

## EVOLUZIONE: UNA TEORIA IN CRISI DI CRESCITA

Marco FERRAGUTI

The history of Darwinism, far from being a grandiose march from early doubts to the general acceptance, is complex and devious. Right from the beginning the early followers of Darwin (Weismann, de Vries, Haeckel...) have substantially modified in different points the original Darwinian model of evolution. In the twenties and thirties of the twentieth Century a formidable work of unification of many different research traditions (population genetics, naturalistic research, laboratory genetics...) has built the "Modern Synthesis", that is the common actual conception of the evolutionary theory, based on minor, random, genetic changes and the slow and steady action of natural selection. However in the following years many new data and research programs - from the Neutral Theory of molecular evolution to symbiosis, from the Evo-Devo to the Niche Construction and many others, have undermined the stability of the Modern Synthesis so as some authors are now suggesting the necessity of an Extended Synthesis. However, at the moment, a hard core around which to build a new synthesis is not in sight.

«La vita è regola, è ordine che prevale sul Caos, ma la regola ha pieghe, sacche inesplorate di eccezione, licenza, indulgenza e disordine. Guai a cancellarle, forse contengono il germe di tutti i nostri domani, perché la macchina dell'universo è sottile, sottili sono le leggi che la reggono.»

P. Levi, *Il rito e il riso*.

In un celebre passo, Sigmund Freud paragona la grandezza del potere sovversivo di Darwin a quella di Copernico:

Nel corso dei tempi l'umanità ha dovuto sopportare due grandi mortificazioni che la scienza ha recato al suo ingenuo amore di sé. La prima, quando apprese che la nostra terra non è il centro dell'universo, bensì una minuscola particella di un sistema cosmico che, quanto a grandezza, è difficilmente immaginabile. Questa scoperta è associata per noi al nome di Copernico, benché già la scienza alessandrina avesse proclamato qualcosa di simile. La seconda mortificazione si è verificata poi, quando la ricerca biologica annientò la pretesa posizione di privilegio dell'uomo nella creazione, gli dimostrò la sua provenienza dal regno animale e l'instirpabilità della sua natura animale. Questo sovvertimento di valori è stato compiuto ai nostri giorni sotto l'influsso di Charles Darwin, di Wallace e dei loro precursori, non senza la più violenta opposizione dei loro contemporanei.<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> Sigmund FREUD, *Vorlesungen zur Einfuehrung in die Psychoanalyse*, Hugo Heller, Leipzig 1916-1917, tr. it. Marilisa Tonin Dogana ed Ermanno Sagittario, Boringhieri, Torino 1992, p. 213.

Anche se forse la “violenta opposizione” menzionata da Freud è un po’ esagerata, l’accettazione delle idee di Darwin non fu un processo lineare. Credo che le ragioni che resero (e in parte rendono) difficile l’accettazione di Darwin siano prevalentemente due: la prima viene menzionata da Darwin stesso nell’*Autobiografia*, e consiste nella proposta di un meccanismo – la selezione naturale – che permette all’uomo di guardare alla storia della vita sulla terra come determinata da meccanismi immanenti e priva di un progetto:

il vecchio argomento della finalità della natura, come lo espone il Paley, che un tempo mi pareva tanto decisivo, viene a cadere ora che è stata scoperta la legge della selezione naturale. Evidentemente non ci è più possibile sostenere - per esempio - che la bella cerniera della conchiglia d’un mollusco bivalve debba essere stata ideata da un essere intelligente, come la cerniera di una porta dall’uomo. Un piano che regoli la variabilità degli organismi viventi e l’azione della selezione naturale non è più evidente di un disegno che predisponga la direzione del vento.<sup>2</sup>

La seconda deriva dal fatto che il lavoro di Darwin è difficile e complesso, anche se è ammantato di grande semplicità e “ben scritto” (in fondo egli non era un accademico, ma un gentiluomo colto che scriveva per un pubblico colto), talché non tutti han voglia di approfondire temi, intrichi e implicazioni del suo modello di evoluzione. Se ne rese conto anche il traduttore italiano dell’*Origine dell’uomo*, il grande zoologo torinese Michele Lessona, che nella prefazione della prima edizione italiana del libro scrive:

Un gentiluomo napoletano, dicesi, ebbe quattordici duelli per sostenere la preminenza del Tasso sull’Ariosto. Al quattordicesimo duello, ferito a morte, esclamò: - E dire che non ho mai letto né l’Ariosto né il Tasso!

Questa è un po’ la storia degli italiani rispetto a Darwin: molti che ne dicono male, ed anche taluni che ne dicono bene, non lo hanno mai letto.<sup>3</sup>

---

<sup>2</sup> Nora BARLOW (a cura di). *The autobiography of Charles Darwin 1809-1882. With the original omissions restored*. Collins, London 1958 tr. it. Luciana Fratini *Autobiografia* (1809-1882), Einaudi, Torino 2006, p. 87 dell’originale.

<sup>3</sup> Charles DARWIN, *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, London 1871, tr. it Michele Lessona, *L’origine dell’uomo e la selezione sessuale*, UTET, Torino 1882, p. 143.

È quindi comprensibile che la fortuna del pensiero evoluzionista di Darwin abbia seguito un percorso tortuoso e complesso: in un primo tempo il complesso modello di evoluzione proposto nell'*Origine delle specie* e nei suoi libri successivi fu accettato dalla maggior parte della comunità scientifica, ma si può dire che quasi subito, addirittura con Darwin ancora vivo, i punti deboli della sua costruzione teorica furono messi in risalto e contestati. I più importanti naturalisti dell'epoca iniziano il loro lavoro accettando le posizioni darwiniane, ma poi se ne discostano in varia misura: August Weismann, anni dopo, ricordando questo periodo, scrive "... molto gradualmente, i miei studi e le mie ricerche, assieme a quelle di altri, mi permisero di contribuire all'edificio darwiniano, e di tentarne un'ulteriore elaborazione" e, dopo aver elencato la grande quantità di dati citologici emersi nella seconda metà del XIX secolo, conclude: «Infine c'è la refutazione del principio lamarckiano e la conseguente elaborazione del principio della selezione applicato al settore fino ad allora chiuso degli elementi vitali ultimi del germoplasma<sup>4</sup>.»<sup>5</sup>

È noto che Darwin distingueva, correttamente, nell'evoluzionismo lamarckiano due componenti: la tendenza interna verso un progressivo perfezionamento e l'ereditarietà dei caratteri acquisiti. Se Darwin non ha problemi nel liquidare la prima delle due componenti («Che il cielo mi preservi dalle assurdità di Lamarck, la 'tendenza al progresso'...»<sup>6</sup>), egli invece, come la maggior parte degli autori di quel periodo, accetta tranquillamente l'ereditarietà dei caratteri acquisiti. Weismann, con una splendida elaborazione teorica, fa piazza pulita dell'ereditarietà dei caratteri acquisiti, privando così il pensiero di Darwin di uno dei suoi pilastri, e George Romanes conierà il termine neodarwinismo per indicare questa riformulazione del pensiero di Darwin privato delle componenti lamarckiane.

---

<sup>4</sup> La parola germoplasma indica negli autori del tempo il materiale genetico.

<sup>5</sup> August WEISMANN, *The evolution theory*, Edward Arnold, London 1904.

<sup>6</sup> Charles DARWIN, *Charles Darwin letters. A selection 1825-1859*, Cambridge University Press, Cambridge 1996, tr. it. Silvia Stefani, *Lettere 1825-1859*, Raffaello Cortina, Milano 1999, p. 110.

Ma la negazione dell’ “eredità lamarckiana” da parte di Weismann avviene, appunto, su base teorica, se si eccettuano i risibili esperimenti fatti tagliando la coda ai topi per 50 generazioni per dimostrare che la coda non si accorciava, e dunque il grande apostolo dell’evoluzione in Germania Ernst Haeckel ha buon gioco quando scrive:

Inoltre il Weismann ne viene condotto a spiegare l’evoluzione del suo germiplasma con cause interne *ignote* le quali sono altrettanto metafisiche e *teleologiche* come il «principio interno di perfezionamento» dell’idioplasma di Naegeli; varia solo il nome della causa ignota. Il Weismann infine, riconoscendo solo l’eredità delle variazioni *indirette* o potenziali, rigettando affatto l’eredità dell’adattamento *diretto* od attuale si toglie, secondo la mia opinione, ogni possibilità di spiegare meccanicamente i più importanti fenomeni di trasformazione<sup>7,8</sup>

Così l’eredità lamarckiana, negata da Weismann, viene riaffermata da Haeckel, e resterà, con alterne vicende, nell’evoluzionismo successivo. Haeckel fu senza alcun dubbio il più grande divulgatore dell’evoluzione a cavallo fra Ottocento e Novecento, e dunque la sua influenza fu enorme. In particolare, gli alberi filogenetici che disegnò (un’attività alla quale Darwin non si dedicò mai, almeno nelle opere a stampa) conquistarono le pagine dei libri di biologia: si può dire che fino a tempi molto recenti intere generazioni di biologi e naturalisti hanno studiato su alberi filogenetici di tipo haeckeliano. Che cosa caratterizzava tali alberi? Una decisa verticalità (ovviamente con l’uomo in cima, o per essere più precisi, con la “razza indogermanica” all’apice), certamente suggerita a Haeckel dalla sua frequentazione di Lamarck e della sua tendenza interna verso il progresso, proprio quella tendenza che Darwin aveva recisamente negato.<sup>9</sup>

Due dei principali problemi che Darwin aveva lasciato aperto erano il meccanismo di origine delle variazioni e le modalità con le quali le variazioni si trasmettevano alla discendenza. È alla soluzione del primo di questi problemi che si dedica il fisiologo vegetale olandese Hugo de Vries: egli, dopo aver accumulato una straordinaria

---

<sup>7</sup> Giova forse qui ricordare che le mutazioni, come si vedrà, furono scoperte solo alcuni anni dopo.

<sup>8</sup> Ernst HAECKEL, *Natürliche schöpfungsgeschichte: Gemeinverständliche wissenschaftliche vorträge über die entwickelungslehre im allgemeinen und diejenige von Darwin, Goethe und Lamarck im besonderen*, George Reimer, Berlin 1889, tr. it. Daniele Rosa, *Storia della creazione naturale*, UTET, Torino 1892. p. 121.

<sup>9</sup> Benôit DAYRAT, *The Roots of Phylogeny: How Did Haeckel Build His Trees?*, “Systematic Biology”. v. 52, anno 2003, pp. 515–527.

quantità di dati sulle variazioni in natura, si convince che quelle “lievi variazioni favorevoli” che secondo Darwin la selezione naturale contribuiva ad accumulare non erano in realtà quelle efficaci a determinare evoluzione, e le definisce “fluttuazioni”, e contemporaneamente va in cerca di variazioni più drammatiche. Sarebbe complesso spiegare qui le ragioni della scelta di de Vries, basti dire che il meccanismo darwiniano delle lievi variazioni e della selezione naturale richiedeva, ovviamente, tempi molto lunghi per l’evoluzione, che non erano a quei tempi disponibili: una valutazione dell’età della Terra di 300 milioni di anni (!) proposta da Darwin nella prima edizione dell’*Origine* fu poi cassata nelle edizioni successive in seguito alle critiche di Lord Kelvin.<sup>10</sup> Dunque, quando de Vries, in seguito ad attente ricerche, scopre una pianta, *Oenothera lamarckiana*, che varia con ritmi sorprendentemente veloci, e presenta anno dopo anno delle forme straordinariamente diverse, si convince di aver trovato il vero meccanismo di generazione delle differenze, battezza tale meccanismo ‘mutazione’, e attribuisce un ruolo secondario alla selezione naturale

Nell'autunno del 1886 presi nove grandi rosette dal campo, le piantai tutte insieme in un punto isolato del mio giardino e l'anno seguente ne raccolsi i semi. Queste nove piante originarie devono quindi considerarsi come la prima generazione della mia razza. La seconda fu seminata nel 1888 e fiorì nel 1889. Essa diede subito il risultato che mi aspettavo. Infatti di 15000 pianticelle germinanti esaminate, 10 presentarono caratteri divergenti. Queste furono ben protette e risultarono appartenere a due tipi nuovi; cinque erano di *lata* e cinque di *nanella*. L'anno dopo fiorirono e manifestarono tutti i caratteri descritti nella precedente lezione. Non si trovarono forme intermedie tra esse ed il tipo generale, né si notò, nelle loro forme progenitrici alcun indizio della loro comparsa. Esse vennero a luce d'un tratto belle e complete senza preparazione e senza gradi di passaggio. Non fu necessaria una serie di generazioni, né selezione, né lotta per l'esistenza. Fu un salto improvviso da un tipo ad un altro, uno sport nel senso più completo della parola. Era la realizzazione completa delle mie speranze, ed una prova immediata della possibilità di osservare direttamente l'origine delle specie e di controllarla direttamente.<sup>11</sup>

Questo passo evidenzia come de Vries si liberi di due dei capisaldi del pensiero darwiniano: le variazioni non sono affatto “lievi”, bensì cambiamenti improvvisi e clamorosi; la selezione naturale non è quell’agente creativo che accumula le lievi

<sup>10</sup> Antony HALLAM, *Great Geological Controversies*, Oxford University Press, Oxford 1983, tr. it. Nevia Ricci Lucchi, *Le grandi dispute della geologia*, Zanichelli, Bologna 1987.

<sup>11</sup> Hugo DE VRIES, *Species and varieties, their origin by mutation*, Chicago Open Court Pub. Co., Chicago 1905, tr. it. Federico Raffaele, *Specie e varietà e loro origine per mutazione*, Remo Sandron, Milano, senza data, pp.527-528.

variazioni favorevoli nel tempo, ma semplicemente un vaglio che determina il successo o l'insuccesso delle nuove specie neoformate. Si capisce come gli storici abbiano poi chiamato questo periodo “eclissi del darwinismo”.<sup>12</sup> Il modello di evoluzione di de Vries ebbe immediata risonanza internazionale, forse perché il pensiero darwiniano era carente di risposte sulle modalità di insorgenza delle variazioni:

La nostra ignoranza delle leggi della variazione è profonda. Neppure in un caso su cento possiamo presumere di conoscere la ragione per cui questa o quella parte differisce, più o meno marcatamente, dalla stessa parte nei progenitori.<sup>13</sup>

Ma c'è dell'altro: de Vries fu uno dei riscopritori delle leggi di Mendel, le leggi dell'ereditarietà scoperte e pubblicate dall' Abate Gregorio Mendel nel 1866, dimenticate dalla comunità scientifica e riscoperte indipendentemente da almeno tre ricercatori nel 1900. Dunque si poteva affermare che le due carenze del modello di evoluzione darwiniano, l'origine delle variazioni e le modalità della loro trasmissione, erano state colmate. Attorno al pensiero di de Vries, soprattutto per merito di William Bateson, fondatore della genetica e primo titolare a Cambridge di una cattedra con quel nome, si costituì un nucleo forte di *mutazionisti*, che si diedero questo nome per affermare con forza la preminenza delle “mutazioni” alla de Vries come meccanismo dell'evoluzione.<sup>14</sup>

Ma, ahimè, i naturalisti “di campo” – quali *non* erano de Vries, Bateson e gli altri mutazionisti – *quelle* mutazioni *non le vedevano*: “...chiunque studi la distinzione delle varietà geografiche in modo preciso e ampio, sorriderà di una concezione secondo cui l'origine delle specie avviene *per saltum*. I naturalisti vedevano ovunque la gradualità, e tutti credevano, almeno in una qualche misura, nella selezione naturale”.<sup>15</sup> I biometristi, dunque, così furono chiamati i naturalisti di campo che esploravano il mondo vivente nella scia di Darwin, imboccarono una strada divergente da quella dei

---

<sup>12</sup> Peter J. BOWLER, *The Eclipse of Darwinism: anti-Darwinian evolutionary theories in the decades around 1900*. Johns Hopkins University Press, Baltimore 1983.

<sup>13</sup> Charles DARWIN, *On the Origin of Species*, Murray, London 1859, tr. it. Giuliano Pancaldi, *L'origine delle specie*, BUR, Milano 2009, p. 183.

<sup>14</sup> Ernst MAYR, *The Growth of Biological Thought*, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge 1982, tr. it. Vari, *Storia del pensiero biologico*, Bollati Boringhieri, Torino 1990.

<sup>15</sup> *Ivi* p. 495.

mutazionisti, che mietevano intanto grandi successi nei diversi laboratori di genetica che nascevano come funghi in diversi Paesi del mondo.

Dunque, la vulgata trionfalistica che viene trasmessa di solito; “Darwin non conosceva i meccanismi dell’insorgere delle variazioni e le loro modalità di trasmissione, poi arrivò la riscoperta delle leggi di Mendel e tutto divenne chiaro” è falsa: la genetica nasce in un ambiente mutazionista, e cioè essenzialmente antidarwiniano. Sarà solo per merito della nascente genetica di popolazione per opera di Fisher, di Sewall Wright e di Haldane, ma soprattutto per l’opera di personaggi di formazione interdisciplinare che si iniziò la lenta strada verso la riconciliazione delle due linee di ricerca. In particolare, spicca la figura di Theodosius Dobzhansky, nato in Russia e formatosi come naturalista e studioso della variabilità sul campo, poi trasferitosi nel 1927 a New York per imparare la genetica della drosofila da T.H. Morgan. Dobzhansky, a sua volta, “insegna” la genetica a Ernst Mayr, un ornitologo di campo con una vastissima esperienza della variabilità degli uccelli. Il lavoro congiunto di quegli specialisti, e di molti altri, permise di capire che le lievi variazioni darwiniane avevano anch’esse una base genetica e potevano essere soggette a selezione. Si formò così, fra la fine degli anni ’30 e gli anni ’50 del ‘900, a opera di scienziati di formazione diversissima, quella che, a partire dal titolo di un famoso libro di Julian Huxley, sarà chiamata la Sintesi Moderna, in pratica l’evoluzionismo che abbiamo imparato sui libri di scuola. Non è facile riassumere in poche parole il nocciolo di una teoria scientifica così complessa, ma si possono, almeno, fissare alcuni punti: le popolazioni contengono variabilità che origina da mutazioni genetiche casuali e da ricombinazione; la struttura genetica delle popolazioni viene modificata, una generazione dopo l’altra, dalla selezione naturale e da fenomeni di campionamento casuale, soprattutto nelle popolazioni di piccola taglia;<sup>16</sup> le variazioni genetiche hanno – di norma – effetti minori sul fenotipo,<sup>17</sup> e dunque gli effetti rilevanti avvengono per il lento accumulo di piccole

---

<sup>16</sup> È abbastanza intuitivo che se un piccolo gruppo di individui si separa da una popolazione numerosa si opera un campionamento che modifica la struttura genetica della popolazione di partenza: sarà infatti estremamente improbabile che il campionamento abbia operato in modo uguale su tutte le varianti presenti. Tale fenomeno prende il nome di deriva genetica.

<sup>17</sup> Per fenotipo si intende l’insieme di tutte le caratteristiche manifestate da un organismo vivente, quindi la sua morfologia, il suo sviluppo, le sue proprietà biochimiche e fisiologiche comprensive del comportamento. Spesso utilizzato in associazione al termine genotipo, dove per genotipo si intende la costituzione genetica di un individuo o di un organismo vivente.

variazioni adattative, guidato dalla selezione naturale, e dunque i cambiamenti fenotipici sono gradualisti; la diversificazione delle forme viventi avviene attraverso la formazione di nuove specie (speciazione), e dunque attraverso la formazione di meccanismi di isolamento riproduttivo; e infine che i meccanismi sottesi alla formazione di nuove specie sono gli stessi che stanno alla base dell'origine delle grandi novità evolutive, ossia quelle che definiscono categorie tassonomiche superiori alla specie.<sup>18</sup>

Si vede bene che alcuni punti dell'evoluzionismo darwiniano vengono recuperati, ma certamente non altri (si pensi, ad esempio, all'ereditarietà dei caratteri acquisiti); questo è l'evoluzionismo come l'abbiamo imparato sui libri di scuola. Ma, come era ampiamente prevedibile, l'accordo sui punti fondanti dell'evoluzionismo moderno – il prevalere di piccoli cambiamenti e della selezione naturale come fattori dell'evoluzione – fu di breve durata, e poco dopo le strade dei diversissimi scienziati che l'avevano costruita (zoologi, botanici, paleontologi, antropologi, citologi, genetisti di popolazione) ricominciarono a divergere. E a partire dagli anni '60 del '900 iniziarono le “eresie”. Eccone alcune:

La teoria neutrale dell'evoluzione molecolare viene formulata da Motoo Kimura nel 1968, quando divennero disponibili le prime sequenze molecolari delle proteine ed egli si rese conto che fra le diverse varianti della medesima molecola (ad es. l'emoglobina) ve ne erano molte prive di significato selettivo, e dunque neutrali o quasi neutrali nei confronti della selezione naturale. Dunque, egli afferma la non-riducibilità della Sintesi Moderna al livello molecolare:

Le condizioni ambientali svolgono sicuramente un ruolo decisivo nel determinare quali fenotipi vengono selezionati; la selezione darwiniana, o positiva, non tiene in gran conto in che modo questi fenotipi siano determinati dai genotipi. Le leggi che governano l'evoluzione molecolare sono chiaramente diverse da quelle che governano l'evoluzione fenotipica. Anche se il principio darwiniano della selezione naturale prevale, a livello fenotipico, nel determinare l'evoluzione, al

---

<sup>18</sup> Questa affermazione non è banale, e ha suscitato parecchi malumori: i sostenitori della Nuova Sintesi, in testa a tutti Ernst Mayr, hanno negato recisamente che esistano dei meccanismi particolari responsabili delle grandi novità evolutive, ma che queste potessero essere spiegate dagli stessi meccanismi che vediamo all'opera quotidianamente fra i viventi a generare la modifica dei caratteri. Cfr. Douglas J. FUTUYMA, *Evolution*, Sinauer Associates, Inc., Sunderland 2009.



livello più basso della struttura interna del materiale genetico, una grande parte dei cambiamenti evolutivi è promossa dalla deriva casuale.<sup>19</sup>

La costruzione della nicchia, un'idea già proposta negli anni '50 da Conrad Hall Waddington, ma ripresa con forza da Richard Lewontin ed altri negli anni '80. Si tratta del processo attraverso il quale gli organismi, con il loro metabolismo, le loro attività e le loro scelte, modificano la loro nicchia ecologica e quella degli altri organismi: un lombrico modifica attivamente il suolo nel quale vive generando un cambiamento di nicchia per gli individui che verranno dopo:

Ad esempio, molti animali fabbricano nidi, scavi, buche, ragnatele e bozzoli; le piante cambiano i livelli di gas atmosferici e modificano i cicli dei nutrienti; i funghi e i batteri decompongono la materia organica; i batteri fissano i nutrienti.<sup>20</sup>

Dunque il meccanismo dell'evoluzione non è riducibile ad un ambiente che cambia e formula domande agli organismi, alle quali questi debbono rispondere, ma esiste una dialettica continua e *bidirezionale* fra organismi e ambiente.

Biologia evoluzionistica dello sviluppo: gli organismi sono generati attraverso un processo di sviluppo complesso e sottoposto a molti diversi fattori, fra i quali la selezione naturale, che non mette alla prova solo gli adulti, ma *tutti* gli stadi dello sviluppo. Gli organismi non sono cioè semplicemente “programmati” dai geni: Il fenotipo è il prodotto del genotipo *più* l'ambiente e le modalità dello sviluppo. La biologia evoluzionistica dello sviluppo (EvoDevo in gergo) parte da una domanda banale: “ogni carattere nuovo viene sottoposto al vaglio della selezione naturale, ma qual è il meccanismo attraverso il quale questo carattere viene generato?”:

La Sintesi Moderna ha illustrato i meccanismi della selezione naturale, ma non è riuscita a fornire una spiegazione adeguata per le origini della variabilità anatomica (*arrival of the fittest*) su cui la selezione naturale agisce (*survival of the fittest*). Per spiegare come e in quali circostanze si vengono

---

<sup>19</sup> Motoo KIMURA, *The neutral theory of molecular evolution*. “Scientific American”, v. 241, anno 1979 p. 94, tr. it. *La teoria neutrale dell'evoluzione molecolare*, “Le Scienze”, n. 137, 1980.

<sup>20</sup> Kevin LALAND, Kim STERENLY, *Perspective: seven reasons (not) to neglect niche construction*, “Evolution”, v. 60, anno 2006, pp. 1751-1762.

a creare fenotipi complessi, la Sintesi Moderna deve essere integrata con una teoria che chiarisca le modalità che permettono l'alterazione del piano corporeo di un organismo.<sup>21</sup>

L' eredità epigenetica è una componente dell'epigenetica, cioè di tutti i processi di cambiamento durante il ciclo vitale di un organismo le cui istruzioni non siano contenute nella sequenza del DNA (ad esempio: due piante con lo stesso corredo genetico, poste in ambienti diversi possono generare fenotipi diversi). Nell'eredità epigenetica una variazione fenotipica che non origina da cambiamenti nelle sequenze di basi del DNA viene trasmessa alle successive generazioni di cellule o di organismi: l'azione dei geni può venire modificata o alterata da molecole che si attaccano al DNA senza modificarne la sequenza. Insomma, nel complesso in questi casi la variazione non è casuale, c'è molto più da ereditare oltre ai geni, e vi sono molte strade per adattare gli organismi all'ambiente. Molti esempi di eredità epigenetica sono stati accumulati negli anni, in particolare da Eva Jablonka (Jablonka, Lamb, 2007), ma se l'eredità epigenetica sembra essere dimostrata in molti casi, non è chiaro quanto a lungo le modifiche all'espressione del DNA indotte dall'ambiente si manifestino anche negli individui delle generazioni successive.

Flessibilità fenotipica: un tipo di sviluppo orientato accade in seguito a un fenomeno ben noto, chiamato plasticità dello sviluppo, ossia il fatto che individui dotati dello stesso corredo genetico possono dare luogo a fenotipi diversi, a volte diversissimi, se si sviluppano in ambienti diversi. In tal caso, un intervento della selezione *successivo* alla produzione di varianti fenotipiche, potrebbe, dato un tempo sufficiente, “fissare” fenotipi diversi generando speciazione: in tali casi il cambiamento genetico segue, piuttosto che precedere, l'evoluzione. È questo il fenomeno dell'assimilazione genetica, noto fin dagli anni '50 del '900 dal pionieristico lavoro di Conrad Hal Waddington.<sup>22</sup>

La simbiosi (“vita comune permanente o duratura di organismi di specie diverse”) è nota fin da metà '800, ma solo in anni relativamente recenti se ne è percepita

---

<sup>21</sup> Scott F. GILBERT, David EPEL. *Ecological Developmental Biology: The Environmental Regulation of Development, Health, and Evolution*. Sinauer ass., Sunderland, anno 2015, tr. it. Gaia Bazzi, Claudio Bandi, Elena Canadelli, Andrea Romano, Diego Rubolini, *Eco-Devo: Ambiente e biologia dello sviluppo*, Piccin, Padova 2018, p. 391.

<sup>22</sup> Conrad Hall WADDINGTON, *Experiments in Acquired Characteristics*. “Scientific American”, v. 189, anno 1953, pp. 92-99.

l'importanza evoluzionistica, soprattutto per l'opera appassionata e pervicace di Linn Margulis. Essa riportò in vita un'idea lungamente dimenticata proposta da alcuni biologi russi negli anni 20 del '900, che ipotizzava l'origine delle cellule "moderne" attraverso ripetuti processi di endosimbiosi (=simbiosi all'interno delle cellule) con microorganismi. L'idea venne riproposta da Margulis corredata da una gran quantità di prove, ma ciononostante venne osteggiata dalla comunità scientifica, come racconta a John Brockman:

Nel 1966, scrissi un articolo sulla simbiogenesi intitolato *L'origine delle cellule che fanno mitosi*, che aveva a che fare con l'origine di tutte le cellule, salvo i batteri. [ ... ] L'articolo fu respinto da circa quindici giornali scientifici.<sup>23</sup>

Da allora le prove a favore dell'endosimbiosi si sono accumulate al punto che oggi l'origine di alcuni organuli cellulari, quali i mitocondri e i cloroplasti tramite endosimbiosi è accettata da tutti i libri di testo.

Di fronte a questi nuovi meccanismi dell'evoluzione, la comunità degli evoluzionisti cominciò a chiedersi se non fosse arrivato il momento di formulare una sintesi dell'evoluzione, che superasse la Nuova Sintesi formulata dai padri dell'evoluzionismo novecentesco. A questo scopo, alcuni ricercatori impegnati su diversi fronti "alternativi" alla tradizione legata alla Sintesi Moderna si incontrarono a porte chiuse ad Altenberg, alle porte di Vienna.<sup>24</sup> Dal lavoro di questo gruppo, da allora definito "i 18 di Altenberg", è uscito un libro<sup>25</sup> nel quale da un lato si passano in rassegna, i "nuovi" meccanismi dell'evoluzione che si sono accumulati negli anni recenti, e si prende atto che essi rendono superata la Sintesi Moderna, ma dall'altro

sosteniamo che alcuni punti fondamentali della Sintesi Moderna possono essere modificati, o addirittura respinti, senza generare crisi fondamentali nella struttura della teoria evoluzionista, proprio come la Sintesi Moderna migliorò, senza respingerlo, il darwinismo e il neodarwinismo<sup>26</sup>

---

<sup>23</sup> John BROCKMAN *The Third Culture*, Simon & Schuster, New York, 1995, tr. it. Luca Carra, *La terza cultura*, Garzanti, Milano 1999.

<sup>24</sup> John WITHFIELD, *Postmodern evolution?*, "Nature", v. 455, anno 2008, pp. 281-284.

<sup>25</sup> Massimo PIGLIUCCI, Gerd B. MÜLLER, *The Extended Evolutionary Synthesis*, The MIT Press, Cambridge 2010.

<sup>26</sup> *Ivi*, p. 11.

Molti tuttavia non assumono questo atteggiamento “tollerante”, e la discussione, di casa fra gli evoluzionisti da sempre, è ripresa con rinnovato vigore. È su questa discussione che si è innestata l’operazione culturale di *Nature*,<sup>27</sup> che ha riunito un gruppo di ricercatori favorevoli alla Sintesi Estesa (SET = Standard Evolutionary Theory) e l’altro contrario (EES = Extended Evolutionary Synthesis). Gli autori dell’articolo sono quindici illustri studiosi dell’evoluzione ai quali *Nature* ha chiesto di esporre le diverse posizioni, che ha presentate su due colonne parallele, accomunandole sotto il titolo: *La teoria evoluzionistica ha bisogno di un ripensamento?* I sostenitori della EES intitolano il loro intervento *Yes, urgently*, sì, urgentemente, e basano la loro posizione sul fatto che la teoria attuale (SET) fa affidamento soltanto sui geni ed è concentrata sui processi che ne alterano le frequenze; al contrario, agenti importanti dell’evoluzione che non possono essere ridotti ai geni devono essere incorporati nella struttura profonda della teoria evoluzionistica darwiniana.

Naturalmente, i fenomeni descritti sono noti anche alla SET, che però li interpreta altrimenti: ad esempio, i fenomeni di sviluppo orientato sono letti come “vincoli” a ciò che la selezione può fare, *ostacoli* all’adattamento. Al contrario l’EES vede i processi di sviluppo come elementi creativi dello sviluppo. L’intervento dei favorevoli alla SET è intitolato *No, all is well*, no va tutto bene. Essi presentano le scoperte successive alla Sintesi Moderna, non come sovvertimento dei suoi fondamenti, ma come sviluppi. Ad esempio, la teoria neutrale dell’evoluzione molecolare sarebbe prevedibile se considerassimo tutto lo spettro dei valori della selezione naturale, dai più negativi ai più positivi. Nella “zona mediana” ci sarà posto pure per valori neutrali della selezione! Passano poi a considerare i quattro temi più sottolineati dai sostenitori della EES: la plasticità fenotipica, la costruzione della nicchia, l’eredità inclusiva e lo sviluppo indirizzato. Naturalmente quei dati sono da essi accettati e considerati, anzi essi affermano di studiare attivamente tali fenomeni, ma di considerarli più espansioni dell’evoluzionismo - visto come una disciplina in crescita continua - che non come eresie in grado di scalzare i fondamenti di una disciplina universalmente accettata grazie all’accumulo ormai irreversibile di prove. I sostenitori della SET aggiungono addirittura altri fenomeni importanti, non considerati a loro dire nella parte dell’articolo scritto dai sostenitori della EES: l’epistasi, il fenomeno che si verifica quando una

---

<sup>27</sup> AA. VV., *Does evolutionary theory need a rethink?*, “Nature”, v. 514, anno 2014, pp. 161-164.

coppia di alleli<sup>28</sup> copre l'espressione fenotipica di un'altra coppia di alleli; la variazione genetica criptica (mutazioni che si manifestano solo in particolari condizioni ambientali); l'estinzione; l'adattamento al cambiamento climatico... ma affermano che ogni evoluzionista avrebbe una lunga lista di fenomeni altrettanto degni di attenzione. E aggiungono “oppure potremmo rimboccarci le maniche, tornare al lavoro, identificare i fondamenti teorici e costruire uno schema solido sulla base di casi empirici.”

L'atteggiamento che la EES deride come gene-centrico – sostengono i fautori della SET – è stato il programma più potentemente predittivo, largamente applicabile, ed empiricamente validato, della teoria evoluzionista. Al contrario, ad esempio, l'importanza della plasticità fenotipica è ben nota, ma, afferma la SET, essa ha comunque una base genetica, e le osservazioni e gli esperimenti di Waddington sulla assimilazione genetica sono stati recentemente reinterpretati come dovuti a selezione a carico delle *heat shock proteins*.<sup>29</sup> Sulle forme di eredità epigenetica essi affermano che non esiste alcun caso provato di un evento evolutivo rilevante che abbia una base solo epigenetica. I quattro fenomeni che i sostenitori della EES pongono alla base della loro critica sono invece da considerarsi come “aggiunte” ai processi fondamentali del cambiamento evolutivo: selezione naturale, deriva genetica, mutazione, ricombinazione e flusso genico. “Anche noi - concludono i sostenitori della SET - vogliamo una sintesi estesa, ma per noi queste parole sono in minuscolo, perché questo è il modo nel quale il nostro campo ha sempre proceduto”.

Lo scopo dell'articolo di *Nature* non era certo quello di arrivare a una conclusione, ma piuttosto di vivificare un dibattito. Una lettura attenta delle due posizioni opposte mette in luce i punti deboli dei due schieramenti:

La “sintesi evoluzionistica estesa” proposta dai riformisti non ha ancora una struttura coerente: è una sommatoria di processi osservati, importanti anche se talora drammatizzati, senza un filo conduttore. L'unico collante che emerge è un'opposizione al riduzionismo genetico, ma combattere lo spauracchio un po' caricaturale del gene-centrismo non basta per varare una nuova

---

<sup>28</sup> Si chiamano alleli le due o più forme alternative dello stesso gene che si trovano nella stessa posizione su ciascun cromosoma.

<sup>29</sup> In sostanza, un'interpretazione possibile degli esperimenti di assimilazione genetica è che lo stress al quale sono sottoposti gli organismi (ad esempio uno shock termico) seleziona particolari varianti genetiche che generano fenotipi che non si manifestano in condizioni normali. Si tratta dunque di un caso di selezione, ancorché non banale.

teoria dell'evoluzione. [...] Nella replica dei conservatori, invece, si percepisce una certa pigrizia teorica, come se bastasse la difesa dell'inclusività della vecchia "Sintesi Moderna" novecentesca per far progredire le conoscenze in campo evoluzionistico: qualsiasi fenomeno evolutivamente rilevante viene in fin dei conti ricondotto a selezione naturale, sessuale e di parentela. Tutto il resto è riconosciuto, d'accordo, ma non è essenziale. Mentre gli sfidanti sono ancora fermi allo stadio di movimento di protesta, senza una reale cornice unificante, il contrappunto dei conservatori è troppo sulla difensiva: un richiamo all'unità e ad evitare inutili divisioni.<sup>30</sup>

È troppo facile concludere che la biologia dell'evoluzione è in uno stato di grande confusione: essa infatti gode di uno statuto particolare rispetto ad altre discipline scientifiche: si tratta infatti di una scienza nella quale la componente storica ha una portata notevole. Nella biologia evoluzionistica non si può studiare un comportamento, una struttura corporea, una molecola dimenticando che ciò che stiamo studiando ha una *storia* dietro alle spalle, mentre se io studio, per esempio, il moto di un corpo o una reazione chimica, o la soluzione di un'equazione, posso non preoccuparmi della componente storica. Una disciplina storica non può essere sottoposta a esperimenti, almeno nel senso convenzionale del termine, a meno di non essere in grado di far camminare all'indietro l'orologio del tempo. Dunque alla biologia dell'evoluzione non possono essere applicate che parzialmente le logiche che guidano l'analisi delle altre scienze, come afferma Ernst Mayr, uno dei padri della Sintesi Moderna, ma anche un attento studioso degli aspetti filosofici della biologia:

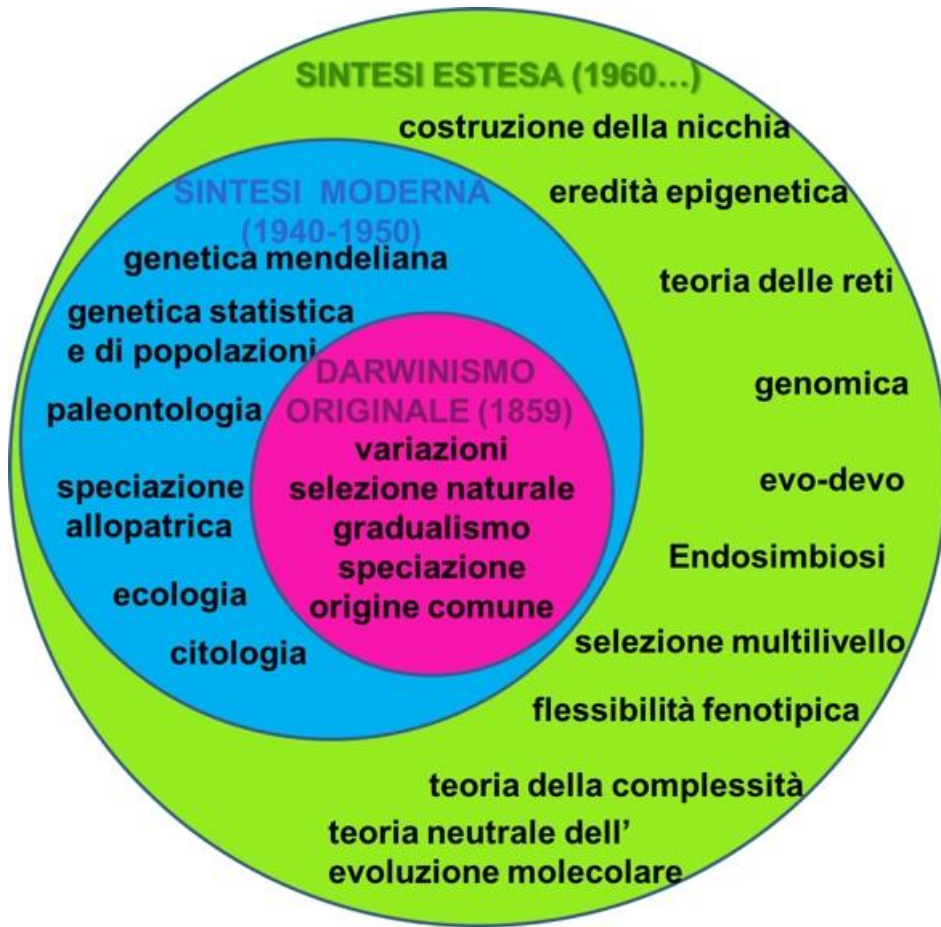
Mi è diventato sempre più chiaro che la cosiddetta filosofia della scienza, dalla scuola di Vienna a Carnap, Hempel, Popper, e addirittura Kuhn, basata sulla logica, la matematica e le scienze fisiche è solo in parte applicabile alla biologia. La biologia è una scienza obiettiva tanto quanto la fisica, ma ne differisce in molti aspetti. Ciò di cui abbiamo bisogno è una filosofia della biologia abbastanza autonoma e la sua costruzione è stato uno dei miei obiettivi negli anni recenti.<sup>31</sup>

La sensazione che si prova è che una "teoria generale dell'evoluzione" sia in fase di costruzione, e forse siamo in un formidabile nuovo periodo "costituente" simile a quello che portò alla Sintesi Moderna. Sarà certo un cammino tortuoso e complesso, e soprattutto uno che deve fare i conti con discipline e formazioni completamente diverse fra loro, che però hanno un obiettivo comune: la ricostruzione della storia della vita sulla Terra.

---

<sup>30</sup> Telmo Pievani, Ripensare la teoria dell'evoluzione?, *Le Scienze*, Febbraio 2015.

<sup>31</sup> Ernst MAYR, *Understanding evolution*. "Trends in Ecology and Evolution", v. 14, anno 1999, p. 372.



## Bibliografia

AA. VV. , *Does evolutionary theory need a rethink?*, “Nature”, v. 514, anno 2014, pp. 161-164.

Nora BARLOW (a cura di). *The autobiography of Charles Darwin 1809-1882. With the original omissions restored*. Collins, London 1958 tr. it Luciana Fratini *Autobiografia (1809-1882)*, Einaudi, Torino 2006.

Peter J. BOWLER, *The Eclipse of Darwinism: anti-Darwinian evolutionary theories in the decades around 1900*. Johns Hopkins University Press, Baltimore 1983.

John BROCKMAN *The Third Culture*, xxx yyy, 1995, tr. it. Luca Carra, *La terza cultura*, Garzanti, Milano 1999.

Charles DARWIN, *On the Origin of Species*, Murray, London 1859, tr. it. Giuliano Pancaldi, *L'origine delle specie*, BUR, Milano 2009.

Charles DARWIN, *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, London 1871, tr. it Michele Lessona, *L'origine dell'uomo e la selezione sessuale*, UTET, Torino 1882.

Charles DARWIN, *Charles Darwin letters. A selection 1825-1859*, Cambridge University Press, Cambridge UK 1996, tr. it. Silvia Stefani, *Lettere 1825-1859*, Raffaello Cortina, Milano 1999.

Benôit DAYRAT, *The Roots of Phylogeny: How Did Haeckel Build His Trees?*, “Systematic Biology “. v. 52, anno 2003, pp. 515–527.

Hugo DE VRIES, *Species and varieties, their origin by mutation*, Chicago Open Court Pub. Co, Chicago 1905, tr. it. Federico Raffaele, *Specie e varietà e loro origine per mutazione*, Remo Sandron, Milano senza data.

Sigmund Freud, *Vorlesungen zur Einfuehrung in die Psychoanalyse*, Hugo Heller, Leipzig 1916-1917, tr. it. Marilisa Tonin Dogana ed Ermanno Sagittario, *Introduzione alla psicanalisi: prima e seconda serie di lezioni*, Bollati-Boringhieri, Torino 1992.

Douglas J. FUTUYMA, *Evolution*, Sinauer Associates, Inc., Sunderland 2009.



Scott F. GILBERT, David EPEL. *Ecological Developmental Biology: The Environmental Regulation of Development, Health, and Evolution*. Sinauer ass., Sunderland, Mass., USA 2015, tr. it. Gaia Bazzi, Claudio Bandi, Elena Canadelli, Andrea Romano, Diego Rubolini, *Eco-Devo: Ambiente e biologia dello sviluppo*, Piccin, Padova 2018.

Ernst HAECKEL, *Natürliche schöpfungsgeschichte : Gemeinverständliche wissenschaftliche vorträge über die entwickelungslehre im allgemeinen und diejenige von Darwin, Goethe und Lamarck im besonderen*, George Reimer, Berlin 1889, tr. it. Daniele Rosa, *Storia della creazione naturale*, UTET, Torino 1892.

Antony HALLAM, *Great Geological Controversies*, Oxford University Press, Oxford 1983, tr. it. Nevia Ricci Lucchi, *Le grandi dispute della geologia*, Zanichelli, Bologna 1987.

Julian HUXLEY, *Evolution: The Modern Synthesis*, George Allen & Unwin Ltd, London 1945, tr. it. *Evoluzione: la sintesi moderna*, Ubaldini, Roma 1966.

Eva JABLONKA, Marion LAMB, *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral and Symbolic Variation in the History of Life*. Bradford Books/The MIT Press, Harvard, Mass. USA 2005, tr. it. Nicoletta Colombi, *L'evoluzione in quattro dimensioni: Variazione genetica, epigenetica, comportamentale e simbolica nella storia della vita*. UTET, Torino 2007.

Motoo KIMURA, *Evolutionary rate at the molecular level*, "Nature", v. 217, anno 1968, pp. 624-628.

Motoo KIMURA, *The neutral theory of molecular evolution*. "Scientific American", v. 241, anno 1979 p. 94, tr. it. La teoria neutrale dell'evoluzione molecolare, "Le Scienze", n. 137, 1980.

Kevin LALAND, Kim STERENLY, *Perspective: seven reasons (not) to neglect niche construction*, "Evolution", v. 60, anno 2006, pp. 1751-1762.

Ernst MAYR, *The Growth of Biological Thought*, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. USA 1982, tr. it. Vari, *Storia del pensiero biologico*, Bollati Boringhieri, Torino 1990.

Ernst MAYR, *Understanding evolution*. “Trends in Ecology and Evolution”, v. 14, anno 1999, p. 372.

Telmo PIEVANI, *Ripensare la teoria dell'evoluzione?*, “Le Scienze”, Febbraio 2015.

Massimo PIGLIUCCI, Gerd B. MÜLLER, *The Extended Evolutionary Synthesis*, The MIT Press, Cambridge, Mass. USA 2010.

Conrad Hall WADDINGTON, *Experiments in Acquired Characteristics*. “Scientific American”, v. 189, anno 1953, pp. 92-99, tr. it. M. Ferraguti, *Esperimenti sui caratteri acquisiti*, “Le Scienze Quaderni”, n. 37, 1987, p. 82-87.

August WEISMANN, *The evolution theory*, Edward Arnold, London 1904.

John WITHFIELD, *Postmodern evolution?*. “Nature”, v. 455, anno 2008, pp. 281-284.