

COME RIPENSARE LA TEORIA EVOLUZIONISTICA*

Una pluralità di *pattern*[†] evolutivi

Telmo Pievani

Per decenni il tema ha suscitato dibattiti accesi e spesso fuorvianti. Ora stupisce non poco che, per la prima volta, esso venga affrontato sulla rivista scientifica con il più alto *impact factor* in assoluto. Nell'ottobre del 2014, la pagina dei Commenti sulla rivista *Nature* si intitolava così: «La teoria evoluzionistica va ripensata?». La notizia dell'ultima ora era questa: «I ricercatori non concordano su quali siano i processi che dovrebbero essere considerati fondamentali al fine di spiegare l'evoluzione¹. Musica per le orecchie di chi, erroneamente e vanamente, crede che le divisioni nell'ambito scientifico siano un segno di debolezza. Sotto al titolo, separate chiaramente in due colonne opposte, figurano a sinistra gli argomenti degli accusatori (a dire dei quali occorre davvero riformare al più presto la teoria evoluzionistica neodarwiniana) e a destra gli argomenti dei difensori (i quali affermano che la teoria evoluzionistica neodarwiniana vada già benissimo così com'è). Sembra quasi un *talk-show* televisivo, se non fosse che non lo è. In fondo alle due colonne vi sono le firme di insigni biologi evoluzionisti, che dirigono alcuni dei laboratori più importanti del mondo. L'impegnativa eredità di Charles R. Darwin ha proiettato la sua ombra per un secolo e mezzo, così i suoi detrattori, numerosi e di ogni età, non vedono l'ora di congedarla; ma è davvero arrivato il momento di farlo?

1. La sfida dei riformisti

Gli autori della colonna sulla sinistra, che chiameremo «riformisti» sulla scorta di una metafora politica, sono coordinati dall'etologo Kevin Laland (Saint Andrews University), con il contributo, tra gli altri, anche di Tobias Uller, zoologo di Oxford, del biologo Armin Moczek (Indiana University), e del filosofo della biologia Kim Sterelny: questo gruppo sostiene che ci sia bisogno di una «sintesi evoluzionistica estesa», cioè di una teoria che non miri a spiegare l'evoluzione esclusivamente mediante geni e selezione². In realtà, negli ultimi vent'anni, svariate ricerche hanno mostrato a più riprese che non tutto il processo evolutivo funziona per geni e selezione; vale a dire che la plasticità fenotipica e dello sviluppo (ossia morfologie e comportamenti che variano sotto circostanze ambientali mutevoli, senza modificazioni genetiche) è una strategia adattativa potente e diffusa, in grado persino di causare una diversificazione delle specie. Alcuni di questi cambiamenti nell'espressione e regolazione dei geni, cambiamenti indotti dall'ambiente e dalle esperienze, senza alterazioni del DNA (dunque alterazioni epigenetiche), potrebbero poi stabilizzarsi mediante la selezione e di-

* Traduzione italiana, a cura di Eleonora Buono, dell'articolo di T. Pievani, *How to Rethink Evolutionary Theory: A Plurality of Evolutionary Patterns*, «Evolutionary Biology», 43, 2016, pp. 446-455. Oltre alla traduttrice, l'autore desidera ringraziare anche Andra Meneganzin per il lavoro di revisione finale al testo.

[†] Il termine *pattern*, centrale nel testo, risulta di difficile traduzione in italiano. Si è preferito, di conseguenza, mantenere la parola inglese [n.d.t.].

¹ K. Laland, G. A. Wray, H. E. Hoekstra et al., *Does Evolutionary Theory Need a Rethink?*, in «Nature», 514, 2014, pp. 161-164.

² M. Pigliucci, G. B. Müller (a cura di), *Evolution: The Extended Synthesis*, MIT Press, Boston 2010.

ventare trasmissibili per alcuni generazioni. In casi simili, che vengono osservati principalmente nelle piante ma recentemente anche negli animali, sembra che vengano prima i tratti morfologici plastici e successivamente il cambiamento del corredo genetico ereditabile da una generazione all'altra (attraverso *tag* epigenetici), e non viceversa, secondo quanto affermato dalla teoria standard (dove viene prima la mutazione genetica spontanea e poi qualsivoglia effetto fenotipico).

La variazione genetica stessa non sembra essere completamente casuale: vincoli di sviluppo influenzano la variazione, e l'evoluzione ha plasmato i processi di sviluppo nelle sue transizioni più importanti. Il materiale sul quale agiscono i processi selettivi non è soltanto dato da piccole, continue e spontanee mutazioni genetiche. La selezione deve piuttosto giungere di volta in volta a dei compromessi con i vincoli interni e i canali di sviluppo, che non hanno sempre un potere negativo e limitante, ma possono orientare positivamente l'evoluzione, generando innovazioni cruciali (riguardo a queste idee si nota la mano del co-autore Gerd B. Müller, uno dei maggiori esponenti della biologia evolutiva dello sviluppo, o Evo-Devo*). I processi mediante i quali gli organismi crescono e si sviluppano sono cause attive dell'evoluzione e della speciazione. In altre parole, lo sviluppo guida le forme viventi sui binari di percorsi privilegiati.

Gli organismi non sono entità passive, che la selezione può modellare a suo piacimento. Le attività comportamentali e metaboliche della popolazione biologica (costruire un termitaio, una diga sul fiume, o perseguire un avanzamento culturale e tecnologico) cambiano le nicchie ecologiche, che influenzano così le risorse ambientali e le pressioni selettive, le quali a loro volta retroagiscono sugli organismi stessi. Tale processo produce un fenomeno ricorsivo, detto 'costruzione di nicchia', che secondo i riformisti è essenziale per l'evoluzione (tra questi co-autori dobbiamo includere John Odling-Smee, Marc Feldman, insieme ai quali Laland ha proposto questo modello nel 2003³). Gli organismi mutano attivamente il proprio ambiente e gli ambienti modificano selettivamente gli organismi. Ciò significa che l'organismo è un attore attivo che co-dirige la sua stessa evoluzione, modificando sistematicamente gli ambienti e influenzando così il quadro delle pressioni selettive. Se così fosse, allora ogni popolazione biologica erediterebbe dalla generazione precedente non soltanto un pacchetto di geni, ma anche una nicchia ecologica modificata. L'ereditarietà è dunque inclusiva e multipla: genetica, epigenetica, ecologica e culturale (qui troviamo il contributo di un'altra co-autrice, Eva Jablonka⁴).

Se l'approccio di Laland e dei suoi colleghi è fortemente centrato sull'organismo in quanto fulcro del cambiamento evolutivo, le visioni dei loro oppositori sono bollate in maniera polemica come «genocentriche» ed eccessivamente ristrette. Agli occhi di quella che loro chiamano «la teoria standard», perché un processo sia realmente evolutivo si deve dare una correlazione tra geni e trasmissione, trattandosi altrimenti di un processo marginale. Ma i geni

³ J. Odling-Smee, K. Laland, M. W. Feldman, *Niche Construction*, Princeton University Press, Princeton 2003.

* Evo-Devo deriva dall'espressione inglese *Evolutionary Developmental Biology* (n.d.t.).

⁴ Si veda E. Jablonka, M. J. Lamb, *Evolution in Four Dimensions*, MIT Press, Cambridge 2005 (trad.it. *L'evoluzione in Quattro dimensioni: variazione genetica, epigenetica, simbolica e comportamentale nella storia della vita*, UTET, Torino 2007).

selezionati e gli adattamenti correlati non rappresentano l'intera storia. Costoro sostengono che la teoria debba aprirsi a un'idea di evoluzione più pluralistica, senza che per questo debba disinteressarsi dei processi chiave. Secondo i riformisti, i fenomeni evolutivi chiave che fino ad ora sono stati trascurati (plasticità fenotipica, costruzione di nicchia, percorsi di sviluppo) *hanno un impatto teorico potenzialmente dirompente, poiché non sono solo risultati, ma anche cause dell'evoluzione, e potrebbero cambiare i modelli, le previsioni e la stessa logica esplicativa della teoria evolutivista attuale*. Riassumendo, i processi di sviluppo influenzano la generazione della variazione, l'ambiente modella direttamente i tratti degli organismi, gli organismi modificano l'ambiente e trasmettono da una generazione all'altra più dei soli geni. Naturalmente non si può biasimare Darwin se questi non aveva nozione dell'esistenza dei geni, e nonostante ciò egli ha descritto un processo fondamentale come quello della selezione naturale; ma adesso è tempo di guardare avanti. Abbiamo bisogno di una teoria dell'evoluzione nuova ed estesa.

2. La reazione dei conservatori

Sul lato destro della pagina, la risposta dei «conservatori»⁵, coordinati dal biologo Gregory A. Wray (Duke University), dallo zoologo Hopi E. Hoekstra (Museo della Zoologia Comparativa di Harvard), con il contributo di altri eminenti evolutivisti come Douglas J. Futuyma (Stony Brook University) e Richard E. Lenski (Michigan State University), sembra riflettere il classico schema di risposta alle maggiori novità nella storia della scienza: non può essere vero (prima fase); anche se fosse vero, sarebbe una questione marginale (seconda fase); è vero, è importante, ma l'avevo già detto io (terza fase).

La prima fase della reazione è caratterizzata da un contrappunto esplicito: non è vero che l'approccio centrato sui geni è statico e monolitico, poiché, se guardiamo alla letteratura scientifica, è ancora quest'ultimo che produce più spiegazioni, previsioni e modelli potenti, come ha fatto per decenni grazie al rigore del suo metodo quantitativo. La base genetica di innumerevoli adattamenti è stata documentata in ogni minimo dettaglio, dai batteri agli umani. La plasticità fenotipica e le variazioni epigenetiche sono state studiate per un lungo tempo e hanno ancora una base genetica, che si è evoluta in maniera differente da specie a specie. Comunque, alla fine siamo sempre lì: ai cambiamenti nel materiale ereditario corrispondono dei cambiamenti nel DNA.

Per spiegare la risposta dei conservatori prendiamo il caso già menzionato dell'assimilazione genetica, un modello formulato dall'eminente biologo dello sviluppo Conrad Waddington nel 1959: alcune variazioni plastiche nel fenotipo dei moscerini della frutta, sottoposti a stress da calore, diventano ereditarie qualora lo stress ambientale persista⁶. Torniamo a Lamarck? Non proprio. Per quanto concerne la sua presunta drosophila lamarckiana, Waddington aveva già cercato una spiegazione coerente con la teoria di Darwin (un'assimilazione genetica in presenza di una variazione criptica precedente, anche se mai veramente supportata da evidenze empiriche). Secondo degli esperimenti molto recenti, questo strano fenomeno si produrrebbe in quanto le proteine dello stress

⁵ Cfr. a questo proposito K. Laland., G. A. Wray, H. E. Hoekstra et al., *op. cit.*

⁶ C. H. Waddington, *Canalization of Development and Genetic Assimilation of Acquired Characters*, in «Nature», 183, 1959, pp.654–655.

da calore attivano i trasposoni, elementi mobili nel genoma che tendono a generare dappertutto varie mutazioni casuali, incluse quelle corrispondenti al fenotipo indotto dallo stress ambientale⁷. Il risultato è che sia le varianti fenotipiche indotte dall'ambiente sia le variazioni ereditarie prodotte da mutazioni genetiche causali sono co-selezionate nella situazione di stress. Dopotutto si tratta di un meccanismo darwiniano, noto come «effetto Baldwin», o selezione organica, che adesso trova finalmente un'esemplificazione sul piano molecolare. Secondo la teoria tradizionale dell'evoluzione si tratta di un fenomeno empirico reale, benché forse raro (le modificazioni epigenetiche indotte dall'ambiente si possono ereditare da una generazione all'altra in circostanze particolari); fenomeno la cui spiegazione tuttavia non implica alcuna rivoluzione o sovversione teoretica.

Durante la seconda fase della reazione conservatrice, quelle scoperte che erano erroneamente considerate come novità dirompenti, vengono accettate come del tutto normali. Non dovremmo sorprenderci se un ampio numero di mutazioni genetiche sono neutre dal punto di vista della selezione: nel novero di tutti gli effetti delle variazioni statistiche, tra la più deleteria e la più vantaggiosa troviamo la maggior parte dei cambiamenti, che hanno un effetto minimo o non ne hanno alcuno. I vincoli di sviluppo sono fattori reali e importanti, ma, come dice il termine stesso, sono «vincoli»: impongono una restrizione alla variazione dei tratti e alle forme possibili, influenzando così l'operato della selezione, ma non costituiscono un'alternativa alla spiegazione degli adattamenti. I cambiamenti importanti che sono accaduti in passato nel sistema di sviluppo degli animali, così come la maggiore o minore plasticità e evolvibilità di una specie, hanno comunque avuto un valore adattivo, selezionato attraverso cambiamenti genetici ereditabili. Altrimenti non ci sarebbero. In poche parole, quando si considerano delle imperfezioni o ridondanze nella natura, prima o poi bisogna passare sotto le forche caudine della selezione naturale. Per l'approccio conservatore, l'*explanandum* principale nella biologia evolutivista è l'adattamento con la sua base genetica.

Nel terzo stadio della reazione si arriva infine a riconoscere pienamente i fenomeni importanti indicati dai riformisti: plasticità fenotipica, ereditarietà inclusiva, costruzione di nicchia e canalizzazioni dello sviluppo sono processi reali, supportati da dati ora incontrovertibili. «Li studiamo noi stessi», affermano loro, provando a incorporare queste novità. Tuttavia, ed è questa il motivo centrale della divergenza tra i due approcci all'attuale teoria dell'evoluzione, questi avanzamenti della ricerca (insieme ad altri ugualmente rilevanti, aggiunti dai conservatori e dimenticati dai riformisti, come: l'epistasi, la variazione genetica criptica, l'estinzione, l'adattamento al cambiamento climatico, l'evoluzione del comportamento) dovrebbero essere *intesi alla stregua di espansioni coerenti con il programma di ricerca evolutivista standard neo-darwiniano, e non come sovversioni radicali delle sue fondamenta teoriche*. Il concetto di costruzione di nicchia era già presente nell'ultimo libro di Darwin sui lombrichi. La plasticità fenotipica è stata per decenni un pilastro in tutti i manuali. I fattori chiave a cui si appellano i riformisti, e che a loro dire sono stati trascurati, sono aggiunte rilevanti ma non essenziali; aggiunte che aumentano il potere esplicativo della teoria evolutivista, ma

⁷ L. Piacentini, L. Fanti, V. Specchia, M. P. Bozzetti, M. Berloco, G. Palombo, S. Pimpinelli, *Transposons, Environmental Changes, and Heritable Induced Phenotypic Variability*, in «Chromosoma», 123, 2014, pp. 345–354.

che preservano fermamente il nocciolo duro composto dalla variazione genetica e dai processi selettivi (precisamente: la selezione naturale, la deriva genetica, la mutazione, la ricombinazione e il flusso genico).

In ultima analisi, la teoria evoluzionistica standard va bene perché è sempre stata in grado di incorporare innovazioni ed estensioni da ambiti differenti, provando progressivamente «il loro valore nell'ambito della teoria rigorosa, dei risultati empirici e della discussione critica». Il criterio per misurare l'impatto di ogni «aggiunta» alla teoria è chiaro e meramente empirico: ogni novità deve produrre un solido registro di casi empirici. Possiamo dunque arguire che i difensori di questa visione rigetterebbero l'etichetta di «conservatori» (in aggiunta agli studiosi menzionati sopra, il gruppo include la genetista Trudy FC Mackay, North Carolina State University, l'ecologo Dolph Schluster, University of British Columbia, e la biologa Joan Strassmann, Washington University, Saint Louis). La ragione è che la teoria attuale «si aggiusta alle evidenze empiriche attraverso una sintesi senza posa». La teoria evoluzionistica sta crescendo rapidamente dal punto di vista della sua portata, ma sempre sotto il segno della variazione e della selezione. E infine un appello al padre fondatore è dovuto: «pensiamo che Darwin approverebbe».

3. Limiti e opportunità di una disputa

Questo duello combattuto in nome di Darwin, ci si può chiedere, è una tempesta in un salottino di accademici o una battaglia per la vera anima della disciplina? Considerando quanto sta accadendo in questo campo e la crescente letteratura a supporto dei fattori da loro messi in evidenza, i riformisti hanno chiaramente ragione. Ciononostante, la cosiddetta «sintesi evoluzionistica estesa» proposta dai riformisti non ha ancora una struttura coerente: sembra ancora una sommatoria di processi osservati, molto frequenti anche se talvolta oggetto di esagerazione, senza un filo comune dal punto di vista teorico. L'unico collante che emerge chiaramente è l'opposizione al riduzionismo genetico, ma la lotta contro il fantoccio del gene-centrismo e l'attenzione puntata sugli organismi non sembra esser sufficiente per lanciare una nuova teoria coerente dell'evoluzionismo. Avanziamo una proposta di struttura provvisoria per questa estensione teorica nella sezione denominata «Un esempio di unificazione della biologia evoluzionistica: la teoria gerarchica».

Ad oggi la sintesi estesa sembra una collezione di linee di ricerca fruttuose. Alcune affermazioni vengono sostenute in maniera insoddisfacente: per esempio, non spiegano chiaramente com'è possibile che i loro vincoli di sviluppo «creativi» possano generare persino degli «adattamenti» reali e anche in che modo delle modificazioni epigenetiche ereditate possano condurre ad adattamenti. Perché le strade specifiche, aperte dai processi di sviluppo, dovrebbero essere direttamente adattative per gli organismi? Inoltre, dei fattori e dei processi macroevolutivi non si dice quasi nulla (in una sorta di peculiare «riduzionismo organismico»). Per di più, sembra ingiusto accusare gli «evoluzionisti convenzionali» di arroccarsi nelle loro posizioni per proteggere le zone di finanziamento dagli invasori, per la paura che ogni critica contro la teoria neodarwiniana possa essere manipolata dai fanatici dell'*Intelligent Design*.

Nella risposta conservatrice, tuttavia, si avverte una certa pigrizia teoretica, come se fosse già abbastanza rafforzare l'inclusività della vecchia «Sintesi

Moderna» del ventesimo secolo per far avanzare la conoscenza nel campo della biologia evoluzionistica: ogni fenomeno evolutivo rilevante deve essere in fin dei conti inserito nelle dinamiche della genetica di popolazione, della selezione naturale, della selezione sessuale, e nella selezione parentale. Tutto il resto può essere riconosciuto, ma non come essenziale. Il contrattacco dei conservatori è rigidamente impostato sulla difensiva: un appello all'unità nella tradizione, evitando divisioni inutili. Le loro lezioni sulla metodologia sono un po' stucchevoli: all'inizio e alla fine della loro colonna in *Nature* ingiungono che tutti dovrebbero pazientemente accumulare delle evidenze, come ha fatto Darwin per tutta la sua vita, prima di pensare di possedere una vera novità scientifica (come se gli esempi dei riformisti fossero soltanto delle speculazioni infondate, senza contare che essi stessi hanno ammesso il contrario un attimo prima). Gli argomenti del tipo «lo abbiamo già detto» e «Darwin lo aveva già detto» non sono conclusivi: possiamo sempre trovare qualcuno che ha anticipato una specifica intuizione, ma poi quest'idea deve essere formalizzata e soppesata quanto al suo impatto teorico. Se gli scienziati hanno in seguito perso quell'idea, probabilmente è perché non hanno capito la reale importanza dell'intuizione, in quanto partivano da una teoria troppo ristretta.

La messa in scena di due «scuole di pensiero» da parte di *Nature* potrebbe suggerire che la comunità scientifica sia realmente divisa a metà, tra riformisti e conservatori, ma non è così. Ogni parte ha molte sfaccettature al suo interno, e al di fuori di essa ci sono sempre i dissidenti, che offrono delle teorie dell'evoluzione eterodosse come alternativa. Per esempio, alcuni eminenti genetisti, come Masatoshi Nei, stanno riscoprendo il vecchio «mutazionismo» di inizio secolo scorso, affermando che l'evoluzione è primariamente guidata da mutazioni genetiche e cambiamenti nel DNA, mentre invece la selezione naturale rivestirebbe un ruolo marginale. Nel suo volume *Mutation-Driven Evolution*⁸, il teorizzatore della «distanza genetica» standard e uno dei padri della biologia evoluzionistica molecolare sostiene che i cambiamenti del DNA e i vincoli molecolari stabiliscono direttamente le innovazioni evolutive, omettendo l'ecologia e qualunque altra cosa accada al di fuori del genoma.

Ciò implica non soltanto che le mutazioni neutrali (quelle senza alcun effetto sull'abilità di sopravvivere e riprodursi) siano dominanti nel gene e nei polimorfismi proteici (secondo la teoria neutrale dell'evoluzione molecolare proposta nel 1969 da Motoo Kimura, uno dei mentori di Nei⁹), ma anche che le mutazioni sono viste come le fonti delle innovazioni evolutive e dei tratti genomici su larga scala dal punto di vista effettivo e causale. Sono le cause non selettive dell'isolamento riproduttivo, della sterilità ibrida e della speciazione, e il primo motore del cambiamento. L'ultimo libro di Nei non è stato universalmente accettato dagli evoluzionisti contemporanei, in quanto vi è un consenso generale sul fatto che le mutazioni e i processi selettivi siano due facce della stessa moneta, avendo entrambi una rilevanza causale ed essendo strettamente connessi nella spiegazione dei fenomeni micro e macroevolutivi. Nei ha suscitato una reazione negativa anche con la sua affermazione secondo la quale le

⁸ M. Nei, *Mutation-Driven Evolution*, Oxford University Press, Oxford 2013.

⁹ M. Kimura, *The Neutral Theory of Molecular Evolution*, Cambridge University Press, Cambridge 1983.

spiegazioni darwiniane sono attualmente considerate «un dogma»¹⁰. Sempre e di nuovo, l'ombra di Darwin si estende ancora su di noi. Tuttavia, fintantoché guardiamo all'evoluzione da una prospettiva troppo limitata (quella sulla quale lo studioso ha lavorato infaticabilmente per tutta la sua carriera: le molecole pure, nel caso di Nei), i processi evolutivi interconnessi su più livelli resteranno incomprensibili e sotto il cielo della biologia evoluzionistica non ci sarà che confusione teorica.

Proveremo qui a fare un po' di ordine epistemologico in questi interessanti dibattiti. La disputa in *Nature* mostra che la comunità degli evoluzionisti mantiene un atteggiamento autocritico: fino a che ci sarà una discussione così aperta e sincera, la scienza prospererà e genererà nuove domande. L'interconnessione tra le variazioni ereditarie (genetiche ed epigenetiche) e i processi selettivi è un fatto tanto corroborato da andare al di là di ogni dubbio in ogni area delle discipline evoluzionistiche. Riformisti e conservatori, nei loro laboratori quanto sul campo, in realtà stanno studiando le pressioni selettive. In questo senso, siamo tutti darwiniani (senza prefissi ambigui come 'neo' e 'post'). Piuttosto, abbiamo un «nucleo» comune e *l'oggetto del contendere è il modo in cui aggiornare ed estendere questo nucleo centrale dell'eredità darwiniana*.

Nell'affrontare questo ingente compito non sembra abbastanza enumerare dei nuovi processi e descriverli nei dettagli oppure, dall'altro lato, nascondersi dietro a un «va tutto bene» che risulta fuori luogo. Dovremmo capire quali *pattern di spiegazione evolutiva* facciano adesso parte del nucleo e dell'attuale programma di ricerca evolutiva (sorgenti multiple della variazione, vari generi di processi selettivi, deriva genetica e altri esempi non selettivi di variazione, flussi genetici e fattori macroevolutivi, etc.) e quali invece facciano parte della cintura protettiva composta di problemi aperti e non essenziali, ridefinizioni, integrazioni (per esempio, in quali casi la speciazione accade gradualmente o in modo punteggiato; a quale livello agisce: geni, organismi, gruppi)¹¹. In questo appassionante campo di ricerca pura, che spazia dalle molecole ai fossili, il fermento intellettuale non scema mai. La futura teoria dell'evoluzione è già in costruzione, ma non vediamo ancora la sua struttura architettonica. La nozione di '*pattern*' potrebbe giocare un ruolo in questo sforzo teorico?

4. Come si sta evolvendo la teoria dell'evoluzione

La teoria standard dell'evoluzione è un "paradigma"? Se così fosse, in realtà non riscontriamo nel nostro campo un'accumulazione di anomalie serie e di irrigidimenti dogmatici che dovrebbero prevedere una crisi paradigmatica. Tipico di questo ambito di studi è, in maniera piuttosto differente, il fatto che i nuovi problemi e le apparenti eccezioni possono essere risolti e compresi principalmente attraverso spiegazioni integrative, differenti modulazioni dell'ambito di applicazione empirica di *pattern* già stabiliti, calcoli quantitativi nuovi della frequenza relativa di un *pattern* in relazione a un altro. Ciò significa che le dinamiche di crescita e di evoluzione della teoria sono basate su processi

¹⁰ Si veda il seguente link: <http://discovermagazine.com/2014/march/12-mutation-not-natural-selection-drives-evolution>.

¹¹ Il riferimento è a I. Lakatos, *The Methodology of Scientific Research Programmes*, in *Philosophical papers*, Vol. I, Cambridge University Press, Cambridge 1978 (tr. it. *La metodologia dei programmi di ricerca scientifici*, Il Saggiatore, Milano 2001).

di estensione teorica e ampliamenti empirici di un novero flessibile di spiegazioni, che sono già affermate ma hanno costantemente bisogno di aggiustamenti e integrazioni¹². È qualcosa di completamente diverso da una svolta «rivoluzionaria». Si tratta piuttosto dell'evoluzione di un articolato «programma di ricerca»¹³.

Prendiamo il caso di un dibattito famoso che è intercorso tra presunti «darwinisti» ortodossi (in questo caso, gradualisti e riduzionisti genetici) e supposti innovatori radicali. La biologia evolutiva è una disciplina scientifica storica, e la speciazione è un processo macroevolutivo cruciale. Nel caso della teoria degli Equilibri Punteggiati¹⁴, dopo decenni di dibattiti sui meccanismi di speciazione si è arrivati a concordare sulla necessità di prendere in considerazione molteplici processi e modalità di nascita delle nuove specie (con un ritmo punteggiato in alcune circostanze ecologiche e graduale in altre), una molteplicità di possibili tassi di speciazione, e molteplici livelli di cambiamento (da un punto di vista ecologico e genealogico)¹⁵. Così attualmente il principale atteggiamento metodologico consiste in un calcolo delle frequenze relative di *un pattern di speciazione (puntuazionismo) in riferimento a un altro (gradualismo e trends)*, usando per esempio delle meta-analisi sulle filogenesi molecolari e integrate¹⁶. Un'alternativa radicale tra due modelli incompatibili non è più possibile.

Siamo di fronte a un equilibrio tra punti di rottura di atteggiamenti metodologici passati nel quadro della Sintesi Moderna (come il gradualismo filetico universale) e punti di continuità teorica. Nel caso degli Equilibri Punteggiati i punti di rottura sono:

- le punteggiature non sono dovute a imperfezioni nel record geologico;
- la speciazione non è soltanto anagenetica, ma è di frequente cladogenetica;
- la speciazione è il motore di maggiori cambiamenti morfologici episodici;
- la stasi morfologica apparente è diffusa nelle storie naturali.

I punti di continuità con la Sintesi Moderna sono:

- i processi evolutivi in azione durante la speciazione sono ancora darwiniani;
- i trend gradualisti non sono esclusi (pluralità di percorsi);
- soprattutto, la punteggiatura e la stasi si collocano al livello della scala geologica della vita delle specie, cosicché non entrano in conflitto con i meccanismi normali del cambiamento al livello delle popolazioni di organismi¹⁷.

¹² Cfr. T. Pievani, *An Evolving Research Programme: The Structure of Evolutionary Theory from a Lakatosian Perspective*, in A. Fasolo (a cura di), *The Theory of Evolution and Its Impact*, pp. 211–228, Springer, New York 2012.

¹³ Cfr. I. Lakatos, *op. cit.*

¹⁴ Si veda N. Eldredge, S. J. Gould, *Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism*, in T. J. M. Schopf (a cura di), *Models in Paleobiology*, San Francisco, Freeman 1972, pp. 82–115.

¹⁵ Si veda J. A. Coyne, A. Orr, *Speciation*, Sinauer Associates, Sunderland 2004.

¹⁶ Cfr. M. Pagel, C. Venditti, A. Meade, *Large Punctuational Contribution of Speciation to Evolutionary Divergence at the Molecular Level*, in «Science», 314, 2006, pp. 119–121.

¹⁷ Cfr. S. J. Gould, *The Structure of Evolutionary Theory*, Harvard University Press, Cambridge 2002 (tr. it. *La struttura della teoria dell'evoluzione*, Codice Edizioni, Torino 2003).

Vediamo con chiarezza il passaggio da un *pattern* esclusivo (gradualismo filetico) a una *pluralità di patterns* circa i tassi di speciazione.

Dal punto di vista teorico una nuova sfida (come quella della teoria degli Equilibri Punteggiati, con le sue fasi «rivoluzionarie» iniziali contro la Sintesi Moderna, pensando solo successivamente al suo impatto teorico reale sulla paleontologia e al suo ruolo nell'ambito della paleobiologia¹⁸) non è necessariamente un epifenomeno marginale che circonda un paradigma monolitico, né si tratta al contrario necessariamente di una crisi radicale del suo nucleo. Potrebbe invece essere sinonimo di una profonda estensione e revisione della sua struttura, rimanendo in ogni caso compatibile con le altre componenti e *pattern* che la contraddistinguono¹⁹. Il risultato è una struttura della teoria dell'evoluzione, intesa come un programma di ricerca complesso, articolato in una cornice più pluralistica, più realistico nei suoi assunti sulle evidenze disponibili al momento, con delle revisioni di concetti che erano precedentemente troppo restrittivi (per quanto concerne l'«universalità» di alcuni modelli).

Nel corso di un'altra sfida che la Sintesi Moderna ha dovuto affrontare è emerso un simile processo di assimilazione di nuove evidenze con una conciliazione teorica interna e coerente: il neutralismo²⁰ e il neutralismo debole contemporaneo. Nel quadro di una «sintesi» rinnovata, si sono accolti i dati a supporto di un enorme numero di variazioni e di sequenze all'interno del genoma senza origine adattativa e selettiva, al prezzo di una robusta integrazione quantitativa e matematica nei modelli. I *pattern* neutralistici basati su deriva e meccanismi strutturali interni mostrano che la selezione naturale non è l'unico fattore del cambiamento genetico, ma è il più importante nel novero di altri vincoli e spinte propulsive. Come nel caso del puntuzionismo, abbiamo bisogno di calcolare caso per caso le frequenze relative (e i dati quantitativi associati) dei *pattern selettivi* e dei *pattern di deriva*, nonché delle loro interazioni, nel momento in cui guardiamo alla struttura di un genoma da un punto di vista evolutivo.

Attraverso questi processi epistemologici di assimilazione e accomodamento possiamo apprezzare maggiormente gli strumenti concettuali multipli implicati nelle linee più promettenti della ricerca evolutiva odierna, così come essi vengono citati nel dibattito in *Nature*. Per un caso emblematico di questa estesa scatola degli attrezzi – mescolanza di geni, condizioni ecologiche e di sviluppo, e includendo l'intero nucleo di *pattern* evolutivi (mutazione, selezione naturale, deriva, migrazione, ibridazione, speciazione, evoluzione biologica e culturale) – tutti dovrebbero pensare al libro di Peter Grant e Rosemary Grant, *How and Why Species Multiply*²¹. Allo stesso modo, l'«evo-devo» estende il quadro concettuale del neodarwinismo (nei termini di modularità, evolvibilità e innovazione) e rettifica alcune metodologie precedentemente generalizzate (come il gene-centrismo e un adattazionismo forte) negli assunti implicati nella

¹⁸ A questo proposito, cfr.: N. Eldredge, *Reinventing Darwin*, Wiley, New York 1995 (tr. it. *Ripensare Darwin*, Einaudi, Torino 1999); D. Turner, *Paleontology. A Philosophical Introduction*, Cambridge University Press, Cambridge 2011; D. Sepkoski, *Rereading the Fossil Record. The Growth of Paleobiology as an Evolutionary Discipline*, Chicago University Press, Chicago 2012.

¹⁹ Cfr. A. Somit, S. A. Peterson, (a cura di), *The Dynamics of Evolution*, Cornell University Press, Itaca e Londra 1992.

²⁰ Si veda M. Kimura, *op. cit.*

²¹ P. Grant, R. Grant, *How and Why Species Multiply*, Princeton University Press, Princeton 2008.

teoria²². Per quanto concerne l'eredità epigenetica transgenerazionale, piuttosto che far riferimento a un ritorno al lamarckismo ben poco convincente, concordiamo con Robert J. Schmitz: «i risultati», vale a dire la scoperta che gli alleli con la stessa frequenza di DNA ma con *pattern* di metilazione di DNA differenti sono associati a variazione ereditaria di due tratti complessi nella pianta *Arabidopsis thaliana*, «forniscono un'evidenza rilevante del fatto che gli epialleli contribuiscono all'ereditarietà di tratti complessi e perciò forniscono un sostrato sul quale l'evoluzione darwiniana potrebbe agire»²³. In altre parole, la variazione ereditaria genetica ed epigenetica è il sostrato complesso sul quale agisce l'evoluzione darwiniana. Espresso in termini epistemologici: assistiamo a una diversificazione del materiale di variazione (*pattern di variazione*) su cui i processi selettivi potrebbero agire (senza alcun rovesciamento rivoluzionario di stampo neolamarckiano). In questo caso, come in molti altri esempi, la struttura attuale del programma di ricerca evolutivista è in continua evoluzione verso una configurazione più pluralistica²⁴.

5. *Pattern* e processi nella biologia evolutiva

Al fine di comprendere queste dinamiche epistemologiche di integrazione, è arrivato il momento di chiarire che cosa intendiamo esattamente qui con «*pattern* evolutivi». L'evoluzione non è una storia casuale, e nemmeno il risultato di mere coincidenze: ci sono delle regolarità e degli schemi ricorrenti nei processi trasformativi degli organismi e delle specie, inclusi i normali adattamenti attraverso la variazione genetica e la selezione naturale. Non si smentisce nulla di quello che è compreso nel quadro della teoria neodarwiniana, ma si amplia il campo delle possibilità esplicative e si ridefiniscono alcune generalizzazioni. La fenomenologia dell'evoluzione biologica esige oggi degli strumenti interpretativi nuovi: la scoperta di un nuovo schema dei processi ed eventi evolutivi (ad esempio le principali transizioni evolutive dovute alla plasticità fenotipica e di sviluppo²⁵) non implica il rigetto degli altri schemi. Come abbiamo visto, è una questione di frequenze relative e dati quantitativi. Nella nostra ottica, *un pattern evolutivo è uno schema di processi ed eventi storici ripetuti*. Quando i *pattern* osservati in una disciplina scientifica sono tenuti insieme da una struttura coerente e unitaria, otteniamo un programma di ricerca, soggetto a revisioni e aggiornamenti continui.

Un *pattern* evolutivo non è una legge universale newtoniana, ma potrebbe essere sufficientemente generale da essere considerato come una configurazione «simile a una legge» che emerge nel corso dell'evoluzione: *è una regolarità «simile a una legge» che si osserva (con gradi diversi di frequenza) nella storia naturale, pur restando compatibile con le altre*. Come Ernst Mayr ha detto chiaramente, qualsiasi *pattern* nella biologia evolutiva ha i suoi controesempi. L'evoluzione

²² Si veda: S. B. Carroll, *Endless Forms Most Beautiful*, Baror Int., New York 2005 (tr. it. *Infinite forme bellissime*, Codice Edizioni, Torino 2008); A. Minelli, T. Pradeu (a cura di), *Towards a Theory of Development*, Oxford University Press, Oxford 2014.

²³ R. J. Schmitz, *The Secret Garden. Epigenetic Alleles Underlie Complex Traits*, in «Science», 343, 2014, pp. 1082–1083.

²⁴ Si veda F. J. Ayala, R. Arp (a cura di), *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*, Wiley, New York 2010.

²⁵ E. M. Standen, T. Y. Du, H. C. E. Larsson, *Developmental Plasticity and the Origin of Tetrapods*, in «Nature», 513, 2014, pp. 54–58.

biologica esprime alcuni *pattern* ricorrenti, che sono in qualche modo delle configurazioni ordinate, ma i suoi risultati storici specifici sono ogni volta imprevedibili e unici. Quando, a partire dai dati, si desume un *pattern* evolutivo, quest'ultimo seleziona i dati ulteriori che saranno pertinenti e influenza le domande scientifiche (vale a dire esercita un'azione euristica). Così, in quanto strumento di spiegazione e scoperta scientifica, il *pattern* ha sia uno statuto epistemologico (è nelle nostre menti) sia uno statuto ontologico (prende forma dai dati oggettivi esterni)²⁶. La sfida che gli evolutivisti devono affrontare consiste nel cercare dei *pattern* ricorrenti nella molteplicità delle linee evolutive interconnesse, le cui traiettorie sono altamente imprevedibili. L'obiettivo è una comprensione più realistica delle trasformazioni e dei processi evolutivi.

Mantenendo prudenza, se si prende in considerazione questa dialettica tra il corso della storia e il ciclo delle regolarità ricorrenti, i percorsi evolutivi potrebbero non essere riferiti esclusivamente alla biologia. La cosmologia è attualmente una scienza «evolutivista», ma la fisica e la chimica lo sono ancora di più. La geologia, grazie alla teoria della tettonica delle placche, è diventata negli ultimi decenni una disciplina che si dedica all'evoluzione della superficie terrestre, e si affianca alla biologia e all'ecologia nel tentativo di ricostruire la storia naturale della vita sulla Terra. Gli ecologi scoprono dei *pattern* storici di coevoluzione tra le specie e le loro nicchie ambientali. Sembra che si profilino alcuni *pattern* di cambiamento o schemi ripetuti di eventi storici in ambiti di ricerca estremamente differenti, persino nel contesto dell'evoluzione culturale e tecnologica²⁷. Persino gli storici della scienza scorgono nell'avventura collettiva del sapere umano alcune regolarità «evolutive». Nelle varie discipline scientifiche implicate nello studio della storia si sta facendo strada una sensibilità comune per i *pattern* evolutivi esplicativi di tipo evolutivista.

I pattern evolutivi sono le entità costitutive della struttura del programma di ricerca evolutivista. L'obiettivo della teoria evolutivista consiste nel trovare questi *pattern* e nell'analizzarne le loro relazioni. Se è così, come dovremmo rappresentare, alla luce dei *pattern* evolutivi, la «teoria neodarwiniana» che è stata recentemente oggetto di disputa tra i cosiddetti riformisti e conservatori su *Nature*? Alla base troviamo l'ambito descrittivo basilare dell'evoluzione, inteso come evidenza fattuale: la discendenza comune con modificazione, il postulato della continuità di ogni cambiamento evolutivo, l'unità filogenetica di tutti gli esseri viventi, il ruolo degli organismi in quanto portatori di variazione e di unità di base dell'evoluzione. Quindi, se guardiamo alla letteratura contemporanea nella biologia evolutivista, riconosciamo un novero di *pattern* corroborati, che vengono citati nelle spiegazioni:

- *pattern di variazione* (fonti multiple di variazione ereditaria, genetica ed epigenetica, che include l'ereditarietà delle nicchie ecologiche e della trasmissione culturale; la plasticità fenotipica e di sviluppo; il trasferimento orizzontale di geni);
- *pattern selettivi e competitivi* (inclusi tutti i processi che mostrano l'algoritmo darwiniano fondamentale, a livelli diversi e alle volte antagonisti: selezione naturale, selezione sessuale, selezione parenta-

²⁶ Cfr. N. Eldredge, *The Pattern of Evolution*, Freeman, New York 1999 (tr. it. *Le trame dell'evoluzione*, Raffaello Cortina Editore, Milano 2002).

²⁷ N. Eldredge, M. Grene, *Interactions. The Biological Context of Social Systems*, Columbia University Press, New York 1992.

- le, selezione di gruppo, selezione artificiale, conflitti sessuali, competizione spermatica, effetti di ritorno come la costruzione di nicchia, co-adattamenti, etc.);
- *pattern e vincoli neutralistici* (deriva genetica; contingenze storiche; effetti strutturali non selettivi dovuti ai vincoli genetici; vincoli strutturali; vincoli e canali di sviluppo);
 - *pattern macroevolutivi* (*pattern* di speciazione; *pattern coevolutivi*; *turnover pulse** di specie; radiazioni adattative; estinzioni di massa; *major transitions* attraverso la simbiogenesi²⁸).

Intorno a questo nucleo pluralistico, vengono discussi un florilegio di problemi aperti, affinamenti terminologici e questioni non essenziali (alcuni esempi possono essere i tassi e i processi implicati nei molteplici percorsi di speciazione, o i livelli di selezione²⁹). In questo quadro epistemologico, potrebbe accadere che i diversi *pattern* non siano riconducibili gli uni agli altri, ma che siano compatibili tra loro, e inoltre che siano tutti necessari per coprire la base empirica eterogenea dei fenomeni evolutivi. Capiamo così le dinamiche di assimilazione e accomodamento, e la mescolanza di punti di rottura e di continuità presenti nelle sfide teoriche sopra menzionate. Nel dibattito su *Nature* i riformisti si battono per una «teoria» radicalmente nuova, ma in alcuni casi i loro quattro percorsi sono già stati assimilati nel nucleo (vale a dire l'ereditarietà inclusiva, i vincoli strutturali e di sviluppo), e in altri casi non sono provati adeguatamente (come il ruolo direttamente adattativo dei vincoli). Dall'altra parte, i conservatori si fanno partigiani di un nucleo epistemologico troppo povero e ristretto per la loro teoria, includendo soltanto un novero limitato di *pattern* selettivi e di variazione (1 + 2), etichettando tutti gli altri come mere aggiunte.

6. Un esempio di unificazione della biologia evoluzionistica: la teoria gerarchica

Infine, prendiamo in considerazione un esempio di struttura globale proposta per i *pattern* evolutivi osservati attualmente. La scoperta del ruolo cruciale dei *pattern* macroevolutivi nel corso dell'evoluzione (come i *turnover pulses* delle specie, le radiazioni adattative, estinzioni di massa, le principali innovazioni evolutive innescate dai meccanismi fisici ed ecologici) lanciano una sfida all'assunto metodologico forte secondo il quale ogni fenomeno macroevolutivo dovrebbe essere riportato all'accumulazione uniforme di processi microevolutivi. Il paleontologo Niles Eldredge ha fatto notare che ignorare l'interconnessione di livelli molteplici nelle dinamiche evolutive sarebbe un errore non da poco.

Eldredge ha proposto di considerare le unità riproduttive dell'evoluzione come se appartenessero a una gerarchia che comprende tre livelli: il livello microevolutivo dei geni, il livello intermedio degli organismi, il

* L'ipotesi dei *turnover-pulses* è stata formulata dalla paleontologa Elisabeth Vrba e sostiene che cambiamenti climatici e negli ecosistemi su scala regionale spesso danno luogo a periodi di rapida estinzione seguiti da un ampio ricambio (*turnover*) di nuove specie (un *pulse*) che interessa molteplici lignaggi di differenti specie e ordini [n.d.t.].

²⁸ Sulla storia della scoperta e del ruolo di tali percorsi macroevolutivi si veda D. Sepkoski, *op. cit.*

²⁹ A tal proposito si veda S. Okasha, *Evolution and the Levels of Selection*, Oxford University Press, Oxford 2006.

livello macroevolutivo dei gruppi e delle specie. Ogni livello dovrebbe essere considerato autonomo (vale a dire dotato di *pattern* autonomi) e al contempo interconnesso agli altri (con *pattern* che vanno da un livello all'altro). Un evento che si produce a un livello superiore può avere delle ripercussioni sui livelli sottostanti, o viceversa, una trasformazione microevolutiva può propagarsi fino ai livelli più alti. La selezione naturale può agire in maniera indipendente ad ogni livello, sia al livello dei geni sia a quello dei gruppi. Quindi la macroevoluzione non è interamente riconducibile alla microevoluzione, come nel caso dei fenomeni macroevolutivi di cernita di specie (cioè della sopravvivenza differenziale di specie, da intendersi come entità su larga scala).

Eldredge propone, allargando la prospettiva, di coniugare la gerarchia genealogica standard con una gerarchia economica o ecologica, costituita da una sequenza di livelli, come una *matrioska*, dove accadrebbero le interazioni economiche necessarie per la sopravvivenza materiale. Solo l'interazione tra due gerarchie può spiegare la complessità delle dinamiche evolutive: mangiamo per riprodurci, ma il bisogno primario è quello di mangiare, altrimenti non ci sarebbe alcuna riproduzione. I fattori genetici e i fattori ambientali sono strettamente interconnessi nella definizione delle proprietà degli organismi e delle popolazioni. I comportamenti degli animali non si possono raffigurare soltanto nei termini di una ottimizzazione del patrimonio ereditario, poiché molto spesso le ragioni immediate della sopravvivenza economica ed ecologica prevalgono.

La *Teoria gerarchica dell'evoluzione*, formulata da Eldredge nel 1985³⁰ e poi sviluppata anche da altri paleontologi, ecologisti e genetisti (come Daniel Brooks, William Miller III, T. Ryan Gregory), e ora organizzata in uno stabile programma di ricerca internazionale, *The Hierarchy Group*, ha modificato drasticamente la nostra interpretazione della micro e macroevoluzione, e rappresenta una possibile struttura per i *pattern* multipli che vengono riscontrati nei processi evolutivi. Come nel caso degli Equilibri Punteggiati ci troviamo di fronte a un'estensione, e non a un rigetto delle conoscenze di sfondo. Spostandosi da un livello all'altro della gerarchia, i processi evolutivi possono seguire due direzioni opposte. In primo luogo troviamo i movimenti normali, che vanno «verso l'alto», ossia i movimenti previsti dalla teoria neodarwiniana standard: mutazioni e ricombinazioni genetiche (al livello microscopico) producono una variabilità individuale (al livello intermedio) sulla quale agisce il processo selettivo, fissando i caratteri più vantaggiosi per una certa popolazione che si è adattata al suo ambiente, e contribuendo eventualmente alla speciazione per divergenza (livello macroscopico). Attraverso questi processi che vanno dal basso verso l'alto si producono una serie di novità evolutive, e le popolazioni locali si adattano alle loro nicchie ecologiche. Questa sincronizzazione non va però avanti per sempre. Quando la popolazione raggiunge un grado di adattamento soddisfacente e l'ambiente non cambia in modo eccessivo, essa può stabilizzarsi e rimanere apparentemente non modificata persino per lunghi lassi di tempo.

Ciononostante la distinzione tra tratti genetici e caratteristiche morfologiche introduce un processo diverso. Se l'ambiente è diviso in piccole nicchie diversificate tra loro, le popolazioni locali potrebbero adattarsi separatamente alle diverse nicchie, rimanendo comunque all'interno della stessa specie. Sap-

³⁰ N. Eldredge, *Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*, Columbia University Press, New York 1985.

priamo che le specie sono spesso composte di un mosaico di piccole popolazioni locali, che si adattano ai microambienti. All'interno delle popolazioni locali si trovano così delle differenze intraspecifiche, dovute alle modificazioni adattative divergenti che corrispondono alle strategie di sopravvivenza differenti (gerarchia economica). A causa dell'isolamento geografico, fisico o comportamentale, la divergenza adattativa ecologica o economica potrebbe diventare anche una divergenza genetica (gerarchia genetica).

Il numero delle speciazioni allopatriche potenziali, in una specie divisa in piccole popolazioni locali, è dunque direttamente proporzionale alla frammentazione e instabilità degli *habitat*. Se un ambiente è fluido e ricco di barriere geografiche che interrompono la compatibilità genetica tra le popolazioni, il numero delle specie cresce ed emergono più attori sul palcoscenico dell'evoluzione (un caso paradigmatico è quello delle filogenesi ominina). In un'ottica gerarchica, l'evolubilità di una specie scaturisce dalle interazioni tra le popolazioni e gli organismi che vi appartengono ma che non sono riducibili ad esse. Nel caso inverso, i processi macroevolutivi si muovono a ritroso nella gerarchia, portando con loro i livelli sottostanti.

Inoltre, la frammentazione degli *habitat* non è direttamente proporzionale solamente al numero delle specie che sono emerse, ma anche alla velocità con la quale nascono. Se un territorio è suddiviso in una miriade di piccole nicchie ambientali, in una miriade di enclavi comunicanti o separate, le popolazioni locali sono ugualmente ridotte nel loro numero. Così ci sarà una proliferazione di rapide derive genetiche all'interno di piccole popolazioni, per mezzo di ciò che è noto con il nome di «effetto del fondatore». È per questo che l'arrivo di una glaciazione, frammentando gli *habitat*, produce una radiazione adattativa e un *turnover-pulse* in molti gruppi di mammiferi africani, inclusi gli ominini.

Come ha proposto la paleontologa Elisabeth Vrba negli anni ottanta del secolo scorso, grazie alla Teoria gerarchica dell'evoluzione possiamo interpretare correttamente gli eventi intricati che hanno segnato il Pleistocene in Africa e hanno sconvolto l'albero filogenetico degli ominini, producendo una vera e propria esplosione di forme tra due e tre milioni di anni fa³¹. Alcuni dati recenti sulla variabilità e l'instabilità morfologica dei primi rappresentanti del genere *Homo* e la loro prolungata coabitazione con australopithecine e *Paranthropus* confermano fortemente lo scenario ecologico delineato da Vrba³². Un cambiamento ambientale piuttosto rapido ha prodotto un rimescolamento riguardo ai precedenti adattamenti delle forme ominine, costringendole a migrare verso altri *habitat*, a estinguersi oppure a sopravvivere attraverso riadattamenti opportunistici. La frammentazione delle nicchie ambientali ha sortito l'effetto di moltiplicare le speciazioni e ha spinto alla colonizzazione di nuovi *habitat*, portando a processi di coabitazione e dunque di sostituzione tra specie e varietà.

Questo esempio paleoantropologico recente sottolinea il bisogno di un ampliamento del programma di ricerca evolutivo mediante un approccio alle unità e ai livelli dell'evoluzione che si svolga su più livelli, considerando il ruolo

³¹ Si veda: E. S. Vrba (a cura di), *Species and speciation*, Transvaal Museum Monographs, Pretoria 1985, p. 4; Id., *Role of Environmental Stimuli in Hominid Origins*, in W. Henke, I. Tattersall (a cura di), *Handbook of Paleoanthropology*, Vol. III, Springer, Berlin-Heidelberg 2015², pp. 1837–1886.

³² E. Callaway, *Ethiopian Jawbone May Mark Dawn of Humankind*, in «Nature», 431, 2015, pp. 1055-1061.

cruciale dei fattori ecologici e geofisici³³. *Quando chi partecipa alla discussione è all'oscuro degli aggiornamenti riguardanti il programma di ricerca evolutiva in senso pluralista, e dell'ampliamento della base empirica delle ipotesi evolutive, cioè dell'ampliamento mediante la convergenza dei dati molecolari, morfologici, ecologici e biogeografici, la disputa si radicalizza senza che ce ne sia bisogno* (per un altro esempio, si veda il fuorviante dibattito contemporaneo tra gli adattazionisti e gli scettici sull'evoluzione del linguaggio³⁴). La recente controversia tra i sostenitori della selezione parentale da un lato e della selezione di gruppo dall'altro, con tutto il loro carico di incomprensioni, è un altro possibile caso studio per mettere alla prova l'efficacia di un approccio all'evoluzione che sia integrato su più livelli, e insieme genealogico ed ecologico³⁵.

Assume un'importanza cruciale la distinzione interattiva tra la dimensione economica, materiale, fisica ed ecologica dei processi evolutivi (la storia della «materia in movimento» e dei trasferimenti di energia) e la dimensione genetico-molecolare della trasmissione di informazione biologica da una generazione a quella successiva. Senza le interferenze su larga scala, ecologiche e climatiche, non ci sarebbe stata nessuna evoluzione (inclusa l'evoluzione umana). La gerarchia economico-ecologica dell'evoluzione potrebbe essere estesa a ogni processo geologico e fisico della Terra, ma persino ai processi cosmologici, i quali hanno avuto talvolta un'influenza drammatica sulla storia naturale a causa dell'impatto di asteroidi sulla Terra e di oscillazioni climatiche. La gerarchia ecologica perturba quella genealogica a differenti gradazioni, e quella genealogica accumula i cambiamenti e produce delle diversità. I *meta-pattern* delle relazioni tra il livello ecologico e genealogico dell'evoluzione costituiscono una cornice ipotetica per l'«unificazione» teorica della biologia evolutiva³⁶.

Si noti che l'unità darwiniana, l'organismo (al contempo veicolo per la replicazione genetica e interattore ecologico), e il processo e meccanismo darwiniano di base, la selezione naturale (cioè la sopravvivenza e riproduzione differenziale, e dunque processo ecologico e riproduttivo al contempo) rimane il punto di congiunzione fondamentale delle due gerarchie del cambiamento. Per questa precisa ragione tale programma di ricerca rimane completamente darwiniano. Ma la selezione naturale non è l'unico mezzo del cambiamento (come Darwin ha ripetutamente scritto nell'*Origine delle specie*). Nei termini del programma di ricerca, la variazione genetica e la selezione naturale non costituiscono l'intero nucleo, e gli adattamenti non sono gli unici *explanandum* della biologia evolutiva. I processi di livello più alto e i processi causali che vanno dall'alto verso il basso non possono più essere considerati irrilevanti.

Secondo Eldredge, la Teoria gerarchica potrebbe essere la «meta-teoria» del futuro, costituita dall'insieme dei *pattern* evolutivi osservati, integrata in una struttura coerente, in grado di mostrare come l'evoluzione biologica su media e

³³ A questo proposito, si veda: T. Pievani, *Geoethics and Philosophy of Earth Sciences: The Role of Geophysical Factors in Human Evolution*, in «Annals of Geophysics», 55(3), 2012, pp. 349–A. 353; A. Parravicini, T. Pievani, *Multi-level Human Evolution: Ecological Patterns in Hominin Phylogeny*, in «Journal of Anthropological Sciences», Vol. 94, 2016, pp.167-182.

³⁴ Per tale dibattito, cfr. Pievani, T., *Between Skeptics and Adaptationists: New Prospects for Human Language Evolution*, in «Ciência & Ambiente», Special issue on human evolution, Brasil, 2015.

³⁵ Cfr. Id., *Individuals and Groups in Evolution: Darwinian Pluralism and the Multilevel Selection Debate*, in «Journal of Biosciences», 38(4), 2013, pp. 1–7.

³⁶ Cfr. N. Eldredge, *Hierarchies and the Shushing Bucket: Toward the Unification of Evolutionary Biology*, in «Evolution: Education and Outreach», 1, 2008, pp. 10–15.

piccola scala sia influenzata dalle stesse forze che hanno modellato la geologia e l'ecologia della Terra su ampia scala. La Teoria gerarchica è anche il traguardo storico della tradizione «tassica» nella storia del pensiero biologico, sin dall'inizio della rivoluzione darwiniana³⁷. L'evoluzione naturale è considerata come un processo guidato da pattern ricorrenti che sono il risultato delle interazioni tra più livelli di cambiamento, dai micro-livelli genetici ai macro-livelli geologici (secondo il modello del *bucket thinking*³⁸).

Finora sono stati principalmente i paleobiologi e i filosofi della biologia a sostenere questo approccio gerarchico, che rimane ancora un movimento minoritario in questo ambito. Esso non è ancora stato incorporato, poiché lancia una sfida alla visione tradizionale dell'evoluzione. È piuttosto interessante che le domande di più alto livello sulla storia della vita, portate in questo ambito da paleontologi e paleo-ecologi con la nascita della «paleo-biologia», siano state accettate come delle descrizioni empiriche piuttosto che come delle sfide teoretiche, innovazioni ed estensioni della biologia evolutivista *tout court*³⁹.

Tuttavia, tali *pattern* di livello superiore costituiscono ora una futura, possibile cornice unificatrice nella quale la vita emerge da un'architettura complessa di gerarchie di livelli, intrecciate vicendevolmente: la gerarchia genealogica della riproduzione; la gerarchia economica della sopravvivenza e della ricerca di risorse; la gerarchia più esterna delle strutture fisiche della crosta terrestre. L'evoluzione degli organismi che si riproducono, l'evoluzione degli ecosistemi e l'evoluzione del pianeta sono intrecciati indissolubilmente e interdipendenti: le fluttuazioni dell'una si riverberano proporzionalmente sull'altra, formando una rete funzionale integrata. È un possibile esempio di un quadro teorico unificante per la biologia evolutivista (un altro è il pluralismo peculiare di Stephen J. Gould⁴⁰). Potrebbe essere utile da un punto di vista euristico oppure no. Lo citiamo qui in quanto uno tra i molteplici esempi di meta-modello.

Tale cornice gerarchica potrebbe includere tutte le affermazioni dei riformisti di cui si è detto sopra, coniugandole con un approccio organismico all'evoluzione e con uno di stampo più ecologico: le mutazioni descritte da evo-devo (a livello organismico) hanno certo avuto un ruolo nelle speciazioni e persino nelle innovazioni evolutive principali (a livello macroevolutivo); la costruzione di nicchia, che si colloca sul livello organismico e della popolazione, è un processo in grado di cambiare le condizioni ecologiche per le altre specie. Occorre dire che la tendenza dominante nella biologia evolutivista rimane ancora avversa alla teoria gerarchica, ma tale tentativo teorico manifesta il bisogno di avere una coerenza globale ed estesa in un campo in rapida espansione. E la stessa esigenza è visibile nel dibattito su *Nature*; disputa inconcludente e a malapena abbozzata. È probabile che ci siano più cose sotto il cielo dell'evoluzione di quante i filosofi della storia naturale non possano mai immaginare.

³⁷ Si veda Id., *Eternal Ephemera*, Columbia University Press, New York 2015.

³⁸ Cfr. T. Pievani, E. Serrelli, *Bucket Thinking: The Future Framework for Evolutionary Explanation*, in «Contrastes Revista Internacional de Filosofía», Suplemento, 18, 2013, pp. 389–405.

³⁹ Per una ricostruzione storica del ruolo della paleobiologia, si veda D. Sepkoski, *op. cit.*

⁴⁰ T. Pievani, *Kinds of Pluralism. Stephen J. Gould and the Future of Evolutionary Theory*, in G. A. Danieli, A. Minelli, T. Pievani (a cura di), *Stephen J. Gould 2002–2012: The Scientific Legacy*, Springer, New York 2013, pp. 37–50.

Bibliografia

- Ayala, F. J., Arp, R. (eds.), *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*, Wiley, New York 2010.
- Callaway, E., *Ethiopian Jawbone May Mark Dawn of Humankind*, in «Nature», 431, 2015, pp. 1055-1061.
- Carroll, S. B., *Endless Forms Most Beautiful*, Baror Int., New York 2005 (ed. it. a cura di T. Pievani, *Infinite forme bellissime*, Codice Edizioni, Torino 2008).
- Coyne, J. A., Orr, A., *Speciation*, Sinauer Associates, Sunderland 2004.
- Eldredge, N., *Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*, Columbia University Press, New York 1985.
- , *Reinventing Darwin*, Wiley, New York 1995 (tr. it. di S. Frediani, *Ripensare Darwin*, Einaudi, Torino 1999).
- , *The Pattern of Evolution*, Freeman, New York 1999 (tr. it. di S. Ferraresi, *Le trame dell'evoluzione*, Raffaello Cortina Editore, Milano 2002).
- , *Hierarchies and the Sloshing Bucket: Toward the Unification of Evolutionary Biology*, in «Evolution: Education and Outreach», 1, 2008, pp. 10–15.
- , *Eternal Ephemera*, Columbia University Press, New York 2015.
- Eldredge, N., Gould, S. J., *Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism*, in T. J. M. Schopf (ed.), *Models in Paleobiology*, San Francisco, Freeman 1972, pp. 82–115.
- Eldredge, N., Grene, M., *Interactions. The Biological Context of Social Systems*, Columbia University Press, New York 1992.
- Gould, S. J., *The Structure of Evolutionary Theory*, Harvard University Press, Cambridge 2002 (ed. it. a cura di T. Pievani, *La struttura della teoria dell'evoluzione*, Codice Edizioni, Torino 2002).
- Grant, P., Grant, R., *How and Why Species Multiply*, Princeton University Press, Princeton 2008.
- Jablonka, E., Lamb, M. J., *Evolution in Four Dimensions*, MIT Press, Cambridge 2005 (tr. it. di N. Colombi, *L'evoluzione in Quattro dimensioni: variazione genetica, epigenetica, simbolica e comportamentale nella storia della vita*, UTET, Torino 2007).
- Kimura, M., *The Neutral Theory of Molecular Evolution*, Cambridge University Press, Cambridge 1983.
- Lakatos, I., *The Methodology of Scientific Research Programmes*, in *Philosophical papers*, Vol. I, Cambridge University Press, Cambridge 1978 (tr. it. di M. D'Agostino, *La metodologia dei programmi di ricerca scientifici*, Il Saggiatore, Milano 2001).
- Laland, K., Wray, G. A., Hoekstra, H. E. et al., *Does Evolutionary Theory Need a Rethink?*, in «Nature», 514, 2014, pp. 161–164.
- Minelli, A., Pradeu, T. (eds.), *Towards a Theory of Development*, Oxford University Press, Oxford 2014.
- Nei, M., *Mutation-driven Evolution*, Oxford University Press, Oxford 2013.
- Odling-Smee, J., Laland, K., Feldman, M. W., *Niche Construction*, Princeton University Press, Princeton 2003.
- Okasha, S., *Evolution and the Levels of Selection*, Oxford University Press, Oxford 2006.

- Pagel, M., Venditti, C., Meade, A., *Large Punctuational Contribution of Speciation to Evolutionary Divergence at the Molecular Level*, in «Science», 314, 2006, pp. 119–121.
- Parravicini, A., Pievani, T., *Multi-level Human Evolution: Ecological Patterns in Hominin Phylogeny*, in «Journal of Anthropological Sciences», Vol. 94, 2016, pp.167-182.
- Piacentini, L., Fanti, L., Specchia, V., Bozzetti, M. P., Berloco, M., Palombo, G., Pimpinelli, S., *Transposons, Environmental Changes, and Heritable Induced Phenotypic Variability*, in «Chromosoma», 123, 2014, pp. 345–354.
- Pievani, T., *An Evolving Research Programme: The Structure of Evolutionary Theory from a Lakatosian Perspective*, in A. Fasolo (a cura di), *The Theory of Evolution and Its Impact*, Springer, New York 2012, pp. 211–228.
- Pievani, T., *Geothics and Philosophy of Earth Sciences: The Role of Geophysical Factors in Human Evolution*, in «Annals of Geophysics», 55(3), 2012, pp. 349–353.
- Pievani, T., *Individuals and Groups in Evolution: Darwinian Pluralism and the Multi-level Selection Debate*, in «Journal of Biosciences», 38(4), 2013, pp. 1–7.
- Pievani, T., *Kinds of Pluralism. Stephen J. Gould and the Future of Evolutionary Theory*, in G. A. Danieli, A. Minelli, T. Pievani (eds.), *Stephen J. Gould 2002–2012: The Scientific Legacy*, Springer, New York 2013, pp. 37–50.
- Pievani, T., *Between Skeptics and Sdaptationists: New Prospects for Human Language Evolution*, in «Ciência & Ambiente», Special issue on human evolution, Brasil, 2015.
- Pievani, T., Serrelli, E., *Bucket Thinking: The Future Framework for Evolutionary Explanation*, in «Contrastes Revista Internacional de Filosofia», Suplemento, 18, 2013, pp. 389–405.
- Pigliucci, M., Müller, G. B. (ed.), *Evolution: The Extended Synthesis*, MIT Press, Boston 2010.
- Schmitz, R. J., *The Secret Garden. Epigenetic Alleles Underlie Complex Traits*, in «Science», 343, 2014, pp. 1082–1083.
- Sepkoski, D., *Rereading the Fossil Record. The Growth of Paleobiology as an Evolutionary Discipline*, Chicago University Press, Chicago 2012.
- Somit, A., Peterson, S. A., (a cura di), *The Dynamics of Evolution*, Cornell University Press, Itaca e Londra 1992.
- Standen, E. M., Du, T. Y., Larsson, H. C. E., *Developmental Plasticity and the Origin of Tetrapods*, in «Nature», 513, 2014, pp. 54–58.
- Turner, D., *Paleontology. A Philosophical Introduction*, Cambridge University Press, Cambridge 2011.
- Vrba, E. S. (ed.), *Species and speciation*, Transvaal Museum Monographs, Pretoria 1985.
- Vrba, E. S., (2015). *Role of Environmental Stimuli in Hominid Origins*, in W. Henke, I. Tattersall (ed.), *Handbook of Paleoanthropology*, Vol. III, Springer, Berlin-Heidelberg 2015², pp. 1837–1886.
- Waddington, C. H., *Canalization of Development and Genetic Assimilation of Acquired Characters*, in «Nature», 183, 1959, pp.654–655.