (2017) *How can we detect when language emerged?*, Psychon Bull Rev (2017) 24:64–67.

- Thoenissen, D., Zilles, D., Toni, I. (2002) *Differential Involvement of Parietal and Precentral Regions in Movement Preparation and Motor Intention*, Journal of Neuroscience 15 October 2002, 22 (20) 9024-9034.
- Tinbergen, N. (1963) *On aims and methods of ethology,* Zeitschrift für Tierpsychologie, 20:410-433.
- Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T., Moll, H. (2005) *Understanding and Sharing Intentions: The Origins of Cultural Cognition*, BEHAVIORAL AND BRAIN SCIENCES (2005) 28, 675–735.
- Waddington, C.H. (1952) *The evolution of developmental systems,* Report of the TwentyEighth Meeting of the Australian and New Zealand Association for the Advancement of Science, Brisbane: A. H. Tucker, Government Printer. 155–159.
- Waddington, C.H. (1957) *The Strategy of the Genes*, Allen and Unwin, London.
- Waddington, C.H. (1975) *The Evolution of an Evolutionist*, Edinburgh University Press.
- Wake, D.B. (1999) *Homoplasy, homology and the problem of 'sameness' in bioogy*, in Bock, G.K., Cardew, G. (eds.) Novartis Foundation Symposium 222 – Homology, 1999; 222:65-73; discussion 73-79.
- Watson, J.D., Crick, F.H.C. (1953a) *Molecular Structure of Nucleic Acids: A Structure for Deoxyribose Nucleic Acid*, Nature, No. 4356, April 25, 1953, pp. 737-738.
- Weiss, P. (1952) *Cellular Dynamics*, Reviews of Modern Physics, Vol 31, No. 1, January 1959.
- Weismann, A. (1883) *On Heredity,* in Weisman, A. (1891) *Essays upon Heredity and Kindred Biological Problems*, pp. 67-106, Oxford: Clarendon Press.
- Weismann, A. (1885) *The Continuity of the Germ-Plasm as the Foundation of a Theory of Heredity,* in Weisman, A. (1891) *Essays upon Heredity and Kindred Biological Problems*, pp. 67-106, Oxford: Clarendon Press.

- Weismann, A. (1891) *Essays upon Heredity and Kindred Biological Problems*, Oxford: Clarendon Press.
- West, M.J., King, A.P. (1987) *Settling Nature and Nurture into an Ontogenetic Niche*, Developmental Psychobiology, 20(5):549-562 (1987).
- West, M.J., King, A.P., Arberg, A.A. (1988) *The Inheritance of Niche: the Role of Ecological Legacies in Ontogeny*, in Bass, E.M. (ed.) *Handbook of Behavioral Neurobiology, Volume 9, Developmental Psychobiology and Behavioral Ecology*, Springer US.
- West-Eberhard, M.J. (2003) *Developmental Plasticity and Evolution*, Oxford University Press.
- West-Eberhard, M.J. (2008) *Toward a Modern Revival of Darwin's Theory of Evolutionary Novelty*, Philosophy of Science, Vol. 75, No. 5, pp. 899-908.
- Westphal-Fitch, G., Huber, L., Gomez, J.C., Fitch, W.T. (2012) *Production and perception rules underlying visual patterns: effects of symmetry and hierarchy*, **367,** Phil. Trans. R. Soc. B.
- Wimsatt, W.C. (1986) *Developmental Constraints, Generative Entrenchment, and the Innate-Acquired Distinction*, in Bechtel W. (ed.) *Integrating Scientific Disciplines*, Dordrecht, Martinus Nijhoff Publishers.
- Wray, G.A., (1999) *Evolutionary dissociations between homologous genes and homologous structures*, in Bock, G.K., Cardew, G. (eds.) *Novartis Foundation Symposium 222 – Homology*, 1999; 222:189-203; discussion 203-6.
- Wright, S. (1934) *Physiological and Evolutionary Theories of Dominance*, American Naturalist 68 (January-February 1934):25-53.
- Wright, S. (1968) *Evolution and the Genetics of Populations: Vol. 1. Genetic and Biometric Foundations*, Chicago: University of Chicago Press.
- Wright, S. (1980) *Genic and Organismic Selection*, Evolution, 34(5), 1980, pp. 825-843.
- Wagner, A. (2014) *The Arrival of the Fittest: solving Evolution's Greatest puzzle*, Penguin Group.

- Wagner G. B. (1989) *The Biological Homology Concept*, Annu. Rev. Ecol. Syst. 1989, 20:51-69.
- Wagner, G.B. (2014) *Homology, Genes, and Evolutionary Innovation*, Princeton University Press.