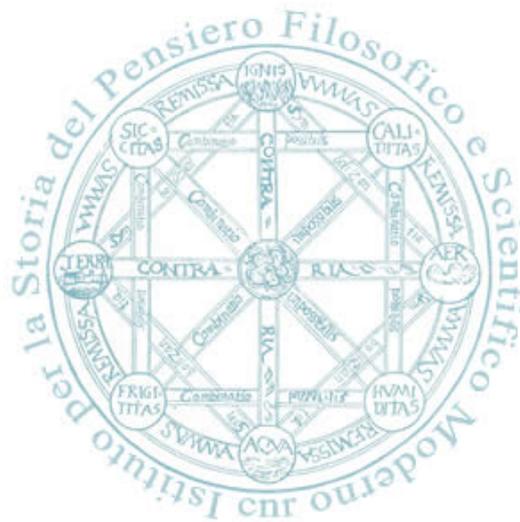


Silvia Caianiello

**Il ritorno dell'embriologia.  
Per una storiografia inversa del rapporto  
tra sviluppo ed evoluzione**



Citare come: S. Caianiello, *Il ritorno dell'embriologia. Per una storiografia inversa del rapporto tra sviluppo ed evoluzione*, in *Tavola rotonda virtuale a partire dal libro Una lunga pazienza cieca. Storia dell'evoluzionismo*, di G. Barsanti, a cura di S. Caianiello, in «Laboratorio dell'ISPf» ([www.ispf.cnr.it/ispf-lab](http://www.ispf.cnr.it/ispf-lab)), III, 2006, 2, ISSN 1824-9817, pp. 48-57. Il testo è protetto da copyright.

Dopo il celebre *Ontogeny and Phylogeny* di Gould del 1977, parlare del nesso tra sviluppo ed evoluzione, non ha davvero più bisogno di apologia<sup>1</sup>. Eppure, ricostruirne qui, per quanto rapidamente, alcuni snodi essenziali, rappresenta necessariamente un esercizio di quella che ho definito nel titolo “storiografia inversa”, in un senso che spero risulti ben distinto da quella *whig history*, rispetto alla quale ogni lettore delle prime pagine “metodologiche” del testo di Barsanti non potrà che diffidare immediatamente<sup>2</sup>. Se infatti è pernicioso ridurre la storia del pensiero scientifico (come qualsiasi altra storia) alla sequenza degli svolgimenti che hanno condotto ad uno stato attuale di cose, con il risultato di fingere la mimesi di una linearità mai esistita, è parimenti impossibile trascurare che ciò che rinnova la ricerca storica è il sorgere di nuove domande attuali, che nel rafforzarsi proiettano all’indietro la ricerca delle proprie radici – come per certi versi l’operazione stessa di Barsanti, nello scrivere una storia dell’*evoluzionismo*, egregiamente dimostra.

Così, non è oggi possibile parlare del nesso tra sviluppo ed evoluzione senza tenere presente il nuovo campo di studi costituito dalla “Evolutionary Developmental Biology” (Evo-Devo)<sup>3</sup>, che lo pone al centro delle sue ricerche. La nascita di questo campo è strettamente legata ai progressi della genetica dello sviluppo, e in particolare delle tecnologie biomolecolari che hanno consentito di isolare, sequenziare e clonare i geni dello sviluppo in organismi diversi. Queste pratiche hanno portato alla scoperta di varie famiglie di geni – dei quali i cosiddetti *Hox* sono i più famosi – che determinano la formazione del piano corporeo, e che sono risultati essere sorprendentemente *universali*, in quanto condivisi da organismi evolutivamente assai distanti. Ne risulta che l’enorme diversità biologica esistente deve essere stata costruita a partire dalla stessa “scatola degli attrezzi” genetica<sup>4</sup>; che la chiave della diversità non può più essere ricercata nella differenza tra singoli geni determinanti singoli tratti, quanto piuttosto nei meccanismi regolativi che inducono un diverso “wiring” di reti regolatorie genetiche in gran parte simili, coadiuvato da una serie di caratteristiche quali duplicazione genica e ridondanza, pleiotropia, multifunzionalità e cooptazione etc. E che, nel prodursi di questa diversità, le modificazioni nello sviluppo embrionale hanno un ruolo decisivo.

Ora, non v’è dubbio che, forse per la velocità stessa della sua affermazione, la letteratura della Evo-Devo sia percorsa da quell’esercizio che, con

<sup>1</sup> Cfr. S.J. Gould, *Ontogeny and Phylogeny*, London & Cambridge (Mass.), The Balknap Press, 1977, p. 2, dove raccontando le iniziali esitazioni ad affrontare un simile argomento, allora desueto, ricorda che «I soon decided that the subject needs no apology».

<sup>2</sup> H. Butterfield, *The Whig Interpretation of History*, London, 1931.

<sup>3</sup> La stabilizzazione del titolo “Evolutionary Developmental Biology” si deve a Brian K. Hall, dal testo omonimo del 1992; nel 1999, la “Society for Integrative and Comparative Biology” diede questo titolo ad una propria sezione.

<sup>4</sup> S.B. Carroll, *Infinite forme bellissime. La nuova scienza dell’Evo-Devo* (2005), Codice Edizioni, 2006.

Hobsbawm e Ranger, si potrebbe definire di “invenzione della tradizione”, che sembra innestare stimoli storiografici estremamente interessanti<sup>5</sup>.

Come ogni invenzione della tradizione che si rispetti, infatti, l'esigenza condivisa di questa letteratura – internamente non poco diversificata – sembra essere quella di distaccarsi dal passato recente, nella fattispecie dalla versione che si potrebbe definire “standard” della storia dell'evoluzionismo, della quale il grande “architetto” Ernst Mayr è stato uno dei principali fautori<sup>6</sup>. La storiografia “sintetica” viene percepita sempre più come una apologia del punto di vista della Sintesi Moderna, della quale risultano frattanto sempre più visibili le deficienze o le “incompletezze” – e, secondo alcuni, solo una “nuova sintesi” che tenga conto di Evo-Devo sarebbe in grado di correggerle<sup>7</sup>.

I più dibattuti tra i capisaldi della Sintesi Moderna sono la riconduzione della macroevoluzione ai meccanismi della microevoluzione; l'effettiva consistenza della pretesa, particolarmente estrema nelle frange più adattazioniste della Sintesi Moderna, di una “all-sufficiency” della selezione naturale (tema rispetto al quale i sottili distinguo presentati da Barsanti nella sua lettura di Darwin risultano non poco convergenti, se uno degli obiettivi è sottrarre Darwin dallo scomodo baldacchino in cui certa storiografia “sintetica” ha rischiato di relegarlo); l'importanza dei *constraints*, ossia dei vincoli architettonici interni – seppure applicati a livelli più “profondi” che la mera morfologia – nel limitare le possibilità effettive dell'evoluzione.

Ma soprattutto, il nuovo approccio Evo-Devo ha generato un lavoro di rivalutazione di molte tradizioni di ricerca che la Sintesi Moderna avrebbe trascurato o fortemente epurato, in particolare l'embriologia, la morfologia, la paleontologia e la genetica fisiologica; talvolta rinfrescando la reputazione di alcuni noti personaggi della storia della biologia. Uno dei casi più appariscenti è senz'altro quello di Etienne Geoffroy de Saint-Hilaire, che riporta una schiacciante vittoria postuma nel dibattito con Cuvier – i cui pesanti strali sulla teoria del piano unico di composizione

---

<sup>5</sup> Se il testo di Gould ne è in certo senso il capostipite, le ricostruzioni storiche contenute in alcuni testi basilari della Evo-Devo hanno contribuito a una nuova impostazione della storia dell'evoluzionismo (cfr. tra gli altri S.F. Gilbert, J. Opitz, R.A. Raff, *Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology*, in «Developmental Biology», 173, 1996, pp. 357-372; R.A. Raff, *The Shape of Life : Genes, Development, and the Evolution of Animal Form*, Chicago, University of Chicago Press, 1996; A. Love, *Evolutionary Morphology, Innovation, and the Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology*, in «Biology and Philosophy», 18, 2003, pp. 309-345; in italiano, cfr. A. Minelli, *Evo-Devo. Sei storie di numeri e di animali*, Roma, Nuova Argos Edizioni, 2004); fino al recente libro di R. Amundson (*The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought : Roots of Evo-Devo*, Cambridge University Press, 2005) che costituisce il primo tentativo di una sintesi storiografica generale.

<sup>6</sup> Amundson, *op. cit.*

<sup>7</sup> Esiste tuttavia una notevole differenziazione di posizioni anche tra gli autori citati; alcuni fautori di una continuità sostanziale con la Sintesi Moderna, come Carroll, altri assai meno continuisti.

hanno, come mostra Barsanti nella sua ricostruzione, tanto a lungo nuociuto alla causa dell'evoluzionismo in Francia. Nel 1996, De Robertis e Sasai hanno ripreso difatti l'idea di "common plan" dimostrando la fondatezza dell'omologia tra lato ventrale degli artropodi e lato dorsale dei vertebrati, e dando infine un nome al loro vagheggiato progenitore comune, "Urbilateria"<sup>8</sup>.

La nuova storia del nesso tra sviluppo ed evoluzione che emerge, se non proprio una storia "sbagliata" nel senso antikuhniano che Barsanti rivendica per il concetto di evoluzione, appare anch'essa fortemente intermittente, e altrettanto poco lineare.

La prima evidenza di questo nesso è in certo senso negativa, e Barsanti non manca di segnalarne i momenti salienti. L'accezione più antica del termine evoluzione, in età moderna, non indicava un processo filogenetico, bensì designava una precisa concezione dello sviluppo embrionale, quella preformista<sup>9</sup>. Questa identificazione rese inizialmente inutilizzabile il termine evoluzione per indicare il processo filogenetico quando esso cominciò ad essere inteso come trasformazione delle specie. Allo stesso tempo, come rimarca Barsanti, il superamento del preformismo nella teoria della generazione fu condizione necessaria – ancorché non sufficiente – per l'affermarsi delle prime ipotesi evoluzionistiche. Difatti, da quando lo sviluppo cominciò ad essere concepito in termini epigenetici – ossia come «venire in essere di nuova complessità di forma e funzione», e dunque come processo di «fresh creation of diversity»<sup>10</sup> – si posero le basi per un decisivo spostamento concettuale. L'affermarsi di una concezione epigenetica segnava infatti il superamento dei confini del modello "metamorfico" del cambiamento, sotteso alle pur potenti intuizioni di de Maillet come alle versioni temporalizzate della scala dell'essere. E Darwin per primo ammise, senza remore, che «embryology is to me by far the strongest single class of facts in favor of change of forms»<sup>11</sup>.

La storia del concetto (non ancora del termine) di evoluzione appare tuttavia inizialmente indipendente dal modello epigenista della generazione. Se si pensa al modello di evoluzione elaborato da Lamarck, la diversificazione non segue in nulla il modello spiccatamente "internalista" inscritto nello sviluppo epigenetico, ma è determinata integralmente dal «potere modificatore delle circostanze» ambientali. Ciò nonostante, anche volendo depotenziare, con Barsanti, l'autonomia del "cammino della natura",

---

<sup>8</sup> E.M. de Robertis -Y. Sasai, *A Common Plan for Dorsoventral Patterning in Bilateria*, in «Nature», 380 (1996), pp. 37-40.

<sup>9</sup> P.J. Bowler, *The Changing Meaning of "Evolution"*, in «Journal of the History of Ideas», XXXVI (1975) 1.

<sup>10</sup> J.S. Huxley - G. de Beer, *The Elements of Experimental Embryology*, Cambridge University Press, 1934, p. 1.

<sup>11</sup> Cfr. la lettera di Darwin a Asa Gray del 10 settembre 1860, cit. in Gould, *op. cit.*, p. 70.

l'evoluzione sembra trascorrere per Lamarck tendenzialmente (seppure in modo "irregolare") dalla «minore perfezione» degli organismi semplici alla «maggiore» di quelli più complessi e specializzati<sup>12</sup>. Se la definizione dei parametri per valutare la "perfezione" minore e maggiore in termini rispettivamente di semplicità (e ripetizione di parti eguali) e "complicazione" (loro differenziazione e specializzazione) risale a Buffon<sup>13</sup>, tuttavia è Lamarck che introduce, per definire la "complicazione" caratteristica del vivente, l'idea ed il termine di eterogeneità riferito alle sue parti componenti<sup>14</sup>.

Frattanto, all'interno del partito epigenista si situa, tra fine '700 e inizio '800, la svolta che determinò la nascita dell'embriologia scientifica, che ebbe protagonisti come C.F. Wolff, Pander e von Baer<sup>15</sup>.

Una ventina d'anni dopo la *Philosophie zoologique* di Lamarck, von Baer utilizzerà di nuovo il termine "eterogeneo" ma applicandolo al processo embriologico, come quel processo per cui «da un omogeneo, comune si forma gradatamente un eterogeneo e speciale»<sup>16</sup>. La *Entwicklung* cui si riferisce la *Entwicklungsgeschichte der Thiere* di von Baer designa esclusivamente l'ontogenesi, e la crescita di diversità è contemplata come un processo discendente, che muove dall'omogeneità e generalità del tipo verso l'individualità della singola specie. Von Baer, pur registrando l'estrema variabilità soprattutto delle prime fasi dello sviluppo embrionale, non attesta deviazioni corrispondenti negli adulti che ne derivano, e dunque la forza di questa variabilità gli appare piuttosto prova dell'esistenza di un principio teleologico direttivo dello sviluppo, garante dell'identità biologica<sup>17</sup>.

La nuova concezione dello sviluppo, tuttavia, non si limita ad aprire la strada al percorso che porta "dallo sviluppo all'evoluzione"<sup>18</sup>, facilita anche

---

<sup>12</sup> J.B. Lamarck, *Filosofia zoologica* (1809), a cura di G. Barsanti, La Nuova Italia, Firenze, 1976, p. 146

<sup>13</sup> Ivi, pp. 66-67; G. Buffon, *Histoire naturelle, générale et particulière*, T. II: *Histoire générale des animaux*, cap. 2 pp. 47-48.

<sup>14</sup> J.B. Lamarck, *Philosophie zoologique*, Paris, Dentu, 1809, vol. I, pp. 378 ss.

<sup>15</sup> Sul significato di von Baer e delle sue leggi in relazione al rapporto tra sviluppo ed evoluzione, cfr. Gould, *op. cit.*; un certo ridimensionamento del ruolo di von Baer rispetto alla nascita di una embriologia evoluzionistica si trova invece in Amundson, *op. cit.* Di recente S. Schmitt si è soffermato su Pander da una prospettiva simile: *Christian Heinrich Pander (1794-1865): du développement à l'évolution*, in «Bulletin d'histoire et d'epistemologie des sciences de la vie», 9 (2002) 2. Per una ricostruzione estensiva di questo periodo della embriologia tedesca cfr. F.B. Churchill, *The Rise of Classical Descriptive Embryology*, in *A Conceptual History of Modern Embriology*, a cura di S.F. Gilbert, Baltimore, John Hopkins University Press, 1991.

<sup>16</sup> K.E. von Baer, *Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion* (1828), rist. anast. a cura di O. Breidbach, Hildesheim-, Olms-Weidmann, 1999, p. 153.

<sup>17</sup> Ivi, pp. 417-418.

<sup>18</sup> G. Canguilhem, G. Lapassade, J. Piquemal, J. Ullmann, *Du Développement à l'Evolution au XIXe siècle*, Paris, PUF, 1962.

l'instaurarsi tra i due termini di una pericolosa analogia. Ora che entrambe descrivono «il cambiamento morfologico nel tempo»<sup>19</sup>, un processo appunto di «creazione di diversità», la tentazione sembra insorgere di sussumerle sotto un modello unitario. Herbert Spencer, cui si ascrive l'introduzione del termine evoluzione in senso pienamente trasformistico, è insieme il testimone di questa tentazione e l'artefice del suo superamento. Come ha mostrato Bowler, Spencer si accorge infatti ad un certo punto che il concetto di evoluzione che è venuto elaborando non è più coestensivo con lo sviluppo epigenetico. Di comune, tra i due processi, c'è ormai solo la crescita di eterogeneità; ma obiettivi ed esiti sono divergenti. Lo sviluppo è un processo predeterminato in ogni dettaglio per riconfermare la stabilità della forma, l'evoluzione è produzione di una diversità attraverso l'adattamento, anche se ancora non si sgancia dall'idea di una tendenziale complessificazione<sup>20</sup>. Si riconferma, così, una differenza di natura non diversa da quella recentemente ribadita da uno dei maggiori teorici di Evo-Devo per marcare la distanza dalla trappola analogica in cui si dibatté il pensiero ottocentesco: «lo sviluppo è geneticamente programmato e ciclico. L'evoluzione non è programmata ed è contingente»<sup>21</sup>.

Ma la via che conduce più direttamente alla riflessione contemporanea sul rapporto tra sviluppo ed evoluzione, nel bene come nel male, non passa tanto per Spencer, quanto per Ernst Haeckel, nel quale evoluzione è usato in totale sinonimia con sviluppo, nella designazione unitaria di *Entwicklung*<sup>22</sup>. In Haeckel ha luogo una sorta di inversione delle parti; non è più lo sviluppo ad essere modello per l'evoluzione, ma invece la filogenesi ad essere «causa meccanica» della ontogenesi<sup>23</sup>. La sua versione meccanicistica della teoria della ricapitolazione, che la eleverà a «legge biogenetica fondamentale», pone tra ontogenesi e filogenesi solo una differenza di scala temporale, ed anzi «la *Entwicklungsgeschichte* individuale o ontogenesi è la ricapitolazione abbreviata e accelerata (*kurze und schnelle*) della filogenesi, condizionata dalle funzioni fisiologiche dell'eredità (riproduzione) e dell'adattamento (nutrizione)»<sup>24</sup>.

<sup>19</sup> R.A. Raff, *Evo-Devo: The Evolution of a New Discipline*, in «Nature Reviews Genetics», 74 (2000) 1.

<sup>20</sup> Bowler, *op. cit.*, pp. 108 ss.

<sup>21</sup> Raff, *op. cit.*

<sup>22</sup> U. Hoßfeld, L. Olsson, *The Road from Haeckel: The Jena Tradition in Evolutionary Morphology and the Origins of "Evo-Devo"*, in «Biology and Philosophy», 18, 2003 pp. 287.

<sup>23</sup> E. Haeckel, *Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen*, Engelmann, Leipzig, 1874, p.5. Sia "filogenesi" che "ontogenesi" sono conii di Haeckel.

<sup>24</sup> E. Haeckel, *Generelle Morphologie der Organismen*, Berlin, Reimer, 1866, vol. II, p. 300 (in questo testo Haeckel ancora non utilizza i concetti di cenogenesi e palingenesi). Una formulazione lievemente più articolata si ha in Haeckel, *Die natürliche Schöpfungsgeschichte*, Berlin, Reimer, 1868, I Vortrag.

Forse, una delle ragioni del fascino della legge biogenetica fondamentale di Haeckel, sta proprio nel rendere ragione del determinismo dello sviluppo embrionale. Ma coerentemente con la tesi che la filogenesi determina l'ontogenesi, Haeckel tende a ritenere che i caratteri modificati appaiano negli stadi finali dello sviluppo<sup>25</sup>. Un'idea che in realtà concorda con il modello embriologico di von Baer, ed anzi si potrebbe dire che è l'unico punto in cui concorda effettivamente; non solo perché come già ricordato il modello di von Baer è discendente e intende spiegare solo la formazione dell'individualità biologica dalla generalità del tipo; ma anche perché la versione di von Baer riscontra affinità all'interno del tipo solo tra corrispettivi stadi embrionali delle varie specie, e in nessun modo tra stadi embrionali dell'uno e stadi adulti di un altro, come per lo più in Haeckel.

La critica di von Baer alla teoria della ricapitolazione di Meckel-Serres poggia così su due argomenti distinti e coerenti: il rifiuto dell'evoluzione e il rifiuto dell'idea che date specie ne ricapitolino altre, costituendo rispetto ad esse fasi ulteriori del progresso filogenetico. Ma in età darwiniana sarà la versione dilatata filogeneticamente del modello di von Baer, che eleva a principio la comparazione tra le sole forme embrionali, a risultare vincente, e Darwin utilizzerà le affinità tra i percorsi dello sviluppo attestata dall'embriologia comparata come prova di una discendenza comune inscritta nelle fasi embrionali delle diverse specie. Le affinità nello sviluppo embrionale, che per von Baer non facevano che corroborare l'unità di tipo, diverranno in Darwin la prova (ed anzi la «più forte classe di fatti in favore») della discendenza di determinate specie da un progenitore comune.

L'importanza di Haeckel sta però nella sanzione di un principio, più che negli esiti che la sua applicazione conosce nel suo pensiero; ossia che il nesso tra ontogenesi e filogenesi «non sia di natura esteriore, superficiale, ma assai profonda, *causale*»<sup>26</sup>. Molto più, dunque, di una mera *prova* dell'avvenuta evoluzione, è racchiuso nell'idea che «tra le due serie della

---

<sup>25</sup> Ivi, p. 298: «nel corso dello sviluppo individuale i caratteri ereditari nel complesso compaiono prima di quelli adattati, e quanto più precocemente un carattere determinato compare nell'ontogenesi, tanto più indietro si trova il tempo in cui fu ereditato dagli antenati, e tanto più significativo è il suo valore morfologico». In questo testo però tale affermazione si trova enumerata in una serie di tesi sull'ontogenesi, e non ha nessun modo la drammaticità di una legge universale, con la quale è stata successivamente recepita. Per una lettura più cauta e filologica della fisionomia e della portata della ricapitolazione in Haeckel, cfr. M.K. Richardson, G. Keuck, *Haeckel's ABC of Evolution and Development*, in «Biological Reviews», 2002, 77, pp. 495-528.

<sup>26</sup> E. Haeckel, *Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen*, Engelmann, Leipzig 1874, p. 6.

*Entwicklung* organica, l'ontogenesi dell'individuo e la filogenesi della specie cui questo appartiene, intercorra il più stretto nesso causale»<sup>27</sup>.

Per Haeckel, la filogenesi si rispecchierebbe soltanto nella ricapitolazione cosiddetta *palingenetica*, che tende a conservare la storia ancestrale; accorciamenti, accelerazioni ed altre variazioni/adattamenti (termini in Haeckel sinonimi) che avvengono anche negli stadi embrionali precoci rispondendo a pressioni ambientali sono invece fenomeni *cenogenetici*, distorsioni quasi necessarie della linearità tendenziale della ricapitolazione, che osservano tuttavia il vincolo (filogenetico) iscritto nelle leggi della omotopia e cronotopia<sup>28</sup>. Dunque la variazione è accreditata anche nelle fasi precoci dello sviluppo, ma considerata qui piuttosto alla stregua di una perturbazione ambientale che contraffà il percorso lineare della ricapitolazione – e non come meccanismo propulsivo dell'evoluzione<sup>29</sup>.

Ma pur con questa distinzione normativa, le variazioni precoci vengono dotate di un preciso significato causale, ossia della capacità di modificare e determinare le modificazioni evolutive: la modificazione cenogenetica delle sequenze dello sviluppo anticipa pur sempre il concetto di eterocronia, successivamente notevolmente ampliato e modificato<sup>30</sup>. La potenza euristica di questi principi sarà tuttavia esplicita in tutta la sua pienezza solo con il ribaltamento della legge biogenetica ad opera di Garstang nel 1922. Non solo l'idea di una ricapitolazione di forme adulte di organismi progenitori negli sviluppi embrionali dei discendenti viene confutata, riprendendo in chiave evoluzionistica la teoria di von Baer; ma, alla tesi che l'ontogenesi ricapitola la filogenesi, si ribatte decisamente che, piuttosto, *la crea*<sup>31</sup>.

Uno degli assunti in cui convergono le diverse ricostruzioni “inverse” della storia della Evo-Devo è nel sancire un punto di svolta nel divergere di sviluppo e evoluzione nella figura di Thomas Hunt Morgan. Nella teoria cromosomica dell'eredità avrebbe luogo una scotomizzazione del nesso portante tra ereditarietà e sviluppo; laddove da Darwin fino a Weismann

<sup>27</sup> Haeckel, *Die natürliche Schöpfungsgeschichte*, cit. La natura causale dell'ontogenesi sulla filogenesi era stata sostenuta da F. Müller in *Für Darwin*, 1864, cui Haeckel fa diretto riferimento; cfr. Hoßfeld e Olsson, *op. cit.*, p. 289.

<sup>28</sup> Ivi, 9. Vortrag; “leggi fondamentali” dell'ontogenesi, esse prescrivono che le diverse conformazioni si succedono nello sviluppo sempre nello stesso ordine e che le modificazioni insorgono sempre negli stessi luoghi anatomici.

<sup>29</sup> E. Haeckel, *Die Welträthsel. Gemeinverständliche Studien über Monistische Philosophie*, Stuttgart, 1899, cap. 8: «negli uomini come in tutti gli animali e piante superiori nel corso dei milioni di anni filetici si sono formate perturbazioni o *cenogenesi* così considerevoli, che a causa di ciò la pura immagine della *palingenesi* o del “compendio storico” è stata fortemente inquinata e appare trasformata. Mentre da una parte la ricapitolazione *palingenetica* resta conservata a causa delle leggi dell'omotopia e cronotopia, essa dall'altra parte è modificata *cenogeneticamente* dalle leggi dell'eredità accorciata e semplificata».

<sup>30</sup> Cfr. de Beer, *op. cit.* e Gould, *op. cit.*

<sup>31</sup> W. Garstang, *The Theory of Recapitulation: A Critical Restatement of the Biogenetic Law*, in «Journal of the Linnaean Society» (Zoology), 1922, p. 81.

l'ereditarietà sarebbe ancora compresa come un processo contestualizzato nello sviluppo<sup>32</sup>. Di contro, è la genetica della trasmissione – e poi popolazionele – a divenire l'unica prospettiva in grado di rendere conto dell'eredità; ossia, la genetica “genocentrica” su cui poggia gran parte dell'edificio della Sintesi Moderna.

Se è indubbio che le decisive scoperte dell'embriologia sperimentale negli anni Venti del '900 (come la teoria dei campi morfogenetici di Spemann, Mangold, Hofreiter, Weiss) rimasero estrinseche se non apertamente opposte agli sviluppi genocentrici della genetica contemporanea, solo la genetica dello sviluppo, nata dalla riunificazione tra la tradizione embriologica e quella genetica, rese possibile una nuova impostazione del nesso tra sviluppo ed evoluzione. Negli anni Trenta, scienziati come Glueckschön-Schoenheimer, Waddington, e a modo suo Goldschmidt, portarono a termine la transizione tra genetica fisiologica e genetica dello sviluppo, abbandonando l'obiettivo – allora infruttuoso – di un isolamento biochimico degli induttori<sup>33</sup>.

Fu in questo mutato quadro concettuale, in particolare basandosi sul concetto di “rate genes” coniato da Goldschmidt, che Gavin de Beer poté formulare una interpretazione genetica delle eterocronie, perseguendo l'obiettivo di una conciliazione tra la Sintesi Moderna e la tradizione dell'embriologia evoluzionistica<sup>34</sup>.

Un altro decisivo punto di svolta si ebbe con la biologia molecolare, in particolare con la scoperta della regolazione genica da parte di Jacob e Monod, che infine risolse il cosiddetto “paradosso dell'equivalenza nucleare” (o “Lillie's Paradox”), ed aprì così una prospettiva inedita sulla dinamica della differenziazione cellulare<sup>35</sup>.

La svolta nella concezione del gene operata dalla biologia molecolare fu il presupposto a partire dal quale fu possibile identificare, negli anni '70 e '80, i geni regolatori che controllano nello sviluppo la costituzione dell'architettura corporea. Dunque la genetica che sta alla base di Evo-Devo non è più quella che intende il gene come «motore immoto dell'organismo»<sup>36</sup>; appare infatti più vicina a quella che Waddington definì

---

<sup>32</sup> Amundson, *op. cit.*; R.G. Winther, *Darwin on Variation and Heredity*, in « Journal of the History of Biology», 33 (2000) 3.

<sup>33</sup> S.F. Gilbert, *Induction and the Origins of Developmental Genetics*, in *A Conceptual History of Modern Embriology*, cit..

<sup>34</sup> G. de Beer, *Embryos and Ancestors*, Oxford, Clarendon Press, 1951.

<sup>35</sup> Cfr. J. Sapp, *Beyond the Gene: Cytoplasmic Inheritance and the Struggle for Authority in Genetics*, New York-Oxford, Oxford University Press, 1987; R.M. Burian, *Lillie's Paradox-or Some Hazards of Cellular Geography*, in *Epistemological Essays on Development, Evolution, and Genetics*, Cambridge University Press, 2005; M. Morange, *À l'origine de la synthèse entre évolution et développement : le modèle de l'opéron*, in «Bulletin d'Histoire et d'Epistemologie des Sciences de la Vie», 9 (2002) 2.

<sup>36</sup> S.F. Gilbert, S. Sarkar, *Embracing Complexity: Organicism for the 21st Century*, in «Developmental Dynamics», 219, 2000.

nel 1947 una «sociologia dei geni», che a un atomismo genocentrico<sup>37</sup>. Essa tende ad assumere come unità di evoluzione, piuttosto che i singoli geni, delle organizzazioni modulari, caratterizzate da una intensa interazione reciproca tra i componenti, ma anche da una spiccata autonomia. Tali potrebbero essere considerate le reti regolatorie genetiche, ma il modello appare estrapolabile a livelli superiori (moduli cellulari, ad es., nell'ambito dei quali si recupererebbe il concetto di campo morfogenetico; ma anche moduli anatomici, che costituirebbe l'evoluzione del concetto di "carattere", e forse ancora oltre<sup>38</sup>). Le modificazioni che in tali moduli possono aver luogo non influenzerebbero, e non potrebbero così danneggiare, la stabilità dell'intero organismo. Questa chiave modulare spiegherebbe la possibilità e la sostenibilità di modificazioni importanti, irriducibili alla prospettiva gradualista adottata dalla Sintesi Moderna, conferendo al concetto di innovazione evolutiva una autonomia rispetto alla semplice variazioni ricombinatoria<sup>39</sup>; e difatti anche l'origine della differenziazioni tra i grandi *taxa* appare facilmente riconducibile a modificazioni precoci nello sviluppo dell'architettura del piano corporeo. I "mostri speranzosi" emersi da queste modificazioni modulari avrebbero una *chance* di sopravvivere molto superiore a quella immaginabile in organismi intesi come una combinazione casuale di tratti determinati da singoli geni. Da questo scenario emergono nuove proposte teoriche che collegano livello microevolutivo e macroevolutivo, e non di rado convergono nel sottrarre gradi di libertà alla casualità dell'evoluzione, specialmente in relazione agli organismi più complessi<sup>40</sup>.

<sup>37</sup> C.H. Waddington, *Organisers and Genes*, Cambridge: Cambridge University Press, 1947, p. 224: «It is impossible to give a full picture of the processes of cellular differentiation in terms of single genes, any more one can explain politics in terms of individual psychology. For the latter we need social psychology. For differentiation we need what might almost be called the sociology of genes».

<sup>38</sup> Gilbert - Opitz - Raff, *op. cit.*; G.P. Wagner, *Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity*, in «*American Zoologist*» 36 (1996) 1, parla di «modular units of evolutionary transformation» del fenotipo; P.E. Griffiths, *Evo-Devo Meets the Mind: Towards a Developmental Evolutionary Psychology*, in *Integrating Evolution and Development*, a cura di R. Brandon and R. Sansom, Cambridge, MIT Press, in corso di stampa.

<sup>39</sup> Cfr. S.A. Newman, G.B. Müller, *Epigenetic Mechanisms of Character Origination*, in «*Journal of Experimental Zoology*», 288B, 2000, pp. 304–317, e A. Minelli, G. Fusco, *Conserved Versus Innovative Features in Animal Body Organization*, in «*Journal of Experimental Zoology*», 304B, 2005, pp. 520–525.

<sup>40</sup> È il caso della proposta di I. Salazar-Ciudad e J. Jernvall, *Graduality and Innovation in the Evolution of Complex Phenotypes: Insights From Development*, in «*Journal of Experimental Zoology*», 304B, 2005), pp. 619–631, che sostengono la probabilità assai maggiore di una evoluzione punteggiata relativamente ai fenotipi complessi; e per certi versi anche del "transitionism" proposto da D. Duboule e A.S. Wilkins, *The Evolution of 'Bricolage'*, in «*Trends in Genetics*» 14, 1998, pp. 54-59, secondo il quale «evolution is neither inherently gradualistic nor punctuational but progresses from one extreme to the other»; la complessità crescente nelle reti genetiche regolatorie, derivata dalla crescente

La prospettiva popolazionale, per la quale la genesi delle modificazioni evolutive dipende da una “sostituzione allelica graduale”, determinata dalla pressione selettiva operante su di una popolazione, non viene desautorata, ma notevolmente complicata dall'approccio Evo-Devo. Ulteriori vincoli, oltre quelli impliciti in una «selezione onnipotente che opera su variazione generata casualmente»<sup>41</sup>, sembrano imporsi all'attenzione, vincoli che approfondiscono la conoscenza della variazione e delle sue leggi, sulle quali la «nostra ignoranza», per parafrasare Darwin, era forse ancora «profonda»<sup>42</sup>.

---

multifunzionalità, renderebbe sempre meno probabili le cooptazioni di geni per nuove funzioni. Gli organismi più complessi e “canalizzati” tenderebbero così a essere più resistenti alle perturbazioni sia genetiche che ambientali. La riduzione delle variazioni possibili negli organismi complessi che risulta da questa prospettiva ha delle suggestive assonanze con l'ologenesi di Daniele Rosa, anche se naturalmente l'esito è diverso, determinando non la fine delle trasformazioni evolutive, ma solo il loro divenire tanto più “punteggiate” quanto più complessi sono gli organismi.

<sup>41</sup> Raff, *The Shape of Life*, cit.

<sup>42</sup> Ch. Darwin, *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, London 1859, p. 167: «Our ignorance of the laws of variation is profound».