

Analogia e omologia: la questione della filogenesi delle emozioni

Salvatore Tedesco

L'intero dibattito sulla genesi evolutiva delle emozioni sembra destinato a ritornare circostanziatamente a svilupparsi attorno a due questioni che, se per un verso sembrano capaci di metterne in discussione la stessa legittimità, dimostrano però, per l'altro verso, la rilevanza e direi la centralità dell'estetico per l'indagine evoluzionistica in quanto tale.

Mi riferisco in primo luogo alla distinzione, spesso trascurata, fra l'emozione e la sua forma espressiva, e in secondo luogo alla relazione esistente fra "tipi" differenti di emozioni, e in particolare appunto fra le emozioni estetiche e i loro "antesignani" evolutivi. Accenno qui appena al primo punto, su cui cercherò però di ritornare nelle conclusioni, per segnalare quanto facilmente la confusione fra i due piani possa portare a risultati non sostenibili sia sul piano teorico che su quello meramente storiografico. Si fraintenderebbe del tutto il significato del volume di Darwin sull'*Espressione delle emozioni nell'uomo e negli animali*, per fare un esempio, se non si partisse dal considerare appunto che Darwin da un lato attribuisce un valore evolutivo al piano della configurazione espressiva, dall'altro non postula affatto la possibilità di una riconduzione aproblematica, di una pura e semplice coincidenza teoricamente neutra, dell'espressione all'emozione "soggiacente".

È un punto, questo, come è stato sottolineato fra gli altri da Paul E. Griffiths, che segnala per questo verso la distanza irriducibile fra l'assunto darwiniano e la sua apparente ripresa da parte della psicologia evoluzionistica (Tooby-Cosmides, Barkow, Buss), che intende senz'altro la mente umana come un aggregato di adattamenti cognitivi di tipo modulare. Tornerò ancora sulle implicazioni di questo modello, e sulla necessità del suo superamento; quel che in breve è evidente è che, a differenza di quanto avviene in Darwin, l'identificazione fra emozione e forma espressiva tacitamente presupposta dalle teorie adattazioniste presuppone altresì la possibilità di individuare di

volta in volta in modo univoco la relazione fra un “problema ambientale” (che viene in tal modo supposto preesistente in quanto tale) e un determinato comportamento (ad esempio appunto una risposta emozionale, espressiva, al limite estetica), laddove l’esplicita disgiunzione fra i due livelli operata da Darwin parla di una *plasticità* non solo nella risposta dell’organismo, ma anche del porsi stesso del problema. È evidente che solo una teorizzazione in grado di contemplare tale plasticità sarà in grado, per un verso, di elaborare un’adeguata descrizione del tipo di interazioni che si producono nella relazione ambientale di un organismo vivente, e per l’altro di riconoscere all’estetico (come kantianamente ha fatto Fabrizio Desideri nel suo libro del 2011) una capacità strutturante/anticipante nei confronti di tale relazione.

Dicendo ciò, tuttavia, rischio di essere andato troppo avanti, e per recuperare un po’ del percorso necessario ad argomentare queste affermazioni torno indietro alla seconda “questione preliminare” prima accennata, relativa all’esistenza di *tipi* differenti di emozioni, e al porsi di una relazione problematica fra di essi. Questione che potrebbe essere posta in modo brutale chiedendosi se parlare di filogenesi delle emozioni significa senz’altro attribuire emozioni e piacere estetico all’*animale* (ammesso che tale generalizzazione abbia senso). Oppure sarebbe possibile porre la cosa in modo un po’ più *nuancé*, interrogandosi sul tipo di relazione che esiste fra il piano descrittivo *quantitativo* e quello *qualitativo*.

Altrimenti detto: è certamente vero che l’elaborazione, per esempio da parte dell’antropologia filosofica tedesca del primo Novecento, sostanzialmente antidarwiniana o a-darwiniana, del concetto di un *Wesensunterschied*, di una differenza essenziale fra uomo e animale, è andata incontro tanto a una critica esterna, per esempio da parte del darwinismo anglosassone e in filosofia sino a Jean-Marie Schaeffer, quanto a una critica immanente da parte della biologia teoretica e in special modo di Weizsäcker, ma ciò non toglie l’utilità irrinunciabile, proprio sul piano della costruzione del sapere biologico, di un discorso che non perda di vista l’irriducibilità del qualitativo al quantitativo.

Proprio Viktor von Weizsäcker, d’altra parte, declinava la sua critica alla *tesi dell’eccezione umana* nei termini di una riforma del metodo del sapere che consentisse il superamento della “posizione particolare dell’uomo” in rapporto alla natura esterna, invitando dunque a un potenziamento dell’indagine naturale per il tramite del riconoscimento dell’essere implicato dell’uomo nella natura. A questa stessa esigenza il sapere biologico contemporaneo risponde superando l’immagine (tipica del neodarwinismo novecentesco) di un’interazione diretta e unidirezionale fra risorse ambientali e patrimonio genetico (immagine cui strettamente si connette in ambito comportamentale e

psicologico la tradizionale distinzione fra innato e acquisito), e parlando piuttosto di un'interazione reciproca fra organismi indagati in tutta la loro complessità e ambienti a loro volta in coevoluzione con quegli organismi.

In che modo è possibile intendere dunque, dal punto di vista della costruzione di una scienza estetica evoluzionistica, la genesi delle emozioni estetiche? Un piano di lavoro piuttosto raffinato su natura e articolazione delle emozioni ci viene proposto dal già citato Paul Griffiths (1997, 2003, 2004, 2007), e insieme a lui da numerosi altri esponenti del pensiero evoluzionistico, da John Wenzel (1992) sino a Jason Clark (2010), tramite la distinzione fra “emozioni basiche” ed “emozioni complesse” o “emozioni cognitive complesse”, quadro che Griffiths (2003, 2004) ulteriormente complica designando come emozioni “machiavelliche” quelle in cui prevale una condizione che fa riferimento alla possibile rilevanza sociale e ambientale dell'investimento emozionale stesso.

Le emozioni di base, secondo alcuni addirittura enumerabili ed enunciabili in un succinto elenco, sarebbero fondate su un corredo, assai antico da un punto di vista evolutivo, di meccanismi stimolo/risposta, schemi stereotipi di risposta fisiologica e comportamentale, fondati in ben precisi “moduli mentali” relativamente indipendenti fra loro (ed ecco qui gli esiti della psicologia evoluzionistica d'impostazione sociobiologica). Le emozioni di base risulterebbero in certo modo *omologhe* – termine decisivo, su cui tornerò a lungo, ma da intendere qui semplicemente come “filogeneticamente apparentate” – quanto meno in alcune delle differenti forme di vita sino all'uomo moderno. Le emozioni cognitive complesse sarebbero invece in misura notevole affrancate da simili meccanismi fisiologico-comportamentali stabiliti, risulterebbero peculiari dell'essere umano e in tal senso “*non-omologhe*” né alle forme basiche delle emozioni, né comunque ad altre manifestazioni presenti in forme ancestrali.

Muovendo da simili basi descrittive si arriva facilmente e forse *fatalmente* ad argomentare in favore di forme differenti di relazione fra i due tipi di emozioni, ora sottolineandone le condizioni contestuali (ambientali-sociali) e interpersonali, come appunto avviene nella teorizzazione di una “condizione machiavellica” che potrebbe risultare eventualmente trasversale ai due tipi di emozioni (è quel che fa in alcuni suoi studi più recenti Paul Griffiths), ora argomentando per una sostanziale continuità evolutiva fra emozioni di base ed emozioni complesse, sia mettendo in rilievo il permanere nelle emozioni complesse di componenti fisiologiche e corporee strutturalmente decisive, sia ipotizzando un percorso in cui l'*encefalizzazione* che ha luogo nella linea evolutiva umana comporterebbe la progressiva migrazione verso regioni

cerebrali “superiori” di funzioni prima svolte da strutture cerebrali (e moduli mentali) più primitive. Proporrei di utilizzare questa classificazione come una sorta di “grado zero”, da cui il discorso di una morfologia estetica evuzionistica prenderà le distanze per poter configurare il proprio stesso spazio operativo.

Rispetto a questo modello di articolazione è in atto tuttavia un profondo ripensamento metodologico nella teoria dell’evoluzione, che conduce a superare il modello della “genetica della popolazione”, non accontentandosi cioè della progressiva e graduale accumulazione di modifiche *quantitative* nella presenza di determinate varianti (alleliche); esiste piuttosto la possibilità di far valere il riferimento a elementi di differenziazione *qualitativa*, vale a dire il riferimento a vincoli formali, legati ad esempio ai processi di sviluppo dell’organismo e al loro modo di funzionare. In altri termini ciò che si aggiunge è il riferimento a una concezione *qualitativamente connotata* dello “spazio morfologico” delle forme viventi e delle loro interazioni, inclusi ovviamente i comportamenti espressivi.

È questa l’ipotesi di lavoro che con vari nomi e varie accezioni teoriche si va facendo strada nel discorso evuzionistico contemporaneo, e che io vorrei prendere in considerazione, in senso specifico, in quanto formulazione di una nuova “sintesi estesa” del pensiero evuzionistico (Pigliucci, Müller [2010]), capace di divincolarsi dalle strettoie ormai sempre più evidenti di quella impostazione neodarwiniana che, frutto della peculiare matematizzazione della teoria dell’evoluzione che ha avuto luogo al principio del secolo scorso alla luce dello straordinario sviluppo della genetica, ha poi dominato gran parte del Novecento conducendo a una interpretazione gradualista dello svolgimento cronologico dei processi biologici, fondata sul primato del gene come unità teorica fondamentale (a scapito dell’organismo formato) e, correlato a tale primato, sull’assoluta centratura sulla relazione fra selezione e adattamento.

A fronte di tutto ciò sta il nuovo modello teorico elaborato in più momenti e articolazioni – in parte persino fra loro divergenti – da autori quali Gerd Müller con il suo gruppo di lavoro al Konrad Lorenz Institute, il genetista statunitense Stuart Newman, John Odling-Smee e la teoria della “costruzione della nicchia ecologica” (Odling-Smee, Laland, Feldman [2003]) da lui elaborata, senza dimenticare Lynn Margulis (1995) e la sua ipotesi circa l’origine simbiotica della vita organica come noi la conosciamo, quella ipotesi che la spinge ad affermare che «il pensiero e il comportamento umani diventano assai meno misteriosi se ci rendiamo conto che la scelta e la sensibilità sono già squisitamente sviluppate nelle cellule microbiche che possiamo assumere come nostri antenati».

A fronte dunque del gradualismo di un'interpretazione dell'evoluzione centrata sul gene e sullo *struggle for life* della selezione naturale, dicevo, il nuovo modello teorico emergente valorizza piuttosto la centralità e peculiarità descrittiva dell'organismo vivente, la reciprocità delle interazioni che hanno luogo fra organismo e ambiente e all'interno dello stesso organismo, i vincoli morfologici e di sviluppo che ne guidano l'evoluzione possibile (*evolvability*) e appunto, per dirla in modo più generale, gli elementi d'innovazione qualitativa in ultima analisi irriducibili alla sola variazione quantitativa.

Se di fatto il pensiero biologico del Novecento si è concentrato in maniera prioritaria sul modo in cui la diversificazione e variazione quantitativa si produce negli organismi viventi per effetto della pressione selettiva che si esercita sul cambiamento casuale che ha luogo nella frequenza di determinate varianti genetiche (e su quel che questo implica per la vicenda delle loro morfologie, interazioni e comportamenti), l'accento nelle ricerche contemporanee – in un modo che è possibile considerare del tutto fedele alle intenzioni dello stesso Darwin – si sposta piuttosto sull'origine delle forme viventi e sui fenomeni *qualitativamente* innovativi in cui esse sono coinvolte.

Un elemento metodologico che risulterà fondamentale per il seguito del nostro discorso risiede appunto nella constatazione che l'accento posto sulla variazione quantitativa non permette alla teoria evoluzionistica standard di concettualizzare adeguatamente i fenomeni qualitativamente nuovi (es. Müller, Newman [2003]: 7). Né, per conseguenza, di porre in modo costruttivo la questione del rapporto fra elementi di continuità e discontinuità. Ma questo è giusto ciò che occorre nel nostro caso per intendere la natura di fenomeni quali le emozioni, e l'emergere dell'estetico!

«Laddove», proseguono Pigliucci e lo stesso Müller (2010: 13), «nella teoria classica i tratti usati per gli studi quantitativi erano assunti come dati», la nuova sintesi estesa potrà invece «indagare le condizioni della generazione, fissazione e variazione dei tratti». *Tratti* che, aggiungo io, si qualificheranno in senso eminente come *morfologici*. Intendo questo termine tuttavia nel suo senso più ricco da un punto di vista storico e teorico. Dunque non sono in questione meramente i tratti anatomo-morfologici. Essi piuttosto sono da concepire come articolazioni fenomeniche dell'unità profonda della forma vivente.

L'elemento qualitativo di cui diciamo si caratterizza in tal senso esplicitamente come estetico per il suo fungere da *tramite* nella forma vivente. In un suo recentissimo articolo lo storico della scienza Charles Wolfe (2013) ha parlato del concetto di organismo come di un "ontological go-between". Ben lungi dall'essere un qualche vago

fantasma poetico, questa condizione di *tramite* della novità morfologica qualitativa si dispiega così nella struttura della forma vivente come nel discorso disciplinare delle scienze del vivente, a condizione che esse non perdano di vista il loro duplice compito di «*erfahren und fördern*», esperire e promuovere la forma vivente, secondo l'espressione di Weizsäcker ([1940]: 253). Questo conduce, per una strada più breve di quel che possa sembrare, a sperimentare un differente percorso teorico verso la questione della filogenesi dell'emozione estetica.

Come abbiamo già rilevato, il riferimento a categorie che fanno capo alla questione dell'adattamento funzionale rischia di instaurare una sorta di corto circuito teorico particolarmente pericoloso nel campo psicologico e comportamentale che qui ci interessa. Il corto circuito consisterebbe nel fatto che, individuando determinate "funzioni", si andrebbe alla ricerca di nessi fra "tratti" che verrebbero già interpretati come specifici *adattamenti*, e *problemi* altrettanto presupposti, di cui quegli adattamenti sarebbero la risposta evolutiva.

A un simile rischio procedurale o vizio formale ci si sottrae, a ben vedere, solo lasciando totalmente non pregiudicata sia l'interazione *funzionale*, che il tratto morfologico sarà chiamato a svolgere nel dispiegarsi dell'atto biologico, sia la stessa determinazione *formale* di quel tratto, per mantenersi invece ben saldi alla sola individuazione di quel tratto considerato per il suo significato nel farsi della struttura della forma vivente. Ciò significa che questo tratto potrà essere considerato secondo tre aspetti, e appunto 1) nella sua caratterizzazione sistemica-strutturale, 2) nella sua natura qualitativa, 3) nella sua rilevanza evolutiva intesa in senso specifico nel rapportarsi di filogenesi e ontogenesi, storia della vita e vincoli dello sviluppo.

A queste coordinate teoriche corrisponde, nella storia del pensiero morfologico, il concetto di omologia, la cui centralità nell'attuale dibattito evoluzionistico continua ad alimentarsi delle sue iniziali determinazioni, ben ancorate nella lezione di Goethe e di Richard Owen.

Ricordo la definizione canonica di *omologo*, che la biologia contemporanea continua a trarre dal glossario posto in coda alle *Lectures* del 1843 di Richard Owen ([1843]: 379) – «The same organ in different animals under every variety of form and function». Tale definizione accenna in modo più succinto ciò che la poco posteriore lezione *On the Nature of Limbs* ([1849]: 2) dispiega nella ricchezza delle sue implicazioni filosofiche, allorché Owen, prendendo a prestito il termine tedesco, spiega che l'omologia è quella *Bedeutung* essenziale di una *parte* «which it retains under every modification of size and form, and for whatever office such modifications may adapt it». Adattamenti funzionali

e vicenda delle forme appaiono cioè *secondari* rispetto al mantenimento di un'identità strutturale che permette comunque di indicare quel *tratto* come lo *stesso tratto*.

La natura sistemica del concetto di omologia permette anzitutto di operare nel modo più facile questa estensione dal primitivo campo "architettonico-anatomico" al più inclusivo riferimento a ogni genere di tratti (ivi compresi quelli psicologici e in specie le emozioni), ponendo come condizione per tale estensione appunto il riconoscimento stesso della natura sistemica del concetto. In altre parole, tratti omologhi a un certo livello descrittivo, poniamo quello genetico, possono dar luogo a tratti non-omologhi a un altro livello descrittivo, poniamo quello anatomico (come avviene nel caso dei geni omologhi *Pax-6* e *eyeless*, che danno luogo agli occhi non-omologhi di vertebrati e insetti). Viceversa tratti non omologhi a un determinato livello possono dar luogo a tratti omologhi a un altro livello (ad esempio modelli e fattori di sviluppo totalmente irrelati possono condurre comunque alla formazione di tratti omologhi, come nel caso delle dita umane e di quelle del pollo). Si tratta dunque di una lettura non deterministica nella costruzione della relazione fra i differenti livelli strutturali e gerarchici dell'organismo, che consente di intendere l'ordine delle strutture organiche come descrizione degli ordini del possibile. Dei vincoli (per così dire in negativo) e degli attrattori (in positivo) della trasformazione possibile.

In altre parole, come sottolinea Gerd Müller in uno studio dedicato all'omologia comportamentale (Müller [2001]: 133), gli omologhi «in quanto unità strutturali del fenotipo, si autonomizzano dai loro fondamenti molecolari, genetici ed embriologici, diventando essi stessi fattori di organizzazione dell'evoluzione morfologica». Piuttosto che presentarsi come il "risultato" di determinati programmi genetici, gli omologhi in questa visione guidano e vincolano la strutturazione dell'organismo vivente, fungono da «attrattori nel disegno evuzionistico del fenotipo, stabilizzano determinate combinazioni di caratteri, spesso prodotte per via epigenetica» (Müller 2001, pp. 133-134). Ben lontani dunque da ogni forma di determinismo genetico, vincolo e autonomia gerarchica interagiscono nella relazione fra omologie strutturali a tutti i livelli, dal morfologico-architettonico al comportamentale-cognitivo.

Omologie comportamentali/psicologiche non richiedono quindi omologie nelle strutture fisiologiche soggiacenti, né queste automaticamente necessitano e implicano quelle.

La prima evidente conseguenza di questo assetto teorico è che, a differenza di quanto a suo tempo teorizzato da etologi come Konrad Lorenz, e in modo differente dalla sociobiologia e dalla psicologia evuzionistica che ad essa fa riferimento, compor-

tamenti e categorie psicologiche sono da descrivere come risultato di una interazione complessa fra fattori interni ed esterni: si passa, per così dire, da un “esternalismo genecentrico” (dai problemi ambientali ai corrispondenti adattamenti modulari geneticamente fissati) a un peculiare “internalismo” qual è quello proprio della teoria della coevoluzione e della costruzione della nicchia ecologica. Come ricorda Marc Ereshefsky ([2009]: 663), «lo sviluppo non è la singola operazione di geni che interagiscono con risorse ambientali [...] ma una sequenza di interazioni che costruiscono sui prodotti di precedenti interazioni».

Ovviamente non è mia intenzione scendere qui su un terreno *empirico*, che richiederebbe strumenti di analisi totalmente differenti e differenti competenze, ma piuttosto interrogarmi da un punto di vista *metodologico* sul modo di pensare la questione dell’omologia in relazione all’emozione estetica. Proprio per questo faccio brevemente ritorno ai tre criteri d’identificazione dell’omologia che pocanzi ho provato a enunciare, rifacendomi del resto a un’ampia tradizione che, mediando e riformulando la definizione di Owen, fa capo almeno agli studi di Adolf Remane della metà del Novecento (Remane [1952]).

Se, infatti, definire due tratti, due caratteri, come *somiglianti nel senso dell’analogia* vuol dire rintracciare un principio funzionale che accomuni “cose” in sé altrimenti differenti (le ali di un aereo sono *analoghe* a quelle di un uccello), l’omologia riconosce invece l’identità e non la mera somiglianza di quei caratteri, di quelle “cose”, *sotto ogni varietà di forma e funzione*, e ciò appunto a partire dalla caratterizzazione sistemica-strutturale dello stesso omologo, dalla sua natura qualitativa, ossia in senso specifico dal suo essere vincolo della forma e insieme attrattore dell’innovazione possibile, e dalla sua rilevanza evolutiva, ormai da pensare non meramente come “continuità filogenetica”, ma appunto in quanto il sistema delle omologie morfologiche è in grado di fungere da spazio organizzativo del divenire.

Quel che si è detto sul carattere non deterministico della relazione fra i vari ordini gerarchici dell’organismo, dal livello genetico sino a quello comportamentale/psicologico, e che del resto giusto nel dibattito evoluzionistico su cognizione ed emozione gioca un ruolo significativo almeno a partire dalla contrapposizione fra l’innatismo di Lorenz e il modello sistemico di Lehrman (1953), diviene tanto più decisivo nel momento in cui si prendono in considerazione in termini di omologia sistemica le relazioni fra le categorie psicologiche, e ci si propone appunto di indagare se e quali di tali categorie, o ad esempio nello specifico di tali *tipi* di emozioni, stiano fra di loro nella storia della vita in

relazioni di omologia, e in che modo ciò valga nella morfologia della nostra dotazione psicologica e relazione affettiva e conoscitiva al mondo.

Se, come dice Gerd Müller ([2003]: 65), gli elementi omologhi diventano gli “attrattori”, gli elementi di organizzazione dell’evoluzione possibile, se, in altre parole, gli omologhi già stabilizzati «fungono da punti di accrescimento per i nuovi elementi che diventano parte» delle strutture in evoluzione, allora omologhi e non-omologhi fanno sistema insieme, diventano gli elementi costruttivi di un’interconnessione gerarchica non predeterminata geneticamente, ma tale da *stabilizzarsi* e cioè determinarsi di volta in volta sia formalmente che funzionalmente. L’innovazione possibile (la “generazione” di *non-omologhi*) risulterà allora dinamicamente canalizzata e “messa in forma” dalla rete di *omologie* che tesse l’unità dell’organismo.

Se così stanno le cose, allora, risultano riduttivi entrambi i corni dell’apparente dilemma: l’emozione estetica non si *quantifica* come un grado differente in un continuum comportamentale ed emotivo, né però si pone come una peculiarità umana, in maniera che risulterebbe in ultima analisi teoricamente opaca: l’emozione estetica è piuttosto da vedere e da attendere come il *novum* qualitativo nel sistema delle omologie.

Se l’adattazionismo della psicologia evoluzionistica di osservanza sociobiologica ci induce a parlare senz’altro di una eventuale “funzione estetica” delle emozioni, il pensiero morfologico ci guida piuttosto a interrogarci sulla *forma* dell’emozione estetica, ovvero sulla sua *Bedeutung* sistemica, per un verso, e sulla peculiarità dell’espressione, per l’altro. La caratterizzazione *qualitativa* del principio dell’omologia apre insomma, per questo riguardo, a un discorso sullo *stile* dell’emozione estetica. Fatto ancora più rilevante, se il primo tipo di considerazione conduce senz’altro a far risalire il comportamento estetico e l’emozione estetica a una qualche linea di derivazione filogenetica, in ultima analisi funzionalisticamente fondata (che tipo di “problema ancestrale” “risolve” il comportamento estetico o l’emozione estetica?), il pensiero morfologico individua invece nel sistema delle omologie formali che ordinano le categorie dell’emozione gli *attrattori* che guidano il prodursi dell’innovazione qualitativa, e individua nell’emozione estetica la *forma*, lo *stile espressivo* di tale innovazione qualitativa, che ne precede e anticipa l’effettivo dispiegarsi funzionale.

Bibliografia

Clark, J. A., 2010: *Relations of homology between higher cognitive emotions and basic emotions*, “Biology and Philosophy”, 25: 75-94.

- Darwin, Ch., 2007: *L'origine delle specie. Selezione naturale e lotta per l'esistenza* (1859), ed. it. Bollati Boringhieri, Torino.
- Desideri, F., 2011: *La percezione riflessa. Estetica e filosofia della mente*, Raffaello Cortina Editore, Milano.
- Ereshefsky, M., 2007: *Psychological categories as homologies: lessons from ethology*, "Biology and Philosophy", 22: 659-674.
- Ereshefsky, M., 2009: *Homology: Integrating Phylogeny and Development*, "Biological Theory", 4 (3): 225-229.
- Goethe, J. W. von, 2000^a: *Die Metamorphose der Pflanzen* (1790-1817), in Idem, *Werke, Hamburger Ausgabe*, Bd. 13, *Naturwissenschaftliche Schriften I*, Deutscher Taschenbuch Verlag, München.
- Griffiths, P. E., 1997: *What emotions really are: the problem of psychological categories*, University of Chicago Press, Chicago.
- Griffiths, P. E., 2003: "Basic emotions, complex emotions, machiavellian emotions", in A. Hatzimoysis (ed), *Philosophy and the emotions*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 39-67.
- Griffiths, P. E., 2004: "Towards a machiavellian theory of emotional appraisal", in P. Cruse, D. Evans (eds), *Emotion, evolution and rationality*, Oxford University Press, Oxford, pp. 89-105.
- Griffiths, P. E., 2006: *Function, Homology, and Character Individuation*, "Philosophy of Science", 73 (1): 1-25.
- Griffiths, P. E., 2007: *Evo-Devo Meets the Mind: Towards a developmental evolutionary psychology*, in R. Samson, R. N. Brandon, *Integrating Evolution and Development. From Theory to Practice*, The MIT Press, Cambridge, Mass.- London: 195-225.
- Haeckel, E., 1866^a: *Generelle Morphologie der Organismen*, vol. I, Georg Reimer, Berlin.
- Haeckel, E., 1866^b: *Generelle Morphologie der Organismen*, vol. II, Georg Reimer, Berlin.
- Jablonka, E., Lamb, M. J., 2005: *Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral and Symbolic Variation in the History of Life*, The MIT Press, Cambridge, Mass. – London.
- Laland, K. N., Odling-Smee, J., Feldman, M. W., 2001: *Cultural niche construction and human evolution*, "Journal of Evolutionary Biology", 14: 22-33.
- Love, A. C., 2003: *Evolutionary Morphology, Innovation, and the Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology*, "Biology and Philosophy", 18: 309-345.
- Love, A. C., 2006: *Evolutionary morphology and Evo-devo: Hierarchy and novelty*, "Theory in Biosciences", 124: 317-333.

- Love, A. C., 2007: *Functional homology and homology of function: biological concepts and philosophical consequences*, "Biology and Philosophy", 22: 691-708.
- Lorenz, K.,
- Lorenz, K., 1935: *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels*, in Idem, *Über tierisches und menschliches Verhalten*, Bd. I, Deutsche Buch-Gemeinschaft, Berlin-Darmstadt-Wien 1967: 95-228.
- Lorenz, K., 1950: *Ganzheit und Teil in der tierischen und menschlichen Gemeinschaft*, in Idem, *Über tierisches und menschliches Verhalten*, Bd. II, Deutsche Buch-Gemeinschaft, Berlin-Darmstadt-Wien 1967: 422-491.
- Lorenz, K., 1954: *Psychologie und Stammesgeschichte*, in Idem, *Über tierisches und menschliches Verhalten*, Bd. II, Deutsche Buch-Gemeinschaft, Berlin-Darmstadt-Wien 1967: 492-534.
- Lorenz, K., 1961: *Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens*, in Idem, *Über tierisches und menschliches Verhalten*, Bd. II, Deutsche Buch-Gemeinschaft, Berlin-Darmstadt-Wien 1967: 571-616.
- Lorenz, K., 1974: *Analogy as a source of knowledge*, "Science", 185: 229-234.
- Margulis, L., 1995: *Gaia is a tough bitch*, in J. Brockman (ed.), *The Third Culture*, Simon & Schuster, New York.
- Müller, G. B., 1990: *Developmental Mechanism at the Origin of Morphological Novelty: A Side-Effect Hypothesis*, in H. Nitecki (ed.), *Evolutionary Innovations*, University of Chicago Press, Chicago: 99-130.
- Müller, G. B., 2001: *Homologie und Analogie: Die vergleichende Grundlage von Morphologie und Ethologie*, in K. Kotschal, G. B. Müller, H. Winckler (eds.), *Konrad Lorenz und seine verhaltensbiologischen Konzepte aus heutiger Sicht*, Filander Verlag, Fürth: 127-137.
- Müller, G. B., 2003: *Homology: The Evolution of Morphological Organization*, in G. B. Müller, S. A. Newman (eds.), *Origination of Organismal Form. Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*, The MIT Press, Cambridge, Mass. – London: 51-69.
- Müller, G. B., 2010: *Epigenetic Innovation*, in M. Pigliucci, G. B. Müller (eds.), *Evolution. The Extended Synthesis*, The MIT Press, Cambridge, Mass. – London: 307-332.
- Müller, G. B., Newman, S. A. (eds.), 2003: *Origination of Organismal Form. Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*, The MIT Press, Cambridge, Mass. – London.
- Müller, G. B., Wagner, G., 1996: *Homology, Hox Genes, and Developmental Integration*, "American Zoologist", 36: 4-13.

- Newman, S. A., 2011: *The evolution of evolutionary mechanisms: a new perspective*, in G. Auletta, M. Leclerc, R. A. Martinez (eds.), *Biological evolution: facts and theories*, Gregorian & Biblical Press, Roma: 169-191.
- Odling-Smee, F. J., Laland, K. N., Feldman, M. W., 2003: *Niche Construction. The neglected Process in Evolution*, Princeton U. P., Princeton – Oxford.
- Oyama, S., Griffiths, P. E., Gray, R. D. (eds.), 2001: *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution*, The MIT Press, Cambridge, Mass. – London.
- Owen, R., 1843: *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the invertebrate Animals*, Longman, Brown, Green and Longmans, London.
- Owen, R., 1849: *On the Nature of Limbs*, John van Voorst, London.
- Pigliucci, M., Müller, G. B. (eds.), 2010, *Evolution. The Extended Synthesis*, The MIT Press, Cambridge, Mass. – London.
- Rasskin-Gutman, D., 2005: *Modularity: Jumping Forms within Morphospace*, in W. Callebaut, D. Rasskin-Gutman (eds.), *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*, The MIT Press, Cambridge, Mass. – London: 207-219.
- Remane, A., 1952: *Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*, Otto Koeltz, Königsstein.
- Riedl, R., 1975: *Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution*, Paul Parey, Hamburg – Berlin.
- Samson, R., Brandon, R. N. (eds.), 2007: *Integrating Evolution and Development. From Theory to Practice*, The MIT Press, Cambridge, Mass. – London.
- Schaeffer, J.-M., 2007: *La fin de l'exception humaine*, Gallimard, Paris.
- Schlosser, G., Wagner, G. P., 2004: *Modularity in development and evolution*, The University of Chicago Press, Chicago.
- Sterelny, K., 2001: *Niche Construction, Developmental Systems, and the Extended Replicator*, in S. Oyama, P. E. Griffiths, R. D. Gray (eds.), *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution*, The MIT Press, Cambridge, Mass. – London: 333-349.
- Tedesco, S., 2010: *Morfologia estetica*, "Aesthetica Preprint", 90, Centro Internazionale Studi di Estetica, Palermo.
- Tooby, J., Cosmides, L., 2001: *Does beauty build adapted minds? Toward an evolutionary theory of aesthetics, fiction and the arts*, "SubStance", 94/95, 30(1): 6-27.
- Wagner, G. P., 1989: *The biological homology concept*, "Annual Review of Ecology and Systematics", 20: 51-69.

- Weizsäcker, V. von, 1940: *Der Gestaltkreis. Theorie der Einheit von Wahrnehmen und Bewegen*, in Idem, *Gesammelte Schriften*, vol. 4, Suhrkamp, Frankfurt am Main 1997.
- Wenzel, J. W., 1992: *Behavioral homology and phylogeny*, "Annual Review of Ecological Systems", 23: 361-381.
- Wimsatt, W. C., 2002: *Generative Entrenchment and the Developmental Systems Approach to Evolutionary Processes*, in S. Oyama, P. E. Griffiths, R. D. Gray, (eds.), *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution*, The MIT Press, Cambridge, Mass. – London: 219-237.
- Wimsatt, W. C., 2007a: *Re-Engineering Philosophy for Limited Beings*, Harvard U. P., Cambridge, Mass. – London.
- Wimsatt, W. C., 2007b: *Echoes of Haeckel? Reentrenching Development in Evolution*, in M. D. Laubichler, J. Maienschein (eds.), *From Embriology to Evo-Devo: a History of Developmental Evolution*, The MIT Press, Cambridge, Mass. – London: 309-355.
- Wolfe, Ch., 2013: *The organism as ontological go-between: hybridity, boundaries and degrees of reality in its conceptual history*, in "Studies in Hist. and Phil. of Biol. & Biomed. Sci."
- Wouters, A., 2003: *Four notions of biological function*, "Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences", 34: 633-668.
- Wouters, A., 2005: *The Function Debate in Philosophy*, "Acta Biotheoretica", 53: 123-151.