

La teoria dell'evoluzione oggi: la riscoperta del pluralismo darwiniano

Telmo Pievani

Università degli studi di Milano Bicocca

telmo.pievani@unimib.it

Abstract

La teoria dell'evoluzione è rappresentata oggi da un programma di ricerca composito, dotato di un "nucleo" centrale neodarwiniano esteso e di una "cintura" di assunzioni ausiliarie in via di affinamento. Darwin non sapeva cosa fosse un gene e aveva un'idea dei meccanismi di ereditarietà che si rivelerà poi scorretta, ma aveva capito che all'interno delle popolazioni vi è una continua produzione di diversità ereditaria e che questa diversità viene sottoposta al filtro della selezione: è il nocciolo esplicativo ancora oggi al centro del programma di ricerca evuzionista e fuso insieme alla biologia molecolare nella cosiddetta "Sintesi Moderna". Oggi a quel nucleo vanno aggiunti altri "motori" di cambiamento, come la deriva genetica, la migrazione e il complesso dei fenomeni macroevolutivi che si manifestano su larga scala. Anche le assunzioni ausiliarie della Sintesi Moderna - relative ai ritmi, ai livelli e ai vincoli dell'evoluzione - sono in corso di trasformazione e stanno transitando verso una forma più pluralista che potremmo abbozzare come "nuova sintesi". Gli sviluppi della genomica evuzionistica, della biologia evolutiva dello sviluppo e della paleoantropologia possono essere efficacemente inquadrati in questa cornice. Ne risulta che è infondato parlare di più teorie dell'evoluzione o di un superamento dell'impianto esplicativo neodarwiniano. Si prefigura piuttosto la corroborazione di quella visione del processo evuzionistico che Stephen J. Gould aveva definito in modo suggestivo come "darwinismo esteso" o "pluralismo darwiniano".

We would like to present here a supposed extension of the neo-darwinian structure of the theory of evolution. This structure is well represented as a progressive "Scientific Research Program", according to Imre Lakatos' standard definition. We currently see an extended neo-darwinian core (variation, natural selection, genetic drift, migration and macro-evolutionary effects), surrounded by a protective belt of auxiliary assumptions. Our hypothesis is that these assumptions are passing from a restrictive frame (gradualism, geno-centric view, adaptationism) to a pluralistic frame (multiple patterns about rhythms, units and factors of biological evolution). The new branching pattern of hominid evolution and "Evo-Devo" are two good case-studies for this hypothesis in philosophy of biology.

Con il presente contributo¹ vorrei evidenziare due aspetti apparentemente contraddittori, ma in realtà assai fecondi, del programma di ricerca evolucionistico contemporaneo: da una parte, la sua intrinseca coerenza attorno ad alcuni principi universalmente accettati dalla comunità scientifica e consolidatisi attorno all'originario nucleo esplicativo darwiniano; dall'altra, l'architettura versatile del programma di ricerca, che ha saputo negli ultimi decenni espandersi, aggiornarsi e rinnovarsi profondamente, in particolare indebolendo alcuni principi epistemologici piuttosto rigidi che ne avevano limitato la capacità descrittiva e sostituendoli con una visione più pluralistica circa i ritmi del cambiamento evolutivo, le unità effettive di evoluzione e i fattori che producono fitness.

Il quadrimotore dell'evoluzione

Sono rare le scoperte scientifiche che possono vantare una portata intellettuale tanto ampia quanto quella dell'evoluzione biologica. Tutti gli esseri viventi, nessuno escluso, sono legati fra loro da una relazione di parentela. Una robusta ragnatela di connessioni unisce le pur diversissime forme di vita che abitano la Terra. L'insieme di questi legami genera un tessuto riconoscibile, una trama il cui ordine è dettato da un principio in sé molto semplice: la storia. Un filo ininterrotto di discendenza si snoda attraverso i milioni di ramoscelli che compongono l'albero della vita. Una gran parte di essi si sono già interrotti e non torneranno mai più, altri compongono invece l'attuale biodiversità terrestre. Questa realtà stupefacente è l'"evoluzione".

Gli scienziati hanno individuato finora una serie di fattori, di leggi e di pattern che possono rendere conto dei fenomeni evolutivi in modo coerente. Questa spiegazione scientifica dei processi di trasformazione degli esseri viventi è stata formulata per la prima volta in modo sistematico dal naturalista inglese Charles Darwin nel 1859. E' un'idea potente e affascinante: tutti gli organismi sono legati da una relazione di discendenza biologica, essendosi modificati nel corso del tempo a partire da un antenato comune in virtù di una molteplicità di meccanismi, il più importante dei quali è la selezione naturale.

La teoria dell'evoluzione è in qualche modo la prima "scienza della storia naturale". La sua fecondità euristica è così grande da riunire, a un secolo e mezzo dalla sua enunciazione, competenze disciplinari diversissime: l'evoluzione può essere vista all'opera dai geologi e dai paleontologi che studiano fossili e stratigrafie su larga scala; dagli ecologi che studiano la biodiversità negli ecosistemi e la distribuzione delle specie; da zoologi, botanici, etologi e naturalisti di ogni estrazione; ma anche dai biologi molecolari che studiano in laboratorio i geni e le componenti microscopiche della vita.

¹ Il presente testo è una rielaborazione da: Accademia Nazionale dei Lincei - Anno CDV – 2008, XXXIV Seminario su *Evoluzione biologica e i grandi problemi della biologia*, "L'eredità di Darwin", Roma, 2008, pp. 303-318.

La teoria dell'evoluzione rappresenta dunque per le scienze della vita una sorta di cornice di riferimento unitaria, un “collante” molto efficace per riunire in un quadro esplicativo affidabile fenomeni molto diversi fra loro come l'estinzione dei dinosauri e la resistenza ai pesticidi. Certo, l'evoluzione è un insieme di processi che non può essere descritto soltanto attraverso semplici equazioni, perché ha a che fare con l'irreversibilità e l'imprevedibilità storiche, con l'unicità degli individui, con regole e modelli di comportamento che spesso hanno una validità solo locale. In biologia raramente la scoperta di un'eccezione alle regole significa che dobbiamo buttare a mare la teoria precedente. Nonostante ciò, l'evoluzione possiede un corpus di meccanismi coerenti fra loro e può essere descritta anche da modelli matematici sofisticati. Inoltre, ha un motore di fondo, una sorta di “basso continuo”, che possiamo considerare come la sua legge più generale e centrale: la selezione naturale (Ridley, 2004; Futuyma, 2005).

Il “nucleo darwiniano” fondamentale su cui poggia ancora oggi l'intera architettura consta di tre principi ampiamente osservati e documentati in natura: 1) la nascita continua di variazione, di novità, di singolarità; 2) l'ereditarietà di queste variazioni individuali, che tendono a trasmettersi di generazione in generazione; 3) l'azione della selezione naturale su queste varietà ereditarie, che attraverso la sopravvivenza differenziale dei portatori di mutazioni vantaggiose fa sì che alcune varianti si diffondano nelle popolazioni più di altre, generando sul lungo periodo l'incessante lavoro di trasformazione delle specie (Maynard Smith, 1975; Mayr, 1991, 2001). Sorgenti di variazione, ereditarietà e selezione rappresentano il nocciolo tripartito dell'evoluzione. Il consenso della comunità scientifica internazionale è che non esista attualmente alcuna spiegazione evolucionistica che possa prescindere da questo meccanismo demografico, automatico e cumulativo né che sia in grado di dar conto degli stessi fenomeni attraverso modalità alternative: questo, e non altri, è il motivo preciso e pragmatico per cui ancora oggi possiamo legittimamente definire “darwiniana” la teoria dell'evoluzione.

Una volta colto nella sua centralità il nucleo darwiniano della teoria, occorre però notare che Darwin non poteva conoscere al suo tempo una serie di fattori oggi ritenuti importanti per comprendere l'evoluzione. La sua formulazione originaria, che poggiava su una teoria scorretta dell'ereditarietà, è stata ovviamente integrata, rivista ed estesa al fine di rendere la teoria dell'evoluzione più realistica e comprensiva. Nel secolo scorso sono nate intere discipline biologiche, come la genetica delle popolazioni, e il passaggio al nuovo millennio è stato scandito dai successi della genomica. Oggi stiamo indagando nel dettaglio fenomeni come la deriva genetica, l'ibridazione, la regolazione genica dello sviluppo. Abbiamo capito meglio i differenti meccanismi che producono la separazione di nuove specie nei contesti geografici. Abbiamo classificato molti altri processi su larga scala - come le migrazioni, le estinzioni di massa e i grandi avvicendamenti di specie - che hanno avuto un ruolo decisivo nel plasmare la storia naturale (Eldredge, 1999). Per altri frangenti interessanti di questa storia

non abbiamo ancora una spiegazione soddisfacente e le controversie fra ipotesi contrastanti non hanno ancora trovato una soluzione, segno che l'evoluzione è un campo di studi aperto, una scienza giovane in rapida trasformazione, dove molto resta da scoprire e dove non mancano continue sorprese e revisioni.

Per usare una metafora², l'evoluzione può essere rappresentata come un moderno velivolo quadrimotore: per prendere slancio e staccarsi da terra l'evoluzione deve far funzionare bene il motore della variazione, il motore della selezione, il motore della speciazione e della deriva, ma anche il motore dei processi ecologici su larga scala. Non è necessario che i quattro propulsori funzionino sempre in sincronia e con la stessa frequenza di giri, ma è dal gioco delle loro spinte che derivano la diversità e la complessità delle forme e degli adattamenti che ammiriamo nel mondo naturale, dall'Antartide alla giungla amazzonica, dalle steppe asiatiche alle foreste nordamericane.

La specie umana non fa eccezione al cospetto di questo sontuoso palcoscenico storico e proprio la ricchezza della teoria dell'evoluzione contemporanea, con la sua pluralità di fattori e di livelli, ci permette di comprendere come la creatività impersonale della natura sia stata capace, a un certo punto della sua lunga vicenda e in mezzo a tante altre storie che avrebbero potuto prendere direzioni diverse, di fare emergere un “terzo scimpanzé” africano dotato della facoltà unica di porsi domande scientifiche, filosofiche ed etiche sul proprio destino e sulle proprie origini (Diamond, 1991).

Esiste una freccia del tempo?

Le vastità della storia naturale sono state punteggiate da alcune “grandi transizioni” - come quella fra cellule senza nucleo e cellule con nucleo, oppure l'esplosione cambriana dei pluricellulari - che hanno trasformato radicalmente non soltanto lo scenario dei protagonisti in gioco, ma anche le regole e i meccanismi dell'evoluzione stessa (Maynard Smith, Szathmary, 1999). La dimensione storica dell'evoluzione interessa allora, in qualche modo, le sue stesse leggi: per primi si sono accesi i motori della variazione ereditaria e della selezione; poi, con la piacevole ma non ancora ben compresa scoperta del sesso, sono emersi l'eredità mendeliana e l'isolamento riproduttivo; con i pluricellulari si è allargata la gerarchia della vita; i processi di sviluppo sono diventati più elaborati e i geni *Hox* hanno creato la possibilità di sperimentare nuove forme animali; nel frattempo era stata inaugurata la simbiosi, vi erano state le prime estinzioni di massa, le ibridazioni, le migrazioni, e così via.

Notiamo allora un apparente contrasto, che traspare da queste caratteristiche dell'evoluzione. Da un lato, essa mostra di avere una direzione cumulativa, un incremento di processi e di forme. Dall'altro, meccanismi come le derive genetiche, le estinzioni di massa, ma anche le imperfezioni dell'adattamento,

² Per una trattazione estesa di questa interpretazione del programma di ricerca evoluzionistico sia concesso rimandare a T. Pievani, *La teoria dell'evoluzione. Attualità di una rivoluzione scientifica*, Il Mulino, Bologna, 2006.

suggeriscono di attribuire all'evoluzione nella sua interezza una spiccata connotazione di contingenza storica e di imprevedibilità. Il contrasto si è trasformato in una ben nota controversia fra l'etologo Richard Dawkins (1996) e il paleontologo Stephen J. Gould (1996). Questa ambiguità ci fa capire perché Darwin avesse messo bene in guardia dall'associare il concetto di “discendenza con modificazioni” a quello di “progresso”, per lui troppo pericolosamente vicino all'idea che le specie avessero una qualche tendenza intrinseca al miglioramento. Il carattere contingente dell'adattamento fa sì che l'evoluzione raramente sia un accumulo progressivo e indefinito di miglioramenti in senso assoluto.

Evoluzione non significa quindi progresso scalare: lo dimostrano i caratteri, anche complessi come gli occhi, abbandonati dagli organismi quando non sono più utili al contesto specifico, così come i caratteri arcaici che perdurano lungamente a fianco di soluzioni più “avanzate”. Tuttavia, è altrettanto evidente che se osserviamo la storia naturale su larga scala notiamo un aumento progressivo se non della diversità, sicuramente della complessità degli adattamenti. Secondo alcuni, questa evidenza giustifica la conclusione che l'evoluzione sia a lungo andare progressiva, nel senso che produce un costante aumento della “complessità adattativa” a partire da forme più semplici. L'argomentazione dipende però da come definiamo il criterio di complessità: se la intendiamo come complessità strutturale organizzata dai geni *Hox*, o come complessità funzionale, o per numero di tipi cellulari. Certo, un vertebrato è più complesso di un invertebrato per diversi aspetti, ma in termini di successo adattativo nessuno può competere con i batteri. Anche in termini di biomassa complessiva e di diversità, la vita sembra privilegiare archeobatteri, batteri ed eucarioti unicellulari. Le forme complesse sembrano l'apice dell'evoluzione se adottiamo criteri di valutazione in qualche modo “antropomorfi”, ma per un batterio apparirebbero come la periferia dell'impero della vita.

La controversia diventa più dipanabile se distinguiamo il progresso evolutivo come fatto dal progresso inteso come tendenza intrinseca dell'evoluzione. Formulando gli opportuni criteri di complessità, è un fatto innegabile che l'evoluzione dall'ameba a Newton sia stata un “progresso”. Altra questione è però capire se dentro questo processo vi sia stata una ragione necessaria o meno. Stando alle conoscenze attuali, questa ragione necessaria sfugge. L'adattamento è sempre locale, incompiuto e in fieri. La selezione naturale non vede futuro e ragiona soltanto di singola generazione in singola generazione: non può essere quindi un principio di progresso su larga scala. Mutazione e deriva sono processi non direzionati. Non resta che accontentarsi del fatto in sé evidente che il progresso è avvenuto, come effetto cumulativo e irreversibile di una storia evolutiva che zigzagando di specie in specie ha esplorato nuovi territori del “morfospazio” adattativo, trovando di tanto in tanto soluzioni particolarmente ingegnose e adattamenti così potenti, come il sistema nervoso centrale e gli occhi, da sembrarci con il senno di poi inevitabili.

Il cespuglio degli ominidi

L'illusione dell'inevitabilità a posteriori ha indotto in errore soprattutto gli studiosi dell'evoluzione umana (Gould, 1989, 1996). Quando Darwin pubblicò *L'origine dell'uomo* nel 1871 non conosceva un solo ritrovamento fossile di antenato ominide. Il primo reperto di origine neandertaliana era stato rinvenuto, infatti, pochi anni prima in Germania. Non aveva quindi a disposizione prove fossili, ma utilizzando il secondo tipo di prove di cui abbiamo discusso, cioè le comparazioni anatomiche, intuì che gli esseri umani avrebbero dovuto condividere un antenato comune con i gorilla e con gli scimpanzé, due specie di primati superiori africani. Nei decenni successivi, e poi soprattutto a partire dagli anni settanta e ottanta del Novecento - il periodo d'oro della paleoantropologia - le due previsioni darwiniane (antenato comune con gli scimpanzé e origine africana) furono sommerse di prove archeologiche e fossili a favore.

Resistette però più a lungo l'idea che la storia naturale umana, rara eccezione, avesse camminato in modo lineare, cioè seguendo un unico binario di successione progressiva di specie dalle australopithecine fino ai *sapiens*, passando per i grandi stadi intermedi di *erectus* e di *neanderthal*. L'immagine semplificata di una catena lineare di specie che avrebbe connesso le scimmie antropomorfe all'uomo è stata però recentemente sostituita da una discendenza ramificata "a cespuglio", contenente addirittura tre generi diversi (australopithecine, parantropi e *Homo*) e un numero di specie che forse supera la ventina, anche se le dispute sul conteggio effettivo delle specie sono ancora molto accese. Non abbiamo quindi trovato gli "anelli mancanti" di un progresso lineare, ma forme di transizione in una discendenza ramificata, continuativa e senza "salti" inspiegabili, che parte da un antenato comune fra noi e gli scimpanzé e giunge agli attuali *sapiens*, passando attraverso una serie di fluttuazioni della biodiversità interna al nostro "albero cespuglioso" (Tattersall, 2003).

Da una ventina d'anni a questa parte anche un altro tipo di prove empiriche, quelle genetiche e molecolari, ha contribuito alla definizione della storia naturale degli ominidi, confermando e raffinando le conclusioni a cui erano giunti prima Darwin e poi gli antropologi fisici (Biondi, Rickards, 2005). Le prove archeologiche e molecolari convergono nell'individuare in Africa non solo la culla da cui ha avuto origine l'intera famiglia ominide, separatasi dalle altre scimmie antropomorfe circa 6,5-7 milioni di anni fa, ma anche il luogo di partenza delle grandi diaspore che porteranno prima i nostri antenati *ergaster* ed *erectus* ad occupare il Vecchio Mondo a partire da due milioni di anni fa e poi i *sapiens*, nati anch'essi in Africa orientale circa 200mila anni fa, ad occupare tutti i continenti sostituendo le forme cugine più antiche.

Queste scoperte recenti sono particolarmente preziose, perché hanno permesso di raccontare la storia evoluzionistica umana in modo finalmente del tutto "naturale", comprendendo che l'evoluzione ominide ha seguito le stesse regole evolutive descritte in precedenza per il resto del vivente. Mutazioni e selezione

naturale hanno plasmato gli adattamenti decisivi che attribuiamo alla nostra famiglia: bipedismo, tecnologie litiche, espansione del volume cerebrale, organizzazione sociale elaborata, e così via. Questi adattamenti, però, non si sono accumulati eccezionalmente in un'unica linea di discendenza progressiva, ma si sono prodotti in concomitanza con la nascita di una pluralità di specie all'interno di un cespuglio più o meno lussureggiante di forme, proprio come succede normalmente agli animali nostri parenti.

I cambiamenti climatici contingenti sono stati decisivi anche per la nostra storia, perché hanno frammentato gli habitat e introdotto fasi di instabilità ecologica che hanno avuto ripercussioni sul numero di specie presenti nel nostro cespuglio. Non a caso la famiglia ominide si stacca dalle scimmie antropomorfe intorno a sette milioni di anni fa, cioè all'inizio del Pliocene e di una fase di inaridimento del clima africano. E' proprio due milioni di anni fa, all'inizio del Pleistocene e dell'età delle oscillazioni glaciali, che prende avvio la storia del genere *Homo*, si estinguono parantropi e australopithecine, cominciano le migrazioni fuori dall'Africa. Sono le fasi glaciali e interglaciali a dettare i tempi e i luoghi degli insediamenti, gli inseguimenti della selvaggina, gli spostamenti delle fasce di vegetazione, l'emersione e l'inabissamento dei ponti di terra, le separazioni delle popolazioni ominidi o i loro incontri. E' dunque il normale contesto ecologico dell'evoluzione ad averci portato fin qui. Ecco allora che la spiegazione evoluzionistica, vincendo resistenze molteplici, rivela finalmente tutta la sua fecondità anche nello spiegare la storia naturale profonda della specie umana: una specie discesa dalle scimmie antropomorfe in virtù dei normali meccanismi evolutivi, cioè mutazione, selezione, deriva, speciazione, migrazione, estinzione.

Le molte nascite dell'umanità

Questa "naturalizzazione" dell'evoluzione umana ha conseguenze stupefacenti che forse non abbiamo ancora colto nella loro radicalità. Negli alberi genealogici dei nostri parenti animali è normale che vi siano sempre più specie contemporaneamente, adattate a nicchie ecologiche diverse. Raramente in un cespuglio evoluzionistico resta una specie sola. Fa un certo effetto, però, osservare questo fenomeno nella discendenza umana, fino a tempi recentissimi. Se spostiamo le lancette dell'orologio indietro di 30mila anni, un lasso di tempo tutto sommato molto ristretto in un'ottica evoluzionistica (una manciata di millenni prima delle piramidi...), troviamo infatti su questo pianeta almeno tre specie umane contemporaneamente: *Homo sapiens* in tutto il Vecchio Mondo e da poco anche nel Nuovo Mondo; *Homo neanderthalensis* in Europa e poco prima anche in Medio oriente; *Homo floresiensis* (il cui annuncio è del 2004) nell'arcipelago indonesiano. La nostra solitudine di specie è un'evenienza molto recente, e forse piuttosto contingente. Tre specie umane strettamente imparentate ma biologicamente separate - con i loro adattamenti locali, la loro intelligenza, le loro organizzazioni sociali, le capacità di comunicazione, le

emozioni e le visioni della realtà sicuramente diverse – hanno abitato il pianeta insieme fino a un battito di ciglia fa, in alcuni casi condividendo lo stesso territorio. Il marchio dell'evoluzione, l'unità nella diversità, vale quindi anche per la storia umana antica e recente.

Una di queste specie, *floresiensis*, discesa a suo tempo da un *erectus* asiatico o forse addirittura da un'australopitecina, ha subito il medesimo fenomeno adattativo che accomuna animali al di sopra di una certa taglia che restano bloccati in un habitat insulare ristretto: il “nanismo insulare”. Si rimpiccioliscono per ottimizzare il bilancio energetico. *Homo floresiensis*, esattamente come gli elefantini alti come un cane che amava cacciare e mangiare nei suoi rifugi, aveva quindi la taglia più piccola di un pigmeo, con un cervello di 350 cc e un'altezza media di 120 centimetri; eppure utilizzava una tecnologia avanzata. Era una specie umana intelligente, ecologicamente specializzata, figlia della sua peculiare biogeografia, con una propria storia naturale diversa dalla nostra, vissuta fino a 12mila anni fa quando in Medio oriente stavano per fiorire le prime società urbane e in cinque regioni del globo simultaneamente i *sapiens* iniziavano a coltivare la terra. Quale messaggio può essere più improntato di questo alla pluralità e al fascino della storia?

Forse un giorno chiameremo i nostri cugini del genere *Homo*, in un bagno di “politicamente corretto”, come “diversamente *sapiens*”. Di certo, l'umanità è nata più di una volta e non è ancora ben chiaro perché alla fine sia stata rappresentata da una sola specie, forse a causa di competizioni demografiche locali nelle quali i *sapiens* hanno esibito il doppio vantaggio di un sistema di comunicazione linguistica più sofisticato e di una flessibilità adattativa e tecnologica maggiore. Gli stessi *sapiens*, del resto, si comportano 40mila anni fa in modo molto diverso da come si comportavano ai tempi dei loro inizi africani, centomila anni prima. Se non fosse per una morfologia quasi identica, i cro-magnon europei e i primi *sapiens* africani sembrerebbero due specie diverse e non è escluso che corrispondano a due o più migrazioni fuori dall'Africa. Qualcosa è successo, non sappiamo se gradualmente o bruscamente, nella mente dei nostri conspecifici paleolitici: pitture rupestri, figure stilizzate, sepolture rituali, statuette votive, abbellimenti estetici, strumenti musicali, calendari lunari... il “pacchetto modernità” fa il suo ingresso nella mente umana, mentre non dà segni di sé nei neandertaliani e negli altri cugini *Homo*.

Anche questo evento evolucionistico, finora fra i più ostici da decifrare, cioè la nascita della cultura umana e dell'intelligenza simbolica, comincia a svelarsi grazie a una serie crescente di indizi non solo archeologici, ma anche genetici e neurali. Sono stati recentemente scoperti alcuni geni, con mutazioni tipicamente *sapiens*, implicati nell'articolazione del linguaggio. Altri studiosi hanno scoperto nei “neuroni specchio” i meccanismi di base del riconoscimento delle azioni, delle intenzioni e delle emozioni altrui, in sostanza dell'intelligenza intersoggettiva, in questo caso notando forti comunanze con i cugini scimpanzé. Non sappiamo ancora esattamente quali fattori e quali pressioni selettive siano stati decisivi, ma

l'evoluzione naturale della coscienza è un'altra intrigante storia da raccontare e nulla lascia supporre che essa si sottragga alle normali dinamiche continuative, ecologiche e contingenti dell'evoluzione.

Estensioni e non confutazioni

La teoria dell'evoluzione, nella metaforica configurazione “a quadrimotore” che qui abbiamo scelto per farcene un'idea in modo succinto, mostra dunque di essere non solo in ottima salute, ma di avere incrementato cospicuamente il proprio potere esplicativo e predittivo, anche nello studio dell'evoluzione umana. Richiamando i suoi meccanismi di base con esempi concreti, esercitazioni e semplici modelli, l'evoluzione può (anzi dovrebbe) essere insegnata con successo fin dalla scuola primaria. E' un racconto avvincente, la cui evidenza empirica può essere spiegata a studenti di età diverse ricorrendo a un numero tutto sommato ristretto di meccanismi fondamentali.

All'ombra di questi capisaldi acquisiti, fervono però intense discussioni e accese controversie su una molteplicità di problemi che, per mancanza di supporto empirico o per assenza di un quadro teorico adeguato, restano aperti e irrisolti. Una parte di essi – l'invecchiamento, l'altruismo, la relazione fra genetico e acquisito, l'adattamento, le unità di selezione – è di tipo prevalentemente teorico. Esistono inoltre eventi unici, con pochi dati a disposizione, che ancora sfuggono a una spiegazione evolucionistica compiuta. E' il caso delle origini del primo essere vivente o della prima cellula, per le quali non abbiamo testimonianze dirette. La transizione da materia inorganica a materia vivente non è ancora stata realizzata completamente in laboratorio. Tuttavia ci stiamo avvicinando alla sequenza di eventi coinvolti con ogni probabilità in questa prima grande transizione.

Altre controversie permangono a proposito del ruolo attribuito alle derive casuali rispetto al potere della selezione naturale nell'evoluzione molecolare. Superate le versioni più radicali di neutralismo (Kimura, 1983), si discute oggi di una teoria “quasi neutrale” dell'evoluzione molecolare, che non considera soltanto mutazioni completamente neutrali ma anche gradi intermedi di neutralità. Le dimensioni della popolazione di organismi sono decisive per discernere se una mutazione sarà soggetta a deriva o a selezione. Resta però il disaccordo di molti biologi sull'assunzione dei neutralisti secondo cui la selezione a livello molecolare avrebbe un ruolo esclusivamente negativo, di penalizzazione delle mutazioni svantaggiose, mentre l'evoluzione molecolare avverrebbe sostanzialmente per deriva neutrale.

La genomica darà probabilmente le risposte risolutive in questo campo, poiché sapremo distinguere sempre meglio le varianti neutrali da quelle soggette a un vincolo adattativo funzionale, grazie a indizi come la velocità di mutazione, più bassa nelle regioni funzionali del genoma e più alta in quelle neutrali. Sapremo mettere a fuoco la “firma” della selezione naturale nelle sequenze geniche. Capiremo che se l'entità degli effetti delle mutazioni vantaggiose sono sempre

stati piccoli o se sono esistite mutazioni più importanti. Confrontando la velocità di mutazione di geni omologhi in specie imparentate potremo scoprire, per via molecolare, se vi è stato un cambiamento funzionale in una struttura, una dismissione o una cooptazione. Avendo a disposizione le sequenze complete dei genomi di due specie vicine, per esempio lo scimpanzé e l'uomo, potremo scovare le zone di Dna con maggiore o minore vincolo adattativo, confrontarle e così capire come e dove la selezione naturale è intervenuta per renderci umani.

L'*evo-devo*, la biologia evolutiva dello sviluppo, con la sua scoperta dell'universalità del codice di regolazione *Hox*, sta riscrivendo il nostro modo di intendere la relazione fra i processi di sviluppo ontogenetico degli organismi e la storia ramificata delle specie. Le mutazioni che interessano lo sviluppo sono state fondamentali. Scopriamo che il segreto della geometria di un animale non è quello di avere un "kit degli attrezzi" specifico nel proprio genoma, ma quello di attivare e disattivare al momento giusto gli "interruttori" e i geni regolatori che stabiliscono il numero delle parti, la forma, la collocazione e le dimensioni di ciascuna struttura. E' una questione di coordinamento e di organizzazione. La scatola del montaggio, invece, è uguale per tutti, al di là di ogni previsione del passato. Se pensiamo che le architetture corporee dell'intero regno animale dipendono dagli stessi direttori d'orchestra che conducono la danza dello sviluppo in esseri viventi diversissimi come un insetto, una rana, un verme e un leone, appare in tutta la sua smagliante chiarezza la matrice di unità biologica e storica che abbraccia il vivente (Carroll, 2005; Minelli, 2007).

Le omologie, cioè le somiglianze strutturali che un tempo apprezzavamo soltanto al livello anatomico esteriore, ora sono visibili nelle profondità più nascoste del nucleo cellulare e permeano la spiegazione evolucionistica. Ogni animale è in un certo senso una "variazione sul tema" del kit degli attrezzi che abbiamo ereditato all'inizio, una diversa combinazione di blocchi di costruzione a partire dalla stessa scatola di montaggio genetica, l'esito di un percorso costruttivo sedimentatosi nell'evoluzione per ragioni adattative differenti ma a partire dagli stessi ingredienti di base.

Tutto ciò è possibile perché la natura è in grado di insegnare nuovi trucchi a vecchi geni - come spiegò Francois Jacob (1978) escogitando la brillante metafora del "bricolage evolutivo" - cioè di convertire l'attivazione di un gene per una funzione inedita o di cooptare una struttura per un compito adattativo diverso da quello per cui si era formata, ma senza pregiudicare l'integrità funzionale preesistente. La logica dell'*evo-devo* quindi è quella dell'artigiano scaltro che cambia la geografia dell'embrione, lavora sull'esistente, riadatta e rimaneggia lo stesso materiale di base per combinazioni adattative inedite al mutare delle condizioni. Stephen J. Gould nel 1982 aveva chiamato "exaptation" questo processo di plasticità opportunistica, già peraltro intuito da Darwin quando nella sesta edizione dell'*Origine* introdusse il concetto di "pre-adattamento" o meglio di ri-adattamento a partire da strutture già formate (Gould, 2002).

Ma l'*evo-devo* è anche la scienza nella quale forme e funzioni si incontrano - dopo molte diffidenze da parte dei rispettivi cultori - per offrire una spiegazione evoluzionistica più ricca, dove non contino soltanto le risposte adattative specifiche per ciascuna pressione selettiva ambientale, ma anche i vincoli strutturali interni che fanno resistenza e trovano di volta in volta compromessi accettabili con le forze ineludibili della selezione. Queste agiscono in un contesto di limitazioni strutturali, di multifunzionalità e di ridondanza, in cui spesso la specializzazione e la divisione dei compiti sono ottenute attraverso la cooptazione e la conversione di tratti già sviluppati, cioè modificando il materiale a disposizione. I vincoli dello sviluppo e gli effetti strutturali fanno sì che vi siano molti tratti degli organismi che non corrispondono ad alcun adattamento specifico, un'idea che oggi non è più così difficile da accettare per un evoluzionista che voglia rimanere coerente con l'impianto darwiniano.

Attorno a quest'ultimo nodo teorico cruciale si è infatti consumato in passato un fraintendimento. Smentendo quanti hanno ritenuto di trovare a più riprese in questi principi strutturali e di organizzazione interna degli organismi non un'integrazione ma una confutazione o comunque un superamento dei meccanismi selettivi, i maggiori studiosi di questo campo oggi hanno valide ragioni per mostrare come l'*evo-devo* non soltanto sia coerente con il nocciolo della spiegazione darwiniana, ma ne rappresenti un'importante estensione (Minelli, 2007).

L'*evo-devo* non apre affatto il campo all'idea che singole mutazioni "miracolose" possano stravolgere di punto in bianco il piano corporeo di una specie, facendola "saltare" a un livello superiore di complessità: per distinguere un granchio da un ragno e da un insetto non basta il tocco di bacchetta magica sopra un gene "master". Inoltre, i geni dello sviluppo rappresentano un insieme di possibilità di innovazione e di percorsi di cambiamento, non canalizzazioni inevitabili. Essi sono una fonte di vincoli su cui poi agisce la selezione naturale, giacché è pur sempre un'opportunità ecologica - cioè una nicchia ambientale che sottopone gli organismi a specifiche pressioni selettive - a favorire una possibilità genetica anziché un'altra.

Verso una nuova sintesi?

Le controversie sono il sale della scienza: alcune verranno superate e di nuove ne nasceranno. Ciò che conta è comprendere che l'assetto attualmente coerente del "quadrimotore" e le schiacciati conferme sperimentali ottenute dal nocciolo centrale - variazione, eredità, selezione - mostrano come la teoria dell'evoluzione possa dirsi a tutti gli effetti ancora "darwiniana" e come non vi siano al momento in campo altre fantomatiche "teorie dell'evoluzione" in grado di spiegare gli stessi fenomeni ricorrendo ad altre cause scientificamente accettabili.

Negli ormai quindici decenni che ci separano dal 1859 sono stati presi in considerazione diversi gradi di riforma della teoria darwiniana. I genetisti di popolazione hanno sintetizzato la teoria darwiniana e quella mendeliana, sanando

le incongruenze dovute a inadeguate teorie dell'ereditarietà e proponendo poi solo aggiornamenti e conferme di questo programma di ricerca. Nel frattempo, tutti i tentativi di confutare l'intero impianto darwiniano e di sostituirlo con mutazioni ortogenetiche, con macromutazioni e “mostri promettenti”, oppure con processi esclusivamente strutturali di “complessità autorganizzata”, sono falliti uno dopo l'altro. Altri evoluzionisti, di scuola paleontologica, hanno tentato la confutazione di alcuni postulati darwiniani, come il gradualismo, nel contesto di una critica alle versioni più rigide della Sintesi Moderna. Questi contributi - uniti alle nuove ricerche sulle speciazioni, sulle mutazioni neutrali, sulla deriva genetica e sui processi macroevolutivi – hanno permesso di estendere la teoria mantenendola coerente con il suo nucleo darwiniano originario. In altri casi non meno significativi - come la continuità varietà-specie, le correlazioni di crescita e le cooptazioni funzionali nell'adattamento – gli evoluzionisti stanno addirittura recuperando le originali intuizioni darwiniane (Gould, 2002). Comunque sia, la teoria dell'evoluzione contemporanea non è più soltanto Darwin, ma è un'impresa collettiva.

L'impressione è che attualmente il programma di ricerca evoluzionistico sia ben rappresentabile attraverso un nucleo centrale neodarwiniano esteso (sorgenti di variazione, selezione naturale, deriva genetica, pattern macroevolutivi), attorniato da una cintura protettiva di assunzioni ausiliarie - per usare la terminologia proposta dal filosofo della scienza Imre Lakatos – nella quale tre vecchi assunti troppo rigidi della prima Sintesi Moderna (il gradualismo stretto del processo di cambiamento, l'estrapolazione dei fenomeni macroevolutivi dalla microevoluzione, l'associazione automatica fra tratti e funzioni) vengono sostituiti da altrettante ipotesi esplicative di tipo pluralista (pluralità di ritmi del cambiamento, pluralità di livelli sovrapposti su cui agiscono i fattori evolutivi, compromessi fra vincoli strutturali e pressioni selettive). Ne deriva un'architettura teorica più versatile, ma ancora del tutto coerente con l'impianto neodarwiniano. Forse una sintesi neodarwiniana “di seconda generazione”?

Bibliografia essenziale

- Biondi G., Rickards O., 2005. *Il codice Darwin*. Codice Edizioni, Torino.
- Carroll S.B., 2005. *Infinite forme bellissime*. Codice Edizioni, Torino, 2006.
- Cavalli Sforza L.L., Menozzi P., Piazza A., 1997. *Storia e geografia dei geni umani*. Adelphi, Milano.
- Darwin C., 1836-1844. *Taccuini 1836-1844 (Taccuino Rosso, Taccuino B, Taccuino E)*, Laterza, Roma-Bari, 2008, a cura di T. Pievani.
- Darwin C., 1842-1858. *L'origine delle specie. Abbozzo del 1842*, Einaudi, Torino, 2009, a cura di T. Pievani.
- Darwin C., 1871. *L'origine dell'uomo*. Newton Compton, Roma, 1994.
- Darwin C., 1872. *L'origine delle specie (VI ediz.)*. Newton Compton, Roma, 1994.
- Dawkins R., 1976. *Il gene egoista*. Mondadori, Milano, 1995.
- Dawkins R., 1982. *Il fenotipo esteso*. Zanichelli, Bologna, 1986.
- Dawkins R., 1986. *L'orologiaio cieco*. Mondadori, Milano, 2003.
- Dawkins R., 1996. *Alla conquista del monte improbabile*. Mondadori, Milano, 1997.
- Dennett D., 1995. *L'idea pericolosa di Darwin*. Bollati Boringhieri, Torino, 1997.
- Diamond J., 1991. *Il terzo scimpanzé*. Bollati Boringhieri, Torino, 1994.
- Eldredge N., 1999. *Le trame dell'evoluzione*. Cortina, Milano, 2002.
- Eldredge N. (ed), 2002. *La vita sulla Terra*. Codice Edizioni, Torino, 2004.
- Futuyma D., 2005. *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, New York.
- Gee H., 1999. *Tempo profondo*. Einaudi, Torino, 2006.
- Gould S.J., 1989. *La vita meravigliosa*. Feltrinelli, Milano, 1990.
- Gould S.J., 1996. *Gli alberi non crescono fino in cielo*. Mondadori, Milano, 1997.
- Gould S.J., 2002. *La struttura della teoria dell'evoluzione*. Codice Edizioni, Torino, 2003.
- Jacob F., 1978. *Evoluzione e bricolage*. Einaudi, Torino.
- Jones S., 1999. *Quasi come una balena*. Codice Edizioni, Torino, 2005.
- Kimura M., 1983. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard Smith J., 1975. *La teoria dell'evoluzione*. Newton Compton, Roma, 2005.
- Maynard Smith J., Szathmary E., 1999. *Le origini della vita*. Einaudi, Torino, 2001.
- Mayr E., 1982. *Storia del pensiero biologico*. Bollati Boringhieri, Torino, 1990.
- Mayr E., 1991. *Un lungo ragionamento*. Bollati Boringhieri, Torino, 1994.
- Mayr E., 1997. *Il modello biologico*. Mc-Graw-Hill, Milano, 1998.
- Mayr E., 2001. *What Evolution Is*. Basic Books, New York.
- Minelli A., 2007. *Forme del divenire*. Einaudi, Torino.
- Monod J., 1970. *Il caso e la necessità*. Mondadori, Milano, 1970.
- Odling-Smee F.J., Laland K.N., Feldman M.W., 2003. *Niche Construction*. Princeton University Press, Princeton.
- Pievani T., 2002. *Homo sapiens e altre catastrofi*. Meltemi, Roma.
- Pievani T., 2005. *Introduzione alla filosofia della biologia*. Laterza, Roma-Bari.
- Pievani T., 2006a. *La teoria dell'evoluzione. Attualità di una rivoluzione scientifica*. Il Mulino, Bologna.
- Pievani T., 2006b. *Creazione senza Dio*. Einaudi, Torino.
- Pievani T., 2007. *In difesa di Darwin*. Bompiani, Milano.
- Ridley M., 2004. *Evoluzione*. McGraw-Hill, Milano, 2006.
- Sterelny K., 2001, *La sopravvivenza del più adatto. Dawkins contro Gould*. Cortina, Milano, 2004.
- Sterelny K., Griffiths P.E., 1999. *Sex and Death. An Introduction to Philosophy of Biology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Tattersall I., 2002. *La scimmia allo specchio*. Meltemi, Roma, 2003.
- Williams G.C., 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press, Princeton.

Telmo Pievani

è professore associato di Filosofia della Scienza presso l'Università degli studi di Milano Bicocca, dove è vice-direttore del Dipartimento di Scienze Umane per la Formazione. E' segretario del Consiglio Scientifico del Festival della Scienza di Genova e co-Direttore Scientifico del Festival delle Scienze di Roma. E' autore di 86 pubblicazioni, fra le quali: *Homo sapiens e altre catastrofi* (Meltemi, Roma, 2002); *Introduzione alla filosofia della biologia* (Laterza, Roma-Bari, 2005); *La teoria dell'evoluzione* (Il Mulino, Bologna, 2006); *Creazione senza Dio* (Einaudi, Torino, 2006, finalista Premio Galileo e Premio Enrico Fermi); *In difesa di Darwin* (Bompiani, Milano, 2007); *Nati per credere* (Codice Edizioni, Torino, 2008, con V. Girotto e G. Vallortigara). Alcuni di questi volumi sono in corso di traduzione in lingue straniere, fra le quali inglese e portoghese. Socio corrispondente dell'Istituto Veneto di Scienze, Lettere e Arti per la classe di Scienze, è coordinatore nazionale di un Progetto di ricerca di interesse nazionale (PRIN 2007) sul comportamento adattativo dei sistemi biologici. E' membro dell'editorial board delle riviste scientifiche internazionali *Evolutionary Biology* e *Evolution: Education and Outreach*. E' direttore di *Pikaia*, il portale italiano dell'evoluzione, e coordinatore scientifico del Darwin Day di Milano. Insieme a Niles Eldredge, è direttore scientifico del progetto enciclopedico "Il futuro del pianeta" di UTET Grandi Opere. Insieme a Niles Eldredge e Ian Tattersall, è il curatore scientifico dell'edizione italiana della mostra internazionale "Darwin.1809-2009" (Roma-Milano 2009). Collabora regolarmente con *Il Corriere della Sera* e con le riviste *Le Scienze*, *Micromega* e *L'Indice dei Libri*.