





Saggi

*Dal catalogo*

redazione

Judith Butler

*Parole che provocano*

Per una politica del performativo

Hannah Arendt

*L'umanità in tempi bui*

# Estetica e scienze della vita

Morfologia, biologia teoretica,  
evo-devo

a cura di Andrea Pinotti  
e Salvatore Tedesco



*Raffaello Cortina Editore*

[www.raffaellocortina.it](http://www.raffaellocortina.it)

Copertina  
Studio CReE

ISBN 978-88-6030-602-9  
© 2013 Raffaello Cortina Editore  
Milano, via Rossini 4

Prima edizione: 2013

redazione

Stampato da  
Press Grafica SRL, Gravelona Toce (VB)  
per conto di Raffaello Cortina Editore

Ristampe

---

0	1	2	3	4	5
2013	2014	2015	2016	2017	

---

## INDICE

Prefazione ( <i>Andrea Pinotti, Salvatore Tedesco</i> )	13
PARTE PRIMA BIOLOGIA TEORETICA E SCIENZA DELLA FORMA	
Introduzione ( <i>Andrea Pinotti</i> )	23
1. Come vediamo la natura e come la natura vede se stessa? ( <i>Jakob von Uexküll</i> )	43
2. La dottrina dei sensi come compito della biologia ( <i>Viktor von Weizsäcker</i> )	87
3. Contrassegni intuitivi dell'organico ( <i>Frederik Jacobus Johannes Buytendijk</i> )	113
4. La stazione eretta. Uno studio antropologico ( <i>Erwin Straus</i> )	127
5. L'autopresentazione come motivo della configurazione formale del vivente ( <i>Adolf Portmann</i> )	143
PARTE SECONDA EVO-DEVO E MORFOLOGIA. L'ESTETICO NELLA NUOVA SINTESI DISCIPLINARE	
Introduzione ( <i>Salvatore Tedesco</i> )	179
6. Confini carnali. La commistione della carne nella teoria e nella pratica ( <i>Stuart A. Newman</i> )	197

7. Le origini della novità morfologica ( <i>Gerd B. Müller</i> )	245
8. La genesi delle forme biologiche. Creatività nei vincoli ( <i>Mauro Mandrioli, Mariagrazia Portera</i> )	271
9. Morfologia evolutiva, innovazione e sintesi della biologia evolutiva e dello sviluppo ( <i>Alan C. Love</i> )	293
10. Modularità. Forme che saltano all'interno del morfospazio ( <i>Diego Rasskin-Gutman</i> )	329
Bibliografia	345
Fonti e traduttori dei testi	393



---

## PREFAZIONE

*Andrea Pinotti, Salvatore Tedesco*

Per comprendere il nesso profondo che lega la sfera dell'estetica – intesa nel duplice senso in cui si è storicamente articolata, e cioè tanto come teoria della sensibilità (*aisthesis*) quanto come teoria delle arti – al complesso campo delle scienze della vita è necessario evocare la figura nella cui scia si collocano, in maniera più o meno esplicita e dichiarata, molti se non tutti gli autori raccolti nel presente volume: il Goethe morfologo. Intendendo (contro i detrattori che lo attaccavano per il suo diletterismo scientifico) come due facce della medesima medaglia le ricerche condotte in ambito naturalistico e i lavori intrapresi in quello letterario e artistico, Goethe si disponeva a vedere all'opera nel mondo dei fenomeni (che si sarebbero poi rigidamente spartite le scienze della natura e quelle dello spirito) un gioco unitario di forze: pensiamo, per richiamare un solo esempio eclatante, alle *Affinità elettive* come a un romanzo d'amore e al contempo di chimica e di magnetismo, nel quale il vero, indiscusso protagonista è la coppia azione/reazione (Starobinski, 1999).

Seppure impiegato per la prima volta in un testo a stampa dal fisiologo Karl Friedrich Burdach (1800), il termine "morfologia" deve a Goethe il suo ingresso nell'epistemologia delle scienze naturali, tanto che lo stesso Burdach, redigendo successivamente un saggio programmatico dedicato ai compiti della morfologia (1817, p. VII), si richiamerà all'impiego goethiano dell'espressione (attestato nei diari e nell'epistolario fin dal 1796). Un'espressione che tuttavia non circoscrive un metodo nel senso istituzionale del termine. Quando Goethe conduce le proprie ricerche morfologiche, non ha mai di mira l'applicazione rigorosa di regole metodologiche,

si raccomanda anzi di conservare una certa elasticità: “Pur tenendoci costantemente fermi a ciò che è costante, dobbiamo, anche, con e accanto a ciò che è variabile, variare i nostri punti di vista, e addestrarci a una mobilità estrema” (1795, p. 186). E ancora: “Noi, se vogliamo acquisire della natura una percezione vivente, dobbiamo mantenerci mobili e plastici seguendo l’esempio ch’essa stessa ci dà” (1807, p. 78). Nel considerare la celebre disputa che a Parigi il 22 febbraio del 1830 aveva opposto il fissista, teleologista e funzionalista Cuvier al trasformista e strutturalista Étienne Geoffroy de Saint-Hilaire (disputa che, come confessa a Eckermann, ritiene ben più importante degli avvenimenti rivoluzionari di quegli stessi giorni [1836-1848, pp. 580-581]), Goethe sembra a prima vista parteggiare per il secondo. Ma in ultima analisi egli finisce per interpretare quel conflitto come una polarità interna allo sguardo comparativo: se Cuvier compara basandosi sul criterio della funzione, e Saint-Hilaire ispirandosi invece al criterio della struttura, tale diversità allude a due irriducibili modi generali di pensare, quindi in fondo a due tipi o stili di pensiero che vedono lo stesso fenomeno da due prospettive differenti, e che non sono inconciliabili perché contraddittori, ma perché contrari, estremi di una universale polarità. La messa in discussione della legittimità stessa di una rigida opposizione tra forma e funzione, che come si vedrà rappresenta uno degli orizzonti più fecondi della riflessione biologica attuale, trova così già in Goethe uno dei suoi ispiratori. Egli stesso infatti, nell’abbozzo di introduzione generale all’anatomia comparata, aveva mostrato di intendere il rapporto fra questi due elementi come reciprocamente codeterminato: “Dal posto che [l’osso] occupa nell’organismo, concluderemo a quale destinazione debba servire. Di qui si vedrà quale forma, in base alla sua destinazione, debba avere” (1795, p. 199).

Se ci si mantiene flessibili, disponibili a soluzioni plurali, non dogmatici, ci si dispone a farsi dettare la direzione dell’indagine dai fenomeni stessi nella loro singolare concretezza. Goethe ci invita infatti a praticare una *zarte Empirie*: “C’è una delicata empiria che si identifica intimamente con l’oggetto divenendo in tal modo una vera e propria teoria” (1833, Massima 565); il che non va inteso nel senso di un accumulo progressivo di osservazioni empiriche (“Per capire che il cielo è azzurro dappertutto – ci dice inequivocabilmente – non c’è bisogno di fare il giro del mondo” [*ibidem*, Mas-

sima 568]), quanto piuttosto nel senso di un rifiuto dell'eccesso di concettualizzazione non fondata sull'esperienza ("Le ipotesi sono ninne nanne con cui il maestro culla i suoi allievi" [*ibidem*, Massima 579]), o di un filosofare che si trattienga nell'ambito del pensiero astratto, trascurando l'essenziale aderenza al fenomeno. Compito della morfologia è per Goethe non lo *erklären* (lo spiegare, cioè il ricondurre gli effetti alle cause), bensì il *darstellen* (l'espore, il descrivere, il mostrare), sulla base di quel che appare allo sguardo.

Ecco innanzitutto in che senso il metodo empirico goethiano può essere definito un approccio estetico, intuitivo, alla conoscenza: è un approccio fondato su un determinato atteggiamento del nostro corpo sensibile, senziente, e in particolare di quell'organo del nostro corpo che è l'occhio. Conoscere per Goethe è un peculiare modo del vedere, un determinato e caratteristico atteggiamento dell'occhio. Il vedere cui si riferisce Goethe non è il semplice vedere della quotidianità: è piuttosto un vedere orientato, un vedere di secondo grado, una seconda vista, una vista con l'occhio dello spirito (*Auge des Geistes*), capace di cogliere l'universale *nel* particolare: "L'universale e il particolare coincidono: il particolare è l'universale che appare in condizioni diverse" (*ibidem*, Massima 569). Quando Goethe parla di "occhi del corpo" e "occhi dello spirito" non si consegna tuttavia a una dicotomia ontologica, alla duplice struttura, sensibile e intelligibile, dell'essere propria della tradizione platonistica. Non esistono infatti per lui due mondi con caratteristiche ontologiche radicalmente diverse, ma un unico mondo nei confronti del quale possiamo adottare o un atteggiamento ingenuo (non pochi hanno voluto ravvisarvi un precorrimiento della fenomenologia husserliana [Heinemann, 1934; Paci, 1968; Moiso, 1992]) o un atteggiamento conoscitivamente orientato, vale a dire un atteggiamento che disponga l'occhio in modo peculiarmente differente, a cogliere cioè nel fenomeno il suo nucleo originante, strutturante, costitutivo. Perciò, come recita una celeberrima Massima (575), "il massimo sarebbe: di comprendere che tutti gli elementi di fatto sono già teoria. L'azzurro del cielo ci rivela la legge fondamentale del cromatismo. Soprattutto non si stia a cercare dietro ai fenomeni: essi stessi sono la dottrina". È dunque nella stessa immanenza fenomenica che si manifesta quella inaggrabile compresenza di ideale e sensibile che costituisce l'oggetto più proprio dello sguardo morfologico.

Lo stile del suo approccio alla scienza della forma, che volle chiamare “morfologia” e che parve ai suoi tempi minoritario, se non perdente (si pensi alla celebre polemica contro la teoria newtoniana del colore), ha via via riacquisito vigore, anche grazie a una rinnovata attenzione alimentata da certa biologia teoretica novecentesca, in questa prima parte del volume rappresentata da alcuni dei suoi esponenti più significativi, ai quali occorre almeno aggiungere i nomi di Wentworth D’Arcy Thompson (1917), Adolf Meyer-Abich (1926, 1970), Ludwig von Bertalanffy (1928, 1932-1942, 1968) per la biologia generale; di Agnes Arber (1946, 1950, 1954) e Wilhelm Troll (1939-1943, 1941, 1954) per la botanica; di Adolf Remane (1951, 1952, 1954), Konrad Lorenz (1935, 1937, 1954, 1959, 1965, 1973, 1978) e Rupert Riedl (1975, 1983, 2006) per la zoologia; di Hedwig Conrad-Martius (1934, 1944, 1949a, 1949b) e Hans Jonas (1994) per la filosofia della natura. Ancora agli inizi del nostro secolo Stephen Jay Gould ha potuto riconoscere nel suo monumentale *La struttura della teoria dell’evoluzione* che le idee di Goethe “costituiscono un ‘precedente’ per una delle tesi principali di questo libro” (2002, p. 368). È vero che nello stesso testo (p. 363) Gould attribuisce alla forma goethiana al contempo un “carattere platonico” e lo statuto di un “principio generatore astratto”: una commistione che farebbe sollevare più di un sopracciglio tanto fra i platonici quanto fra gli antiplatonici. Le sue pagine sono comunque la testimonianza di una sensibilità non scontata per Goethe da parte di uno degli autori che più hanno contribuito a rimettere in discussione certi irrigidimenti dell’evoluzionismo nelle sue derive più radicalmente riduzionistiche: ricordiamo soprattutto l’ormai classico argomento dei pennacchi di San Marco esposto in Gould, Lewontin (1979), in cui viene peraltro ripetutamente ribadito il carattere “pluralistico” dell’atteggiamento metodologico di Darwin. Del resto, il grande vittoriano (che aveva ben presenti le posizioni di Goethe, come si evince dal “Compendio storico del progresso delle idee sull’origine delle specie” che apre il suo *opus magnum*) aveva apertamente riconosciuto nell’*Origine delle specie* che la morfologia “è uno dei capitoli più interessanti della storia naturale, e si potrebbe quasi dire che ne è l’anima” (1859, p. 501); e nella sesta edizione del 1872 aveva potuto tener conto di quella *Generelle Morphologie* (1866a, 1866b) con la quale Ernst Haeckel

aveva tentato una prima possente sintesi dell'evoluzionismo anglosassone con la tradizione morfologica tedesca.

Se parliamo di “stile” morfologico è, da un lato, per sottolineare che non si tratta né di un sistema dogmatico né di una scolastica da ricostruire nelle sue successive diramazioni; meno che mai di un – ovviamente improponibile e insensato – “ritorno” a Goethe. Piuttosto, della variegata e multiforme storia degli effetti di un certo approccio alla questione della forma e della formazione dei fenomeni naturali così come si offrono a uno sguardo orientato alla comparazione, un approccio che nel Novecento ha saputo innervare in profondità l'epistemologia delle scienze della vita, come mostra la prima parte del presente volume, che raccoglie lavori sotto questo rispetto esemplari di Jakob von Uexküll, Viktor von Weizsäcker, Frederik J.J. Buytendijk, Erwin Straus e Adolf Portmann. La storia di questi effetti abbraccia però significativamente anche le metodologie delle cosiddette scienze umane: pensiamo, per non menzionare che pochi ma eclatanti casi, al ruolo giocato dalla comparazione morfologica nella teoria della letteratura di Walter Benjamin, André Jolles, Vladimir Propp; nell'indagine sulle arti visive di Aby Warburg, Heinrich Wölfflin e Henri Focillon; nella concezione wittgensteiniana delle somiglianze di famiglia.

Rupert Riedl ha voluto parlare di uno “smarrimento della morfologia” (così il titolo del suo ultimo libro, uscito postumo nel 2006): ma gli autori raccolti in questo volume ci raccontano una storia diversa, fatta certo anche di ingrottamenti e derive, che purtuttavia testimonia di una presenza persistente e di un pungolo costante a pensare la vita delle forme e la loro storia.

La rappresentazione, persino drammatica, di uno *smarrimento* o di un' *eclissi* della morfologia, propostaci da Riedl, ci pone tuttavia innanzi a un dato di fatto difficilmente aggirabile, un dato che in primo luogo occorrerà provare in qualche modo a intendere, ma che al tempo stesso ci offrirà l'opportunità di comprendere meglio anche il significato attuale della relazione possibile fra l'estetica filosofica e le scienze della vita.

Se per un verso, infatti, nella prima metà del Novecento la grande stagione della biologia teoretica e dell'antropologia filosofica **sembra** portare avanti il progetto morfologico, spesso addirittura riconoscendosi in vario modo nelle ragioni goethiane o ponendosi in aperto dialogo con il Goethe morfologo, per altro verso si



avverte negli stessi autori e quasi nelle stesse pagine un “contromovimento” che ora sembra limitare le potenzialità teoriche della morfologia a un piano puramente descrittivo – rinviano piuttosto la piena articolazione della scienza a una considerazione eminentemente *funzionale* che la morfologia non sarebbe capace di proporre (vedi, ad esempio, Uexküll, 1920<sup>2</sup>, p. 135) –, ora invece riafferma una visione morfologica delle scienze della vita, come fa un altro dei protagonisti del percorso che qui si proporrà, Viktor von Weizsäcker (1940, p. 253), quando scrive che la biologia è scienza della forma e che dunque “chi non ama le forme non può sperimentare e promuovere la scienza della natura vivente”, e tuttavia, in maniera apparentemente paradossale, ne dichiara il carattere disciplinarmente *marginale* (1942, p. 72).

Tanto nell’uno quanto nell’altro caso il ruolo e il modello metodologico della morfologia vengono chiamati in causa o addirittura messi in crisi dall’esigenza di immaginare un progetto che **riguardi** la relazione fra le differenti forme della conoscenza; dall’esigenza, insomma, di dare vita a una nuova configurazione dell’unità del sapere.

È proprio per questo, tuttavia, che a giudizio di un Weizsäcker la *marginalità* della morfologia è quella, produttiva e preziosa, di uno sguardo capace di illuminare in modo inedito il sapere della modernità e di prospettare strade nuove.

Se però guardiamo al modo in cui, specie nel dibattito di lingua inglese, si è di fatto costituito il modello standard del sapere biologico novecentesco, è difficile sfuggire alla sensazione che tale “produttiva marginalità” si traduca ben presto senz’altro nello smarrimento di cui dirà Riedl. Nella costruzione di quella moderna prospettiva di *sintesi* fra il darwinismo e la genetica mendeliana che ha dominato ampiamente gli ultimi settant’anni, e che indubbiamente continua a informare una parte assai vivace del dibattito biologico e dei risultati dei nostri giorni, la morfologia è stata avvertita come minoritaria, se non addirittura come un corpo estraneo e un relitto di un imbarazzante passato di confuse aspirazioni metafisiche (Ghiselin, 1980; Mayr, 2004).

Alla luce di tutto ciò, lo smarrimento della morfologia che ha luogo nel corso del Novecento appare allora anzitutto una diagnosi sulla progressiva indisponibilità al dialogo fra prospettive teoriche differenti; la crisi della morfologia testimonierebbe del-

Non funzionava la pagina; vedi di biblio: l'intervallo di pagina li è 78-81. Ho messo come a p. 27: 1920a (solo primo riferimento): ok?

lo smarrimento del pluralismo metodologico che animava tanto il progetto goethiano, quanto per altro verso quello di Charles Darwin, l'altro grande protagonista e maestro del dibattito che qui s'intende contribuire a riannodare.

Rintracciare le motivazioni, i termini, persino il lessico di un dialogo interrotto è allora la prima ragione ispiratrice del percorso che qui si propone, nel riconsiderare e misurare insieme il progetto morfologico che anima la biologia teoretica, i contromovimenti a esso interni e gli indirizzi più recenti della ricerca evoluzionistica, caratterizzati da una nuova attenzione per la forma e per le proprietà inerenti dell'organismo nella sua individualità e nella sua storia (Newman, Müller, 2006).

Sta qui, non da ultimo, uno dei maggiori contributi che lo stesso Darwin, attraverso la sua teoria della *discendenza con modificazioni*, ha portato al discorso delle scienze della vita: l'integrazione tra *funzione* e *forma*, fra un punto di vista che considera prioritariamente l'organismo per ciò che esso fa, per il modo in cui agisce in un ambiente per il tramite della propria organizzazione, e un punto di vista che privilegia invece il senso, l'articolazione, in una parola la *peculiarità formale* di quella stessa organizzazione. Solo a partire dal riconoscimento dell'unità della forma organica come principio operativo dell'organismo vivente nell'ambiente, solo a partire cioè da un punto di vista squisitamente morfologico, si giunge a far maturare in una chiave evoluzionistica l'interazione e profonda connessione teorica di forma e funzione, come già diceva Thomas Huxley, il celebre *mastino di Darwin*, quando affermava che "il più grande servizio reso da Darwin alla filosofia della biologia è la riconciliazione di teleologia e morfologia, e la spiegazione dei fatti di entrambe offerta dalla sua visione" (1894, p. 110).

È proprio qui – in questa riconciliazione che rende possibile una differente comprensione della *funzione biologica* – che, in ultima analisi, si fonda il "pluralismo interpretativo" darwiniano, che almeno a partire dagli studi di Stephen Jay Gould si va riscoprendo, e che oggi accompagna la forte ripresa della componente morfologica del progetto evoluzionistico.

Per tali ragioni si è scelto di dare spazio, in questa raccolta, ad alcune fra le più significative voci del dibattito evoluzionistico di questi giorni, che intende la costruzione di una nuova scienza della forma come un modo nuovo e più ampio di guardare all'orga-

---

nismo vivente nell'unità della forma e della funzione, nel divenire continuo dello spazio delle forme e delle regole stesse del formare, nell'emergere dell'innovazione qualitativa. È questo il senso della ricerca morfologica oggi portata avanti sulla base della lezione di Riedl da teorici come Gerd Müller e Diego Rasskin-Gutman, oppure dell'affascinante ripensamento operato da Stuart Newman delle determinazioni fisiche e materiali della forma vivente, o ancora della riflessione metodologica di Alan Love, o degli italiani Mauro Mandrioli e Mariagrazia Portera (raccolti nella seconda parte di questo volume). Il progetto della morfologia, a questo punto, si esprime nell'articolazione di una nuova sintesi disciplinare capace di tenere insieme e di valorizzare nei loro contributi teorici gli approcci e i punti di vista differenti, e il forte tenore estetico del discorso morfologico trova espressione appunto nell'attenzione metodologica per l'individualità formata, per i vincoli fisici e storici, per la contingenza, per il significato qualitativo della forma.

La morfologia non è dunque la "soluzione", quanto piuttosto la cartina di tornasole che permette di far emergere e definire i contorni dei problemi, di comprendere il senso della relazione fra i problemi stessi, e fra le discipline con cui cerchiamo di elaborarli; di più, il progetto morfologico designa forse l'ambito di movimento di una relazione, e insieme anche la possibilità di individuarne una "regola" – funzionale non tanto a dare delle risposte definitive ai nostri problemi, ma a chiarirci il modo stesso in cui li poniamo.



PARTE PRIMA

BIOLOGIA TEORETICA  
E SCIENZA DELLA FORMA



---

## INTRODUZIONE

*Andrea Pinotti*

### L'INTRODUZIONE DEL SOGGETTO

Rigorosamente impegnato a rispettare l'oggetto nella sua concreta singolarità, e al contempo a respingere l'artificiale contrapposizione fra dimensione oggettuale e soggettività (dal momento che l'essere umano è costitutivamente parte della natura che pone a oggetto delle proprie ricerche), Goethe si è fatto promotore di un'osservazione *partecipe* dei fenomeni naturali: "I miei studi di storia naturale riposano sulla pura base dell'esperienza vissuta [*des Erlebten*]" (1833, Massima 401). Il suo naturalismo è dunque vita che osserva vita.

Rinnovando tale approccio, l'autore che apre questa prima parte dell'antologia (e che precede gli altri di una generazione), Jakob von Uexküll, non solo distingue tra *fisiologia* (che indaga i sistemi organici con un metodo causalistico, formulabile in termini matematico-quantitativi) e *biologia* (che studia l'organico muovendo dalla sua conformità a scopi e dall'analisi delle istanze qualitative [1905]), ma concepisce espressamente quest'ultima come "subjektive Biologie" (1907, p. 143), nel duplice senso di una scienza elaborata da soggetti che si impegnano nello studio di soggetti. Nella sua concezione monadologica degli organismi (di sapore leibniziano), in virtù della quale ciascuna specie è rinchiusa all'interno delle proprie possibilità percettive come dentro una "bolla di sapone" (*infra*, p. 45), Uexküll giunge a immaginare una scala di "osservatori" (*Beobachter*) disposta come in un sistema di scatole cinesi, in cui gli animali superiori sono in grado di inglobare gli ambienti di quelli inferiori, ma a questi ultimi non è

consentito gettare sguardo alcuno su realtà ambientali strutturalmente più complesse rispetto alla loro specifica organizzazione (1909, pp. 278-282).

Se Uexküll parlava di un “mondo interiore” (*Innenwelt*) degli animali intendendo sostanzialmente la dimensione del loro sistema nervoso (*ibidem*, p. 6), Adolf Portmann – richiamandosi, oltre che a Uexküll, a Wilhelm Roux (1915, pp. 179-182), che contrassegnava l’“interiorità” (*Innerlichkeit*) dell’essere vivente come articolata nei due momenti dell’autoattivazione e dell’autoregolazione – avrebbe poi ampliato la nozione di interiorità fino a farla dialetticamente coincidere con “un modo di essere che è in grado di rapportarsi al mondo”, e quindi con l’esteriorità, abbracciando dunque con tale concetto “tutte le possibilità di attività relativamente autonoma e di rapporto con l’ambiente circostante grazie alla mediazione dei sensi” (*infra*, p. 170).

Quanto tuttavia fosse ancora lungo e accidentato il cammino che doveva condurre al riconoscimento del ruolo inaggirabile giocato dalla soggettività – nonostante con essa, grazie al principio di indeterminazione formulato nel 1927 da Werner Heisenberg, avesse dovuto confrontarsi persino la fisica quantistica – è mostrato dal fatto che ancora agli inizi degli anni Settanta del secolo scorso Erwin Straus poteva lamentare nella ricerca delle scienze neurologiche orientate alla chimera dell’oggettività una vistosa assenza, quella dell’“osservatore dimenticato” (1973).

Soprattutto nel contesto delle scienze della vita una tale dimenticanza è inaccettabile: lo ha incessantemente ribadito Viktor von Weizsäcker, facendo dell’“introduzione del soggetto” nella biologia un autentico *Leitmotiv* dei suoi scritti. Includere la soggettività implica mettere fuori gioco un concetto ingenuo di oggettività e concepire la scienza come “commercio” e “incontro” di soggetto e oggetto (1940, p. 96): quell’incontro che, nel delinearne la fenomenologia richiamandosi tra gli altri a Straus e a Weizsäcker, Frederik Buytendijk (1951b) avrebbe dispiegato in un’ampia gamma che dall’esperienza percettiva di una semplice cosa nel mondo cresce fino alle complesse relazioni interpersonali ed esistenziali.

Attenzione al soggetto significa attenzione al vivente che pone a tema il vivente stesso: “Riconosciamo che non è una teoria scientifica – ammonisce Weizsäcker – a spiegare le realtà della nostra *vita*, ma che è la nostra vita a fare da presupposto a una teoria scienti-

fica, e che quest'ultima è dunque il prodotto di un essere vivente" (*infra*, p. 90). Fondamentale a tale riguardo è, ancora prima che il sapere medico di Weizsäcker, la sua esperienza clinica: un medesimo effetto (ad esempio, il sintomo della febbre) può essere determinato da una molteplicità di cause eterogenee; viceversa, una medesima causa (ad esempio, una uguale quantità di un medesimo farmaco somministrata a due soggetti simili per sesso, età, costituzione e patologia) può dar luogo a reazioni completamente diverse. In una prospettiva estesologica più generale, un medesimo stimolo può originare sensazioni differenti, mentre la stessa sensazione può essere provocata da stimoli diversi.

Weizsäcker ne deduce una triplice conseguenza epistemologicamente cruciale per la definitiva delegittimazione del "primato della quantità rispetto alla qualità" (*infra*, p. 94): la scienza non coincide senza resti con la scienza oggettiva, formulabile in termini fisico-matematici e riducibile a meri rapporti di quantità; l'oggettività indagata dalla scienza oggettiva non si identifica con la realtà vera *tout court*; la realtà oggettiva, correlato oggettuale di una scienza oggettiva, non è la realtà prima né l'unica in cui è immersa la vita dell'uomo (*infra*, p. 90). Ciò va ribadito non al fine di negare valore all'ambito delle scienze oggettive e alle realtà da esse esplorate, quanto piuttosto allo scopo di ampliare l'esperienza della verità e del sapere scientifico anche a quei regni che una concezione troppo angusta dell'oggettività tende a espungere dalla dimensione del vero e del conoscibile: "Le realtà non oggettive non perdono nulla della loro realtà per il fatto che ne esistono anche di oggettive" (*infra*, p. 91).

Collocandosi nella scia della morfologia goethiana (che aveva apertamente avvertito l'"abuso" della matematica come scienza di riferimento per l'indagine naturalistica [1826]), e alleandosi alle più recenti acquisizioni intorno alla correlazione parte-tutto condivise dalla fenomenologia e dalla teoria della Gestalt, Weizsäcker perviene a delineare una vera e propria *antilogica* (1923) in quanto approccio non quantitativo e non razionalistico-intellettuale in grado di rendere adeguatamente conto dei fenomeni biologici: "fenomeni morfologici" quali "generazione" e "fecondazione", "crescita" e "sviluppo", che risulterebbero del tutto illogici se indagati con le categorie delle scienze esatte (apparirebbero contraddittori in quanto in essi l'1 diventa 2, il 2 diventa 1, l'individuo a

diventa b, c, d... pur rimanendo a, l'attività è al contempo passività nell'organo di senso, l'uguaglianza è disuguaglianza nella somiglianza), sono pienamente comprensibili se indagati nella prospettiva di concetti "antilogici e antimatematici", in grado di farsi carico di quell'indefinibile determinatezza propria del biologico.

L'apertura alla legittimata dimensione del soggettivo-personale abbraccia un ulteriore ambito di indagine, che Weizsäcker giudica ben lungi dall'essere stato adeguatamente valorizzato dalla fisiologia tradizionale, che si è limitata a concepirlo in termini quantitativo-performativo-funzionali: l'ambito del *patologico*. Non solo esso rappresenta per le indagini sull'essere umano l'analogo dell'esperimento chirurgico sugli animali, ma costituisce un'occasione decisiva per ampliare il campo stesso della biologia, nel momento in cui le malattie rappresentano l'accadere della vita sulla soglia tra senso e non senso. La dimensione del patologico viene tuttavia a iscriversi per Weizsäcker nella più ampia sfera esistenziale del "patico" (*pathisch*), identificato con il "personale" e contrapposto all'"ontico": se ontico è il modo di essere delle cose che semplicemente *ci* sono, patico è il modo di essere dei fenomeni viventi per i quali più che l'essere è appunto il vivere l'essenziale, nelle modalità del volere, del potere, del dovere (1940, pp. 310-321; 1946, pp. 178-179; 1956, pp. 67-97).

Il tema del patico rappresenta una categoria centrale della riflessione di Erwin Straus (autore che peraltro Weizsäcker ben conosceva [1925]): similmente impegnato, nella sua teoria e pratica fenomenologica della psichiatria, a rivendicare la dimensione del vissuto soggettivo di contro a quella separatezza di soggetto e mondo che fa risalire alla tradizione cartesiana, Straus oppone il momento patico al momento gnosico (*gnostisch*) come due intonazioni fondamentali della nostra **relazione al mondo**, l'una connessa al "come", l'altra al "che cosa" del fenomeno: "Il patico appartiene allo stadio più originario dell'esperienza vissuta, e se risulta così difficilmente accessibile tramite la conoscenza intellettuale, è proprio perché con i fenomeni noi instauriamo una comunicazione immediatamente attuale, intuitivo-sensibile, ancora di natura preconconcettuale" (1930b, p. 43; vedi anche 1930a, p. 48). Agli inizi degli anni Settanta, nell'ultimo suo articolo pubblicato in vita, Buytendijk – che era stato in rapporto di amicizia e scambio intellettuale con Straus (vedi Struijker-Boudier, 1988) e aveva ricevu-

mettiamo:  
"relazione  
con il mon-  
do?"

to non pochi impulsi da Weizsäcker, tornerà sull’“aspetto patico della finitezza” (1973b), a riprova di come questo orizzonte problematico abbia potuto costituire un terreno di riflessione comune per ricercatori impegnati, ciascuno dalla propria prospettiva, a esplorare quei territori della soggettività nei quali il sentire non si è ancora irrigidito nella concettualizzazione dell’oggetto come *ob-jectum*, *Gegen-Stand*, ma si trattiene nel commercio intuitivo e affettivo con il mondo. Esperienza esemplare di tale commercio, che funge da incrocio per considerazioni di carattere fisiologico, medico, psicologico, esistenziale, è offerta dal dolore, nel quale l’esperienza vissuta (*Erleben*) si configura come soffrire (*Erleiden*): una questione – da Uexküll definita “contrassegno del corpo proprio” (1920a, p. 130) – alla quale tanto Weizsäcker (1926d, 1936, 1951) quanto Buytendijk (1942, che a Weizsäcker direttamente si richiama), hanno dedicato studi monografici.

mettiamo solo il primo riferimento, altrimenti continuiamo a non essere chiari: ok?

#### UN’ESTETICA TRASCENDENTALE ALLARGATA

Introduzione del soggetto nella biologia, dunque. Ma davvero si può parlare di “soggetto” al singolare? Muovendo da Kant e dalla sua fondamentale acquisizione riguardo al ruolo trascendentale della soggettività nella costituzione dell’esperienza, e al contempo avvertendo l’esigenza di ampliare la sua estetica trascendentale imperniata essenzialmente sul *Mensch*, sull’essere umano in generale, a partire dagli inizi del Novecento Jakob von Uexküll avvia un processo di moltiplicazione delle forme *a priori* dello spazio e del tempo, la cui varietà finisce per coincidere con il numero delle specie animali. A seconda dei vincoli impostigli dal proprio piano strutturale (*Bauplan*), ciascun organismo è dotato di organi recettori che selezionano gli innumerevoli stimoli provenienti dall’ambiente, accogliendone solo la parte significativa per l’organismo stesso; questa parte viene quindi analizzata a seconda della natura dei recettori (un medesimo stimolo luminoso potrà produrre effetti cromatici in alcuni animali, meramente chiaroscurali in altri) e trasformata finalmente in eccitazione nervosa (1909, p. 251). Pur potendo dunque condividere diverse specie animali lo stesso mondo, ciascuna di esse lo vivrà come proprio ambiente (*Umwelt*: letteralmente “mondo circostante”) in maniera specifi-

ca, e inaccessibile a tutte le altre, perché condizionata dalla propria organizzazione, che combacia con il percepibile come un incavo con il proprio perno: “Ogni organismo animale possiede nei suoi strumenti sensori degli ‘incavi’ che si adeguano perfettamente ai ‘perni’ di determinate marche percettive esterne” (*infra*, p. 52).

Ma il momento recettivo è solo una faccia della medaglia che rappresenta la *Umwelt*: quella faccia che corrisponde alla *Merkwelt* (mondo percettivo, offerto al *Merken*, all’accorgersi di qualcosa, di *Merkmale* come “marche percettive” nel campo fenomenico grazie agli organi recettori). L’altra faccia è costituita dalla *Wirkwelt* (mondo operativo, modificato dal *Wirken*, dall’agire dell’essere vivente sul proprio ambiente grazie ai suoi organi effettori). Il rapporto fra soggetto e *Umwelt* viene così a delinearci nel senso di un’azione reciproca, nella forma di un unitario “circuito funzionale” (*Funktionskreis*); è una correlazione in cui, per così dire, tanto si prende quanto si dà: “Dopo aver subito un effetto da una marca percettiva, ogni animale esercita infatti un controeffetto nei confronti del proprio ambiente” (*infra*, p. 54). L’interazione soggetto-ambiente si configura come un’incessante interpretazione di segni salienti e dotati di senso, che vengono ricevuti e inviati: la teoria segnica della sensazione (già impostata da Lotze e Helmholtz) si amplia così in direzione di una vera e propria zoosemiotica ecologica (Th. von Uexküll, 1992; Sebeok, 2001).

In ogni animale è il *Bauplan* suo specifico a garantire la possibilità di una perfetta *adeguatezza* (*Einpassung*) fra organi recettori e marche percettive da un lato, e organi effettori e marche operative dall’altro: la vespa incontra nel proprio ambiente cose-da-vespa, il cane fa cose-da-cane, e non si siede su una sedia perché la sedia è un’“opportunità umana”, e non canina, di seduta (*infra*, p. 49; una *affordance*, avrebbe detto Gibson, 1979). Perciò, argomenta Uexküll contro un certo riduzionismo darwinistico, è appunto di *adeguatezza* che occorre parlare, e non di adattamento (*Anpassung*): se si accettasse l’idea che gli organismi devono progressivamente adattarsi al loro ambiente, li si concepirebbe come fondamentalmente inadeguati a esso, almeno in uno stadio iniziale, mancando di rispettare una loro valutazione *iuxta propria principia* e finendo per commisurarli a metri estranei, magari persino umani. Per tutta la parabola della sua riflessione zoologica Uexküll si è battuto contro i pregiudizi antropocentrici che ostacolano un’a-



deguata comprensione dei mondi animali a partire dalla terminologia biologica: se in gioventù, insieme con i colleghi Beer e Bethe, aveva proposto una “nomenclatura biologica oggettiva” (1899), che sostituisse, ad esempio, “vista” e “olfatto” con i più neutri “fotorecezione” e “stiborecezione”, tornando successivamente sulla questione con Brock (1935) avrebbe optato, al contrario, per una nomenclatura “riferita al soggetto” di volta in volta preso in esame e alla sua specifica organizzazione: oggettività non è la (peraltro irraggiungibile) neutralità, ma il riconoscimento della pluralità delle soggettività e delle rispettive organizzazioni.

Eppure l'antropocentrismo cacciato dalla porta sembra rientrare subdolamente dalla finestra. Se ogni animale, uomo compreso, è rinchiuso nella propria bolla di sapone e non vi è modo che animali diversi vi accedano, né che quello acceda ad altre bolle, come si può interagire, ad esempio nel fatale rapporto fra predatore e preda? È la natura stessa ad “abbracciare armoniosamente in un unico sguardo marca percettiva e marca operativa di mondi differenti” (*infra*, p. 56): essa assurge dunque a Natura, una sorta di meta-animale o di immanente e onnisciente divinità che tutto vede e tutto conosce, là dove ogni specie è vincolata ai confini dettati dal corrispondente *Bauplan*. Eppure è difficile sottrarsi all'impressione che talora Uexküll inclini a far coincidere questo punto di vista sinottico con quello dello zoologo, e in ultima analisi della sua propria persona. Forte della configurazione a scatole cinesi cui abbiamo accennato sopra, Uexküll pare ammettere che all'essere umano come animale supremo risultino in qualche modo accessibili gli ambienti di una mosca, di una lumaca, di una cozza, le cui specifiche “visioni del mondo” vengono ottenute grazie a un progressivo impoverimento di un'immagine fotografica – considerata equivalente al dato visivo umano – attraverso la superposizione di una serie di retini (Uexküll, Brock, 1927; Uexküll, 1934, p. 40).

Viene dunque a istituirsi una peculiare tensione fra un approccio rigorosamente monadologico e antiantropocentrico (in virtù del quale ogni specie animale – inclusa quella umana – vive il proprio spazio, il proprio tempo, il proprio movimento, in una modalità che resta inaccessibile a qualsiasi altra specie) e una tentazione antropocentrica (per la quale, magari grazie a protesi tecnologiche quali il microscopio o la macchina fotografica – strumenti che pure, in quanto artefatti umani, nel modo in cui sono costruiti “risul-

tano sempre e comunque vincolati alla nostra capacità percettiva di umani” [*infra*, p. 58] –, all’essere umano è concesso in qualche modo di bucare la propria bolla di sapone per andare a sbirciare in quelle degli altri organismi, immedesimandosi nelle loro visioni del mondo). Una tensione che un suo lettore attento e ammirato come Adolf Portmann ha caratterizzato come tentativo di “fondare oggettivamente la sfera della soggettività”, cercando fino alla fine (a rischio di contraddizione rispetto alle stesse premesse monadologiche del suo pensiero) il modo di salvaguardare la “confrontabilità tra l’esperienza animale e la nostra” (1961, p. 255).

Resta in ogni caso indiscusso il merito di Uexküll: aver collocato al cuore stesso della riflessione biologica, interpretandolo in senso interattivo, quel rapporto tra organismo e ambiente sul quale già Lamarck (1809, pp. 145-174) aveva attirato l’attenzione, e che – come vedremo nella seconda parte di questo volume – troverà nella riflessione contemporanea pieno sviluppo con la nozione di “nicchia”.

## L’ESTESIOLOGIA TRA PERCEZIONE E MOVIMENTO

La duplice struttura della relazione fra soggetto e ambiente, che come si è visto Uexküll articola nell’accorgersi (*merken*) e nell’operare (*wirken*), ci conduce immediatamente a un nesso cruciale per la riflessione di tutti i nostri autori: quello che si istituisce fra percezione e movimento.

Il tema della percezione coinvolge l’ambito più specificamente estetico (nel senso di estesico) della riflessione dei nostri autori: l’*aisthesis*, appunto, la sensazione, il sentire. In ognuno di essi la dimensione della sensibilità occupa comprensibilmente una posizione centrale, come zona di confine e di commercio fra soggetto e oggetto, io e mondo, anzi come principale passo carraio grazie al quale una soggettività può innanzitutto avere esperienza di mondo. Questa particolare attenzione per la sfera del sensibile si accompagna a una profonda insoddisfazione per il modo in cui una certa tradizione filosofica e scientifica l’ha intesa, di pari passo con un approccio razionalistico e intellettualistico al problema sopra toccato dell’oggettività (approccio le cui radici affondano nell’antico atteggiamento scettico di fronte all’ingannevolezza dei

sensi): un modo in cui il sentire sarebbe appunto mero appannaggio di una privatezza soggettiva, il risvolto individuale, qualitativo e inoggettivabile (più o meno psichicizzato o cerebralizzato), dell'incontro con le cose e con il mondo.

Il testo di Weizsäcker che qui presentiamo costituisce una potente confutazione di tale posizione e al contempo un'orgogliosa rivendicazione della dignità filosofica e biologica della sensazione, che non teme il ricorso alla "tautologia: quel che gli organi di senso mostrano c'è" (*infra*, p. 98). Se una teoria della sensazione non riesce a dar conto del fatto che gli esseri umani in genere danno credito alla "verità dei sensi", è la teoria ad avere un problema, e non quegli esseri umani: "I sensi infatti ingannano solo quando si crede che possano offrire conoscenze pari a quelle che la fisica formula in modo oggettivo. Ma i sensi non mentono affatto quando devono offrire ciò che possono: elementi di carattere biologico, ossia percezioni del mondo nel quale viviamo (e non nel quale ci troviamo in quanto fisici)" (*infra*, p. 93). Le sensazioni aprono al mondo e ai suoi elementi così e così in sé caratterizzati. Siamo qui al cospetto di un motivo in senso lato fenomenologico (Weizsäcker parla infatti esplicitamente di una "fenomenologia dei sensi" [*infra*, p. 108]), che il Novecento ha diversamente ed efficacemente variato; pensiamo ad esempio a Max Scheler, là dove scrive: "Riteniamo di avere direttamente nel sorriso la gioia, nelle lacrime la sofferenza e il dolore dell'altro, nell'arrossire la sua vergogna, nelle mani giunte la sua preghiera, nello sguardo tenero dei suoi occhi il suo amore, nel digrignare i denti la sua rabbia, nel pugno minaccioso la sua minaccia, nel suono delle sue parole il significato di ciò che vuol dire" (1923, p. 243). O a Heidegger, quando osserva: "Ciò che udiamo è la tempesta che sibila nel camino, il rombo del trimotore, la Mercedes nella sua evidente diversità dalla Adler. Ciò che ci è più vicino non sono le sensazioni, ma le cose stesse" (1935-1936, p. 11).

Se ci ostiniamo a trattenerci in una concezione soggettivistica della sensazione, manchiamo il suo momento cruciale, cioè il suo delinearci come "atto di trascendenza" in virtù del quale un oggetto ci si dà, e che quindi non può essere esso stesso reso oggetto: ogni sensazione è una percezione, "dunque non 'vi sono' affatto sensazioni, perché neppure 'vi sono' percezioni, bensì qualcosa che si dà mediante la percezione" (*infra*, p. 95). Nella complessa

storia secolare delle idee di sensazione e percezione – spesso distinte sulla base del fatto che la prima esprimerebbe a un’affezione del corpo che si presenta nell’immediatezza del vissuto soggettivo, mentre la seconda riferirebbe tale vissuto a un oggetto esterno e indipendente dal soggetto, che rappresenterebbe la causa di quel vissuto – Weizsäcker si schiera dunque nel partito di coloro che negano la legittimità di tale distinzione, opponendosi su questo punto a Straus, che nella sua opera estesiologica principale, *Vom Sinn der Sinne*, propone invece di vincolare la sensazione al momento patico-affettivo e la percezione al momento gnosico-cognitivo (1956a, pp. 69-70).

Le strade di Weizsäcker e di Straus tornano però a ricongiungersi in un alveo comune (e condiviso anche da Buytendijk) là dove entrambi respingono decisamente una concezione meramente passiva, ricettiva e contemplativa del plesso sensazione-percezione, per insistere sul ruolo attivo e costitutivo del movimento. In Weizsäcker l’“atto biologico” si presenta come “unità di percezione e movimento” (come recita anche il sottotitolo del suo *opus magnum* [1940]); unità nella quale, tuttavia, il momento percettivo e quello motorio si escludono vicendevolmente, rimanendo occultati l’uno all’altro: “Finché mi interessa la farfalla, trascuro e sacrifico gli altri movimenti che insorgono tramite i miei stessi movimenti. Finché dal treno in corsa sono rivolto al paesaggio in lontananza, sacrifico i pali del telegrafo che mi sfrecciano dinanzi” (*ibidem*, pp. 110-112). È quel che Weizsäcker designa come “principio della porta girevole” (*ibidem*, p. 124). Perciò mette conto preferire alla nozione statica e tutto sommato astratta di “forma” (*Gestalt*) quella dinamica di “formazione” (*Gestaltung* o *Bildung*), che tiene in considerazione la ritmica del vivente nella sua complessità spaziotemporale in incessante divenire, come già Goethe aveva proposto nel 1807 (Weizsäcker, 1942, p. 25).

La sfera della motricità, normale o patologica (Weizsäcker, 1933, 1942, 1943), praticamente orientata o artisticamente declinata (in particolare nella danza: vedi Straus, 1930b; Buytendijk, 1951c), animale o specificamente umana (Buytendijk, 1932b, 1948, 1957c), viene ad assumere in questi autori un tale rilievo da caratterizzare la loro ricerca complessiva all’insegna non tanto del “primato della percezione” (Merleau-Ponty, 1946), quanto piuttosto di un vero e proprio “primato del movimento”, che anticipa di molti decenni

---

l'attenzione contemporanea per questo tema (un vero e proprio *motor turn*, specie in ambito neuroscientifico [Gallese et al., 2009]). Se pensiamo poi al nesso che vincola, anche etimologicamente, il movimento ai moti dell'animo e all'emozione (dunque ancora una volta alla dimensione del patico), comprenderemo facilmente l'interesse suscitato da queste problematiche per quello che si suole ricondurre sotto l'etichetta di *emotional turn*.

## FENOMENOFILIA

Muoversi. Una tradizione millenaria (basti fare per l'antichità i nomi di Platone, Aristotele e Ovidio; per la modernità quelli di Vico, Herder e Goethe) ha riservato al movimento specificamente umano un'attenzione particolare, rilevandone spesso e volentieri i nessi con la conquista della stazione eretta, alla quale sono a loro volta legati lo stato di veglia, lo sviluppo fisiognomico del volto e il dispiegamento delle potenzialità dell'occhio e della mano. Nel testo qui antologizzato Straus contribuisce a tale tradizione con un'affascinante riflessione intorno al modo in cui la postura eretta (sempre di nuovo da riconquistare, nel neonato e persino nell'adulto al risveglio ogni mattina; sempre di nuovo da difendere di contro al rischio di cadere) condiziona e al contempo rende possibile la posizione dell'uomo di fronte al mondo, riflettendosi tanto sullo sviluppo dei suoi organi sensoriali quanto sulla formazione del linguaggio, quanto infine sulle istanze etiche, connesse alla libertà e alla coerenza morale: "La stazione eretta non dà tregua, è sempre un rinnovato sostenersi contro la spinta verso il basso. Non basta conseguire una posizione, dobbiamo imparare a mantenerla. Chi vi riesce viene riconosciuto dal linguaggio come fermo, persistente" (*infra*, p. 131). Lontano da qualsivoglia tentazione dualistica, sull'esempio della stazione eretta Straus ci mostra come una linea ininterrotta conduca dalle determinazioni immediatamente anatomiche su su fino a quelle più squisitamente spirituali, offrendoci così un saggio paradigmatico di antropologia filosofica nel quale emerge (vichianamente) che le metafore – "tenere la schiena dritta" – non sono "soltanto" metafore; o meglio lo sono alla lettera, come trasporti di senso che si verificano tra i differenti piani dell'esperienza umana. Il significato del nostro

“portamento” – sottolineerà ancora Portmann appoggiandosi direttamente a Straus – “si estende anche al nostro comportamento in seno al gruppo, a tutta la nostra condotta di vita”, e così “diviene una sorta di significativo manifesto della nostra spiritualità” (1959b, p. 159; vedi anche 1954a).

forse già  
chiesto: va  
mene il ter-  
mine? Op-  
pure “esibi-  
zione”, per  
esempio?  
Passim

“Manifesto” va qui preso alla lettera: nel senso della manifestazione, dell’esposizione, della **mostrazione**. Portmann (1959b, pp. 158-159) osserva come anche in quei mammiferi capaci di sedersi e (almeno momentaneamente) di alzarsi su due piedi si presenti una minore caratterizzazione della parte dorsale rispetto a quella ventrale, che nella modificazione della postura diviene propriamente frontale. L’accentuazione nei disegni e nelle colorazioni della parte facciale, pettorale e ventrale in primati quali amadriadi, mandrilli e gibboni evidenzia l’intimo nesso che si istituisce fra la produzione della forma e la possibilità che uno sguardo la colga.

non mi è  
chiaro

Siamo così introdotti all’affascinante tema dell’*immagine della natura*. Non solo nel senso del genitivo oggettivo: il mondo naturale così come appare **e si fa fenomeno per un organismo così e così configurato, che lo percepisce secondo le possibilità e i limiti che gli sono imposti dal proprio Bauplan** – è questa soprattutto la direzione in cui Uexküll sviluppa il problema (si veda il caso degli ocelli sulle ali della farfalla che “guardano” il passero che li guarda: *infra*, p. 56. Ma anche nel senso del genitivo soggettivo: la natura è *pictrix* (Caillois, 1960, pp. 37-49), vuole mostrarsi, darsi a vedere, farsi immagine, divenire fenomeno in forma e colore.

Ci troviamo, ancora una volta, in una sfera tipicamente goethiana: “Tutto ciò che vive vuole anche mostrarsi” (Goethe, 1987, p. 349). L’impulso formativo delle forze che strutturano il vivente è al contempo un impulso a esibirsi sensibilmente, una vera e propria “fenomenofilia”. L’autore che – tenendo ben presente quell’apoftegma goethiano – per tutta la vita ha incessantemente esplorato questo variopinto e multiforme territorio è Adolf Portmann (1960b, p. 644): lo zoologo svizzero ha espressamente inteso declinare la propria personale concezione della morfologia nel senso di una “fanerologia”, cioè di una scienza non soltanto in senso stretto di ciò che nella terminologia zoologica va abitualmente sotto il nome di “fànera” (produzioni cheratinizzate come penne e piume, squame, corna e becchi, peli e vibrisse, unghie e zoccoli), ma anche e soprattutto in senso lato del *phaneros*, del “visibile, manifesto,

palese” (*infra*, p. 164), con una particolare attenzione al *medium* grazie al quale si rende possibile la mostrazione stessa di questo manifesto: la luce (1956c, 1957c), considerata anche nel suo modularsi rispetto alla trasparenza e opacità degli organismi (1957b).

Respingendo una concezione funzionalistica che abbiamo visto essere ancora potentemente operante in Uexküll e che invece gli appare troppo angusta, soprattutto in certe declinazioni neodarwiniane inclini a ridurre la fenomenicità del vivente alla sua utilità quale “valore selettivo positivo” in vista della conservazione e della riproduzione della specie, Portmann ci invita a operare un radicale ribaltamento di prospettiva, e a cominciare a considerare quel che abitualmente riteniamo primario in un organismo come secondario e posto al servizio della produzione di immagine, della configurazione formale: “Forma – come recita il titolo di un suo intervento ai colloqui di Eranos – come primo e ultimo problema delle ricerche intorno alla vita” (1965b).

Valutata da questa prospettiva, la vita animale risulta intensamente e costantemente impegnata in un’“azione iconica” volta all’istituzione di un “regno della visione” saturo di “apparenze fenomeniche”, di “effetti ottici” prodotti per uno “sguardo” e per un “occhio”. Ciò vale tanto per le livree “semantiche” quanto per quelle “criptiche”: nel primo caso l’animale risalta vistosamente rispetto allo sfondo (emettendo un segnale iconico, ad esempio, di corteggiamento per il partner o di intimidazione nei confronti di un predatore o di un concorrente); nel secondo caso esso si confonde fino a conseguire l’invisibilità (è il caso paradigmatico del mimetismo [1956b]), che in quanto visibilità negata è pur sempre un grado della visibilità.

Questo essere-per-l’occhio – che come vedremo costituirà uno dei motivi principali che alimenteranno l’interesse per le riflessioni portmanniane da parte della fenomenologia contemporanea – viene tuttavia da Portmann stesso (nella fase più tarda della sua produzione) significativamente corretto in un suo aspetto cruciale: talora – come nel caso di certi animali marini che abitano le profondità degli abissi, che nessuna luce può penetrare a consentire visibilità alcuna – assistiamo a “innumerevoli trasmissioni ottiche inviate ‘nell’etere’ senza alcuna meta. Abbiamo a che fare con l’autopresentazione [*Selbstdarstellung*], che non è destinata ad alcun senso ricettivo ma semplicemente ‘appare’” (*infra*, p. 174). Svin-

colato non solo da qualsivoglia funzione conservativa, ma altresì dallo sguardo stesso, questo mondo di “apparenze senza destinatario” (1960a, p. 231) celebra l’apoteosi di una forma che si produce in tutta la propria magnificenza, come puro spettacolo del lusso.

È Portmann stesso (1960b, p. 644; 1960c, p. 261) a rinviare su questo punto al breve saggio sui contrassegni intuitivi dell’organico che Frederik Buytendijk aveva pubblicato nel 1928 e che qui presentiamo: “L’organico – scriveva il biologo olandese – ha valore di essere, porta a compimento la sua essenza *esibendo la propria ricchezza*. [...] Gli organismi sono tutti *sufficientemente* conformi a scopi per esibire il proprio lusso” (*infra*, p. 125). Sganciando la caratterizzazione dell’organicità dall’esclusivo ambito del biologico (organica può dirsi infatti anche una struttura sociale, come uno Stato o una Chiesa, o un’opera d’arte), Buytendijk convoca una serie di marche intuitive in presenza delle quali possiamo dire di essere al cospetto di una manifestazione organica: la totalità di parti eterogenee (relazione sulla quale si veda anche 1935), che si staglia come figura sullo sfondo, questione indagata dalla psicologia della Gestalt; la continuità fra le parti stesse; la presenza di una regolare irregolarità. Ispirandosi a un approccio squisitamente morfologico, Buytendijk ci offre un esempio che possiamo afferrare appunto intuitivamente nella comparazione: basta confrontare forme semplici quali un cerchio e un’ellisse, un ovale e una foglia diiglio, per renderci conto che quest’ultima è la più organica fra tutte, quella in cui la regola della relazione è segretamente presagita più che esplicitamente enunciata: “È come se una forma ci dicesse: ‘Puoi comprimermi o stirarmi in qualunque direzione, tanto resterò sempre ciò che sono. Fammi pure quel che ti pare, tanto ho qualcosa che non mi puoi sottrarre’” (*infra*, p. 119).

Variabilità, dunque, come libertà nella legalità. A tale proposito Buytendijk evoca in una criptocitazione i versi “Simili tutte le forme, nessuna è identica all’altra; / in coro ti preannunciano una legge segreta” del poema goethiano *La metamorfosi delle piante* (1798b, p. 399). Solo quattro anni prima Goethe aveva inviato a Schiller un breve scritto sul rapporto fra bellezza, perfezione e libertà, nel quale leggiamo che un animale, per poter soddisfare le proprie necessità, deve essere compiutamente organizzato: “Ma perché ci dia anche esteriormente un’impressione di bellezza bisogna che, oltre alla soddisfazione del bisogno, gli rimangano la forza



e la capacità di compiere atti liberi e, per così dire, senza scopo”. Il poeta contrappone a tale riguardo la talpa al cavallo: se la prima è perfetta ma brutta, perché può solo compiere determinate azioni consentite dallo sviluppo unilaterale di alcuni suoi organi, il secondo è bello perché “sembra agire solo per libera scelta”, perché “ci dà l’idea che *possa* servirsi ad arbitrio delle proprie membra” (1794, pp. 39-40). Al vertice della piramide creaturale, l’essere umano dispiegherebbe al massimo grado le sue libere potenzialità. Con Buytendijk, con Portmann, nella scia di Goethe impariamo a diventare più generosi di Goethe: non solo le talpe, ma anche le attinie e gli opistobranchi ci offrono una preziosa occasione per pensare la bellezza come perfezione nella libertà.

#### PER UNA STORIA DELLA RICEZIONE

Quanto, dei temi e dei motivi affrontati dagli autori che presentiamo in questa prima parte dell’antologia, trapasserà e verrà rielaborato e sviluppato nel dibattito a noi contemporaneo intorno ai rapporti fra morfologia ed evo-devo risulterà dall’Introduzione alla seconda parte, e dalle trattazioni dei teorici che vi sono raccolti. Una ricerca a parte meriterebbe di essere condotta sulla rimediazione letteraria di alcune questioni bioteoretiche: si pensi, ad esempio, al ruolo giocato dalle dottrine di Uexküll nella letteratura novecentesca (Herwig, 2001) e da ultimo nel romanzo di Peter Høeg *I quasi adatti* (1992).

Qui invece, a conclusione del nostro percorso, mette conto accennare almeno per sommi capi ad alcune fondamentali stazioni nella complessa storia della ricezione di quel plesso che si può ricondurre alla formula della “biologia teoretica” nel contesto della riflessione filosofica novecentesca, che ha saputo accogliere e problematizzare con notevole profitto le istanze sollevate dagli esponenti più teoreticamente impegnati nelle scienze della vita.

Abbiamo già accennato al precoce interesse mostrato dalla fenomenologia e dall’antropologia filosofica per gli autori raccolti in questa prima parte del volume, e in particolare – anche per motivi anagrafici – per Uexküll, il cui concetto di *Umwelt* ha rappresentato per molti filosofi del Novecento un ineludibile e cruciale momento di confronto. L’attenzione si focalizza in tale contesto

ricettivo sulle somiglianze e differenze fra la sfera animale e quella specificamente umana.

Tracce significative della lettura di Uexküll si trovano in Max Scheler: oltre alla recensione (1914) espressamente rivolta ai *Bau-  
steine*, nella quale il barone baltico viene lodato al contempo per competenza e capacità divulgativa, ma anche criticato per l'insufficiente fondazione filosofica del suo impianto bioteoretico, ricordiamo il saggio sul *Risentimento* (1912) e il lavoro su *Formalismo nell'etica* (1913-1917, pp. 200-201).

Anche negli altri due principali rappresentanti dell'antropologia filosofica, Helmuth Plessner e Arnold Gehlen, il confronto con la bioteoretica è parte integrante dell'impianto fondativo della disciplina. Di Plessner ricordiamo innanzitutto l'importante studio *I gradi dell'organico e l'uomo* che, oltre ovviamente alla collaborazione con Frederik Buytendijk (con riferimento soprattutto al saggio scritto a quattro mani sull'interpretazione dell'espressione mimica [1925]) e al suo lavoro sui contrassegni intuitivi dell'organico qui antologizzato, riserva ampio spazio alle teorie di Uexküll (1928, pp. 87-88, 92-94, 271-272), al quale riconosce di "aver fatto piazza pulita delle analogie antropomorfe" (1928, p. 15). Alle riflessioni di Straus sulla stazione eretta e sulle forme della spazialità si richiamerà invece nell'*Antropologia dei sensi* (1970, pp. 23-25, 38, 93-94, 99); lo psichiatra è apprezzato in quanto fornisce, insieme con Weizsäcker, un contributo decisivo all'"indissolubile legame di percezione e movimento" (*ibidem*, p. 99).

Per Gehlen ci limitiamo a menzionare qui la sua importante sintesi *L'uomo* – uscita nel 1940 e poi rielaborata nel 1944 –, in cui abbondano i riferimenti alla teoria uexkülliana della *Umwelt* (definita "un tocco di genio" [1940, p. 106], ma non per questo risparmiata da osservazioni critiche), al Buytendijk della psicologia animale e della teoria del gioco, e a Portmann, che gli interessa però più per le sue ricerche sull'ontogenesi umana che non per le sue riflessioni sulla forma animale (*ibidem*, pp. 71-73).

Ma è soprattutto Martin Heidegger ad aver funzionato da potente volano per la diffusione delle teorie uexkülliane nel dibattito filosofico novecentesco. Alla fine degli anni Venti, in un corso universitario, poi pubblicato con il titolo di *Concetti fondamentali della metafisica*, viene riservato ampio spazio alle teorie di Uexküll e Driesch, giudicate "due passi essenziali in biologia".

“Sarebbe stupido – scrive Heidegger (1929-1930, p. 337) – se ora volessimo tentare di riscontrare nelle ricerche di Uexküll un’incompletezza filosofica e rinfacciargliela.” La sua posizione è tuttavia assai critica nei confronti della nozione di *Umwelt*, nella misura in cui distingue tra l’animale, assorbito totalmente dal rapporto col proprio ambiente, e l’essere umano, che istituisce una relazione aperta col proprio mondo: il primo è “povero di mondo”, il secondo è “formatore di mondo” (*ibidem*, p. 302). Non un’alterità qualitativa né differenze quantitative separano l’uomo dall’animale, bensì un “abisso” ontologico. Quanto al problematico rapporto con Erwin Straus, ricordiamo che in una lettera del 1955 a Medard Boss Heidegger ebbe a lamentare che il suo *Vom Sinn der Sinne* era una “copia grossolana” di *Essere e tempo* (1947-1971, p. 359).

Riconducibili per alcuni versi alla tradizione di ascendenza fenomenologica sono anche Hans Blumenberg e Hannah Arendt, che pure hanno voluto confrontarsi con alcune salienti questioni bioteoretiche. In *Tempo della vita e tempo del mondo*, il primo, ricordandoci che la *Umwelt* di Uexküll e la *Lebenswelt* di Husserl sono pressoché coetanee, esamina criticamente la teoria uexkülliana della temporalità soggettivamente percepita, caratterizzandola come “un sistema tubolare di tempi della vita che potrebbe ricordare un pacco di maccheroni” (1986, pp. 313-317). La seconda fa propria la nozione portmanniana di “autopresentazione” nel decisivo paragrafo “Il rovesciamento della gerarchia metafisica: il valore della superficie” della sua opera incompiuta *La vita della mente* (1978, pp. 108-111; ma vedi già le note di diario del 1966 [2002, pp. 541-544]).

Anche al di fuori dell’ambito in senso lato fenomenologico, la bioteoretica ha esercitato una potente attrazione. Basti pensare ai nomi di Oswald Spengler (significativi rinvii a Uexküll si trovano nei capitoli V e VI delle incompiute *Urfragen*, 1965) e Ernst Cassirer. Nei materiali raccolti per il quarto volume della *Filosofia delle forme simboliche*, pubblicati postumi con il titolo di *Metafisica delle forme simboliche*, Uexküll è ampiamente discusso riguardo al rapporto fra “spirito” e “vita” (Cassirer, 1928, pp. 51-52, 77-80, 275-277). Nel quarto volume della *Storia della filosofia moderna* (steso nel 1940, ma pubblicato anch’esso solo postumo) il libro II è dedicato a “L’ideale della conoscenza nella biologia e le sue tra-

no “d” eufonica davanti ai nomi propri

sformazioni”, e non poche pagine riguardano Uexküll, che Cassirer interpreta come ultima propaggine della tradizione morfologica idealistica, in cui si manifestano ascendenze leibniziane e herderiane, ma soprattutto goethiane (1940, pp. 310-319). Anche il tardo *Saggio sull'uomo* torna sullo zoologo estone per sottolineare la differenza uomo-animale: “Non solo il circolo funzionale dell'uomo è quantitativamente più ampio ma esso presenta anche una differenza qualitativa” (Cassirer, 1944, p. 79), costituita dal sistema simbolico, che fa da tramite fra azione e reazione.

Se in Spagna il grande mediatore della cultura tedesca, José Ortega y Gasset, si riferisce a Uexküll già nei saggi su biologia e pedagogia *El “Quijote” en la escuela* (1920, pp. 292, 297) e poco dopo scrive una prefazione elogiativa alla traduzione spagnola dei *Bausteine* (1922), in Francia, agli inizi degli anni Trenta, il giovane Jacques Lacan utilizza la teoria ambientale uexkülliana nella sua tesi sulle psicosi paranoiche (1932). Anche nel celeberrimo saggio su *Lo stadio dello specchio come formatore della funzione dell'io*, presentato oralmente per la prima volta nel 1936, ricorrono i termini uexkülliani di *Umwelt* e *Innenwelt* (1949, pp. 90-91).

Il principale esponente della fenomenologia francese, Maurice Merleau-Ponty, ha fin da subito manifestato un significativo interesse per i nostri autori. *La struttura del comportamento* (1942) discute le tesi di Weizsäcker sulle leggi che regolano i riflessi e soprattutto tiene presenti le ricerche di Buytendijk sulla psicologia animale. In *Fenomenologia della percezione* (1945) troviamo lo Straus della prima edizione di *Vom Sinn der Sinne* (1935); lo psichiatra ricambierà l'attenzione tenendo a sua volta presenti le tesi merleau-pontyane nella seconda edizione (1956) del suo *opus magnum*. Nella seconda fase del suo pensiero, caratterizzata da un'accentuazione delle tematiche ontologiche, l'attenzione di Merleau-Ponty si concentra soprattutto su Uexküll e Portmann (si veda in particolare il corso al Collège de France del 1957-1958 dedicato a *La natura* [1956-1960, pp. 245-261, 273-279]). Lo zoologo svizzero è richiamato anche in una nota di lavoro dell'aprile 1960 dell'incompiuto *Il visibile e l'invisibile*: “Organi per essere visto (Portmann) – Il mio corpo come organo per essere visto” (1964, p. 257).

Successore di Merleau-Ponty, lungo tutto l'arco della sua parabola intellettuale impegnata nel dialogo fra teoria dell'arte e

psichiatria fenomenologica, Henri Maldiney ha tenuto in grande considerazione le riflessioni di Weizsäcker (vedi i saggi raccolti in 1973, 1986, 1991) e l'opera estesiologica di Straus, alla quale ha dedicato un notevole saggio (1966). Della fortuna di Uexküll, nel secondo Novecento, è invece stato responsabile soprattutto Gilles Deleuze. Ricordiamo in particolare i lavori scritti a quattro mani con Félix Guattari – *Mille piani* (1980, p. 381) e *Che cos'è la filosofia* (1991, pp. 186-187) –, nei quali viene valorizzata e amplificata la metafora uexkülliana della “melodia” che si istituisce fra preda e predatore, fra organismo e ambiente.

Nella scia di una ripresa delle considerazioni di Heidegger e Deleuze, spesso congiunta a una riflessione biopolitica di matrice foucaultiana, si situa la recente attenzione per Uexküll nel nostro paese: ricordiamo i lavori di Giorgio Agamben (2002, pp. 44-51), di Roberto Esposito (2004, pp. 7-9), di Massimo De Carolis (2008, pp. 31-32).



---

1

COME VEDIAMO LA NATURA  
E COME LA NATURA VEDE SE STESSA?

*Jakob von Uexküll*

Jakob von Uexküll (1864-1944) proviene da una famiglia aristocratica estone di lingua tedesca. Studia dapprima zoologia a Dorpat (oggi Tartu), poi fisiologia a Heidelberg. Dal 1892 al 1903 trascorre dei periodi di ricerca a Napoli presso la Stazione Zoologica di Anton Dohrn, interessandosi dei movimenti muscolari e dei riflessi di animali marini invertebrati: il volume *Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere* (1907) raccoglierà gli esiti più significativi di questa fase. Nel 1899 si reca a Parigi dal fisiologo Étienne-Jules Marey, dal quale apprende la tecnica della cronofotografia per lo studio dei processi motori animali. Riceve un dottorato *honoris causa* dall'Università di Heidelberg per i suoi studi di fisiologia muscolare, e intraprende viaggi di studio presso alcuni laboratori di biologia marina sulle coste francesi. Una prima sintesi delle sue prospettive è offerta dalla raccolta *Bausteine zu einer biologischen Weltanschauung* (1913). Ispirato nazionalista patriottico durante la Prima guerra mondiale, nutre inizialmente speranze di rinnovamento nell'idea di stato forte propugnata dal nazismo: l'opera *Staatsbiologie* (1920) è il documento più eloquente al riguardo. Nello stesso anno esce la sua opera più ambiziosa, la *Theoretische Biologie* (poi riedita con notevoli modifiche nel 1928). Nel 1925 viene incaricato di dirigere il *Laboratorium für Umweltforschung* presso il vecchio acquario di Amburgo, che l'anno successivo si trasforma nell'*Institut für Umweltforschung*, vivace e innovativo centro di ricerca frequentato tra gli altri anche da Konrad Lorenz. Risale a questo periodo amburghese la pubblicazione del suo volume divulgativo più fortunato e tradotto: *Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen* (1934). Dopo il pensionamento, si ritira sull'isola di Capri, dove trascorre gli ultimi anni della sua vita, la cui parabola viene illustrata nell'opera autobiografica *Nie gesehaute Welten* (1936). L'ultima pubblicazione di ampio respiro teorico è la *Bedeutungslehre* (1940). Per una panoramica dei suoi saggi più significativi ricordiamo la raccolta postuma *Kompositionslehre der Natur* (1980). Il suo lascito è conservato in parte allo Ja-

kob von Uexküll-Archiv für Umweltforschung und Biosemiotik presso l'Università di Amburgo, in parte allo Jakob von Uexküll Centre presso l'Università di Tartu.

Considerato fra i pionieri dell'etologia, della zoosemiotica e della bio-cibernetica, Uexküll deve soprattutto la sua fama – ben al di là dei confini della biologia – alla nozione di *Umwelt* (ambiente), fulcro concettuale attorno al quale ruota tutta la sua ricerca, che campeggiava già nel titolo del volume del 1909: *Umwelt und Innenwelt der Tiere* (1921<sup>2</sup>). Nel testo che qui presentiamo, pubblicato nel 1922, si intrecciano tutti i temi cruciali della sua riflessione, a partire dall'idea monadologica dell'organismo, rinchiuso nel proprio ambiente come in una bolla di sapone. L'ambiente è costituito da due componenti correlate: un mondo percettivo, che comprende tutto ciò di cui l'organismo può accorgersi date le possibilità dei suoi organi recettori; un mondo operativo, che abbraccia le modificazioni che l'organismo può produrre nel suo ambiente grazie ai propri organi effettori. In tal modo il rapporto fra l'essere vivente e il suo ambiente viene concepito come azione reciproca e mutua costituzione, **nelle quali** tanto si prende quanto si dà. Il “mondo” cessa di essere inteso come esperienza unica e univoca, per apparire piuttosto vissuto in innumerevoli sfaccettature, che corrispondono ad altrettante possibilità di interazione a seconda degli organismi implicati. Perciò occorre guardarsi da ogni tentazione antropocentrica, evitando di giudicare gli ambienti non umani (innanzitutto animali, ma anche vegetali e inanimati) con categorie pertinenti agli ambienti umani. Uexküll non perde qui l'occasione per polemizzare contro una visione troppo angusta dell'interpretazione evoluzionistica, sostenendo che non di selezione degli organismi per progressivo “adattamento” si deve parlare, bensì di un perfetto “adeguamento” fra l'organismo e il proprio ambiente, descritto efficacemente dallo schema del “circuitto funzionale” che vincola insieme soggetto e oggetto, percezione e azione.

## I

Al navigatore che viaggia per settimane nei mari tropicali si imprime nell'animo estenuato da tanta monotonia, giorno dopo giorno, la medesima immagine. Lo circonda un piatto rotondo di colore blu, sormontato da una campana di vetro parimenti blu. Durante la notte il piatto diventa più scuro, mentre la volta del coperchio vitreo si adorna di migliaia di luci. Mare e cielo circondano il viaggiatore come una prigione, dalla quale l'occhio cerca invano di fuggire: il piatto e la campana lo accompagnano in vir-



tù di una necessità naturale che non ammette deroghe. La desolazione all'interno di questo carcere a forma di cupola viene interrotta solo da stormi di pesci volanti, che vengono continuamente strappati dalla chiglia della nave alla loro umida patria. Essi volano come rondini per qualche centinaio di metri al di sopra delle onde che si dispiegano uniformi, per poi scomparire di nuovo in profondità. Di rado il profilo di un piroscifo che passa lontano si staglia sull'orizzonte sempre uguale a se stesso.

Solo quando ci avviciniamo alla terraferma, lo spazio interno della cupola blu si riempie di svariate immagini che ristorano l'occhio. Le pareti del carcere si allargano e retrocedono dietro al ricco contenuto della cella. Spinti dall'interesse per questo mondo vivace che ora ci circonda, dimentichiamo allora che i muri che ci rinchiudevano non sono affatto caduti, e non cadranno fino alla fine dei nostri giorni. E dimentichiamo i nostri muri a tal punto che nemmeno li tracciamo sulle nostre mappe, nelle quali è invece accuratamente riportato tutto ciò che anima il variopinto piatto del suolo terrestre, come boschi, montagne e fiumi. E tuttavia, chiunque volesse riferire del proprio viaggio sulla carta dovrebbe anche far scorrere su di essa una piccola cassa da orologio di colore blu, che restituisca l'idea del suo orizzonte, per chiarire che cosa abbia davvero visto o potuto vedere.

La cupola blu, così spesso ricoperta di nubi, prima o poi risalta sempre fuori. E muta anche di forma. Per chi si riposa sul pendio di un monte, essa sembra sorgere vicino alla sua schiena subito dietro il crinale della montagna, e sprofondare sempre più in lontananza dinnanzi a lui, al di là della valle e delle sue complesse ramificazioni. Per chi invece salga su una mongolfiera, lo spazio interno della sua prigione si amplierà felicemente, ma non si riuscirà mai a farlo saltare. Anche se ci innalzassimo fino allo spazio celeste e potessimo vedere dinnanzi a noi il Sole e i pianeti, come vediamo i loro modellini al planetario, saremmo comunque sempre circondati da una parete impenetrabile che ci rinchiuderebbe.

Lo spazio che ci circonda è sempre limitato. Forse ci si può immaginare mentalmente uno spazio illimitato, ma i nostri strumenti sensori non lo conoscono affatto. Essi ci insegnano piuttosto che rimaniamo costantemente circondati da una bolla di sapone, forse fragile, ma per noi tanto irraggiungibile quanto impenetrabile. Ciascuno di noi porta con sé questa bolla di sapone come un gu-

scio stabile per tutta la sua vita. Tra noi e la bolla sussiste un reciproco vincolo.

All'interno della propria bolla di sapone ciascuno di noi vede il Sole sorgere e tramontare. Questi soli sono molto diversi: nelle zone settentrionali sappiamo bene che il Sole è un disco, poiché al tramonto esso non ferisce i nostri occhi. Ma ai Tropici nessuno sa che aspetto abbia il Sole: laggiù un possente fuoco si sposta nel cielo, invisibile nella sua luminosità. Ancor più diverse sono le stelle. Chi possiede occhi irreprensibili, quali quelli dei medici, vedrà apparire piccoli dischi rotondi e bianchi nel cielo notturno. Altri individui verranno illuminati da piccole lampade chiare, circondate da una corona di raggi.

Ma queste sono differenze che scompaiono al cospetto di quelle, ben più marcate, che ci si manifestano nello studio più approfondito degli ambienti dei nostri consimili. Con ambiente [*Umwelt*] intendiamo comprendere la bolla di sapone nel suo complesso con tutto ciò che essa contiene. Perlopiù ci accontentiamo di stabilire la differenza fra gli oggetti che noi stessi possiamo percepire quando ci rechiamo nel luogo di residenza di un altro essere umano, per studiare sul posto un *milieu* estraneo. A ciò si connettono di solito considerazioni più o meno edificanti riguardo agli effetti esercitati dal *milieu* sull'animo umano.

Non è tuttavia di questo che si tratta qui, bensì dell'indagine intorno alle *differenze costitutive* dei diversi ambienti, che sono del tutto indipendenti dal luogo di residenza del singolo essere umano. Che tali *differenze costitutive* debbano sussistere risulterà subito evidente nel momento in cui ci si renderà conto che ognuno di noi è circondato dal proprio *ambiente* solo nella misura in cui, percependo, si accorge di un qualche suo elemento. Dato che la capacità percettiva nell'essere umano muta in modo straordinario, anche i suoi mondi percettivi dovranno corrispondentemente differenziarsi l'uno dall'altro. Il singolo uomo è connesso con il suo proprio ambiente non soltanto tramite i suoi strumenti sensori, che appunto gli permettono di accorgersi percettivamente di esso, bensì anche tramite i suoi strumenti operativi, che lo collegano con il suo mondo operativo. Mondo percettivo e mondo operativo costituiscono insieme l'ambiente.

La separazione di mondo percettivo e mondo operativo gioca un ruolo importante negli animali, mentre gli esseri umani inclu-

dono anche le loro stesse azioni nel loro mondo percettivo. Nel caso degli esseri umani si tratta dunque essenzialmente di stabilire le differenze costitutive dei loro mondi percettivi. È infatti fin da subito evidente che il numero e la specie degli oggetti che vengono distinti dagli uomini cambiano in maniera straordinaria. Tutti coloro che sono obbligati a muoversi costantemente all'aperto in natura vi distinguono molte più cose di quanto non facciano gli abitanti delle città. Ciò dipende dall'atteggiamento costante dell'attenzione che viene rivolta alle più sottili differenze dei dintorni, come quella comportata dal lavoro. Di conseguenza gli ambienti vengono configurati in modo così decisivo che si può persino parlare di *ambienti professionali*. L'ambiente di un sarto mostra la propria superiorità rispetto a quello di un cacciatore, quando entrambi si trovano lungo la via principale di una città e passano in rassegna gli articoli di moda delle signore. Per contro, il primo è in tutto e per tutto inferiore al secondo quando entrambi passeggiano per il bosco.

Quanto più gli uomini si sottraggono all'osservazione dei loro dintorni per occuparsi di oggetti invisibili, tanto più il loro ambiente si impoverisce. Uno straordinario influsso sulla configurazione dell'ambiente viene esercitato dall'*animo* dell'essere umano, dal momento che esso prescrive all'attenzione differenti linee-guida a seconda dei sentimenti che lo muovono in misura precipua. Vi sono persone che nella natura ricercano l'elemento lirico, quello eroico o quello narrativo, e ricevono di conseguenza le impressioni corrispondenti. Così, a seconda di come si rapportano all'elemento ritenuto più importante, alcuni ambienti risultano belli, altri sublimi, altri ancora melanconici, e molti purtroppo brutti.

Per i contadini che si collocano dal punto di vista dell'utile, l'ambiente non è né bello né brutto, ma ricco o povero di frutti. Del tutto privo di oggettualità si configura l'ambiente dei commercianti, che guardano soltanto al prezzo e ammettono di prendere in considerazione solo quelle marche percettive che rendono possibile una sicura valutazione, cioè sostanzialmente grandezza e numero. La meravigliosa leggenda greca di Re Mida, che trasformava in oro tutto quello che toccava e che quasi morì di fame in mezzo a tutte le sue ricchezze, caratterizza anche al giorno d'oggi un'intera classe di persone, che non immaginano nemmeno quanto meriterebbero un bel paio di orecchie d'asino. L'am-

biente della maggioranza dei cosiddetti ricchi che si incontrano durante i viaggi si contraddistingue per una povertà e una confusione che fanno pena. Dato che non hanno affatto imparato a fare attenzione alle differenze, a prescindere da pochi oggetti conosciuti per le loro marche percettive generali, essi sono circondati solo da un confuso turbinio di colori e forme, dai quali si sentono non rallegrati bensì infastiditi, proprio come accade agli spiriti privi di musicalità, incapaci di distinguere nettamente le note di un pezzo musicale.

Se si vuole rispondere alla domanda “Come vediamo la natura?”, non è affatto sufficiente, come si è fatto abitualmente finora (ad esempio per la descrizione della Terra), riunire insieme i rapporti dei singoli ricercatori. Occorre assolutamente integrare la descrizione di ogni regione con la riproduzione degli ambienti relativi ai tipi principali dei rispettivi abitanti. In tal modo si rappresenteranno i tratti caratteristici del paesaggio che si fanno incontro allo straniero, il quale si porta dietro la propria mentalità europea. Così si otterranno ogni volta immagini del mondo in sé concluse, le quali nelle loro singolarità non si vedono affatto simili, ma che in virtù del loro alternarsi acquiscono lo stimolo di ciò che viene rappresentato e ne approfondiscono la comprensione.

Occorre ora domandarsi quale metodo sia da applicare alla descrizione dei mondi percettivi per ottenere un risultato soddisfacente. L'osservatore non può procedere altrimenti se non ponendo a fondazione della propria ricerca l'immagine che gli si offre dal lato interno della sua propria bolla di sapone. Se deve rappresentare un'immagine del mondo estranea, cancellerà dal proprio dipinto alcune parti, altre invece le integrerà con ulteriori dettagli o le ridisegnerà. Una cosa è però certa: egli non conosce altre proprietà all'infuori di quelle del proprio mondo, dal momento che deve ricavare tutte le proprietà delle cose dalla cassetta dei colori delle proprie sensazioni.

Sarebbe molto opportuno che ciascuno di noi si desse la briga di approfondire gli ambienti dei propri conoscenti. Così facendo si eviterebbero molti malintesi e si correggerebbe nel modo più salutare la presuntuosa follia di quei critici arroganti che credono di essere i soli a stare con i piedi per terra. Potrebbe così finalmente farsi breccia anche la consapevolezza che *non si può affatto dare un unico punto di vista corretto nella considerazione del mondo*;

piuttosto, il mondo che il singolo vede è solamente una delle centinaia di migliaia di sfaccettature nelle quali si rispecchia la natura.

La veduta della natura, cangiante come in un caleidoscopio, che otteniamo trasponendoci dall'uno all'altro dei diversi ambienti umani si verrà a intensificare ancora di più se prenderemo in considerazione anche gli ambienti degli animali. Ma ciò è assolutamente necessario, poiché fino a quando avvolgeremo, come abbiamo fatto finora, ciascun animale con il nostro ambiente umano, non potremo in nessun modo sfuggire ai nostri errori più grossolani. Solo prendendo le mosse da questa falsa prospettiva si è potuto affermare che gli esseri viventi sarebbero coinvolti in un processo di costante perfezionamento, poiché tutti quegli animali che si erano adattati meno bene alla natura si sarebbero estinti, e soltanto quelli più adatti sarebbero sopravvissuti. Se si butta sulle spalle degli animali un abito umano inadatto, certamente salteranno fuori animali inadatti a quell'abito. Solo nel momento in cui si vestiranno gli animali del loro proprio abito ambientale ci si renderà conto che essi vi si sono adeguati nel modo più perfetto.

La prima sorpresa che prova chiunque si dedichi allo studio degli ambienti animali viene provocata dal fatto che tutti i nostri oggetti d'uso comune si trasformano per gli animali in cose naturali. Un cane bassotto che si aggira per le nostre stanze si vede circondato da un bosco di tronchi bassi, che può distinguere solo in base al loro spessore, spigolosità o rotondità: in che cosa infatti consista la differenza fra sedia e tavolo è qualcosa che non gli può risultare chiaro. Una sedia è un'opportunità umana di seduta e un tavolo serve all'impiego da parte di un essere umano seduto. Altezza, spessore e numero delle gambe si regolano in base a ulteriori prestazioni specifiche rese possibili da tali oggetti per l'uomo. Tutti i nostri oggetti d'uso comune sono costruiti per specifiche controprestazioni che corrispondono a determinate prestazioni umane. Se non si conosce la prestazione umana corrispondente, la controprestazione degli oggetti resta celata.

Su un essere non umano (anche se possiede gli occhi proprio come un uomo) gli oggetti, dunque, non possono far altro che agire come se fossero cose naturali, il cui utilizzo è ignoto e che pertanto non sembrano possedere alcuna controprestazione. Il fatto che nelle nostre case, a parte gli animali che noi stessi abbiamo abituato a tali abitazioni, viva anche una gran quantità di animali

selvatici – come ratti, topi, mosche, formiche, tarme ecc. –, il cui numero aumenta straordinariamente ai Tropici, prova che l'uomo è un essere che agisce secondo leggi, e che configura secondo regole rigide i propri dintorni. Ciò produce oggetti che sono sostenuti dalla medesima legalità naturale che vige per gli elementi della natura selvaggia, nei quali certi animali possono installarsi proprio come se fossero all'aperto. Per il topo, che d'estate vive nel campo all'aria aperta ma d'inverno si ritira in un'abitazione umana, vigono in entrambi i casi rigide leggi naturali che gli garantiscono un'esistenza corrispondente alla sua organizzazione. Marche percettive stabili, come la luce e il buio, capacità di resistenza e flessibilità dei materiali, odori di alimenti e fenomeni motori che provocano la fuga: tutto ciò si può incontrare tanto in campo aperto quanto in casa. Tutti quei dettagli ininfluenti per l'esistenza del topo non vengono per contro nemmeno tradotti in marche percettive. E dalla connessione tra le forme e i colori e le controprestazioni degli oggetti non penetra alcun raggio nell'ambiente del topo.

Lo studio degli ambienti animali è irto di difficoltà soprattutto per il fatto che il ricercatore deve costantemente prendere le distanze dalle ovvietà umane per riuscire a farsi strada fino a quelle marche percettive che rivestono una qualche importanza solo per l'animale di volta in volta osservato.

Gli eccellenti lavori di Fabre<sup>1</sup> possono servirci da base di partenza per ricavare una rappresentazione in particolare degli ambienti degli insetti. Se osserviamo una vespa scavatrice (specie non sociale, ma solitaria) intenta a costruire la sua tana sul bordo di un tumulo di sabbia, prima di tutto ci immagineremo la bolla di sapone che circonda l'orizzonte della vespa, collocandola a una distanza di 10-15 metri dall'animale; quindi proveremo a trasformare tutto ciò che si trova nella bolla in una "cosa-da-vespa". La sabbia, con tutte le sue proprietà – finezza dei granuli, umidità, calore, e il suo bagliore giallastro –, sembra appartenere alle "cose-da-vespa", dal momento che solo determinate proprietà possono permettere la costruzione della tana, e la sabbia deve poter

1. Jean-Henri Casimir Fabre (1823-1915), naturalista, entomologo e letterato francese; della sua produzione entomologica sono soprattutto noti i *Souvenirs entomologiques*, raccolti in 10 serie dal 1879 al 1907, e disponibili on line: [http://www.e-fabre.com/biographie/textes\\_integraux.htm](http://www.e-fabre.com/biographie/textes_integraux.htm). Vedi la traduzione italiana in Fabre (1923). [NdC]

essere riconosciuta anche da lontano. Se la vespa vola via dalla tana in cerca di cibo, rimane circondata dalla sua bolla di sapone e tutto quel che vi rientra si trasforma in una “cosa-da-vespa”. La maggior parte degli oggetti agisce soltanto da ostacolo; alcuni fra essi, però, possono fungere da segnavia che indicano alla vespa dove cercare la preda. Improvvisamente, una marca percettiva della preda emerge sopra tutte le altre marche, e la vespa si scaglia sulla sua vittima. Questa possiede marche percettive assolutamente infallibili, a noi sconosciute, che indicano al pungiglione della vespa il percorso da intraprendere per raggiungere il ganglio nervoso. Gli animali che fungono da preda per le differenti specie di vespe sono vari: grilli, bruchi, larve di coleottero e ragni hanno tutti una diversa anatomia. Ma ogni cacciatore viene guidato nei suoi movimenti con sicurezza dalla marca percettiva della preda alla quale esso è specificamente adeguato.

Il veleno della vespa paralizza il sistema nervoso della vittima senza tuttavia ucciderla, poiché la giovane larva di vespa ha bisogno di carne fresca per crescere. La preda paralizzata viene ora condotta nella tana. In precedenza la vespa aveva accuratamente richiuso con pietruzze e sabbia l'apertura della tana che ospita le sue larve. Ma sa ritrovare con sicurezza l'entrata occultata. Resta ancor oggi un enigma quale sia la marca percettiva che la guida in questo processo: nessun mascheramento applicato da Fabre durante l'assenza della vespa è riuscito a indurla in errore. Né dello sterco di cavallo né del muschio spruzzato di etere hanno potuto trattenerla dal raggiungere il suo scopo. Ha anche aggirato una pietra e con sicurezza è penetrata attraverso l'ingresso della tana. Solo in un caso la vespa è stata completamente messa fuori pista, e cioè quando la copertura della tana è stata scrupolosamente rimossa e la luce del Sole ha potuto penetrare al suo interno. Allora la vespa ha ininterrottamente cercato l'ingresso mancante nell'oscurità. Nel fare ciò ha anche percorso la tana aperta in lungo e in largo, calpestando così senza riguardo alcuno la preda ivi precedentemente introdotta e le sue stesse larve.

Fabre paragona le marche percettive che si susseguono nel tempo e che guidano la vespa nelle sue azioni a un certo numero di eco, delle quali di volta in volta la precedente suscita la successiva. Se un'eco viene a mancare, allora anche le successive tacciono. Una catena di marche percettive temporalmente articolata guida le

azioni della vespa. Nell'ambiente è di volta in volta presente solo una marca percettiva che fa da guida. Se ne manca una in un determinato momento, essa viene cercata, e solo quando compare nel mondo percettivo riesce a innescare l'azione successiva.

Qui non si può più parlare di un *adattamento* [Anpassung] più o meno riuscito dell'animale ai suoi dintorni, quanto piuttosto solo di un' *adeguatezza* [Einpassung] incredibilmente fine al suo ambiente. Ciò risulta già con certezza dal fatto che la marca percettiva viene ricercata dall'animale. La catena delle marche percettive che si susseguono esteriormente è interiormente delimitata nell'animale tramite particolari predisposizioni percettive. Non avviene alcun adattamento dell'animale a marche percettive esterne, quanto piuttosto un adeguarsi di predisposizioni percettive interne a tali marche. Qui il fattore primario è costituito dalla regolare connessione interna conforme al piano delle predisposizioni percettive, mentre le marche percettive esterne rappresentano il fattore secondario.

Solo in questa prospettiva risulta pienamente evidente la *dottrina dell'adeguatezza*, che è subentrata al posto della *dottrina dell'adattamento*. Ogni organismo animale possiede nei suoi strumenti sensori degli "incavi" che si adeguano perfettamente ai "perni" di determinate marche percettive esterne. *Gli incavi già preformati cercano, in virtù di una legge interna, i perni esterni corrispondenti e respingono tutto ciò che non vi è adeguato.* Come mostra il caso qui trattato della vespa scavatrice, gli incavi possono essere molto specializzati, in modo tale che solo un singolo perno possa adeguarsi. Se questo perno si spezza, la funzionalità dell'intero organismo risulta impossibile. Ciò vale per la marca percettiva dell'ingresso della tana, poiché questo perno è presente solo quell'unica volta. Le marche percettive relative al ganglio nervoso della preda sono senz'altro di specie molto raffinata, però si ripetono ogni volta per ciascuna preda. Di conseguenza gli incavi degli strumenti sensori sono adeguati a tutta una serie di perni della medesima specie.

Perlopiù le marche percettive che servono a innescare un'azione sono di specie generale. Così, ad esempio, i movimenti di una foglia che cade o di un pezzetto di carta inducono le grandi libellule ad avventarvisi sopra come su una farfalla in volo. Solo da vicino subentra la marca percettiva specifica dell'odore o della forma, provocando l'azione dell'afferramento. Con l'apparato degli



incavi costituito dagli strumenti sensori la natura ha creato il mezzo per compiere la scelta necessaria fra tutte le marche percettive e per sfruttare tutte le combinazioni immaginabili di marche per i diversi mondi percettivi.

Se possiamo rispondere alla domanda “Come ci appare la natura?” dicendo che essa offre la visione di molteplici immagini tutte diverse, così come si presentano alla contemplazione dei lati interni del maggior numero possibile di bolle di sapone, possiamo anche rispondere provvisoriamente alla domanda assai più difficile “Come la natura vede se stessa?”, affermando che si vede con infiniti occhi diversi, dei quali ciascuno si colloca al centro di un mondo differente. Ogni mondo viene perfettamente rinchiuso dal suo orizzonte, e in ciascuno di essi quel che viene effettivamente visto è anche tutto ciò che si può vedere. A queste centinaia di migliaia di occhi la natura deve fare un’impressione sconvolgente. Noi singoli soggetti, che abbiamo dinnanzi agli occhi solo la nostra immagine del mondo, possiamo ciò nonostante imparare molto dal tentativo di figurarci nell’immaginazione alcuni degli altri mondi a partire dai mezzi che sono propri del nostro.

**Quel che più ci colpisce**, al primo confronto con altri mondi, è la loro differente estensione, che dipende dal numero differente di luoghi in essi contenuti. Vi è un piccolo granchio di mare, la cui retina consiste di un unico elemento fotosensibile. Tramite il suo unico bastoncello questo granchio è in grado di distinguere luce e buio, e forse anche i colori. Ma è assolutamente certo che esso può possedere solo una marca percettiva per un singolo luogo. Nel mondo percettivo del granchio esiste dunque solo un luogo, finché esso mantiene in stato di quiete l’antenna ottica. La capasanta è dotata di centinaia di occhi, ciascuno dei quali può ricevere una buona immagine sulla propria retina. Il suo semplice sistema nervoso non è però in grado di sfruttare le singole immagini retiniche, come saprebbe invece fare il nostro cervello. Il mollusco, pertanto, non distingue centinaia di immagini, bensì solo centinaia di luoghi, collocati tutti lungo un’unica fila. A un livello superiore si trova l’occhio delle lumache. Esso è in grado di cogliere alcune centinaia di luoghi che vengono introdotti in una sorta di guscio sferico attorno all’animale. A partire da questi luoghi si possono configurare soltanto forme assai primitive, che agiscono come superfici e nell’insieme costituiscono un campo che, a se-

conda dell'illuminazione, mostra zone ora chiare ora buie. Ciò è comunque sufficiente per l'orientamento dell'animale. In questo modo sembrano raccapezzarsi nel proprio ambiente tutti i molluschi superiori.

Ciascun luogo comunica solamente una singola impressione. Dettagli che si trovano all'interno di una superficie dell'ambiente coperta da un luogo non eserciteranno alcun effetto sull'animale. Le marche percettive in un mondo povero di luoghi dovranno possedere nel loro complesso una grandezza considerevole. Un dito umano è visibile alla lumaca solo da vicino. Questa *costitutiva povertà di luoghi* di un ambiente viene spesso sfruttata dall'organizzazione di un altro animale. Ad esempio, le mosche posseggono un ambiente che è sì più ricco di luoghi rispetto a quello delle lumache, ma resta comunque relativamente povero. Ciò permette ai ragni di tessere una tela i cui singoli fili sono così sottili da non poter diventare marche percettive nell'ambiente delle mosche. Di conseguenza la mosca non riesce a evitare nel suo volo la tela di ragno, ma vi finisce impigliata. Anche noi umani patiamo la nostra carenza di luoghi: beviamo infatti, del tutto ignari, l'acqua in cui si celano minuscoli parassiti, come ad esempio i bacilli del colera. Solo la lente di ingrandimento, che ci conferisce la capacità di riunire su una superficie ridotta molti luoghi insieme, trasforma i batteri in marche percettive dell'uomo.

Finora abbiamo considerato soltanto le marche percettive e il loro ordinamento nelle diverse bolle di sapone. L'immagine dell'ambiente rimarrebbe tuttavia incompleta se ci si occupasse solo del *mondo percettivo*. Mancherebbe il complemento necessario: il *mondo operativo*. Dopo aver subito un effetto da una marca percettiva, ogni animale esercita infatti un controeffetto nei confronti del proprio ambiente. Tale controeffetto è altrettanto specializzato quanto l'effetto che è stato provocato dalla marca percettiva. Per dar conto di questo fatto anche nella terminologia, vorrei parlare di *marche operative* dell'animale.

Ipotizziamo che una volpe abbia morso al collo un'oca, e prendiamo in considerazione uno dopo l'altro gli ambienti dei due animali. Nell'ambiente della volpe lo schiamazzo dell'oca è servito da marca percettiva. La marca operativa dell'azione che si è imposta su tale marca percettiva è impressa molto chiaramente come segno delle sue zanne sul collo dell'oca. Veniamo ora a quest'ultima:

l'improvvisa comparsa di un oggetto rossastro le è servita da marca percettiva. Di conseguenza si è data alla fuga, e ha impresso le marche operative delle proprie zampe sulla polvere della strada. Se avesse potuto fuggire nella stalla, queste marche operative le sarebbero state sufficienti per liberare dalla volpe il proprio ambiente. Il successo di qualsivoglia azione dell'animale consiste appunto in ciò: nel fatto che l'oggetto che fungeva da veicolo della marca percettiva scompaia dall'ambiente. Il fatto che in tutto questo le marche operative che l'animale lascia dietro di sé vengano direttamente riferite all'oggetto che scompare, oppure compaiano in altro modo, è secondario. Si può sempre designare l'oggetto che scompare, se non come veicolo di marche operative, comunque come veicolo operativo.

Questo ci permette di ricondurre qualsivoglia azione animale al semplice schema di un circuito funzionale [*Funktionskreis*] (figura 1.1). Lo schema si comprende facilmente. A sinistra vediamo la struttura del corpo animale, specialmente del sistema nervoso, che si articola in una rete percettiva e in una rete operativa. In alto esso si presenta come incavo (organo di senso o **recettore**), in basso come perno (organo operativo o **effettore**). Sulla destra troviamo l'oggetto, che da un lato serve da veicolo di marche percettive e rappresenta perciò un perno, dall'altro riceve l'effetto (veicolo operativo) e deve quindi essere designato esso stesso come inca-

nella figura:  
"percettivo"

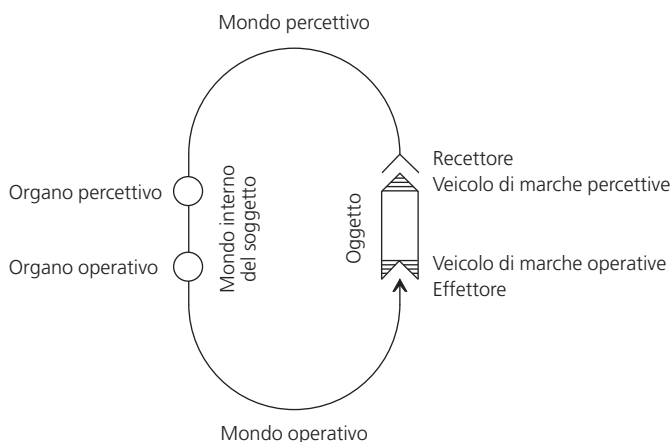


Figura 1.1 Schema del circuito funzionale.

vo. Tra incavo e perno si trova la controstruttura dell'oggetto, che come tale non entra nell'ambiente dell'animale, ma è tuttavia necessaria per connettere fra loro incavo e perno. La più importante legge biologica recita infatti: *nell'ambiente di un qualsivoglia animale i veicoli delle marche percettive e i veicoli operativi sono sempre connessi al medesimo oggetto.*

Il riconoscimento di tale legge offre la chiave per accedere alla *dottrina dell'adeguatezza* nel suo complesso. È infatti senz'altro chiaro che, se la marca percettiva che agisce sul soggetto animale innesscasse un'azione che non fosse in relazione alcuna con la marca percettiva stessa, non si potrebbe affatto parlare di un'adeguatezza degli animali al loro ambiente. E invece riconosciamo ovunque la più esatta adeguatezza degli esseri viventi agli oggetti del loro ambiente, sempre in grado di assicurare la formazione di un circuito funzionale che connette soggetto e oggetto. Se l'oggetto stesso è a sua volta un essere vivente, allora la possibilità di gettare lo sguardo su entrambi gli ambienti contemporaneamente risulta straordinariamente stimolante.

Prendo come esempio una farfalla, la Sfinge dagli occhi (*Smerinthus ocellata*), e un passero. Il passero è condizionato a rispondere con la fuga immediata davanti agli occhi di un gatto che spuntano improvvisamente dalla boscaglia. Questo avvantaggia la Sfinge, poiché sulla marca percettiva liberata dal passero che spicca il volo nel suo ambiente essa innesca la sua marca operativa e dispiega le proprie ali decorate con ocelli, che fanno fuggire il passero come di fronte agli occhi di un gatto. Qui si riconosce chiaramente come la natura riesca ad abbracciare armoniosamente in un unico sguardo marca percettiva e marca operativa di mondi differenti. Al contempo questo esempio ci insegna un'altra cosa fondamentale per la conoscenza della maggior parte dei mondi animali. La farfalla non vede affatto con i propri occhi la marca operativa che mette in gioco con tale successo contro il proprio nemico. Il mondo operativo di ciascun animale costituisce sempre una naturale integrazione del suo mondo percettivo: due mondi che sono interconnessi da un piano strutturale [*Bauplan*] indipendente da qualsiasi esperienza dell'animale. Le marche operative si attivano in perfetta sicurezza pur non diventando mai marche percettive del soggetto. Anche se la farfalla potesse notare le proprie marche operative, non le si potrebbe mai trasmettere la me-

desima esperienza che il passero ha fatto con il gatto. E tuttavia la peculiarità dell'ambiente del passero, sia essa data fin dall'inizio oppure ottenuta attraverso l'esperienza, viene sfruttata nell'ambiente della farfalla.

Anche la zanzara che si posa sulla nostra pelle, lasciando tramite il pungiglione la propria marca operativa nel nostro tessuto irrorato di sangue, non riceve alcuna marca percettiva del sangue che essa pompa dentro di sé, ma solo una marca delle nostre ghiandole cutanee, il cui aroma le serve come marca percettiva per avvicinarsi volando e mettere in azione l'apparato del proprio pungiglione. Le ghiandole cutanee come veicoli di marche percettive e il sangue come veicolo operativo sono connessi fra loro tramite la controstruttura anatomica della nostra pelle, che si trova totalmente al di fuori di ogni possibilità percettiva della zanzara. Lo stesso vale per la controstruttura del bruco, che funge da preda per la vespa. Il veicolo operativo colpito dal pungiglione della vespa è il ganglio nervoso che nessun anatomista il quale abbia studiato per anni l'organismo del bruco ha mai potuto reperire con una sicurezza pari a quella del pungiglione. Questo viene guidato verso il bruco da una segreta marca percettiva che la natura stessa ha inserito nel piano strutturale della vespa.

Come fa la natura a raggiungere questa comprensione, di gran lunga superiore a ogni facoltà umana, dei differenti piani strutturali dei corpi e mondi animali, comprensione che le consente di concatenare l'uno all'altro persino quelli più eterogenei? Esaminando la lumaca, abbiamo potuto stabilire che il suo mondo percettivo si scinde in un numero ridotto di luoghi. Dalla quantità e dalla grandezza di tali luoghi dipendono le immagini che possono venire offerte dal mondo percettivo. La stessa cosa vale per la mosca, che possiede luoghi ancora così grandi e poco numerosi da permettere al ragno di tessere un filo che le risulti invisibile.

Ora, le *marche operative* che la mosca imprime sul proprio ambiente sono dipendenti dalla grandezza e dal numero dei luoghi come lo sono le sue *marche percettive*? Per nulla. Le piante delle zampe delle mosche sono dotate di una sorta di finissime "veneziane", che sono di solito abbassate, ma che si sollevano quando l'insetto poggia la zampa su una superficie, formando minuscoli vuoti d'aria che gli permettono di andarsene in giro, ad esempio, sui vetri lisci delle finestre. Nella loro finezza queste "veneziane"

si fanno beffe delle grossolane possibilità di indagine proprie del mondo percettivo della mosca: le loro marche operative non possono mai diventare marche percettive per la mosca; sono persino invisibili al nostro occhio nudo.

Quando approntiamo i nostri strumenti, nella loro modalità costruttiva essi risultano sempre e comunque vincolati alla nostra capacità percettiva di umani. Non possono essere costruiti in modo più fine di quanto consentano la minutezza e il numero dei luoghi che il nostro mondo percettivo alberga in sé. La natura è invece libera da tale limitazione: essa crea mondi percettivi, ma a tal fine non gliene serve alcuno. La nostra concezione dei soggetti i quali, come occhi della natura, formano i centri del mondo era stata dunque avanzata troppo precipitosamente. Infatti la natura vede, sì, il gran numero dei mondi percettivi e i rispettivi confini, ma non ne viene a sua volta limitata. Essa può certamente vedere con tutte quelle migliaia di occhi, ma vede anche gli occhi stessi.

Le conseguenze di questa affermazione sono molto significative: la natura non solo non ha bisogno di alcun mezzo *effettore* (*esecutivo*) per costruire la struttura degli esseri viventi (come noi abbiamo invece bisogno delle nostre mani per produrre cose umane); non le servono nemmeno mezzi *recettori* (*riceventi*) per venire a conoscenza del materiale da costruzione (come noi abbiamo invece bisogno dei nostri occhi per conoscere la materia con la quale sono prodotte le cose umane).

Gli oggetti realizzati dall'uomo possiedono sempre un gran numero di proprietà materiali che non sono state impiegate nella struttura dell'oggetto stesso; al contrario, in tutti i prodotti della natura tutti i materiali sono incorporati fino al loro ultimo atomo nella struttura alla quale servono. Se confrontati con l'insieme dei prodotti della natura vivente, persino i nostri strumenti più raffinati danno l'impressione di un lavoro abborracciato, dal momento che non conosciamo la struttura atomica delle materie. È sufficiente mettere sotto la lente del microscopio solo uno degli aculei del riccio di mare, che sono sottili come capelli, per convincersi che per la qualità della cesellatura e lo slancio delle linee esso supera qualsivoglia torre gotica.

È come se alla natura bastasse emettere un semplice richiamo per far sì che tutti gli atomi si ordinino da se stessi. Ed è in effetti questo che intendiamo quando parliamo di *leggi di natura*. Sono

*comandi della natura ai quali obbedisce inevitabilmente anche l'ultimo atomo. Al confronto* la dottrina del *darwinismo* fa la figura del megalomane dilettante che pretende di ricondurre a una casuale collisione di particelle che danzano in modo insensato l'una attorno all'altra gli organi finemente cesellati fino all'ultimo particolare di ogni essere vivente. Ma anche la dottrina di un creatore di mondi che venga potenziato in modo immane e lavori pur sempre secondo le modalità umane, che cioè debba prima conoscere per poter agire, è destinata a crollare.

Ogni azione umana si compone di due fattori: il *percepire* e l'*operare*. Le azioni della natura non conoscono tale differenza. Proprio per questo è assurdo parlare delle azioni naturali come se si trattasse di un mero operare privo del percepire, come accade di solito. La natura, per dirla con Driesch, è "sapiente realtà operativa".<sup>2</sup> Il modo in cui il percepire e l'operare si congiungono in unità nella natura ci risulterebbe del tutto enigmatico se non possedessimo qualcosa di paragonabile nelle nostre stesse sensazioni.

Se mi metto a parlare con un altro essere umano, odo suoni che sono i miei *segni percettivi*. Essi vengono da me proiettati all'esterno e costituiscono *marche percettive* nel mio mondo percettivo. In tal modo essi assumono un doppio carattere: *un carattere ricevente in quanto segni percettivi, e un carattere emittente in quanto marche percettive*. Il mio segno percettivo mi dice soltanto: "To ho del blu". Se viene proiettato come *marca operativa*, esso significherà un comando per qualcosa che si trova all'esterno: "Devi essere blu". I suoni sono però allo stesso tempo *marche operative* dell'altro essere umano, sulla base delle quali deduco la presenza di impulsi volitivi differenziati o segni operativi nell'altro uomo, poiché io stesso nel mio parlare emetto *impulsi volitivi*. Dei miei impulsi volitivi, che si dovevano imprimere come *segni operativi* nel mio animo, non so però altro se non che sono presenti – non posseggono alcuna particolare qualità, poiché non suscitano alcun segno operativo. E tut-

2. Hans Driesch (1867-1941), allievo di Ernst Haeckel (con il quale successivamente ruppe), biologo e filosofo di orientamento vitalistico, si è dedicato soprattutto a studi di embriologia e di zoologia. È stato docente alle Università di Heidelberg, Colonia e Lipsia. Fra le sue opere più significative dal punto di vista bioteoretico vedi Driesch (1905, 1909, 1912, 1928). Per un'autopresentazione del proprio sistema vedi Driesch (1921). In particolare sulla nozione di "realtà" qui richiamata da Uexküll vedi Driesch (1917). [NdC]

tavia devono essere di qualità assai diversa, poiché dominano con perfetta sicurezza le differenti marche operative nell'impostare le mie corde vocali e i movimenti dei miei muscoli respiratori. *I suoni da me prodotti sono le mie marche operative, delle quali tuttavia non divengo consapevole attraverso i miei segni operativi, bensì solo perché tramite la mediazione del mio udito essi divengono miei segni percettivi, che proietto all'esterno come marche percettive.*

Se, come accade con i nostri segni percettivi, possedessimo sensazioni coscienti anche per i nostri impulsi volitivi, in virtù delle quali essi divenissero segni operativi riccamente articolati che, emergendo nel mondo fenomenico, si trasformassero in marche percettive, ci troveremmo molto più vicino alla comprensione dell'operare proprio della natura. Capiremmo allora che pure tale operare possiede un duplice carattere, che ci si presenta ora come unità di percepire e operare, ora come "sapiente realtà operativa".

Nulla, però, ci impedisce di ipotizzare che la natura si attivi in un operare che possieda quel duplice carattere, e che da un lato si esprima come marca percettiva in tutti i fenomeni naturali, dall'altro costituisca come segno operativo la vera e propria essenza della natura. Tutte le leggi della natura animata e inanimata che si manifestano nelle marche operative del mondo fenomenico possiederebbero allora come segni operativi un contenuto immutabile, che riunirebbe in sé al contempo il sapere e il comando. Questa sarebbe "sapiente realtà operativa", un tutt'uno di percepire e operare.

Non conosciamo gli impulsi che dominano i nostri nervi muscolari in ogni movimento del nostro corpo. Abbiamo notizia di tale movimento solo tramite i segni percettivi relativi alle direzioni motorie. Perciò *i segni operativi degli esseri umani sono ciechi. Quelli della natura invece ci vedono.* In che modo possano vedere, non lo sappiamo, e c'è da presumere che non lo verremo a sapere mai.

Dato che non possiamo sapere nulla dei segni operativi della natura, non ci rimane altro da fare che osservare le sue marche operative, nella misura in cui le possiamo recepire con l'aiuto dei nostri segni percettivi o sensazioni, per trasformarle in marche percettive o proprietà. Anche tale conoscenza rimarrà estremamente lacunosa se ci limiteremo alle percezioni sensibili date di volta in volta. Per fortuna abbiamo a disposizione la memoria per richiamare le percezioni già scomparse, e una disposizione d'animo assai singolare,



che tramite i concetti ci consente non solo di pensare in modo non intuitivo le proprietà delle cose, ma anche di condurle a una connessione spiritualmente intuitiva, che chiamiamo *immaginazione*. Per poter gettare almeno immaginativamente uno sguardo d'insieme sul campo operativo della natura in tutta la sua estensione – che è sottratto alla nostra percezione sensibile a causa della limitatezza del mondo percettivo in cui di volta in volta siamo immersi –, gli astronomi si sono messi a costruire un mondo i cui luoghi non sono limitati dalla bolla di sapone che ci avvolge, bensì si moltiplicano all'infinito in ogni direzione. È sorta così la rappresentazione del sistema solare con i suoi pianeti rotanti, che viene in tal modo portato all'intuizione sensibile nei modelli astrofisici.

Ma rimanevano sempre e comunque luoghi umani quelli tramite i quali si riempiva lo spazio interplanetario, ed essi conservavano il loro determinato criterio di misura. La stessa parola “atomo”, impiegata per indicare le più piccole particelle di materia del mondo, esprimeva l'indivisibilità del criterio di misura. Attraverso l'indagine delle materie con gli strumenti dell'ottica emerse la necessità di rimpicciolire sempre più il criterio di misura dato in dote ai nostri occhi per lo studio dell'ambiente, e il termine “atomo” venne utilizzato per le ultime particelle di materia che conducono un'esistenza autonoma. Alla fine si lasciò cadere del tutto il concetto stesso della grandezza spaziale minima e si identificò il luogo con un punto matematico privo di estensione. In ultima analisi, si tentò di ricondurre ogni fenomeno motorio del mondo ai movimenti di punti privi di estensione.

Tutti i movimenti, però, risalgono a una marca percettiva autonoma, della quale ci si può convincere nel modo più facile osservando i mondi percettivi degli animali. La capasanta possiede centinaia di occhi, che però – come abbiamo visto – sono del tutto incapaci di percepire forme, così che si deve ipotizzare che ciascun occhio possieda nel suo proprio mondo percettivo solo un unico luogo, e che cento occhi posseggano tutti insieme solo cento luoghi. Dato che questi occhi sono collocati in circolo attorno al bordo libero delle valve, qualsivoglia oggetto mobile proietterà la propria immagine in successione su occhi diversi. Tale successione nella formazione dell'immagine negli occhi produrrà uno stimolo sull'animale nel suo complesso. In tal modo il movimento nel mondo esterno diverrà una marca percettiva autonoma.

Nel mondo percettivo della capasanta, i cui luoghi sono collocati in fila corrispondentemente agli occhi, c'è soltanto una direzione motoria che si può invertire. Nel mondo percettivo di una lumaca, i cui luoghi sono distesi su una superficie, possono già presentarsi due direzioni motorie come marche percettive separate. I vertebrati, il cui occhio ospita un apparato muscolare di accomodazione, hanno anche la capacità di valutare i movimenti dei propri muscoli come marca percettiva; essi posseggono quindi un mondo percettivo in cui non si trova solo un guscio sferico con luoghi, bensì un'intera serie di gusci sferici, situati l'uno dietro l'altro, che riempiono lo spazio interno complessivo della loro grande bolla di sapone. In questo mondo percettivo vi sono tre direzioni motorie (destra-sinistra, sopra-sotto, davanti-dietro).

Il mondo percettivo umano mostra una struttura simile. Anche qui i movimenti come marche percettive autonome vengono distinti dalla superficiale marca percettiva dei luoghi. Perciò riproduciamo i movimenti tramite linee che posseggono un'estensione solo nella direzione del movimento. Là dove due linee di direzione si intersecano, si genera il punto matematico privo di estensione.

Nella rappresentazione del mondo propria dei fisici, il punto matematico viene identificato con il luogo. Il mondo intero può a questo punto venire rappresentato come infinitamente grande e tuttavia limitato, se si immaginano i luoghi puntiformi come racchiusi da una bolla di sapone infinitamente grande; oppure come illimitato, se ci si immagina di proseguire all'infinito le direzioni motorie. Tali rappresentazioni, correnti fra i matematici, non hanno però nulla a che fare con la realtà. Questa consiste solamente in un numero immenso di ambienti autonomi, disposti reciprocamente uno nell'altro in virtù delle loro marche percettive e operative. Da tali speculazioni non ricaviamo la benché minima informazione relativamente alle vere mosse della natura, consistendo esse esclusivamente nello sfruttamento unilaterale di marche percettive desunte dalla nostra stessa bolla di sapone.

Ciò risulta subito evidente se consideriamo più da vicino un'ulteriore proprietà dello spazio del nostro ambiente. Ciascuno di noi suddivide senz'altro lo spazio interno della propria bolla di sapone in due metà, una destra e una sinistra. Chiunque può vedere con quanta sicurezza ciò accada, comandando a occhi chiusi alla mano destra di raggiungere rapidamente, provenendo da destra,

il confine fra destra e sinistra. Altrettanto esattamente distinguiamo il confine fra il sopra e il sotto, fra il davanti e il dietro. Se il movimento in questione è stato eseguito con il palmo della mano, si potrà stabilire che nella zona della punta del naso si intersecano tre piani di bipartizione che suddividono lo spazio intorno a noi in otto parti uguali. Come, in una sfera, otto settori confinanti ad angolo retto sono prodotti da tre sezioni mediane fra loro ortogonali al centro, così davanti alla punta del nostro naso si incontrano otto sezioni spaziali, quattro anteriori e quattro posteriori. I settori si possono altresì distinguere in quattro superiori e quattro inferiori, oppure in quattro a destra e quattro a sinistra.

Sulla punta del naso ci portiamo in giro un invisibile strumento di misura, tramite il quale suddividiamo costantemente il mondo in tre piani di bipartizione, ai quali riferiamo tutti i movimenti nello spazio. Il nostro spazio ambientale viene così sempre attraversato da un sistema di coordinate ortogonali. Esso è, per dirla con i matematici, uno spazio euclideo, così designato in onore di uno dei più grandi matematici che la storia conosca.

Ora torniamo a immaginarci a bordo di un transatlantico che incrocia un altro piroscafo. Se da entrambe le navi un uomo osservasse un pallone aerostatico volteggiare nell'aria, grazie al suo sistema di coordinate ciascuno di essi saprebbe indubitabilmente determinare il luogo del pallone. Naturalmente non esiste un comune sistema di coordinate per entrambi gli osservatori. E nemmeno viene mai cercato dal biologo, perché questi sa che non si dà spazio che sia indipendente dal soggetto, e che in questo caso ha a che fare con due spazi interni reciprocamente indipendenti di due autonome bolle di sapone. Per contro il matematico, che è impostato su un unico spazio assoluto, dovrà stabilire che questo spazio non può essere euclideo, ma deve possedere proprietà totalmente differenti, che cerca di definire attraverso sofisticatissimi calcoli. Ma con la realtà della natura tali calcoli non hanno ormai più nulla a che fare.

Certamente in natura non esistono nemmeno spazi non euclidei. Ci basta gettare uno sguardo sul mondo interno della bolla di sapone di una libellula per riconoscere che esso, grazie alla suddivisione della retina in due metà chiaramente distinte, può possedere solo un piano di partizione orizzontale, che probabilmente serve a regolarsi rispetto all'orizzonte. In altri mondi percettivi

manca anche questo ausilio, che sarebbe del tutto inutile ai fini dell'ordinamento di forme primitive e di movimenti semplici nei mondi percettivi delle lumache e dei molluschi.

I mondi percettivi degli animali privi di occhi sono meri mondi tattili, che si adattano [*anpassen*] alla forma dell'animale e mostrano luoghi che sono numerosi all'estremità anteriore dell'animale, ma scarsi sui lati e all'estremità posteriore.

L'ipotesi di un unico spazio assoluto, che possa soddisfare tutte le esigenze contraddittorie dei differenti spazi interni delle innumerevoli bolle di sapone, conduce all'assurdo e deve perciò essere respinta. Non dobbiamo mai dimenticare che lo spazio interno della bolla di sapone che ritagliamo dal nostro spazio durante l'osservazione di un animale non possiede più alcuna relazione con il nostro e che, per quel che riguarda il numero e la dimensione dei suoi luoghi, le direttrici del movimento e la ripartizione secondo il proprio sistema di coordinate, esso è costruito secondo principi che sono del tutto diversi da quelli dello spazio umano.

Dopo che l'astronomia, la fisica e la matematica hanno osato intraprendere il loro alto volo nello spazio assoluto, è senz'altro un'ardua richiesta pretendere di doverci reincapsulare di nuovo nella nostra bolla di sapone. Tuttavia dobbiamo porre questa condizione per non perdere il terreno della realtà che sta sotto i nostri piedi. Quel che ci insegna l'osservazione della natura è la presenza di spazi interni molto numerosi e molto differenti, relativi a bolle di sapone che tanto per la loro forma quanto per la loro ripartizione si trovano nel più intimo rapporto con l'organizzazione di quei soggetti che esse circondano secondo naturale necessità dall'embrione alla morte.

Anche lo spazio assoluto solamente pensato rimane pur sempre il prodotto di un soggetto determinato. Se la capasanta potesse pensare, tale spazio sarebbe in ogni sua parte affatto diverso da quello umano.

## II

Dopo che ci siamo convinti del fatto che la prigione blu, che ci circonda in alto mare in modo così visibile, è un'istituzione universale che qualsiasi essere umano e animale condivide con noi, ci sembrerà sempre più strano il fatto che non ci capiti mai di vedere

la bolla di sapone che rinchioda un altro soggetto, e che si rimanga sempre delimitati solo dalla propria bolla.

Indubbiamente la Luna, che appare in cielo come una falce sottile che aderisce a un disco appena riconoscibile, è visibile anche ai passeggeri della nave nella quale ci imbattiamo, poiché anche loro rivolgono il loro sguardo all'insù nella sua direzione. E tuttavia essa risulta essere un'altra cosa per quegli indiani devoti che rivolgono il loro sguardo alla meraviglia del cielo. Essi vi riconoscono il recipiente rotondo e trasparente degli dèi, che questi hanno da poco svuotato e che ora ricomincia di nuovo a riempirsi lentamente con la dorata bevanda ristoratrice dei celesti. Noi invece vi scorgiamo il fedele satellite della nostra Terra, che risulta visibile grazie al debole riflesso del nostro pianeta illuminato dal Sole, mentre una sottile porzione laterale, direttamente irraggiata dal Sole, getta su di noi la sua luce chiara.

La Luna entra dunque come un ente in tutto e per tutto differente nel nostro mondo percettivo e in quello degli indiani. Ma il suo tenue chiarore si presenta in entrambi i mondi come marca percettiva, lasciando a noi la libertà di farne quel che vogliamo. Per contro, il muro del carcere del nostro mondo risulta agli indiani che viaggiano sull'altra nave altrettanto invisibile del loro mondo per noi. Questo fatto sollecita una riflessione. La volta celeste, che ci circonda in modo così tangibile, non sarebbe forse un oggetto? E se non è un oggetto, allora non è affatto presente?

Ci si deve però ben chiarire che cosa possa significare affermare che non esisterebbe alcun cielo sopra di noi. Viene a mancare la connessione in tutto quello che scorgiamo sopra di noi. Sole, Luna e stelle, persino le nuvole, perdono improvvisamente la loro traiettoria. Tutta la stabile coesione dei fenomeni celesti va perduta se si sottrae loro la volta celeste, questo indispensabile supporto visibile. Assomiglierebbero così ai colori di un dipinto ai quali manchi la tela: non avrebbero la possibilità di produrre un quadro.

Se dunque la volta celeste è una realtà necessaria, perché essa è visibile solo a un soggetto e invisibile a tutti gli altri? Per rispondere a questa domanda, dobbiamo ricordarci di quel che è stato detto riguardo alla natura degli organi sensoriali degli esseri umani e degli animali. Nel complesso essi sono degli incavi, che sono adeguati a determinati perni e reagiscono solamente quando questi perni compaiono nel mondo percettivo. La reazione degli incavi

ai perni del loro mondo percettivo non è solo un mero incastrarsi passivo dell'uno nell'altro elemento, ma è sempre il manifestarsi di un'attività. Dall'organo di senso colpito da uno stimolo urge sempre un'eccitazione che corre lungo determinate traiettorie in direzione del centro.

Anche un occhio morto riflette sulla sua retina l'immagine del mondo esterno proiettata attraverso la lente, però rimane muto. L'occhio vivo invece parla, e la sua lingua è fatta di onde di eccitazione, che attraversano rapidamente il nervo ottico per sfociare nel cervello.

Per poter sviscerare più approfonditamente questi processi, gettiamo innanzitutto uno sguardo all'interno di una macchina fotografica. Anch'essa non è priva di attività. L'immagine che viene proiettata sulla lastra fotosensibile innesca un processo chimico che continua finché la lastra è colpita dalla luce. I movimenti degli oggetti fotografati modificano il processo fino a quando lo interrompiamo, e il risultato è una lastra sulla quale tutte le figure in movimento esibiscono contorni imprecisi. Per evitare questo inconveniente la nostra macchina fotografica è provvista di un otturatore che limita il processo di esposizione alla luce a pochi attimi di secondo. Se vogliamo riprodurre fotograficamente anche i movimenti degli oggetti, allora facciamo scorrere a scatti un nastro fotosensibile che si espone alla luce non appena si arresta, mentre continua a scorrere se non viene illuminato. Così si producono quelle serie di immagini che ci sono note da qualsiasi cinematografo.

Il nostro occhio rimane però sempre aperto e non possiede alcun otturatore visibile e alcun nastro scorrevole, eppure produce immagini nitide degli oggetti e ci trasmette altresì i loro movimenti. Come è possibile tutto ciò? L'occhio non ha bisogno della pellicola scorrevole cinematografica, poiché riforma di continuo i materiali scomposti dalla luce e possiede perciò una lastra che si può utilizzare sempre di nuovo. Ma come accade che al cervello non viene trasmesso alcun messaggio confuso, visto che la retina comunica tutti gli spostamenti delle figure riprodotte tramite le onde di eccitazione costantemente inviate al cervello stesso? Se nel cervello come stazione ricevente di tutte le onde ci immaginiamo una lastra immobile, che sia sensibile alle onde di eccitazione come la retina lo è alle onde luminose, essa dovrebbe allora presentare

le medesime distorsioni che mostrerebbe la lastra di una macchina senza otturatore. Ma non è questo il caso. Siamo quindi costretti a ipotizzare nel cervello un dispositivo che sostituisce l'otturatore. Solo le onde di eccitazione che si trovano all'interno di un determinato intervallo di tempo vengono riunificate in un'immagine, quelle successive in una nuova immagine e così via.

Questo intervallo di tempo si può misurare, e si è stabilito che in un essere umano normale che si trovi in uno stato di perfetta quiete esso corrisponde a circa un decimo di secondo. Conseguentemente un movimento che viene eseguito in meno di un decimo di secondo non verrà percepito come movimento dall'uomo. Così nel caso di un'automobile che corre velocemente non vediamo i raggi in movimento delle ruote, ma solo quel velo che li unisce. D'altro canto un movimento talmente lento da ricondurre tutti i decimi di secondo a un unico luogo non viene parimenti percepito, poiché in tal caso due luoghi vicini risulteranno sempre indistinguibili l'uno dall'altro. Di conseguenza un movimento si presenterà nel nostro mondo percettivo come marca percettiva solo allorché esso durerà più di un decimo di secondo e si estenderà in questo lasso di tempo fra più di due luoghi.

Ciò vale per i mondi percettivi degli esseri umani. Ma nei mondi percettivi degli animali troviamo valori del tutto diversi. Di fronte a un'automobile che sta per investirli, i piccioni volano via solo all'ultimo istante: ciò è dovuto al fatto che i loro momenti sono molto più brevi di quelli dell'uomo, e dunque nel loro mondo percettivo ciascun movimento si compie in modo molto più lento. D'altra parte è lecito ipotizzare che il momento della capasanta sia molto più lungo del nostro. I movimenti nel suo mondo percettivo si compiono pertanto in modo molto più rapido, e la stella marina – nemico mortale di tutti i molluschi – che si avvicina strisciando di soppiatto, nel mondo percettivo della capasanta corre come nel nostro correrebbe un cavallo. Quanto al movimento delle mosche, ciascuno può fare degli esperimenti tentando di acciapparle con la mano.

Chiamiamo “momento” ogni lasso di tempo che un essere vivente impiega per ricevere impressioni esterne come marca percettiva simultanea. La causa di tutto ciò risiede nel ritmo interno del sistema nervoso centrale, che presenta notevoli differenze fra i diversi animali. Il ritmo interno esercita una grande influenza sulla

configurazione del mondo percettivo. Esso solo determina quali movimenti entrano come marche percettive nel mondo percettivo. Noi esseri umani siamo adeguati al nostro mondo percettivo in modo tale che il corso del Sole lungo la volta celeste non ci risulta percepibile.

All'interno di un momento il nostro mondo percettivo è un tutto in quiete in sé conchiuso. In senso stretto, a ogni momento successivo ci sta di fronte un nuovo mondo percettivo. Quel che connette l'uno all'altro tali mondi percettivi è unicamente la differenza impercettibile dei singoli momenti, che produce l'illusione di una costante continuità fra i mondi percettivi momentanei. Di conseguenza, i movimenti degli oggetti vengono percepiti come ininterrotti, anche se essi – come accade al cinema – sono costituiti da piccoli scatti, che devono però essere più brevi di un decimo di secondo.

La serie dei mondi percettivi che si susseguono temporalmente si può raffigurare plasticamente come un tunnel, se si concepisce ogni singolo mondo percettivo in modo bidimensionale e li si giustappone l'uno all'altro come dischi rotondi. Lo spessore di ogni disco corrisponderà a un singolo momento. Questa raffigurazione presenta notevoli vantaggi, poiché ci permette di sintetizzare in una unità l'intera vita di un animale e di abbracciare con lo sguardo le sezioni temporali in cui essa si suddivide. Infanzia, giovinezza, maturità e vecchiaia dell'essere umano, così come i periodi dell'uovo, della larva, della crisalide e della farfalla, ci appaiono allora come un'unità plastica, la cui conformità a leggi salta agli occhi.

È però del tutto inammissibile concepire i mutamenti dei mondi percettivi, che si susseguono nel tempo e che derivano da una serie di momenti autonomi, come una nuova dimensione che avrebbe a che fare con le dimensioni dello spazio. Infatti i movimenti che si compiono in determinate dimensioni sono riconoscibili nel tunnel del nostro mondo percettivo solo attraverso il mutamento della serie dei mondi percettivi. Ma la loro direzione nello spazio non ha nulla a che vedere con la loro velocità nel tempo. Il concetto di "tempo spaziale" o di "spazio temporale" può solo produrre confusione e non ha nulla a che fare con la realtà, per quanto i matematici possano riferirvi i loro sottili *aperçus*.

La ricezione di marche percettive – il percepire – è un'attività del soggetto come l'operare, e riesce conformemente alle leg-



gi che regolano questa attività. Tali leggi prescrivono a ciascun animale un ritmo differente della sua attività percettiva. Di conseguenza, di momento in momento insorge attorno a ogni animale un nuovo contesto percepibile. Ciò che è percepibile è il suo mondo percettivo. Tali mondi percettivi rimangono nei loro tratti fondamentali identici l'uno all'altro, poiché ogni animale presenta sempre i medesimi incavi dei propri organi sensoriali ai medesimi perni o marche percettive. Il ritmo del momento di un animale non costituisce mai una marca percettiva per un altro animale. Ciò nonostante la natura sa bene come sfruttare il ritmo di un animale nell'interesse di un altro. Ad esempio, i movimenti della *Amoeba verrucosa* sono così lenti da risultare impercettibili per l'agile rotifero, che finisce così per aderire improvvisamente al pericoloso predatore.

Riscopriamo qui la possente superiorità della natura rispetto al singolo soggetto. Infatti il soggetto costruisce il tunnel del proprio mondo percettivo in modo corrispondente al suo ritmo interno di momento in momento. Ma i suoi momenti non possono mai diventare una marca percettiva per un altro soggetto. Essi rappresentano la legge dei movimenti nel suo mondo percettivo, ma in quanto tali non sono movimenti che possano avere effetti su altri soggetti.

La stessa e identica cosa vale anche per i luoghi. L'occhio di un animale può certamente divenire una marca percettiva per un altro animale; non lo può però mai diventare il numero dei luoghi che quest'occhio assegna al proprio mondo percettivo. Il numero di questi luoghi è parimenti soggetto alla legge di attività percettiva di quell'organo.

E ora perveniamo finalmente alla soluzione della questione, posta all'inizio, relativa all'invisibilità per altri soggetti della nostra volta celeste. Non è soltanto il numero dei gusci sferici nei quali sono ordinati i luoghi a determinare la distanza dell'orizzonte rispetto a noi, ma è anche la loro forma a stabilire la forma con cui il visibile (che può comunicarsi solo nei luoghi) si stringe attorno a noi. Pertanto la volta celeste che ci si manifesta come forma del visibile è solo l'espressione di una legge formativa che opera in noi: così la volta celeste diventa una realtà oggettuale senza tuttavia essere in se stessa un oggetto. Luoghi, direzioni e momenti, che fungono da mezzi per ordinare le marche percettive di un soggetto e che costituiscono propriamente i pilastri fondamentali

del suo mondo percettivo, rimangono invisibili a chiunque si trovi all'esterno di quel soggetto. Essi però restano visibili alla natura.

Per contro gli stimoli, che nei diversi mondi percettivi vengono trasformati in specifiche marche percettive, possono simultaneamente comparire in più mondi percettivi, per quanto di volta in volta in una veste sempre diversa. La veste specifica che solo rende ogni stimolo una marca percettiva rimane al soggetto estraneo tanto invisibile quanto l'ordinamento delle marche percettive in un altro mondo percettivo.

Persone meditative talvolta si mettono davanti a un prato e si dicono: "Io affermo che questo prato è verde, e tu anche. Ma chi può dire se la sensazione che io designo con la parola 'verde' sia la stessa della tua?". E questo è perfettamente giusto. La stessa marca percettiva che mi stimola può agire anche su altri soggetti e attiva in ciascuno di loro un segno percettivo; ma non si potrà mai stabilire se questi segni siano identici alla mia sensazione oppure differenti per tutti i soggetti.

La possibilità della comparsa di segni percettivi è legata alla presenza della materia vivente. Come sappiamo, la materia vivente, anche detta protoplasma, non appare mai se non in un soggetto che costituisce il punto centrale del proprio mondo, e che viene indotto ad attivarsi individualmente tramite marche percettive adeguate. Il medesimo comportamento si ripete sempre di nuovo, che si abbia davanti agli occhi una singola cellula vivente o un animale intero composto da milioni di cellule. In quest'ultimo caso i milioni di cellule formano nel loro complesso un nuovo soggetto, senza tuttavia perdere le loro proprietà in quanto soggetti a causa dell'associazione alla quale hanno aderito. Anche nel caso di un semplice riflesso che sembra avere un decorso automatico abbiamo infatti a che fare con una catena di soggetti che si stimolano vicendevolmente e che trasferiscono così l'eccitazione innescata da uno stimolo esterno nella cellula sensoriale fino alla cellula muscolare. Ogni singola cellula possiede la propria marca percettiva, il proprio stimolo e la propria marca operativa, che funge da marca percettiva per la cellula successiva della catena di riflessi.

Riconoscendo la marca percettiva in ogni cellula ammettiamo implicitamente che essa possieda un proprio segno percettivo che solo è capace di trasformare lo stimolo in una marca percettiva

esteriorizzandolo nel minuscolo mondo percettivo. Questo possiamo concederlo espressamente; non possiamo però stabilire nulla riguardo a tale marca percettiva della cellula, e ci vediamo costretti a lavorare con lo stimolo, che è una marca percettiva del nostro mondo percettivo umano. L'impossibilità stessa di determinare i segni percettivi nel caso degli animali superiori ci obbliga a ricostruire il mondo percettivo di ciascun animale non a partire dalle sue marche percettive, che corrispondono ai suoi segni percettivi, bensì a partire dalle nostre marche percettive umane, che corrispondono ai nostri segni percettivi, come ad esempio "blu", "duro", "là", e così via.

Riconosciamo l'intervento dei segni percettivi che appartengono al soggetto estraneo in modo mediato, attraverso lo studio dell'ordinamento in cui compaiono nel suo mondo percettivo le nostre marche percettive inquadrare tanto secondo lo spazio quanto secondo il tempo. Anche in tal caso ricorriamo ai nostri segni percettivi per comprendere i luoghi, le direzioni e i momenti. Dato che questi non sono comunque sensazioni autonome, ma servono solamente all'ordinamento delle altre sensazioni, viene meno la differenza tra i nostri segni percettivi e quelli estranei non appena abbiamo stabilito l'ordinamento vigente nel mondo percettivo estraneo. Consideriamo allora il mondo percettivo estraneo come se, per quanto riguarda lo spazio e il tempo, esso fosse costituito dai segni percettivi del soggetto estraneo.

Ne consegue che le marche percettive di tutti i mondi corrispondono a due specie di segni percettivi: i segni dell'ordinamento e i segni del contenuto. I primi determinano la forma e il ritmo, i secondi il contenuto delle bolle di sapone che si susseguono l'una all'altra e che, nel loro complesso, rappresentano il tunnel del mondo percettivo. Tale tunnel viene da noi esteso al tunnel dell'ambiente nel momento in cui, oltre alle marche percettive degli oggetti che li rendono veicoli di marche percettive, consideriamo anche le marche operative tramite le quali gli oggetti diventano veicoli di operazioni. Ciò è possibile grazie al fatto che, come sappiamo, i veicoli delle marche percettive e quelli delle operazioni sono sempre connessi al medesimo oggetto, e sono congiunti gli uni agli altri tramite la controstruttura dell'oggetto stesso.

Così ci riesce di circoscrivere il corso della vita di ciascun soggetto, dal momento del completamento della sua struttura corpo-

rea fino alla sua morte, con oggetti a noi ben noti, che però dobbiamo trasformare nell'immaginazione secondo le loro marche percettive e superfici operative, che risultano accessibili di volta in volta solo al soggetto in questione, per poter finalmente stabilire quali siano le cose che popolano i singoli ambienti. Otteniamo così per il lombrico un tunnel vitale che contiene solo cose-da-lombrichi, per la libellula un tunnel composto esclusivamente di cose da libellula e così via.

Sempre e ovunque ogni momentanea bolla di sapone è completamente chiusa in se stessa, poiché è l'espressione dei segni percettivi per l'ordinamento nello spazio. A essa si aggiunge immediatamente la successiva bolla di sapone, che viene prodotta nel momento seguente dai segni percettivi per il tempo. Incredibilmente multiforme e ricca di mutamenti, la natura si offre all'occhio del biologo che la osserva: questi non si accontenta di popolare il proprio mondo con ogni sorta di animali, ma è consapevole di dover accogliere nel proprio orizzonte anche i loro mondi.

### III

Qui le vie della considerazione del mondo secondo la fisica e secondo la biologia evidentemente si divaricano. Il fisico estende nell'immaginazione lo spazio e il tempo umani al di là del mondo sensibilmente percepibile dall'uomo fino all'infinito. Questo spazio e questo tempo, soltanto pensati, vengono dal fisico chiamati "spazio reale" e "tempo reale". Il biologo vede nello spazio e nel tempo solo la cornice e i pilastri del suo mondo sensibilmente percepibile. Al di là dei suoi sensi anche lo spazio e il tempo, come tutte le altre qualità sensoriali, non hanno alcun senso. Per il biologo il "mondo reale" è il mondo sensibilmente percepibile.

Nella sua immaginazione il fisico costruisce un mondo che consiste esclusivamente di elementi disposti nello spazio che agiscono meccanicamente l'uno sull'altro. Il biologo sa che se nel pensiero egli supera i limiti della propria bolla di sapone, non riuscirà comunque a liberarsi del proprio spazio e del proprio tempo, poiché anche nell'immaginazione è vincolato alle condizioni fondamentali della propria sensibilità. Spazio e tempo costituiscono dunque per l'essere umano la cornice e i pilastri anche del mondo pensato. Ciò

nonostante, egli riconosce che esistono mondi sensibili che sono sostenuti da un diverso spazio e da un diverso tempo, poiché oltre agli esseri umani vi sono pure altri soggetti con altre sensibilità, che quindi devono essere circondati da altri mondi.

Finché abbiamo a che fare con un soggetto il cui ambiente – come ad esempio nel caso della vespa – è più piccolo e più povero del nostro, possiamo ritagliare dal nostro mondo quella bolla di sapone e affermare che il mondo vero e proprio è quello dell'uomo, del quale la vespa percepisce solo una minima parte. Se però invertiamo il rapporto e ci immaginiamo il nostro mondo come bolla di sapone aleggiante all'interno di un mondo più ampio e più ricco, del quale a causa della nostra sensibilità limitata non percepiamo nulla, anche la nostra immaginazione (con la quale soffiando nella nostra bolla di sapone fino a farla scoppiare) non ci potrebbe aiutare per nulla al fine di riconoscere una qualche cosa dell'altro mondo. E tuttavia a quel punto sarebbe quel mondo più grande il mondo vero e proprio.

Ci troviamo effettivamente in questa condizione nei confronti della natura. Di essa veniamo a sapere tanto poco quanto la vespa viene a sapere del nostro mondo, poiché sia noi sia la vespa siamo vincolati ai confini della nostra sensibilità e inseriti con la nostra bolla di sapone in qualcosa di sconosciuto, del quale sappiamo tutto **quel che possiamo** accogliere in noi in immagine nel nostro linguaggio figurato umano. La nostra immaginazione collega poi tali immagini in un'immagine complessiva superiore, esattamente come farebbe anche l'intelligente vespa se attraversasse volando nella sua bolla di sapone il nostro giardino, riunificando mediante la propria facoltà immaginativa le cose-da-vespa che via via percepisce.

È quindi forse un errore umanamente perdonabile quello di credere, come accade ai fisici e agli astronomi, di avere dimostrato i confini della natura stessa con le immagini del mondo prodotte nella loro immaginazione. Rimane ciò nonostante un errore, dal momento che questa immagine del mondo trascura un lato essenziale della multiforme natura.

Il nostro mondo umano deve la propria origine agli elementi della nostra sensibilità e alla loro connessione nel nostro animo. Esso rimane così in ogni circostanza il nostro mondo percettivo, che si compone di segni percettivi umani. Non appena ammettia-

mo la presenza di altri soggetti con altri segni percettivi, si moltiplica anche il numero dei mondi: un fatto che i fisici hanno completamente trascurato.

Lo studio di questi mondi ci ha ora insegnato che questi innumerevoli ambienti soggettivi non rappresentano affatto un accumulo non pianificato di bolle di sapone: essi sono al contrario connessi l'uno all'altro secondo un piano ben preciso. La natura è dunque più che un mero luogo di ritrovo delle bolle di sapone corrispondenti ai vari ambienti che rotolano in maniera non pianificata l'una contro l'altra. Si tratta invece di una struttura complessiva pianificata, impegnata in costante trasformazione e rinnovamento secondo un determinato piano. Le manca però il soggetto centrale, che sarebbe comunque legato, come tutti i soggetti, al percepire e all'operare. Al posto del soggetto centrale subentra un piano che connette e domina tutti i soggetti: a esso si subordinano regolarmente il percepire e l'operare di tutti i soggetti. Questo piano determina per ogni soggetto che cosa e come esso debba percepire, e circoscrive in tal modo il suo mondo percettivo. Esso determina anche come il soggetto debba agire, circoscrivendo così al contempo il suo mondo operativo. Ora, un soggetto può percepire e operare solo se possiede i necessari strumenti corporei atti alla percezione e all'azione. Prima che l'esistenza vera e propria di un soggetto abbia inizio, devono essere creati i suoi strumenti corporei, che non può essere il soggetto privo di strumenti a produrre. Ma essi non sono presenti nell'embrione del soggetto.

Prima ci si accontentava dell'ipotesi secondo cui tali strumenti produttori di strumenti sarebbero già presenti nella microstruttura dell'embrione, ma risulterebbero tuttavia invisibili all'occhio umano. Ma dopo le scoperte di Mendel<sup>3</sup> e Driesch questa ipotesi è venuta meno. Nell'embrione di ogni animale si trovano solo la sostanza materiale e le scorte energetiche a partire dalle quali gli strumenti del soggetto devono venire formati; non però gli strumenti per dar forma alla materia. Nella trasformazione dell'embrione abbiamo dinnanzi agli occhi un processo che esula da tutti

3. Gregor Johann Mendel (1822-1884), biologo e matematico, considerato precursore della moderna scienza genetica per le sue osservazioni sui caratteri ereditari delle piante, affidate alle memorie "Versuche über Pflanzen-Hybriden" del 1865 e "Über einige aus künstlicher Befruchtung gewonnene Hieracium Bastarde" del 1869. La prima è tradotta in Mendel (1984, pp. 37-93). [NdC]

gli altri processi sensibilmente percepibili che ci sono noti. Davanti a noi non abbiamo né uno scontro non pianificato di sostanze inerti (che in quanto tali non potrebbero mai produrre una struttura corrispondente a un piano), né un soggetto che lavora con strumenti come nel caso dell'animale sviluppato.

Solo qui vediamo al lavoro il piano della natura, il modo in cui esso costringe una sostanza informe a ricevere immediatamente una forma, senza l'intervento di strumenti già formati. Ciò implica l'azione esercitata sulla sostanza materiale da parte di fattori immateriali e tuttavia connessi in modo conforme al piano. Se si prescinde dall'azione altrettanto impenetrabile dei nostri impulsi volitivi sul nostro corpo, ci manca qualsivoglia analogia per comprendere questo fenomeno: perciò tali processi risultano così enigmatici. *Ma là dove l'enigma è maggiore, siamo più prossimi alla natura.*

Tutti gli embrioni all'inizio consistono di un'unica cellula, che grazie a una continua ripartizione si trasforma in una struttura di forma perlopiù sferica composta da numerose cellule identiche. Ciascuna di queste cellule è un soggetto autonomo, che tuttavia stranamente non porta con sé già pronta l'istruzione riguardante quel che deve diventare, o quel che devono diventare le sue cellule sorelle. Driesch ha mostrato che in questo stadio dell'embrione le cellule si possono sostituire l'una all'altra, in modo da scambiarsi reciprocamente di posto; l'embrione continua ciò nonostante a configurarsi del tutto normalmente, a prescindere da quali cellule prendano questo o quel posto in esso. All'inizio i soggetti cellulari dell'embrione non sono individualizzati; diventano individui differenti solo in virtù di un impulso speciale che induce ciascuno di essi a una determinata attività, imprimendo a ogni soggetto cellulare un segno particolare: il suo segno percettivo. Come in una schiera di ballerine i movimenti che le singole danzatrici devono eseguire sono determinati dal posto che ognuna assume nella coreografia prescritta, così ciascun soggetto cellulare dell'embrione, a prescindere dal posto in cui viene collocato, si inserisce senz'altro nella legge coreografica dell'embrione nel suo complesso oppure, come si potrebbe anche dire, nella *melodia del suo impulso*.

La melodia dell'impulso non viene ostacolata nella sua formazione finché i soggetti cellulari si assomigliano punto per punto. Ma successivamente, una volta che i soggetti cellulari si sono differenziati anche dal punto di vista sostanziale, si producono delle

malformazioni, nel caso in cui si intraprendano degli spostamenti volontari, poiché in tal caso l'impulso non può più richiamare il giusto segno percettivo nei soggetti cellulari già individualizzati.

Seguiamo ora con attenzione e devozione la danza che i soggetti cellulari eseguono davanti a noi quando sorge dal semplice embrione un animale multiforme. Sempre di nuovo suddividendosi e raddoppiandosi, il numero delle danzatrici cresce fino al punto in cui, separandosi le une dalle altre, finiscono per formare una piccola sfera cava. Subito attorno a uno dei poli della sfera, come rispondendo a un nuovo segnale, comincia una nuova danza (figura 1.2).

Le danzatrici si orientano qui verso l'interno fino a quando, senza sciogliere le file, **raggiungono** le sorelle in stato di quiete. Ora esse formano nel complesso una sfera cava a doppia parete, aperta in corrispondenza di un polo. Nel frattempo, rispondendo a un ulteriore segnale, le cellule attorno al polo aperto hanno cominciato a suddividersi, e le danzatrici appena generate si spingono librandosi fra le due file delle sorelle maggiori, così che la sfera si dota di tre pareti. Ora la sfera si distende e si articola. Le danzatrici della parete esterna si dispongono alla formazione della pelle e del sistema nervoso, quelle della parete mediana impostano i muscoli, le ossa e i vasi sanguigni, mentre quelle della parete interna si predispongono alla costruzione degli organi digestivi con le loro ghiandole accessorie.

Le meravigliose figure di questa danza, dominando con sicurezza lo spazio e il tempo, si intrecciano prendendosi e lasciandosi. Nessuna causa esterna dà loro uno scopo e una direzione. La danza stessa è immediata espressione della propria conformità a

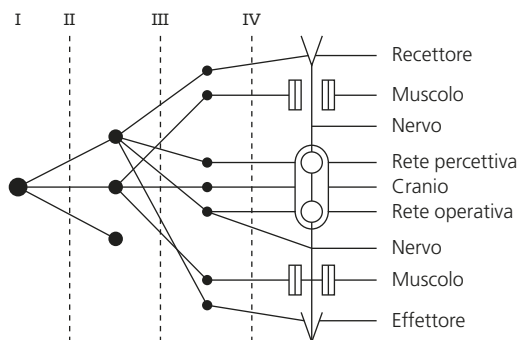


Figura 1.2 Schema dell'insorgenza della struttura corporea dall'embrione.



leggi. Non dobbiamo ricercare la soluzione dell'enigma dietro, davanti o all'esterno del fenomeno, ma nel fenomeno stesso. La configurazione delle parti e la loro connessione secondo lo spazio e il tempo sono la natura stessa. Come il senso connette fra loro le parole di una frase in modo invisibile eppure indissolubile; come una melodia in una canzone ridesta alla vita, così il senso della natura si esaurisce nella sua creazione. Certo non tutta la natura, ma solo un fuggevole raggio di luce, che non dobbiamo però oscurare tramite concetti, bensì apprezzare nell'intuizione.

A facilitare la comprensione di questo processo così arduo da afferrare, perché articolato temporalmente, valga lo schema allegato. I periodi che si susseguono l'uno all'altro sono separati da linee tratteggiate. Tutto quello che accade all'interno di due linee tratteggiate accade simultaneamente. Nel primo periodo l'embrione è una sfera costituita da cellule simili. Nel secondo periodo vediamo la disposizione dei tre foglietti embrionali come tre germi autonomi (in realtà si tratta di tre germi annidati l'uno dentro l'altro). Il terzo periodo presenta i germi delle disposizioni organiche variamente incrociati l'uno all'altro. Nel quarto periodo vediamo che la figura sviluppata consiste di diversi organi sviluppati concresciuti l'uno insieme all'altro (dati in modo confuso). Essa termina verso l'alto come incavo degli organi sensoriali, verso il basso come perno degli organi operativi. La generazione dei germi del foglietto embrionale interno viene abbandonata.

Prima che insorga la struttura corporea, le cellule dei singoli germi eseguono la loro danza secondo le leggi coreografiche dei germi corrispondenti, totalmente noncuranti dei germi vicini. Non vi è infatti alcuna forza materiale che connetta i germi in unità. Né si è ancora istituito il meccanismo del soggetto in via di formazione. E nemmeno c'è un sistema nervoso centrale a dominare i movimenti dei soggetti cellulari. Eppure la singola ballerina segue immediatamente il cenno che le rivolge la natura.

Come in un'orchestra ogni singolo artista esegue nota dopo nota guardando fiduciosamente al proprio spartito, poiché sa che la piccola legge alla quale obbedisce è unitariamente intessuta a una grande totalità, allo stesso modo ciascuna cellula danzante segue gli impulsi che insorgono in essa con cieca dedizione, rendendo così possibile lo sviluppo di un meccanismo in sé conchiuso di incomparabile perfezione. Finché un'orchestra è formata da soli

violini, i musicisti possono scambiarsi le note fra loro. Anche se ciascuno riceve una partitura diversa, sarà comunque sempre possibile un normale affiatamento. Ma lo scambio risulterà impossibile quando si introdurranno altri strumenti oltre ai violini. In tal caso i musicisti con le partiture estranee non potranno fare nulla.

Nelle cellule dell'embrione che prende forma non sono presenti le note oltre agli strumenti. Le note sono meri segni di un comando che viene ricevuto dallo strumento vivente direttamente mediante l'impulso. Ciò nonostante, per la nostra comprensione di tali processi sarebbe molto utile fissare in una notazione musicale i diversi comandi rivolti ai diversi strumenti, per poter in tal modo abbracciare con lo sguardo la connessione degli impulsi e ottenere una visione della loro conformità a leggi. Particolarmente interessante sarebbe il confronto fra le partiture di due esseri viventi che sono adeguati l'uno all'altro, come ad esempio il bombo e la bocca di leone, che consuonano nella medesima armonia, quando il bombo attinge il miele dal fiore e il fiore impiega l'amico alato come messaggero d'amore.

Una grande e potente connessione ci si fa incontro ovunque in natura sotto forma di "sapiente realtà", che i cinesi chiamano semplicemente "il senso" (*Tao*), venerandolo devotamente. Platone vide in ogni essere vivente, al di là della sua forma visibile all'occhio corporeo, ciò che era visibile solo all'occhio interiore, l'"idea", che i Romani adoravano come *genius*. Karl Ernst von Baer<sup>4</sup> ci ha insegnato ad ascoltare con attenzione la melodia che la configurazione del germe esegue allo scopo di sviluppare il corpo. E ha anche definito gli esseri viventi i "pensieri della natura".

Tutti questi sono tentativi di circoscrivere una realtà che non si lascia afferrare mediante concetti, e alla quale ci si può solo avvicinare con il massimo sforzo in modo parziale e presago nell'intuizione. Ma chiunque indaghi in modo libero da pregiudizi il dominio della natura, e lasci scorrere lentamente il proprio sguardo lungo il tronco di un albero su fino alla chioma, avvertirà una conformità a leggi che qui ha acquisito una forma e che si può restituire al meglio nella musica. Chi mai potrebbe non sentir risuo-

4. Karl Ernst von Baer (1792-1876), medico, naturalista, geografo e antropologo estone, docente di Zoologia a Königsberg, è annoverato tra i fondatori dell'embriologia comparata. Fra le sue opere ricordiamo Baer (1827, 1828-1837, 1876). [NdC]

nare nelle canzoni *O Tannenbaum* e *Da draußen vor dem Tore, da steht ein Lindenbaum* la legge di entrambe quelle piante?<sup>5</sup> Se in tale contesto parliamo di una legge dell'albero, intendiamo quel che intendevano i Greci quando dicevano: "Una driade vive nell'albero". Per loro la legge non era una finzione concettuale, bensì un'armonia prodotta a partire dall'intuizione, alla quale essi conferivano in una figura umana un'espressione a tutti comprensibile.

Negli animali la legge non è così chiaramente riconoscibile come nelle piante. Negli animali a stare in primo piano è il meccanismo del corpo con la sua inevitabilità simile a quella delle nostre macchine. Trascuriamo fin troppo facilmente, tuttavia, che anche in tal caso sul meccanismo domina la legge di natura, il piano. Non basta considerare nell'insieme il dominio del sistema nervoso sul corpo animale, occorre anche prestare attenzione alla legge che ha istituito e che conserva il dominio di tale sistema. La natura si rispecchia non nella forma, bensì nella formazione.

## LE PIANTE

Lo spettacolo che confonde i nostri sensi offertoci dalle migliaia di mondi animali è principalmente dovuto all'impossibilità di trovare un punto fermo. Tutto è costantemente coinvolto in un movimento che ci toglie il fiato. In una successione mai interrotta si presentano ovunque sempre nuove marche percettive che innescano nell'animale un circuito funzionale dopo l'altro. Persino in quelle bolle di sapone che ospitano solo poche marche percettive, queste ultime sono continuamente in attività. Sempre di nuovo l'organismo dell'animale deve attivare i propri organi in modo da far fronte a tutte le esigenze che gli vengono poste dall'ambiente. L'animale ora è l'inseguitore, ora è l'inseguito. Ma è sempre e comunque attivo, bruciando così le sostanze che con il faticoso lavoro minuzioso delle sue cellule digestive ha strappato a un'alimentazione conquistata con difficoltà.

Del tutto diverso è lo spettacolo offerto dal regno vegetale. L'affrettarsi superveloce lascia il posto a una piacevole quiete. Certamente anche qui, finché la pianta verdeggia, il lavoro non cessa

5. Rispettivamente l'abete bianco e il tiglio. [NdC]

nemmeno per un istante. Una corrente ininterrotta di fluidi si fa strada attraverso le radici, sale lungo il tronco e si ramifica in ogni direzione per poi opportunamente evaporare dalle foglie. La corrente trasporta i sali nutritivi ricavati dal terreno a tutti i tessuti: questi li rielaborano in sostanze che vanno a costituire il corpo della pianta.

Nel laboratorio della clorofilla, con l'aiuto del calore del Sole, si ottiene il più importante elemento costruttivo, il carbonio. Tutto ciò si compie grazie al lavoro minuzioso delle cellule viventi, che rimangono soggetti autonomi proprio come nel caso dei corpi animali, e che sono attive in un'associazione conforme al piano mediante la trasmissione di stimoli e sostanze. Ma la pianta nel suo complesso non sa nulla del circuito funzionale. Solo in via del tutto eccezionale si può presentare una marca percettiva a innescare un determinato movimento (come nel caso della mimosa). Il compito principale è svolto dalla pianta attraverso una passiva dedizione agli effetti su di essa esercitati dal suo ambiente, al quale è adeguata.

Dato che la pianta non può spostarsi dal proprio posto, essa deve confrontarsi con tutti gli effetti esterni che si possono avvertire nel luogo in cui essa è collocata. L'ausilio più efficace degli animali per riuscire a salvarsi la vita – la fuga – è precluso alla pianta. Come le case degli uomini, che sono parimenti immobili, tradiscono immediatamente nel loro abito esteriore il tipo di luogo in cui sono collocate – poiché a seconda che la casa venga minacciata da neve, pioggia, tempeste o dal calore del Sole, i tetti e le finestre debbono essere costruiti in modo diverso –, così le piante rivelano immediatamente nella loro forma se devono proteggersi dalla siccità o dalla sovrabbondanza di acqua, dall'eccesso o dalla mancanza di luce.

Dato che le piante non sono però involucri privi di vita, ma devono costantemente fare del loro meglio per sopravvivere, riconosciamo operante in esse un ritmo vitale che scorre parallelo al susseguirsi delle stagioni. Così in autunno le nostre latifoglie perdono le foglie e si trasformano in piante secche, per poter sopravvivere, poiché il congelamento del terreno sottrae loro l'umidità di cui necessitano. Il ritmo interno delle piante si è però adattato in modo ancora più intimo al mutamento dell'anno, poiché è risultato che la nostra frutta cresce nel modo migliore nelle serre se si espongono gli alberi al momento della fioritura alla normale ricaduta alle basse temperature.

Se un botanico prende in considerazione una pianta, gli si manifesta immediatamente nella forma e nella posizione delle sue foglie una gran quantità di incavi che sono esattamente adeguati ai perni degli effetti esercitati dal luogo in cui la pianta è collocata. La grande varietà di piante nella medesima località gli concederà di gettare uno sguardo sulla varietà dei mezzi che sono a disposizione della natura per conseguire con successo il medesimo obiettivo, e un'osservazione accurata gli insegnerà altresì come un'identica disposizione possa soddisfare esigenze differenti. Così, ad esempio, la ramificazione delle nervature nella foglia dell'acero serve al pieno dispiegarsi dei vasi linfatici, ma esse formano al contempo i gocciolatoi per la pioggia. Prima che arrivi l'inverno le foglie dell'acero cadono. La pianta offre in tali circostanze l'immagine di un albero secco, che ha limitato al massimo la propria evaporazione. Al contempo il rado palco di rami è molto meno esposto alle rotture dovute al peso della neve che non l'albero frondoso.

I mutamenti che osserviamo nelle piante non assomigliano al meccanismo di una struttura fissa, ma sono piuttosto azioni formali che trasformano costantemente la struttura stessa, per adeguarla agli effetti esercitati dal luogo in cui la pianta è collocata. L'ampiezza delle possibilità metamorfiche è diversa da pianta a pianta, però sempre limitata. Perciò vengono sempre distrutti innumerevoli germi quando il seme viene sparso lontano. Ciò nonostante è indubitabile l'esatta adeguatezza di ciascuna pianta a determinate località. Nel medesimo luogo i medesimi effetti esercitati dal mondo esterno sono sfruttati in modo molto diverso da piante diverse, venendo ora soppressi ora utilizzati. Così ogni pianta sviluppa attorno a sé un ambiente, che però è suddiviso non in mondo percettivo e mondo operativo, bensì in mondo dei pro e mondo dei contro.

Anche la pianta costituisce il centro di un mondo, cercando di affermarsi come soggetto, proprio come l'animale. Le azioni formali delle piante esibiscono la melodia degli impulsi in modo più evidente di quanto non facciano gli animali. Le loro relazioni nei confronti del mondo inanimato sono però molto più strette e investono la maggior parte del loro ambiente. La netta suddivisione in mondo dei pro e dei contro non lascia sussistere alcun dubbio al riguardo: il piano delle piante comprende anche la materia ina-

nimata. La struttura corporea del soggetto viene direttamente dominata dal piano, dal quale essa viene costantemente trasformata. Le sostanze inanimate vengono però sfruttate dalla struttura corporea in modo tale da tradire quella che sembra essere un'onniscienza delle leggi chimiche e fisiche.

Il meccanismo del corpo vegetale viene mantenuto in attività dai soggetti cellulari viventi, mentre le cellule morte rappresentano il macchinario privo di vita. Il fatto che non siano i singoli soggetti cellulari i creatori del piano che si esprime nella struttura corporea si può facilmente dimostrare se si recide il ramo di un salice e lo si pianta per terra. Quali che siano i soggetti cellulari ai quali capita di venire a contatto con la terra, essi riprendono il loro antico servizio, e gettano radici. Obbediscono dunque a nuovi impulsi che fanno nascere una nuova pianta. Ovunque si tratta di impulsi che imprinono i loro segni operativi sui soggetti cellulari, prescrivendo loro in tal modo l'attività da compiere. Gli impulsi stessi sono evidentemente riuniti in determinate melodie di impulsi, che portano a manifestazione il piano strutturale della pianta. Così la conformità al piano della natura domina anche l'azione reciproca fra pianta e materia inanimata, così come essa domina l'azione reciproca fra animale e animale, e animale e pianta.

## LE COSE INANIMATE

Dopo aver riconosciuto la conformità al piano della natura, come una potenza che tutto domina, negli effetti che essa esercita sulle relazioni che gli esseri viventi istituiscono fra loro e con le cose inanimate, si pone la questione se anche le cose inanimate siano fra loro connesse da quella stessa conformità al piano. Per risolvere tale questione rivolgiamoci anche in questo caso al metodo basato sul centro del mondo, che ci ha finora apportato così notevoli chiarimenti.

Da molto tempo il comportamento del magnete è stato rappresentato in questo modo. Un campo magnetico (che si dovrebbe piuttosto definire "mondo", poiché è tridimensionale) circonda ogni magnete, e suddivide le cose che vi si trovano in magnetiche, diamagnetiche e non magnetiche, cioè sostanze che dal punto di vista del magnete è come se non fossero presenti.

Di recente si suole ritenere ogni corpo come dotato di un campo gravitazionale corrispondente alla sua propria massa e di un campo termico. Ciò ha condotto a una scoperta massimamente rilevante da parte del fisico berlinese Fricke,<sup>6</sup> il quale ha potuto provare che il calore naturale dei corpi celesti, nella misura in cui è misurabile, corrisponde esattamente alla loro massa. Il campo gravitazionale e il campo termico stanno dunque fra loro in stretta connessione. Fricke ne conclude che l'etere nel quale si muovono i corpi celesti rappresenta la grande riserva di energia che sempre si attiva ogniqualvolta una massa corporea si trovi collocata in esso. A suo avviso la massa forma un luogo di bassa pressione nell'etere, che fa sì che onde gravitazionali si dirigano da ogni parte sulla massa corporea. Quanto più grande è la sua massa, tanto più forte diventa il suo campo gravitazionale formato dalle onde gravitazionali. Le onde gravitazionali penetrano con facilità gli strati compatti sulla superficie di ogni corpo celeste, non però il corpo celeste nella sua interezza: a una certa distanza dalla superficie si trasformano invece in calore, che poi è la stessa superficie a irradiare in ogni direzione nell'etere, venendo così a formare il suo campo termico. Nell'etere il calore viene nuovamente riportato a uno stato di tensione. Secondo tale concezione non dobbiamo temere alcuna estinzione del Sole, poiché esso rappresenta un perfetto *perpetuum mobile*. I pianeti ruotano nel gigantesco campo gravitazionale del Sole e si avvantaggiano del suo campo termico.

Attorno agli oggetti presenti sulla superficie terrestre non riusciamo a scoprire alcun campo gravitazionale poiché esso viene coperto dal grande campo gravitazionale della Terra stessa. In linea di principio, però, ogni massa corporea è circondata da un campo gravitazionale e da un campo termico, che costituiscono l'ambiente in cui essa è connessa al proprio incavo e al proprio perno.

Il metodo qui impiegato del centro del mondo risulta anche massimamente fecondo se ci si rivolge alle molecole e agli atomi delle sostanze. Anche in tal caso ciascuno di questi minuscoli centri di mondi mostra, nelle sue valenze chimiche, incavi e perni adeguati, per congiungersi in determinate circostanze ad altre sostanze.

6. Hermann Fricke (1876-1949), fisico berlinese teorico dell'etere, membro dell'Academy of Nations, fondata come reazione antieinsteiniana nel 1921 da Robert T. Browne e Arvid Reuterdaahl. Fra le sue opere vedi Fricke (1909, 1918, 1920, 1934, 1939). [NdC]

Con la scoperta del sistema periodico è stata svelata una possente legge di natura, che connette tutte le marche operative della natura inorganica in una unità conforme al piano, escludendo ogni casualità. La legge della conservazione dell'energia, che domina ogni trasformazione relativa alle forze e alla materia, ha coronato la consapevolezza secondo cui alla base di qualsivoglia accadimento fisico del mondo vige un piano unitario.

Grazie alla conoscenza di questa possente unità naturale, che rimane identica in ogni tempo e in ogni luogo, si restò così abbagliati da irretirsi nella follia di credere di avere qui di fronte a sé l'unica unità naturale, alla quale senza eccezioni dovevano sottomettersi anche tutti gli esseri viventi. Si trascurò il fatto che con le leggi chimiche, fisiche e meccaniche si aveva meramente a che fare con le precondizioni che, sole, potevano rendere possibile l'emergenza delle leggi della vita. Nella cornice spaziotemporale e nelle leggi delle sostanze (che invece non costituiscono altro che i colori della tavolozza del mondo) si credette di aver già trovato la spiegazione dei quadri che ne scaturiscono.

La biologia ci ha chiarito l'errore mostrandoci che le leggi chimico-fisiche rappresentano solo gli stadi preliminari delle vere e proprie leggi della vita, che con sovrana sicurezza compongono sostanze e forze, formando nuovi centri di mondi – i soggetti – e assegnando loro un ambiente ben delimitato, in cui le piante conducono un'esistenza di tipo prevalentemente passivo, mentre gli animali una di tipo attivo.

Comprenderemo efficacemente la nostra posizione nei confronti della natura solo quando prenderemo coscienza del fatto che la legge naturale del nostro stesso soggetto (che domina non solo il nostro corpo, bensì anche tutto il nostro ambiente) non è che uno dei mille fili che connettono la tela della natura in una grandiosa unità. E comprenderemo altresì il motivo per cui il mondo percettivo e il mondo operativo devono adeguarsi l'uno all'altro: essi sono l'espressione del medesimo comando della natura al quale dobbiamo la nostra esistenza.

Se qualche dubbioso dovesse domandarmi: "Come può essere possibile che il mio piccolo soggetto con il suo fragile ambiente debba dettare la sua legge a Sirio, che nello spazio infinito, e su una scala di inaudita grandezza e distanza, brilla e irradia da eoni?", gli risponderò: "Estrai dallo spazio che ti appare così infinito i tuoi



segni percettivi relativi ai luoghi e alle direzioni, e l'intero spazio crollerà come un castello di carte. Sottrai a Sirio i tuoi segni momentanei e la sua esistenza verrà improvvisamente tagliata fuori”.

Tutto ciò vale naturalmente solo per te e per il tuo mondo. La natura saprà creare mondi anche senza di te. Non vi è un mondo infinito, eterno e assoluto che abbracci tutti i soggetti; esiste invece una natura incredibilmente possente, che produce soggetti con mondi, spazi e tempi obbedendo liberamente alla propria legge. Non ha nemmeno bisogno di guardarsi all'opera, poiché essa è un comando che obbedisce a se stesso.

Certo, siamo in grado di vedere soltanto quel che la natura ha reso visibile per noi. Ma quel che vediamo è natura genuina finché non mettiamo il nostro piccolo io come un bastone fra le ruote della considerazione della natura e non eleviamo le nostre minute opinioni quotidiane a leggi del mondo, invece di integrare in uno sforzo sincero le nostre conoscenze nell'accadere che tutto abbraccia.

La bolla di sapone azzurra che ci circonda, quando ci troviamo a bordo del piroscavo e guardiamo con nostalgia verso il mare aperto, ci mostra i limiti del nostro soggetto. Quando un giorno tale bolla esploderà, il nostro soggetto esisterà in una forma nuova che gli comanderà la natura.



## LA DOTTRINA DEI SENSI COME COMPITO DELLA BIOLOGIA

*Viktor von Weizsäcker*

Viktor von Weizsäcker (1886-1957), medico, neurologo, filosofo e antropologo tedesco, considerato fra i fondatori della medicina psicosomatica, studia medicina dapprima a Tubinga, poi presso l'Istituto di Fisiologia di Johannes von Kries a Friburgo (dove entra in contatto con il filosofo Heinrich Rickert e la sua cerchia), per passare quindi sotto la guida di Ludolf von Krehl a Heidelberg. Qui stringe amicizia con Karl Jaspers e segue i seminari kantiani di Wilhelm Windelband. I suoi primi lavori sono dedicati, per la *Promotion*, al flusso sanguigno nell'anemia (1910) e, per lo scritto di abilitazione, all'energetica del muscolo cardiaco (1917). L'esperienza di laboratorio si integra con il lavoro sul campo come medico militare al fianco di Krehl durante la Prima guerra mondiale. A partire dal 1920 Weizsäcker dirige il reparto di Neurologia della Medizinische Klinik a Heidelberg. A questo periodo risale la formulazione della cruciale nozione di "antilogico", consegnata al saggio omonimo (1923). Nel 1926 si reca a Vienna per incontrare Freud, il cui approccio psicoanalitico costituisce un riferimento irrinunciabile (che Weizsäcker avrebbe sempre difeso contro i detrattori). Nello stesso anno assiste al primo Congresso di Psicoterapia a Baden-Baden (durante il quale viene eletto membro del comitato direttivo), e pubblica sulla rivista *Die Kreatur* (cofondata con Martin Buber e Joseph Wittig) gli *Elementi per una antropologia medica*, costituiti dai saggi "Il medico e il malato" e "Il dolore" (1926). Verso gli inizi degli anni Trenta comincia a delinearsi la riflessione intorno a quello che sarebbe diventato il concetto guida di tutto il suo pensiero, la celebre nozione di *Gestaltkreis*, con la quale Weizsäcker tenta di pensare insieme, in mutua correlazione, la percezione e il movimento: il *terminus technicus* compare dapprima nel saggio *Der Gestaltkreis, dargestellt als psychophysiologische Analyse des optischen Drehversuchs* (1933), per poi venire più distesamente elaborato nell'*opus magnum* apparso pochi anni dopo, *Der Gestaltkreis. Theorie der Einheit von Wahrnehmen und Bewegen* (1940). Nel 1941 succede a Otfried Foerster alla cattedra di Neurologia all'Università di Breslavia, per

tornare nel 1945 a Heidelberg a guidare l'Istituto di Fisiologia e a ricoprire l'insegnamento di Medicina clinica generale. Con il sostegno della Rockefeller-Foundation Weizsäcker apre nel 1950 una clinica di Psicosomatica, la cui direzione verrà successivamente assunta dal suo assistente Alexander Mitscherlich. Nel 1952 è nominato professore emerito. Fra le sue opere, oltre agli scritti autobiografici *Begegnungen und Entscheidungen* (1949) e *Natur und Geist. Erinnerungen eines Arztes* (1954), ricordiamo i saggi "Forma e tempo" (1942) e "Verità e percezione" (1943), gli *Anonimi* (1946) e la *Pathosophie* (1956), suo testamento spirituale.

Il testo che qui presentiamo – "La dottrina dei sensi come compito della biologia" – è l'ottavo e ultimo capitolo della *Einleitung in die Physiologie der Sinne* (1926). Il compito che Weizsäcker si pone è di ampio respiro epistemologico, mirando a una riformulazione dei rapporti tradizionali (ormai considerati insufficienti nel loro irrigidimento) fra discipline quali la fisiologia, la biologia, la psicologia, la logica e la fenomenologia, al fine di pervenire a una "nuova unità delle scienze". Quel che sta a cuore a Weizsäcker è la possibilità di una scienza della vita che non si ponga in astratta contraddizione con il mondo intuitivo e la verità dei sensi così come la esperiamo nel nostro quotidiano commercio con la realtà, commercio che deve sempre essere posto a fondamento e presupposto di ogni teorizzazione. Il teorizzare è infatti una particolare forma di vita, che sorge dalla vita stessa e a essa deve sempre di nuovo ritornare per alimentarsi dei suoi contenuti. Lo stesso vale per la conoscenza sperimentale. Né il sapere della teoria né la conoscenza ottenuta dall'esperimento possono pretendere l'appannaggio esclusivo della verità, che non coincide senza resti con l'indagine della cosiddetta realtà "oggettiva", esprimibile in termini matematici e quantitativi, ma abbraccia a pieno titolo l'ambito dei vissuti sensibili e dei fenomeni biologici delle differenti soggettività.

La questione che occorre sollevare è se qui abbiamo ancora a che fare con dei prolegomeni a una fisiologia degli organi di senso, oppure se l'ampiezza e il tipo dei problemi non rendano necessaria una scienza autonoma che possa piuttosto seguire e non precedere la fisiologia speciale dei sensi. In ogni caso il ricercatore di orientamento strettamente fisiologico troverà oltremodo auspicabile che il lavoro di altri lo alleggerisca del peso di difficoltà e dubbi gnoseologici, soprattutto per quanto attiene ai confini fra le discipline scientifiche. Nel caso di questioni gnoseologiche tale auspicio è da considerarsi del tutto legittimo e persino realizzabile. L'esperienza insegna che l'arte della sperimentazione e l'osservazione della natura possono produrre risultati eccellenti anche qualora un ricer-

oppure “e”?  
 Se va bene  
 “o”, metterei  
 i due punti  
 dopo “con la  
 filosofia”

catore scientifico sia ignaro dei propri presupposti gnoseologici, o sia persino guidato da concezioni assurde. Per contro, nel nostro caso, si deve pretendere una certa familiarità con la psicologia, nello stesso modo in cui nella teoria del metabolismo e della circolazione devono essere rispettivamente presupposte conoscenze chimiche e fisiche, benché nel caso della psicologia tale compito si presenti molto più arduo, data l’oggettiva mancanza di unanimità in questo campo. Ancor più importante di ciò, tuttavia, è il fatto che non solo la fisiologia dei sensi “confina” con la psicologia, ma quest’ultima, a sua volta, “confina” con la filosofia, **la fenomenologia o la logica**. Ci si trova qui di fronte a una riformulazione dei presupposti di queste discipline, che talora sembra superarne gli stessi confini e condurre a una nuova unità delle scienze, nella quale le vecchie distinzioni possano essere abbandonate o adottate in modo completamente diverso. La nuova aspirazione a ricostituire la compiuta unità di tutte le scienze non è tanto rilevabile da risultati a portata di mano come enciclopedie o altri sistemi codificati. Essa ha trovato piuttosto una visibile, consapevole e personale testimonianza nella modalità di lavoro e nel tipo di elaborazione concettuale e di ricerca dei singoli. In tal senso deve essere intesa la digressione, altrimenti non sempre motivata, della precedente trattazione, così come di quella che seguirà in conclusione. Non si suppone certamente che la scienza possa o debba contemplare e comprendere la totalità delle cose: la verità nella sua compiutezza è appannaggio di un tutto divino, mentre la scienza rappresenta sempre un tentativo parziale e incompiuto, reso unicamente possibile e accessibile solo come riflesso della totalità. Neppure si può parlare di un tentativo di conseguire la totalità, quanto piuttosto dell’avvicinamento a una verità parziale. È qui necessario dichiarare e riconoscere del tutto espressamente che la verità della scienza è *sempre* solo una verità condizionata, vincolata e imperfetta, dato che la questione intorno alla verità dei sensi è appunto divenuta un tema della dottrina della sensibilità. Non si potrà mai comprendere questa scienza e il suo sviluppo in epoca moderna se si ignora che per i più la cosiddetta legge dell’energia sensoriale specifica<sup>1</sup>

1. Johannes Peter Müller (1801-1858) è ritenuto il padre della moderna fisiologia, disciplina che ha insegnato a Bonn e a Berlino. La legge dell’energia sensoriale qui richiamata da Weizsäcker afferma che, indipendentemente dal tipo di stimolazione, ogni senso è in grado di produrre solo il tipo di sensazione che è a esso speci-

significò una limitazione della verità delle impressioni sensibili e confermò nuovamente una diffidenza nei confronti dei sensi già da tempo emersa nella storia della scienza. Ci si imbatte così in un interesse centrale dell'uomo. Tale dottrina afferma infatti ciò che molti non possono né vogliono credere, ossia che gli alberi sono verdi, e che il verde sarebbe solo il rispecchiamento di un processo cerebrale. Appare insolubile la contraddizione fra tale dottrina e la *vita* naturale, dato che in quest'ultima gli uomini, quale che sia il loro livello culturale, non si orientano mai secondo convincimenti teorici e danno piuttosto credito alla verità dei sensi. Neppure la teoria ha mai potuto *spiegare* perché vediamo verdi gli oggetti. Hering<sup>2</sup> ha sostenuto a buon diritto proprio questo, contestando che si possano avere sensazioni verdi. Non sono le sensazioni a essere verdi, bensì siamo noi a vedere verdi gli alberi.

E tuttavia questa contraddizione può essere risolta non appena riconosciamo che non è una teoria scientifica a spiegare le realtà della nostra *vita*, ma che è la nostra vita a fare da presupposto a una teoria scientifica, e che quest'ultima è dunque il prodotto di un essere vivente. Una teoria, supponiamo di tipo causalistico, nasce quando per mezzo dell'intelletto consideriamo ed elaboriamo la realtà in un determinato modo, esattamente come la orientiamo, ordiniamo e guidiamo in un determinato modo nell'esperimento. Così sorge dalla vita e nella vita una particolare forma di vita, appunto quella dell'uomo che sperimenta e teorizza. La forma in questo caso prescelta dalle scienze viene anche definita oggettiva. Ma la realtà oggettiva non è né l'unica né quella originaria. È bensì ciò che della realtà necessariamente accade, dunque qualcosa di assolutamente peculiare, che può essere rappresentato solo come singolarità, non come un tutto. Le realtà non oggettive non perdono nulla della loro realtà per il fatto che ne esistono anche

ficamente pertinente (Müller, 1826, pp. 44 sgg.; 1840, vol. II, pp. 249 sgg.). La critica della fisiologia di Müller costituisce uno degli obiettivi principali della fisiologia di uno dei maestri di Weizsäcker, Johannes von Kries, del quale si veda in proposito Kries (1923), opera cui lo stesso Weizsäcker ha dedicato una recensione (1924) e importanti studi. [NdC]

2. Karl Ewald Konstantin Hering (1834-1918), fisiologo tedesco, professore di Fisiologia a Vienna, Praga e Lipsia, noto fra l'altro per le sue importanti ricerche sulle sensazioni cromatiche (che, riprendendo alcune intuizioni goethiane, lo opposero in uno strenuo contrasto a Hermann von Helmholtz), pubblicate fra il 1872 e il 1874 e raccolte in Hering (1878). [NdC]

di oggettive. La natura delle cose è così diversificata che possiamo apprenderla attraverso la vista e l'udito, ma anche attraverso la sperimentazione e il pensiero. Passando dall'una all'altra forma del conoscere *ci* modifichiamo e acquisiamo consapevolezza di cose nuove. Nulla ci autorizza però a considerare il metodo della scienza teoretica più vero di quello della scienza sperimentale, quest'ultimo più vero del mero guardare e percepire con i sensi. Tuttavia non siamo sempre e comunque nel vero; possono subentrare errori, illusioni, soprattutto quando mescoliamo diverse forme di conoscenza, quando passiamo da una sfera all'altra senza rispettare determinati vincoli metodologici.

Il mio mondo visivo e gli altri mondi sensibili non sono dunque meno reali del mondo oggettivo dell'intelletto. È tuttavia del tutto privo di senso modificare il modo di valutare il mio mondo visivo considerandolo "solo" una mia rappresentazione, "solo" un mio contenuto di coscienza soggettivo, "solo" una sensazione e percezione della mia anima. Con tali espressioni falsifico tutte le realtà che percepisco sensibilmente rendendole qualcosa di essenzialmente altro, trasformandole cioè in parti o contenuti di un'anima. Se poi voglio intendere il carattere soggettivo di tali realtà in modo ancora diverso rispetto a qualcosa di psichico (che in verità può anche essere oggettivo), ossia nel senso opposto di oggettivo, opero persino una seconda falsificazione, nella misura in cui anzitutto non attribuisco nulla di soggettivo, di connotato dal mio io all'albero o alla montagna che vedo così come li vedo. Che tuttavia il mio io possa giungere a ingoiarsi il mondo delle cose intorno a sé sarebbe una forma di usurpazione del tutto fuori luogo.

Se però consideriamo, ad esempio, i movimenti dei pianeti, che sono oggettivi, che non sono dunque oggetto di percezione visiva bensì di calcolo teorico, in questo caso dobbiamo, per contrasto, giustamente riconoscere che il mondo degli alberi e delle montagne davanti ai miei occhi viene visto da me, dunque da un essere umano. Il mondo non è dunque così come io lo vedo? Non è appunto null'altro da ciò che vedo, dato che apprendo che la fisica sperimentale ha dovuto infine riconoscere la natura ondulatoria della luce. Poiché nel momento in cui ho visto gli alberi, ho appunto visto gli alberi e niente affatto la "luce", intesa come insieme di rapporti conformi a leggi tra raggi di un determinato tipo. Anche il fatto che un altro uomo, supponiamo un daltonico, ve-

da le medesime cose in modo diverso da me non prova che uno dei due abbia torto, o che entrambi erriamo, bensì che ciascuno a suo modo ha ragione, perché vede delle cose qualcosa di giusto, sebbene non veda mai tutto. Le cose hanno appunto molte proprietà, e nelle cose che vediamo se ne annidano altre che sfuggono alla vista; non siamo in grado di esaurire in alcun modo la loro ricchezza, soprattutto non in un modo determinato, come può essere quello dei sensi o della scienza oggettiva. Tuttavia, chi crede che il mondo e la scienza abbiano *una sola* uniforme non può ammettere che non valgano sempre gli stessi criteri, che nella percezione mediante i sensi possa non essere vero ciò che lo è per l'intelletto astratto e viceversa. Ma il mondo non è uniforme, e non lo è neppure l'io, se si intende che potrebbe avvicinarsi alla verità solo mediante un'unica forma di conoscenza, quella oggettivo-intellettuale (Landmann, 1923).

Se applichiamo queste considerazioni al significato dell'energia sensoriale specifica ne evinciamo che questa celebre legge in fondo afferma soltanto che si possono produrre fenomeni luminosi anche attraverso forze diverse dalla luce, e che si può così anche trarre in inganno l'*intelletto*, abituato a inferire che vi sia anche luce (ossia luce nell'accezione fisica del termine) là dove vediamo qualcosa. La consapevolezza che possa verificarsi una tale eventualità ha tuttavia la massima rilevanza, così come la conoscenza delle circostanze e dei motivi per cui ciò è possibile. Ma da tale consapevolezza non consegue che si dia illusione ogni volta che io ricevo una stimolazione dei sensi considerata adeguata. Johannes Müller ha conferito tuttavia alle sue tesi una forma nella quale il dominio dell'immagine meccanica del mondo è tale che anch'egli non sembra poter ammettere la realtà di una natura altra rispetto a quella derivante dalle "ondulazioni" nello spazio. Rispetto alla posizione qui esposta, rappresenta certo una notevole difficoltà il fatto che tale identificazione, di carattere puramente mentale, tra l'immagine del mondo fisico e la realtà *tout court* si sia così profondamente consolidata attraverso l'educazione e l'abitudine, che persino il profano non osa più confidare nel linguaggio dei sensi, nel linguaggio della quotidianità naturale. Tuttavia l'enorme e per nulla giustificata unilateralità di questo concetto di realtà sta scemando, e dovrà cedere di fronte a una concezione che riconosca anche il contributo dei sensi. Se però l'atteggiamento sensibi-



le e l'atteggiamento oggettivo-intellettuale coesistono nell'uomo e hanno un grado (possibile) di verità equivalente, allora le proposizioni espresse nella legge delle energie sensoriali specifiche non riguardano in alcun modo il grado di verità della sfera sensibile, bensì rivelano il motivo per cui le acquisizioni della scienza naturale oggettiva non corrispondono a quelle della mera sensibilità. Tale motivo è da individuarsi in un processo che si verifica negli esseri viventi che, in modo autonomo ed entro determinati limiti, viene soltanto eccitato e stimolato dai processi fisici. Il principio dell'energia sensoriale specifica spiega dunque un'apparente contraddizione, che sorge solo quando non distinguiamo la percezione sensibile dal conoscere oggettivo-intellettuale, e postuliamo invece una concordanza tra i due. Se la tesi a sostegno del carattere ingannevole dei sensi è stata certamente avanzata ben prima di ogni fisiologia dei sensi, le acquisizioni di Johannes Müller non hanno però confermato questa posizione ma solo condotto al suo superamento. I sensi, infatti, ingannano solo quando si crede che possano offrire conoscenze pari a quelle che la fisica formula in modo oggettivo. Ma i sensi non mentono affatto quando devono offrire ciò che possono: elementi di carattere biologico, ossia percezioni del mondo nel quale viviamo (e non nel quale ci troviamo in quanto fisici).

Il risultato è che non è ammessa alcuna interpretazione gnoseologica della legge dell'energia specifica dei sensi. Piuttosto, essa esprime una serie di scoperte sperimentali che sono tutte parti costitutive di una scienza naturale oggettiva: soprattutto essa ci dice che fenomeni sensoriali molto simili sono innescabili da diversi stimoli fisici oggettivamente individuati, e che questo si fonda sulla somiglianza dei processi organici. Ne deriva solamente che, per poter praticare una buona fisica, bisognerebbe, laddove possibile, liberarsi degli stimoli inadeguati, sebbene anche questo presupponga la *conoscenza* dello stimolo in atto. Riguardo invece al fatto che i sensi ci offrono una visione falsificata dell'ambiente, la legge suddetta non dice proprio nulla, e neppure consente di contrassegnare come apparenze illusorie le percezioni o contenuti determinati di esse come le qualità sensoriali. In particolare, è del tutto inammissibile la *preminenza* accordata alle determinazioni *spaziali e temporali*, e dunque l'assunzione che esse valgano come relativamente oggettive nei confronti delle mere sensazioni sogget-

tive. La priorità di tali determinazioni rispetto ad altre, così come di tutte le assunzioni gnoseologiche, non è affatto derivabile dalla legge dell'energia sensoriale specifica, come non lo sono tutte le altre ipotesi gnoseologiche. Il privilegio assegnato alle "qualità primarie" di spazio e tempo non è affatto un risultato della fisiologia dei sensi, bensì un'eredità della filosofia razionalistica, dalla quale esso, peraltro, venne talora difeso, ma più spesso decisamente contestato, con assai poco equilibrato giudizio.

Non è nostro compito mostrare come l'idealismo e il razionalismo siano valse da autentici presupposti per la legittimazione filosofica del primato della quantità rispetto alla qualità che era nell'interesse delle scienze naturali esatte (vedi, per esempio, Cassirer, 1906-1907). Basti qui ribadire che nemmeno la biologia, che non appartiene alle scienze esatte, riconosce una tale preminenza del metodo quantitativo. La scienza biologica risulterebbe incomprendibile se si partisse dal presupposto che il suo compito non fosse diverso da quello della fisica o della chimica, ed essa dovesse risolvere le istanze ereditate da queste ultime in secondo grado e sotto condizioni assai più gravose. Dacché esiste la biologia, vi sono anche tentativi di definire i suoi oggetti e compiti peculiari, contrapponendovi le scienze naturali non biologiche. L'influsso di queste ultime e della filosofia a esse così strettamente collegata, tuttavia, ha fatto in modo che tali tentativi venissero pur sempre compiuti nello spirito delle idee matematiche e fisiche. Se precedentemente si trattava soprattutto di supporre l'esistenza di una determinata forza vitale, dunque di stabilire una volta in più un'analogia con il concetto di forza proprio della fisica, i più recenti tentativi fondati su assunti vitalistici si basano piuttosto sulla convinzione che il problema debba essere risolto sulla base di forme logico-conoscitive, dunque in modo categoriale. A tal fine si ricorre preferibilmente alla categoria kantiana di azione reciproca<sup>3</sup> o a un suo affinamento (la categoria della totalità, per la quale rinviamo a Driesch, 1921<sup>2</sup>),<sup>4</sup> dunque ancora a un'analogia formulata nell'ambito di questo tipo di razionalismo. Tuttavia non sembra sia osservato che così non si va mai oltre i confini imposti dall'impiego dell'intero sistema concettuale, e che quest'ultimo potrebbe

3. Kant (1787<sup>2</sup>), p. 96. [NdC]

4. Sulla figura di Driesch vedi la nota 2 al saggio di Uexküll, *supra*, p. 59.

non essere sufficientemente adatto e adeguato per l'oggetto della biologia. La difficoltà non dipendeva dal fatto di non aver elaborato una definizione concettuale adeguata della biologia, quanto dal fatto stesso di avere e ricercare categorie. Per una trattazione più dettagliata di questo problema rinviamo alle precedenti sezioni,<sup>5</sup> dove è emersa passo dopo passo l'inadeguatezza delle categorie, quali ad esempio quelle contenute nella tavola di Kant,<sup>6</sup> rispetto al compito propostoci.

Si possono a questo riguardo distinguere due obiettivi principali. Il primo consiste nel mettere in *relazione* lo stimolo e il processo di eccitazione con il contenuto del nostro percepire: possiamo in sintesi definirlo come *problema della correlazione*. Il secondo consiste nel determinare e *ordinare* i contenuti delle nostre percezioni, assumendo punti di vista anatomici, fisiologici, psicologici, fenomenologici, logici o anche altri considerati idonei: è quel che in breve si può definire come *problema dell'ordinamento*.

Per ciò che riguarda il *problema della correlazione*, la trattazione rispetto a una delle categorie classiche fallisce evidentemente di fronte al fatto che il confronto tra stimolo e sensazione, la loro congiunzione mediante un principio causale o di parallelismo, riuscirebbe solo se la sensazione potesse divenire oggetto nello stesso modo dello stimolo o del processo di eccitazione nervosa. Come si è visto, ogni tentativo di psichicizzare le percezioni sensibili comporta una falsificazione: non sussiste alcun diritto di definire verdi le "sensazioni"; c'è e rimane una sensazione, che è un *atto di trascendenza*. Uno stimolo è qualcosa, ma una sensazione non è mai un qualcosa: è e rimane la sensazione *di* qualcosa; *abbiamo* qualcosa per suo *tramite*, ma appunto per questo essa non è qualcosa. Lo si può esprimere anche dicendo che ogni sensazione è una percezione, che dunque non "vi sono" affatto sensazioni, perché neppure "vi sono" percezioni, bensì qualcosa che si dà mediante la percezione. Ciò è corretto; solo si deve tenere presente che, in molte concezioni, le percezioni, in modo altrettanto illegittimo delle sensazioni, sono state come impresse su qualcosa, psichicizzate. Riteniamo pertanto non sia lecito parlare di sensazioni e percezioni così come si parla di mele e pere;

5. Weizsäcker (1926), pp. 325-406. [NdC]

6. Kant (1787?), p. 96. [NdC]

una siffatta psicologia è divenuta oggi insostenibile. Possiamo ora deduttivamente considerare come insolubili e mal posti compiti già in precedenza criticati e rifiutati, in particolare: la psicofisica psicometrica (scienza esatta delle relazioni *tra* corpo e anima), la psicologia fisiologica (scienza esatta dell'*anima*, nella misura in cui essa è condizionata da processi somatici), la teoria fisiologica dei sensi (spiegazioni esatte dell'accadere *fisiologico*, nella misura in cui esso serve alle *percezioni* sensoriali). Nessuna di queste tre imprese scientifiche si pone adeguatamente di fronte al fatto che sensazioni e percezioni non sono oggettivabili e pertanto non possono stare a fondamento di qualsivoglia teoria della correlazione. Ciò mediante cui mi si danno oggetti, infatti, non può mai essere oggetto esso stesso.

È del tutto evidente che non è neppure ammessa una teoria dei sensi in termini fisiologici. Si può formulare una teoria della scomposizione della porpora retinica<sup>7</sup> in quanto oggetto della vista, ma allora si elabora una teoria fisiologica dell'occhio. Si tratterebbe di una teoria dei sensi se ci si impegnasse a spiegare perché in un processo di un determinato tipo intervenga la sensazione di qualcosa di verde; ma questo, appunto, non è possibile perché la scomposizione chimica in questione è un processo; la *sensazione* del verde non è un processo, bensì la *percezione* di tale processo: è la percezione dell'apparire del verde in un determinato luogo del mio ambiente, e cioè di quello che mi si dà attraverso il senso.<sup>8</sup>

Se dunque una teoria (esplicativa) degli organi di senso viene riconosciuta come possibile e legittimamente accessibile, una teoria della percezione sensibile deve essere altrettanto decisamente rifiutata. Questo vale in modo del tutto particolare per le condizioni spaziali e temporali. Da Lotze<sup>9</sup> in avanti la riconduzione delle relazioni spaziali del percepito a rapporti spaziali "oggettivi" va dichiarata inammissibile, perché la dimensione *oggettiva* nelle

7. La porpora retinica, detta anche rodopsina, è un pigmento rossastro sensibile alla luce, presente nei segmenti esterni dei bastoncelli nella retina dell'occhio. [NdC]

8. La preposizione "attraverso" [*durch*] non deve naturalmente far pensare al camuffamento del concetto di causa, deve bensì solo esprimere in modo abbreviato quanto affermato (ossia il carattere non oggettivabile dell'atto di trascendenza).

9. Rudolf Hermann Lotze (1817-1881), filosofo, logico e fisiologo tedesco, professore a Gottinga e a Berlino, figura fra le più influenti del panorama filosofico del secondo Ottocento. Fra i suoi lavori fisiologici ricordiamo Lotze (1842, 1851, 1852). Per la sua visione antropologica è fondamentale Lotze (1856-1864). [NdC]

cose esterne (che siano gli oggetti dell'ambiente oppure le loro riproduzioni in condizioni di eccitazione fisiologica delle superfici sensoriali ecc.) può spesso essere rappresentata solo spazialmente; talora, tuttavia, può essere pensata come ordinamento "spaziale", ma non può più essere rappresentata intuitivamente. Il fisico, dunque, non fa che esprimere le cosiddette relazioni spaziali oggettive attraverso un sistema di simboli, equazioni, relazioni matematiche, funzioni ecc., che se originariamente sono derivate dall'intuizione e dalle percezioni dello spazio, hanno poi spesso fatto del tutto a meno di queste ultime per affermarsi. Si potrebbe così sostenere (in modo solo apparentemente paradossale) che lo spazio oggettivo non è affatto uno spazio, e neppure necessita di alcuna parentela o affinità intuitiva con lo spazio della percezione. La loro reciproca relazione non è da intendersi in senso geometrico, bensì logico-genetico, se si considera che la fisica nasce da percezioni e procede verso costruzioni. Perciò è importante che la fisica, per ammissione dei suoi stessi rappresentanti, utilizzi al di sotto delle percezioni, in fondo, solo i *vissuti di coincidenza* [*Koinzidenzerlebnisse*] (Einstein: vedi Gerhards, 1922; Schlick, 1919<sup>2</sup>);<sup>10</sup> essa, dunque, non ha alcun bisogno della dimensione del figurato, del formato *in quanto tale*. Pertanto dobbiamo considerare il tentativo di Köhler di collegare le forme fisiche con le forme della percezione mediante una teoria della correlazione solo come una ripresa delle più antiche teorie parallelistiche, contro le quali si devono sollevare tutti gli argomenti qui citati. Io credo che le forme fisiche di Köhler<sup>11</sup> (1920) non siano appunto altro che forme della percezione, cioè forme che sono tratte dalla materia o dalla sfera della vita percettiva e rappresentativa. Confrontare le forme fisiche con le percezioni, in fondo, significa solo confrontare percezioni con percezioni. Ma gli scopi della fisica e l'oggettività che essa persegue non sono appunto la "forma fisica", bensì la deduzione, secondo un procedimento concettuale, di leggi che possono essere dimostrate come valide per le forme, ma non realizzarsi tramite esse.

10. Sulla nozione di coincidenza spaziotemporale vedi Einstein (1916), pp. 774-776. [NdC]

11. Wolfgang Köhler (1887-1967), psicologo tedesco, fra i principali rappresentanti della teoria della Gestalt. Professore all'Università di Berlino, in seguito all'avvento del nazismo si trasferisce negli USA, come docente di Psicologia allo Swarthmore College in Pennsylvania. [NdC]

Una teoria della correlazione non è pertanto in alcun modo accettabile. Ma laddove non è possibile alcuna *teoria*, è pur sempre possibile una scienza, una visione che sappia cogliere l'essenza e un'esperienza che assurga a dottrina. Goethe<sup>12</sup> intendeva avvalorare i suoi esperimenti non nella loro singolarità, bensì come momenti di una diversificata molteplicità, e da essi voleva derivare non una teoria, bensì un fenomeno originario, come una sorta di superiore esperienza. Nello stesso modo, e non altrimenti, noi siamo autorizzati, come credo, a rappresentarci la somma delle ricerche riguardanti la sfera biologico-sensoriale e un principio come quello dell'energia specifica. Si tratta appunto di un fenomeno originario, e analogamente si può dire che *la realtà, la natura* che noi chiamiamo sensibili sono appunto afferrabili mediante gli organi di senso, e che *c'è dunque qualcosa* che ci viene rivelato da tali organi. Ne deriva una tautologia: quel che gli organi di senso mostrano c'è, benché non lo si possa appunto percepire sensibilmente. Ma è assurdo affermare che ciò che noi vediamo e tocchiamo esiste solo in conseguenza dei sensi, e pertanto che, propriamente, non esiste affatto, e comunque non in quel luogo e nel modo in cui ci appare. Un tale modo di esprimersi è del resto inappropriato per qualsiasi altro tipo di conoscenza, ad esempio per quella oggettivo-intellettuale, poiché è ugualmente difficile affermare che quanto io inferisco e penso mediante l'intelletto (ad esempio, la faccia nascosta della Luna) esisterebbe solo grazie all'intelletto e dunque, di per sé, non esisterebbe affatto. Questa non è mai stata l'opinione di Kant. Ogni forma di espressione evocata dal concetto di cosa in sé, decretata come inconoscibile, si muta in un'autentica seduzione quando viene a implicare anche un'ulteriore conseguenza, e cioè che le cose non siano appunto realmente conoscibili e "dunque" vengano prodotte da noi. Se si ammette ciò per la qualità sensibile, non lo si potrà negare neppure per gli ordinamenti spaziotemporali, e con ciò il soggetto, "signore della creazione", si manifesta in tutta la sua gloria.

A considerazioni analoghe siamo giunti nel caso del *problema dell'ordinamento*. Il tentativo di dominare la "serie psichica", la varietà delle sensazioni e percezioni, con gli stessi strumenti concettuali della natura fisica è completamente fallito. Le categorie

12. Goethe (1792, 1798a, 1810a, 1810b). [NdC]

virgola dopo  
“temporali”?

di intensità, quantità e grandezza, quelle relative agli ordinamenti spaziali e **temporali** si sono passo dopo passo dimostrate non adattabili al materiale psichico, e non è privo di interesse darne maggiore chiarificazione mediante la tavola delle categorie di Kant. Se però formuliamo questo insuccesso arrivando ad affermare che le categorie classiche si rivelano una forma di pensiero inadeguata per la comprensione dello psichico, allora dobbiamo perlomeno cercare di accennarne la ragione. Essa sta evidentemente nel fatto che, nella fisiologia dei sensi, i processi psichici ci interessano propriamente, e come tali li incontriamo, solo come modi di comportamento di carattere biologico; ma questi ultimi non sono né logici né meccanici, e di conseguenza non possono neppure essere pensati nelle forme logiche.

In questo luogo si può considerare un grande merito della cosiddetta teoria della Gestalt il fatto che essa, per il caso della fisiologia dei sensi, si sia opposta all'abitudine di spiegare con concetti psicologici ciò che non si comprende fisiologicamente. Questo procedimento, attribuito soprattutto a Helmholtz,<sup>13</sup> e già rifiutato in ugual misura da von Kries e Hering, deve ora essere sostituito con qualcosa di positivo, ossia con la teoria di particolari funzioni di forma o di totalità. Si tratta di prestazioni prodotte da sostanze fisiologiche, la cui peculiarità consiste nel fatto di reagire solo come un intero e di determinare ogni singolo processo mediante un processo globale. Non si può sostenere che questa teoria sia propriamente e direttamente provabile; la sua argomentazione vale piuttosto *ex negativo*: mostrare fenomeni che rimangono inspiegabili utilizzando la teoria elementare o complessa. È impossibile citare l'ormai schiacciante mole di materiale raccolto a sostegno di ciò. Ma il compito ancora insoluto consiste nel caratterizzare, ordinare, individualizzare ancor più precisamente questi stati, disposizioni, prestazioni prodotti dall'intero. Poiché essi non possono essere costruiti in modo sintetico a partire dalla somma dei processi parziali, in quanto totalità devono pur essere in qualche

13. Hermann Ludwig Ferdinand von Helmholtz (1821-1894), medico, fisiologo, matematico e fisico tedesco, è annoverato fra i padri fondatori della moderna psicofisiologia. Allievo di J. Müller, è stato professore di Anatomia e Fisiologia a Königsberg, Bonn, Heidelberg e Berlino. Enorme influenza ha esercitato il suo manuale di ottica fisiologica (Helmholtz, 1856-1867). Ricordiamo anche i suoi studi sull'acustica e sulla teoria generale della percezione (Helmholtz, 1863, 1878). [NdC]

modo nominabili, interpretabili, comprensibili, se non si vuole che risultino ogni volta del tutto inafferrabili. Ciò che qui si presenta è di nuovo un contenuto di esperienza psicologico che però, proprio come quello fisiologico, mal si presta a essere inteso come costituente elementare, in senso atomistico o di tipo complesso, ma deve essere ogni volta un vissuto complessivo unitario, un atteggiamento complessivo coeso nei confronti di un oggetto. In altre parole, ci imbattiamo di nuovo nella *fenomenologia* come scienza che sembra corrispondere a una fisiologia della forma nello stesso modo in cui la psicologia associazionistica corrisponde alla fisiologia degli elementi.

Nondimeno sussiste qui una differenza decisiva. Mentre la psicologia associazionistica soleva essere collegata alla fisiologia mediante una delle ipotesi di correlazione (che supponevano una relazione causale o un parallelismo tra ambito psichico e fisico), un tentativo analogo per la fenomenologia sarebbe evidentemente inopportuno. Il vero e proprio nucleo fisiologico della teoria della Gestalt ci risulta sempre e comunque consistere in questo fatto: e cioè che, per poter analizzare il singolo processo, dobbiamo contemplarlo necessariamente in modo isolato e in un determinato momento; e tuttavia appare artificioso non tenere conto di altri aspetti della questione, più o meno limitrofi, o persino molto distanti. Sia che, richiamandosi a von Kries (1923), si definiscano *accessorie* queste condizioni più distanti, e dunque le si ponga in certo qual modo in seconda linea, sia che le si designi nel loro complesso come forma e si ponga la loro *totalità* al vertice dei fattori che determinano il singolo processo, questo non importa granché ai fini dell'analisi, che non mira ad avere una visione d'insieme del tutto, quanto piuttosto a scomporlo. Inoltre, nelle discussioni sulle funzioni della forma permane pur sempre un certo arbitrio, laddove si vogliono fissare i confini di ciò che si è soliti chiamare l'intero. Un tale intero è una retina, una mano che tasta? E l'intero, da un punto di vista fisiologico, deve essere definito a partire da criteri anatomici oppure funzionali? Fino a un certo grado questo aspetto rimane ancora pur sempre soggetto all'arbitrio individuale. Ritorneremo presto su tale concetto dell'intero e dei suoi confini, ma per il momento stabiliamo anzitutto questo: il vantaggio di una teoria della Gestalt correttamente intesa non consiste nel fatto che essa ha introdotto nella fisiologia degli organi di senso un agente fino-



ra sconosciuto, appunto “l’intero”, oppure “la forma” come nuova funzione, bensì nel fatto che essa mostra con una messe di fatti inediti la cooperazione, che nel sistema nervoso è apparentemente illimitata, di *tutte* le parti in *ogni* prestazione. In certo qual modo dunque possiamo parlare di un *principio della sinestesia generale* valido per tutti gli ambiti sensoriali o parzialmente sensoriali. In base a ciò non vi sarebbero affatto sensi molteplici, bensì una sola sensibilità, un solo senso. L’altro lato tuttavia, ossia l’emergere di questa connessione generale nella determinatezza delle forme della percezione, non consegue in alcun modo da un tale principio della sinestesia generale. La convinzione diffusa, ma del tutto indimostrata, secondo cui in generale solo una parte dei processi nervosi “raggiungerebbe la soglia della coscienza”, è già stata precedentemente respinta. Se però ora accettiamo una tale sinergia di tutte le parti coinvolte nelle funzioni sensoriali, allora questo problema del giungere a coscienza solo parziale in certo modo si sopprime da solo, poiché appunto ogni processo parziale è codeterminato da tutti gli altri processi parziali, nella misura in cui ciascuno rappresenta l’intero. Tale contesto si arricchisce di significato se al contempo con il “principio della sinestesia generale” poniamo attenzione al fatto che anche la fenomenologia può insegnarci che le impressioni sensibili sono essenzialmente sempre qualcosa di unitario e dotato di forma.<sup>14</sup> Non si può però qui parlare di un nuovo tipo di correlazione tra sfera fisiologica e psichica, poiché l’insieme dei processi fisiologici, ossia la loro totalità nella percezione, non giunge affatto a espressione. Al contrario, se si volesse paragonare l’infinita varietà del fisiologico con la percezione, risulterebbe che proprio l’impressione sensibile non appare mai come totalità, ha piuttosto il carattere della semplicità e attesta il superamento della molteplicità in una forma. Qui si mostra che l’espressione “l’intero”, che dovrebbe assumere significati nettamente differenziati nell’ambito fisiologico e in quello fenomenologico, ha invece indotto a supporre una somiglianza o un parallelismo tra essi. Per l’indagine dei processi fisiologici, che deve sempre rimanere razionale e analitica, l’espressione “l’intero” non ha appunto altro significato che quello di somma o di totalità di tutte le parti; non si

14. Il problema viene affrontato da un punto di vista critico-fenomenologico da Plessner (1923).

prende qui affatto in considerazione qualcosa di “ultra-additivo”. Se, al contrario, parliamo della totalità propria di un’*impressione* di figure, della percezione di persone e simili, non intendiamo che questo tutto è un qualcosa di totalmente compiuto, bensì che possiede la peculiarità di essere una cosa individuale, un qualcosa, un oggetto caratteristico, riconoscibile, ordinabile in modo significativo nel contesto del mondo. Un tale oggetto, se lo voglio considerare in modo analitico come un intero additivo, diventerà nel medesimo istante oggetto della scienza oggettiva e perderà tutti i caratteri della forma, così come accade a un’immagine retinica o a un processo cerebrale che io indaghi in quanto tale, scomponendolo invece di contemplarlo sensibilmente.

Totalità fisiologica e fenomenologica sono a tal punto diverse che non si può sperare di fondare una nuova teoria della correlazione psicofisica sulla loro affinità. Questo risulta ancor più chiaro se si considerano più precisamente alcune peculiarità delle percezioni e in particolare delle percezioni della forma. L’impossibilità di misurare adeguatamente lo psichico, di elaborarlo da un punto di vista categoriale e così di assimilarlo nel modo di un parallelismo o di una relazione causale al processo fisico, è stata spesso diversamente spiegata da come abbiamo fatto qui. Tra gli psicologi, ad esempio, James (1890) ha paragonato l’anima a un flusso di corrente, adottando un’espressione spesso accolta come efficace, in base alla quale la natura dello psichico sarebbe così fuggevole, tendente a dissolversi e a dileguarsi, che appunto perciò impedirebbe di acquisirne una ferma analisi e un ordinamento. In modo analogo, von Kries (1923) ha inteso la psicologia come scienza dei “concetti indeterminati”; essa consente di formulare paragoni, somiglianze, analogie che tuttavia, specialmente per l’ambito del sensibile, non conducono più in là della formulazione di “concetti sensoriali d’insieme” che, in quanto esperimenti “sinchitici”,<sup>15</sup> hanno solo un valore collettivo e non esplicativo. Così, secondo von Kries, per la dottrina dei sensi non ci si deve aspettare troppo dai presupposti psicologici. Nondimeno, occorre qui notare che oggi è emersa anche una direzione interpretativa decisamente opposta, che non

15. Qui Weizsäcker allude alla figura retorica della *sinchisi* o *mixtura verborum*, che opera per ricombinazione degli elementi di una frase e modificazione del loro consueto ordine sintattico. [NdC]

riconosce l'esistenza di una tale entità indeterminata o fuggevole e attribuisce l'errore di fondo alla stessa psicologia, al fatto appunto che essa non sia ancora per nulla progredita oltre i suoi inizi. Quale esempio possiamo segnalare il tentativo di Wilhelm Haas (1921), simile alla scoperta dell'uovo di Colombo, di fondare l'impiego del concetto di cosa nel mondo psichico e di provare che il mondo psichico delle cose non è inferiore a quello fisico in quanto a oggettività. Sensazioni e rappresentazioni non sono qui in alcun modo cose psichiche, bensì solamente modi, proprietà della materia psichica. Questa dottrina libererebbe dunque le sensazioni e processi simili dal peso di dover essere questa stessa materia psichica. Nel contempo, se il mondo delle cose fisico e quello psichico stanno l'uno accanto all'altro come due sfere cosali coordinate, sembra superato l'errore di supporre che le cose del mondo fisico, per essere esperite, debbano prima entrare nel mondo psichico e nel *suo ordine*. Quest'ultimo passo si realizza, secondo Haas, anzitutto nel particolare atto della "psichizzazione"; prima di esso l'effetto di uno stimolo rimane, come sensazione, mero contenuto della coscienza generale; è però ben lungi dall'essere una cosa psichica. Un tale risultato non è tuttavia privo di significato in riferimento all'impossibilità di comprendere i contenuti di coscienza sensibili in un modo logicamente o matematicamente determinato. Infatti il mondo degli oggetti, che è di fatto sottoposto a indagine, anche nel caso dello psichico non coincide assolutamente con le sensazioni e le percezioni; queste sono appunto solo un fenomeno originario, a partire dal quale perveniamo lentamente agli oggetti nella loro oggettività mediante un procedimento scientifico di affinamento, astrazione, sperimentazione e deduzione. Sensazioni e percezioni sono pertanto ugualmente distanti dall'oggetto psichico come da quello fisico; esse sono questo oggetto psichico tanto poco quanto quello fisico, e in relazione a entrambi le sensazioni sono appunto solo un punto di partenza fenomenico, un segno dato. L'"indeterminatezza" non attiene dunque al fenomeno in quanto tale, è meramente un valore di paragone tra tale assunto di partenza e il risultato scientifico finale, che acquista maggior compiutezza razionale. Il concetto di coscienza però viene totalmente spogliato di uno specifico collegamento proprio con lo psichico. Siamo coscienti della coesistenza di alberi, montagne, stelle, ma abbiamo coscienza anche di un dolore, di un amore, di un dio. E non si può *percepire* solo che qualcuno

ha le gote rosse; si percepisce in modo altrettanto immediato che questo qualcuno si vergogna, mente, ama ecc.<sup>16</sup>

Non sarebbe dunque la natura dello psichico in assoluto, come sostiene von Kries, la ragione del tentativo, finora fallito, di una sua rigorosa comprensione concettuale; il motivo dell'insuccesso risiederebbe invece nell'aver assunto dati originari come sensazione e rappresentazione per l'oggetto stesso, invece di elaborare anzitutto quest'ultimo, come del resto deve fare la fisica che ha inizialmente preso avvio appunto dallo stesso "fluttuante" materiale, dai medesimi contenuti di coscienza. Il cuore della questione andrebbe dunque cercato non nell'estraneità fra l'intero mondo psichico e le forme di pensiero da applicarvi, quanto nell'estraneità fra il mondo delle cose psichico e quello fisico, che una dottrina dei sensi ha appunto il compito di riferire l'uno all'altro. Sembra che *tale* compito si sia appunto rivelato così peculiare e al contempo distante dalle competenze di una psicologia e di una fisica (o anche di una fisiologia) da far emergere un altrettanto specifico problema conoscitivo.

Questa comprensione della peculiare posizione gnoseologica delle relazioni psicofisiche è certamente un passo avanti essenziale. Ma la sua trattazione viene anzitutto aggravata dal fatto che la polarità di sensibilità e intelletto abbraccia, nell'uso linguistico a partire da Kant,<sup>17</sup> entrambi i contrasti: quello tra il mondo fenomenico originario del dato e lo spirito atto a dar forma, e quello tra il mondo, che si suppone più soggettivo, dello psichico e quello apparentemente più oggettivo del fisico. Per un'ulteriore chiarificazione non possiamo pertanto evitare di ricorrere ancora una volta ai presupposti presenti nella dottrina di Kant.

Dunque abbiamo qui individuato tutte le difficoltà relative a un'estraneità originaria del pensiero nei confronti dell'esperienza vissuta "sensibile". Kant riesce a superarle nella sua dottrina dello schematismo.<sup>18</sup> Se si considera che in fondo forse ogni pensiero, perlomeno di tipo empirico-scientifico, non solo risente di una tensione tra la propria origine non spirituale e la propria meta spirituale, bensì per l'appunto su tale tensione si fonda, allora

16. Vedi simili considerazioni nella fenomenologia dell'espressione elaborata da Scheler (1923, p. 243), filosofo con il quale Weizsäcker strinse un significativo rapporto di amicizia. [NdC]

17. Kant (1787<sup>2</sup>), p. 77. [NdC]

18. *Ibidem*, pp. 136-141. [NdC]

la trattazione può prendere avvio da presupposti del tutto diversi da quelli appunto della sensibilità.

Anzitutto va ricordato che Kant ha individuato questa tensione, da lui continuamente richiamata, appunto quale origine delle antinomie.<sup>19</sup> Queste ultime sono affermazioni che esprimono contraddizioni insanabili rispetto a una natura pensata come un tutto, come cosmo, e provengono pertanto dalla cosiddetta idea cosmologica della natura esterna. Non si è finora mai richiamata l'attenzione sul fatto che determinate caratteristiche delle sensazioni e soprattutto dei loro limiti rivelano un'esplicita parentela formale con il contenuto delle antinomie kantiane: è ugualmente pertinente affermare che il campo visivo è limitato, ma pure che non ha confini, e altrettanto giusto ritenere che lo stato di coscienza vigile da un punto di vista temporale ha inizio "in un momento determinato", ma pure che l'inizio non è mai un contenuto di coscienza (vedi le precedenti discussioni su confini, grandezze e altri caratteri determinati). Kant<sup>20</sup> spiega che la contraddizione non reca alcun danno all'oggettività delle nostre constatazioni, poiché non possiamo appunto avere cose in sé, bensì solo fenomeni che, erroneamente assunti come cose in sé, divengono mera parvenza, illusione. Questa spiegazione trova il suo parallelo nel presupposto, sotteso all'intera dottrina dei sensi, secondo cui vivremo passando, per così dire, da un'illusione sensibile a un'altra, se a ogni percezione ci immaginiamo che la cosa esterna sia così come la percezione ci fa credere. Dimostriamo quindi che sono state le modificazioni dell'apparato sensibile a condurre all'illusione, che è solo la loro organizzazione a produrre l'immagine delle cose.

Quella peculiare analogia che sembrava sussistere in ambito gnoseologico tra il principio della filosofia critica trascendentale e quello dell'energia sensoriale specifica ritorna qui in una seconda forma: nell'analogia tra le antinomie di Kant e una proprietà fenomenologica delle percezioni sensibili che vogliamo designare come la loro *antilogica* (Weizsäcker, 1923). Così come nelle antinomie si esprimeva l'impossibilità di pensare la natura come un tutto mediante le categorie dell'intelletto, così nella scoperta dell'antilogica dei fenomeni si rivela l'impossibilità di pensare (misurare,

19. *Ibidem*, pp. 279 sgg. [NdC]

20. *Ibidem*, p. 325. [NdC]

costruire, dedurre, e così via) i fenomeni sensibili con le stesse categorie. Non è questo il luogo per discutere il significato di quelle analogie in quanto tali, di quelle gnoseologiche come di quelle fenomenologiche; possiamo solo partire, senza fondarlo, dal presupposto per cui nella sfera della dottrina dei sensi ci imbattiamo in modo non critico-conoscitivo bensì investigativo-sperimentale nello stato di fatto antilogico e dunque nell'autentico nucleo di ciò che ha condotto al fallimento della psicomètria e all'accettazione dell'indeterminatezza dei concetti psicologici. Pertanto è necessario un esame più approfondito dell'antilogica dei fenomeni. Se consideriamo qui ancora una volta quanto esposto nelle precedenti sezioni, riscontriamo certamente passo dopo passo l'impossibilità di ricondurre un tale ordine dei vissuti sensoriali sotto concetti che siano i *confini* netti e stabili di ciò che cade sotto di essi. Dall'altro lato, però, sta quel che abbiamo designato come il *carattere di determinatezza* del sensibile. Per quanto non si riesca a delimitare il concetto di sensazione secondo una qualche direzione, sarebbe assurdo negare che vi sia qualcosa di più determinato di un vissuto sensoriale percettivo. La determinatezza non può dunque consistere nella delimitazione, bensì in qualcos'altro: essa risiede nella certezza di una presenza distinta accessibile solo in modo personale, e non universalmente valida, solo esperibile, e non soggetta a costruzione. Il carattere di determinatezza, appunto per questo, non è mai di tipo definitorio, bensì casuale, poiché vi sono anche concetti che, pur essendo oltremodo determinati, non sono definibili. Tali concetti casuali sono, ad esempio: essere umano, vita, vissuto, sensibilità, sensazione. Essendo essi "indefinibili" (letteralmente, "non delimitabili"), la loro determinatezza e la loro certezza non sono neppure soggette a costruzione, né logicamente o matematicamente dimostrabili. Piuttosto la loro validità, come già osservato, non è affatto universale bensì personale, e questo non è uno svantaggio o una diminuzione del *grado* di validità, una validità personale commisurata rispetto a colui che esperisce l'oggetto, nel nostro caso un oggetto sensibile. Il tentativo di comprendere mediante le categorie dell'intelletto o i concetti matematici gli oggetti del sentire o del percepire, oggetti dati in modo fenomenico, rivela appunto la peculiarità affatto singolare per cui *nel sensibile possiamo risolvere nel vissuto di un'intuizione ciò che è logicamente contraddittorio*. Così il nostro campo visivo è

al contempo illimitato e finito, la nostra coscienza vigile è priva di nascita e morte, non è limitata dal sonno eppure risulta dotata di una propria finitezza e, benché tutte le percezioni sensibili abbiano una loro coesione e determinatezza, tuttavia non si esperisce in alcun luogo il passaggio da qualcosa al nulla, bensì solo dall'essere in un modo all'essere in un altro. Ovunque l'impiego del concetto di limite relativamente ai vissuti sensoriali si rivela contraddittorio se si mostra che si può esperire un limite laddove una realtà confina con un'altra, dove dunque non vi è affatto un confine reale, una *fine*, bensì solo una differenza, una modificazione.

modificato:  
c'era un problema legato alla concordanza di "è":  
ok?

Considerazioni analoghe sono emerse nel caso del concetto di somiglianza, in relazione al quale si è parlato sia di "parziale uguaglianza" sia di netta disuguaglianza: una somiglianza fra percezioni sensibili è sempre, allo stesso tempo, tanto un'uguaglianza quanto una disuguaglianza. Ma non nel senso che una parte sarebbe uguale e un'altra disuguale, bensì nel senso che **tutte le parti o, diremo piuttosto, il tutto è** al contempo uguale e disuguale: antilogica delle somiglianze (si pensi qui alla somiglianza tra fratelli, oppure al nostro volto in diverse fasi della vita). Ne consegue inoltre che compare un'antilogica ogni volta che le categorie del pensiero intellettuale pretendono di pensare i fenomeni sensibili in quanto tali; ci si limiterà a osservare il modo in cui questo genere di circostanze di fatto antilogiche si riscontri nell'intera *biologia*. Come concetti biologici e fenomeni morfologici, i concetti di "generazione", "fecondazione", "sviluppo", "divisione cellulare" sono pienamente dimostrabili come assolutamente antilogici e antimatematici. Quando due cellule diventano una sola, quando una cellula si divide, quando dall'embrione si forma un bambino e da un bambino un adulto, quando un animale si nutre, si sostenta: in ciascuno di questi processi che si risolvono in un'intuizione si trova un impiego antilogico di numeri (1 "diventa" 2, 2 "diventa" 1), di identità e non identità (a "diventa" b), di causalità ("auto"conservazione = *causa sui*). In ugual modo, infine, **nei concetti** di *senso* e di *organo di senso* pensiamo insieme **i concetti** di ricettività e di spontaneità, di passività e di attività; anche qui l'inconciliabilità logica di entrambi si concilia in modo antilogico nell'intuizione di un mezzo o strumento.<sup>21</sup>

21. Nella filosofia hegeliana, che concepisce il concetto come vivente e dinamico, si è compiuto il tentativo di trasferire la struttura antinomica di alcune conoscenze,

La fenomenologia che, partendo dalle percezioni, si propone di stabilire la peculiarità del mondo sensibile in opposizione agli oggetti fisici perviene anzitutto al contrassegno dell'antilogica di questo mondo sensibile e poi ai processi *della vita* con cui il mondo sensibile condivide quel contrassegno. La fenomenologia riscontra tale contrassegno nelle percezioni solo quando nel percepire essa *passa* dalle *cose* percepite al cosiddetto *vissuto*. Essa comporta dunque che dalle cose del mondo sensibile ci si volga a un nuovo oggetto del tutto peculiare, appunto al *vissuto sensibile* in quanto tale. Solo dopo aver conseguito questo nuovo oggetto posso praticare la fenomenologia dei sensi. In questo vissuto si riscontra tra l'altro anche il contrassegno dell'antilogico del tutto indipendentemente dal fatto che lo si ritrovi anche nei processi vitali. Tale concordanza consente di attribuire entrambi alla stessa realtà, di unificarli in modo essenziale; ne risulta così che il vissuto sensibile è appunto un processo vitale tanto quanto un fenomeno di generazione, di respirazione, di crescita.

Mi sembra ora opportuno associare il vissuto sensibile divenuto oggetto della fenomenologia agli oggetti della *biologia*, separandoli così da quelli della fisica così come da quelli della psicologia. Questo conduce anche a una classificazione il più possibile corretta delle scienze e dei loro oggetti. Assumendo a oggetto il *vissuto* empirico, perveniamo all'ambito di indagine della scienza dei fenomeni *della vita* in generale. Conseguiamo con ciò, come credo, una determinata indipendenza *dalla* psicologia, che è realmente ciò che intende il suo nome: scienza delle cose psichiche. Superiamo però anche la difficoltà dovuta al fatto che nell'atto della sensazione e della percezione non vengono sentite sensazioni o percepite percezioni, bensì cose. Se considero il vissuto sensibile, allora mi trovo di fronte a un fenomeno *nuovo*, a un *nuovo* oggetto *sui generis*, e osservo, come si sa, migliaia di cose che non avevo mai notato nella mera percezione dell'ambiente. Si è così costituito un nuovo ambito di realtà, che si differenzia tanto da quello psicologico quanto da quello fisico, e che possiamo ora chiamare biologico. Il problema della correlazione viene liquidato se stabi-

scoperta da Kant, all'intera realtà (in Hegel ciò corrisponde alla logica). Così la conoscenza ha assunto una forma dialettica. Questo passo riesce però solo mediante un impiego *nascosto* dell'intuizione, nella quale si può compiere il momento antilogico.



liamo che la proposizione “mediante processi organici *insorgono* vissuti sensibili” ha esattamente la stessa struttura della proposizione “mediante la generazione nasce un nuovo individuo”, oppure “mediante la crescita la pianta modifica la propria forma”. L'identità della persona nella non identità delle sue determinazioni oggettive spaziotemporali è un fatto contraddittorio da un punto di vista logico, ma anche altrettanto reale da un punto di vista biologico; lo stesso vale per l'identità del processo sensibile nella non identità sussistente fra la componente fisiologica e il vissuto di un individuo. Come spesso accade, anche nel nostro caso la lingua ha correttamente compreso con le espressioni “vissuto sensoriale” e “processo vitale”<sup>22</sup> la reciproca appartenenza fattuale e ne ha efficacemente anticipato la conoscenza metodologica.

spostate virgolette di chiusura: ok?

L'idea che il vissuto sia privo di quell'evidenza e determinazione che dobbiamo pretendere da un fatto oggetto di ricerca scientifica non necessita ormai più di alcuna confutazione. Non soltanto, come abbiamo osservato, anche la fisica non può che prendere le mosse dalle percezioni sensibili: è anzi grazie a tali percezioni che essa può afferrare la realtà. Ma il fatto di rivolgersi al vissuto sensoriale come tale gode anche del vantaggio della chiarezza e della precisione delle percezioni. In quanto parte costitutiva della biologia, un tale richiamo ai vissuti sensoriali muove tuttavia verso tutt'altro genere di esperienza scientifica, che anche qui possiamo far capire nel modo più breve ed eloquente limitandoci a citare il nome di Goethe. In tal modo però la dottrina dei sensi dovrà anche accontentarsi di comprendere gli organi di senso come *mezzi* e *solo* come mezzi. La domanda intorno al loro scopo *finale* – in questo seguiamo senza dubbio ancora Kant – non deve essere posta, perché non vi si può rispondere. Già la coloritura ottimistica ricavata dall'espressione kantiana “conformità allo scopo”, come se gli organi *fossero* realmente più conformi che non conformi allo scopo, è un'interpretazione che non appartiene propriamente a Kant, bensì alla rinascita del modo di pensare utilitaristico nell'Inghilterra del secolo successivo. D'altra parte la concezione, ugualmente diffusasi presso di

22. In tedesco, come nella traduzione italiana, le espressioni *sinnliches Erlebnis* e *Lebensvorgang* richiamano la comune appartenenza alla sfera propria del *Leben*, della vita. [NdC]

noi, secondo cui lo scopo e l'impostazione degli organi di senso sarebbero regolati sulla *conoscenza* dell'ambiente non credo sia di per sé più o meno giustificabile di quella che sottolinea, ad esempio, l'impiego dei sensi per il *piacere*, per la *pulsione*, e dunque per qualsivoglia altro aspetto non conoscitivo della vita. Solo l'intimo legame della conoscenza oggettiva con tutte le altre capacità e processi le assicura inevitabilmente un posto tra le funzioni vitali cui sono volti i sensi. Nulla comprova tuttavia uno specifico intellettualismo e una coloritura umana della dottrina dei sensi, a maggior ragione se si fa riferimento alla somiglianza con gli organi animali. Pertanto la ricerca, anche nella scelta delle sue disposizioni sperimentali, non deve limitarsi alle prestazioni dei sensi che prevedano solo compiti specificamente intellettuali, compiti che peraltro non possono in tal modo neppure essere adeguatamente compresi. Quanto tuttavia l'*animale* possa guadagnare una priorità rispetto all'uomo nell'indagine sui sensi non è dato ancor oggi giudicare. Per contro è da dubitare che le possibilità di far valere gli eventi *patologici* per la fisiologia dei sensi siano state ancora lontanamente sfruttate a sufficienza. Non solo nell'uomo l'esame dei casi patologici sostituisce l'esperimento (così come l'esperimento chirurgico sugli animali provoca già di per sé una patologia); modificazioni e manifestazioni patologiche ampliano l'intero concetto della biologia anche nella misura in cui esse, smentendo le menzogne dell'ottimismo della conformità allo scopo, rappresentano l'accadere della vita sul limitare tra senso e non senso, armonia e catastrofe. Tale limite è diverso da quello che la fisiologia volta alla mera rilevazione delle prestazioni, imprigionata nel concetto di soglia, stabilisce per descrivere i confini e le regole delle funzioni sensoriali. Infatti la patologia ci mostra sempre di nuovo che la mera misurazione delle prestazioni non basta a rendere comprensibile un comportamento patologico nella sua essenza. Anche qui, a insegnarcelo è la visione biologica, la quale non si limita a misurare le funzioni, bensì comprende le impressioni sensibili secondo la loro qualità, la loro essenza fenomenica, il loro valore o disvalore vitale: tutti aspetti che, in virtù di diminuzioni e alterazioni quantitative delle prestazioni, accompagnano anche le trasformazioni dell'intero accadimento. Questo può comportare una restrizione del circolo configurati-

---

vo [*Gestaltungskreis*]<sup>23</sup> e della varietà delle impressioni sensibili, e tuttavia può preservare la capacità produttiva dell'organismo nel ristabilire l'unità del vivente, nel dare un nuovo ordine a un intero conchiuso. Nel rapido decorso complessivo appaiono stadi corrispondenti a un effettivo difetto, e poi a una riparazione e riconfigurazione, insomma a una *modificazione funzionale* che mostra in modo particolarmente evidente e comprensibile proprio quelle proprietà della sostanza nervosa e degli eventi biologici nei quali si era di continuo imbattuta la precedente fisiologia dei sensi, senza tuttavia che essa sapesse farvi fronte con i propri strumenti concettuali. Intanto un'accesa polemica del passato non è ancora divenuta una realtà presente, né tantomeno futura. Perché divenga tale si richiedono sforzi ulteriori.

23. Il termine qui impiegato di *Gestaltungskreis* verrà successivamente precisato come *Gestaltkreis* in Weizsäcker (1933, 1940).



## CONTRASSEGNI INTUITIVI DELL'ORGANICO

*Frederik Jacobus Johannes Buytendijk*

Frederik Jacobus Johannes Buytendijk (1887-1974), fisiologo, psicologo e antropologo olandese, si laurea in Medicina presso l'Università di Amsterdam nel 1909. Dopo un tirocinio all'Università di Groninga, durante la Prima guerra mondiale esercita come medico militare e dirige il Reparto di Psichiatria e neurologia dell'Ospedale di Amsterdam. Dopo il conflitto, si addottora a Utrecht sotto la guida di Hendrik Zwaardemaker (del quale diventerà poi assistente) una tesi sperimentale sulla formazione delle abitudini animali (1918). Una prima sintesi delle sue ricerche è offerta dal trattato *Psicologia degli animali* (1920). La prospettiva comparatistica lo conduce ad ampliare progressivamente i suoi interessi in direzione dei territori di confine fra biologia, fisiologia, psicologia e antropologia filosofica, come è evidente già dai temi evocati nella lezione inaugurale sulla comprensione dei fenomeni vitali (1925) tenuta alla Facoltà di Medicina dell'Università di Groninga, dove è chiamato a insegnare Fisiologia. Impegnato nella promozione della medicina sportiva, organizza nel 1928 a Amsterdam il primo congresso internazionale dell'AIMS (Association Internationale Médico-Sportive: vedi 1929b), che presiederà dal 1930 al 1933. Nel 1937 abbandona la Chiesa riformata olandese per convertirsi al cattolicesimo. Imprigionato dalle forze di occupazione naziste durante la Seconda guerra mondiale, scrive in carcere un volume dedicato al dolore (1942) che conoscerà molte traduzioni. Riesce a evadere nel 1943, e rimane in clandestinità fino alla fine del conflitto, lavorando a una teoria generale del comportamento e del movimento nell'uomo (1948). Nel 1946 è nominato professore di Psicologia generale all'Università di Utrecht, dove insegna fino al pensionamento, nel 1957, che tuttavia non segna la fine della sua didattica: terrà, infatti, successivamente corsi di Psicologia teoretica e comparata a Nimega e a Lovanio. Lo scambio intellettuale con studiosi quali Plessner (con cui scrive a quattro mani importanti contributi: 1925, 1935, 1938), Driesch, Scheler, Weizsäcker, von Gebattel, Binswanger, Straus, Guardini alimenta in Buytendijk una riflessione ad amplissimo spettro, in cui

confluiscono nell'alveo fisiopsicologico (mai ridotto causalisticamente) il metodo fenomenologico, l'esistenzialismo, l'antropologia filosofica e la teoria della Gestalt. Fra le sue opere ricordiamo i contributi sul gioco (1932a, 1952, 1957b, 1973a), sul movimento (1951c) e in particolare sulla danza (1957c), sul modo d'essere femminile (1951a), sul romanzo di Dostoevskij (1950). Una raccolta rappresentativa del suo stile d'indagine è offerta in *Das Menschliche* (1958a). I suoi tardi prolegomeni a una fisiologia antropologica (1965) lasciano in eredità alle scienze naturali e umane un compito a tutt'oggi aperto: quello cioè di esplorare i modi esemplari dell'esistenza umana incarnata nella loro intima relazione con i sistemi di regolazione fisiologica della vita organica.

Il saggio qui antologizzato, pubblicato nel 1928, si rivolge a una nozione cardine irrinunciabile per tutte quelle scienze che vogliano esplorare l'ambito della vita: l'"organico". Ma fin dalle prime battute Buytendijk si colloca in un perimetro più ampio di quello biologico tradizionale: attento agli usi linguistici, che contemplano la possibilità di predicare il carattere di organicità anche di uno Stato o di una Chiesa, di un sistema filosofico o di un'opera d'arte, egli svincola lo statuto dell'organico dal concetto di individualità, e persino dalla nozione di vita, per impegnarsi in una descrizione fenomenologica delle sue proprietà intuitive (*anschaulich*). Comparando morfologicamente un cerchio, un'ellisse, un ovale e una foglia diiglio in un crescendo di organicità, Buytendijk giunge a determinarne i contrassegni intuitivi: unità nella molteplicità, regolare irregolarità, continuità fra le parti, delimitazione e rapporto con uno sfondo. Viene così circoscritto il "puro valore d'essere" dell'organico, la cui ostentazione ("ricchezza", "lusso") risulta prioritaria rispetto a qualsivoglia operatività funzionale dell'organismo.

Che si occupi di biologia o meno, sempre il ricercatore finisce per avere a che fare con quell'essenza misteriosa che chiamiamo "organico". "Organica" o "meccanica" può essere una considerazione, una teoria, una visione del mondo (il filosofo di professione, ad esempio, prende in esame la struttura organica o meccanica di un sistema filosofico); ma anche la struttura di una unità sociale, di uno Stato, di una Chiesa o di un'opera d'arte può manifestare, nel suo complesso, l'essenza dell'organico. Si parla dell'organizzazione della cellula o della percezione, dell'unità organica della famiglia o del linguaggio, e si discute se la natura sia tutta organica oppure si suddivida in organica e inorganica.

Da Darwin in avanti la storia ci ha mostrato quanto sia importante che i biologi trovino una risposta alla questione dell'essenza

dell'organico. L'idea che la finalità organica non derivi da un pensiero divino ma dalla necessità della vita, e abbia quindi carattere necessario come tutte le leggi naturali, non soltanto ha sottratto al mondo del vivente il suo mistero, ma ci ha anche costretto a considerare una qualunque unità organica come qualcosa che esiste necessariamente. Si è così decretato che l'organico possiede un'esistenza apparente, e non ha quindi diritto di cittadinanza all'interno della scienza.

Sono parecchi i fatti e le cose che sembrano esistere solo per fare impazzire il ricercatore scientifico. Sono così generali che qualunque bambino li conosce, ne parla, talvolta li sogna; ma per il ricercatore, e in particolare per il ricercatore con ambizioni filosofiche, queste cose che non si lasciano definire, ricostruire, afferrare, ordinare e analizzare, e che quindi a rigore non esistono, sono – proprio in virtù della loro esistenza apparente – un vero orrore. Oserei anzi dire che esse rappresentano l'unico male, l'unica malattia che sembra irrimediabilmente affliggere l'intelletto umano, altrimenti così sano. Da quando riflette – come si suol dire – “sulla” natura, è come se l'uomo dovesse vuotare un vaso delle Danaidi che per qualche strano motivo non soltanto non si vuota mai, ma addirittura diventa sempre più pieno. È però una fortuna aver inventato i necessari dispositivi tecnici solo gradualmente: così, infatti, non abbiamo vita troppo facile e siamo costretti a onorare la nostra natura di esseri umani perlomeno in questo, nel guadagnarci un pane scientifico con il sudore della fronte.

Quali sono queste cose straordinarie che non possiamo far nostre? Le indichiamo tutte con un unico nome: *il reale, la realtà*, che “è” tale solo se ci si contrappone. **Ci sono un sacco di realtà** che ci fanno davvero diventar pazzi: riuscire ad afferrarle e a ingabbiarle in categorie ci procurerebbe una gioia particolare. Dopo averci provato per un po' e aver sudato invano sette camicie, ecco venirci in soccorso due metodologie tecnico-scientifiche assai rispettabili, che perlomeno promettono di renderci in qualche modo tollerabile il fatto di dover convivere con queste realtà. La prima consiste semplicemente nel legare una “cosa” a una definizione come un cane a una catena. Benché la “cosa” non coincida con la sua definizione, esattamente come un cane non coincide con la sua catena, tuttavia questa procedura molto rigorosa offre un vantaggio considerevole: innanzitutto ci permette di sapere dove ogni cosa

Forse meglio:  
“Sono molte  
le realtà...”

“è”; in secondo luogo la definizione ci conduce alla “cosa” con la stessa certezza con cui la catena conduce al cane. La seconda metodologia scientifica è meno “sicura” e consiste semplicemente nel proclamare che la cosa *non c’è*, e che solo nell’uso linguistico popolare si può trovare qualcosa che pare corrispondervi. Con questa formula magica si vorrebbe far sparire qualcosa che in realtà già esiste, e che purtroppo riappare, spesso a distanza di secoli, quando meno ce lo si aspetta. Questa metodologia genera un certo turbamento anche all’interno della comunità scientifica. Vedendoci avvicinare con intenzioni tutt’altro che amichevoli, il cane è andato a nascondersi da qualche parte, lasciandoci liberi di continuare a erigere le nostre costruzioni in santa pace, come bambini sul pavimento; ma può sempre sbucar fuori all’improvviso, di soppiatto, rovinandoci tutto il gioco. Validi scienziati della passata generazione hanno messo al bando quisquiglie come la vita, l’anima e l’organico, ma ultimamente non ci sentiamo più così tranquilli, e qualcuno dice anzi di aver notato una coda far capolino da qualche parte.

Aver compiuto un’impresa simile in riferimento all’organico fu certamente il grande merito di Driesch. Già nei suoi lavori sperimentali egli rimarcò la realtà dell’organico e la sua essenziale peculiarità, anche se la definizione vitalistica di “entelechia”, puramente formale e quasi negativa, tranquillizzò nuovamente i ricercatori e diede loro la certezza di aver comunque trovato negli istituti di fisiologia un luogo dove il fantasma dell’inafferrabile e perturbante organismo non si sarebbe aggirato. Da allora la fisiologia ha smesso di dedicarsi esclusivamente all’analisi fisico-chimica dei fenomeni vitali automatizzati, e con lo studio delle funzioni sensoriali e dei fenomeni motori anche l’“organico” – grazie alla moderna modalità d’indagine psicologica – è nuovamente rientrato in questa disciplina.

Anche rimanendo nel ristretto campo della biologia, l’organico va ben al di là del concetto di *individualità*. Ho appena accennato a come esso compaia in ambiti di realtà completamente diversi da quelli della natura vivente. Per la biologia moderna l’organico si dà tanto all’interno quanto all’esterno dei confini dell’organismo vivente individuale. Una volta riconosciuto l’organico, è facile ritrovarne l’essenza in ogni azione, in ogni percezione, ma anche nella totalità costituita dall’animale e dal suo ambiente. L’orga-



nico è quindi psicofisicamente neutrale, e per sua essenza non si trova nemmeno al di qua o al di là del confine che separa la vita dalla morte.

La definizione consueta di “organico” è ampiamente nota: *totalità di parti eterogenee*, o se si preferisce “unità *molteplice*”. Per quanto mi riguarda, però, sono convinto che con questa definizione abbiamo in mano soltanto una lunga catena che può indubbiamente condurci all’essenza di cui siamo in cerca, ma per il momento ce ne tiene assai lontani.

In questa sede non è certo necessario tornare a ribadire il valore del metodo fenomenologico – sarebbe come portar nottole a Atene. In relazione al nostro problema, tuttavia, vorrei che per ora non ci concentrassimo direttamente sull’essenza, ma su ciò che viene indicato *con un alto grado di verosimiglianza* come “organico”. Che non debba necessariamente trattarsi di un oggetto biologico lo abbiamo già detto. Spingiamoci ancora più in là, e “girovaghiamo” nel giardino della realtà soffermandoci ora su una cosa, ora su un’altra. Esercitare un’attenzione priva di pregiudizi esige questo metodo peripatetico, soprattutto quando un’essenza si rivela in “cose” tanto diverse come nel caso dell’organico.

La definizione “totalità di parti eterogenee” conduce certo all’organico, ma ne descrive soltanto un caso limite: non tocca la sua essenza, esattamente come la definizione “mammifero privo di pelliccia caratterizzato da stazione eretta” non esprime l’essenza dell’uomo. “Totalità di parti eterogenee” non significa altro che “forma [*Gestalt*]” nel senso che diamo oggi a questo termine. Carattere “formale” hanno tutti quei fenomeni psichici che mostrano una totalità di parti eterogenee. Il significato della psicologia della forma sta nell’aver ricondotto la psicologia dal fuorviante punto di vista *meccanicistico* a quello *organicistico*. Per far ciò, tuttavia, la mera idea di “forma” non poteva bastare, come dimostra in maniera lampante il libro di Köhler,<sup>1</sup> che evidenzia come il carattere formale, di per sé, possa competere anche all’inorganico, e ricorda che già l’antichità aveva incontrato delle difficoltà nel differenziare l’organico dalle strutture cristalline. Ci si può semplificare di molto la vita dicendo che un cristallo è costituito da parti omogenee, l’organico invece da parti eterogenee; così, però, si trascura il fat-

1. Köhler (1920). [NdT]

to che anche l'organico è costituito dagli stessi elementi (cellule, molecole, un piccolo numero di atomi).

Non si richiede quindi un'eterogeneità delle parti *isolate*, bensì una differenza interna alla totalità stessa. Osservandone la disposizione spaziale, possiamo distinguere le particelle di un cristallo con la stessa sicurezza con cui distinguiamo le cellule di una foglia; nel cristallo, però, la relazione tra le parti è *regolare*. La forma di una foglia si differenzia da quella di un cristallo perché esibisce una *regolare irregolarità*, che è comunque cosa ben diversa dall'assoluta irregolarità del caotico.

Alla suddetta definizione della forma organica vorrei dunque aggiungere due semplici caratteristiche che emergono con assoluta chiarezza quando si osservano tali forme: la *regolare irregolarità* delle relazioni tra le parti e la *continuità* tra le parti stesse.

Che cosa significhi la prima proprietà, quella della regolare irregolarità, lo si può capire mettendo a confronto una serie di forme semplicissime, ad esempio un cerchio, un'ellisse, un ovale e una foglia di taglio. Esaminiamole in sequenza, senza ovviamente limitarci a considerarle come semplici figure, ma impegnandoci a riferire la forma al suo carattere organico: ci accorgeremo allora che il cerchio è meno organico dell'ellisse, la quale a sua volta è meno organica dell'ovale, mentre la foglia di taglio è la più organica fra tutte queste forme. Se nel caso del cerchio si comprende immediatamente quanto sia semplice la relazione tra le parti, altrettanto non può dirsi per le altre forme: il grado massimo di irregolare regolarità nasconde la regola della relazione, lasciando soltanto presagire una "legge segreta".<sup>2</sup> È chiaro che più la relazione è complessa e più aumenta la variabilità della forma. Di un cerchio si può modificare solo la grandezza, mentre sull'ellisse già si può agire in due direzioni; la foglia di taglio, infine, può assumere innumerevoli forme – ma, al di là di tutte le differenze, resta pur sempre una foglia di taglio. Prodigio della pura e semplice intuizione, che senza l'intervento di alcun pensiero matematico-discorsivo può ordinare le forme non soltanto in base alla com-

2. Allusione ai versi: "Simili tutte le forme, nessuna è identica all'altra; / in coro ti preannunciano una legge segreta" (*Alle Gestalten sind ähnlich und keine gleicht der andern / und so deutet das Chor auf ein geheimes Gesetz*), tratti dal poema di Goethe *La metamorfosi delle piante* (1798b), pp. 398-399.

piessità della relazione tra le parti, ma anche al grado di variabilità. Pur limitandoci a forme semplicissime, dunque, rinveniamo subito una delle caratteristiche dell'organico, che rimane *identico* per quanto grandi siano i cambiamenti o, se si preferisce, che è *indifferente* a qualsivoglia modificazione. È come se una forma ci dicesse: “Puoi comprimermi o stirarmi in qualunque direzione, tanto resterò sempre ciò che sono. Fammi pure quel che ti pare, tanto ho qualcosa che non mi puoi sottrarre”.

Se prendiamo in esame le cose reali della natura, dell'arte, della cultura o del pensiero, troviamo conferma delle conclusioni cui siamo giunti grazie all'intuizione di alcune forme. A fare l'organico non è l'eterogeneità delle parti, la loro dipendenza da una totalità, da una forma. Potrei qui ricordare una qualunque macchina che forma una totalità eterogenea. La capacità inventiva umana permette di simulare l'organico. Quel che una macchina non potrà mai imitare, però, è la *variabilità*, la *libertà* delle parti, proprietà dell'organico che abbiamo riscontrato nel rapido esame di alcune figure e che ritroviamo immancabilmente in ogni essere “pienamente” organico. Non è la forma a fare di un animale un essere organico, bensì la variabilità, la libertà delle parti; e non è la forma a organizzare l'azione e la percezione, bensì la variabilità entro certi limiti, come ho dimostrato per via sperimentale occupandomi degli istinti e delle azioni apprese. Non è curioso che la variabilità (che già Darwin<sup>3</sup> aveva attribuito ai primi organismi come loro proprietà fondamentale, come proprietà originaria totalmente mistica) e la libertà (che Bergson<sup>4</sup> ha indicato come fenomeno fondamentale – e altrettanto mistico – della vita) si manifestino con assoluta chiarezza e semplicità quali caratteristiche essenziali dell'organico *tout court*, rivelandosi all'esame fenomenologico di alcune figure?

Passiamo ora alla seconda caratteristica, quella riguardante la *continuità delle parti*. Anche se nell'organico la relazione tra le parti rinvia già di per sé a una continuità, o perlomeno a qualcosa che può colmare le cesure e istituire la relazione, desidero comunque porre l'accento su questo principio della continuità, dal momento che nello studio di molte unità organiche e della natura

3. Sul concetto di “variazione” vedi, in particolare, Darwin (1859), pp. 82-129. [NdT]

4. Bergson (1907). [NdT]

intera come unità organica che tutto abbraccia esso viene inteso in senso puramente *spaziotemporale*. E tuttavia: anche se le piante, gli animali e gli esseri umani non fossero materialmente legati tra loro come generalmente sostiene la teoria dell'evoluzione, ma fossero invece caduti dal cielo o spuntati dalla terra tutti insieme, uno accanto all'altro, una unità "organica" della natura potrebbe comunque sussistere, esattamente come sussiste in un'ameba, nonostante le sue molecole non possano "toccarsi" e le relazioni, le forze e l'entelechia debbano pur sempre superare delle *cesure*. Per cogliere l'importanza del principio di continuità per il carattere organizzativo del reale, la cosa migliore è fare qualche esempio.

Cominciamo dalle azioni degli animali. Attività istintive come la cattura di una preda o la nidificazione procedono nel segno della continuità, senza alcuna interruzione. Se tra le diverse parti intercorre invece una distanza temporale, allora risulta difficile cogliere l'unità organica. Quando si studiano processi sovraindividuali, in particolare, la possibilità di afferrare l'unità è quasi forzatamente vincolata a una qualche continuità del tempo o dello spazio, della forza o dello scopo.

In secondo luogo vorrei richiamare l'attenzione sull'effetto organizzante generato dalla ricomposizione di fratture, dall'abolizione di confini interni. Quando mi sveglio di mattina presto e una coltre di neve ricopre la città e la campagna, quando i confini ben marcati svaniscono, quando i rumori del fracasso stradale e lo sferragliamento si attenuano, ecco che l'unità appare come qualcosa di vivamente organico. Anche il silenzio, l'aria del mattino, il tramonto, l'atmosfera di un dipinto, lo stile fluente di un libro e la luce fluttuante all'interno di una chiesa producono lo stesso effetto organizzante, poiché ricompongono gli strappi interni, inseriscono ogni singolo aspetto in un quadro complessivo e superano le posizioni particolari.

Se lo studio dell'eterogeneità delle parti e della loro relazione **irregolarmente regolare** rende visibile l'organico nella natura, ci sono altri mezzi – impiegati dalla considerazione meccanicistica della natura – che possono sottrarlo al nostro sguardo. C'è innanzitutto il metodo, ben noto in biologia, che consiste nel rinviare all'uguaglianza delle parti (atomi, cellule, uomini, stimoli, sensazioni). In secondo luogo troviamo la trasposizione della regolarità delle relazioni in legalità biologiche (tentativo di analisi matemati-

ca, ad esempio nello studio dell'ereditarietà). Terza, e importante, è la riconduzione di tutte le irregolarità al caso o a un'interferenza tra due regolarità. Al quarto posto si piazza la negazione della relativa libertà delle parti (ad esempio nel movimento organico, che diventa quindi un riflesso a catena). In biologia queste considerazioni sono parzialmente giustificate, dal momento che non tutto ciò che rientra nella sfera del vivente è organico, come dimostrano a sufficienza non solo la struttura di diversi organi, ma anche unità puramente funzionali come, ad esempio, l'andare, il nuotare, il volare e molti fenomeni "psichici", che in casi limite possono tutti produrre una unità puramente inorganica, una "forma".

Esaminando rapidamente le nostre figure ci siamo concentrati soltanto sulla relazione tra le parti. Non è stata l'immagine statica, bensì quella dinamica ad apparirci configurata più o meno organicamente. Avremmo potuto prendere schemi di una serie di forme statali, di sistemi filosofici o di opere d'arte (ad esempio, poesie): nell'intuizione non sarebbe cambiato nulla di essenziale.

Altre due caratteristiche delle forme organiche mi sembrano così importanti e pervasive da toccare profondamente qualunque considerazione empatica dell'organico: la *delimitazione* e lo *sfondo*.

Cominciamo dalla prima. Qualunque sia l'oggetto che decidiamo di prendere in esame, ne vediamo sempre la demarcazione rispetto all'ambiente circostante. Se ci concentriamo attentamente su questa linea di confine, ci accorgiamo che essa non ha le caratteristiche che attribuiamo alle linee in geometria (ad esempio che una retta è la linea più breve tra due punti); nel nostro caso la delimitazione ha la sua specifica qualità, che dipende dall'essenza fenomenologica di ciò che è delimitato e dallo sfondo.

In certi casi la delimitazione possiede quella che potremmo definire – è il termine più adeguato – "nettezza". La nettezza della circoscrizione rivela allora ciò che appartiene alla "cosa" e ciò che invece ne è assolutamente "escluso". L'organico possiede questa netta delimitazione. Il confine dev'essere chiuso, poiché una forma aperta mostra sempre un punto in cui l'intero va perduto, confluisce in qualcos'altro che ha un qualche collegamento segreto che contribuisce a definire la struttura di quel che percepiamo. Questo lato "aperto" della delimitazione può essere un "gambo", un "piede", un uncino, una superficie. Se ci soffermiamo in particolare sulle forme della realtà extrabiologica, sugli atti psichici,

sui sistemi spirituali, sulle forme statali o sulle chiese, balzerà agli occhi nel modo più chiaro il valore che la netta delimitazione e la chiusura rivestono nel conferire all'organico la sua impronta. Un confine netto e chiuso può simulare l'organico persino nell'inorganico, nel caotico: l'infantile e mitologica animazione del mondo "inanimato" è in parte contrassegnata da tali caratteristiche di delimitazione.

Questo limite netto tipico dell'organico ha però in sé anche un carattere *dinamico*. Nell'organico il limite non è dato da una linea o da una membrana, bensì da una *superficie* in cui si manifesta una tensione che si dirige verso l'interno, sostiene e guida le relazioni funzionali interne e ha il significato di una difesa nei confronti dell'esterno. Anche questo vale tanto per le forme animali quanto per le forme psicologiche o spirituali-oggettive (come quella di un'organizzazione ecclesiastica). Prendiamo un elefante: la sua forma è così poco organica che possiamo anche pensare di costruircelo da noi, un animale simile. In fondo non è altro che un grosso sacco con "qualcosa" dentro. Ma se vediamo un luccio illuminato dal Sole o una tigre pronta a spiccare un balzo, allora vediamo una *superficie*, un involucro formale che ha *carattere funzionale*. Nel caso di una forma psicologica (un insieme di pensieri) o di un'azione (la costruzione di una ragnatela), sono nuovamente le funzioni che demarcano con nettezza a tenere insieme e organizzare la struttura interna. Se prendiamo una chiesa, risulta altrettanto evidente che è sempre la delimitazione netta e chiusa a costituire la forma organica; ciò significa, però, che tale confine non dev'essere una membrana, un muro, bensì una superficie dinamica. La trasformazione dell'unità organica in rigidità meccanica – trasformazione che si verifica di continuo nella storia, e in particolare nella storia del Cristianesimo – è legata in gran parte a queste funzioni di delimitazione. Che la Chiesa persegua una netta delimitazione e sostenga una forma chiusa è sempre segno di un'organizzazione vivente, conseguenza della sua essenza più profonda. Quando però il periferico si irrigidisce e non mostra più alcuna relazione funzionale né alcuna tensione, allora la meccanizzazione è dietro l'angolo, anzi è certamente già iniziata.

Per quanto riguarda lo *sfondo*, è chiaro che anch'esso contribuisce a costituire la forma organica. L'organico si staglia sullo sfondo proprio perché quest'ultimo è disorganizzato e ha un carattere

omogeneo o caotico. Un edificio si staglia su una vasta superficie, e l'alta cupola di una chiesa si staglia come un essere vivente sul blu uniforme del cielo.

Abbiamo visto che la concezione corretta della relazione tra le molteplici parti all'interno della totalità dell'organico ci grida subito: "Io sono". Tutto questo viene accentuato nella forma organica, in cui ciò che è essenzialmente organico ci si impone, attraverso la forma, con ancora maggior forza. Tanto la delimitazione nella sua tensione quanto lo stagliarsi sullo sfondo "totalmente diverso" ci avvicinano con particolare vigore all'organico in quanto espressione di "valore proprio" e "autoaffermazione". Proprio perché lo sfondo sta dietro la forma organica, quest'ultima resta libera, **indipendente** in primo piano e irrelata: invece che un valore operativo, essa mostra un valore d'essere.

virgola dopo  
"indipenden-  
te"?

Questo puro *valore d'essere* dell'organico non implica che gli organismi esistenti in natura non abbiano alcun rapporto funzionale con l'ambiente circostante, con cui anzi formano ovviamente una certa unità: realizzarsi nella materia significa interagire con l'ambiente. Tutto ciò è però secondario. L'essenza primaria dell'organico rimane sempre la pura esibizione del valore d'essere. Se una totalità esibisce primariamente un valore operativo, potrà essere soltanto un organo, mai un organismo. Dallo studio di un organo, in altre parole, si possono trarre le seguenti conclusioni: tanto le parti quanto il tutto fanno riferimento a qualcosa di esterno all'oggetto; l'organo non si staglia rispetto a uno sfondo, ma resta inserito in una superficie; anche se parti eterogenee hanno dato vita a un tutto, anche se si riscontrano una continuità interna e un'autentica tensione superficiale, dell'organico ancora non c'è traccia, perché l'oggetto non esibisce alcun valore d'essere e perché la superficie e le relazioni interne non affrancano l'oggetto stesso, ma lo vincolano ad altro. Questo vale sia per gli oggetti naturali sia per le unità sociali, ed è proprio in ambito sociale che tutto ciò si rivela fondamentale per la definizione e la valutazione delle forme viventi. Un'associazione di categoria professionale non è una unità organica: ha valore effettuale come qualunque macchina. Una famiglia, una Chiesa o uno Stato *possono* invece essere organici, e lo sono davvero, nella misura in cui esibiscono il loro valore d'essere e solo in seconda istanza, magari costretti dalla necessità di realizzarsi, mantengono relazioni operative con lo sfondo.

Con la scoperta della esibizione del valore d'essere *proprio dell'organico* sono giunto al punto centrale della mia indagine; invece che dedicarmi a forme e a oggetti evanescenti che lasciano timidamente intravedere l'organico e mantengono sempre una certa distanza e vaghezza, preferisco ora rivolgermi direttamente alla natura.

Si sa che per molti secoli – e soprattutto durante la fase di sviluppo tecnico della nostra civiltà – la natura è stata considerata come un apparato massimamente conforme a scopi. Prima di Darwin, questa conformità a scopi era stata descritta in termini molto appassionati dai teisti, e in particolare dai pastori anglicani.<sup>5</sup> Se ci si imbatteva in qualcosa che non sembrava conforme a uno scopo (tiroide, intestino cieco), si diceva che in realtà lo scopo c'era, ma non era ancora stato scoperto; oppure, come *extrema ratio*, si sosteneva che fosse un fenomeno contro natura, frutto del peccato originale. In quest'ottica la natura, nella sua unità organica, procederebbe secondo il principio supremo della conformità a scopi, e la sua principale attività consisterebbe nel *perseguimento di fini*. Anche Darwin ha sostenuto con convinzione questa concezione dell'essenza degli organismi, asserendo che tutte le proprietà dell'organico, senza eccezione alcuna, sono conformi a scopi, oppure rappresentano ciò che resta di una precedente conformità a scopi. Il contributo originale apportato da Darwin consisteva nell'idea che la conformità a scopi scaturisse dalla lotta tra gli organismi. Come qualunque fenomeno naturale, anche ciò che è conforme a scopi sarebbe letteralmente *necessario*. Stando alla consueta concezione teistica, l'organico è una macchina ideale costruita da un ingegnere onnisciente; secondo la concezione ateistica, invece, è una macchina che si è sviluppata nel corso della lotta per la sopravvivenza.

Ora, è vero che le macchine sono conformi a scopi e possono essere ordinate in base al grado di perfezione, ponendo al vertice quella che ha tutte le rotelle al posto giusto, senza una goccia d'olio di meno o di troppo e con un attrito perfetto. Non basta però dire che le macchine sono esempi di conformità a scopi: la macchina “migliore” esibisce anche la conformità a scopi “più perfetta”, e ciò significa che la risposta alla questione relativa all'essenza

5. Il riferimento è ai sostenitori della teologia naturale, in particolare a William Paley e alla sua *Natural Theology* (1802). [NdT]



dell'organico nell'ambito della natura vivente è decisiva per capire come ordinare gli organismi in base alla loro perfezione. Se gli organismi fossero delle macchine o seguissero come principio supremo "la" conformità a scopi, allora l'organismo più perfetto (a detta di tutti l'uomo, o al massimo i mammiferi) dovrebbe rappresentare il punto d'arrivo dell'evoluzione, il più conforme a scopi, simile dunque a una macchina in cui nemmeno la più piccola rotellina è superflua.

Io credo che la natura ci mostri qualcosa di totalmente diverso. Sul fatto che in ogni organismo operino innumerevoli congegni conformi a scopi, ancora più raffinati di quelli delle macchine, non c'è alcun dubbio. In molti apparati corporei degli organismi non c'è nulla di superfluo – né una rotellina, né una molecola né un *quantum* energetico. *Ma nella natura organica si dà a vedere anche qualcosa in più.* In natura le macchine sono stupendamente verniciate, realizzate con eleganza e gusto sopraffino, provviste di centinaia di bandierine colorate come i ventilatori nella vetrina di un negozio di lusso. Di più: si ha l'impressione che tutta la macchina razionale esista solo per mettere in mostra questo sfarzo con sconfinato spreco di energie. Per farla breve: l'organico è veicolo di un'esibizione del valore d'essere, e la sua essenza consiste nella *ricchezza*, nel *lusso*. Solo attenendosi a questo punto di vista si possono mettere in luce i gradi di perfezione dell'organico, benché il vivente poggi su fondamenta di penosa necessità e ideale conformità a scopi.

È questa la mia piccola scoperta – una scoperta semplice come l'uovo di Colombo e che molti avranno fatto prima di me. Sono tuttavia convinto che tale visione della natura porti con sé cambiamenti profondi, tanto nel modo in cui concepiamo e giudichiamo l'organico quanto in altri ambiti della realtà. In quest'ottica, l'organico ha valore d'essere, porta a compimento la sua essenza *esibendo la propria ricchezza*. Detto in altri termini, l'organico, quando appare, dev'essere ordinato in base al grado maggiore o minore non di conformità a scopi, ma di ricchezza: non esistono organismi conformi a scopi e organismi non conformi a scopi – gli organismi sono tutti *sufficientemente* conformi a scopi per esibire il proprio lusso.



## LA STAZIONE ERETTA

UNO STUDIO ANTROPOLOGICO

*Erwin Straus*

Erwin Walter Maximilian Straus (1891-1975), dopo gli studi liceali a Francoforte, si forma in Medicina alle Università di Berlino, Zurigo, Monaco e Gottinga, dove, tra il 1911 e il 1914, frequenta le lezioni di Kraepelin, Bleuler e Jung, alle quali associa l'interesse per la filosofia psicologica (Stumpf, Erdmann, Lipps) e fenomenologica (Husserl, Reinach, Pfänder, Scheler, Geiger). Durante la Prima guerra mondiale presta servizio come medico di fanteria. Dopo il dottorato ottenuto con una tesi dedicata alla patogenesi del morfinismo cronico (1919) e il tirocinio presso la clinica neurologica berlinese della Charité e la Berliner Poliklinik sotto la guida di Karl Bonhoeffer, si avvia alla carriera medica come specialista in neurologia e psichiatria. Grazie all'abilitazione ottenuta con uno scritto dedicato al problema dell'individualità (1926), assume dal 1931 l'incarico di professore straordinario di Psichiatria all'Università di Berlino. Nel 1928 è tra i cofondatori della rivista *Der Nervenarzt*, destinata a diventare un organo decisivo per la neurologia e la psichiatria esistenziale. Nel 1935 esce la sua opera principale, *Vom Sinn der Sinne* (che conoscerà una seconda edizione ampiamente modificata nel 1956): un imponente lavoro di fondazione della psicologia su basi estesiologiche. Nel 1938, a causa delle sue origini ebraiche, è costretto a fuggire dalla Germania e a riparare negli Stati Uniti: qui insegna Psicologia e Filosofia al celebre Black Mountain College in North Carolina, che fra gli anni Quaranta e Cinquanta rappresenta la culla di una nuova pedagogia interdisciplinare (nel suo corpo insegnante si annoverano figure quali Josef Albers, John Cage, Merce Cunningham, Willem de Kooning, Buckminster Fuller, Walter Gropius). Dopo la fine della Seconda guerra mondiale, rifiuta nel 1946 la chiamata sulla cattedra di Psicoterapia all'Università di Berlino per accettare l'incarico di consigliere psichiatrico del Veterans Administration Hospital di Lexington e, dal 1956, quello di docente all'Università del Kentucky. Insieme a Jaspers, Binswanger, von Gebattel e Minkowski, Straus viene annoverato tra i fondatori della psichiatria di orientamento fenomenologico, cui ha contribuito con studi dedicati alle esperienze

dello spazio (1930b), del tempo (1928, 1930a) e delle relative alterazioni nelle psicopatologie. Fra gli altri suoi importanti campi di indagine ricordiamo il tema del movimento (1927a, 1935-1936), la questione della memoria (1960b, 1970a) e la relazione fra suggestione (1925, 1927b), allucinazione (1949b, 1956b) ed esperienza della realtà oggettiva (1958b).

Il tema del testo che qui presentiamo (pubblicato nel 1949; vedi anche la rielaborazione in 1963b) è un problema classico tanto della biologia evuzionistica quanto dell'antropologia filosofica: la postura eretta tipica dell'essere umano, la sua graduale e mai definitiva conquista (sia sotto il profilo filogenetico sia sotto quello ontogenetico: sempre di nuovo dev'essere infatti riconquistata, sia nel neonato sia al risveglio ogni mattina), il suo irrinunciabile rapporto con lo stato di veglia, le fatali conseguenze da essa procurate. Ma fin dall'*incipit* del saggio Straus dichiara apertamente che l'orizzonte entro il quale si colloca una riflessione fenomenologica su tale caratteristica specificamente umana non può tralasciare la metaforica del tenere la "schiena dritta", l'implicazione morale della rettitudine. Questa metafora non è affatto una semplice metafora, oppure lo è se prendiamo sul serio il *metapherein* come trasporto di senso, in virtù del quale una proprietà biologica del *Bauplan* umano si traduce in significati simbolici, a partire dalla liberazione nei confronti della forza di gravità come condizione di possibilità perché un soggetto si contrapponga a un oggetto, e come aspirazione a ciò che è alto ed elevato. Tale libertà consente una radicale trasformazione delle funzionalità sensoriali e motorie, ma non è esente da rischi: a partire da quello dell'equilibrio precario e del pericolo di caduta, fino al rischio della vita stessa. Lo sapeva bene il teologo Dietrich Bonhoeffer, figlio di Karl e intimo amico di Straus, impiccato dai nazisti nel 1945: ed è significativamente con una citazione da una sua poesia dal carcere che il saggio si conclude.

Se sta con salde / membra vigorose /  
fermo alla terra / solida e stabile, /  
tanto non si alza / da confrontarsi /  
né con la quercia / né con la vite.<sup>1</sup>

L'espressione "stazione eretta" può essere intesa in duplice modo. Ci fa pensare alla capacità dell'uomo di ergersi vincendo la forza di gravità e di mantenersi in equilibrio sull'esile base dei suoi due piedi, stando fermo, camminando, correndo, saltando. In una seconda accezione, però, intendiamo l'espressione in senso mora-

1. Goethe (1827), p. 635. [NdT]

le. Retto è l'uomo che ha il coraggio e la forza di rimanere fedele ai suoi amici nei pericoli e nella necessità, di dichiarare le proprie opinioni, di comportarsi coerentemente con i propri convincimenti, anche al costo estremo di perdere la vita.

Dei due significati il primo sembra una descrizione diretta, immediata, il secondo per contro solo un'allegoria, una metafora che rappresenta e rende intuitivo in un'immagine spaziale ciò che di per sé non si può cogliere spazialmente. Può darsi che il linguaggio abbia scelto proprio questo significato tra i molti possibili, in modo più o meno arbitrario. Forse, tuttavia, entrambe le accezioni, quella diretta e quella metaforica, stanno tra loro in una relazione più significativa. Forse il linguaggio ha correttamente inteso la loro effettiva connessione conferendole un'espressione adeguata ed efficace.

Il piano strutturale [*Bauplan*] di ogni essere vivente predetermina il suo rapporto con il mondo e il suo comportamento nel mondo. L'esperienza vissuta dell'uomo è codeterminata dalla sua corporeità, mediante la quale gli sono aperti orizzonti e fissati confini.

La stazione eretta appartiene alla natura del genere umano. Tuttavia, sebbene essa gli sia innata o, meglio, congenita, l'individuo non la riceve in dono dalla natura, deve conquistarsela. Il cuore del feto batte già nel grembo materno; continua a battere tutta la vita, senza il nostro intervento. La stazione eretta, lo stare in piedi, il camminare non sono di questo tipo. Ci sono dati come possibilità, che divengono effettive solo attraverso il nostro impegno. La stazione eretta è una prestazione che, per quanto innata, deve essere appresa; e, dopo essersi consolidata come patrimonio acquisito, richiede sempre di nuovo fatica e sforzo. Nel bambino sano si manifesta precocemente l'impulso ad alzarsi, a sollevarsi da terra e a sostenersi in un equilibrio precario vincendo le forze che lo attirano verso il basso. Gli insuccessi non valgono a scoraggiarlo; la frustrazione e la pena del fallimento non gli impediscono di rinnovare ogni volta i suoi tentativi; con grida di giubilo egli saluta i suoi primi passi, come in stato di grazia gode dell'opera così riuscita. Nell'atto dell'alzarsi il bambino persegue una meta, esegue, porta a compimento un'azione. Si rallegra della buona riuscita, ma ancora più del fatto che essa gli schiuda l'inedita possibilità dello stare in piedi con le proprie forze. Per quanto ancora in stato di minorità, già da infante l'uomo impara a rallegrarsi della propria opera. Nessun'altra ricompensa lo attrae, non il dolce piacere, non la sazietà e la sicu-

rezza, neppure lo “scaricare energia”<sup>2</sup> né il sonno, bensì lo sforzo, la buona riuscita e la libertà di movimento così conseguita. Quando, nel giro di poco tempo, queste prestazioni diverranno scontate, non verranno più riconosciute come merito del bambino, con la motivazione che, nel compierle, questi obbedisce dopotutto alla legge della specie. Tuttavia la specie si concretizza solo nei singoli individui; e per il singolo la stazione eretta è e rimane un compito e una prestazione. Egli può non riuscire a conseguirla. E allora gliene imputiamo la colpa e ne cerchiamo la ragione in un difetto individuale o in un fallimento personale. Dove però il fallimento può essere colpa, il successo può diventare merito.

L'uomo può stare in posizione eretta solo nello stato di veglia. Le regolazioni automatiche, per quanto indispensabili, da sole non bastano. Si è detto che, nel sonno, ci allontaniamo dal mondo per ripiegarci in noi stessi. Ma ciò risponde solo per metà al vero. A maggior ragione si potrebbe affermare che, nel momento in cui ci corichiamo e ci distendiamo per addormentarci, ci consegniamo totalmente prigionieri al mondo; cessiamo di affermarci nel mondo e di fronte a esso. Per quanto dipendiamo dalla natura in ogni respiro, in ogni boccone, in ogni passo, perveniamo tuttavia al nostro sé solo in una vigile contrapposizione al mondo.

La stazione eretta punta verso l'alto, lontano dal suolo. Muove in direzione opposta rispetto alle forze vincolanti e incatenanti della gravità. L'atto di alzarsi segna l'inizio della liberazione dal dominio immediato delle forze fisiche. La direzione verso l'alto, la stazione eretta e l'elevato, l'altezza divengono pertanto espressione immediata dell'anelito alla libertà, alla supremazia, alla vittoria e alla sua continua affermazione; invece la direzione verso il basso, l'affondare, il cadere e il precipitare diventano espressione della disfatta fisica e morale.

Nell'alzarsi in piedi l'uomo consegue una posizione nel mondo; guadagna la possibilità di comportarsi autonomamente rispetto a esso, di configurare il mondo e se stesso. Una tale possibilità si realizza nei diversi ruoli: in quelli lavorativi, politici, nel ruolo coniugale. A ciascuno di questi pertiene un modo determinato di atteggiarsi verso il mondo; ciascuna posizione obbliga pertanto chi vi appartiene a comportarsi in modo conforme a essa.

2. Freud (1932), p. 185. [NdT]

Tuttavia il ruolo naturale dell'uomo rimane il saper opporre resistenza. Gli oggetti che ci circondano sembrano stabili e sicuri nel loro tranquillo gravare sul terreno. Il masso, nella sua imponente pesantezza, asseconda le forze che lo trascinano verso il basso finché non perviene alla quiete derivante dal suo stesso peso.

“Ma a noi non è dato / riposare in un luogo”.<sup>3</sup>

La stazione eretta non dà tregua, è sempre un rinnovato sostenersi contro la spinta verso il basso. Non basta conseguire una posizione, dobbiamo imparare a mantenerla. Chi vi riesce viene riconosciuto dal linguaggio come fermo, persistente.

Nell'alzarsi in piedi l'uomo si disancora dal terreno, dal suolo che lo sostiene. Guadagna libertà. Al contempo, però, perde l'intimo contatto, la sicura intimità, ed è una perdita di cui non ci si dà pace.

“Giacché con gli dei, / nessun mortale / deve provarsi. / Se egli si innalza / e con il capo / sfiora le stelle, / allora in nessun luogo / poggiano i piedi incerti / e con lui giuocano/ nuvole e venti.”<sup>4</sup>

Dall'alto della posizione eretta aneliamo di nuovo al terreno, godiamo dell'abbassarci e del lasciarci cadere. Ma, costretti a forza nella ristrettezza del “mondo tomba”, oppressi dalla sconfitta, aneliamo a sollevarci, a riconquistare la libertà del movimento. Persino il tossicomane, pur precipitando, gode ancora di un mondo apparente di sconfinata vastità e di spensierata agilità. Con la stazione eretta una mai risolta opposizione penetra in tutto il comportamento umano. Essa allontana l'uomo dal suolo, lo spinge a distanza rispetto a tutte le cose. Tale distacco però dà all'uomo anche la possibilità e il potere di considerare e indagare le cose – sciolte dal contatto immediato con sé – nelle loro reciproche relazioni, di mostrarle e indicarle. L'animale, muovendosi lungo l'asse longitudinale del suo corpo, è sempre orientato sulle cose. L'uomo, invece, muovendosi in avanti in una direzione perpendicolare al proprio asse longitudinale, sospingendo il corpo eretto parallelamente a sé, si ritrova solo di fronte a tutte le cose.

Le verticali non si intersecano per il nostro sguardo. L'uomo è anzitutto per natura incline a uscire dall'isolamento di chi sta ostinatamente fermo in piedi. Nell'inviolata rettitudine della sta-

3. Hölderlin (1799), pp. 252-253. [NdT]

4. Goethe (1827), p. 635. [NdT]

zione eretta avvertiamo la fierezza, l'inflessibilità, la caparbieta, l'inadeguatezza.

All'alzarsi seguono lo stare in piedi e il camminare. Solo dopo esserci alzati siamo in grado di avanzare camminando, correndo, saltando. La libertà conseguita nell'alzarci è ampliata in quella del passo sospeso. Al contempo, con la libertà si accresce anche il rischio. Di nuovo libertà e rischio sono strettamente connessi. Chi sta eretto è minacciato dal pericolo di caduta. Senza radici nel suolo, "tanto non si alza da confrontarsi né con la quercia né con la vite".<sup>5</sup> Le nostre possibilità di movimento sono più varie rispetto a quelle dell'animale, ma basta che ci venga immobilizzata una gamba per farci cadere a terra. Non abbiamo la sicurezza dell'animale, il cui corpo riposa ben sostenuto su quattro zampe. Certo anche l'animale può sollevarsi dal suolo, tuttavia vi rimane pur sempre in costante e stretto contatto. Con i suoi arti esso delimita una superficie adeguata al suo corpo, un ampio e fidato terreno per il baricentro su di esso collocato. Il baricentro del corpo umano, per contro, sta in equilibrio in alto, sopra l'esile base costituita dai piedi. La superficie d'appoggio al suolo è minima in rapporto al corpo. L'essere umano deve trovare un appoggio in se stesso, camminando e stando in piedi deve mantenersi in equilibrio. Nel suo comportamento elementare l'essere umano è già sottoposto a una richiesta, seppur non paragonabile a quella di un imperativo morale, come iscritto nella pietra, e neppure a quella di un obbligo o legge, simile alla necessità che abbiamo di respirare; ma si tratta pur sempre di una richiesta.

Il baricentro del cavallo al trotto o del cane in corsa rimane aderente alla superficie di appoggio. L'uomo che cammina si muove in modo che il corpo oscilli in avanti. Questo fa sì che, per un istante, il baricentro sia privo di appoggio, e la gamba tesa in avanti debba parare il pericolo di caduta. Se il suolo viene meno, incespichiamo, e poi cadiamo, oppure rischiamo di farlo. Il nostro camminare è un movimento a credito. Il pavido cerca di frenare lo slancio del corpo. L'intrepido si fa trascinare innanzi dal proprio slancio; i suoi movimenti sono fluidi, scivolano, non aspettano di avere un appoggio sicuro; nella sua presa audace egli confida che il futuro sia clemente con il presente. Il nostro sguardo segue meravigliato

5. *Ibidem.* [NdT]



il danzatore, il saltatore, il pattinatore su ghiaccio, lo sciatore che, rischiando la caduta, si mantengono in libero equilibrio.

Con la libertà cresce il rischio, con il rischio la libertà. Il camminare con due gambe – che è in realtà un alterno bilanciamento su una gamba – ci consente di variare i passi in ampiezza, ritmo, direzione, accento. Persino la sequenza regolare “destra-sinistra, destra-sinistra” può essere variata saltellando. I passi, così diversi tra loro, possono essere ordinati, simili a piedi di versi, in uno schema ritmico. In tale sequenza viene spezzata la monotonia di movimenti regolarmente simmetrici. In passi del tutto uguali non si può cogliere alcuna figura. Solo la molteplice varietà è riconducibile a una unità, oppure, viceversa, l’unità si può documentare solo nella molteplicità. La ripetizione facilita il netto isolamento della figura in quanto tale dalla sua concreta esecuzione. Tuttavia il metro dell’incedere può essere formato da molteplici combinazioni. Si è così indotti a pensare che un ordine variabile del molteplice forse necessiti di una regolazione centrale, come si è riscontrato nella dominanza di un emisfero cerebrale.

Nella stazione eretta le braccia e le mani sono private della loro funzione di appoggio e sostegno del corpo. Libere dagli antichi obblighi, divengono disponibili per nuovi compiti. Solo con la stazione eretta gli arti anteriori possono svilupparsi in braccio e mano umani.

Questo non significa che la stazione eretta abbia preceduto in senso cronologico lo sviluppo della mano. Sulla sua genesi non sappiamo nulla. Un organismo si può solo descrivere discorsivamente, così come ogni altra cosa. Se non vogliamo limitarci a una mera enumerazione, dobbiamo allora scegliere un fenomeno che riconosciamo come centrale e ordinare gli altri intorno a esso. Il metodo della rappresentazione non può però essere assunto come principio di ciò che vi è rappresentato. La stazione eretta ci appare come uno dei contrassegni essenziali dell’organismo e dell’essere umano. Se ne ricerchiamo come anatomisti la struttura, come fisiologi le funzioni, come psicologi i modi del vissuto, troveremo sempre che le singole manifestazioni dell’umano rimandano tutte a quello stesso fenomeno di base, tuttavia nel senso di un’azione reciproca, al contempo condizionante e condizionata. In tal modo, dunque, la mano è comprensibile solo nella totalità dell’organismo umano, che senza di essa non sarebbe appunto umano.

uniformato  
 “recettore/i”  
 e ricettivo/a/  
 e/i”: ok?

La mano dell'uomo è un organo di senso, è mano atta al lavoro, organo di comunicazione e di contatto. Come organo di senso, la mano, le mani costituiscono nella loro articolata mobilità una messe di **recettori** ricompresi in una unità, similmente all'occhio. E come l'occhio non solo guarda, bensì vede e osserva, l'orecchio non solo sente, bensì ascolta e percepisce, così la mano non solo tasta, bensì tocca le cose, non solo afferra, ma comprende. Nell'esaminare con il tatto, rimaniamo in posizione frontale rispetto alle cose. Non vogliamo essere avvicinati e toccati da esse, vogliamo fare esperienza di come un oggetto si comporti autonomamente e in relazione al suo contesto, non però di come esso si ponga in relazione a noi. Su tutto ciò influisce la stazione eretta, quella peculiare distanza psichica dalle cose che consente di mantenere tale separazione persino quando la nostra mano scivola sulle cose.

Senza un tale atteggiamento oggettivante il dito non potrebbe diventare indice, la mano non potrebbe diventare mano atta al lavoro, lo “strumento degli strumenti”. L'equipaggiamento sensoriale e motorio da solo tuttavia non basta. Se esso fosse condizione sufficiente, la mano dovrebbe funzionare sempre solo nel medesimo modo. Ma le cose non vanno affatto così. La mano non è sempre avamposto della conoscenza. È un intermediario tra noi e gli altri, tra gli uomini e le cose; contribuisce a ripristinare il contatto, a colmare il divario che nella stazione eretta ci separa da tutto il resto. Allunghiamo le nostre mani verso l'altro, tendiamo ad afferrare le cose per conquistarci in esse un appoggio. Nella presa della mano, nella pressione delle mani cerchiamo di trarci in salvo dall'isolamento entrando in contatto con la comunità. Tuttavia troppo spesso le mani brancolano nel vuoto. Nella stazione eretta può accadere, e accade spesso, che le mani vengano portate come una zavorra. È come se la distanza che separa uomini e cose fosse localizzata nelle mani; il divario viene vissuto come vuoto delle mani. In mille modi tendiamo a colmare tale vuoto. Ci basti solo ricordare il caso del fobico, per il quale spesso è già una consolazione portare in mano un oggetto qualsiasi per colmare il vuoto che minaccia di sopraffarlo. Ma non abbiamo alcun bisogno di fare riferimento all'altro. Accade anche a noi quando ci troviamo innalzati a oratori, esposti di fronte al gruppo degli ascoltatori. Se non possiamo nasconderci dietro un pulpito, allora troviamo piacevole lasciar riposare la mano su un tavolo, sullo schienale della

sedia, oppure poggiarla su una bacchetta; manipoliamo appunti di cui non abbiamo alcun bisogno. Prive di ausili di tal sorta, le nostre mani ci sorprendono con gesticolazioni che servono poco a spiegare i nostri pensieri, ma che ci aiutano a riempire il vuoto, a colmare la distanza.

Mentre preparava il suo libro sulle espressioni,<sup>6</sup> Darwin inviò un questionario ai missionari, per appurare la diffusione di determinati gesti a noi familiari. La sua ricerca riguardava anche il gesto dell'alzare le spalle, per suggerire o rimarcare un'espressione di incapacità. Nell'analisi di questi gesti incontriamo ancora le mani vuote. Nello scrollare le spalle ci si limita a mostrare le mani vuote: uno sforzo infruttuoso. In seguito alla propria indagine, Darwin apprese che questo gesto è universalmente diffuso, che lo si incontra in tutti gli ambiti linguistici e le culture, che non può dunque evidentemente essere il risultato di convenzioni, usi e abitudini. La regolarità del suo manifestarsi rimanda a un'origine comune. Tale movimento non sarebbe un'espressione universale, spontanea e irriflessa, se con la stazione eretta l'uomo non facesse ovunque esperienza al contempo della sua distanza dal mondo.

C'è un vasto spazio intorno all'uomo eretto. Il mondo si estende intorno a lui davanti, dietro, nell'attacco e nella fuga, in alto e in basso, nel salire e nel cadere, di lato, verso destra e verso sinistra, aprendosi a vastità sconfinite. Le principali direzioni possono essere rappresentate in un sistema di assi di coordinate che si intersecano perpendicolarmente. Ma un tale schema fa più di quel che dovrebbe, riduce le direzioni principali a dimensioni di ugual valore. Tuttavia l'essere umano non vive in uno spazio geometrico. Le principali direzioni dividono lo spazio in regioni-mondo, con la loro peculiare connotazione di valore, che divengono significanti ed efficaci come direzioni di senso.

Con la stazione eretta l'uomo ha acquisito la libertà di dirigere le braccia di lato, di alzarle, di distenderle, di afferrare e di mostrare.

Anche gli uccelli hanno le ali ai lati, ma non afferrano, non indicano, non si dirigono lateralmente. Nel distendersi delle ali le vertebre ricoperte di piume dell'articolazione delle spalle e del gomito si muovono in avanti e all'indietro; non possono essere estese lateralmente. Le ali, che nel volo sono dirette verso l'alto, verso il

6. Darwin (1872). [NdT]

basso e all'indietro, sollevano l'uccello, lo muovono in avanti. Il battito delle ali è sincrono.

Gli esseri umani, però, non si limitano a sollevare le braccia a lato del tronco. Possono dirigerle lateralmente, afferrare e mostrare. Il movimento laterale amplia lo spazio proprio nello spazio circostante. Verso le due opposte direzioni laterali le braccia mostrano e indicano vastità sconfinite. In entrambe le direzioni, verso destra e verso sinistra, i due lati acquistano una relativa indipendenza l'uno dall'altro. Movimenti simultanei non sono perciò necessariamente sincroni o simmetrici. La simmetria può essere interrotta così che "la destra non sappia ciò che fa la sinistra". È meglio tuttavia che esse sappiano l'una dell'altra, di modo che la diversità e la varietà vengano ricomprese in una superiore unità. L'euprassia dei movimenti simultanei richiede una regolazione centrale. Essa si è realizzata nella supremazia di un emisfero, e viene esperita nella differenza di valore della destra e della sinistra.

Lo spazio, suddiviso in una molteplice varietà di regioni del mondo, si unifica in totalità dell'universo intorno all'uomo e per l'uomo, mutandosi in un panorama del mondo. "La stazione eretta" ha sollevato da terra occhio e orecchio. Nella famiglia dei sensi l'olfatto ha perduto i diritti di primogenitura. Sono la vista e l'udito ad assumere la supremazia. Vedere e udire diventano per la prima volta sensi della distanza. L'occhio e l'orecchio della giraffa sono assai più distanti dal suolo di quelli umani. Eppure, guardando intorno a sé dalla torre panoramica del suo lungo collo, la giraffa rimane sempre vicina alla corona dell'albero. Non è la distanza misurabile a decidere della vicinanza e della lontananza; è invece la direzione di movimento come direzione di senso; distoglie l'uomo dalla vicinanza, da ciò che lo riguarda immediatamente, e rende per lui significativa la distanza.

La civetta è l'uccello di Atena. Nella sua testa piatta con il becco lievemente prominente, dominata dai grandi occhi posti frontalmente, gli Antichi credettero di scorgere un'espressione di saggezza. La relazione tra sguardo e becco differenzia il capo della civetta dagli altri uccelli, ma anche dalla maggior parte degli animali a noi noti. Nell'aquila, nel passero, nella cicogna, nel serpente, nel coccodrillo, nella carpa, nel luccio, nel bufalo e nel cavallo, nella lepre come nel cane, gli occhi si trovano dietro l'apertura della bocca, spesso a una distanza considerevole da essa.

Il becco, il grugno, la proboscide, il muso – organi del contatto immediato, dell'afferrare e assalire – sono posti davanti sulla linea visiva degli occhi. Con la stazione eretta, e lo sviluppo del braccio e della mano, la parte anteriore del muso diventa bocca. Non essendo più necessaria per afferrare e portare o per assalire, la bocca arretra rispetto alla linea visiva degli occhi. Questi possono ora volgersi direttamente alle cose e orientarsi interamente su di esse, senza più seguire alcun movimento di tracciamento, inseguimento e presa. Il morso passa in sottordine rispetto allo sguardo: spazialmente, funzionalmente e nell'espressione. La lingua prende coscienza di questa relazione, designando con la parola "viso" il tutto per mezzo della parte dominante.<sup>7</sup> Questa concezione e questa spiegazione dell'essere umano devono essere state in passato piuttosto diffuse, dato che al significato della parola tedesca *Gesicht* corrispondono in inglese e francese la parola *visage*, e in greco la parola *prosopon*. L'origine del latino *facies* è incerta, così come quella del sostantivo inglese di uso comune *face*. Tanto più chiaramente, però, il verbo da esso derivato *to face* fa riferimento allo sguardo umano nella sua relazione con la stazione eretta: guardare le cose direttamente negli occhi e senza mediazioni e tenere testa al loro accalcarsi, comunque si presentino. Nel tener loro testa ci distanziamo dalle cose. Ma è l'essere di fronte proprio della stazione eretta che consente un tale resistere. Gli occhi che guidano il muso e gli artigli alla cattura sono sempre regolati su ciò che è vicino. Solo se poste frontalmente rispetto alla stazione eretta, le cose vengono colte mediante la vista nella loro propria essenza, lo sguardo penetra in profondità, la visione [*Sicht*] diventa comprensione [*Einsicht*]. La comprensione è necessariamente visione a distanza. Essa richiede che, astraendo da me stesso, dalle mie brame, dai miei desideri e interessi immediati, io guardi le cose non per incorporarle in me stesso, bensì per considerarle nella loro essenza, nel loro reciproco rapporto, nei confronti del tutto e di ciò che stabilmente permane. Nella stazione eretta l'uomo si svincola dall'immediata vicinanza, il suo occhio diventa senso della distanza, che penetra fin nei più remoti orizzonti, fino al cielo e alle stelle.

7. Il sostantivo tedesco *Gesicht* indica sia il viso, il volto, l'aspetto, sia il senso della vista. [NdT]

Come l'occhio, anche l'orecchio diventa con la stazione eretta senso della distanza. Non è più limitato alla percezione dei rumori come segni dell'accadere presente (frusciare, stormire, soffiare, ruggire, sibillare: rumori che servono a mettere in guardia, a minacciare, a incantare). Esso può ora cogliere i suoni nella loro forma particolare, nelle loro peculiari relazioni, nella loro struttura musicale o fonetica. È questa capacità di isolare le forme sonore dalla materia sonora a consentire di produrre intenzionalmente formazioni sonore e di ripeterle volontariamente. L'orecchio come senso della distanza rende possibile il parlare.

Il linguaggio è comunicazione a distanza. Espressione e comunicazione nel corso del dialogo si fondano sulla mediazione del discorso. Quest'ultimo, collegando uditore e parlante, li mantiene al contempo a distanza; è mediatore tra essi. Le parole formulate dal parlante sono formazioni sonore che fungono da segni, da veicoli di significati, e come tali devono essere recepite e comprese dall'ascoltatore. Certo si ascolta chi parla andando oltre la dimensione sonora della parola, ma lo si percepisce solo attraverso questo *medium*. Si può allentare il legame del discorso con il parlante, così che il discorso in quanto tale possa essere registrato, conservato nella memoria e ripetuto. Pertanto già il suono articolato, il fonema, deve avere una forma vincolante per tutte le altre. Il fonema stesso è un universale, di cui l'ascoltatore è in grado di percepire la forma, appunto universalmente valida, solo quando egli possa distanziarsi da tutte le contingenti particolarità dell'intonazione, del timbro di voce, della situazione. Alterazioni di poco conto dell'articolazione possono modificare in modo decisivo il senso di un discorso, possono talvolta volgerlo nel suo esatto contrario. L'ascoltatore deve essere educato a cogliere tali minime differenze, chi parla deve padroneggiare l'articolazione del suono di modo che la formazione sonora da lui prodotta sia conforme alle regole generali. Anche il dialogo più confidenziale, l'intimo dialogo a due, **rimane soggetto** alle norme più generali, quelle della formazione del suono, della grammatica, del significato intenzionale. L'abilità, conseguita nel corso degli anni, di adeguare le regole generali alle circostanze particolari, di esprimerci nel *medium* generale del linguaggio in modo personale e individuale, nasconde il vero carattere della comunicazione linguistica. Tale carattere si rivela di nuovo solo alla riflessione; il singolo sa poi immediatamente per-

modificato:  
controllare

cepire quando perturbazioni di qualche natura impediscono il facile e pronto impiego della lingua, ad esempio nel passaggio a un contesto linguistico straniero, in condizioni di affaticamento, sotto l'influenza di malattie oppure quando la prossimità del contatto non consente più la distanza linguistica, cosicché la parola si perde in grido adirato, in tenero balbettio, in tetro silenzio. Nel dialogo parliamo sempre di qualcosa con qualcun altro. Questo richiede che vi sia distanza in tre direzioni: distanza dalle cose, così che esse ci stiano di fronte come oggetto complessivo; distanziamento l'uno dall'altro, così che il discorso possa intervenire come un mediatore tra noi; distanza dal segno sonoro, così che la forma sonora possa essere impiegata come mero dispiegamento di un significato. È la stazione eretta a determinare tale distanziamento. Ci solleva dal suolo, ci pone di fronte alle cose, ci confronta con gli altri. È una condizione necessaria, benché non sufficiente, del linguaggio.

L'uomo eretto, di cui qui si tratta, è inteso come essere che vive ed esperisce. Non è da intendersi come coscienza priva di corpo e di mondo, neppure come un corpo, come un sistema di nervi privo di coscienza, né come un composto di entrambi. Non è neppure concepito come un organismo nel quale un Es, un Io e un Super-io agiscano insieme e in opposizione reciproca. L'esperire non è pertanto inteso come conseguenza di impressioni, rappresentazioni, desideri, ricordi che nella loro successione temporale e nella loro connessione dinamica determinino il comportamento dell'organismo. L'espressione "esperire" rinvia a un modo determinato dell'essere nel mondo, che si riscontra in molte forme di esseri viventi. È un modo caratterizzato dal rapporto con l'altro, ossia dal fatto che nell'esperire l'altro viene concepito e trattato *come* altro secondo molteplici relazioni. Nella relazione verso l'altro, in rapporti durevoli o mutevoli, chi esperisce concepisce e determina anche se stesso. Non vi è alcuna priorità dell'autocoscienza rispetto alla coscienza del mondo. Ciò che chiamiamo percepire, rappresentare, desiderare, pensare, amare, odiare, tutte queste "classi di vissuti" designano solo diversi modi della relazione e del contatto con l'altro, ossia con il mondo, con l'ambiente, con il mondo condiviso.

Come essere vivente colui che esperisce è un individuo. Ciò non contraddice il fatto che abbiamo precedentemente determinato la stazione eretta come un comportamento *dell'uomo*. Essa appar-

tiene *all'*uomo come possibilità, ossia non all'uno o all'altro, bensì a ciascun singolo individuo della specie uomo. L'esser desto ed eretto non sono però gli unici possibili atteggiamenti dell'uomo. Conosciamo anche lo stato di sonno e la posizione distesa. Ma la stazione eretta appartiene così originariamente alla natura dell'uomo, nella complessità della sua organizzazione è tutto così chiaramente predisposto verso questa possibilità, che si dovrebbero ostinatamente ignorare i "fatti biologici" se si volesse arrivare a un'interpretazione che possa riconoscere modi di comportamento originari solo nell'uomo dormiente e disteso.

La stazione eretta è dunque una possibilità che pertiene a ogni singolo uomo. In quale modo ciascuno – che sia io oppure tu – realizzi questa possibilità, se decidiamo di alzarci o di abbatteci, di stare in piedi, oppure di lasciarci cadere a terra, se resistiamo o rinunciamo, tutto ciò si manifesta in modo evidente nel nostro agire corporeo. Così abbiamo inteso la stazione eretta come un particolare fenomeno espressivo. Come la maggioranza, se non la totalità, dei movimenti espressivi, la stazione eretta è una variazione, una peculiare manifestazione di una costante, seppur variabile, relazione io-mondo, una realizzazione delle diverse possibilità aperte in senso lato dalla stazione eretta. Similmente agli altri fenomeni espressivi, essa guida la nostra comprensione del comportamento altrui. Talvolta, inoltre, ci consente di darci ragione dei nostri convincimenti e dei nostri stati d'animo. Può accadere che diveniamo consapevoli della nostra tristezza solo nell'atto di sospirare, ci accorgiamo del nostro sconforto dall'esitazione della voce, e della nostra allegrezza nel canticchiare una melodia, così come ci avvediamo della nostra vittoria mediante la stazione eretta.

Nei versi toccanti, composti nei giorni, quanto mai angosciosi, della sua prigionia politica, così si interroga Dietrich Bonhoeffer:

Chi sono io? Mi dicono spesso  
che esco dalla mia cella  
rilassato e lieto e saldo,  
come un padrone dal suo castello.  
Chi sono io? Mi dicono spesso  
che parlo con le mie guardie  
libero e amichevole e comprensivo  
come se comandassi io.



Chi sono io? Mi dicono anche  
che sopporto i giorni di sventura  
indifferente, sorridente e fiero,  
come chi è abituato a vincere.<sup>8</sup>

La poesia reca per titolo la domanda *Chi sono io?* Il poeta dubita che la sua immagine, come egli l'ha scorta nello sguardo degli altri, rispecchi realmente la sua essenza.

Sono effettivamente ciò che gli altri dicono di me?  
Oppure sono solamente ciò che io conosco di me stesso?  
Chi sono, l'uno o l'altro?  
Forse oggi l'uno e domani un altro?  
Tutti e due insieme?<sup>9</sup>

La stazione eretta è sempre in direzione opposta rispetto alle forze di gravità; e queste ultime sono sempre all'opera, giacché senza di esse la stazione eretta non sarebbe ciò che è. Essa consiste nella riaffermazione, fino alla fine, della vittoria.

8. Bonhoeffer (1944), p. 8. [NdT]

9. *Ibidem.* [NdT]



## L'AUTOPRESENTAZIONE COME MOTIVO DELLA CONFIGURAZIONE FORMALE DEL VIVENTE

*Adolf Portmann*

Adolf Portmann (1897-1982), zoologo e biologo svizzero, studia a Basilea sotto la guida di Friedrich Zschokke, conseguendo il dottorato con una dissertazione sulle libellule (1921). Come prova un articolo dedicato al colore degli insetti (1925), assai precoce è quell'attenzione per l'apparenza animale che caratterizzerà tutta la sua ricerca successiva. Nel corso degli anni Venti trascorre soggiorni di ricerca presso i laboratori di Banyuls-sur-Mer, Roscoff, Villefranche-sur-Mer e Helgoland, che gli consentono di studiare varie specie di animali marini. Grazie all'abilitazione ottenuta nel 1926 insegna come *Privatdozent* all'Università di Basilea; dal 1931 è professore di Zoologia e assume la direzione dell'Istituto di Zoologia, che manterrà fino al 1968. Vicino al Partito socialdemocratico, si impegna inoltre nell'educazione popolare, tenendo anche conferenze radiofoniche di divulgazione scientifica. A partire dagli anni Trenta sono soprattutto gli uccelli e i loro piumaggi a impegnarlo (1935). Significativi esiti di queste indagini verranno raccolti nel *Tierbuch*, un volume di "schizzi zoologici" (1942). Agli inizi degli anni Quaranta i suoi interessi si allargano progressivamente in direzione dei mammiferi e della morfologia comparata (1941, 1948c), finendo per abbracciare il mondo umano, con aperture verso l'antropologia, la psicologia del profondo e la filosofia. Prime significative testimonianze di questo approccio integrato sono il volume *Biologische Fragmente zu einer Lehre vom Menschen* (1944a) e un saggio dedicato ai confini della vita (1944b). Dopo la conclusione del secondo conflitto mondiale, Portmann inizia a partecipare con cadenza annuale ai Colloqui di Eranos a Ascona, per assumerne la direzione alla morte della fondatrice Olga Fröbe-Kapteyn (1962). I Colloqui gli offrono l'occasione per approfondire il carattere interdisciplinare della propria visione della biologia. Dei suoi interventi, un primo gruppo (dal 1946 al 1954) verrà raccolto in *Biologie und Geist* (1956); un secondo gruppo (dal 1955 al 1962) sarà compreso in *Aufbruch der Lebensforschung* (1965a, disponibile anche in traduzione italiana), mentre il terzo e ultimo gruppo (dal 1963 al 1973) non è mai stato riunito in volume: segnaliamo

in particolare i contributi sul rapporto fra biologico e spirituale (1946), sulla questione dell'origine (1947, 1966) e degli archetipi (1950a), sulla metamorfosi fra individuo e tipo (1954b), su formazione (1960a) e forma (1965b), sul significato biologico della luce (1956c) e del colore (1972), e l'importante saggio su omologia e analogia (1973a). Della vastissima produzione portmanniana restano almeno da menzionare una riflessione sul mimetismo animale (1956b), due scritti di carattere filosofico (1959c) e antropologico (1960b) e le ultime raccolte di saggi (1970, 1973b).

Ispirandosi alla morfologia goethiana (vedi 1953, 1968, 1973c), Portmann ha incessantemente esplorato il campo delle apparenze fenomeniche nel regno animale, subordinando ogni funzione del vivente alla sua "autopresentazione" (*Selbstdarstellung*). È appunto questo il titolo del saggio qui antologizzato, uscito nel 1958: una riflessione intorno al darsi in immagine degli animali, articolato in una modalità "semantica" (ad esempio per la comunicazione con i conspecifici o l'intimidazione) e in una modalità "criptica" (nel caso paradigmatico del mimetismo), accomunate dal fatto di configurarsi in correlazione con un occhio che le guardi. Critico nei confronti di una visione riduttiva della selezione naturale e sessuale, che spiega le manifestazioni visibili degli organismi animali in base alla loro utilità ai meri fini della conservazione dell'individuo e della specie, Portmann ribalta audacemente la prospettiva, finendo per concepire le manifestazioni ottiche dell'animale (anche e soprattutto quelle inutili) come il *prius* in favore del quale lavorano tutte le restanti funzionalità dell'organismo. Scardinando la correlazione fenomenologica fra guardante e guardato, la sua "fanerologia" come scienza delle apparenze si radicalizza fino a concepire organismi che si approfondono in una magnificenza visuale senza che vi sia alcun organismo capace di vederli: senza più destinatario, l'autopresentazione si fa così assoluta. (Tutte le illustrazioni che corredano il capitolo, a eccezione della 5.7, sono firmate da Sabine Baur.)

A osservare il modo in cui la biologia contemporanea si confronta con il problema dell'apparenza fenomenica degli animali – che si tratti della forma complessiva, della colorazione o dei pattern – si resta delusi dalle spiegazioni più comuni, soprattutto quando si studia questo aspetto della vita con cura e meticolosità crescenti in singoli gruppi animali.

In questa sede cercherò di porre il problema in una prospettiva più ampia, mettendo a frutto decenni di lavoro durante i quali le questioni relative all'apparenza degli animali mi hanno impegnato intensamente. Negli ultimi anni, tutti questi miei studi mi hanno

permesso di giungere a delle conclusioni che potranno forse stimolare qualche lettore ad approfondire il discorso.

L'indagine scientifica dei pattern degli animali richiede sistemi di riferimento razionali che permettano di comprenderne tanto i singoli tratti quanto l'aspetto complessivo.

Sono innanzitutto le funzioni di conservazione a offrire tali sistemi di riferimento, permettendo di dimostrare, ad esempio, che un disegno funge da segnale per i membri di una stessa specie oppure – come insegna la teoria della *mimicry* – da colorazione di avvertimento, o ancora che un determinato pattern nasconde l'animale agli occhi dei predatori. Un'altra funzione di conservazione viene individuata nel processo di escrezione: il pattern contiene sostanze che vengono depositate sulla pelle per poi essere escrete. Al servizio della conservazione si pone poi anche la termoregolazione, che può trarre giovamento da depositi di pigmento.

La particolare specificità formale del pattern viene spesso interpretata come sottoprodotto di necessari processi evolutivi che provocano stati mutevoli nella pelle: la distribuzione dei pigmenti è allora, per così dire, l'istantanea di una determinata fase, l'immagine duratura di un complesso transitorio di fattori chimici. Ricondurre le caratteristiche fenomeniche a fattori ereditari consente sì di comprendere la costituzione genetica, ma non spiega l'immagine fenomenica degli animali, bensì la presuppone, poiché l'azione dei fattori ereditari rappresenta una dinamica ontogenetica preparata e predisposta da cause ignote in vista dello scopo finale.

Tutte queste interpretazioni si inscrivono in una concezione fondamentale del vivente che va per la maggiore: nel gioco delle mutazioni ereditarie, della selezione e dei fattori d'isolamento, sono le funzioni di conservazione dell'esistenza a decidere della sopravvivenza e dell'evoluzione degli organismi. Si può dire di aver compreso un pattern o una sua parte quando si riesce a metterli in relazione con un processo funzionale alla conservazione, dotato di un valore selettivo positivo.

Nelle pagine seguenti, dedicate al grande tema delle forme viventi, tenterò di dimostrare che questo genere di comprensione delle forme organiche è troppo limitato. Vorrei delineare una gerarchia delle caratteristiche della vita che renda possibile una comprensione più ampia della configurazione animale, una gerarchia in cui si riesca a ridefinire il compito specifico di una morfologia.

## IL FENOMENO DI OUDEMANS

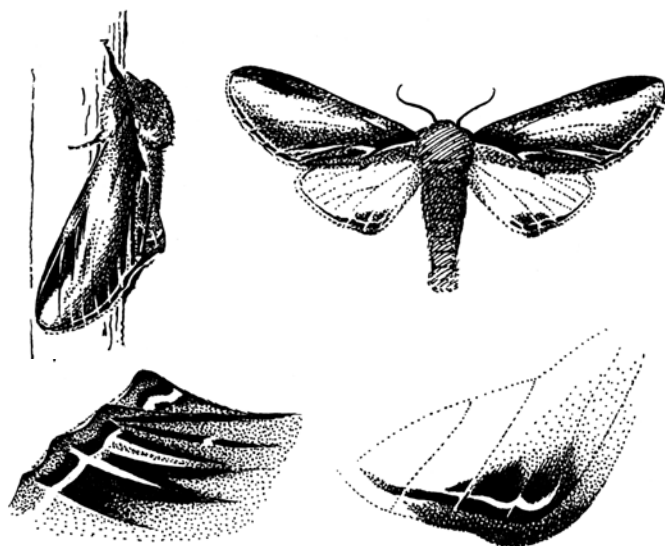
Nel 1901 il Congresso internazionale degli zoologi ha conferito all'entomologo Johannes Theodorus Oudemans il "Premio dello zar Nicola II" per uno studio dedicato alla correlazione tra la luce e la forma degli animali e incentrato sulla posizione di riposo dei lepidotteri (Oudemans, 1904).

Oudemans prendeva le mosse dalla colorazione protettiva che consente a molte farfalle in posizione di riposo di risultare inappariscenti. Lo interessava particolarmente il fatto che queste livree sono il risultato dell'unione di elementi separati del pattern cromatico delle due ali e del corpo, e che parti eterogenee del pattern concorrono quindi a formare un tutto armonico. Se un'ala posteriore è colorata vistosamente, in posizione di riposo viene nascosta, ma qualora ne resti visibile un pezzettino – non per caso, ma perché non può essere altrimenti –, ecco che questa porzione d'ala presenta colori non appariscenti, concorrendo alla formazione del pattern cromatico dell'ala anteriore (che ha avuto una genesi separata) e contrastando con il pattern della superficie di cui essa stessa è parte (figura 5.1).

Grazie alla posizione assunta dalle ali, queste singole parti, che pure derivano da porzioni embrionali differenti, si combinano con una straordinaria precisione: la concordanza è talmente perfetta che è impossibile pensare che tali strutture siano state generate da una variazione casuale dei singoli pattern alari. Oudemans ha messo in luce molte varianti di questo fenomeno, che attesta l'esistenza di un complesso ordine di fattori ereditari capaci di far sì che parti diverse si combinino e svolgano una funzione unitaria. Trent'anni dopo, nel 1931, Boris Nikolayevich Schwanwitsch (1931, p. 390) ha indicato questo tipo di configurazione, in generale, come "fenomeno di Oudemans" o "regola di Oudemans". In realtà, Brunner von Wattenwyl<sup>1</sup> si era soffermato su colorazioni di tal genere già nel 1897, ma è stato soltanto Oudemans a esplorarle dal punto di vista della loro conformità a leggi. I lavori di Fritz Süffert hanno poi dato un ulteriore, grande contributo alla conoscenza di questi tipi di configurazione.<sup>2</sup>

1. Carl Brunner von Wattenwyl (1823-1914), entomologo svizzero specializzato nello studio degli ortotteri. [NdT]

2. Vedi E. [in realtà Fritz (NdT)] Süffert (1932).



**Figura 5.1** Osservando la *Pheosia tremula* si comprende il processo di formazione di un pattern a partire da due diversi centri d'origine. In posizione di riposo, una parte dell'ala posteriore risulta visibile (figura a sinistra, in alto e in basso); solo quando le ali vengono dispiegate si nota quanto risulti "estranea", in questa posizione innaturale, la porzione del pattern sull'ala posteriore.

Tenendo conto del ruolo assunto dalle colorazioni protettive nei dibattiti e nelle opere divulgative di biologia da Darwin in avanti, è incredibile che i fatti messi in luce da Oudemans non abbiano suscitato maggiore impressione. Dobbiamo interrogarci sui motivi che hanno ostacolato e continuano a ostacolare l'approfondimento di fenomeni tanto diffusi della configurazione animale.

Una ragione importante è data dal fatto che il pensiero di Oudemans non fa sufficiente chiarezza intorno alla correlazione luce-organismo. I motivi di questa vaghezza vanno ricercati nel pensiero dominante a cavallo fra Otto- e Novecento. Occuparsene è necessario, perché da allora la situazione è rimasta per certi versi invariata.

A quell'epoca erano le conquiste della fisiologia a determinare il modo in cui veniva posto il problema della "correlazione tra gli animali e la luce". La luce era considerata un'occasione esterna di processi che potevano essere compresi sul modello dell'attività clorofilliana e che nell'animale potevano portare, ad esempio, alla produzione di calore o alla formazione di pigmenti. Come si

erano allevate farfalle in condizioni di caldo o di freddo al fine di indagarne le variazioni formali, così si studiò anche l'influsso della luce sull'adattamento nel sottosuolo oppure in pieno sole.

Anche Oudemans ha cercato di interpretare quanto andava osservando in base a questo modo di pensare. Dopo aver dichiarato che “esiste un'intima correlazione tra l'azione della luce e la livrea delle parti visibili in posizione di riposo”, lo studioso si domanda di che genere sia tale correlazione: “La risposta è che queste parti (e soltanto queste) rappresentano la superficie esposta dell'animale. Esposta a che cosa? Innanzitutto all'influsso della luce” (Oudemans, 1904, p. 86). L'esposizione alla luce della lastra fotografica e il conseguente sviluppo di un'immagine – ecco il modello che ha in mente l'entomologo olandese quando afferma che il pattern si forma sulle parti “esposte” alla luce.

Oudemans resta in fondo prigioniero di un'ipotesi lamarckiana molto generica quando conclude dicendo che “la nature spéciale de l'espèce”, l'essenza della specie, reagirebbe in modo caratteristico all'esposizione alla luce. È chiaro che i tentativi di spiegazione proposti da Oudemans non potevano che risultare del tutto insoddisfacenti nell'ottica di una biologia fondata sulla ricerca di fatti precisi, e vennero quindi gettati nel dimenticatoio.

Sappiamo da tempo che il ruolo della luce cui è “esposta” la livrea animale non va cercato in una catena di reazioni che conduce dallo stimolo luminoso alla formazione del pattern. Dobbiamo pensare a una forma di stimolo che solo assai indirettamente si trova in una correlazione preordinata con la livrea: l'azione della luce su una struttura sensoriale che percepisce immagini – una modalità d'azione, insomma, che comprende luce, occhi e sistema nervoso centrale. In questo caso l'occhio coinvolto è l'organo fotosensibile di quei predatori per i quali la farfalla rappresenta una preda. Diversamente da quanto credeva Oudemans, quindi, l'abito da riposo non è esposto alla *luce*, bensì allo *sguardo*, all'occhio del nemico che lo guarda. I processi chimici dello stimolo luminoso non provocano la formazione di un pattern, ma stanno invece alla base di un'esperienza vissuta soggettiva. La correlazione tra la luce e l'armonica livrea protettiva appartiene al regno della visione, a un ambito di stimolazioni completamente diverso da quello dell'assimilazione dell'anidride carbonica da parte delle piante. Ad agire da stimolo è la livrea stessa. Lo stimolo prodotto da questa azione



iconica può far sì che l'animale guardato, grazie a un determinato pattern, si confonda con l'ambiente circostante fino a risultare invisibile oppure, al contrario, spicchi vistosamente rispetto a esso.

Il fenomeno di Oudemans, quindi, non riguarda soltanto le livree protettive (su cui lo studioso olandese si è maggiormente concentrato), ma anche gli abiti vistosi: tanto le livree criptiche quanto quelle semantiche mostrano una coordinazione di parti eterogenee che mette capo ad armoniosi pattern capaci di generare un effetto ottico. Come alcune parti dell'ala posteriore concorrono a produrre la superiore unità di un pattern dissimulante, così alcune porzioni di disegno chiaramente separate e ripartite sulle due ali producono, prese insieme e nella "giusta" posizione, un effetto visivo unitario: un'"immagine", come già Süffert aveva definito tale effetto di coordinazione nel 1926.<sup>3</sup>

Che Oudemans abbia tanto trascurato il ruolo degli occhi dipende dal fatto che a quel tempo si avvertiva il bisogno di offrire una spiegazione "squisitamente fisiologica" di un fenomeno in cui la luce giocava un ruolo ancora tutto da scoprire.

All'epoca del primo darwinismo il ruolo degli occhi che guardano era noto da tempo: Bates e Wallace avevano inquadrato le livree protettive nella cornice in cui oggi siamo tornati a inserirle (in quanto azioni "allestetiche", esse giocano ora un ruolo importante nei tentativi di spiegazione selezionistica).<sup>4</sup> La fase di passaggio da questo primo darwinismo al neodarwinismo, che ha preso piede soltanto negli ultimi vent'anni, è stata però nettamente dominata dal bisogno di spiegazioni squisitamente fisiologiche: per molti biologi il ruolo degli occhi "che guardano" esulava dalla sfera scientifica.

Al giorno d'oggi l'associazione tra "livree" animali, abiti variopinti, pattern e altre strutture, da un lato, e occhi che guardano, dall'altro, è considerata un problema biologico. Si parla anche di "strutture ottiche" o "organi visuali" – strutture degli esseri viventi le cui particolarità formali sono in ampia misura associate a quelle modalità di funzionamento degli occhi degli animali superiori che vanno sotto il nome di "leggi della visione". Nel contesto dei tentativi di spiegazione neodarwinistici si è diffusa l'idea che la sele-

3. Probabile riferimento a Süffert (1926). [NdT]

4. "Allestetiche" sono le forme correlate ai recettori a distanza. Il riferimento è a Henry Walter Bates e Alfred Russell Wallace, pionieri dello studio del mimetismo animale e fautori della teoria dell'evoluzione tramite selezione naturale. [NdT]

zione operata nel corso del tempo dagli occhi di chi guarda abbia prodotto, fra tutte le casuali e sempre nuove varianti di pattern, tanto le strutture visuali appariscenti quanto quelle mimetiche. Che siano segnali, ammonimenti, livree di avvertimento o mimetizzazioni, le strutture visuali sono quindi diventate una pietra miliare nell'edificazione della teoria evoluzionistica.

Il bisogno di spiegare e comprendere la forma e il comportamento animali come risultato di variazioni casuali del patrimonio genetico e come effetto della selezione e dell'isolamento ha portato a un'enorme sopravvalutazione di questi fattori dell'evoluzione organica. Non mi metto a discutere ora dei limiti dell'interpretazione neodarwiniana: dico soltanto che mi sembrano certo troppo angusti. Associando la livrea a uno sguardo che la osserva si chiarisce solo una piccola parte delle questioni sollevate dagli "organi visuali".

Al giorno d'oggi non c'è bisogno di ribadire che gli organismi sono configurati, in molte loro caratteristiche esteriori, in funzione di un occhio che li guarda. Se ciò nonostante ho dedicato l'apertura di questo saggio ai fatti salienti del "fenomeno di Oudemans", è perché intendo far emergere in primo piano alcune peculiarità di questa sfera del vivente conformato per essere percepito. È evidente che esistono "apparenze fenomeniche" che sono destinate ad "apparire", accanto ad altre che non lo sono affatto. L'importanza di questa distinzione per la nostra concezione della natura è talmente grande e vasta da indurci ad assumere il fenomeno di Oudemans come punto di partenza per una disamina della rappresentazione scientifica della nozione di "apparenza fenomenica".

Nel loro lavoro quotidiano i biologi penetrano sempre più in ambiti dischiusi all'esperienza dei nostri sensi solo grazie all'ausilio di metodi indiretti di osservazione e misurazione – ambiti nei quali i fisici e i chimici si muovono già da lungo tempo. Recentemente, quindi, il numero di apparenze fenomeniche cui abbiamo accesso è cresciuto in modo inaudito, e modalità d'indagine particolarmente importanti per la nostra epoca si sono concentrate proprio su queste zone.

In seguito a tale ampliamento prospettico, le scienze naturali hanno progressivamente ampliato il concetto di "apparenza fenomenica" fino a includervi tutto ciò che può diventare accessibile – in qualunque maniera, anche per una via così indiretta – a un senso recettivo. "Apparenze fenomeniche", allora, sono tanto

i cromosomi dei nuclei cellulari quanto le sostanze virali, tanto i raggi ultravioletti quanto le macromolecole. Nessuno contesterà la necessità di estendere in tal modo un concetto che un tempo era riservato al mondo sensibile immediatamente accessibile.

In questo vasto campo, però, il fenomeno di Oudemans ci invita a operare una distinzione altrettanto necessaria. A costringerci a riflettere non è soltanto il mondo submicroscopico, perché già i fenomeni accessibili al semplice sguardo, visibili a occhio nudo, si dividono in due tipi diversi di apparenza ottica. Da un lato ci sono le strutture che possiamo certo percepire grazie al senso della vista, ma che non sono affatto conformate o colorate per essere viste. Il sasso per terra, la zolla, le nuvole, gli specchi d'acqua – tutto ciò, di per sé, non ha alcuna correlazione con l'occhio. Allo stesso modo, nessuno si sognerebbe di dire che la struttura del fegato, del cuore o di altri nostri organi interni faccia appello a occhi che la guardino! D'altro canto, però, ci sono strutture conformate o colorate in modo tale da “dover” attirare oppure, al contrario, da “poter” sviare l'occhio che le guarda. Prendiamo l'ala della farfalla **Occhio di pavone**: quando è dispiegata mostra un lato superiore “semantico”, fatto per attirare l'attenzione; quando è ripiegata esibisce invece un pattern criptico, fatto per dissimulare. In entrambi i casi abbiamo a che fare con “strutture visuali”, associate agli occhi di un osservatore in virtù di importanti caratteristiche formali e cromatiche della loro configurazione (figura 5.2).

minuscolo  
“occhio”? E  
vanno bene  
nella dida il  
nome italiano  
e quello latino  
(che non  
lo traduce  
esattamen-  
te)?



**Figura 5.2** Farfalla Aurora (*Euclyptus cardamines*). Nella raffigurazione con le ali dispiegate si vede a sinistra il lato superiore, a destra il lato inferiore; in quella in posizione di riposo (immagine a destra), il margine esterno dell'ala anteriore va ad associarsi al pattern mimetico dell'ala inferiore dispiegata.

Nel mondo degli esseri viventi la contrapposizione tra i fenomeni che sono strutturalmente indifferenti agli organi di senso e quelli che sono a essi strutturalmente associati è di fondamentale importanza. Nella nostra attività quotidiana, quindi, noi biologi dobbiamo distinguere anche concettualmente i due tipi di apparenza fenomenica. Indichiamo come apparenze *autentiche* le strutture e i processi specificamente indirizzati a un senso recettore, come apparenze *inautentiche*, invece, quelle indifferenti nei confronti degli organi di senso. Il criterio della distinzione consiste innanzitutto nella dimostrazione della presenza di strutture che esercitano un'azione "visuale", di proprietà dell'organismo, che hanno senso solo in relazione a occhi che le guardino. Il nostro studio si concentra in particolare sulle strutture ottiche, anche se ovviamente ci sono "apparenze autentiche" correlate ad altri organi di senso (come ad esempio quelle che esercitano effetti chimici o acustici). Nel corso della nostra indagine, comunque, dimostreremo come la nostra scelta sia ampiamente giustificata: fra tutte le apparenze autentiche, infatti, quelle ottiche occupano una posizione assolutamente speciale.

## IL CASO PERICLIMENE

Il contrasto fra apparenza autentica e inautentica emerge nella maniera più evidente nella diversa configurazione dell'esterno e dell'interno nell'organizzazione degli animali superiori.<sup>5</sup>

L'esterno è simmetrico (le asimmetrie sono rare e si adeguano alle restanti regole dell'organizzazione esterna); la pelle non è trasparente e risulta caratterizzata da colorazioni regolari di cui non c'è mai traccia nelle interiora. Le strutture principali mostrano una spiccata libertà formale e cromatica, e molte di esse sono conformate in guisa di strutture ottiche. L'interno obbedisce invece alle regole del metabolismo: ampliamento superficiale senza alcun riguardo per la simmetria, compressione degli organi nel minimo spazio, sfruttamento di ogni interstizio. Quanto più è elevato il grado di organizzazione di un gruppo animale, tanto più grande è il contrasto fra la disposizione interna e quella esterna.

5. Ho discusso estesamente questo aspetto in Portmann (1948).

Ma quella tra interno ed esterno è sempre l'opposizione giusta? Già l'esame di una penna d'uccello basta e avanza a metterci in guardia: sono soltanto le parti visibili del lato superiore a seguire le regole formali dell'"esterno", mentre la parte coperta e il lato inferiore, benché si trovino all'esterno, soggiacciono a regole di configurazione diverse.

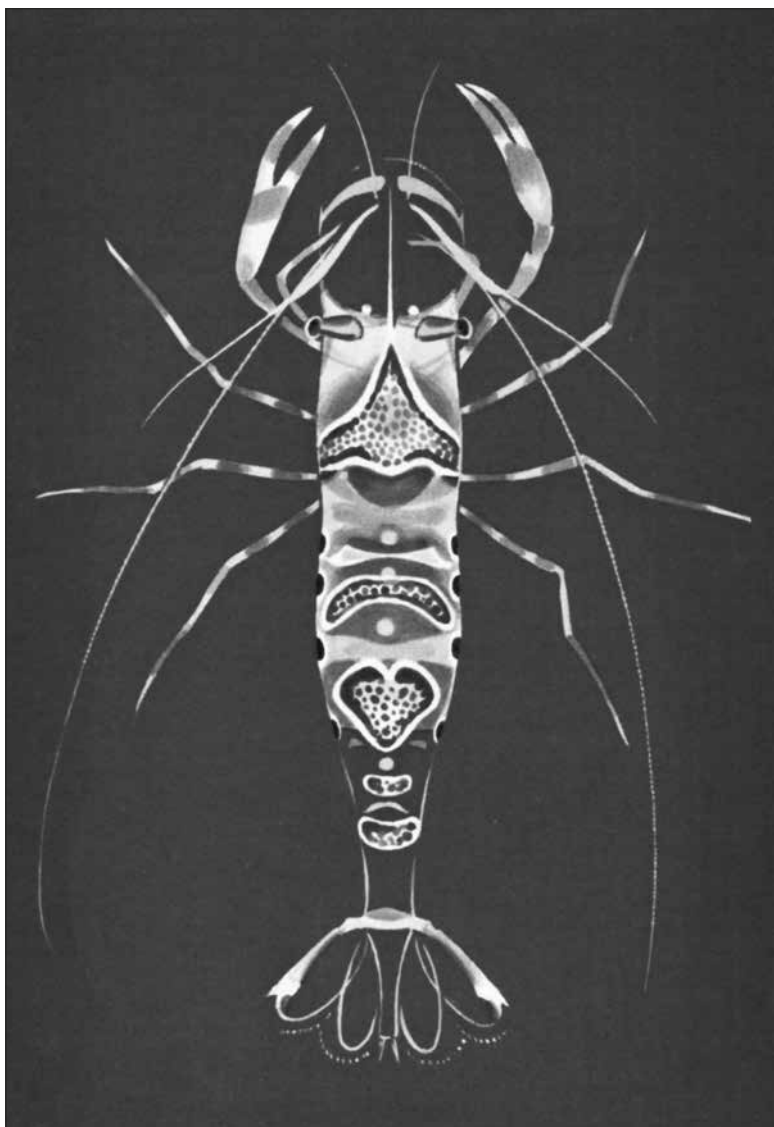
Al posto di "esterno" dovremmo quindi dire "ciò che è pienamente visibile"; al posto di "interno", "ciò che è celato". C'è una parte della forma animale che viene mostrata, un'altra che viene invece nascosta. Le penne offrono la dimostrazione di questo esibire e velare con stupefacenti finezze. Visibilità e nascondimento – sembra essere questa la coppia oppositiva corretta.

Soffermiamoci un istante ancora su tale specifica norma strutturale, prendendo come esempio Periclimene – non il figlio di Poseidone, bensì un genere di gamberetto che vive tra le praterie di zosteria del Mediterraneo e di altri mari caldi ed è chiamato così fin dal 1844.<sup>6</sup>

Questo crostaceo particolarmente bello, lungo dai due ai tre centimetri, è trasparente come il vetro, eccezion fatta per i pattern che ornano alcune porzioni della schiena e dei fianchi; per farsene un'idea, l'immagine vale più delle parole (figura 5.3). Tanto il disegno superficiale quanto i delicati anelli gialli e blu chiari delle zampe trasparenti accomunano Periclimene a molti altri gamberi. Particolarmente bello il pattern di *Periclimenes amethysteus*: su un fondo color crema spicca un violetto pallido che sui fianchi si trasforma in uno scuro blu ultramarino.

La cosa particolare, però, è che il pattern geometrico si estende all'interno, in profondità, alla base della cavità corporea, che spicca per il mosaico regolare del suo disegno colorato. Si badi bene: è il fondo dell'interno, non il lato inferiore del gambero! La potente muscolatura è trasparente come il vetro, e lo stesso vale per l'intestino, di modo che la base della cavità corporea risulta accessibile allo sguardo dall'alto. Questa superficie aperta allo sguardo presenta un pattern cromatico che corrisponde al disegno dorsale ed è caratterizzato dalla massima regolarità – una regolarità che non ritroviamo mai quando l'interno del corpo è celato. Questo disegno interno non viene mai descritto con precisione, e non è

6. Costa (1844). [NdT]

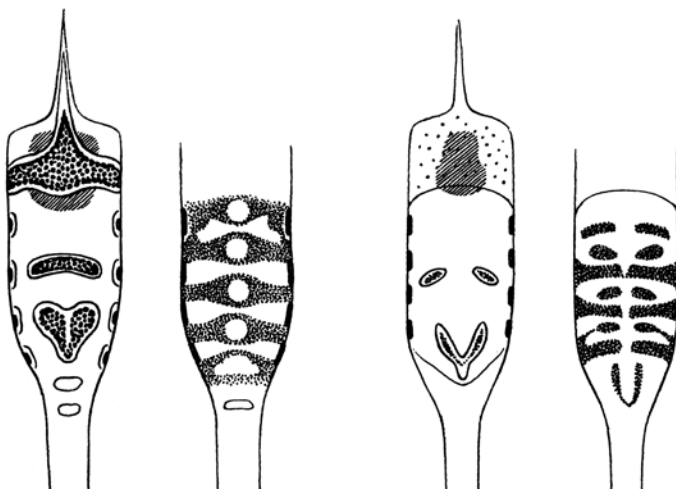


un caso: lo si può vedere, infatti, solo negli animali vivi, perché i metodi di conservazione abituali eliminano immediatamente ogni traccia della trasparenza dei muscoli corporei. Il pattern interno è così appariscente solo negli esemplari femmine, mentre nei maschi la stessa zona presenta una decorazione assai modesta, benché regolare (figure 5.4 e 5.5).

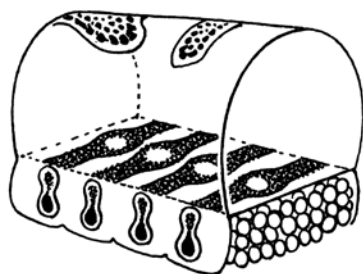
Stando alla mia esperienza diretta, il pattern interno, così come il disegno dorsale, varia da specie a specie. Nel caso del piumaggio degli uccelli è solo la parte visibile delle penne a mostrare tratti del pattern, anche se la penna nel suo insieme appartiene all'esterno; nel caso del gambero *Periclimene* accade invece il contrario, perché anche la base della cavità corporea esibisce pattern tipici dell'esterno, benché la si debba ascrivere alla struttura interna. Sono la visibilità o il nascondimento a determinare le regole strutturali – il visibile viene elaborato come struttura ottica.

L'estensione dell'ambito d'azione dell'organizzazione esterna che si osserva in *Periclimene* e va di pari passo con la sua trasparenza pone subito una questione: che ruolo attribuire a questa appariscente modellizzazione dell'interno del corpo femminile?

**Figura 5.3** *Periclimenes amethysteus*. Antoine Risso di Nizza nel 1826 e Oronzo Gabriele Costa di Napoli nel 1844 furono i primi a descrivere il *Periclimenes*, soffermandosi accuratamente sui motivi cromatici della parte superiore e dei fianchi. Chi ha la possibilità di osservare questi bei crostacei da vivi ne ricava l'impressione che la pregnanza del pattern cromatico sia il più vistoso tratto distintivo delle specie – vistoso quanto il contrasto fra l'apparenza fenomenica del leone e quella della tigre. Ciò nonostante, si sviluppò in seguito una diatriba sull'opportunità o meno di considerare le due forme che vivono nel Mediterraneo come due vere e proprie "specie", cosa che ci ricorda una difficoltà che la ricerca deve fronteggiare: tutto lo splendore della colorazione scompare dopo la morte dell'organismo, e le nostre tecniche di conservazione causano il dissolvimento del pattern. Come lo scheletro ci rivela il contrasto fra leoni e tigri solo attraverso differenze di proporzione difficili da individuare, allo stesso modo anche l'illustrazione delle caratteristiche specifiche dei gamberetti si dimostra difficoltosa. Da vivo, però, il *Periclimenes amethysteus* sfoggia un abito che non può venir confuso con quello del *Periclimenes scriptus*, essendo contraddistinto da punti purpurei che si stagliano su un fondo avorio e si coagulano, al margine delle placche colorate, in un bordo scuro che fa spiccare il margine chiaro e produce un effetto meraviglioso. Una volta raggiunta l'età adulta, sui fianchi di ciascun segmento si sviluppano ulteriori pattern, caratterizzati da un intenso blu ultramarino su fondo crema: è la testimonianza, prodotta nel linguaggio degli occhi, del raggiungimento della piena maturità. Passo dopo passo, muta dopo muta, il pattern prende forma, partendo da inizi inappariscenti e arrivando a produrre quel sontuoso abito, caratteristico della specie, sfoggiato dalle femmine di *Periclimenes* durante la primavera e il primo periodo estivo.



**Figura 5.4** Il pattern del *Periclimenes*. A destra, *Periclimenes scriptus*; a sinistra, *Periclimenes amethysteus*. Il pattern sulla superficie e quello sul fondo sono raffigurati separatamente.



**Figura 5.5** Schema della distribuzione del pattern nel *Periclimenes amethysteus*. Il lato inferiore accoglie le uova nello spazio di cova.

Risposte certe non **ve ne** sono: posso soltanto dire, basandomi sull'osservazione di *Periclimenes* vivi, che questa base piatta rappresenta la copertura dello spazio di cova che accoglie le uova deposte e si forma all'esterno del corpo, sotto la superficie ventrale, per mezzo delle placche laterali.

L'osservazione del gambero trasparente dei prati di zosteria mediterranea ci conduce dunque a un'indagine più generale delle forme animali trasparenti.



La trasparenza è massima presso i celenterati e gli ctenofori, organismi semplici che possono presentare un rivestimento esterno e una massa gelatinosa completamente trasparenti. Qui la simmetria degli organi interni (intestino e ghiandole sessuali) corrisponde esattamente a quella della forma esterna. A un livello di organizzazione così semplice, le esigenze funzionali del metabolismo possono essere soddisfatte mantenendo un'organizzazione rigorosamente simmetrica grazie ad ampliamenti della superficie disposti simmetricamente. Molto spesso tali organi interni sono caratterizzati da un colore appariscente: giallo, marrone, rosso o nero. Qualunque sia il loro ruolo per il metabolismo, i pigmenti prendono parte all'apparenza fenomenica: per quanto riguarda l'apparenza stessa, dunque, in questo piano strutturale [*Bauplan*] i confini tra interno ed esterno non sono ancora stabiliti.

La possibilità della trasparenza è forse connessa – in maniera ancora tutta da chiarire – con l'assoluta unità della simmetria di un corpo animale? La comparsa di un'asimmetria interna come quella delle nostre viscere implicherebbe forse anche la necessità di coprire, di celare questi organi funzionali asimmetrici sotto una superficie corporea opaca?

La morfologia, finora, non si è occupata granché della trasparenza di certi animali acquatici. I biologi la constatacono e poi, nella maggior parte dei casi, si ingegnano per scovare una qualche associazione di ordine fisiologico che riconduca il fenomeno alla sfera degli adattamenti comprensibili. Tutti questi tentativi di spiegazione sono completamente insoddisfacenti, e la fisiologia ha fatto bene a scartarli. Le questioni sollevate dal gambero *Periclimene* e da altri organismi simili mettono capo a peculiari problemi di configurazione che non si risolvono facendo appello alle risposte che la fisiologia può offrire nel proprio ambito di validità. Cimentarsi con la particolare configurazione degli "animali di vetro" resta un compito ancora da assolvere.

Il caso del *Periclimene* pone dunque questioni morfologiche generali. Il piccolo gambero ha una struttura interna chiaramente bilaterale simile a quella delle meduse trasparenti, e conserva immutato questo piano fondamentale anche in età adulta! L'intestino resta un canale allungato, il fegato, il cuore e le ghiandole sessuali sono posizionati in maniera rigorosamente simmetrica.

Avanziamo un'ipotesi di lavoro: il mantenimento della rigoro-

sa simmetria bilaterale nel corpo dell'organismo adulto implica la possibilità della trasparenza.<sup>7</sup> Da questa prima ipotesi ne discende una seconda: qualora gli organi interni vadano incontro a uno sviluppo formale che non mette capo a una disposizione bilaterale, qualora diventino secondariamente asimmetrici, la trasparenza è esclusa. In questi casi le strutture cutanee diventano variamente opache. L'asimmetria secondaria può derivare da varie tipologie di ampliamento superficiale degli organi coinvolti nell'attività metabolica. Al livello superiore del metabolismo intensificato di ragni, insetti, molluschi e vertebrati, celare gli organi funzionali sotto una pelle opaca diventa un principio di configurazione tipico del gruppo di appartenenza.

Che la configurazione trasparente oppure opaca della superficie corporea abbia qualche funzione adattativa è questione che non ci riguarda, dal momento che la nostra indagine vuole soltanto evidenziare la necessità di uno studio della forma che approfondisca il fenomeno dell'apparenza "autentica" e i problemi connessi. Si tratta insomma di ammettere l'esistenza di regole strutturali del vivente che non sono immediatamente funzionali alla conservazione dell'individuo o della specie, e ciò nonostante risultano scientificamente constatabili. Volgiamo lo sguardo in questa direzione, e subito resteremo esterrefatti di fronte alla varietà di apparenze fenomeniche che ci si offrono.

Con il suo pattern interno conformato in base alle regole strutturali delle apparenze autentiche, Periclimene pone però anche un'altra questione: queste apparenze autentiche sono realmente conformate per degli occhi che le guardino?

## ORGANI DELL'APPARENZA

Per cogliere la peculiarità di quella separazione tra interno ed esterno che governa la configurazione di tutti gli organismi superiori, dobbiamo dare un'occhiata alle forme animali più semplici, in cui la divisione risulta meno accentuata. Prendiamo ad esempio le ninfee, gli anemoni di mare, le meduse e gli ctenofori, il cui

7. In uno studio specificamente dedicato alla trasparenza nei gradi di organizzazione superiori (Portmann, 1957a) ho evidenziato come la suddetta regola di configurazione valga anche per i gasteropodi d'alto mare, le seppie, le salpe ecc.

piano strutturale è caratterizzato da una perfetta corrispondenza tra interno ed esterno.

Accanto a un'assoluta trasparenza, però, queste forme animali mostrano anche i primi accenni di modellizzazione. La pelle è sede di particolari costellazioni cromatiche che compaiono in accordo con la simmetria complessiva e non sono affatto funzionali alla conservazione, ma in compenso possiedono proprietà che possono consentire particolari effetti visivi nell'ambito dell'esperienza vissuta ottica: simmetria dei contrasti cromatici, coerenza e pregnanza del pattern nel senso delle leggi gestaltiche. Tali colorazioni sono dunque "buone" forme, per dirla con i teorici della Gestalt: corrispondono alle apparenze "autentiche" (figura 5.6).

Sin dallo stadio dell'assoluta simmetria incontriamo quindi pattern cutanei caratteristici dell'apparenza autentica, pattern di cui dobbiamo cogliere lo specifico valore, senza svalutarli – come accade di frequente – considerandone la struttura come un effetto collaterale del metabolismo (Portmann, 1957b).

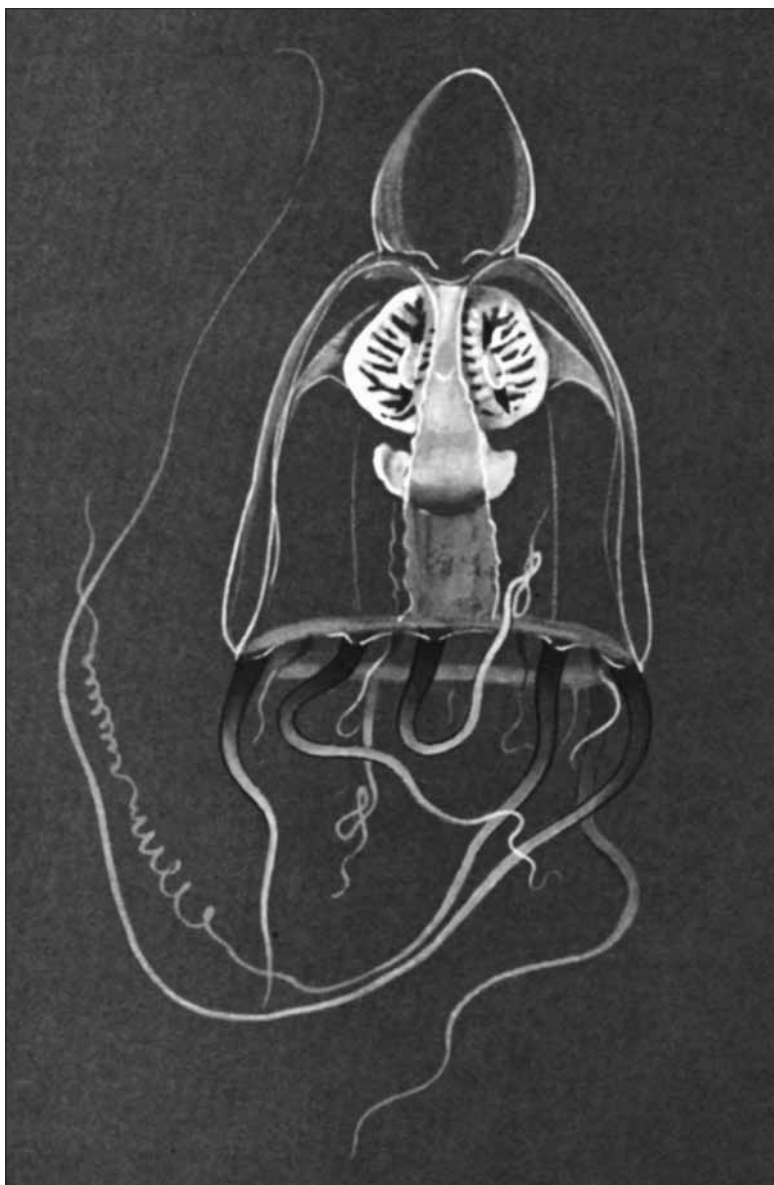
Studiando le varianti cromatiche del garofano di mare (*Metridium dianthus*), due zoologi inglesi, Fox e Pantin,<sup>8</sup> hanno ipotizzato "che i colori del *Metridium* siano in un certo senso 'privi di significato', e che le tinte vivaci degli anemoni, più che indicare un qualche adattamento funzionale, esprimano invece libertà rispetto alle limitazioni imposte dall'ambiente".<sup>9</sup> "Privi di significato": ecco un'espressione che rinvia a quella concezione troppo angusta del "significato" che predomina ogni qual volta il metabolismo sia considerato caratteristica suprema della vita e il senso di una formazione cromatica venga quindi ricercato in un qualche processo finalizzato alla conservazione. Noi vogliamo invece vedere il vivente in una prospettiva diversa – una prospettiva che farà anche emergere nuovi significati.

Il cambiamento prospettico è agevolato dal fatto che nemmeno i fautori della teoria della selezione pensano che la colorazione degli anemoni di mare svolga un'azione segnaletica o protettiva (figura 5.7).

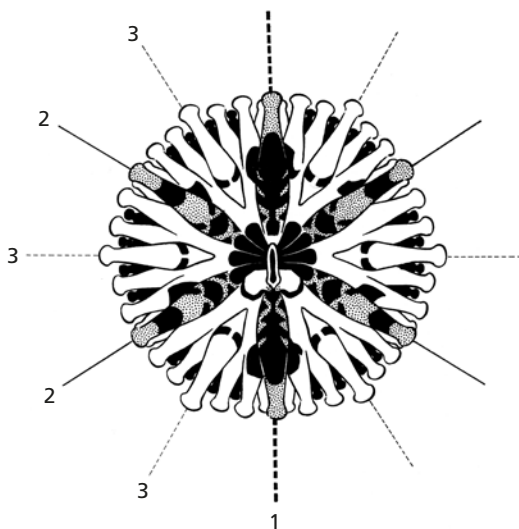
Il disco boccale della *Calliactis parasitica* offre un bell'esempio di questo pattern. Oltre a una disposizione rigorosamente radiale,

8. Il riferimento è a Fox, Pantin (1941). [NdT]

9. Cito da Stephenson (1947), p. 158.



**Figura 5.6** *Leuckartiara octona*. Il nome di questa medusa, molto diffusa nelle acque del Mediterraneo e dell'Atlantico, deriva da una combinazione piuttosto barbara: in precedenza il genere si chiamava *Tiara*, poiché nelle sue forme estreme assomiglia alla corona papale. Quando si rese necessaria una suddivisione del vecchio genere, la zoologia moderna aggiunse il nome dello zoologo tedesco Leuckart. La medusa trasparente, i cui organi sessuali brillano di un marrone dorato sul manubrio boccale, ci mostra l'assoluta unitarietà del piano strutturale delle forme di vita più semplici. Gli organi interni seguono sempre – anche negli esemplari adulti – le leggi di simmetria della forma esterna, mentre a livelli di organizzazione più elevati abbandonano l'originaria simmetria per rispondere alle esigenze di spazio e favorire un'intensificazione dell'attività metabolica. Le meduse non hanno testa, non possiedono una parte del corpo che funga da guida: la punta della *Tiara* è il polo anteriore di un corpo natante, mentre gli organi di senso sono posizionati sul bordo della campana e sul manubrio boccale all'interno della campana stessa. Gli animali privi di testa rappresentano ai nostri occhi forme semplici, ma ciò non significa che essi ci rivelino più facilmente il mistero del regno animale. Al contrario: comprendiamo molti aspetti dell'organizzazione superiore degli "animali provvisti di testa" perché la loro struttura è simile alla nostra, mentre le meduse sono molto lontane da noi, estranee, e la loro semplicità tiene ben custodito il problema della vita. L'esistenza di questi esseri trasparenti è particolarmente singolare, poiché essi appaiono anche sotto altra forma, come polipi: la medusa, tramite ovociti, genera il polipo, e questo, tramite un processo di gemmazione simile a quello delle piante, genera a sua volta meduse. E noi, esseri umani, possiamo immaginarci di generare una forma diversa da quella umana, una forma che generi a sua volta la nostra?



**Figura 5.7** Piani di simmetria della *Calliactis*, un anemone di mare (da T.A. Stephenson). Il numero 1 è l'asse della struttura bilaterale, mentre il 2 e il 3 sono assi subordinati. Il disegno dei tentacoli si uniforma a queste regole di simmetria. Lo studio accurato della corona tentacolare rivela una gerarchizzazione dei tentacoli molto complessa.

le corone tentacolari esibiscono un disegno gerarchizzato che conferisce uno specifico rango a un primo, a un secondo e a un terzo ordine di tentacoli, mettendo in particolare evidenza, grazie a una decorazione più ricca, i due tentacoli della zona orale. La gerarchizzazione del pattern genera, a partire dalla disposizione radiale dei tentacoli, una simmetria bilaterale, facendo così apparire, nel linguaggio delle forme e dei colori, un tratto essenziale che caratterizza anche l'invisibile struttura interna degli anemoni di mare.

L'immagine offerta dalla corona di tentacoli dev'essere considerata come il prodotto di processi particolari, così inseriti nel patrimonio ereditario a partire dalla formazione dell'ovocita da far sorgere un pattern dotato di un'impronta specifica.

Stando alla nostra concezione, nell'organismo operano processi strutturali molto complessi che risultano inutili – nel senso comune del termine – ai fini della conservazione pura e semplice. Sottolineiamo quindi che l'organismo deve anche *apparire*, deve *presentarsi* nella sua specificità.

Il dispiegamento di queste particolari strutture è riscontrabile ovunque domini una simmetria totale, in molti platelminti, crostacei e artropodi inferiori che vivono in libertà.

Gradi più elevati di organizzazione animale si raggiungono con il passaggio dalla totale simmetria interna ed esterna a forme in cui gli organi interni, nel corso dell'ontogenesi, rinunciano all'originaria simmetria in favore di un incremento prestazionale reso possibile da pieghe e circonvoluzioni oppure da una crescita polimerica nei processi di strobilazione.

Possiamo azzardare una conclusione: nei molluschi, negli insetti e nei cordati, l'evoluzione di questi tipi superiori, contraddistinti da un'intensificazione dell'attività metabolica, si verificò al livello di stadi formali in cui l'esterno appariva già variamente elaborato, in particolare per quanto riguarda la presenza di pattern cromatici. Lo sviluppo di pattern cutanei caratterizzati da pigmenti vistosamente contrastanti rientra tra le manifestazioni più precoci in cui si esprime la specificità di una forma animale.

Abbiamo insistito sull'idea che il patrimonio ereditario di una specie comprenda sistemi di processi chimici adibiti alla formazione dei pattern cutanei altrettanto complessi di quelli destinati alle operazioni metaboliche e ai sistemi funzionali adibiti alla conservazione. La ricchezza e la complessità di queste strutture sono

dimostrate dal fatto che alla formazione dei pattern concorrono non soltanto i pigmenti derivati da legami chimici e i loro presupposti biochimici, ma anche strutture che generano effetti cromatici sulla base di fenomeni fisici relativi all'azione della luce.

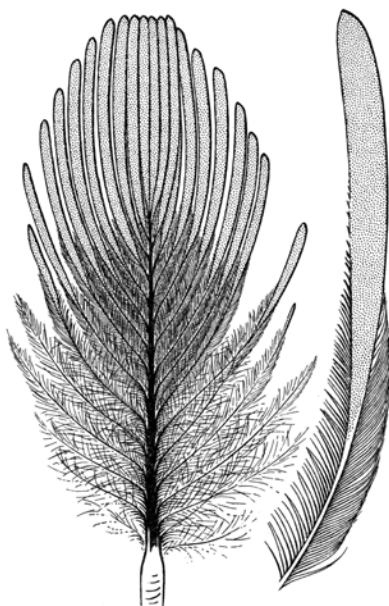
Il coinvolgimento dei colori strutturali attesta con particolare efficacia il valore specifico di ciò che è fatto per apparire. L'idea che i prodotti del metabolismo – o anche semplicemente i suoi “scarti” – finiscano fortuitamente nella pelle e acquisiscano un valore per la conservazione e un ruolo nel gioco della vita solo per via indiretta, tramite i processi di selezione – quest'idea, dicevo, può spingerci a credere di aver trovato una spiegazione semplice dei pattern. Quando però si scopre che nei raggruppamenti di pigmenti si inseriscono anche particolari strutture plasmatiche che tramite dispersione della luce producono ad esempio, in base all'effetto Tyndall,<sup>10</sup> un blu su fondo nero, quando queste zone di blu strutturale vengono incorniciate da sistemi anulari di pigmento bianco o giallo che intensificano l'effetto ottico, ecco emergere chiaramente la particolarità di tali formazioni, il fatto cioè che sono fatte per apparire. E quando le piume sulla testa di un uccello sono strutturate in modo da impedire (grazie alla disposizione delle loro parti più fini, le barbule) la riflessione uniforme che genera lucentezza, così che la testa possa beneficiare di un intenso rafforzamento dell'effetto cromatico grazie alla testura vellutata – ecco che abbiamo di nuovo sott'occhio il fatto evidente che questa complessa modificazione di una struttura cutanea è al servizio dell'apparenza. È giunto il momento di tessere l'elogio della folaga, il cui colore nero non lascia certo a bocca aperta. Ma osserviamolo più da vicino, questo uccello – ne vale la pena. Il piumaggio ha un colore grigio-nero uniforme che sul dorso acquista una brillantezza piuttosto modesta. Sulla testa, però, la struttura delle piume si trasforma in una testura vellutata; non è una modificazione del pigmento, bensì un complicato cambiamento strutturale a conferire alla testa un nero profondo che fa lo stesso effetto da qualunque posizione lo si osservi e accentua efficacemente due particolari: l'occhio rosso e la bianca placca cornea sulla fronte (da cui deriva l'appellativo di

10. Fenomeno che prende il nome dallo scienziato irlandese John Tyndall, che per primo descrisse l'effetto di diffusione della luce dovuto alla presenza, nei sistemi colloidali, nelle sospensioni o nelle emulsioni, di particelle di dimensioni comparabili a quelle delle lunghezze d'onda della luce incidente; vedi Tyndall (1862). [NdT]

ok? nel testo  
si parla della  
folaga

**Figura 5.8**

Piuma della testa di una *Reginetta azzurra* (America Centrale e Meridionale), di colore blu chiaro. A differenza di quanto si osserva nelle penne consuete, le barbule più fini retrocedono in favore di rachidi molto spessi, costituiti da una parte centrale nera e da un rivestimento che causa la dispersione dei raggi blu. Come tutte le strutture “ottiche”, anche questa è presente solo sulla parte visibile della piuma.



*Blässbuhn* [pollo sbiadito]). L'effetto di questa testa nerissima viene straordinariamente accentuato dalla testura vellutata (figura 5.8).

Fenomeni simili si verificano in centinaia di specie di uccelli. Chi ha osservato con attenzione le raffinate formazioni delle penne dei volatili o delle scaglie delle farfalle che generano un colore blu sa bene quanto sia complessa la strada che conduce alla meta del puro “apparire”, e sa anche che in quest’ambito abbiamo a che fare non con avvenimenti casuali ed effetti collaterali, ma con la formazione di organi che hanno la stessa importanza di quelli della respirazione, della circolazione sanguigna o della percezione: gli organi dell’apparenza. Comincia a farsi strada il termine “fanere”,<sup>11</sup> e una teoria delle apparenze autentiche – una fanerologia – sta diventando parte importante dello studio delle forme, della morfologia.

Per quanto riguarda la configurazione delle specie animali capaci di mimetizzarsi, non si può inquadrarla automaticamente nell’ambito dell’autopresentazione. Questo caso particolare meriterebbe quindi un’attenzione che nel contesto della nostra indagine non possiamo concedere; ci limitiamo ad alcuni punti. Innanzi-

11. Dal greco *phaneros*, “visibile, manifesto, palese”. [NdT]



tutto il fatto che anche i pattern mimetici mostrano una specificità tipica del gruppo di appartenenza. La cosa più importante, però, è che molte specie animali non dispongono soltanto di una livrea mimetica, ma anche di un vero e proprio pattern da parata, “fatto per essere ammirato” (farfalle e cavallette offrono innumerevoli esempi). Può capitare che il mimetismo sia associato a un sesso e la presentazione ottica della specie all’altro (è il caso di molti uccelli), oppure che la livrea camuffi l’animale e l’autopresentazione si renda invece assai vistosa in altri ambiti sensoriali, tramite il canto, la produzione di suoni o gli odori. Questa funzione suppletiva dei domini sensoriali pone alcuni interessanti problemi.

Ora però dobbiamo tornare di nuovo agli anemoni di mare, che ci offrono un aiuto importante per valutare correttamente le strutture che abbiamo indicato con il termine “fanere”.

Il fenomeno di Oudemans ci ha spinti a distinguere tra apparenze autentiche e inautentiche. Inizialmente questa differenziazione si basava sul criterio della struttura ottica, cioè sulla dimostrazione di una correlazione tra caratteristiche formali e organi recettori. Questa associazione mette capo a un sistema di riferimento facilmente comprensibile, motivo per cui anche le fanere, all’inizio, sono state interpretate semplicemente come organi connessi agli occhi e fatti per essere guardati, oppure come trasmissioni di odori o di suoni associate all’olfatto o all’udito. Si è sempre pensato in termini di correlazione tra gli organi sensoriali, intesi come apparecchi riceventi, e le fanere, considerate alla stregua di trasmettenti. E questa correlazione era ovviamente al servizio di una funzione di conservazione vitale: come segnale o strumento di mimetizzazione.

Dobbiamo giungere a una visione più ampia delle caratteristiche delle apparenze viventi. Gli anemoni di mare fanno al caso nostro: il loro pattern cromatico non è direttamente rivolto a un occhio che lo guardi, non è funzionale alla conservazione della vita. Questi animali non hanno occhi in grado di percepire immagini; occhi estranei – in particolare quelli dei predatori – possono certamente essere ingannati da una colorazione protettiva, o anche venir messi in guardia da colori appariscenti contro effetti urticanti già sperimentati in passato. Questi occhi, però, possono tutt’al più favorire genericamente, tramite processi selettivi, tale o talaltro effetto cromatico, ma non contribuiscono in alcun mo-

do al sorgere dei tratti caratteristici della specie, alla “specificità” configurazione del pattern, che poggia interamente su leggi strutturali embrionali e non è altro che il dispiegamento preordinato di caratteristiche fenomeniche.<sup>12</sup>

Compaiono caratteristiche fenomeniche della sfera ottica dotate di specifici contrassegni, senza che sia possibile associare questo particolare effetto a un occhio che lo colga e assegnargli un qualche ruolo nella conservazione dell’esistenza.

Ci troviamo di fronte a formazioni che ai nostri occhi presentano caratteristiche strutturali riconducibili alla sfera ottica, ma che nel contesto normale dell’esistenza di questi organismi non paiono svolgere alcun ruolo vitale né essere associate a un occhio che le guardi.

Dobbiamo quindi inquadrare le fanere in un orizzonte più ampio. Il campo delle “apparenze autentiche” non è riducibile a quello in cui si svolge il gioco tra caratteristiche formali e organi sensoriali degli animali superiori: le apparenze “autentiche” costituiscono un importante problema di una morfologia generale del vivente.

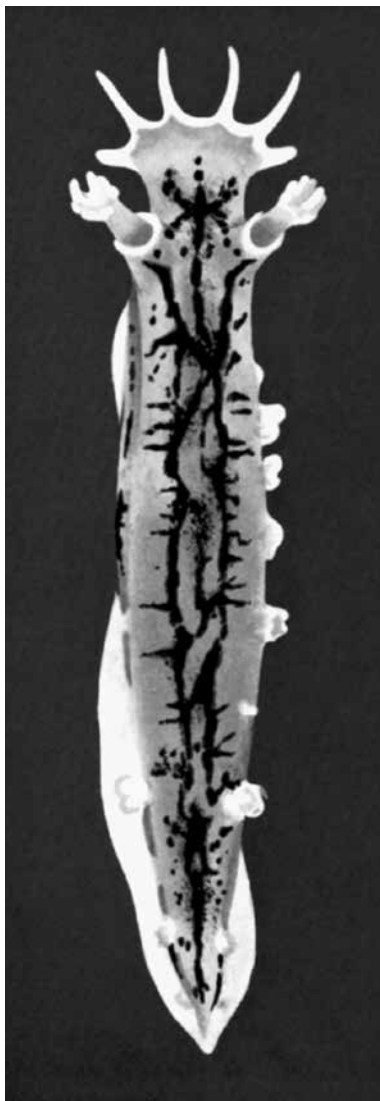
## LA CONCEZIONE DEL VIVENTE

Diamo un’occhiata alla ricchezza di forme appartenenti al gruppo di gasteropodi marini degli opistobranchi: saremo nuovamente ricondotti al decisivo punto di vista cui siamo già giunti grazie allo studio degli anemoni di mare.

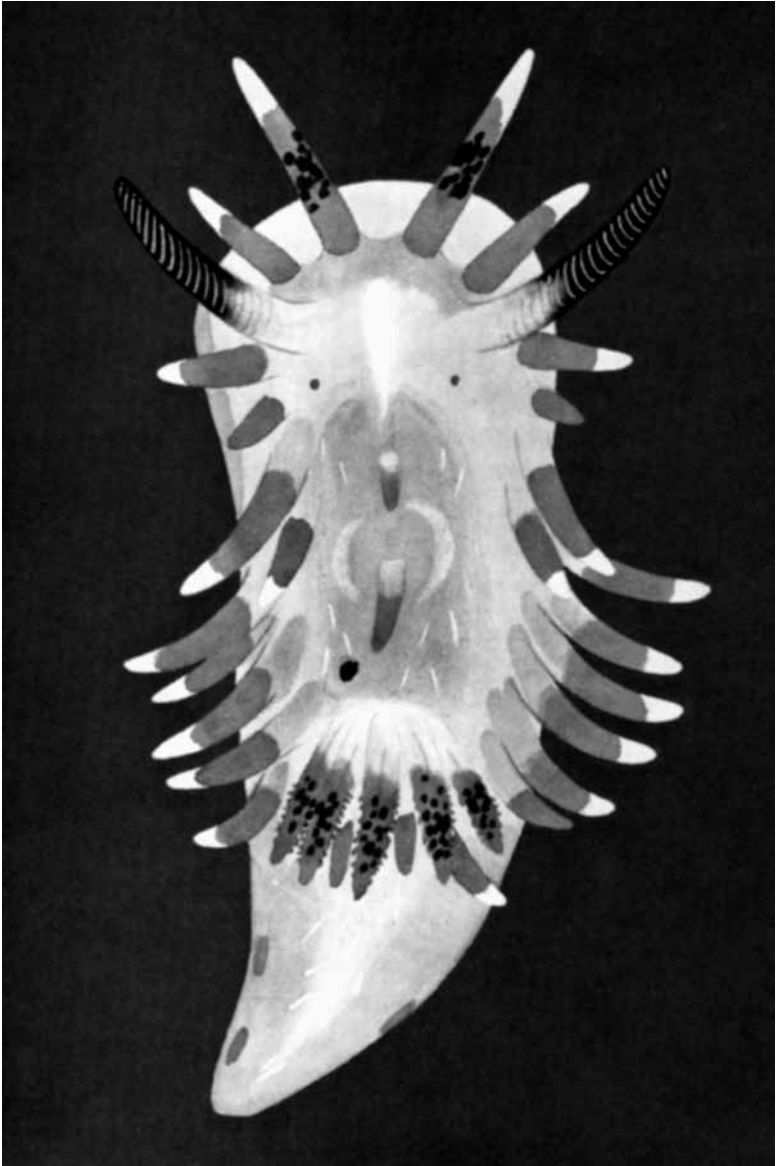
Questi opistobranchi – che devono il loro nome alla posizione delle branchie rispetto al cuore – rientrano fra gli animali che non dispongono di una visione di immagini formate: in nessun caso, quindi, possono accorgersi della specificità della loro configurazione. Eppure proprio questi gasteropodi formano uno dei gruppi di animali marini più ricchi di pattern cromatici ed elaborazioni formali. Le specie che più si allontanano dalla forma della lumaca che ci è familiare presentano una superficie dorsale priva di guscio che consente di esibire stupefacenti pattern contrastanti. Questo mera-

12. Sulle fondamentali differenze tra la formazione degli organi e la loro funzione (*formation e fonction*) vedi Ruyer (1958).

viglioso cromatismo si estende o direttamente sulla piatta superficie, oppure su appendici a forma di dita o di urne, le papille dorsali. Talvolta capita che la parete laterale si sollevi fino a formare delle specie di ali, esternamente molto colorate. Anche la testa con i tentacoli è sede di particolari modalità cromatiche (figure 5.9 e 5.10).



**Figura 5.9** *Tritonia gracilis*. Quando pensiamo ai gasteropodi ci viene subito in mente il guscio a spirale. Nel corso di mezzo miliardo di anni, però, questo antichissimo gruppo animale ha dato vita a una ricchezza di forme tale da costringerci ad affiancare nuove e insolite immagini a quelle cui siamo abituati. In particolare, il gruppo marino degli *Opisthobranchia* – così chiamati per via delle branchie posizionate dietro il cuore – ha prodotto numerose forme caratterizzate dall'assenza del guscio, assenza che ha permesso una nuova libertà nella configurazione esterna. Una volta disponibile, la superficie dorsale diventa il palcoscenico per formazioni di pattern di cui ci danno un'idea i caratteri "cinesi" delle specie del genere *Tritonia*. Questi organismi privi di guscio pongono al biologo l'arduo problema dell'origine e del significato dei pattern cromatici, che soppiantano le formazioni cutanee trasparenti non solo in quegli esseri che conducono la loro esistenza all'asciutto e hanno quindi bisogno di un coriaceo rivestimento protettivo, ma già in forme di vita semplici. Indagare le leggi di questa formazione di pattern fa parte dei problemi della morfologia. L'esemplare di *Tritonia* qui raffigurato appartiene a una delle tante, piccole specie che vivono nel Mediterraneo e hanno una lunghezza di poco superiore al centimetro. Nelle acque del Mediterraneo e dell'Atlantico c'è poi un'altra specie più grande, che arriva anche a venti centimetri. Questi gasteropodi marini raggiungono la maturità molto rapidamente, deponendo uova ben prima di esser cresciuti completamente. Quando parliamo di forme mature pensiamo subito a stadi adulti, ma i gasteropodi ci ricordano che esistono anche altri tipi di maturità.



Sui possibili ruoli di questi colori nel gioco della vita sappiamo ben poco. Se vi si vogliono attribuire funzioni utili alla conservazione, allora è certamente possibile chiamare in causa, per singoli gruppi, effetti mimetici; per quanto riguarda le molte colorazioni vivaci, però, dovrà trattarsi piuttosto di segnali di avvertimento, dato che alcuni di questi esseri variopinti immagazzinano all'interno delle papille dorsali le cellule urticanti dei polipi di cui si nutrono. Esaminiamo questo caso particolare. Si dirà che la colorazione funge da avvertimento, facendo leva su precedenti esperienze di effetti urticanti: questo effetto, però, può derivare da una generale "vistosità", e difficilmente favorirà la formazione del pattern specifico in tutta la sua particolarità. Si può pensare, ad esempio, che grazie all'esperienza i pesci apprendano a evitare gli eolidi o gli anemoni di mare, colorati in modo genericamente vistoso; si produce così una sorta di salvacondotto collettivo per gli organismi colorati in modo vistoso! Questo lasciapassare, però, non spiega come mai uno di questi animali appariscenti sviluppi un determinato pattern e un altro, invece, un pattern completamente diverso.

**Figura 5.10** *Okenia elegans*. Un tempo questo mollusco marino semitrasparente, caratterizzato da tentacoli rossi ed escrescenze giallo-oro, era chiamato anche *Idalia*, in riferimento a un personaggio della mitologia nordica. In ossequio alle regole del gioco scientifico, però, oggi lo si chiama con il nome con cui lo si descrisse per la prima volta e che gli fu attribuito in onore di Lorenz Oken, che molti conoscono per essere stato esponente della filosofia romantica della natura, ma soprattutto per aver sostenuto, come Goethe, la teoria della genesi del cranio dalla trasformazione delle vertebre. Fu il primo rettore dell'Università di Zurigo e professore di fama dal 1833 al 1851, come gli svizzeri forse ricorderanno. L'*Okenia*, però, vive nascosta tanto nel Mediterraneo quanto in acque oceaniche: vederla, per l'uomo, è molto difficile. Della sua vita sappiamo poco. Può raggiungere qualche centimetro di lunghezza, e in età adulta sfoggia una livrea caratterizzata da ampie zone di rosso scuro. Gli esemplari giovani, come quello della nostra illustrazione, non superano il centimetro e hanno solo qualche tratto distintivo appaiato di un colore rosso spento: sui tentacoli, sulle escrescenze più avanzate e sulle branchie. Come l'*Okenia*, molti altri gasteropodi del gruppo degli opistobranchi trascorrono la prima fase della giovinezza in alto mare, sotto forma di minuscole larve. Durante questo periodo hanno un piccolo guscio. Quando lo perdono, però, sviluppano le stesse, lunghe escrescenze dell'*Okenia*, spesso a forma di urne panciute, o di anfore slanciate, o di minuscole corna di cervo; come che sia, ogni specie ripete sempre questa medesima forma, basandosi sempre sulla propria legge particolare. La ricchezza di forme scoperta dai naturalisti nel corso del tempo offre una testimonianza di processi creativi a noi ignoti, suscitando questioni altrettanto numerose, benché di natura diversa, di quelle poste alla genetica dal fatto che ciascuna specie sia vincolata alle proprie regole strutturali.

Pur avendo un valore ai fini della conservazione, la selezione da un lato presuppone il pattern, dall'altro non offre alcuna risposta alle nostre domande: non spiega la peculiare disposizione gerarchica, il tratto specie-specifico degli innumerevoli pattern esibiti dagli opistobranchi.

Non vogliamo contestare gli effetti della selezione in rapporto all'eliminazione, alla conservazione e all'incrementazione di determinate caratteristiche dell'organizzazione vivente. Si tratta invece di riconoscere che in tal modo la questione dell'apparenza fenomenica, in tutta la sua autentica problematicità, non viene affatto toccata: la selezione presuppone le configurazioni che consideriamo apparenze autentiche, e non spiega né la loro origine né la specificità, il tratto specie-specifico della loro struttura. Dobbiamo cercare di inquadrare questi pattern nel contesto di un ordine vitale più ampio.

Le idee che ci siamo fatti della vita derivano originariamente dallo studio dell'esistenza di esseri che mostrano il rapportarsi al mondo da parte di un soggetto, di un centro di attività propria. Un modo di essere che è in grado di rapportarsi al mondo può essere definito "interiorità", indicando con questo concetto tutte le possibilità di attività relativamente autonoma e di relazione con l'ambiente circostante grazie alla mediazione dei sensi. La coscienza è soltanto un elemento possibile di questa interiorità celata. Wilhelm Roux (1915) aveva già rimarcato come l'interiorità sia lo stato particolare, la caratteristica essenziale dell'essere vivente. Roux la considera caratteristica generale di qualsivoglia forma di vita, purché di vita indubbiamente si tratti (ed è solo a partire da tali fenomeni, non da casi limite, che possiamo conoscere la vita). Anche alla pianta spetta dunque un'interiorità – e questo ci rammenta che non dobbiamo giudicare tale peculiarità difficilmente accessibile basandoci esclusivamente sulle manifestazioni più vistose degli animali superiori e di noi esseri umani.

Qualunque essere che si rapporti al mondo è contraddistinto anche dall'autopresentazione, caratteristica che finora è stata perlopiù misconosciuta. Le membra necessarie a rapportarsi al mondo, gli organi di un complesso unitario, sono configurati secondo una modalità specifica, tipica di un determinato gruppo: una modalità specifica che si esprime in strutture e comportamenti particolari e la cui peculiarità non può essere chiarita facendo ricor-

so soltanto alla mera conservazione dell'individuo e della specie. L'unica via per valutare adeguatamente il valore delle membra di un organismo è tener conto anche del ruolo che esse svolgono nell'autopresentazione della specie.

In quest'ottica acquistano nuova dignità innumerevoli caratteristiche degli esseri viventi finora trascurate e considerate alla stregua di aspetti secondari.

E se invece fossero proprio queste caratteristiche l'essenziale? Se gli esseri viventi non esistessero in vista del metabolismo, ma al contrario lo sfruttassero affinché la particolarità che si realizza nel rapporto con il mondo e nell'autopresentazione potesse sussistere per qualche tempo?

Ma torniamo alla gerarchia delle caratteristiche del vivente. Stando alla nostra prospettiva, i tratti su cui oggi maggiormente ci si concentra – metabolismo e conservazione della specie – retrocedono al rango di funzioni subordinate: il loro ruolo vitale non viene sminuito, ma posto al servizio di un'istanza più elevata. Il metabolismo e la conservazione della specie consentono la costituzione e la manifestazione di una miriade di esseri viventi differenti, permettendo loro di rapportarsi al mondo e autopresentarsi. Le funzioni conservative sono al servizio di un organismo da conservare, un organismo che è qualcosa di più della mera azione combinata delle operazioni finalizzate alla sua conservazione.

Lo studio dell'autopresentazione mette capo a una regola suprema: il valore di presentazione degli organi cresce man mano che si procede dall'interno verso l'esterno, giungendo al culmine in corrispondenza delle strutture periferiche. Molto spesso il passaggio dalle regole di configurazione dell'apparenza fenomenica esterna a quelle del funzionamento interno è assai repentino.

Le strutture periferiche, o meglio – tenendo conto di quanto detto a proposito degli organismi trasparenti – le formazioni dell'organismo potenzialmente accessibili a un recettore sensoriale, sono i luoghi in cui l'autopresentazione si manifesta più vistosamente.

Quella che abbiamo definito, nel corso della nostra esposizione, "apparenza autentica", è l'ambito in cui l'autopresentazione di una forma vivente trova la sua più significativa realizzazione.

Allo zoologo che approfondisce le particolarità della loro organizzazione, gli opistobranchi rivelano che qualunque sistema di organi, persino il più nascosto, contribuisce all'autopresentazione.

Al ricercatore che si concentra sui dettagli della loro struttura, i complicati tratti intestinali e gli ancor più aggrovigliati organi sessuali – strutture maschili e femminili all'interno di uno stesso animale – permettono di individuare particolarità specie-specifiche. Che contrasto, però, tra queste caratteristiche specifiche, non destinate ad apparire, e quelle che compaiono sulla superficie corporea, visibili al nostro occhio!

Da un lato il pacchetto di interiora compresse, raggomitolate e ripiegate: osservandone la struttura, soltanto una speciale preparazione e un'oculata ponderazione consentono di cogliere le caratteristiche di una determinata specie. Dall'altro, invece, forme e colori impressionanti e pattern fatti di linee esuberanti ma sottomesse a vincoli geometrici: osservandone la combinazione, non ci si può sottrarre all'idea che tali disposizioni siano frutto di una particolare organizzazione ereditaria e di un lavoro di edificazione cui spetta almeno lo stesso valore attribuito agli organi funzionali e ai sistemi adibiti alla conservazione; viene anzi da pensare che gli apparati funzionali, nel loro complesso, debbano impiegare risorse considerevoli nel mantenimento di queste strutture votate all'apparenza.<sup>13</sup>

Le “apparenze autentiche” sono i luoghi privilegiati dell'autopresentazione. Quanto più approfondiamo l'apparenza autentica delle forme viventi, tanto più ci rendiamo conto che all'autopresentazione concorrono anche quelle parti del complesso fenomenico che svolgono una funzione conservativa spesso assai importante. Osserviamo i mammiferi che si sollevano da terra grazie a lunghe estremità e hanno un capo innalzato (o comunque innalzabile) oltre la linea dorsale: la loro struttura può esser certo considerata un eccellente adattamento funzionale a determinate attività legate alla conservazione. Per un certo periodo di tempo i biologi hanno inquadrato la questione esclusivamente in quest'ottica, giungendo talora a grottesche esagerazioni. Tutte le peculiari caratteristiche di cui stiamo parlando, però, hanno anche un valore più ampio – il valore di una presentazione dotata di elevata forza espressiva e pregnanza; la distribuzione dei tratti ornamentali

13. Una ricerca più approfondita portata avanti dall'Istituto di Zoologia dell'Università di Basilea darà un'idea di quanto siano complessi i fattori che conferiscono agli opistobranchi il loro aspetto esteriore.



accrece ulteriormente l'importanza della singola caratteristica. I ruoli funzionali alla conservazione e l'autopresentazione non si escludono a vicenda, ma vengono anzi a trovarsi in una correlazione piuttosto armonica.

In una forma vivente, però, il fattore di gran lunga più generale è quello dell'autopresentazione; l'adattamento funzionale, la cui importanza non può certo essere sottovalutata, va a inquadarsi nella cornice più ampia dell'autopresentazione.

Abbiamo rimarcato più volte il fatto che le apparenze autentiche esibiscono le loro specifiche configurazioni anche quando non hanno alcuna funzione conservativa, e addirittura quando non possono essere percepite dai sensi. Se le apparenze autentiche sono essenzialmente un'autopresentazione, allora esse precedono le funzioni conservative, sono possibili – sotto il profilo evolutivo – prima di queste e occupano un posto superiore nella scala di valori della morfologia. Tra gli esseri viventi a noi noti, l'unico a vederle con i propri occhi è l'uomo, che le rielabora con il proprio spirito. È solo in seconda battuta e in presenza di un'organizzazione superiore che questi organi dell'autopresentazione destinati all'apparenza possono mettersi al servizio delle funzioni di conservazione, assumendo un ruolo nel gioco della vita dell'individuo e della specie.

Questa gerarchia di valori richiede una peculiare morfologia, che deve fornire la cornice e il fondamento di una comprensione scientifica delle forme viventi. Diversamente da quanto si diceva un tempo, la morfologia non rappresenta ciò che non è stato ancora compreso in termini fisiologici; essa procede invece di pari passo con questo genere di comprensione, rivolgendo però il proprio sguardo ad aspetti diversi da quelli presi in esame dalla fisiologia.

Una volta riconosciuto il significato dell'autopresentazione, si rende necessario procedere a un'analisi delle formazioni e delle strutture poste al suo servizio. Il lavoro analitico farà anche ricorso a tutte le metodologie messe in campo dai fisiologi per esplorare le funzioni degli organi. Il peculiare valore del lavoro morfologico, però, emergerà soltanto quando si cercherà di inquadrarne i risultati all'interno di un sistema di riferimento. L'interpretazione che ne deriverà, infatti, non si concentrerà sulle funzioni di conservazione (di cui pure terrà conto), bensì sulle leggi specifiche dell'autopresentazione, il cui studio rappresenta il compito principale dell'autentica morfologia.

---

**LE APPARENZE FENOMENICHE NEL CAMPO DELLA LUCE**

Assistiamo da spettatori estranei allo spettacolo delle forme e dei colori degli esseri viventi, di strutture che vanno al di là di quanto sarebbe necessario per la pura e semplice conservazione dell'esistenza. Abbiamo a che fare con innumerevoli trasmissioni ottiche inviate "nell'etere" senza alcuna meta. Abbiamo a che fare con l'autopresentazione, che non è destinata ad alcun senso ricettivo ma semplicemente "appare". L'autopresentazione in ambito ottico pone il biologo di fronte a una situazione limite, costringendolo a prendere atto di caratteristiche che sotto il profilo strutturale rientrano nell'ambito dell'apparenza autentica, e tuttavia devono essere dette "prive di funzione", intendendo "funzione" nel senso che l'analisi fisiologica attribuisce al termine. La biologia deve quindi ampliare la propria concezione del vivente, spesso ridotta al circuito funzionale della conservazione della specie e dell'individuo.

Un orizzonte più ampio consente di abbracciare anche ciò che è privo di funzione, ciò che pertiene all'ambito della luce – l'"apparire alla luce", insomma. Gli studi di fisica dedicati alle particelle e ai processi elementari ci ricordano che l'ambito della luce, in cui le cose possono per principio "apparire" (nel senso originario del termine), pone anche al fisico sempre nuove domande.

Nel contesto delle azioni sensibili, la luce rappresenta una sfera particolare. Le ricerche che approfondiranno le reciproche connessioni tra luce e vita dovranno quindi mettere in maggior risalto questa specificità della natura elementare degli effetti luminosi, differenziandola da altre azioni sensibili che poggiano su effetti molecolari. Spetterà poi alla fisiologia dei sensi chiarire ulteriormente quali organi di senso siano riconducibili, come gli occhi, alla particolare azione di processi elementari.

Abbiamo assodato che quando ci occupiamo, nell'orizzonte più ampio possibile, della correlazione tra vita e luce, veniamo a trovarci in una situazione limite. Molti programmi di ricerca biologica si guarderanno bene dall'addentrarsi in questa zona, preferendo porsi obiettivi assai più circoscritti.

Se però non vuole limitarsi a una comprensione parziale che si riduca ad approfondire singole funzioni, chi studia le forme viventi dovrà adottare uno sguardo panoramico che abbracci l'orizzon-

te più ampio, varcando i confini entro i quali le tesi sulle caratteristiche formali avanzate dalla fisiologia e dalla genetica hanno il loro valore esplicativo.

In quanto vettori fondamentali dell'autopresentazione delle forme viventi, le apparenze autentiche pongono alla biologia problemi particolari. Prima di mettersi ad associare singole parti a determinate funzioni, la morfologia deve cercare di cogliere nella loro globalità le caratteristiche dell'apparenza fenomenica tipiche del gruppo. Essa indagherà le leggi della simmetria e della proporzione delle parti nel quadro complessivo, nonché la differenziazione formale tra interno ed esterno che caratterizza le organizzazioni superiori; analizzerà le formazioni di pattern in relazione alle peculiarità tanto specifiche quanto tipiche di un gruppo – e tutto ciò prima di isolare una certa porzione della forma in quanto “funzionalmente determinata”. Questa indagine morfologica consentirà di circoscrivere l'ambito di validità di altre modalità di ricerca e di stabilire, in fasi di lavoro successive, ciò che è comprensibile in chiave funzionale, nonché i fattori genetici delle caratteristiche formali.

Torniamo ora, ancora una volta, al Periclimene e agli opistobranchi. In certi casi può essere che colori e pattern prendano parte al gioco serio della vita, permettendo a un animale di spaventare i predatori o di sottrarsi alla loro vista mimetizzandosi con l'ambiente. Per quanto concerne gli opistobranchi, una funzione segnaletica per i conspecifici è certamente da escludere, dato che gli occhi di questi gasteropodi non trasmettono immagini delle cose circostanti.

Quali che possano essere, nel nostro caso, i ruoli funzionali all'esistenza, essi non spiegheranno mai la particolarità dell'apparenza fenomenica, la peculiare disposizione del pattern e i contrasti cromatici specie-specifici. Eppure, anche queste strutture seguono regole precise, regole che entro certi limiti siamo in grado di riconoscere. Il genere Periclimene è contraddistinto da pattern di forma ben determinata, da un tema che le singole specie variano secondo un ordine conforme a leggi. Come nell'attività artistica di produzione delle forme il vissuto inconscio si riconnette in vario modo ad aspetti del mondo razionale, così nell'apparenza degli esseri viventi gli adattamenti alle funzioni di conservazione sono intrecciati all'opera ben più ampia dell'autopresentazione.

---

Il pattern del trasparente Periclimene e i multiformi disegni degli opistobranchi non sono ornamenti sovrapposti a una forma teleologicamente orientata. Essi non sono ornamenti, esattamente come non sono decorazioni parietali le rigorose linee e superfici cromatiche di Piet Mondrian o i misteriosi geroglifici delle ultime opere di Paul Klee. Sono invece configurazioni formali in cui un plasma di struttura submicroscopica specifica si presenta nella sua peculiarità all'interno di un ordine di grandezza superiore. Quest'ordine di grandezza superiore è il regno in cui gli organismi sviluppano, in base a particolari leggi, elaborazioni formali destinate ad "apparire"; è l'ambito in cui all'autopresentazione ottica fa riscontro il prodigio della visione per immagini. Esaminare la specificità di quest'autopresentazione del vivente è il compito più importante di una morfologia generale.

PARTE SECONDA

EVO-DEVO E MORFOLOGIA  
L'ESTETICO NELLA NUOVA SINTESI  
DISCIPLINARE



---

## INTRODUZIONE

*Salvatore Tedesco*

[...] non sarà banale osservare che, ad esempio nel caso della nostra stessa specie, semplicemente *non ci sono abbastanza geni* per “determinare” il fenotipo nei modi semplicistici immaginati, fra gli altri, dalla maggior parte dei teorici di genetica del comportamento e psicologia evolutzionistica.

W. CALLEBAUT, G.B. MÜLLER, S.A. NEWMAN

### ORGANISMO E FORMA: DALLA SINTESI MODERNA ALLA MORFOLOGIA CONTEMPORANEA

Una metafora, quella del *fuoco*, e un modello teorico, l'*informazione*, sembrano dominare in lungo e in largo il pensiero novecentesco delle scienze della vita, col risultato di dissolvere il fragile equilibrio stabilito dalla morfologia goethiana fra la continua attività formativa (la *Gestaltung*, la *Bildung*), la forma intesa in quanto configurazione (*Gestalt*), e l'attività percettiva e interpretativa in cui *essa stessa* è continuamente implicata nel dar luogo a quell'unità della forma vivente che Weizsäcker (1940) mirerà a teorizzare, come si è visto, come unità dell'*atto biologico*. La grandiosa immagine proposta da Jakob von Uexküll del protoplasma come un mobile labirinto di migliaia di fornaci che incessantemente rifondono non solo le forme che esse producono, ma persino se stesse, così soltanto eternandosi *contro* la vicenda delle forme (Uexküll, 1930, pp. 15-17), è evidentemente funzionale all'interpretazione in termini semiotici dell'interazione fra gli organismi e i loro ambienti proposta dalla teoria dei *cerchi funzionali* nell'individuare lo scambio e la corrispondenza fra determinate *marce* percettive e operative degli oggetti e determinati *recettori* ed *effettori* dei soggetti biologici.



vedi p. 134

Spento il grande incendio del vitalismo, la stessa strategia funzionalista e informazionale è all'opera nelle parole di Richard Dawkins (1986, p. 502), che al cuore di ogni cosa vivente non trova più il fuoco e il calore, ma “un miliardo di caratteri discreti, digitali, incisi in tavolette di cristallo”, con riferimento alle sequenze del DNA, intese appunto come unità discrete d'informazione. Quel che sembra permanere, dallo Uexküll feroce critico del darwinismo a Dawkins campione del darwinismo ortodosso, è proprio il primato dell'informazione e della funzione sulla forma, un primato che conduce tanto a dissolvere l'*individualità formata* dell'organismo, che diviene ormai solo statisticamente rilevante come portatore di determinate quantità d'informazione, quanto a decretare l'eclisse della morfologia (Riedl, 2006) come modello disciplinare per le scienze biologiche.

Se è vero che l'incontro fra l'estetica e le scienze della vita non può che aver luogo nel costituirsi di una nuova *sintesi disciplinare* (nell'accezione illustrata da Love [2003], che si leggerà in traduzione *infra*) che ha senso perseguire solo alla luce della teoria dell'evoluzione (Dobzhansky, 1973; Burian, 2005, pp. 103-120; Griffiths, 2009), è però altrettanto vero che il dibattito contemporaneo che interessa la teoria dell'evoluzione pone di fronte ad alternative metodologiche e operative di straordinario interesse filosofico e anche specificamente estetico. Il *mainstream* dell'evoluzionismo novecentesco, cioè la cosiddetta *sintesi moderna* che ha congiunto insieme la prospettiva darwiniana con la genetica mendeliana, riformula e cristallizza complessivamente la proposta teorica darwiniana nei termini di una *genetica delle popolazioni* fondata sulla distribuzione statistica di determinate frequenze alleliche in una determinata popolazione, sui meccanismi di variazione e di risposta adattativa alla pressione della selezione naturale che ne risultano a livello del genotipo, e sulla loro “traduzione” nel fenotipo. In un processo di questo tipo l'organismo nella sua individualità non ha semplicemente alcuno spazio, né tantomeno se ne offre uno alla comprensione dell'interazione e della reciprocità con l'ambiente, mentre dominano i riferimenti alla funzione adattativa e all'informazione codificata nel DNA.

E tuttavia, negli ultimi decenni – spesso facendo leva sull'originario pluralismo interpretativo di Darwin – sono emersi in modo assai netto tanto i limiti di un programma unilateralmente centra-



to sulla relazione fra *selezione* e *adattamento* (Gould, Lewontin, 1979; Gould, 1983, 2002; Pievani, 2012, 2013), quanto le insufficienze di un modello fondato sulla *quantità d'informazione*. Un modello, sia detto per inciso, che l'evoluzionismo contemporaneo sta profondamente ripensando nei suoi fondamenti e nelle sue implicazioni (Riedl, 1975, pp. 20-49; Deacon, 2007, 2008).

Che si considerino le dinamiche proprie dello sviluppo dell'organismo o che ci si dedichi invece allo studio dell'evoluzione della storia della vita, emergono chiaramente l'incompletezza del quadro descrittivo che può essere fornito dalle informazioni codificate geneticamente (Callebaut et al., 2007, pp. 28-29) e la necessità di far ricorso a un quadro interpretativo assai più vario, un *approccio sistemico* (le cui origini sono delineate in Riedl, 2000, pp. 243-338) che trova nella realtà dell'organismo, e non da ultimo nella possibilità di fornirne una comprensione causale-meccanica, il riferimento ineliminabile. Si avvanza, in altre parole, l'esigenza di una considerazione capace di rendere conto della pluralità dei fattori causali in gioco, e in tal modo di teorizzare l'emergere di un livello di organizzazione qualitativamente nuovo; è quel che avverrà, anticipando i risultati che ancora dobbiamo illustrare, attraverso l'analisi dei meccanismi di sviluppo (ne parlerà soprattutto Müller, se ne veda la traduzione *infra*) e delle interazioni fisiche (Newman, 1995, anch'esso in traduzione *infra*; vedi inoltre, ad esempio, Newman, 1992, 2011) che la forma organica esprime.

Se l'oggetto d'indagine elettivo dell'evoluzionismo all'interno dell'interpretazione "tradizionale" fornitane dalla "sintesi moderna" era una considerazione quantitativa della variazione, ovvero della diffusione, dell'aumento di frequenza e mantenimento di determinate varianti favorite in una popolazione, il nuovo modello sistemico sarà in grado di fornirci una spiegazione causale della *generazione* di nuove forme e strutture, dunque di interrogarsi sull'*innovazione* evolutiva distinta dalla semplice variazione, e di intenderne le successive fasi di *fissazione* e *stabilizzazione* nelle forme viventi, nonché in ultimo di ripensarne e reinterpretarne la *variazione* (Callebaut et al., 2007, p. 25; Pigliucci, Müller, 2010, p. 13).

Gerd B. Müller ha messo in evidenza le conseguenze del nuovo approccio teorico parlando di uno spostamento di accento che,

nel nuovo approccio sistemico, permetterebbe di superare i limiti propri della “sintesi moderna”, specialmente in tre principali direzioni: in primo luogo, occorrerà ricordare che il modello tradizionale prevede una variazione continua e graduale nella distribuzione statistica di determinate caratteristiche dei fenomeni biologici, e dunque un tempo di svolgimento dei processi biologici qualitativamente indifferente, caratterizzato dall’accumulo quantitativo della variazione nel suo successo selettivo/adattativo. Già a partire dalle teorie di Gould e Eldredge (1977; ma già Eldredge, Gould, 1972; vedi anche Gould, 2002, pp. 927-1273) sui cosiddetti “equilibri punteggiati” si è invece iniziato a valorizzare un approccio differente, più attento al carattere qualitativo e discontinuo del tempo biologico (anche qui secondo un’intuizione che era già presente in Weizsäcker, 1942). È proprio del dinamismo dei sistemi biologici complessi il fatto di presentare forme di temporalità discontinue, se non addirittura una ancor più radicale discontinuità temporale negli stessi meccanismi in opera nella storia della vita (Newman, 2011).

Non meno importante è, in secondo luogo, il passaggio da una prospettiva *esternalista*, per intero concentrata sulla pressione della selezione naturale e sulla risposta adattativa degli organismi, a una concezione che si potrà definire *internalista*, in base alla quale sarà possibile teorizzare la reciprocità nella *coevoluzione* degli organismi e dei loro ambienti. In questo senso muove la teoria della *costruzione della nicchia*, formulata da Odling-Smee e colleghi (Odling-Smee et al., 2003, Odling-Smee, 2010), concepibile anzitutto come una modalità di *azione* propria degli organismi viventi, dagli esiti osservabili fortemente intuitivi, consistenti nel prendere energie e risorse dall’ambiente, emettere detriti, costruire artefatti, morire e consegnare il proprio stesso corpo all’ambiente, e così via. Anche a tale proposito, il lettore di queste pagine non mancherà di avvertire come la tradizione bioteoretica e l’evoluzionismo contemporaneo si trovino, per quanto certo da prospettive differenti, ad affrontare alcuni problemi comuni, estremamente produttivi.

Se per un verso, dunque, non si tratta in primo luogo di un processo semiotico/informazionale, ma eminentemente pragmatico/empirico, per l’altro non sarà nemmeno possibile ricondurne senz’altro il nocciolo teorico evolutivo alla logica funzionale della

selezione naturale. Infatti, è vero che l'ambiente agisce selettivamente sugli organismi nel senso descritto dalla teoria evolutiva standard, ma è anche vero che gli ambienti cambiano e coevolvono insieme con gli organismi: ne deriva il concetto fondamentale di "eredità ecologica" (Odling-Smee et al., 2003, pp. 12-16), che costituisce uno degli esiti più significativi della teorizzazione della costruzione della nicchia. All'andamento unidirezionale descritto dal modello tradizionale (pressione selettiva dell'ambiente sugli organismi – adattamento) e alla perfetta corrispondenza tra la "freccia" di una temporalità omogenea e monodirezionale e quella dell'eredità genetica si sostituiscono così un processo molteplice, che implica tanto la risposta degli organismi ai loro ambienti quanto l'attiva modificazione degli ambienti da parte degli organismi stessi (*ibidem*, p. 240), e un modello temporale differenziato, in cui per un verso alla pressione della selezione corrisponde il vero e proprio processo di rientro della *costruzione della nicchia*, per l'altro all'eredità genetica si affianca quella ecologica (*ibidem*, p. 14; sulla trasmissione culturale vedi gli schemi alle pp. 244-245).

Ma insieme a questa capacità di *feedback* nei confronti degli ambienti e della loro strutturazione possibile (*ibidem*, p. 2), la prospettiva internalista permette in senso più generale di comprendere le potenzialità generative *inerenti* all'organismo (Newman, Müller, 2006) e cioè, potremmo dire semplificando, quelle legate alle proprietà e alle interazioni fisiche (tema che riprenderemo), alle caratteristiche formali e ai meccanismi di sviluppo dell'organismo; così, osservano Pigliucci e Müller (2010, p. 13), "gli organismi stessi rappresentano i fattori determinanti della variazione e innovazione su cui potrà agire la selezione".

Alla luce di tutto ciò non sorprenderà dunque, in terzo luogo, che la nuova prospettiva di ricerca si caratterizzi per un superamento o piuttosto un rovesciamento del "gene-centrismo" precedente – pur così diffuso ancora, va detto, nella percezione che i grandi media hanno delle questioni biologiche. La centralità attribuita al livello genetico dalla "sintesi moderna", osservano Pigliucci e Müller (*ibidem*, p. 14), "scompare necessariamente in una concezione estesa che prevede fattori evolutivi multicausali che agiscono sulle proprietà dei sistemi organici, incluse le componenti ambientali, di sviluppo ed ereditarie non programmate

geneticamente”. In questo differente modello, dunque, il livello genetico assicura la “routinizzazione” delle interazioni determinatesi nei sistemi organici di sviluppo e fissa i tratti fenotipici posti in essere da componenti non preordinate geneticamente (*genes as followers*). Aggregati e tessuti cellulari assumono determinate forme non perché programmati a partire da un’*istruzione* geneticamente codificata, ma perché determinate proprietà fisiche, morfologiche, determinate meccaniche di sviluppo sono a essi *inerenti* (Callebaut et al., 2007, p. 57).

È da considerazioni del genere che trae origine quel *ritorno della forma* che, come il lettore di questo volume potrà seguire nella lucida argomentazione di Mandrioli e Portera, caratterizza la fase più produttiva della ricerca teorica contemporanea nelle scienze della vita. La forte ripresa della componente morfologica del progetto evuzionistico e, per il tramite di essa, la riconquista di un concetto biologico di organismo offrono infatti il vero terreno di lavoro del dibattito evuzionistico degli ultimi anni: quel che ci propongono gli attuali teorici della biologia evuzionistica dello sviluppo (evo-devo) e, in modo ancor più deciso, quanto si viene configurando come una nuova *sintesi estesa* evuzionistica (Pigliucci, Müller, 2010) si presentano come un fortissimo ritorno d’interesse per l’*organismo* nella sua individualità ovvero, al di fuori di ogni riduzione alla sola dimensione degli *adattamenti* funzionali, come interesse per un rinnovato approccio morfologico capace di teorizzare la molteplicità irriducibile delle dimensioni che concorrono e cooperano nel dar origine alla forma organica (Müller, Newman, 2003a) e alla sua interazione con la realtà – tanto quella “interna” dello stesso organismo, quanto le relazioni con l’ambiente fisico e biotico, sino alle implicazioni comportamentali e persino sociali, culturali, simboliche (Jablonka, Lamb, 2005; Odling-Smee et al., 2003, pp. 239-281).

Conseguenza immediata di questa rinnovata attenzione per l’organismo e per le potenzialità esplicative della morfologia è il superamento di una contrapposizione statica tra *forma* e *forza*, fra la forma organica e l’energetica delle forze naturali, una contrapposizione che – per quanto pervasiva nel pensiero biologico ed estetico novecentesco da Uexküll a Deleuze – potremo ormai riguardare come una sorta di grande errore prospettico. Se infatti, secondo il modello teorico predominante nel corso del Novecen-

to, alla riduzione del *fenotipo organizzato* a un insieme di misure oggetto di analisi quantitativa corrispondeva la valutazione statistica della variazione procurata dall'azione delle forze selettive, nel nuovo scenario di una morfologia evuzionistica diverrà possibile la costruzione di una teoria scientifica in grado di tematizzare, anche dal punto di vista lessicale, un sistema di differenze *qualitative* irriducibili alla mera variazione *quantitativa*. Dove però, appunto, l'elemento qualitativo andrà ritrovato nella concretezza dell'organismo formato, e non nella pressione delle forze operanti.

Il luogo teorico decisivo di ridefinizione della relazione tra forma e funzione sta però senza dubbio nella questione della *modularità dell'organismo*, questione costitutiva del pensiero evuzionistico in quanto tale, e oggi più che mai al centro della ricerca: se infatti l'organismo non fosse in qualche modo modulare, ma vi regnasse una completa interconnessione delle parti, l'evoluzione sarebbe addirittura impossibile – come nel fissismo di Georges Cuvier all'inizio dell'Ottocento (Schlosser, Wagner, 2004, p. 1); per converso è altrettanto rilevante osservare che se l'esistenza di *correlazioni* nelle modificazioni è stata già a suo tempo individuata con la massima chiarezza dallo stesso Darwin (1859, pp. 211-220), la ricerca degli ultimi decenni ha però riconosciuto proprio nei *vincoli* determinati dalle interconnessioni uno dei veicoli principali del cambiamento e dell'innovazione evolutiva.

Si riafferma così la specificità dei risultati teorici dell'attuale stagione del pensiero morfologico evuzionistico, che trova nell'elaborazione di un concetto qualitativo di morfospazio uno dei suoi punti di forza, nonché un risultato profondamente innovativo rispetto alle visioni funzionaliste e adattazioniste precedenti.

L'idea di fondo è piuttosto semplice: al di là della straordinaria varietà e relativa indipendenza dei livelli gerarchici organizzativi del vivente, dalla struttura del DNA alla morfologia anatomica, sino alle strutture del comportamento o persino all'organizzazione simbolica, si manifesta infatti una straordinaria regolarità fondata **sulla modularità** dello spazio teorico delle forme (o se si preferisce dei *caratteri*), il cui dispiegarsi manifesta una semplice regola operativa: “Produci le parti, ripetile, variabile” (Rasskin-Gutman, *infra*, p. 330). A questo insieme di regole corrisponde anzitutto l'organizzazione modulare delle forme in quanto tale, ovvero la “relativa autonomia” da intendere come “primato nell'intercon-



nessione” degli elementi di un determinato subsistema rispetto agli elementi a esso esterni (esempio: le dita di una mano hanno maggiori relazioni anatomiche e funzionali fra loro e con la mano stessa che con qualsiasi altro elemento dell’organismo). Ciò, tuttavia, implica immediatamente che il morfospazio non risulterà affatto qualitativamente indifferente, ma che, in effetti, proprio in ragione delle interconnessioni modulari (ad esempio, i sistemi di sviluppo degli organismi pluricellulari, i modelli di costruzione – pur dotati di grande plasticità – delle reti del sistema circolatorio o di quello nervoso e così via), alcuni *luoghi* dello spazio formale risultano fittamente frequentati, mentre altri rimangono deserti. Non parliamo dunque, evidentemente, solo di una distribuzione statistica-quantitativa, ma piuttosto di una caratterizzazione *qualitativa* dello spazio formale.

Qualcosa di simile aveva già concepito alla fine dell’Ottocento Francis Galton, immaginando il movimento della storia della vita come simile al ribaltarsi di un poliedro dall’una all’altra delle sue facce, piuttosto che al rotolare di una sfera (Gould, 1980a, p. 129).

In relazione a questa caratterizzazione qualitativa dello spazio di distribuzione delle forme, Diego Rasskin-Gutman (*infra*), una delle più interessanti figure dell’attuale progetto morfologico, allontanandosi dal tradizionale modello adattazionista del precedente dibattito evuzionistico, propone un concetto *formale* della funzione in quanto capacità di un determinato carattere di interagire con altri caratteri; se infatti evidentemente la modularità garantisce il nesso fra l’organizzazione morfologica e l’integrità funzionale di una determinata struttura organica, ciò implicherà la possibilità di comprendere la funzione in quanto “interazione senza elementi finalistici”. Si passa dunque da un concetto di funzione come *adattamento* a uno di funzione come *attività* all’interno di un sistema di interconnessioni (nello stesso senso, anche Love, 2007a). La centralità del riferimento alla forma, senz’altro anzi il primato della morfologia, non avviene dunque a scapito della funzione, ma permette piuttosto di porre in una luce più corretta tanto il concetto di forma quanto quello di funzione: “Credo”, aggiunge infatti Rasskin-Gutman (*infra*, p. 343), “che la modularità fornisca il nesso lungamente ricercato tra forma e funzione (dove la funzione è una particolare instanziazione che dipende dal punto di vista ambientale dall’abilità di una forma di interagire con altre forme)”.

Questa caratterizzazione qualitativa dell'elemento d'interconnessione funzionale, in quanto attività propria del sistema organico, trova la sua migliore espressione teorica nel concetto di *omologia*, uno dei capisaldi del pensiero morfologico da Goethe a Richard Owen, che gli diede la sua formulazione definitiva, sino all'evoluzionismo, e comporta una considerazione dell'*elemento* morfologico (Geoffroy de Saint-Hilaire, 1830, p. 9) nella sua *identità di carattere* a partire dal permanere della sua *Bedeutung*, della sua significazione sistemica essenziale, a prescindere da ogni modificazione della forma e della funzione (Owen, 1849, p. 2; per la discussione teorica contemporanea rinvio anzitutto a Müller, 2003a).

Potremmo così parlare, provando a raccogliere il senso di tutto il percorso compiuto, dell'*omologo* come dell'elemento strutturante della forma, come “attrattore del design morfologico” (*ibidem*, p. 64), principio di organizzazione immanente alla forma, e definire *omologia di funzione* (Love, 2007a) la modalità di relazione che si attiva (meglio: l'attività di interconnessione che si realizza) per il tramite dell'*abilità modulare* della forma di cui poc'anzi si è detto, della sua *propensione* a un'occupazione qualitativamente differenziata del morfospazio.

## LO SPAZIO E IL TEMPO DELLE FORME: INNOVAZIONE, QUALITÀ, CARATTERE

Ai risultati ottenuti a proposito dell'occupazione discontinua dello *spazio* delle forme, la ritrovata centralità dell'organismo e della forma nella comprensione della storia della vita promette di affiancare risultati altrettanto interessanti per quel che riguarda la questione – davvero assai composita – della *temporalità* dei processi biologici. Se assumiamo ancora una volta come nostro riferimento, per questo verso, la prospettiva del cosiddetto *evodevo*, la biologia evoluzionistica dello sviluppo e cioè l'incontro di – e la sintesi disciplinare fra – teoria dell'evoluzione e studio dello sviluppo degli organismi (vedi, ad esempio, Love, 2003, *infra*; vedi anche Minelli, 2007), riconosciuto il ruolo di apripista svolto anche a questo proposito da Stephen Jay Gould (1977), vedremo come i risultati più innovativi siano stati ottenuti attraverso un pieno ripensamento evoluzionistico della tradizione morfologica.

“L’ontogenesi è la breve e rapida ricapitolazione della filogenesi” o, ancora più concisamente, *l’ontogenesi ricapitola la filogenesi*. È ampiamente nota anche al di fuori del dibattito scientifico la soluzione che Ernst Haeckel (1866b, p. 300) aveva dato nell’Ottocento alla relazione fra evoluzione e sviluppo per il tramite di quella che egli definiva “la legge biogenetica fondamentale” – una soluzione mirante, nelle intenzioni di Haeckel, a fornire un’interpretazione prettamente meccanicistica dello sviluppo, secondo l’altra concisa formula che affermava che “la filogenesi è la causa meccanica dell’ontogenesi” (Haeckel, 1874, p. 7).

L’ontogenesi *crea* la filogenesi, ribattono oggi Werner Callebaut, Gerd Müller e Stuart Newman (2007, p. 25), citando quello che è probabilmente il più diffuso manuale di biologia dello sviluppo (Gilbert, 2003, p. 777); dunque, appunto, rovesciando la formula di Haeckel, l’ontogenesi è la causa meccanica dell’evoluzione, che per parte sua è da considerare in ultima analisi – come sosteneva l’altro grande evoluzionista eterodosso Richard Goldschmidt – il risultato dei cambiamenti ereditabili che hanno luogo nel corso dello sviluppo.

Per illustrare la creatività dei processi che possono prodursi nel corso dello sviluppo dell’organismo si è scelto di introdurre il lettore nel vivo dell’attività di laboratorio di Müller (1990, *infra*), nella sua vertiginosa rilettura della sperimentazione novecentesca sui meccanismi in opera nello sviluppo embrionale. Una rilettura per intero condotta alla luce di due principali concetti, quello di *soglia*, che introduce all’idea dei caratteri emergenti della forma, e quello di *eterocronia*, che guida all’individuazione degli *interfeni*, un concetto anch’esso esplicitamente tratto dalla lezione di Haeckel per il tramite di Rupert Riedl (1975, in particolare pp. 249-286; Haeckel, 1874, p. 11), il maestro di Müller e della morfologia evoluzionistica contemporanea. Dal momento che l’evoluzione opera su organismi biologici caratterizzati dall’interazione dinamica fra livelli assai diversificati dei sistemi di sviluppo, il cambiamento evolutivo di determinate strutture (questo sì ancora leggibile nel senso del “tradizionale” modello della selezione naturale) produrrà come conseguenze *secondarie* modificazioni riguardanti altre strutture; saranno in particolare le alterazioni nei tassi di sviluppo e nei tempi dei processi epigenetici (intendendo con epigenesi “la somma dei processi che determinano la trasformazione di



uno zigote in fenotipo adulto” [Müller, Newman, 2003a, p. 6]) a condurre all’originarsi di caratteri innovativi all’interno di piani corporei già esistenti.

Sono appunto le conseguenze delle *eterocronie* nei processi di sviluppo a suscitare in primo luogo l’attenzione di Müller, il quale, con una mossa volutamente provocatoria, riprende da Riedl la terminologia di Ernst Haeckel. Era proprio Riedl, del resto (1975, p. 252), a suggerire di prendere alla lettera Haeckel allo stesso modo in cui Schliemann – l’archeologo scopritore di Troia – ha preso alla lettera Omero. Lo “sfasamento cronologico” nei processi di sviluppo porta infatti al manifestarsi di “strutture ontogeneticamente transitorie” (appunto gli *interfenti*), nelle quali ora si ripresentano vere e proprie vestigia ricapitolatorie della storia della specie (secondo un processo che Haeckel, e qui Müller con lui, chiama appunto di *palingenesi*, “rinascita” come ripetizione), ora invece si mantengono (*cenogeneticamente*, nel senso di un adeguamento alle condizioni determinate dai modi dello sviluppo embrionale [Haeckel, 1874, pp. 9-10]; per una discussione dei termini di riferimento vedi Müller, 1990, *infra*) strutture proprie della vita embrionale, ora infine semplicemente hanno luogo formazioni che sono puri e semplici *effetti collaterali* delle nuove modalità di svolgimento dei processi di sviluppo. Rupert Riedl (1975, p. 314), riprendendo un’intuizione di Waddington (1939, p. 156), proponeva di considerare lo sviluppo un processo eminentemente epigenetico, contrapponendo ai concetti usuali di *genotipo* e *fenotipo* quello di *epigenotipo*, per riferirsi appunto ai caratteri dell’organismo che guidano lo sviluppo e in esso trovano espressione (“The set of organizers and organizing relations”, secondo la densa formulazione di Waddington, *ibidem*), ma non sono senz’altro riconducibili a un “programma” di tipo genetico.

In questo modo, la nuova morfologia evolucionistica sta iniziando a delineare un lessico teorico originale, straordinariamente ricco di indicazioni preziose per il discorso filosofico contemporaneo. Ci limitiamo anzitutto a ricordare brevemente due coppie concettuali, particolarmente significative per gli autori che qui si presentano, che abbiamo già incontrato in questo percorso. Se infatti l’evoluzionismo novecentesco trovava il proprio oggetto d’indagine principale nella *variazione* statistica *quantitativa*, la prospettiva di una “sintesi estesa” è invece particolarmente at-

Va bene  
2003a?

tenta a individuare l'*innovazione* causale-meccanica *qualitativa* (Müller, Newman, 2003a, p. 3). Nel momento stesso in cui si accresce il potenziale esplicativo del discorso evolucionistico, giungendo sino al punto di individuare le cause e i meccanismi del cambiamento (come appunto i lettori del saggio di Müller qui tradotto avranno modo di vedere), si assiste dunque a un duplice spostamento di accento: dalla semplice variazione quantitativa di qualcosa che già esiste (il collo della giraffa che diventa più lungo) all'originarsi di qualcosa che appare qualitativamente innovativo. La distinzione concettuale fra variazione e innovazione si accompagna così a quella ancora più significativa fra quantità e qualità; come afferma Müller (*infra*, p. 270), "la maggioranza delle novità insorge nella forma di effetti secondari epigenetici che si manifestano quando modificazioni quantitative dei processi di sviluppo raggiungono una soglia del sistema interessato"; abbiamo dunque, per il tramite degli effetti di soglia e per lo più nella forma di "balzi discontinui" rispetto agli stati precedenti degli organismi, una vera e propria transizione dalla quantità alla qualità, l'emergenza di un fenomeno qualitativamente nuovo, e insieme la possibilità di seguirne l'origine causale nella meccanica dello sviluppo (su questi problemi vedi anche Minelli, 2007, pp. 194-205).

Non meno interessante è poi la ripresa da parte del pensiero evolucionistico di una coppia concettuale nata nel cuore del dibattito della filosofia classica, fra Kant, Fichte e Schiller. Mi riferisco alla distinzione fra il *carattere*, qualitativamente connotato, e i differenti *stati* quantitativi in cui quel determinato carattere potrà venire a trovarsi. Si tratta di una distinzione importante, perché permette di dare spazio, all'interno di una prospettiva evolucionistica, a una descrizione morfologica dei *tipi*, una descrizione che riguarderà, evidentemente, non solo gli "organi" e le strutture anatomiche, ma tutta la molteplicità dei livelli descrittivi in cui si dipana l'unità profonda dell'organismo inteso come *atto biologico*, sino alle sfere funzionali, al comportamento e persino, in senso specifico, alle sfere del comportamento culturale, sociale, simbolico. Intesi in quest'ottica descrittiva, dunque, i tipi non verranno più considerati alla stregua di "essenze metafisiche" inutilizzabili in un discorso scientifico (così era ancora a giudizio di Mayr, 2004), proponendosi piuttosto, appunto nella polarità fra

---

carattere e stati, come uno strumento per la comprensione delle dinamiche della forma vivente, nel segno di quella relazione forte fra cosa e percezione che la tradizione morfologica riconosce nel termine *Gestalt*.

### LA FORMA E LA MATERIA: VINCOLI FISICI, ORDINE GRATUITO

Il ritorno della forma, la nuova centralità dell'organismo, in ultima analisi persino il senso stesso della nuova sintesi dell'evo-devo, sarebbero tuttavia poco più di un'increspatura sulle acque di un lago se, a conti fatti, la vicenda stessa delle forme, persino la logica che regola i meccanismi dello sviluppo, fossero riconducibili senza residuo all'esecuzione di ben determinati programmi genetici, eventualmente scanditi nella loro stessa successione da meccanismi genetici; se insomma il compito della ricerca contemporanea fosse semplicemente quello di aggiungere alla prospettiva classica di una genetica delle popolazioni una "nuova" genetica dello sviluppo.

Così, per limitarci a un solo esempio, nel fortunatissimo libro di Sean B. Carroll, *Infinite forme bellissime*, leggeremo senz'altro che "Il confronto fra geni dello sviluppo di specie diverse è divenuto una nuova disciplina che interfaccia embriologia e biologia evolutiva": cioè appunto la nuova scienza dell'evo-devo (Carroll, 2005, p. 10). Si tratta in effetti di una posizione fortemente attestata nella letteratura contemporanea, e altrettanto validamente messa in discussione sul piano storico e metodologico da Alan Love nel lavoro compreso in questa antologia.

Non è certo estranea a tale discussione, come rileva lo stesso Love, l'attenzione più avvertita che negli ultimi anni si è dedicata a una molteplicità di discipline capaci di apportare elementi teorici autonomi al nuovo progetto di sintesi, a partire appunto dalla morfologia, a seguire con gli studi paleontologici, gli studi di ecologia e in specie la teoria della costruzione della nicchia (di cui si è detto brevemente), sino al complessivo ripensamento del significato della *plasticità* morfologica dei fenotipi – ovvero la possibilità che a un unico genotipo corrispondano forme fenomeniche anche profondamente differenziate (vedi Pigliucci, 2001).

Alternative di metodo di portata tutt'altro che irrilevante per i nostri discorsi: se per un verso è abbastanza evidente la futilità di un'improbabile "gemestetica", per l'altro non sfuggiranno invece le aperture teoriche e storiografiche legate a una considerazione sistemica della relazione possibile fra discipline differenti. Un tema su cui ritorneremo in chiusura di queste note.

È tuttavia, la critica al possibile costituirsi di un *paradigma del programma genetico* (come lo chiamano Newman e Müller, 2006), e ancor più il riconoscimento teorico della peculiarità del contributo della morfologia e della sua capacità costruttiva per una nuova sintesi evuzionistica, trovano probabilmente la loro conferma più significativa nel momento in cui il discorso sulla forma e sull'organismo si fa pienamente carico, oltre che dei vincoli storici e dello sviluppo, di quelli *fisici* della forma e, in una parola, del riferimento alla *materia* e alle determinazioni e proprietà *generiche* (fisico-chimiche, meccaniche, elastiche) dei materiali biologici. Traendo probabilmente le conseguenze più radicali della messa in crisi del modello basato sulla supposta centralità del programma genetico, Newman e Müller (2000, p. 306) giungono ad affermare programmaticamente: "Con riferimento all'origine della morfologia, assumiamo che la natura fisica degli organismi viventi costituisca la loro più rilevante proprietà". Sarà appunto la *primitiva plasticità morfogenetica* a determinare la "capacità di evolvere" della forma.

Le proprietà fisiche dei materiali organici, argomenta Newman, sono paragonabili a quelle di materiali come la creta, la lava, la gomma o la gelatina, che il premio Nobel per la fisica Pierre-Gilles De Gennes (1992) ha definito *soft matter*; ciò significa che è possibile articolare una serie di "comportamenti standard" di tali materiali – partitamente presi in esame in alcuni fondamentali articoli da Newman e colleghi (vedi Newman, 1992, 1994, 2003b; Newman, Müller, 2006; Newman et al., 2006) – che danno luogo a microscopiche strutture le quali rivestono una straordinaria importanza nell'articolazione del materiale organico tanto degli organismi primordiali quanto delle prime fasi embrionali degli organismi attuali (lascio qui intenzionalmente sotto silenzio la questione dell'"evoluzione" degli stessi meccanismi evolutivi – peraltro centrale nella prospettiva di Newman, e vedi ancora Newman, 2011).

Sarà dunque possibile mostrare in che modo le caratteristiche morfologiche dei piani strutturali (*Baupläne*) degli organismi moderni siano emerse dalle proprietà fisiche degli aggregati primordiali. Alla complessità degli organismi viventi, dunque, si accompagnerebbe la possibilità di descrivere, e almeno in certa misura di *prevedere*, l'emergenza di tali caratteristiche morfologiche (Newman, 2003a). Assistiamo, in questo senso, a un poderoso sforzo di avvicinamento alla questione dell'origine stessa della vita e della forma organica, secondo una linea di pensiero per la quale esplicitamente Newman rinvia alle ricerche di Stuart Kauffman; la vita, il corso principale del suo stesso divenire e le sue forme apparirebbero allora come “destinate a manifestarsi non come un evento estremamente improbabile, ma come l'attesa realizzazione di un ordine naturale” (Kauffman, 1995, p. 35). *Order for free* (*ibidem*, p. 71): alla tradizionale metaforica “malthusiana” della competizione e della lotta per la sopravvivenza, questa prospettiva contrappone piuttosto l'immagine di un vivente da sempre *a casa nell'universo*.

## ETICA ED ESTETICA DELLA FORMA VIVENTE

Il registro teorico che sin qui abbiamo percorso è ovviamente parziale – si pensi solo alle potenzialità implicate dalla cosiddetta “ipotesi dell'endosimbionte” formulata da quella straordinaria figura che è stata Lynn Margulis (Portera, Mandrioli, *in stampa*; Margulis, 1998) – e le visioni in gioco non sono certo prive di alternative anche assai profonde, che vanno dalla valorizzazione del tema della contingenza evolutiva (Gould, 2002; Pievani, 2011) sino all'ordine spontaneo di Stuart Kauffman (“We the expected”: 1995, p. 47). Sul piano etico, il superamento del “gene-centrismo” comporta la messa in crisi del determinismo che aveva dominato il pensiero della sociobiologia e di Dawkins, e la contrapposizione alla visione del “gene egoista” di un rinnovato interesse per i comportamenti altruistici (Nowak, 2012), o appunto per una concezione *cooperativa* dell'individuo (Portera, Mandrioli, *in stampa*).

Se indubbiamente il tema dell'altruismo e delle sue origini è presente nella morfologia evuzionistica e consuona profondamente nelle corde della “sintesi estesa”, è però un'altra la parola

che ritroviamo al fondo di un'etica, e di un'estetica, della forma vivente: la parola "responsabilità". A giudizio di Rupert Riedl (ad esempio, Riedl, 1975, p. 111) il vincolo morfologico è *responsabilità* reciproca della forma e delle sue costituenti, e appunto nella forma di tale vincolo risiede la condizione di possibilità dell'evoluzione in quanto tale; considerazioni di questo genere hanno condotto lo stesso Riedl e molti dei suoi proseguitori a sviluppare un discorso di etica ambientale particolarmente attento (Riedl, 1973, 2001). Anche a questo proposito, si deve però soprattutto a Stuart Newman una serie di contributi teorici di grande portata e chiarezza, capaci di suscitare un ampio dibattito pubblico. È questo il caso dei numerosi interventi rivolti contro lo sfruttamento capitalistico delle biotecnologie e contro la commistione di una mistica "transumanista" e di ben concreti interessi economici, tanto nelle sperimentazioni concernenti la clonazione, quanto a proposito della possibilità di brevettare, e dunque privatizzare, materiali genetici (questioni già presenti in certo modo nel saggio tradotto *infra*, ma vedi anche Newman, 2000, 2003a, 2003c, 2010). È in questo ambito che si inserisce l'iniziativa condotta insieme con il sociologo Jeremy Rifkin, volta a brevettare una chimera umano-animale (Newman, 2002, 2006). L'obiettivo non era affatto la realizzazione di quell'*ibrido*, ma la denuncia e la rappresentazione drammatica delle contraddizioni legali, etiche, ideologiche, connesse alla ridefinizione biotecnologica dei confini fra umano, animale, artefatto.

Come ultimo tassello del nostro percorso, si pone la questione della relazione disciplinare fra il discorso biologico-evoluzionistico e quello estetico-morfologico: riprendendo un'interessante distinzione epistemologica proposta da Pieter Dullemeijer (1981), Alan Love (2003, *infra*) ha individuato due grandi modelli d'interazione possibile fra discipline differenti, che vanno dall'*integrazione disciplinare*, in cui le strutture di due discipline sono confrontate al fine di ottenere la nascita di una nuova struttura disciplinare unitaria nella quale le strutture costituenti per così dire si fondano insieme, alla *sintesi concettuale*, in cui invece ci si limita a indagare sulla rilevanza dei concetti di una disciplina per i fini propri dell'altra. Ebbene, argomenta Love, sarà possibile articolare l'ipotesi di una *sintesi disciplinare* che comporti sì quella presa di coscienza metodologica che determina la nascita di una nuova disciplina, ma senza che le discipline in essa sintetizzate si dissolvano nella nuo-

---

va struttura concettuale. Il percorso e le letture sin qui proposti ci hanno mostrato, riteniamo, le ragioni di un incontro non fortuito fra estetica e pensiero biologico, guidandoci verso una profonda interazione proficua per entrambi; verso l'idea, insomma, che la morfologia estetica evolutzionistica si configuri – nell'accezione qui espressa – come nuova *sintesi disciplinare*.

Ciò significa che l'estetica evolutzionistica dovrà guardarsi nel modo più accurato tanto dal rischio di dissolvere in un abbraccio confuso il patrimonio metodologico dell'estetica, quanto dalla mera individuazione, tutto sommato piuttosto sterile, di analogie concettuali con le scienze della vita. Questioni come la ridefinizione della relazione tra forma e funzione, l'unità dell'agire e dell'esperire dell'organismo biologico, il ruolo possibile della modularità, dell'innovazione qualitativa, il delinearsi di un lessico morfologico evolutzionistico mostrano che il configurarsi nel pensiero scientifico e filosofico contemporaneo della traccia di una morfologia estetica evolutzionistica offre, probabilmente, una strada percorribile.





---

## 6

### CONFINI CARNALI

LA COMMISTIONE DELLA CARNE  
NELLA TEORIA E NELLA PRATICA

*Stuart A. Newman*

Stuart Alan Newman (New York 1945) è professore di Anatomia e di Biologia cellulare al New York Medical College di Valhalla, NY (<http://www.nymc.edu/sanewman>). Formatosi presso la Columbia University e successivamente presso l'Università di Chicago, è stato *visiting professor* in alcune delle principali istituzioni universitarie del mondo, ed è fra i fondatori del Council for Responsible Genetics di Cambridge in Massachusetts. Da sempre, alla ricerca biologica, teorica e di laboratorio, indirizzata soprattutto verso lo studio della biologia dello sviluppo dei vertebrati, l'indagine sui meccanismi fisici della morfogenesi e quella sull'evoluzione dei meccanismi dello sviluppo, Newman unisce una particolare attenzione alle ricadute sociali e alle implicazioni politiche e culturali del discorso scientifico e delle opzioni della ricerca, pronunciandosi in modo assai netto in favore di una prospettiva materialistica e di un ripensamento di alcune tradizioni di stampo marxista. È curatore, insieme con Gerd B. Müller, del volume *Origination of Organismal Form* (2003) e del numero monografico del 2005 del *Journal of Experimental Zoology* dedicato ai rapporti fra "innovazione evolutiva" e "novità morfologica", coautore con G. Forgacs del volume *Biological Physics of the Developing Embryo* (2005), oltre ad aver contribuito ad alcune fra le principali altre imprese della ricerca filosofica nel campo della biologia teoretica degli ultimi anni, dal volume curato da M. Pigliucci e G.B. Müller, *Evolution. The Extended Synthesis* (2010), sino agli atti dell'importante convegno promosso dall'Università Gregoriana di Roma, "Biological evolution: Facts and theories" (Pontificio Istituto Biblico, 2011).

Esponente fra i più interessanti e radicali del pensiero biologico contemporaneo, Newman fonda la sua indagine sull'analisi delle proprietà fisiche degli organismi e sull'evoluzione – cioè appunto sulla modificazione nel corso della storia della vita – degli stessi meccanismi che presiedono all'evoluzione e allo sviluppo delle forme organiche. Newman

giunge in tal modo, in un'originale ripresa di alcuni temi che risalgono quantomeno a D'Arcy W. Thompson per un verso e alla dialettica della natura engelsiana per l'altro, a distinguere fra una fase della storia della vita anteriore e una posteriore alla routinizzazione dei meccanismi genetici in senso mendeliano, e a far valere all'interno di una rinnovata prospettiva darwiniana una serie di tematiche – come quelle saltazioniste, ortogenetiche e “lamarckiane” – tradizionalmente poste ai margini dell'ortodossia evolutzionistica. Il lavoro sulle proprietà fisiche e chimiche del materiale cellulare costituisce un poderoso sforzo di avvicinamento alla questione dell'origine stessa della vita e della forma organica, una riflessione in cui non a caso il lavoro di Newman si accosta, oltre che alla biologia teoretica “viennese” di Gerd B. Müller, alle altrettanto fortunate ricerche del Santa Fe Institute di Stuart Kauffman (Kauffman, 1993; Newman, 2003a). Chiave di volta della proposta di Newman, la considerazione degli organismi come “entità materiali piuttosto che [...] mere espressioni del loro contenuto genetico” (Newman, 2003a, p. 492). Gli aggregati cellulari che caratterizzano i tessuti organici sono paragonabili da un punto di vista fisico a materiali viscoelastici come la creta, la lava, la gomma o la gelatina, ovvero ciò che si è soliti definire *soft matter* (De Gennes, 1992); l'analisi del comportamento fisico di tali materiali permetterà, a giudizio di Newman, di suggerire in che modo le caratteristiche morfologiche dei *Baupläne* degli organismi moderni siano emerse dalle proprietà fisiche degli aggregati primordiali (Newman, 2003b). Se l'idea centrale che accomuna le ricerche di Newman a quelle di Müller da un punto di vista filosofico è senz'altro quella della contrapposizione fra l'innovazione qualitativa e la mera variazione quantitativa concepita dalla teoria standard del neodarwinismo, la peculiarità non secondaria dello statunitense sta nell'esplicito riferimento al carattere dialettico di tale differente prospettiva teorica.

La carne umana è sul menu della cultura. Il cannibalismo ha goduto di un trattamento simpatetico in alcuni film recenti che raccontano fatti avvenuti fra i venti<sup>1</sup> e i centocinquant'anni<sup>2</sup> fa, nei quali esso era stato l'ultima risorsa di gente comune in preda alla disperazione. Il cannibalismo è stato l'elemento che ha fatto da esca per il pubblico nella pellicola vincitrice del premio Oscar come miglior film nel 1992,<sup>3</sup> in cui esso costituiva il principio organizzativo del carattere di un genio malvagio di fantasia. Le vo-

1. *Alive – Sopravvissuti*, regia di Frank Marshall (Touchstone Pictures, 1992).

2. *The Donner Party*, regia di Ric Burns (Steeplechase Films, 1992).

3. *Il silenzio degli innocenti* (*The Silence of the Lambs*), regia di Jonathan Demme (Orion Pictures, 1991).

ci persistenti sul consumo cerimoniale del fegato e del cuore dei “nemici di classe”, avvenuto nei tardi anni Sessanta durante la Rivoluzione culturale in Cina, nella regione autonoma del Guanxi, inizialmente da parte dei più fanatici e in seguito da parte della gente comune dei villaggi, sono state tenute nascoste per più di vent’anni. Il giornalista dissidente Liu Binyan, interrogato su questi avvenimenti nel 1984, ha detto che aveva evitato di scriverne “perché il soggetto era così disgustoso”. Ma l’opinione pubblica americana è ora pronta, presumibilmente: due saggi dello scrittore, recentemente espatriato, Zheng Yi sugli episodi di cannibalismo del Guanxi, benché non ancora tradotti in inglese, sono già stati discussi ampiamente dalla stampa statunitense, tra gli altri dallo stesso Liu Binyan (Rudolph, 1993; Binyan, 1993). E, durante lo stesso periodo, la notizia e il processo riguardanti l’omicida di Milwaukee che aveva mangiato o congelato parti del corpo delle sue vittime hanno affascinato l’opinione pubblica e definito nuovi limiti, ancora più estremi, della patologia sociale (Mathews, 1992).

Come possiamo giustificare il recente interesse per la violazione di uno dei più fondamentali tabù sociali?<sup>4</sup> Il mio suggerimento è che il cannibalismo sia un simbolo potente della cancellazione dei confini tradizionalmente sussistenti tra diversi tipi di carne. L’oltrepassamento di tali confini biologici – in passato materia dell’arte e della mitologia – è, alla fine del XX secolo, sempre più una realtà tecnologica. Questo è mostrato, oggi, dalla sovrabbondanza di iniziative nel campo della ricerca, in quello medico e in quello commerciale, che riguardano il trapianto di tessuti embrionali umani, la modificazione genetica dell’uomo e la produzione di animali “transgenici” (Kimbrell, 1993). Lo scontro di questo “pragmatismo carnale” con le idee culturali tradizionali più diffuse affascina e turba, inevitabilmente, offrendo un contesto sociale a tecnologie dello spettacolo come il *morphing* (la simulazione computerizzata della trasformazione di un corpo in un altro, vista nei film di Arnold Schwarzenegger e nei video di Michael Jackson), all’ossessio-

4. Parto qui dal presupposto che ci sia una continuità tra le preoccupazioni sanzionate socialmente da una cultura e le sue “forme peculiari di patologia” (termine coniato da Christopher Lasch). Questa nozione è sviluppata nei libri di Michel Foucault (ad esempio, Foucault, 1961), Christopher Lasch (ad esempio, Lasch, 1979) e Susan Bordo (ad esempio, Bordo, 1993).

ne di certi settori della società per il *body building* e per la chirurgia estetica, così come all'interesse morboso per il cannibalismo.

La commistione della carne è un principio centrale dell'esistenza animale, e dalla rappresentazione che ne ha fatto l'uomo sotto forma di metafora e mito sono scaturiti pulsioni e tabù. Anzi, nei quadri concettuali di diverse culture sono confluiti più sensi del termine "commistione" – il mescolarsi della sostanza di un individuo con un'altra, come nella procreazione, la trasformazione della sostanza di un individuo in quella di un altro, come nella gestazione, e l'incorporazione della sostanza di un individuo in quella di un altro, come nella nutrizione (ad esempio, Lévi-Strauss, 1964). Sul piano funzionale, la procreazione animale è possibile soltanto attraverso la fusione di cellule prodotte da quelli che sono senza dubbio i membri più *distinti* dal punto di vista biologico (cioè i due sessi) della popolazione più *uniforme* dal punto di vista biologico (cioè una specie). Nel genere umano, il rapporto sessuale non corrisponde necessariamente a regole definite biologicamente, ma tutte le società hanno proibizioni di natura sessuale (ad esempio, il tabù dell'incesto), formulate in base al modo in cui vengono compresi i "fatti della vita". E il fatto che nel corpo femminile possano crescere bambini fa del mantenimento dei confini carnali una questione qualitativamente diversa per le donne rispetto agli uomini.

Nell'ottica di Freud (1920), la stessa organizzazione della psiche umana ha inizio da quando l'infante si rende conto che il suo corpo e quello della madre *non* sono confluenti. La concezione di Freud, come egli stesso riconosceva, è solo una forma moderna della famosa speculazione del *Simposio* platonico, secondo la quale l'amore umano si basa sul desiderio nostalgico per uno stato primordiale in cui i corpi degli amanti erano un'entità unica. Il terrore speciale suscitato dal cancro tra tutti i mali a cui il corpo umano è soggetto è legato all'inversione, in esso, della fusione estatica della carne. In questa malattia, la carne del proprio corpo produce un tessuto estraneo e maligno che invade e può alla fine soffocare chi lo ospita.

L'alimentazione è il modo più comune in cui la carne di un individuo si mescola con quella di un altro, e sono poche, se non nessuna, le culture che non conoscono restrizioni in quest'area. La carne umana è, ovviamente, soggetta ai tabù più rigidi e, quando viene consumata, il fine, quasi invariabilmente, è di natura ce-

rimoniaie piuttosto che nutritiva. Inoltre, la maggior parte, se non tutti, dei gruppi umani ha proibizioni religiose o estetiche che riguardano il cibarsi della carne di certe specie animali, o che sono relative al tempo e alla forma in cui la carne animale può essere consumata. Il mantenimento dei confini carnali appare pertanto una costante dell'organizzazione sociale e della vita culturale e intellettuale dell'umanità, come ha più volte ribadito, sulla base di prove etnografiche ad ampio raggio, l'antropologo Claude Lévi-Strauss (1964).

Se si eccettuano la procreazione e il regime alimentare, il mescolarsi della carne di specie o individui diversi è stato, tradizionalmente, una possibilità strettamente teoretica, piuttosto che pratica. E, su un piano speculativo, le connotazioni delle chimere, organismi formati mettendo insieme parti di specie diverse esistenti in natura, non sono sempre state negative. Le divinità dell'antico Egitto e dell'India e le figure ancestrali dei nativi americani e degli aborigeni australiani, ad esempio, partecipano frequentemente di una combinazione di caratteristiche umane e animali. Le rappresentazioni di ibridi umani-animali nelle culture pagane del Mediterraneo e del Nord Europa, parimenti, possono essere portatrici di valori positivi. Tuttavia, con la crescente dominazione delle idee ebraico-cristiane in Europa, lo spettro di chimere umane-animali, o anche puramente umane, è divenuto sempre più inquietante, come si può vedere nelle allegorie mostruose del Medioevo, ad esempio nel *Beowulf* (circa 1000), nell'isterismo collegato alla licanropia del XVII secolo (Oates, 1989; Douglas, 1992) e in *Frankenstein* (1818).

Il mescolarsi della carne e la produzione di chimere non sono più puramente teorici. Il trapianto degli organi umani (Fox, Swazey, 1992) ha avuto inizio negli anni Cinquanta del Novecento, prima con il rene, seguito dal fegato (1963), dal cuore (1967) e dal polmone (1981). Dagli anni Ottanta, si sono eseguiti trapianti di tessuto fetale nel cervello e nel pancreas di un adulto allo scopo di alleviare il morbo di Parkinson e il diabete. Più recentemente, sono stati fatti persino tentativi di andare oltre i confini delle specie, trapiantando cuore e fegato di babbuino in esseri umani.

In esperimenti animali recenti, la mescolanza della carne di individui e tipi biologici diversi ha fatto progressi ancor più avanzati, creando chimere ovicaprine, le "caprecore" (animali formati

combinando insieme cellule embrionali della capra e della pecora; Fehilly et al., 1984; Meinecke-Tillmann, 1984), e curiosità quali topi con quattro genitori biologici (Mintz, 1970). Più significativa, dal punto di vista della biologia umana, è la nuova capacità di produrre cellule e animali transgenici, che si originano in un individuo o in una specie, ma contengono geni derivati da altri individui o specie. Se tali alterazioni avvengono in cellule “somatiche” o corporali che sono restituite al corpo del donatore delle cellule stesse, l’individuo così ricostituito può, in questo modo, produrre sostanze che precedentemente non era capace di ottenere. La procedura è già stata usata da scienziati medici come palliativo sperimentale per alcune malattie umane in cui la vita è a rischio. Se le alterazioni vengono fatte nella “linea germinale” o nelle cellule riproduttive, allora gli individui animali o umani svilupperanno quelle che geneticamente sono chimere in ogni cellula del loro corpo e potranno trasmettere questa condizione alla loro progenie – e, di qui, al patrimonio genetico della loro specie.

Dal trapianto degli organi di quarant’anni fa fino al “nuovo mondo” contemporaneo della manipolazione genetica, i critici hanno sollevato questioni etiche sulla commercializzazione di parti del corpo, sulla possibilità di brevettare le cellule trapiantabili e sugli altri mezzi attraverso i quali i tessuti umani sono stati desacralizzati e introdotti all’interno della cultura materialista. Nello stesso tempo, il sorgere di movimenti militanti per la salvaguardia ecologica e per i diritti degli animali ha messo in discussione gli atteggiamenti tradizionali nei confronti dell’integrità e del valore delle specie e nei confronti delle implicazioni culturali legate alla produzione di animali transgenici.

Nelle pagine seguenti, prenderò in esame le basi storiche degli atteggiamenti che riguardano l’oltrepassamento dei confini carnali nelle società occidentali, nelle quali ha avuto origine e ha conseguito il suo ruolo di dominio la cultura scientifica contemporanea. Il mio intento è di dimostrare che il quadro concettuale dominante, quello ebraico-cristiano, ha influenzato lo sviluppo delle idee scientifiche sulla materia e sulla carne, fino al punto che la moderna biologia mantiene una profonda affinità, ancorché non evidente, con l’ideologia religiosa. Non solo, ma la comunità scientifica, come non riconosce la provenienza degli elementi derivati dal precedente sistema di credenze, altrettanto fa con gli elementi

che sono stati abbandonati. Tenterò di mostrare che concezioni di fondamentale importanza, utili a comprendere la generazione e il mantenimento della forma biologica e la natura delle differenze tra le specie, sono state soppiantate nel momento in cui un'idea semi-mistica di determinismo biologico (legato, come mostrerò, a vecchie idee religiose) è divenuta dominante.

Infine, le concezioni tradizionali, religiose e filosofiche, della natura qui considerate hanno portato con sé specifiche implicazioni etiche e morali, le quali, in vario modo, continuano a informare i sistemi di valori delle culture tecnologiche contemporanee. Esplorerò pertanto il modo in cui le pressioni sempre più forti per modificare tessuti tra loro, per banalizzare l'identità delle specie e, in generale, per inserire tutta la carne nel regno del commercio e della produzione industriale sono state sostenute da certe visioni occidentali del rapporto tra carne e materia e hanno trovato resistenza nei presupposti di altre visioni simili.

## KASHRUT ED EUCARISTIA

Gli antichi Ebrei, le cui leggi sono una delle tradizioni fondanti dei codici morali europei e americani, vincolano se stessi a una serie di precetti sulla preparazione e sul consumo della carne che include concezioni severe dei confini tra le diverse forme di vita. Il racconto mitico ebraico afferma che, prima della Caduta, il regime alimentare era vegetariano, così come decretato da Dio in uno dei primi passi della Bibbia (Gen 1,29). Nell'interpretazione dell'antropologo Jean Soler (1973), la differenza fondamentale tra gli uomini e Dio è dunque espressa attraverso la differenza nella rispettiva alimentazione. Il cibo di Dio consiste nei sacrifici animali, che servono al suo "nutrimento", secondo la Bibbia, e quello degli uomini è costituito dalle piante commestibili. Solo dopo il diluvio, provocato dagli stessi uomini a causa della loro violenza, fu permesso loro di mangiare carne: "Ogni essere che si muove e ha vita vi servirà di cibo: vi do tutto questo, come già le verdi erbe" (Gen 9,3).<sup>5</sup> Perfino dopo di allora si continuò a fare una di-

5. Per la traduzione italiana della Bibbia si fa riferimento a *La Sacra Bibbia*, Fondazione di Religione Santi Francesco d'Assisi e Caterina da Siena, Roma 2008. [Traduzione modificata. (NdT)]

stinzione tra ciò che spettava a Dio e ciò che spettava agli uomini, con l'aggiunta del comandamento: "Soltanto non mangerete la carne con la sua vita, cioè con il suo sangue" (Gen 9,4). Secondo Soler (1973, p. 945):

Il sangue diviene il significante del principio vitale, ciò che permette di mantenere la distanza tra l'uomo e Dio denotandola sul piano della differenza nell'alimentazione. In luogo dell'opposizione iniziale tra regime alimentare vegetariano e regime alimentare carnivoro, da questo momento in poi si mettono in opposizione la carne e il sangue: escludendo il sangue (la parte di Dio), la carne diviene profana – e lecita.

Il nuovo regime alimentare ha il significato di un patto tra Dio e i discendenti di Noè, vale a dire tutti gli esseri umani, ma si tratta di un patto che tiene conto della corruzione umana. Il Signore dice, dopo il diluvio: "Non maledirò più il suolo a causa dell'uomo, perché ogni intento del cuore umano è incline al male fin dall'adolescenza" (Gen 8,21). Solo quando compare Mosè viene istituito un terzo regime alimentare, e il suo scopo è ora quello di creare una distinzione tra gli Ebrei e gli altri popoli: "Io il Signore, vostro Dio, vi ho separato dagli altri popoli. Farete dunque distinzione tra animali puri e impuri, fra uccelli impuri e puri e non vi contaminerete, mangiando animali, uccelli o esseri che strisciano sulla terra e che io vi ho fatto separare come impuri" (Lv 20,24-25).

Un esame ravvicinato del regime alimentare prescritto dal Levitico e dal Deuteronomio mostra che in essi vi è compresa una teoria dei confini tra gli esseri viventi che oltrepassa la mera questione del cibo. Queste leggi sono state considerate in dettaglio dall'antropologa Mary Douglas in *Purezza e pericolo* (1966) e da Jean Soler nel suo articolo del 1973 "Sémiotique de la nourriture dans la Bible". La discussione seguente è basata in larga parte sulle loro analisi.

È chiaro che la concezione della santità da cui derivano le leggi alimentari è altrettanto legata a prescrizioni che non hanno a che fare con l'alimentazione. Come nota Douglas (1966, p. 98), "sono aborriti gli ibridi ed altri tipi di confusione". Il Levitico afferma: "Non darai il tuo giaciglio a una bestia per contaminarti con essa; così nessuna donna si metterà con un animale per accoppiarsi: è una perversione" (18,23); e: "Non accoppierai bestie di specie dif-



ferenti; non seminerai il tuo campo con due specie di seme né porterai veste tessuta di due specie diverse” (19,19). Il Deuteronomio contiene la propria versione dell’ultima prescrizione: “Non ti vestirai con un tessuto misto, fatto di lana e di lino insieme” (22,11).

Sia Douglas sia Soler notano che il quadro concettuale degli Ebrei ha un continuo riferimento retrospettivo alle condizioni che erano in vigore al momento della creazione. Le stesse leggi alimentari contengono, come condizione necessaria (ma non sufficiente), il divieto di mangiare carne di animali carnivori. E, in effetti, questi animali non erano compresi nel piano della creazione (Gen 1,29-30). Ciò spiega perché gli animali dotati di zoccolo, che non hanno mezzi per afferrare una preda, siano, insieme con i ruminanti, le sole classi di mammiferi da cui vengono scelte le varietà “pure”, e perché gli uccelli predatori, come l’aquila, siano specificamente classificati come “impuri”. Nell’interpretazione di Soler (1973, p. 948), “gli animali carnivori sono impuri. Mangiarne la carne, per l’uomo, significherebbe essere due volte impuro”. Insieme con questo riferimento al precedente regime vegetariano del Paradiso, anche il tabù postdiluviano del sangue entra a far parte del nuovo regime: “Potrai uccidere animali e mangiarne la carne in tutte le tue città [...] come si fa della carne di gazzella e di cervo. Non ne mangerete, però, il sangue: lo spargerai per terra come acqua” (Dt 12,15-16). Questa è la condizione per espiare il “delitto di sangue” (Lv 17,4) che viene attribuito a tutti coloro che uccidono un essere vivente, il maggior divieto della Bibbia.

Un ulteriore nesso tra il regime alimentare e il piano della creazione è la restrizione in base alla quale gli animali commestibili “devono essere pienamente conformi alla loro classe” (Douglas, 1966, p. 101). Questa riecheggia il divieto di sacrificare al Signore ogni animale con un “difetto” o una “deformità” (Lv 22,21; Dt 17,1). Come nota Soler (1973, p. 949), “un tratto fondamentale delle strutture mentali degli Ebrei è messo qui in evidenza. In altre società, gli esseri menomati sono considerati divini”.

Il rapporto tra la purezza e i confini stabiliti al momento della creazione è rafforzato dall’imposizione di una serie di precetti “ecologici”. Nella Genesi viene fatta una divisione in tre elementi: l’acqua, la terra e il firmamento. Le creature viventi sono create secondo una relazione specifica con uno di questi elementi: “Le acque brulichino di esseri viventi e uccelli volino sopra la terra,

davanti al firmamento del cielo” (1,20); “La terra produca esseri viventi secondo la loro specie: bestiame, rettili e animali selvatici, secondo la loro specie” (1,24).

La classificazione in creature della terra, dell’acqua e dell’aria è ripetuta nei capitoli del Levitico e del Deuteronomio che stabiliscono le leggi alimentari. “Ogni classe di creature che non sia attrezzata per il tipo di locomozione adatto al suo elemento è contraria a santità”, scrive Douglas (1966, p. 102).<sup>6</sup> Quindi le creature commestibili acquatiche devono avere pinne; quelle che non sono mobili (molluschi) e quelle che hanno zampe e possono camminare (artropodi) sono impure. Il tratto qualificante di un uccello è il fatto che “vola nei cieli” (Dt 4,17). Perciò lo struzzo è proibito specificamente e altrettanto lo sono gli uccelli che trascorrono la maggior parte del tempo in acqua, come il cigno, il pellicano, l’airone e tutti i trampolieri. Inoltre, “ogni essere che striscia sulla terra sarà obbrobrioso; non se ne mangerà” (Lv 11,41). La parola ebraica *shérec*, tradotta come “brulicare” o “pullulare” (Douglas, 1966, p. 102), denota la locomozione appropriata per le creature acquatiche, ma non per quelle terrestri. Così, la maggior parte degli insetti è proibita, ma non tutti gli insetti. Il Levitico permette di cibarsi, per esempio, di cavallette e locuste, che hanno “zampe sopra i piedi, per saltare sulla terra” (11,21).

Douglas e Soler considerano le leggi alimentari degli Ebrei e il quadro concettuale da cui derivano come un esempio del tipo di strutture sociali-mentali attraverso le quali, come scrive Douglas (1966, p. 33), le culture “creano l’unificazione dell’esperienza”. Anche se le questioni specifiche designate come significative e i loro rapporti variano a seconda delle culture, come aggiunge Soler, (1973, p. 943), “l’uomo sa che il cibo che assume per vivere va ad assimilarsi al suo essere, diverrà se stesso. Bisogna dunque che vi sia un rapporto tra l’idea che egli si fa di tale o tale alimento e l’immagine che ha di se stesso e del posto che occupa nell’universo”.

Ciò che vale per il cibo deve valere certamente anche per altre commistioni di tessuti, quando queste divengono possibili. Assai rilevante, riguardo alla struttura delle leggi alimentari giudaiche e alla visione del mondo da cui scaturiscono, è il loro influsso pervasivo (principalmente attraverso l’autorità dei testi ebraici,

6. Traduzione modificata. [NdT]

quelli che per il Cristianesimo costituiscono il Vecchio Testamento) sullo sviluppo intellettuale e morale delle società europee e americane. Infatti, non solo viene costruita una teoria dei confini biologici e dell'ordine ecologico all'interno di tale prospettiva, ma queste idee sono anche strettamente legate agli atteggiamenti nei confronti della corruzione e dell'uccisione, della colpa che ne deriva e della relativa espiazione. Tutto ciò continua a essere ben inserito (anche se, forse, in maniera minore) nella cultura contemporanea, a prescindere dal modo in cui ognuna di queste concezioni biologiche possa essere stata posta in discussione dalle attività scientifiche.

Certamente la visione della natura insita nei testi ebraici non è l'unica influenza del passato sulle idee contemporanee dei confini carnali. Il Cristianesimo, fin dal suo inizio, ha rotto con numerose dottrine del mondo ebraico in maniera davvero decisiva. Soler, dopo aver analizzato le leggi alimentari giudaiche e tratteggiato le relative strutture concettuali, conclude che è comprensibile che gli Ebrei non accettino la natura divina di Gesù: "Un uomo-Dio o un Dio fatto uomo è ciò che poteva contrariare maggiormente la loro logica" (*ibidem*, p. 953). Cristo è l'ibrido estremo.

Il Cristianesimo, nella sua missione di convertire i Gentili, ha tracciato una nuova linea di demarcazione. Il nuovo patto intendeva porre tutti i popoli e Dio da un lato e il resto della creazione dall'altro, cancellando, contemporaneamente, le strutture che separavano gli Ebrei dagli altri popoli. In proposito, il Nuovo Testamento è esplicito. Il Vangelo di Marco riporta le parole di Gesù: "Non c'è nulla fuori dell'uomo che, entrando in lui, possa renderlo impuro. Ma sono le cose che escono dall'uomo a renderlo impuro" (7,15), e aggiunge commentando: "Così rendeva puri tutti gli alimenti" (7,19). Negli Atti degli Apostoli, Pietro ha la visione di una grande tovaglia che si abbassa al suolo, contenente "ogni sorta di quadrupedi, rettili della terra e uccelli del cielo". Una voce gli dice: "Coraggio, Pietro, uccidi e mangia!". Allorché Pietro rifiuta, dicendo: "Non sia mai, Signore, perché io non ho mai mangiato nulla di profano o di impuro", la voce replica: "Ciò che Dio ha purificato, tu non chiamarlo profano" (At 10,11-16). Più avanti, Paolo istruisce così i Corinzi: "Tutto ciò che è in vendita sul mercato mangiatelo pure, senza indagare per motivo di coscienza, perché del Signore è la terra e tutto ciò che

essa contiene” (1 Cor 10,25-26). E mentre i testi ebraici ritengono una colpa lo spargimento di sangue, non umano come umano, e contengono diversi passaggi in cui è condannata la crudeltà verso gli animali, il Nuovo Testamento manca completamente di ingiunzioni simili.

Il mondo greco-romano, nel quale il Cristianesimo si era stabilito al suo inizio, era un mondo in cui gli ibridi umani-animali erano un topos consueto delle leggende e in cui ci si aspettava abitualmente che gli dei assumessero forma umana. Questa cultura, al contrario di quella ebraica, era ricettiva nel concepire specie miste e chimere, soprattutto la figura di un dio-uomo. L'unificazione dei fedeli con Dio nell'eucaristia, un atto di consumo rituale del sangue e del corpo di Cristo, rappresenta la rottura più estrema possibile con l'ordine morale giudaico, basato sulla separazione radicale dell'umano e del divino, sull'estrazione rituale del sangue dalla carne e sulla santificazione dei confini tra gli esseri viventi. Ma la concezione cristiana secondo cui gli uomini, unici fra tutti gli esseri viventi sulla Terra, hanno un'anima immortale e sono perciò le sole creature che posseggono i requisiti per fondersi con Dio, ha dato vita a un ordine morale alternativo che, mentre apriva la strada alla glorificazione dell'agire umano (in particolare nel servizio alla religione), favoriva però anche un'alienazione dalla natura e una sua manipolazione riduttiva.

L'egemonia del pensiero cristiano, durante gran parte della storia europea, ha assicurato l'influenza persistente della dottrina veterotestamentaria dei confini autentici tra le forme di vita. Tuttavia, l'enfasi posta dal Nuovo Testamento sulla demarcazione del genere umano dal resto della creazione ha ridotto il ruolo regolativo di questa dottrina come fondamento morale e come guida per il corretto comportamento. Quando infine al principio dell'integrità della specie venne lanciato un attacco, nel tardo XIX secolo da parte del darwinismo, questo colpì un antico quadro di atteggiamenti sul mondo vivente che, sotto il regime cristiano, era già divenuto instabile, dal momento che il suo pilastro principale era una concezione mistica dell'unicità umana. E, non appena quest'articolo di fede, nel nostro secolo, è stato sempre più posto in questione, quegli elementi dell'ordine morale tradizionale fondati sul rispetto dell'inviolabilità delle distinzioni tra gli esseri viventi hanno cominciato a dissolversi.

---

**CARNE E MATERIA NELL'EUROPA PREILLUMINISTICA**

In parte a causa della sua deliberata desantificazione dei confini biologici, il Cristianesimo delle origini ha avuto uno scontro tumultuoso con il problema del rapporto della carne vivente con la materia non vivente, incorporando e rigettando varie concezioni che erano state ereditate da fonti non cristiane. L'influente idea pagana per cui la terra stessa è un organismo femminile benigno cadeva continuamente in conflitto con l'ideologia patriarcale della Chiesa Cattolica, che incitava la persecuzione delle streghe animiste. Nondimeno, tale idea sarebbe stata invocata periodicamente, dai contestatori utopisti e comunitaristi, contro l'alienazione della terra e delle risorse perpetrata ai danni di servi e contadini. Polemisti come Agrippa (1486-1535) e poeti come Spenser (1552-1599) e Milton (1608-1674) cercarono sostegno in quest'idea nella loro resistenza alla spoliazione della natura causata dall'estrazione mineraria, che essi paragonavano allo stupro (Merchant, 1980).

In generale, i Padri della Chiesa diffusero l'idea aristotelica secondo la quale, durante la concezione e lo sviluppo di tutti gli esseri viventi, la materia è data dalla femmina, ma rimane inerte senza il principio animatore fornito dal maschio. Il Manicheismo, che fiorì e si diffuse in Europa nel IV secolo, sviluppò ulteriormente quest'idea, affermando che lo spirito (identificato con il Bene e con il principio maschile) e la materia (identificata con il Male e con il principio femminile) erano sostanze che esistevano fin dall'origine, in radicale opposizione reciproca. La mescolanza delle due sostanze nel mondo contemporaneo era ritenuta la base della sua profonda corruzione e degradazione, e i manichei promuovevano un ideale ascetico, che comprendeva l'astinenza dai rapporti sessuali, dalla procreazione, dal consumo di carne, nonché dalla coltivazione e dal raccolto. Anche se il Manicheismo venne tacciato di eresia dalla Chiesa, i suoi precetti più importanti riemersero all'interno di sette cristiane successive, come i Catari dei secoli XII e XIII: questi, che ugualmente osservavano il celibato e il regime vegetariano, si spinsero fino a rigettare la dottrina dell'incarnazione, cioè la possibilità stessa che Dio si facesse carne.

Adottando una linea di condotta intermedia rispetto alle eresie organiciste e dualistiche, la Chiesa ufficiale e i suoi membri hanno lottato incessantemente contro le ambiguità della carne e della ma-

teria. Caroline Walker Bynum (1989) descrive la visione di Cristo avuta da Colette di Corbie, una riformatrice francescana del XV secolo, mentre pregava la Vergine Maria: Cristo apparve a Colette come un piatto completamente pieno di “carne a pezzi come fosse quella di un bambino”, mentre la voce di Dio l’ammoniva che era stato il peccato dell’uomo ad aver smembrato suo figlio in pezzi così minuti. Bynum si occupa anche del culto dell’ostia eucaristica nel tardo Medioevo, dei suoi miracoli, in cui il pane dell’eucaristia si tramuta in carne sanguinante sulla patena o nella bocca di chi la riceve, e delle visioni legate a essa, come quella della beghina viennese Agnes Blannbekin (morta nel 1315), che riporta di avere ricevuto in bocca il prepuzio di Cristo e di averlo trovato, al gusto, dolce come miele (*ibidem*, p. 164). Più o meno nello stesso tempo, i teologi dibattevano se, alla Seconda Venuta, Dio avrebbe nuovamente assemblato le stesse parti di materia che erano state vivificate in precedenza da una particolare anima (*ibidem*, p. 192).

In questi esempi, la trasformazione della materia in carne e della carne in materia è sempre impregnata di mistero e soprannaturale. Non vi è implicato alcunché, come invece sarà per la scienza biologica posteriore, per la quale la comunanza materiale di tutta la carne rappresenta il mezzo con il quale esseri di tipi differenti potrebbero mutarsi l’uno nell’altro nel normale corso delle cose. In effetti, nemmeno il demonio può mutare un tipo di corpo in un altro. Questo era posto abbastanza esplicitamente nell’influente testo cristiano del tardo IX secolo conosciuto come *Canon Episcopi*:

Chiunque creda, pertanto, che possa essere fatta ogni cosa o che ogni creatura possa essere mutata in meglio o in peggio o trasformata in un’altra specie o in una simile, a eccezione dello stesso Creatore, che ha fatto tutto e per mezzo del quale tutte le cose sono state fatte, senza dubbio è un infedele. (Oates, 1989, p. 319)<sup>7</sup>

Questa posizione dottrinarina, fondata solidamente com’era nella concezione del Vecchio Testamento secondo cui ogni cosa vivente era stata creata “secondo la sua propria specie”, si scontrava spesso con la credenza, diffusa nel Medioevo, nei licantropi, esse-

7. Vedi *Reginonis abbatis Prumensis Libri duo de synodalibus causis et disciplinis ecclesiasticis*, a cura di F.G.A. Wasserschleben, Engelmann, Leipzig 1840, rist. anast. Akademische Druck- und Verlagsanstalt, Graz 1964, p. 556 – II, CCCLXXI. [NdT]

ri umani che assumevano involontariamente le forme di animali, e nell'abilità presunta delle streghe di trasformare in tal modo se stesse per precisi scopi diabolici. Sant'Agostino aveva fornito una spiegazione mistica per questi sedicenti fenomeni, affermando che tali trasformazioni non colpivano né il corpo né l'anima, ma una terza parte dell'uomo chiamata *phantasticum*, un doppio simile a un fantasma che un demone ha dotato di un'apparenza visibile ingannevole. Anche san Tommaso d'Aquino chiamava in causa il diavolo, che era ritenuto capace di modellare l'aria attorno al corpo per farlo apparire trasformato anche senza alcuna alterazione fisica (*ibidem*, pp. 317-318).

Jean Bodin (1530-1596), giurista e filosofo politico francese, è stato, in proposito, un'interessante figura di transizione. Comunemente considerato un pensatore protoilluminista per la sua difesa della monarchia costituzionale e della tolleranza religiosa, era però anche un misogino che promuoveva la persecuzione delle streghe. La sua concezione controversa sui licantropi anticipava, per certi aspetti, il pensiero "scientifico" posteriore sui confini tra gli organismi. Bodin rifiutava la dottrina del *Canon Episcopi*, ritenendo che la comunanza di esseri umani e animali sul piano materiale rendesse ragionevole l'idea che Satana potesse trasformare effettivamente il corpo di una specie in quello di un'altra. Egli si serviva dell'analogia con l'abilità dell'uomo di trasformare il ferro in acciaio e di creare piante ibride per dimostrare che si potevano causare mutamenti qualitativi sia nella materia non vivente sia in quella vivente per mezzo di artifici ingegnosi. Però, dal momento che l'essenza autentica dell'essere umano, secondo Bodin, non era la forma fisica, bensì la facoltà razionale, la trasformazione in un licantropo (che, com'era riportato abitualmente, avveniva senza pregiudicare la ragione) avrebbe lasciato immutata la "vera" forma umana (*ibidem*, pp. 319-320).

La linea di pensiero inaugurata da Bodin raggiunse la sua forma più estrema nel secolo seguente, a opera del filosofo e matematico francese René Descartes (Cartesio) (1596-1650). Cartesio era un cristiano devoto che combinava la sua fede religiosa con i modi, specificamente moderni, di cui figura tra i fondatori, del pensiero filosofico e scientifico. Secondo Cartesio, il corpo degli animali è essenzialmente una macchina, funzionante in base alle leggi meccaniche, così come un orologio o un automa ad altissima

perfezione. Nel caso degli esseri umani, questa macchina è abitata da un'anima immortale, che, fatta eccezione per il comando dei movimenti volontari, non ha alcuna connessione con le operazioni del corpo. In riferimento agli animali, che egli considerava privi di anima, e perciò di coscienza, Cartesio affermava: "Suppongo che il corpo non sia altra cosa se non una statua o una macchina di terra, che Dio forma di proposito per renderla quanto più possibile simile a noi" (Descartes, post., p. 363).

Le concezioni di Cartesio erano chiaramente influenzate dal grande progresso che si stava compiendo nelle scienze fisiche e ingegneristiche a opera di contemporanei quali Galileo e Keplero. Ciascuno di essi portò avanti lo studio del corpo animale e umano all'interno di un regime scientifico comune. Benché la creazione separata delle diverse specie fosse ancora da mettere in dubbio, i confini biologici tra di esse venivano già a confondersi. Infatti, come ha notato il filosofo Hans Jonas, la concezione del corpo come macchina fece sorgere la questione sul perché, in primo luogo, fossero state create da Dio specie diverse, "soprattutto in quanto la mera complessità del congegno non crea nuova qualità e, pertanto, non aggiunge all'invarianza uniforme del semplice substrato niente che possa arricchire lo spettro dell'essere" (Jonas, 1966, p. 58). In ogni caso, la dissezione degli animali per il fine di far progredire la conoscenza dell'anatomia umana guadagnò impeto dalla teoria cartesiana. Inoltre, la divisione teologica cristiana tra umano e divino da un lato e il resto della creazione dall'altro, che era implicita nel modello di Cartesio, sollevò effettivamente i suoi sostenitori da preoccupazioni che altrimenti avrebbero ostacolato la loro attività scientifica.

Una descrizione degli scienziati sperimentatori che lavoravano nel convento giansenista di Port-Royal nel tardo XVII secolo mostra il limite estremo di questa mentalità:

Somministravano bastonate ai cani con perfetta indifferenza, e deridevano chi compativa queste creature come se provassero dolore. Dicevano che gli animali erano orologi; che le grida che emettevano quando venivano percossi erano soltanto il rumore di una piccola molla che era stata toccata, e che il corpo nel complesso era privo di sensibilità. Inchiodavano poveri animali a delle tavole per le quattro zampe per vivisezionarli e osservare la circolazione del sangue, che era un grande argomento di conversazione. (Singer, 1975, p. 210)



Le possibilità teoretiche aperte dalla concezione secondo la quale la sostanza vivente è soltanto una varietà di materia emergono negli scritti utopistici di Francis Bacon (Francesco Bacone) (1561-1626), contemporaneo di Cartesio. Bacone fu il primo grande ideologo della scienza moderna, colui che ne promosse la forza, al fine di superare le antiche superstizioni, e la capacità di giovare materialmente alla società. Verso la fine della sua vita, egli cominciò a dar forma all'idea di un'attività umana organizzata secondo la sua visione progressista della scienza, nel frammento non terminato noto come *Nuova Atlantide* (Bacone, post.). In quest'opera, Bacone descrive una comunità scientifica organizzata molto bene secondo le linee guida di un moderno istituto di ricerca, un'entità sociale che non sarebbe stata realizzata effettivamente prima di altri tre secoli. In questo istituto, chiamato Casa di Salomone, la ricerca è condotta sia nel campo delle scienze fisiche e chimiche e della matematica, sia nello sviluppo di tecnologie quali la desalinizzazione e lo sfruttamento dell'energia eolica. Ma è la visione della ricerca biologica presentata da Bacone che qui ci interessa.

Concedendosi di speculare a briglia sciolta sulla capacità della materia vivente di cedere alla manipolazione scientifica, in un modo che va ben oltre rispetto a tutto ciò che si può trovare negli scritti di Cartesio, maggiormente orientato in senso meccanicistico, Bacone immagina un orto botanico nel quale gli scienziati residenti praticano

una serie di esperimenti di innesti e inoculazioni, sia su piante selvatiche sia su piante da frutta, e otteniamo importanti risultati. In questi stessi frutteti e giardini facciamo nascere artificialmente piante e fiori più presto o più tardi della stagione in cui essi nascerebbero naturalmente e li facciamo fiorire e fruttificare più rapidamente del normale. Siamo in grado anche di ottenere piante molto più grandi delle normali, e i frutti di queste piante sono più grandi, più dolci e differenti di gusto, profumo, colore e forma dagli altri della specie originaria. E molti di questi frutti così trattati acquistano virtù medicinali. Conosciamo anche dei sistemi per far nascere, mediante combinazioni di terreni, varie piante senza semi, per produrre nuove specie di piante diverse dalle comuni e infine per trasformare una pianta in un'altra. (*Ibidem*, pp. 857-858)

La Casa di Salomone ha anche proprie attrezzature simili a Jurassic Park, ma i suoi usi vanno persino oltre quelli immaginati nel

romanzo del tardo XX secolo, per comprendere molte delle speranze prospettate dalla moderna biotecnologia transgenica e delle sue proposte di applicazione alla biologia umana:

Disponiamo anche di parchi e di recinti per animali e uccelli di ogni tipo, i quali ci servono non tanto per spettacolo curioso, quanto per esperimenti di dissezione, mediante i quali gettiamo luce sugli studi intorno al corpo umano. [...] Riusciamo a renderli artificialmente più grossi o più alti degli altri membri della loro specie, o viceversa più piccoli, arrestando il loro sviluppo. Li rendiamo più fecondi e prolifici del normale oppure sterili e infecondi. Possiamo variarne il colore, la forma, le attività. Riusciamo a fare incroci e accoppiamenti diversi che generano nuove specie e non sono infecondi come reputa l'opinione comune. (*Ibidem*, p. 858)

L'ottimismo della visione utopica di Bacone è presentato con una sicurezza eccessiva che va ben oltre quella di molti professionisti della moderna biotecnologia, anche se forse non di molto: “E nulla di tutto ciò avviene per caso giacché sappiamo in antecedenza quale specie di creatura nascerà da una determinata materia o incrocio” (*ibidem*).

Carolyn Merchant, in *La morte della natura* (1980, p. 238), ritiene che questi passaggi della *Nuova Atlantide* costituiscano un rifiuto esplicito del rispetto per il mondo naturale e per la “bellezza degli organismi viventi”. E, in una discussione di quest'opera, Leonard Isaacs, più disposto a prestar credito, a differenza di Merchant, alle frequenti ammissioni di Bacone a proposito dei sentimenti religiosi ed etici, si trova nondimeno in difficoltà con l'atteggiamento verso la natura implicato nel fine della (nei termini di Bacone, post., p. 855) “realizzazione di ogni possibile obiettivo”. Questo programma, secondo Isaacs (1987), costituisce “una delle concezioni più corrosive mai sviluppate; e ha continuato la sua azione erosiva sul fondamento della religione per almeno tre secoli”. Quando emerse l'ideologia sociale della scienza moderna, essa venne pertanto soggiogata all'imperativo tecnologico in base a cui i confini biologici, quale che ne fosse stata la significatività nei sistemi di pensiero precedenti, erano soltanto ostacoli da superare.

**TIPI BIOLOGICI E CATENA DELL'ESSERE**

Indipendentemente dalle teorie di Cartesio e dalle speculazioni di Bacone, durante il XVII secolo la carne era ancora troppo solida per fondersi. Prima dell'affermarsi delle idee evoluzioniste all'interno delle tendenze più diffuse del pensiero europeo, le concezioni sui rapporti naturali tra i vari tipi di organismo erano dominate dal concetto della *Scala Naturae*, o Grande Catena dell'Essere (Lovejoy, 1936). Derivata in gran parte dal pensiero greco, quest'idea consisteva nel ritenere che tutte le entità naturali, partendo da quelle inanimate fino a quelle animate, sono uniche e separate, e occupano una posizione altrettanto unica all'interno di sequenze di forme caratterizzate da una complessità o perfezione ascendente. Forse l'esposizione di questa dottrina che ha conosciuto la diffusione più ampia è stata quella del poeta Alexander Pope, nel suo *Saggio sull'Uomo* (1733):

O grande catena dell'essere! che da Dio ebbe inizio,  
 Nature eteree, umane, angeli, uomo,  
 Bestia, uccello, pesce, insetto, ciò che nessun occhio arriva a vedere,  
 Né lente può cogliere; dall'Infinito a te,  
 Da te al nulla. – Se sui poteri superiori  
 Noi pesassimo, gli inferiori potrebbero pesare su di noi;  
 O nella piena creazione lasciare un vuoto,  
 Dove, spezzato un gradino, la grande scala è distrutta;  
 Dalla catena della Natura qualsiasi anello si strappi,  
 Decimo o decimillesimo del pari la catena si spezza.<sup>8</sup>

Nella sua versione platonica, esemplificata dai versi di Pope, viene posta l'enfasi sulla successione delle essenze discrete dei membri della catena. La versione aristotelica, per contrasto, mette l'accento sul principio di continuità, e mette in ombra le proprietà di una classe all'interno di quelle delle classi successive. Gli studiosi, dall'epoca medievale in avanti, hanno dibattuto sulla questione se la perfezione dell'universo fosse manifesta nella molteplicità e nella varietà delle cose che si incontrano nel mondo reale o se le lacune qualitative tra i tipi rappresentassero imperfezioni e dovessero perciò essere funzioni di una conoscenza incompleta.

8. A. Pope, *An Essay on Man*, I, VIII. Abbiamo riportato la tr. it. presente in Lovejoy (1936), p. 66. [NdT]

Tuttavia, in nessun caso si riteneva che la concezione della Cate-na dell'Essere implicasse la possibilità effettiva di trasformazione reciproca delle essenze create.

In un mondo nel quale si supponeva che i confini tra gli esse-ri viventi fossero statici, la trasgressione di questi confini dovu-ta all'apparizione improvvisa di novità biologiche poté costituire una fonte di fascinazione pubblica. E, nel giusto contesto socio-economico, tale fascinazione poté essere un elemento di vero e proprio disturbo. Fu questo il caso dell'episodio di speculazio-ne finanziaria noto come "tulipomania", che condusse l'Olanda sull'orlo della bancarotta all'inizio del XVII secolo (Berger, 1977). I tulipani erano stati introdotti in Europa occidentale dalla Tur-chia negli anni Cinquanta del Cinquecento e divennero ben pre-sto un fiore coltivato su larga scala in tutto il continente. I tulipani rari, che mostravano pattern variegati diversi dai motivi di specie affini, avevano una valutazione molto alta. All'apice della febbre speculativa, negli anni Trenta del Seicento, i singoli bulbi erano venduti a diverse migliaia di fiorini. (Per fare un confronto, mille libbre di formaggio, nello stesso periodo, erano vendute a 120 fio-rini.) Il cambiamento improvviso nei pattern floreali osservato in questi tulipani era conosciuto come "rottura". Il fenomeno, che ora sappiamo essere stato causato da un'infezione virale sporadica delle piante, non era prevedibile e controllabile con la tecnologia del XVII secolo, e ciò fece sì che i risultati, spesso belli, venissero fatti dipendere da mistero e fortuna. L'ibridazione, la tecnica re-sponsabile, oggi, della maggior parte delle varietà rare di tulipani, richiede la coltivazione delle piante dal seme e impiega da cinque a sette anni per tulipano. Tali manipolazioni sistematiche non po-tevano essere intraprese senza la conoscenza della natura sessuale delle piante, che divenne nota solo nel 1694, con la pubblicazio-ne del *De sexu plantarum epistola* del botanico tedesco Rudolf Ja-kob Camerarius.

Sebbene la selezione scientifica delle piante avesse avuto seria-mente inizio nel XVIII secolo, e ci si potesse dunque permettere un *medium* sperimentale più affidabile della selezione animale per te-stare la realtà dei confini biologici, questi studi portarono a tutto tranne che a ottenere un modo di pensare uniforme relativo alla novità e all'integrità biologica. Ciò può essere visto nelle tendenze conflittuali emerse nell'evoluzione del pensiero delle due maggio-

ri figure della biologia del XVIII secolo, Carl von Linné (Linneo) (1707-1778) e George-Louis de Buffon (1707-1788).

Linneo, ben noto per il suo sistema di classificazione degli organismi viventi in alberi genealogici ramificati, tuttora in uso, insisteva nei suoi primi scritti sulla costanza e sulla netta delimitazione reciproca delle specie. Nei suoi *Fundamenta botanica* (1736), egli dichiarava: “Contiamo tante specie quante le diverse forme create in principio” (Stubbe, 1965, p. 97).<sup>9</sup> Tuttavia, diversi anni dopo cominciarono a emergere dubbi su quest’affermazione, quando osservò una trasformazione morfologica improvvisa nella pianta *Linaria*:

Non c’è nulla di più stupefacente di quello che è accaduto alla nostra pianta. La discendenza deformata di una pianta che produceva fiori di forma irregolare e che ora, al contrario, hanno dato una forma regolare. Questa non è semplicemente una variazione che riguarda il genere materno, ma un’aberrazione sul piano dell’intera classe. È un esempio senza eguali nell’insieme della botanica, che non si può più pensare in termini di differenza tra i fiori. Quello che è accaduto è davvero non meno stupefacente di una mucca che desse alla luce un vitello con la testa di lupo. (*Ibidem*)

Poiché questa *Linaria* era un organismo fertile e nato da specie pura, la nozione linneiana dell’integrità della specie veniva a essere scossa. Egli cancellò le parole “Natura non facit saltus” (“La natura non fa salti”) dalla copia personale della sua *Philosophia botanica* (1751).<sup>10</sup> Studi successivi condotti su ibridi interspecifici portarono Linneo alla conclusione speculativa, erronea ma coraggiosa sul piano intellettuale, per la quale la selezione incrociata all’interno di un genere è un mezzo per produrre nuove specie. In una lettera del 1764 scrisse: “Possiamo supporre che Dio abbia fatto una cosa prima di farne due, due cose prima di farne quattro [...], prima una singola specie da un genere e poi messo insieme i generi differenti, così da formare una nuova specie”.<sup>11</sup> L’affermazione “Nullae species novae” (“Nessuna nuova specie”) venne rimossa dall’ultima edizione della sua opera maggiore, il *Systema Naturae* del 1766 (Mayr, 1982, p. 206).

9. Linneo (1736), p. 68. [NdT]

10. Vedi Hofsten (1957), pp. 65-105, citato in Mayr, (1982), p. 206.

11. Vedi Stubbe (1965), p. 98. [NdT]

Buffon, al contrario, nei suoi primi scritti sul problema della specie, accantonò l'idea dell'esistenza di confini netti tra i tipi di organismo e rifiutò lo schema tassonomico linneiano:

La natura progredisce per gradazioni sconosciute e conseguentemente non sottostà alle nostre divisioni assolute nel passare con sfumature impercettibili da una specie a un'altra e spesso da un genere a un altro. Inevitabilmente c'è un gran numero di specie dubbie e di esemplari intermedi che non si sa dove collocare. (*Ibidem*, p. 207)

Per questo modo di pensare, solo gli individui hanno una vera esistenza e la specie è soltanto una convenzione del pensiero umano: una posizione affermata esplicitamente da Buffon nel primo volume della sua opera maggiore, la *Storia naturale* (1749). Ma nei decenni successivi, sulla base delle prove ottenute da lui stesso e dagli studiosi che corrispondevano con lui, che mostravano come, mentre alcune varietà distinte di piante o animali possono formare ibridi fertili, altre, come l'asino e il cavallo, danno una progenie sterile, Buffon rivide il suo punto di vista. I risultati delle ibridazioni parvero fornire una prova in favore della realtà oggettiva delle specie come "le sole essenze della Natura". Una specie, secondo il tredicesimo volume della *Storia naturale* (1765), è "una totalità indipendente dal numero, indipendente dal tempo; una totalità che fu contata come una fra le opere della creazione, e perciò costituisce una singola unità nel creato" (Lovejoy, 1936, p. 249).

Proprio come macchine diverse, ad esempio orologi e pompe idrauliche, sono costituite di parti e materiali simili secondo progetti differenti, così i diversi tipi di organismi possono avere una base materiale comune. La sua ultima conclusione, per la quale le identità di specie sono discrete, non richiese a Buffon, che era in origine un fisico, di rinunciare alla visione del mondo meccanicistica del XVIII secolo di cui era impregnato. Nel riconciliare il suo materialismo con l'idea della separatezza delle specie, Buffon propose il concetto radicale dello "stampo interiore", una sorta di modello tridimensionale che determina le proprietà organizzative della materia di un organismo.

Tramite questo concetto, Buffon intendeva risolvere una delle controversie più annose che impegnavano i filosofi naturali: preformismo contro epigenesi. I preformisti erano sostenitori della vecchia idea secondo la quale gli organismi riproducono con suc-

cesso il loro genere in virtù della presenza di un individuo in miniatura dello stesso tipo o nello sperma o nell'ovulo, che cresce ma non cambia di forma durante lo sviluppo. Questa dottrina era stata criticata per la presenza di numerose incongruenze logiche. Uno dei punti più inoppugnabili era l'argomento dello stesso Buffon secondo il quale, poiché ogni *homunculus* avrebbe dovuto avere, a sua volta, un *homunculus* più piccolo annidato nelle proprie cellule germinali per riprodurre la generazione successiva, l'essere in miniatura della sesta generazione sarebbe stato più piccolo di ogni atomo possibile (Jacob, 1970, p. 82). Al contrario, gli epigenetisti, guidati dall'embriologo Caspar Friedrich Wolff (1733-1794), pensavano all'organizzazione come a una novità riemergente durante lo sviluppo embrionale. Un'analogia che essi usavano era quella della coagulazione del latte durante la preparazione del formaggio. Rispetto ai preformisti, tuttavia, Wolff e i suoi seguaci non avevano alcuna idea di come tale processo fosse riproducibile di generazione in generazione. Nell'ottica di Buffon, questi erano la funzione e lo scopo dello stampo interiore.

Il concetto, naturalmente, doveva estendersi oltre l'analogia dello stampo dello scultore in cui si versa la cera o il gesso, giacché questo tipo di modello può rendere riproducibili solo le caratteristiche superficiali. Buffon riconosceva che lo sviluppo embrionale non può compiersi con una mera aggiunta di molecole alla superficie. Egli ipotizzò pertanto che lo stampo interiore fosse un'“intima modificazione, che penetra in profondità nella massa” (Jacob, 1970, p. 101), una struttura nascosta che organizza la materia durante lo sviluppo embrionale, in modo da produrre un bambino a immagine dei suoi genitori e da fornire “un prototipo generale di ogni specie su cui tutti gli individui sono modellati” (Mayr, 1982, p. 208). Non essendo un filosofo idealista, egli era pronto a riconoscere che questi prototipi potevano essere “nel loro manifestarsi, [...] alterati o migliorati, secondo le circostanze” (*ibidem*).

L'idea di Buffon dello stampo interiore non ebbe una buona ricezione durante la sua vita, anche perché erano pochi gli scienziati del XVIII secolo propensi a prendere in considerazione altre teorie della materia rispetto a quella “corpuscolare” allora in auge. Questa concezione attribuiva le qualità dei diversi tipi di materia molto più alle proprietà dei loro atomi irriducibili (che erano, a quel tempo, del tutto ipotetici) che a ogni interrelazione tra que-

ste unità di base. La grande intuizione di Buffon, secondo la quale un'organizzazione molecolare complessa può essere trasmessa da una parte di materia vivente ad altre parti derivate da essa, ha continuato a essere derisa per lungo tempo dopo la sua morte, e molto più di recente dal biologo evoluzionista Ernst Mayr (*ibidem*), il quale, come irriducibile sostenitore dell'eredità "particellare", considerava lo stampo interiore un'idea platonica. Il biologo molecolare François Jacob (1970, p. 334), disposto maggiormente ad apprezzare la concezione di Buffon, nondimeno riteneva che la sua validità come principio biologico fosse limitata allo "stampo" o modello unidimensionale rappresentato dalla molecola di DNA. Tuttavia, recenti ricerche biologiche hanno dimostrato che l'ovulo e tutti i tessuti derivati conseguentemente da esso contengono "citoscheletri", "impalcature nucleari" e "matrici extracellulari", tutti consistenti di reti tridimensionali altamente articolate di fibre molecolari che sono suddivise tra le cellule figlie a ogni divisione cellulare, insieme e in aggiunta al DNA. Queste scoperte sottolineano la preveggenza della concezione buffoniana dello stampo interiore.

Da uomini devoti del XVIII secolo quali erano, Buffon mantenne nascosta la sua visione materialistica dell'organizzazione biologica e Linneo fece altrettanto con la concezione per la quale possono sorgere continuamente nel tempo nuove specie nei termini di una creazione speciale. Le implicazioni delle loro intuizioni, tuttavia, andarono in direzioni diverse. L'embriologo Wolff, studiando i difetti congeniti degli animali, rimase impressionato, come Linneo, dall'apparizione repentina di nuove forme e dalla loro successiva stabilizzazione (Stubbe, 1965, p. 89). In alcuni manoscritti inediti, egli concluse che non tutte le strutture o specie biologiche erano un prodotto primordiale della natura che aveva ricevuto la propria esistenza direttamente dalla mano di Dio. Come Buffon, egli credeva che la costanza delle specie e dei generi fosse derivata dalla specificità di una sostanza strutturata che riproduce se stessa, ma prese in esame anche la possibilità che fattori esterni potessero modificare questa sostanza e causare mutazioni ereditarie (Raikov, 1964; Stubbe, 1965, pp. 89-90).

Pertanto, mentre il carattere discreto dei confini biologici era ben lontano dall'essere posto in questione, dalle nuove osservazioni e dalle spiegazioni materialistiche che ne venivano date si apriva



la possibilità che questi stessi confini potessero essere violati nel corso normale degli eventi. Tra i confini sempre più caratterizzati come permeabili durante il XVIII secolo, vi era la separazione sul piano morale tra uomini e animali non umani, l'assolutezza della quale era stata un principio fondamentale del dogma cristiano e del dualismo cartesiano. Alexander Pope, oltre a divulgare la Cate-na dell'Essere, era anche un energico difensore della tesi secondo cui gli animali devono essere trattati umanamente, e uno dei primi oppositori pubblici della vivisezione scientifica. Di conseguenza, egli incluse le facoltà mentali tra le qualità che facevano parte dei gradi della catena ascendente nel suo *Saggio sull'Uomo*, e accarezzò anche l'idea che gli animali abbiano, come gli uomini, un'anima immortale (Maehle, 1990). È altrettanto significativo, alla luce di questa discussione, che quando Pope cercò una giustificazione religiosa per la sua posizione in favore di un trattamento umano degli animali avesse invocato l'autorità del Vecchio Testamento (*ibidem*, p. 36; vedi Pope, 1713).

Durante il secolo successivo, l'argomento spirituale in favore dell'unità della creazione venne sostituito, negli scritti dei filosofi e degli scienziati della natura, da concetti come "leggi della forma", "adattamento funzionale" e "discendenza comune". I dibattiti su queste idee si risolsero infine all'interno della dottrina darwiniana secondo la quale i confini biologici esistono non come dato di principio, ma come dato contingente o accidentalità storica. Dal momento che, come vedremo, il preteso fondamento scientifico di tale dottrina è discutibile, è interessante esaminare i diversi gradi attraverso cui si giunse a questo risultato, con le prove da un lato e con l'ideologia dall'altro lato.

#### TEORIE OTTOCENTESCHE DELLA TRASFORMAZIONE BIOLOGICA

La carne è materia, ma il concetto newtoniano di materia, che continuò a essere prevalente lungo la gran parte del XIX secolo, non poteva rendere conto delle proprietà distintive della carne. Nel quadro classico, la materia è inerte. Anche se il suo movimento è regolato da leggi matematiche precise, l'esito di questo movimento dipende interamente dallo stato iniziale del sistema – la posizio-

ne arbitrariamente data e la velocità di ogni particella. La materia, per essere organizzata in un sistema complesso a più componenti, avrebbe dovuto essere “regolata” in modo appropriato. Ecco perché Cartesio, Newton e gli altri fondatori della visione del mondo meccanicistica potevano essere contemporaneamente deterministi in fisica e credenti in religione: Dio era nelle condizioni iniziali. Il filosofo tedesco Immanuel Kant (1724-1804) era un critico della concezione secondo la quale l'esistenza di Dio poteva essere derivata dal disegno del mondo naturale. Ma egli attribuiva ugualmente poco peso alla speranza che i principi in base a cui gli organismi vengono costituiti derivassero da un'analisi causale fondata sulla scienza fisica. A questo proposito, egli veniva affermando l'indipendenza delle leggi del moto dalle condizioni iniziali del sistema, viste poco sopra. Kant sosteneva che caratterizzare la relazione funzionale sussistente tra le parti di una struttura complessa, come un orologio, un dipinto o un organismo, non equivaleva a comprenderne i principi o il fine dell'organizzazione. Mentre il fine di un artefatto creato dall'uomo deriva dal concetto che ne guida la produzione, il “concetto” che si trova dietro un essere vivente non si può discernere per mezzo di un esperimento scientifico. Inoltre, non solo gli organismi mostrano un alto grado di interazione funzionale tra le parti, come le macchine, ma in più si generano e si rinnovano da sé: come Kant ha affermato, “ogni parte è scopo e vicendevolmente anche mezzo” (1790, p. 210, § 66). I principi che presiedono all'organizzazione della materia in un organismo vivente sono ancor più opachi all'analisi causale di quelli delle macchine.

Benché nel XIX secolo scienza e religione stessero divergendo progressivamente nel dominio che si proponevano di spiegare, esse rimanevano legate reciprocamente in virtù dell'ammissione, sintetizzata dall'analisi di Kant, per la quale il principio organizzativo non poteva essere derivato dal meccanismo. E mentre il progresso in chimica aveva minato alla base le precedenti convinzioni secondo cui la materia vivente consisteva di elementi diversi da quelli rinvenuti nella materia non vivente, per la generazione di biologi successiva a Kant e influenzata dal suo pensiero (definita scuola “teleomeccanicista” dallo storico Timothy Lenoir, 1982), i composti chimici che si manifestano nei tessuti viventi sono organizzati in modi irriducibilmente diversi rispetto a tutto ciò che si trova nel mondo inorganico.

Alcuni di questi scienziati andarono oltre lo scetticismo di Kant sulla possibilità di arrivare a conclusioni sui principi dell'organizzazione a partire dall'analisi causale, e in effetti postularono l'esistenza di principi o forze vitali nei tessuti viventi. Ad esempio, il chimico svedese Jöns J. Berzelius (1779-1848), scrivendo sulla "forza catalitica" mostrata da certe molecole biologiche, indicò che questa non era da comprendere come "una capacità indipendente dei rapporti elettrochimici della materia", bensì come "una sorta di espressione di questi rapporti [...] che ci rimane nascosta" (Lenoir, 1982, p. 161). Ma, se i materiali viventi sono organizzati secondo principi che esulano dalla nostra capacità di discernere scientificamente, allora le diverse specie o forme di vita, parimenti, possono essere organizzate secondo principi distinti che vanno al di là della scienza. Così, il paradigma materialistico, ora ben affermato nei circoli fisiologici, può essere mantenuto, con un buon grado di compatibilità, a fianco di una credenza stabile in una creazione speciale.

La varietà di opinioni differenti sui principi di costruzione degli organismi e sullo stadio a partire dal quale la mano di Dio esercita la sua influenza diretta sulla forma degli stessi organismi può essere vista nel dibattito tra i morfologisti "strutturali" o "trascendentali", che dominavano il continente europeo, e i "teologi naturali", che esercitavano una grande influenza in Gran Bretagna. Georges Cuvier (1769-1832), il fondatore francese della paleontologia e dell'anatomia comparata, era un cristiano devoto che affrontò la questione della separazione delle creature dal punto di vista di un materialismo olistico. La concezione di una base strutturale dell'unicità biologica, che Buffon aveva proposto come base per l'ereditarietà e lo sviluppo embrionale, venne generalizzata da Cuvier fino al livello dell'organismo, nella sua teoria della correlazione delle parti. Egli riteneva che tutte le funzioni di un organismo fossero interconnesse secondo una "necessità uguale a quella delle leggi metafisiche o matematiche". Affermò inoltre che "se una di queste funzioni venisse modificata in modo incompatibile con la modificazione delle altre, la creatura non potrebbe più continuare a esistere" (Mayr, 1982, p. 133).

È interessante notare come Cuvier abbia fornito una serie di esempi che riecheggiano lo schema di classificazione biologica sottostante alle proibizioni alimentari del Levitico:

Un animale che digerisce solo carne deve avere la possibilità di vedere la preda, di inseguirla, di abbatterla, di sbrantarla. Gli sono necessari, pertanto, una vista acuta, un fine odorato, una corsa rapida, grande agilità e forza nelle zampe e nella mascella. Non accade mai che denti taglienti e idonei a fare a pezzi la carne coesistano, nella stessa specie, con un piede unguolato, il quale può soltanto sostenere l'animale e non è in grado di afferrare alcunché. (Jacob, 1970, p. 128)

La conclusione ricavata da tali argomenti fu che le discontinuità brusche dell'organizzazione del regno animale e le lacune della documentazione fossile rappresentassero l'assenza di forme di transizione, che sono, in effetti, impossibili dal punto di vista biologico.

Cuvier era uno strenuo oppositore della concezione per la quale gli organismi di tipi diversi fossero derivati da antenati comuni per un processo di "mutamento organico", una teoria proposta dal suo connazionale Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) nella sua *Filosofia zoologica* (1809). In effetti, la messa in ridicolo, da parte di Cuvier, delle idee di Lamarck e la sua caricatura del ruolo della volizione nella selezione dell'ambiente da parte degli organismi (il famoso esempio della giraffa) ebbero l'effetto di negare a Lamarck il posto che gli spettava nella storia della biologia come primo sostenitore sistematico dell'evoluzione (Burkhardt, 1984). Étienne Geoffroy de Saint-Hilaire (1772-1844), collega di Cuvier e morfologo strutturale, credeva che una serie singola di "leggi della forma" geometrico-topologiche fosse responsabile della generazione di tutti i tipi di animali (Jacob, 1970, pp. 122-131; Russell, 1916, pp. 52-78). Ciò lo condusse a essere maggiormente ricettivo di Cuvier nei confronti delle idee evoluzionistiche. Infatti, mentre Cuvier si limitava a considerare che i rami principali del regno animale e le varie specie all'interno di essi erano stati creati separatamente per occupare nicchie funzionali distinte, l'enfasi di Geoffroy sui principi comuni sottostanti alla generazione di tutti i tipi animali suggeriva che la struttura determina la funzione, più che rifletterla (ad esempio, gli uccelli volano perché hanno ali, non il contrario). Inoltre, tale enfasi sollevava la questione del perché le leggi della forma avessero condotto a una varietà di esiti piuttosto che a un tipo singolo. Nei suoi ultimi scritti, egli propose l'idea che l'ambiente, agendo durante l'embriogenesi, potesse modificare "corpi organizzati", giungendo a tipi biologici nuovi (Mayr, 1982, p. 307). Tuttavia, Geoffroy era un conservatore in

materia di religione; mentre le sue leggi della forma potevano generare un nuovo tipo occasionale di organismo in presenza di una variazione delle condizioni, egli credeva che tutti gli esseri viventi si conformassero a una Unità del Piano, che era immutata dai tempi della creazione.

La teologia naturale rappresentava un quadro concettuale alternativo alla morfologia trascendentale, nella giustificazione del disegno del mondo vivente. Anch'essa era un insieme di scienza e credenza, con la differenza che violava il precetto kantiano dell'impossibilità di ricavare la conoscibilità del creatore dalla natura del "creato". Il lascito testamentario del Conte di Bridgewater, che, alla sua morte nel 1829, commissionava una serie di opere "sul potere, la saggezza e la bontà di Dio, testimoniati nella creazione", è rappresentativo dell'atmosfera del movimento. Ciò in cui la teologia naturale soprattutto differiva dalla morfologia trascendentale era nell'enfasi posta sugli "adattamenti", la compatibilità delle strutture biologiche con le funzioni a cui assolvevano. Sebbene anche Cuvier sottolineasse la capacità di interrelazione fra struttura e funzione, il suo principio della correlazione delle parti poneva dei vincoli alle possibili attività effettuabili dalle variazioni anatomiche. Certamente il primato assegnato da Geoffroy e dai suoi successori alle proprietà materiali dei sistemi viventi e alle concomitanti strutture generate dalle regole nella determinazione della funzione biologica era destinato a entrare in conflitto con la visione dei teologi naturali per la quale la mano di Dio si manifestava persino nel più piccolo dettaglio della costruzione di ogni essere.

La natura del dibattito tra i sostenitori della morfologia strutturale e i teologi naturali può essere scorta nel *Bridgewater Treatise* del 1833 del neurologo Sir Charles Bell. L'argomento in questione era la proposta dei morfologi strutturali secondo la quale l'osso dell'incudine, uno della catena dei tre ossicini che costituiscono il sistema di trasmissione del suono nell'orecchio medio dei mammiferi, era assente negli uccelli perché era stato "trasformato" nell'osso quadrato dell'articolazione della mascella superiore. La spiegazione alternativa di Bell (Gould, 1993b) era che gli uccelli hanno una struttura articolare nella loro mascella superiore perché c'è bisogno di una mobilità addizionale per poter catturare gli insetti. Commenta Bell:

È soprattutto sorprendente con quale ingenuità perversa l'uomo cerchi di oscurare la concezione di un Autore Divino, di un Essere intelligente, capace di progettare e benevolente – per aderire, piuttosto, alle più grandi assurdità, o per imporre l'influenza fredda e inanimata dei meri “elementi”, in modo da estinguere ogni sentimento di dipendenza nella nostra mente e ogni emozione di gratitudine. (*Ibidem*)

Da questa tradizione della teologia naturale emerse il naturalista britannico Charles Darwin (1809-1882), con la sua teoria dell'evoluzione attraverso la selezione naturale. La dottrina centrale di questa teoria – secondo la quale, date le piccole variazioni morfologiche, fisiologiche o comportamentali reperibili in ogni popolazione naturale di una singola specie o organismo, la competizione di individui marginalmente diversi per le risorse limitate è stata sufficiente a generare l'intera varietà di tipi biologicamente distinti presenti sulla faccia del pianeta – è troppo familiare per essere suscettibile di una discussione dettagliata in questa sede. Poiché il meccanismo che Darwin proponeva per ottenere la forma dell'organismo e le interrelazioni fra le parti in un sistema vivente è, a prima vista, così “senza guida”, la congruenza fra la struttura della sua teoria e quella della teologia naturale, pur notata occasionalmente, non è considerata dai darwinisti contemporanei tale da sminuire la reputazione scientifica della teoria. Così Ernst Mayr parla di ciò che considera la “pretesa piuttosto paradossale”, in base a cui la gran parte della struttura intellettuale di *L'origine delle specie* può essere giustificata con il fatto che i paleontologi e i biologi di punta del tempo di Darwin erano teologi naturali le cui descrizioni erano piene di “quelli che noi oggi chiameremmo adattamenti”. Egli giunge ad affermare che “quando ‘la mano del creatore’ venne sostituita, nello schema esplicativo, dalla ‘selezione naturale’, ciò permise di incorporare la maggior parte della letteratura della teologia naturale sugli organismi viventi all'interno della biologia evoluzionista in maniera pressoché immutata”.<sup>12</sup>

Mentre, pertanto, vi sono darwinisti moderni che fanno concessioni alle somiglianze formali tra il “perfezionismo” della selezione naturale e quello della teologia naturale, la proposta se-

12. Mayr (1982), pp. 104-105. [Assente nella traduzione italiana; vedi comunque, per argomenti simili, vol. I, pp. 318-319. (NdT)]

condo la quale il meccanismo darwiniano del mutamento degli organismi condivide altresì alcuni assunti teologici della metafisica teista è assai più controversa. Ciò nonostante, lo storico della scienza John Cornell (1987), studiando i taccuini di Darwin a partire dal periodo in cui veniva formulando la teoria della selezione naturale, conclude:

Il potere che egli attribuiva al suo nuovo meccanismo dipendeva in modo specifico dal presupposto di un Essere divino, intelligente come l'uomo, ma superiore e assolutamente osservante della legge. Questo presupposto era alla base sia dell'idea di Darwin del "perfetto adattamento" delle specie naturali, sia della sua sorprendente analogia della selezione artificiale, e consentiva di descrivere la natura nei termini di questo meccanismo.

E lo storico Robert J. Richards (1992) ha ricavato dagli scritti di embriologia di Darwin che questi credeva all'evoluzione come forza progressiva, capace di condurre a una situazione nella quale (secondo l'ultima edizione di *L'origine delle specie*) "Gli abitanti del mondo, in ogni successivo periodo della sua storia [...] sono più in alto nella scala" della natura rispetto ai loro predecessori (Darwin, 1859, p. 429).

Non dovrebbe sorprendere che Darwin incorporasse le idee teistiche del suo *milieu* culturale nella propria teoria biologica. Ammettendo il giudizio newtoniano di Kant in base al quale la conoscenza del meccanismo non porta con sé alcuna implicazione sulla conoscenza del principio organizzativo o sul "fine", c'erano solo due percorsi possibili per una comprensione più naturalistica del mondo vivente. Una strada era quella dell'incorporazione nella biologia di una concezione dinamica della materia, una concezione che differiva dalla visione statica della materia della meccanica classica. Se la materia stessa ha proprietà di "auto-organizzazione" che possono condurre alla formazione di strutture relativamente indipendenti dalle condizioni iniziali della sua preparazione, allora la tensione verso un fine manifestata dalla fisiologia degli organismi, dal loro sviluppo, persino dalla loro evoluzione, può, potenzialmente, trovare interpretazioni nelle proprietà fisiche della materia biologica.

Sappiamo che tipi distinti di materia non vivente assumono di preferenza certe forme e pattern: i liquidi fluiscono, le corde te-

se vibrano come un tutt'uno e in segmenti discreti secondo la loro lunghezza, le soluzioni di sapone formano bolle e schiuma. Se, come ho suggerito altrove (Newman, 1994), i tessuti viventi primitivi avessero tendenze analoghe ad assumere di preferenza certe forme e pattern – strutture cave, multistrato, segmentate o articolate, ad esempio – allora la comparsa nella storia della vita di una serie particolare di strutture corporee e di forme degli organi rappresenterebbe l'emergere inevitabile di morfologie stereotipiche. Una sottoserie di queste forme potrebbe differenziarsi con successo in presenza di circostanze differenti – la selezione naturale sarebbe ancora possibile – ma la varietà di “tipi” possibili sarebbe intrinseca alla materia-carne e limitata, invece che aperta a qualsiasi risultato.

Barlumi di una visione dinamica della natura emersero all'inizio del XIX secolo insieme con la nuova scienza della termodinamica, e il nostro secolo ha visto un'esplorazione intensa delle forme e dei pattern generati dal comportamento dinamico dei fluidi e dei “*media eccitabili*”. Le “leggi della forma” dell'organismo di Geoffroy de Saint-Hilaire erano un'applicazione preveggente al mondo vivente di questa concezione della materia.

Il secondo percorso aperto dall'impatto kantiano, quello intrapreso da Darwin e dai suoi seguaci, consisteva nel mantenere la visione classica della materia e, con essa, la struttura formale della teologia naturale. La materia newtoniana può essere modellata in ogni forma o pattern, restando soggetta solo ai vincoli delle condizioni iniziali, che sono interamente arbitrarie. In modo corrispondente, il darwinismo non fa alcuna dichiarazione a priori sul perché gli organismi hanno l'aspetto e le caratteristiche che hanno. Come ha notato il filosofo Thomas Nagel, la teoria della selezione naturale “spiega la selezione tra quelle possibilità organiche che sono state generate, ma non spiega le possibilità in sé” (Nagel, 1985, p. 97).

Alcuni dei sostenitori più entusiasti di Darwin, come i darwinisti cristiani Asa Gray (1810-1888) e George Frederick Wright (1838-1921), trovavano conforto nel fatto che la teoria di Darwin non faceva alcun tentativo di spiegare l'origine delle variazioni preservate dalla selezione naturale, dal momento che, come affermava Wright, essa “lasciava la mano di Dio tanto libera quanto può essere desiderato per ogni sorta di invenzione che



a Lui piacesse” (Numbers, 1988). Mentre il contesto metafisico teistico da cui la teoria di Darwin era emersa venne rapidamente sconfessato dalla maggior parte dei suoi successori immediati, i quali enfatizzarono il ruolo delle forze impersonali nella generazione dei tipi biologici, è difficile evitare la conclusione secondo cui il materialismo “meccanico” darwiniano che emergeva come corrente scientifica dominante era una dottrina meno minacciosa per le classi sociali al potere, che infatti la abbracciarono, di quanto non sarebbe stata l’alternativa di un materialismo “dinamico” geoffroyano. Se la malleabilità della materia-carne fosse inesauribile, ci sarebbero poche limitazioni alle forme che essa potrebbe assumere nel corso dell’evoluzione. O attraverso l’opera della mano di Dio o, come più tardi divenne di moda credere, attraverso il “caso” in associazione con la “sopravvivenza del più adatto”, coloro che raggiungevano il livello massimo potevano ben immaginare se stessi come il prodotto di un processo di perfezionamento. Al contrario, se noi tutti, umani e altre specie, fossimo davvero, in tutta la nostra complessità, prodotti di forze naturali comuni, il mondo biologico dovrebbe essere visto in termini più pluralistici e la specie umana non sarebbe più, per usare le parole di Julian Huxley (1957, p. 293), uno dei darwinisti di punta del suo secolo, “la forma più alta di vita prodotta dal processo dell’evoluzione su questo pianeta”.

In ogni caso, i darwinisti laici, al fine di rendere accettabile la selezione naturale in un’ottica materialistica, avevano bisogno di rivolgersi al precetto kantiano secondo cui il principio organizzativo di un insieme complesso non può essere derivato dall’analisi delle interazioni funzionali tra le parti. Ma, per i motivi già esaminati, la soluzione a questo problema non poteva fare appello alle proprietà di auto-organizzazione della materia biologica senza minare alle basi la concezione darwiniana della determinazione esterna della direzione del mutamento evolutivo. In modo specifico, i darwinisti avevano bisogno di una forza guida indipendente, analoga al Dio dei teologi naturali, per dare forma e capacità riproduttiva ai materiali inerti del loro mondo biologico. Questa forza venne fornita presto da August Weismann (1834-1914) e dalla sua riformulazione definitiva all’interno dell’idea moderna, scientificamente discutibile, del “programma genetico” (Hubbard, 1982; Oyama, 1985; Newman, 1988, p. 353; Nijhout, 1990).

---

**L'APOTEOSI DEL GENE**

Secondo le letture più comuni, la teoria darwiniana dell'evoluzione attraverso la selezione naturale era così inoppugnabile sul piano intellettuale che richiedeva solo una teoria plausibile dell'ereditarietà per raggiungere un'accettazione generalizzata nella comunità scientifica, anche tra i più ostinati. La "riscoperta" delle leggi di Mendel attorno al 1900, cui pervennero diversi ricercatori in maniera indipendente l'uno dall'altro, sembrava soddisfare questo requisito. In uno scenario del genere, vi sono alcune distorsioni storiche: ad esempio, le scoperte di Mendel non erano mai state davvero "abbandonate" dalla comunità scientifica (Olby, 1985; Blanc, 1984), e la natura dei meccanismi dell'eredità, tanto prima quanto dopo il 1900, non era mai stata centrale in seno alle critiche più stringenti del darwinismo (Bowler, 1983). Però, è ancora più importante osservare come l'esame della logica dei contributi di entrambi, Darwin e Mendel, alla luce della conoscenza attuale della natura della stabilità e della variazione biologica, nonché dei modi e del tempo delle mutazioni nell'evoluzione, suggerisca che la "sintesi moderna" neodarwinista, per come è venuta a definirsi nella metà del XX secolo, abbia incorporato credenze possedute in modo acritico, il cui contenuto è comparabile, fino a un certo punto, a ognuna delle precedenti teorie della natura discusse in questo capitolo.

Per soddisfare i requisiti della sua teoria, secondo cui i principi organizzativi biologici devono risiedere in un *medium* indipendente dalla materia-carne stessa, Darwin elaborò, un decennio dopo la pubblicazione della prima edizione di *L'origine delle specie*, "l'ipotesi della pangenesi". Questa teoria riteneva che ogni cellula nel corpo producesse (e fosse rappresentata da) particelle invisibili chiamate "gemmule", che circolavano liberamente lungo tutto il sistema e si accumulavano negli organi riproduttivi. La mescolanza delle gemmule di due individui risultava nella discendenza, che in parte somiglia ai genitori e in parte contiene elementi di novità. Darwin, come la maggior parte dei biologi del XIX secolo, credeva inoltre nell'ereditarietà di caratteristiche acquisite. Egli, perciò, avanzò la proposta secondo la quale i tessuti del corpo, colpiti da "mutate condizioni" quali l'uso e il disuso, "di conseguenza emettono gemmule modificate, che si trasmettono alla prole con le loro peculiarità di nuova acquisizione" (Darwin, 1868, p. 797). Nella

proposta secondo cui particelle così piccole da scomparire e dalla struttura non specifica possono incorporare e rigenerare qualità viventi specifiche, la teoria di Darwin rasentava l'idealismo filosofico. L'idea che i tratti di un organismo possano essere "rappresentati" in particelle distinte e indipendenti, che, nel momento in cui si mischiano, producono nuove versioni di quegli stessi tratti, è assai carente in potere esplicativo. Questo è particolarmente evidente quando la si compara con le prove e i tentativi compiuti da Buffon e dai membri delle scuole "teleomeccaniciste" e della "morfologia strutturale" per concettualizzare il modo in cui le proprietà di "corpi organizzati" possono essere trasmesse di generazione in generazione.

Il fatto che la teoria darwiniana dell'evoluzione possa incorporare una concezione virtualmente mistica della trasmissione delle qualità biologiche suggerisce l'idea che in essa manchi la specificità che ci si aspetterebbe da quella che pretende di essere una spiegazione della forma e della funzione degli organismi. La sostituzione della pangenesi con il mendelismo corregge appena questo problema. Infatti, la versione della concezione mendeliana dell'ereditarietà che venne incorporata nel paradigma darwiniano era più vicina concettualmente alla pangenesi di quella che, in effetti, Mendel aveva dedotto dai suoi studi sulla trasmissione dei tratti nei piselli e nelle piante di *Hieracium*.

Gregor Mendel (nato nel 1822) entrò nel monastero agostiniano di Brno, Moravia, nel 1843 e là morì, come abate, nel 1884. Come monaco cattolico, egli fu educato alla dottrina della Chiesa e alla filosofia aristotelica. La gran parte dei risultati positivi ottenuti da Mendel nella classificazione delle qualità delle piante, nella concettualizzazione delle regolarità delle loro combinazioni e della loro trasmissione è attribuibile al suo retroterra intellettuale di formazione scolastica, secondo il genetista H. Kalmus (1983). Nonostante gli sforzi dell'eminente genetista della popolazione R.A. Fisher (1936) e di alcuni tardi darwinisti di ritrarre un Mendel convertitosi all'evoluzionismo, gli scritti di Mendel non contengono alcuna prova di affinità con questa concezione. Anzi, L.A. Callender (1988) ha ribadito persuasivamente che Mendel era, semmai, un seguace della versione linneiana della dottrina della creazione speciale, discussa sopra, che lasciava aperta la possibilità che nuove forme potessero sorgere attraverso l'ibridazione.

Il lavoro di Mendel con i piselli riguardava l'eredità di versioni alternative della stessa caratteristica in una data specie (ad esempio, colore dei fiori, forma del seme o aspetto della superficie), mentre i suoi studi sulle piante di *Hieracium* suggerivano che gli ibridi formati tra specie pre-esistenti potessero esibire una stabilità di lungo termine. Nessuno dei suoi risultati implicava che le trasformazioni più rilevanti tra le forme biologiche (cioè, specie e, alla fine, gruppi più divergenti come classi e *phyla*) potessero risultare da alterazioni successive in determinanti ereditabili o "elementi" (ciò che oggi chiamiamo "geni"). Ma questa, naturalmente, sarebbe una condizione necessaria se i fattori di Mendel fossero tali da fornire la base ereditaria per la dottrina di Darwin secondo cui i nuovi tipi biologici si originano da sequenze di modificazioni graduali.

Il botanico Hugo de Vries (1848-1935) interpretò le proprie scoperte e quelle di Mendel all'interno di un quadro concettuale simile a quello della pangenesi darwiniana, avanzando la proposta secondo la quale le differenze tra gli individui possono essere dissezionate in "caratteri specifici", ognuno con la propria base ereditaria. Ad esempio, de Vries affermò, nel proprio libro del 1889, *Intrazelluläre Pangenesis*: "Se si considerano i caratteri della specie alla luce di ciò che insegna la dottrina dell'evoluzione, appare rapidamente che essi sono composti da fattori distinti più o meno indipendenti" (Dunn, 1965, p. 51). Egli non vide alcun motivo di cambiare opinione nel 1900, dopo essere venuto a conoscenza dell'opera di Mendel (*ibidem*, pp. 53-54). Ma lo stesso Mendel non giunse a conclusioni così universali, tant'è che si riferiva all'unica legge che avesse mai enunciato, quella riguardante la natura della progenie degli ibridi con due caratteri alternativi, come alla "legge valida per *Pisum* (piselli)". Non vi è per niente implicata una conformità a questa legge di tutti i tratti, per non parlare di tutte le specie. Inoltre, considerando la classe di caratteri distintivi che erano ereditati in questo modo, Mendel scrisse che "i caratteri differenziati di due piante possono, dopo tutto, essere dovuti soltanto a differenze nella composizione e nel raggruppamento degli elementi esistenti in interazione dinamica nelle cellule primordiali" (Mayr, 1982, p. 664). La concezione mendeliana del modo in cui questi "elementi" incidevano sulla produzione dei tratti era perciò, da questa prova limitata, una concezione basata sullo svilup-

po. Ciò significa che quei fattori di eredità che possono esistere in stati alternativi influenzano l'esito di un processo generativo in un sistema complesso, piuttosto che "rappresentare" tratti distinti, come invece è in Darwin e in de Vries.

Finalmente, alcuni biologi rifiutarono la concezione ingenua, insita nelle teorie della pangenesi di Darwin e de Vries, secondo cui ogni caratteristica ereditabile è trasmessa da un fattore indipendente. Ad esempio, il botanico danese Wilhelm Ludwig Johannsen (1857-1927) scrisse nel 1909:

In nessun modo abbiamo il diritto di definire il gene come una struttura morfologica nel senso delle gemmule di Darwin o dei biofori o dei determinanti o di altri concetti morfologico-teorici di quel genere. E non abbiamo nemmeno il diritto di pensare che ciascun gene speciale (o uno speciale tipo di gene) corrisponda a un particolare carattere unitario fenotipico o (come i morfologi amano dire) a un tratto dell'organismo sviluppato. (Dunn, 1965, p. 95)

Thomas Hunt Morgan, un embriologo divenuto genetista e una delle figure centrali nella scoperta che i geni sono parti dei cromosomi, sostenne lo stesso punto di vista con forza ancora maggiore diversi anni più tardi:

Il fallimento nel capire l'importanza di queste due questioni, cioè che un singolo fattore può avere svariati effetti e che un singolo carattere può dipendere da molti fattori, ha causato parecchia confusione tra fattori e caratteri e, a volte, l'abuso del termine "carattere unitario". Pertanto, non si può non insistere con troppa forza nell'affermare che l'unità reale nell'ereditarietà è il fattore, mentre il carattere è il prodotto di un numero di fattori genetici e di condizioni ambientali. [...] Sono così tanti i fraintendimenti sorti tra gli stessi genetisti per via dell'uso incauto del termine "carattere unitario", che il termine merita il discredito che gli è spettato. (Carlson, 1966, p. 37)

Sei decenni di ricerche successive hanno condotto alla visione, generalmente accettata, secondo cui in termini funzionali un gene non costituisce niente più che la trascrizione cellulare replicabile della sequenza primaria di una molecola di RNA o, indirettamente, di una proteina. Con il riconoscimento che le molecole specificate dai geni possono influenzare la sintesi reciproca e l'attività fisiolo-

gica, la concezione moderna appare in pieno accordo con la concezione mendeliana di un'“interazione dinamica” degli elementi che causano la produzione dei tratti distintivi.

Le sottigliezze implicate nella correlazione dei geni con i tratti possono essere viste nell'esempio dell'anemia falciforme, che è il caso classico di associazione tra una mutazione genetica e l'indebolimento della salute nell'uomo. Le persone che si trovano in questa condizione producono solo versioni mutate della proteina dell'emoglobina (“emoglobina-S”) nei loro globuli rossi. La gravità di questa condizione dipende dalla proporzione di cellule che sono “a falce” e che, a causa della loro forma, possono ostruire piccoli vasi sanguigni; la gravità, pertanto, varia dall'asintomaticità in alcuni individui al pericolo di vita in altri. Questa variabilità esiste perché il grado in cui le cellule sanguigne sono rese anormali dalla presenza dell'emoglobina-S è controllato da fattori fisiologici abbastanza indipendenti dal gene dell'emoglobina; questi fattori differiscono da individuo a individuo e variano persino in un dato individuo a seconda delle condizioni (Mozzarelli et al., 1987). Nonostante l'ubiquità di tali complessità, nel corso dello sviluppo del moderno concetto di gene, gli avvertimenti di Johannsen e Morgan sono stati spesso ignorati.

L'influenza crescente della teoria darwiniana della selezione naturale richiedeva una disconnessione formale tra il “progetto” di un organismo e la sua materia-carne. Altrimenti l'evoluzione della forma (cioè le alterazioni del progetto) sarebbe stata guidata tanto dalle propensioni intrinseche di tale materia a generare certe strutture, quanto dalle trasformazioni risultanti dall'adattamento alle mutate condizioni. Per non fare che un altro esempio, sempre relativo all'anemia falciforme, si potrebbe guardare a un globulo rosso come a un oggetto parzialmente deformabile che può assumere un piccolo numero di forme diverse a seconda delle variazioni sia nelle molecole che lo costituiscono, sia nell'ambiente locale. Entrambe le mutazioni, genetica e ambientale, possono indurre una trasformazione dalla configurazione standard dei globuli rossi, di un disco biconcavo, a quella falciforme. Inoltre, un dato cambiamento genetico (cioè la mutazione dell'emoglobina in emoglobina-S) può dare luogo all'effetto di avere una proporzione maggiore di cellule falciformi in condizioni normali. Ma nessuna sequenza plausibile di mutazioni genetiche può trasformare

un globulo rosso in una stella a cinque punte. Vincoli analoghi alla capacità di generare forme dovevano essere di pertinenza delle particelle multicellulari della materia che hanno fornito il materiale grezzo per la formazione delle prime piante e dei primi animali (Newman, 1994). In altri termini, lungo tutta la storia della vita sulla Terra la relazione tra geni e tratti deve essere stata inevitabilmente mediata da ciò a cui si riferiva Geoffroy parlando di “leggi della forma”.

Tuttavia, come risultato della generale accettazione, alla metà del XX secolo, della versione darwiniano-weismanniana dell’ereditarietà, il genoma – l’insieme dei geni di un organismo – venne a essere tipicamente caratterizzato come ciò che incorpora o determina tutti i tratti dell’organismo. Sebbene l’immagine ingenua per la quale ogni tratto è “rappresentato” da un gene particolare o da un gruppo di geni non fosse più pienamente condivisa, la concezione del ruolo presunto dei geni nel determinare tutti gli aspetti di ogni caratteristica biologica e della loro autonomia collettiva nell’eseguire le loro funzioni venne trasferita dalla pangenesi di Darwin e de Vries alla visione moderna. Così il fisico Erwin Schrödinger, nel suo influente libro *Che cos’è la vita?* (Schrödinger, 1944), sintetizzò il consenso emergente di molti suoi colleghi biologi e diede il la al nuovo campo della biologia molecolare quando scrisse: “Le strutture cromosomiche sono [...] degli strumenti per portare innanzi lo sviluppo che esse simboleggiano. Esse sono codice di leggi e potere esecutivo, o, per usare un’altra metafora, sono il progetto dell’architetto e insieme abili costruttori” (*ibidem*, p. 45). Che questo passaggio non rappresenti semplicemente le riflessioni di un non specialista prima della scoperta della natura chimica del gene è evidente da una relazione – presentata in un convegno del 1976 da Max Delbrück, uno dei fondatori della biologia molecolare – dal titolo, ironico ma eloquente, “How Aristotle discovered DNA”. In questo articolo, Delbrück (1976) affermò: “La mia tesi è che il principio di Aristotele del motore immobile (cioè Dio) abbia avuto origine dai suoi studi biologici. [...] Il motore immobile descrive perfettamente il DNA. Il DNA agisce, crea forma nello sviluppo, e non cambia nel processo”. Perciò, mentre i biologi molecolari, nel loro lavoro quotidiano, seguivano un paradigma funzionalista cartesiano che permetteva loro in modo davvero efficace di determinare la maniera in cui le varie molecole e cellule

degli organismi sono organizzate, alcuni teorici si convincevano di avere anche risolto il problema posto da Kant dell'identificazione del principio che guida quest'organizzazione. Tale principio guida si riteneva fosse contenuto nelle sequenze di base del DNA, una sostanza a cui erano attribuiti il potere di "autoriproduzione" e la capacità di "agire" e di "creare".

## LA MODERNA IDEOLOGIA DELLA CARNE

L'invenzione del computer, alla metà del XX secolo, è dipesa dallo sviluppo di un quadro concettuale in cui i dati e i programmi che li manipolano sono interamente separabili dalla macchina stessa. Per una tale macchina, ciò di cui è effettivamente fatta (cioè tubi a vuoto, transistor, circuiti integrati) ha scarsa rilevanza per i compiti che assolve. Ciò fornisce una metafora adatta per la presunta separazione delle istruzioni dal materiale in quella che stava diventando la descrizione standard dei sistemi biologici. Così i biologi molecolari Alexander Rich e S.H. Kim hanno scritto che "è ora ampiamente noto che le istruzioni per l'assemblaggio e l'organizzazione di un sistema vivente sono incorporate nelle molecole di DNA contenute all'interno della cellula vivente" (Rich, Kim, 1978), e il fisico Freeman Dyson (1985, p. 21), discutendo sull'origine della vita, ha dichiarato: "L'hardware elabora fisicamente l'informazione, il software la contiene. Queste due componenti hanno i loro esatti analoghi nelle cellule viventi; qui, l'hardware e il software sono, rispettivamente, le proteine e gli acidi nucleici".<sup>13</sup>

Ciò di cui gli organismi sono effettivamente costituiti è del tutto irrilevante, da questo punto di vista. Il biologo Richard Dawkins è piuttosto esplicito in proposito, come emerge nel notevole passo seguente, tratto dal suo libro *L'orologiaio cieco* (1986, p. 502):

[Le molecole delle cose animate] sono combinate fra loro in modi molto più complessi delle molecole delle cose inanimate, e questo loro modo di combinarsi viene ottenuto seguendo programmi – serie di istruzioni su come svilupparsi – che gli organismi portano dentro di sé. Esse possono sì vibrare, palpitare e pulsare, possono presentare "irritabilità", e ardere di calore "vivo", ma queste proprietà emergono

13. Traduzione modificata. [NdT]



no tutte *incidentalmente*. Al cuore di ogni cosa vivente non c'è fuoco, non alito caldo, non una "scintilla di vita", bensì informazione, parole, istruzioni. Se si vuole una metafora, non si deve pensare a fuochi e scintille e respiro. Si pensi, invece, a un miliardo di caratteri discreti, digitali, incisi in tavolette di cristallo. Se si vuol comprendere la vita, non si pensi a gel e fanghi vibranti, palpitanti, bensì alla tecnologia dell'informazione.<sup>14</sup>

La filosofa Mary Midgley chiama questo modo di pensare alla vita "abbandono della materia organica". Nel suo libro *Scienza come salvezza*, ella nota che molte opere speculative scritte da scienziati maschi durante il XX secolo contengono "profezie e [...] sogni semi-scientifici", riguardanti visioni di fuga dal corpo, abbinata con "fantasie di potere incontrollate, frutto della condiscendenza verso se stessi" (Midgley, 1992, pp. 197, 181, 194). Un esempio è quest'affermazione affascinante, tratta da un articolo di Freeman Dyson (1979a, cit. in Midgley, 1992, p. 184):

È impossibile porre limiti alla varietà delle forme fisiche che la vita può assumere. [...] Nulla vieta che tra altri  $10^{10}$  anni la vita si possa sviluppare a prescindere dalla carne e dal sangue, incarnandosi in una nube nera interstellare [...] o in un computer dotato di percezione sensoriale.

La storia delle idee proposta in questo capitolo offre un contesto per interpretare tali negazioni della specificità del substrato materiale della vita, che fa il paio con una concezione esagerata dell'intervento umano – ciò che Midgley (1992, p. 181) chiama "profezie relative alla gloria futura, destinata a crescere all'infinito, e forse all'immortalità della razza umana". Si potrebbe inferire, ad esempio, che, optando completamente per una concezione ellenistico-neotestamentaria della natura, la quale riduce l'enfasi data alla realtà e alla significatività morale dei confini biologici e si pone, quindi, al di là della concezione biologicamente pluralistica della tradizione ebraico-veterotestamentaria, la corrente dominante darwinista ha rinforzato un paradigma culturale che ha dato valore al potere di trasformare il mondo piuttosto che al rispetto per la varietà, per il suo equilibrio e i suoi limiti. Ma la discussione condotta in precedenza suggerisce altresì che il modello dar-


14. Corsivo aggiunto da Newman. [NdT]

winiano rappresenta, per certi aspetti significativi, una proiezione sul mondo naturale di convinzioni scientificamente inconsistenti.

Un'alternativa alla visione darwiniano-weismanniana, già riferita sopra (Newman, 1994), attribuisce le forme corporee assunte dagli organismi multicellulari complessi alle proprietà intrinseche dei materiali semisolidi che costituiscono la carne nei primi stadi della sua evoluzione. La varietà di forme biologiche che popolano il mondo è pertanto considerata come limitata e stereotipica, non come un insieme aperto e senza fine di strutture le cui caratteristiche particolari dipendono principalmente dagli imprevisti di un adattamento funzionale imposto estrinsecamente. Questa visione alternativa è chiaramente più vicina alla prospettiva delle “leggi della forma” di Cuvier e Geoffroy di quanto non lo sia al paradigma della “discendenza con modificazione” di Darwin. In particolare, dal momento che i tipi biologici vengono trattati come intrinseci alla materia di cui gli organismi sono costituiti, la visione alternativa respinge il dualismo insito nel darwinismo.

In queste due visioni del processo evolutivo, che chiamo modello “esternalista” e modello “internalista”, possiamo distinguere due concezioni assai differenti di confini biologici. Nel modello esternalista, l'organismo si evolve in continuazione in qualcosa di diverso da sé. Secondo il filosofo Hans Jonas, per il darwinismo “l'emergere di forme è dovuto interamente al gioco casuale delle aberrazioni rispetto ai pattern; queste, **in quanto aberrazioni, sono di per sé ‘capricci’; a esse si aggiunge** successivamente la distinzione tra deformità e miglioramento, in base a criteri del tutto estranei”. Continua Jonas:

Se l'eredità è trasmessa tramite il sistema genetico, la stabilità – la condizione della fedeltà nella trasmissione – ne è la virtù essenziale. Poiché [una mutazione] è un incidente nel sistema direttivo di un futuro organismo, essa darà esito a qualcosa che, dal punto di vista del pattern originale, può solo essere definito una deformità. Per quanto “utile” possa capitare che sia, come deviazione dalla norma è “patologica”. Quando incidenti simili continuano a verificarsi nello stesso sistema genetico in generazioni successive, un'accumulazione di tali deformità, premiate dal sistema della selezione, può dare esito a un pattern del tutto nuovo e arricchito. Ma l'“arricchimento” sarebbe pur sempre un'escrecenza della semplicità originaria, un lapsus della disciplina della forma che si moltiplica più e più volte per concessione della selezione. E così, la complessa organizzazione di ogni

  
così, se il rif.  
è alle aberrazioni, come pare

animale o dell'uomo apparirebbe una gigantesca mostruosità, nella quale l'ameba originaria è cresciuta passando per una lunga storia di malattie. (Jonas, 1966, p. 51)

Per gli esternalisti, la trasgressione dei confini biologici è pertanto la norma senza fine dell'evoluzione. Nell'ottica internalista, al contrario, pressoché ogni diversificazione biologica manifesta avviene agli inizi, quando gli organismi primitivi, per via del contributo fisico alla determinazione della loro forma, sono, per certi versi, trasformabili vicendevolmente. Lungo l'evoluzione successiva, i tipi disparati di organismi, attraverso l'accumulo di meccanismi che promuovono la loro capacità di svilupparsi fedelmente al modello nonostante le mutazioni genetiche ("stasi morfologica"), così come la capacità di mantenere il loro carattere fenotipico di fronte al cambiamento di condizioni ("omeostasi fisiologica"), si trasformano sempre più in "se stessi". Secondo la visione internalista, allora, l'intensificazione dell'unicità, più che la produzione aperta e senza fine di differenze manifeste, può così essere il segno caratteristico dell'evoluzione dell'organismo una volta che ha lasciato il suo primo stadio, "fisico". Questa visione, inoltre, implica la convinzione secondo cui mescolare e combinare, oggi, le capacità biochimiche degli organismi tramite le manipolazioni transgeniche può essere un elemento di disturbo profondo dell'identità e dell'integrità di specie e individui, in maniera ben diversa rispetto a tutto ciò che è avvenuto durante l'evoluzione.

Solo il tempo dirà quale dei due modelli, internalista o esternalista, sarà in grado di dare un rendiconto migliore dei fatti dell'evoluzione organica. E tuttavia: è possibile che l'adesione all'uno o all'altro di questi paradigmi comporti una differenza nella nostra interazione pratica con il mondo naturale? Dopotutto, perfino nella visione darwiniana gli organismi sono unici, se consideriamo ogni scala del tempo in cui l'azione umana può avere una qualsiasi conseguenza. In effetti, l'ultradarwinista E.O. Wilson è, tra gli scienziati, uno dei difensori più eloquenti della preservazione della diversità della vita. Egli sostiene che la prevista generazione di forme realmente nuove sarebbe troppo lenta per compensare le perdite dovute all'estinzione o i disordini ecologici causati dalle politiche distruttive nei confronti della biosfera (Wilson, 1992, pp. 113-114).

Però, quando si esaminano da vicino le ragioni addotte da Wilson per la sua valutazione della diversità, si vede che esse sottintendono una concezione dei confini biologici altrettanto dispregiativa di quella fatta propria implicitamente dai deturpatori ecologici che lui deplora. Fedele alla pratica di attribuire tutti i tratti importanti degli organismi ai processi darwiniani, Wilson postula che un lungo processo di mutazioni genetiche casuali, insieme con la competizione tra gli individui e i gruppi, abbia prodotto gli esseri umani dotati di “quegli impulsi e quelle predisposizioni a certi apprendimenti genericamente sussunti sotto il termine di biofilia” (Wilson, 1984, p. 171),<sup>15</sup> intendendo con ciò una propensione a proteggere la vita e ad averne cura nell’insieme particolare di forme che si sono evolute con noi. Il rispetto per la natura, perciò, è nei geni. Alla flora e alla fauna mondiali, che, con Jonas, Wilson dovrebbe ammettere come tanti “capricci” e “mostruosità” darwiniani, va attribuito valore perché sono i nostri capricci e le nostre mostruosità.

Però, come molti di questi “tratti reificati” – astrazioni dotate di concretezza biologica –, la “biofilia” di Wilson s’impantana nelle secche dell’arbitrarietà. Come si chiede Stephen Jay Gould nella sua recensione di *La diversità della vita* di Wilson (1993a),

Perché mai questi valori devono essere più profondi, più innati, più capaci di definire la nostra natura della nostra avidità? Era forse meno naturale uccidere tutti i moa della Nuova Zelanda, tutti i mammut del Nord America? Di sicuro, per ogni biofilo esistente negli Stati Uniti, vi sono dieci persone che ucciderebbero un cervo soltanto per sport e non per bisogno di sfamarsi; dieci persone che costruirebbero un nuovo centro commerciale fuori città per ognuno che grida: “boscaiolo, risparmi quell’albero”.

Il sociologo Howard Kaye, in *The Social Meaning of Modern Biology*, colloca Wilson stabilmente all’interno della tradizione della teologia naturale, per il suo tentativo di biologizzare l’etica e gli obiettivi sociali condivisi (Kaye, 1986, pp. 95-135). Così come altri critici, egli riscontra profonde affinità tra la concezione di Wilson della società ideale come “organismo sociale” e quella degli evolucionisti sociali predarwiniani del XIX secolo. Il duali-

15. Traduzione modificata. [NdT]

smo filosofico che collega il darwinismo con la teologia naturale permea altresì il senso dato da Wilson alla significatività dei confini biologici, i quali, in questa visione del mondo, devono essere visti come fondamentalmente arbitrari o, almeno, imposti estrinsecamente. Da un lato, Wilson si entusiasma osservando: “Il fiore che spunta dalla fessura di un muro, ebbene sì, è un miracolo [...]. Ogni tipo di organismo ha raggiunto questo momento nel tempo infilando un ago dietro l’altro, escogitando geniali artifici grazie ai quali sopravvivere e riprodursi a dispetto di avversità quasi insuperabili” (Wilson, 1992, p. 474). Dall’altro lato, però, egli cita con approvazione l’entomologo Thomas Eisner:

In conseguenza dei recenti progressi dell’ingegneria genetica, [una specie biologica] va considerata come un magazzino di geni potenzialmente trasferibili [...]. Una specie non è solo una sorta di libro rilegato della biblioteca della natura. È anche, contemporaneamente, un libro a fogli mobili le cui pagine – i geni – possono essere trasferite selettivamente e modificate a vantaggio di altre specie. (*Ibidem*, pp. 415-416)

Una celebrazione definitiva della manipolazione genetica può essere trovata nel passaggio seguente, ricco di reminiscenze dalla *Nuova Atlantide* baconiana, tratto da *Turbare l’universo* di Dyson (1979b, p. 266):

Immaginiamo un sistema a energia solare fondato sulla tecnologia verde, una volta che l’uomo abbia imparato a leggere e a scrivere il linguaggio del DNA al punto da poter riprogrammare la crescita e il metabolismo di un albero. L’unica cosa visibile sopra il livello del suolo è una valle piena di pini, tranquilla e ombreggiata come il bosco di Muir sotto Mount Tamalpais, in California. Questi alberi non crescono con la stessa velocità dei pini naturali. Invece di sintetizzare prevalentemente cellulosa, le loro cellule fabbricano alcool puro, o ottano, o l’idrocarburo che ci fa più comodo. Mentre la linfa sale in alto lungo certe fibre, il composto chimico sintetizzato scende verso il basso mediante un altro tipo di fibre e raggiunge le radici. Sottoterra, le radici formano una rete vivente di tubi che si connettono in punti distanti tra loro con condutture artificiali che trasportano fuori della valle il combustibile, ovunque ce ne sia bisogno. Quando saremo padroni della tecnica di riprogrammare gli alberi, potremo far crescere simili piantagioni dovunque vi sia un terreno che possa sostenere una foresta naturale.

Tali schemi devono essere considerati fantasie eccessive e pericolose, non solo per via di quello che potrebbe “essere sbagliato”, ma anche per il persistere dell’impatto culturale negativo di questa visione procustiana degli esseri viventi.

La concezione dualistica degli organismi viventi, come programma più loro esecuzione, che ha prevalso con l’influenza della visione darwinista del mondo, ha fornito una concezione dei confini biologici che corrisponde perfettamente alle esigenze della moderna biotecnologia commerciale, nella sua spinta a generare prodotti quali topi sperimentali particolarmente predisposti a contrarre il cancro (Anderson, 1988), pomodori che rimangono maturi nell’aspetto anche settimane dopo essere stati colti (Roberts, 1988), maiali che hanno carne più magra (Canuto, 1988) e, da ultimo, bambini con capacità atletiche o sociali potenziate.

Per l’appunto, il biologo molecolare e curatore della rivista *Science* Daniel Koshland Jr. (1988) prende in considerazione la possibilità di percepire delle modificazioni genetiche prenatali degli esseri umani, in modo da andare incontro a “bisogni” futuri di progettare individui “migliori davanti al computer, migliori come musicisti, migliori fisicamente”. Con l’avvento della fertilizzazione in provetta degli esseri umani e della clonazione degli embrioni, la proposta di applicare la tecnologia transgenica minaccia ora di trattare gli individui alla stregua dei prodotti industriali (Wivel, Walters, 1993).

Secondo un rapporto dell’Office of Technology Assessment statunitense, chiamato *Patenting Life*, la natura di una specie è “radicata nell’identità del materiale genetico trasmesso dalle specie”, anche se “non è ancora chiaro come una specie possa essere definita dal punto di vista genetico”. Ne consegue perciò che, dal momento che i mammiferi possono contenere da 50.000 a 100.000 o più geni, “qualunque cosa vi sia, nell’organizzazione e nel coordinamento dell’attività tra questi geni, che sia fondamentale per la loro identità in quanto specie, non è verosimile che sia disgregato dal semplice inserimento o dalla manipolazione del piccolo numero di geni (meno di 20) che sarà interessato dalla ricerca sugli animali transgenici nell’immediato futuro” (U.S. Office of Technology Assessment, *Patenting Life*, 1989, p. 14).

Queste asserzioni sono basate sull’assunto erroneo per il quale vi è un rapporto immediato tra la differenza genetica e la “di-

forse è “dalla  
sp



stanza” fra gli organismi in senso tipologico.<sup>16</sup> Poiché i confini biologici sono, in quest’ottica, prodotti storicamente contingenti di variazioni genetiche accumulate gradualmente, essi possono venire infranti un poco, con conseguenze di poco conto. Il rapporto governativo sul brevetto della vita fornisce così una falsa rassicurazione al Congresso e all’opinione pubblica, sostenendo che i capricci e le mostruosità che quasi certamente sorgeranno dalla ricerca transgenica non saranno per niente diversi dalla varietà del giardino darwiniano, che si suppone avere spinto l’evoluzione su questa strada.

Tuttavia, come abbiamo visto, vi è un’alternativa alla concezione scientifica su cui quest’analisi è basata. Radicata, all’interno della cultura occidentale, nel mito ebraico della creazione, e con ramificazioni scientifiche rappresentate dal pensiero del naturalista Buffon, dei morfologi Cuvier e Geoffroy, dell’embriologo K.E. von Baer (1792-1876) e, nel nostro secolo, del morfologo D’Arcy W. Thompson, la concezione alternativa ritiene che i vari tipi di organismo che popolano la biosfera siano le formazioni virtualmente inevitabili della materia vivente, così come gli elementi della tavola periodica sono le formazioni inevitabili delle particelle subatomiche. Una conseguenza di tale concezione è quella per cui, non appena i diversi tipi biologici hanno cominciato a emergere, gli effetti dell’evoluzione hanno reso più netti, e non più confusi, i confini biologici. In quest’ottica non dualistica, le proprietà della carne definiscono una serie di possibilità organiche cui ogni “programma” genetico evoluto deve necessariamente conformarsi.

Ho sostenuto, in questo capitolo, che il dualismo biologico è emerso nella cultura europea e americana in sintonia con un sistema di valori che dà automaticamente preferenza alla spinta alla manipolazione del mondo vivente rispetto a una posizione più antica – quella che William Wordsworth chiamava “pietà naturale”. Tuttavia, lungi dal rappresentare un rifiuto scientifico di concezioni obsolete della natura, la concezione dualistica degli esseri viventi, come ho suggerito, è in conflitto con la realtà. All’opinione pubblica, che paga per le conseguenze del mutamento tecnologico

16. In effetti, la funzione di un gene identico in due individui diversi della stessa specie può essere completamente diversa. Vedi Hubbard, Wald (1993); Strohmman (1993), p. 112.

e ne porta il peso, è stata venduta una concezione degli organismi come entità carenti di autodefinizione completamente malleabili e programmabili. Ma, come abbiamo visto, accettare questa concezione (sia tra gli scienziati, sia tra il pubblico dei non addetti ai lavori) spesso ha meno a che fare con l'evidenza scientifica che con il risuonare di tradizioni mitiche e religiose insite nella cultura. L'aver portato alla luce i molteplici percorsi intellettuali che hanno condotto alla visione attualmente dominante ha rivelato che la cultura contiene, ugualmente, teorie e tradizioni alternative, che possono incoraggiare un atteggiamento ricettivo verso un nuovo rispetto sia per una comprensione scientifica delle delimitazioni carnali sia per l'unicità biologica.



## LE ORIGINI DELLA NOVITÀ MORFOLOGICA

*Gerd B. Müller*

Gerd B. Müller (Salzburg, Austria, 1953) è professore presso l'Università di Vienna, dove dirige il Dipartimento di Biologia teoretica (<http://homepage.univie.ac.at/gerhard.mueller>). Dopo aver compiuto i suoi studi di medicina, zoologia e antropologia all'Università di Vienna ha svolto periodi di ricerca presso la Dalhousie University in Canada, dove ha lavorato con Brian K. Hall, uno dei pionieri dell'evo-devo, nonché presso l'Università di Harvard, avendo anche modo di assistere alle lezioni di Stephen Jay Gould. Allievo prediletto di Rupert Riedl, è membro fondatore del Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research di Altenberg, in Austria, di cui è presidente dal 1998. È presidente eletto della European Society for Evolutionary Developmental Biology e membro del comitato scientifico di alcune delle principali riviste internazionali di biologia. Le sue ricerche costituiscono una delle punte più avanzate del dibattito teorico contemporaneo nell'ambito del cosiddetto evo-devo e degli studi di morfologia; fra le numerose imprese promosse si ricorda la pubblicazione, insieme con Stuart A. Newman, del volume *Origination of Organismal Form* (2003b), che ha dato vita a un dibattito vivacissimo sugli aspetti epigenetici e i fattori fisici e ambientali nell'origine ed evoluzione delle forme viventi. Il recente *Evolution. The Extended Synthesis* (2010), pubblicato insieme all'italiano Massimo Pigliucci, ha formulato la proposta di una nuova sintesi del pensiero evolutivista capace di superare le strettoie teoriche della "sintesi moderna" che ha dominato il dibattito evolutivista a partire dagli anni Trenta e Quaranta del Novecento.

Il lavoro che qui si presenta costituisce uno dei primi e decisivi risultati di Müller che, alternando con grande maestria e con una strategia retorica estremamente matura i dati provenienti dalla ricerca di laboratorio e dalle inferenze comparatistiche e paleontologiche con le maggiori arditizie teoriche della tradizione morfologica da Haeckel a Goldschmidt al suo maestro Riedl, giunge a mostrare non solo l'opportunità teorica,

ma anche le modalità operative in grado di consentire di integrare in una prospettiva evuzionistica lo studio dell'embriologia, mettendo altresì in luce le principali implicazioni filosofiche generali di questo rinnovato approccio. Il vincolo della forma, agendo sulla base di funzioni di soglia assai chiaramente individuabili, si dipana nella temporalità propria dei processi biologici dando luogo a strutture morfologiche innovative. Così, assai per tempo, Müller giunge al risultato di distinguere metodologicamente l'innovazione evolutiva dalla mera variazione, di indicare processi che, pur attuandosi "a margine" di svolgimenti comunque descrivibili con il lessico proprio della "sintesi moderna", marciano rispetto a essa una decisa distanza risultando piuttosto legati a vincoli interni della forma, a interazioni fisiche, interazioni dei processi di sviluppo e comunque a motivazioni epigenetiche, consentendo così di individuare un criterio rigoroso per la costruzione di una morfologia basata sulla differenza *qualitativa* e non solo sulla variazione statistica *quantitativa*.

Ci sono tempi in cui le cose si trasformano profondamente di loro propria iniziativa, assumendo nuove forme che si sviluppano da sé, come cristalli.

ANDRÉ MALRAUX

La novità, l'apparizione di una nuova caratteristica strutturale, è un fenomeno raro nell'evoluzione morfologica se comparato con l'immenso numero di cambiamenti che si realizzano per mezzo delle modificazioni di misura, proporzione e forma. Ciò nonostante, rappresenta un problema fondamentale della teoria dell'evoluzione – una sfida per il dogma neodarwinista – stabilire come nuove strutture possano affatto apparire negli organismi, dal momento che tali caratteri non possono evidentemente venire selezionati prima di giungere a esistenza. Lo sviluppo e i suoi meccanismi sono indubbiamente centrali per il problema della novità, dal momento che i cambiamenti morfologici filogenetici richiedono necessariamente modificazioni ontogenetiche. D'altra parte, studi recenti indicano una mancanza di stretta correlazione fra evoluzione genetica e morfologica (Wilson et al., 1977; Wake, 1981; Larson et al., 1984; John, Miklos, 1988), suggerendo che le alterazioni del genoma siano in qualche misura periferiche in relazione al problema del cambiamento morfologico. A ciò si aggiunge un crescente numero di studi (Alberch, Gale, 1983, 1985; Brylski, Hall, 1988a, 1988b; Sinervo, McEdward, 1988; Müller,

1986, 1989; Müller, Streicher, 1989) che forniscono l'evidenza che le proprietà storicamente acquisite e specifiche di una linea di discendenza proprie dei sistemi di sviluppo hanno un'influenza dominante sulle modifiche evolutive della morfologia. Per questa ragione è auspicabile analizzare la novità dal punto di vista dello sviluppo in contrasto con le precedenti discussioni che si sono concentrate su scenari genomici di tipo selezionista (Mayr, 1976).

Nell'evoluzione degli organismi possiamo distinguere due categorie di novità morfologiche. Una è la generazione di piani corporei interamente nuovi all'origine dei gruppi tassonomici principali, l'altra comprende le novità che risultano dalla ristrutturazione e trasformazione di piani corporei esistenti nel corso della diversificazione di una classe di organismi. Entrambi i tipi di novità devono realizzarsi per mezzo dell'alterazione dei programmi di sviluppo. Dal momento che la topografia di base del design corporeo si articola assai presto nell'ontogenesi, possiamo aspettarci che nuovi piani corporei principali risultino da modificazioni in stadi precoci dello sviluppo, quali il clivaggio e la gastrulazione, nel corso dei processi ontogenetici possibilmente poco specializzati degli organismi primitivi. Ciò è supportato dal fatto che, con la possibile eccezione dei briozoi, nessun nuovo piano corporeo principale è apparso dopo il Cambriano, rendendo dunque problematico un approccio empirico a questa categoria di novità. Malgrado la difficoltà, utili ipotesi sono state proposte (Garstang, 1922; Severtzoff, 1931; Dalq, 1949; Raff, Kaufman, 1983; John, Miklos, 1988), e recenti studi sperimentali mostrano che il mero cambiamento nel formato dell'uovo ha profondi effetti sulla forma larvale (Sinervo, McEdward, 1988). Altri aspetti delle modificazioni nelle fasi precoci dello sviluppo sono discussi altrove (Raff et al., 1990).

Il presente studio si concentrerà sulla seconda categoria – le novità che risultano dalla modificazione di particolari sistemi organici all'interno di un dato piano corporeo. Novità di questo tipo consistono nell'apparizione di strutture interamente nuove che non erano presenti nel gruppo ancestrale, come l'articolazione mascellare nei bolieridi, le sacche guanciali dei roditori geomidi, la cresta fibulare della tibia dei teropodi, le dita addizionali del panda gigante, la zanna del narvalo o il carapace della tartaruga. In contrasto con i piani corporei interamente nuovi, la maggior parte di tali innovazioni a livello di organo è realizzata in stadi tardi dello sviluppo, du-

rante la morfogenesi di tessuti e organi, rendendo la categoria in tal modo accessibile allo studio sperimentale dei meccanismi coinvolti.

Una difficoltà immanente a questo soggetto è la mancanza di una definizione chiara della novità morfologica. Una definizione potrebbe includere criteri tassonomici dal momento che l'apparizione di novità è spesso associata alla speciazione, ma non c'è una necessaria correlazione fra le due (Mayr, 1976). Inoltre, nuove proprietà funzionali sono state proposte come indicatori di novità, specialmente nel caso di innovazioni chiave dal punto di vista evolutivo (Liem, 1990), ma si è anche notato che un cambiamento di funzione caratteristicamente precede l'alterazione di una struttura (Mayr, 1976). In generale, novità sembra indicare un allontanamento dalle alterazioni morfologiche evolutive continue e graduali. Ciò significa che il termine non deve essere applicato ai meri cambiamenti quantitativi ma indica sempre modificazioni morfologiche qualitative. Quindi la novità viene qui definita come una struttura qualitativamente nuova con un'origine discontinua, che segna una deviazione relativamente improvvisa dalla condizione ancestrale. Esempi come quelli menzionati sopra corrispondono a questi desiderata e fungeranno da base alla mia analisi.

Prima di discutere i meccanismi di sviluppo che possono soggiacere alla generazione di nuove strutture organiche, voglio però brevemente considerare il quadro concettuale che permette di correlare i processi di sviluppo all'evoluzione e alla novità. Proporrò quindi tre proprietà dei sistemi di sviluppo – soglie, strutture intermedie e commutazione dei meccanismi – come fonti potenziali di generazione della novità. Una quarta proprietà, la plasticità nello sviluppo, sarà discussa in quanto requisito essenziale per facilitare l'integrazione di nuove strutture nell'organismo. Infine, considererò le conseguenze per la teoria dell'evoluzione di un approccio alla novità fondato sullo sviluppo.

## CONCETTI E QUESTIONI APERTE

“L'embriologia è a mio avviso di gran lunga la classe più significativa di fatti che favoriscono un cambiamento della forma”, ha osservato Darwin in una lettera a Asa Gray, lamentandosi poi in numerose occasioni per la trascuratezza delle sue argomentazioni em-

briologiche (Mayr, 1982). Questo paradosso è divenuto simbolico rispetto alla posizione dell'embriologia nella teoria dell'evoluzione, specialmente dopo l'ascesa e la caduta della dottrina di Haeckel. Waddington, per citare un caso, ha affermato in numerose occasioni (ad esempio, 1941) che "la teoria dell'evoluzione richiede un modello delle interazioni possibili fra i processi di sviluppo". Stebbins (1968) considera "di vitale importanza per gli studiosi dell'evoluzione la natura delle sequenze epigenetiche". Numerose altre citazioni di questo tenore possono essere trovate in letteratura. La posizione preminente assegnata all'embriologia in tali dichiarazioni, come anche in trattazioni più elaborate (ad esempio, de Beer, 1938; Goldschmidt, 1940; Schmalhausen, 1949; Waddington, 1957, 1962; Bertalanffy, 1952), contrasta nettamente con il ruolo attuale che lo sviluppo ha assunto nella sintesi evoluzionista. Storicamente, l'embriologia non ha contribuito al costituirsi della sintesi (Hamburger, 1980; Mayr, 1980) né poi ne è divenuta un'importante articolazione concettuale (Dobzhansky et al., 1977; Maynard Smith, 1982; Sober, 1986). Recentemente, tuttavia, si è di nuovo suggerito che le alterazioni nel sistema epigenetico possono svolgere un ruolo importante nella macroevoluzione (Alberch, 1980; Hall, 1983; Ho, Saunders, 1979; Sinervo, McEdward, 1988). Mentre la maggior parte di tali asserzioni viene da biologi dello sviluppo, un certo numero di analisi di genetica delle popolazioni che dimostrano il vantaggio adattativo di caratteri sostenuti epigeneticamente (Wagner, 1984; Bürger, 1986) ha supportato ulteriormente tale nozione.

Per quanto l'embriologia non abbia avuto molta influenza sulla teoria sintetica, è esistito un continuo interesse per la relazione fra sviluppo ed evoluzione. Di conseguenza, sono emersi tre concetti principali: ricapitolazione, eterocronia e vincolo. Nessuno di essi, comunque, fornisce una spiegazione meccanica per l'origine di nuove strutture. La ricapitolazione è essenzialmente un concetto fenomenologico riguardante i paralleli esistenti fra le sequenze dello sviluppo e quelle della filogenesi (vedi Gould, 1977, per una rassegna). Il concetto di vincolo dello sviluppo (Alberch, 1982; Maynard Smith et al., 1985) si riferisce alle limitazioni della variabilità fenotipica che risultano dalle proprietà dei sistemi di sviluppo. Solo l'eterocronia, la modificazione filogenetica dei tassi e della temporizzazione dei processi di sviluppo, è un concetto che tratta dei meccanismi che possono alterare i processi ontogenetici. Una varietà

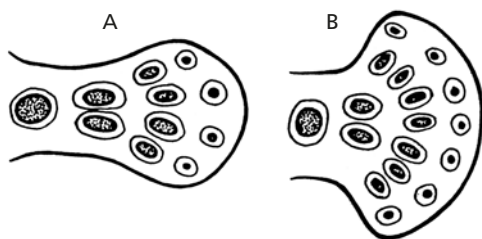
di parametri di sviluppo, come i tassi di mitosi, i tassi di crescita, le interazioni induttive ecc., può essere interessata da eterocronia (Hall, 1984). Comunque, dal momento che le modificazioni nella temporizzazione dello sviluppo rappresentano verosimilmente una modalità dominante dell'evoluzione morfologica (ad esempio, de Beer, 1958; Gould, 1977, 1982; Alberch et al., 1979; McNamara, 1982; Raff et al., 1990), queste modificazioni possono riguardare solo processi che già esistono nell'ontogenesi. Essendo limitata alla modificazione di ciò che esiste, l'eterocronia da sola non è in grado di spiegare l'origine di nuovi percorsi dello sviluppo e la generazione della novità specifica. In tal senso ci troviamo dinanzi a una molteplicità di questioni aperte. Se l'eterocronia è una modalità principale dell'evoluzione morfologica, qual è la sua relazione con la novità? È necessario evocare meccanismi aggiuntivi attivi nella generazione della novità? Che cosa determina la specificità delle innovazioni morfologiche? È possibile identificare proprietà particolari dello sviluppo in grado di promuovere la generazione di novità e di spiegare l'apparente rapidità nell'origine di caratteri nuovi? Il prossimo paragrafo cerca di rispondere ad alcune di tali questioni analizzando quattro proprietà dei sistemi di sviluppo che possono rappresentare fattori fondamentali nell'origine della novità.

### **SOGLIE NEI SISTEMI DI SVILUPPO**

La proposta degli effetti soglia dello sviluppo come fattore chiave nella generazione di novità è basata sul fatto che la maggior parte dei cambiamenti morfologici evolutivi è associata a modificazioni di misura e proporzioni delle parti del corpo di interi organismi. Dobbiamo assumere che la selezione della misura, che è essenzialmente selezione di cambiamenti nel tasso di sviluppo, può alla fine spingere sino ai confini del regime stazionario esistente, appropriato a una particolare morfologia, il sistema di sviluppo cellulare o tissutale implicato. I confini dei sistemi di regime stazionario sono normalmente discontinui e hanno qualità di soglia. Il sistema assumerà un nuovo regime stazionario al passaggio della soglia e la trasformazione fenotipica risultante dipenderà dalle norme di reazione del sistema in quel determinato punto così come dalle reazioni secondarie dei sistemi associati.

Rensch (1948) è stato il primo a riconoscere che i cambiamenti evolutivi nella misura sono spesso correlati con l'alterazione istologica della struttura. Servendosi di esempi tratti dagli apparati di volo, dai sistemi nervosi e dai segmenti intestinali di insetti strettamente apparentati, egli dimostrò che una crescita continua della misura corporea, come pure la sua estrema decrescita, conduce obbligatoriamente a nuove strutture a livello istologico (Rensch, 1948). Rensch puntualizza che la selezione naturale agisce anzitutto sulla misura del corpo e solo secondariamente sui singoli organi e sulla loro composizione istologica, ma non opera una connessione con i meccanismi causali del loro sviluppo. Alcuni esempi tratti da più recenti studi sperimentali sui vertebrati illustrano come i cambiamenti di misura possono influenzare attraverso il superamento delle soglie di sviluppo i meccanismi di formazione del modello strutturale e la morfogenesi.

Voglio anzitutto considerare i possibili effetti dei cambiamenti di misura corporea sui blastemi d'organo ai primi stadi e le loro conseguenze sul modello strutturale. È noto che nello sviluppo dello scheletro sono necessari un numero e una densità critica di cellule precondrogeniche per dare inizio all'espressione della matrice di cartilagine e alla formazione di una condensazione condrogenica (Ede et al., 1977; Newman, 1977; Solursh, 1984). Sulla base dell'osservazione di aggregati di coltura, Ede e Flint (1972) hanno suggerito che una semplice risposta di soglia a un gradiente di diossido di carbonio/ossigeno può dare inizio alla condensazione. Il numero di centri condrogenici che si formano in un arto è dunque correlato alla geometria della gemma dell'arto (Oster et al., 1988), specialmente nella sua larghezza, come è stato dimostrato sperimentalmente nel mutante *talpid<sup>3</sup>* del pulcino (Hinchliffe, Johnson, 1980) (figura 7.1).



**Figura 7.1**  
Interpretazione schematica dei campi precartilaginei nella gemma dell'arto di pulcino normale (A) e *talpid<sup>3</sup>* (B) (da Hinchliffe, Johnson, 1980).

Queste proprietà della scheletogenesi ai primi stadi suggeriscono che un incremento o decremento nel numero delle cellule mesenchimali o nella misura complessiva delle gemme degli arti può raggiungere soglie superiori o inferiori alle quali cambierà il numero delle condensazioni e, conseguentemente, quello degli elementi scheletrici nell'arto adulto.

Una varietà di ricerche che alterano sperimentalmente il numero delle cellule mesenchimali nelle gemme degli arti dei vertebrati supporta la nozione di soglia. La riduzione del numero delle cellule negli stadi precondrogenici per mezzo di irradiazioni di raggi X (Wolff, Kieny, 1962; Wolpert et al., 1979) o per mezzo di farmaci antimitotici (Bretscher, 1949; Bretscher, Tschumi, 1951; Raynaud, 1985) non produrrà arti armonicamente ridotti nella misura, ma risulterà spesso nell'assenza di specifici elementi scheletrici e nella riduzione delle dita. Bretscher e Tschumi (1951) hanno dimostrato il fenomeno di soglia che soggiace a questi effetti in una grande serie di arti di *Xenopus* trattati con i farmaci, che ricadono in classi discrete di riduzione delle dita ma non mostrano quasi mai forme intermedie (figura 7.2).

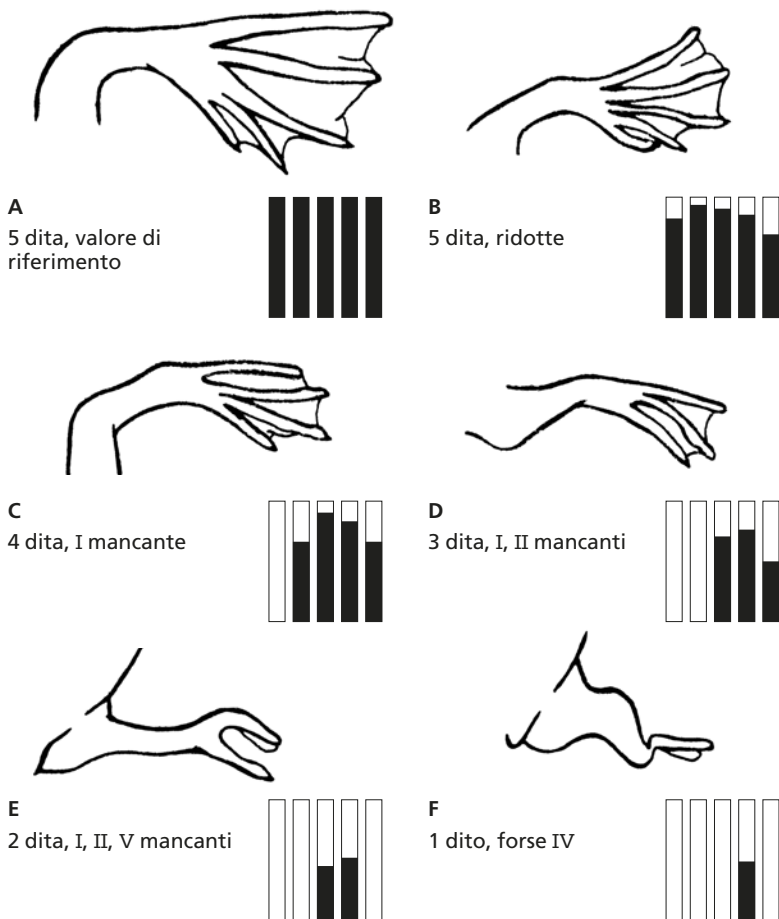
La rilevanza evolutivistica di tali modelli strutturali sperimentali è stata mostrata in modo convincente da Alberch e Gale (1983, 1985), i quali non si sono limitati a indurre riduzione delle falangi e perdita di dita in arti di anfibi per mezzo dell'applicazione di un inibitore della mitosi, ma sono anche riusciti a mostrare che il riassetto nella morfologia dello scheletro è parallelo alle tendenze filogenetiche di riduzione delle dita che si manifestano rispettivamente nelle rane e nelle salamandre.

In teoria, ci si attende che effetti complementari risultino dall'incremento del numero di cellule nelle gemme degli arti. Dal momento che ciò non è stato ancora dimostrato sperimentalmente, l'occorrenza più frequente di dita addizionali in grosse specie canine (Alberch, 1985) in opposizione a piccole specie sembra adattarsi alla teoria. Rimane comunque da stabilire se la misura della gemma degli arti e il numero delle cellule sono di fatto inferiori negli embrioni di specie più piccole. Finora possiamo concluderne che la riduzione evolutiva della misura del blastema può influenzare i modelli strutturali finali degli arti per mezzo della soglia del numero critico di cellule necessario per dar inizio alla scheletogenesi. Dal punto di vista dello sviluppo, il numero di cellule



nel primordio dell'arto può essere alterato non solo per mezzo di cambiamenti nella misura iniziale della gemma dell'arto, ma anche mediante l'immigrazione di cellule aggiuntive, o per mezzo della morte cellulare secondaria (Hinchliffe, Johnson, 1980).

Passo ora a un altro aspetto dell'embriogenesi in cui una leggera, continua variazione delle proporzioni può indurre cambiamenti



**Figura 7.2** Riduzione delle dita negli arti posteriori di *Xenopus* conseguente a trattamento con colchicina delle gemme degli arti. Piuttosto che prodursi una riduzione armonica dell'intero piede, intere dita scompaiono nella sequenza I, II, V, III (C-F). La riduzione della lunghezza delle rimanenti dita è indicata dai grafi della barra (da Bretscher, 1947).

morfologici mediante il superamento di una soglia. Si tratta della posizione relativa di un primordio d'organo e della sua interazione con strutture adiacenti. Tassi differenti di sviluppo, ad esempio, possono condurre a cambiamenti di posizione e interazioni di tessuti precedentemente separati, con la possibilità di dare inizio a una immediata discontinuità morfologica. Un esempio attraente è stato presentato di recente da Brylski e Hall (1988a, 1988b), che hanno analizzato l'ontogenesi delle sacche guanciali esterne e interne nei roditori. Alcuni gruppi di roditori possiedono sacche che si aprono all'interno della bocca e sono rivestite di epitelio buccale. Altri, e cioè i geomidi e gli eteromidi, sono caratterizzati da sacche rivestite di pelliccia che si aprono all'esterno e non hanno alcuna connessione con la stessa cavità boccale. Dal momento che si suppone che le sacche interne siano primitive, il tipo della sacca esterna presenta un classico caso di novità per il quale è chiamata in causa un'origine discontinua (Long, 1976). Brylski e Hall (1988a) hanno osservato che entrambi i tipi di sacche iniziano il loro sviluppo da un invaginamento dell'epitelio buccale, vicino all'angolo laterale della bocca, ma solo nella formazione di guance esterne l'invaginamento include l'epitelio labiale dell'angolo stesso della bocca, dando inizio all'esternalizzazione della guancia. Gli autori sottolineano che è stato sufficiente solo un minimo spostamento in avanti dell'area di invaginamento per produrre un potente cambiamento fenotipico, nel quale l'impellicciamento della guancia può essere il risultato immediato dell'interazione dell'epitelio buccale con il mesenchima dermale. L'esternalizzazione dell'epitelio invaginato coincide con l'allungamento del muso, suggerendo che lievi cambiamenti allometrici nello sviluppo facciale abbiano da ultimo causato lo spostamento del sito d'invaginamento e l'inclusione del labbro.

Un aspetto assai interessante di questo scenario è il fatto che, sulla base dell'ontogenesi delle guance, Brylski e Hall (1988b) non vedono alcuna possibilità che si dia un fenotipo intermedio, ad esempio una guancia con aperture interne ed esterne, suggerendo una rapida transizione evolutiva dall'uno all'altro fenotipo. L'improvvisa apparizione nella documentazione fossile di un carapace di tartaruga completo (Carroll, 1988), la cui evoluzione è stata recentemente interpretata come dovuta a una simile piccola modificazione delle interazioni fra epitelio e mesenchima (Burke, 1989), sembra anch'essa lasciare poche possibilità a fenotipi intermedi.

La biomeccanica dello sviluppo embrionale è la base su cui può aver luogo una terza categoria di effetti soglia. Molti processi di sviluppo, come la condrogenesi o l'osteogenesi, rispondono notoriamente in maniera assai forte alla stimolazione meccanica (Hall, 1978, 1979). È evidente che le modificazioni evolutive della misura o delle proporzioni di una struttura non si limitano ad avere effetti sulle proprietà meccaniche dell'adulto, ma anche su quelle dell'embrione in fase di sviluppo. Cambiamenti di tensione, pressione, cesura, movimento ecc. possono facilmente generare una modificazione nella risposta dei tessuti non appena viene raggiunta una soglia adeguata. Così è possibile dare inizio o sopprimere sperimentalmente la formazione della cartilagine secondaria modificando le condizioni biomeccaniche nell'osso dermico (Hall, 1970, 1986). Tendini e legamenti hanno una capacità simile di rispondere a influenze meccaniche formando cartilagini nell'area di sollecitazione (Hall, 1978; Merrilees, Flint, 1980). In quanto parte di uno scenario evolutivo, è stato recentemente proposto che la formazione di una cartilagine sesamoide fra tibia e perone degli arti di uccello in fase di sviluppo risulterebbe dall'aumento dell'instabilità meccanica del perone embrionale durante la sua progressiva riduzione evolutiva, che intensifica la sollecitazione sul legamento di connessione fra le due ossa (Müller, Streicher, 1989). Il ruolo della biomeccanica nell'ontogenesi di questo carattere può essere testato da esperimenti di paralisi che causano la mancata formazione dell'elemento cartilagineo (Müller, Hall, inedito). In tale contesto è importante comprendere che il movimento embrionale inizia assai presto nell'ontogenesi degli uccelli e mantiene una grande intensità per un lungo periodo (Hamburger et al., 1965).

I collegamenti fra le soglie al livello dello sviluppo e i cambiamenti evolutivi della misura corporea sono indicati da molti degli studi sperimentali prima citati, ma possono essere anche tratti dalle analisi statistiche della correlazione delle dimensioni corporee con il cambiamento morfologico fornite negli studi comparativi. Vari generi di scincidi e le famiglie di lucertole teidi, ad esempio, mostrano un progressivo allungamento del corpo in combinazione con la riduzione degli arti. Si è mostrato che la riduzione strutturale degli arti inizia a una determinata soglia, specifica per il gruppo, della correlativa misura dell'arto (Lande, 1977). Lande ha anche notato che una seconda soglia esiste per la perdita totale

delle dita quando la riduzione correlativa dell'arto raggiunge meno della metà della lunghezza muso-occhio. Caratteristicamente, snellimento e allungamento del corpo precedono nelle lucertole la riduzione degli arti (Gans, 1975). Altri studi documentano la forte correlazione della miniaturizzazione con l'occorrenza di morfologie innovative (Hanken, 1985).

La lista dei fenomeni di soglia nell'embriogenesi può essere ulteriormente estesa includendo le soglie ai vari livelli dello sviluppo, come nelle interazioni molecolari (ormoni, morfogeni, molecole adesive ecc.), nelle interazioni induttive dei tessuti, nei processi dipendenti dalla temperatura e in vari altri domini della fisiologia dello sviluppo. Il presente contributo, tuttavia, non intende fornire una lista esaustiva di tali effetti; piuttosto, tenta di sottolineare che le soglie costituiscono una proprietà inerente dei sistemi di sviluppo, **capaci** di innescare discontinuità nella morfogenesi che possono automaticamente portare alla generazione di una nuova struttura. La novità può in tal senso insorgere come un effetto collaterale di cambiamenti evolutivi di misura e proporzione il cui risultato specifico dipende dalla reazione dei sistemi interessati. In questo scenario la struttura emergente diventa solo secondariamente un bersaglio della selezione, che determinerà il suo mantenimento e la sua persistenza in tutta la popolazione; piuttosto, la rottura di una sequenza morfogenetica sta alla sua base. Una volta iscritto in questa rubrica evolucionistica, lo studio delle soglie nello sviluppo dovrebbe ricevere maggiore attenzione empirica.

## LE STRUTTURE INTERMEDIE NELL'ONTOGENESI

Gli effetti soglia nello sviluppo non sono di necessità espressi immediatamente nel fenotipo adulto, ma possono all'inizio produrre una struttura transitoria introdotta nel corso dell'ontogenesi. Un gran numero di altre strutture esiste poi solo durante certi stadi dello sviluppo embrionale e non è più presente nell'adulto. Nei vertebrati gli esempi più noti di tali strutture transitorie vengono dal sistema dell'arco aortico, dalla serie pronefrica progressiva nello sviluppo del rene e dallo sviluppo dello scheletro, ma lo stesso è vero nel caso di altri sistemi di organi e nei processi ontogenetici degli invertebrati.



Le strutture **ontogeneticamente** temporanee o intermedie sono state definite “interfeni” da Riedl (1978), il quale ha anche analizzato la loro origine e il loro ruolo nello sviluppo. Possono essere distinti essenzialmente due generi di interfeni. Il primo riguarda quelle strutture che sono veri e propri resti ricapitolatori della storia ontogenetica della linea di discendenza – le strutture palinogenetiche di Haeckel (1866a, 1866b). Il secondo tipo comprende strutture che si sono evolute per il mantenimento della vita larvale (embrionale), oppure come conseguenza di particolari condizioni embrionali che non esistono più nell’adulto – le strutture definite cenogenetiche da Haeckel (*ibidem*), che incluse in questa categoria anche strutture che insorgono mediante eterocronia o eterotopia. In aggiunta sarebbe possibile concepire un terzo tipo di strutture intermedie che non sono né ricapitolatorie né adattamenti a condizioni embrionali, ma che costituiscono effetti secondari neutrali dei processi di sviluppo tollerati dal sistema: un analogo sul piano dello sviluppo della neutralità a livello genico. Proporrò in questa sezione che le strutture intermedie rappresentano un’importante sorgente ontogenetica di novità nell’evoluzione morfologica. Discuterò due esempi a supporto di questa ipotesi, uno per ognuna delle due categorie di interfeni.

Per molti lettori sarà familiare il caso della *Bolyeria* e della *Casarea*, due generi di serpenti bolieridi delle Round Islands, vicino Mauritius, frequentemente citati nel contesto della novità evolutiva morfologica. Questi serpenti sono unici, in quanto sono i soli vertebrati terrestri a possedere un’articolazione mobile fra la parte anteriore e quella posteriore della mascella, una caratteristica che sembra essere sorta in modo discontinuo nella filogenesi del gruppo (Frazzetta, 1970). Per quanto lo sviluppo del cranio di questi due serpenti non sia stato studiato, è noto dai colubridi, un *sister group* dei bolieridi, che l’ossificazione non procede uniformemente nella mascella, ma inizia da numerosi focolai che sono infine concentrati in due distinti centri di ossificazione (Haluska, Alberch, 1983). La porzione centrale fra la parte anteriore e posteriore ben ossificate della mascella non si calcifica completamente fino al cinquantanovesimo giorno della loro ontogenesi.

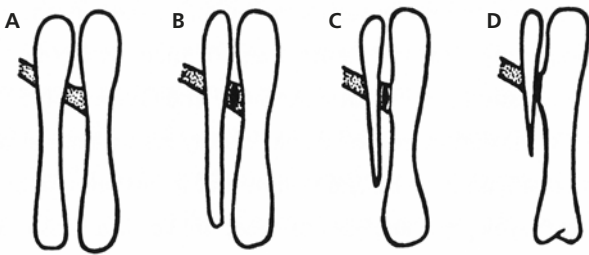
Questa osservazione corrobora il suggerimento di Anthony e Guibe (1952) secondo cui la mascella bipartita dei bolieridi potrebbe risultare dalla mancata fusione dei due centri di ossificazio-

ne, una nozione ulteriormente supportata da analisi comparative ed embriologiche di altri *taxa* di serpenti (Irish, Alberch, inedito). Assumendo in modo abbastanza sicuro che il meccanismo di ossificazione nei crani dei bolieridi sia essenzialmente simile a quello dei *loro sister taxa*, è possibile concludere che l'articolazione intramascellare nei bolieridi sorse mediante troncamento del processo di ossificazione e ritenzione delle due ossa separate da parte dell'adulto, cioè attraverso eterocronia pedomorfica. Abbiamo così un caso in cui la soppressione dell'ultimo passaggio di una sequenza di sviluppo risulta nell'elaborazione ed espressione fenotipica di uno stadio ontogenetico prima transitorio – una novità basata su una condizione palingenetica.

Un esempio di un carattere cenogenetico che serve da base per l'evoluzione di una nuova struttura viene da un nostro studio degli arti posteriori di dinosauri e uccelli (Müller, Streicher, 1989). La novità, in questo caso, consiste in una grande cresta ossea nella tibia dei dinosauri teropodi, che fornisce un legame inusuale fra la tibia e il perone. Non si conosce alcun altro gruppo di dinosauri o di rettili che possieda questa caratteristica, ma essa è sinapomorfica per gli uccelli, e oggi comunemente si pensa che essi la abbiano ereditata dai teropodi (Ostrom, 1976; Feduccia, 1980). La “cresta del perone” nella tibia degli uccelli (*tibiotarsus*) è una parte importante di un'articolazione sindesmotica fra le due ossa, essenziale per la biomeccanica degli arti posteriori degli uccelli. Ovviamente non è possibile osservare direttamente l'ontogenesi dell'arto del dinosauro per determinare i meccanismi di sviluppo interessati nella produzione della cresta, ma ne possiamo osservare lo sviluppo nell'embrione di uccello. Vi è sufficiente evidenza dall'embriologia dei rettili e dall'anatomia comparata per inferire che tutti questi meccanismi esistevano già nei dinosauri e non c'è ragione per assumere che tale struttura si sia formata negli uccelli in un modo fondamentalmente differente (Müller, Streicher, 1989).

Nell'ontogenesi del pulcino la cresta del perone non inizia a formarsi come una mera escrescenza ossea della tibia. Inizialmente un isolato elemento cartilagineo appare all'interno del tessuto connettivo precursore della sindesmosi (figura 7.3). L'elemento funziona come un sesamoide durante il movimento embrionale e aumenta fortemente di misura prima che ogni formazione della cresta abbia luogo nella tibia. La capacità dei tendini di sviluppare i sesa-

moidi come risposta a una sollecitazione meccanica locale è stata discussa nella sezione sulla soglia. Mediante la sua origine reattiva e la limitazione della sua funzione al periodo dello sviluppo, il sesamoide cartilagineo si qualifica come struttura cenogenetica. La normale ontogenesi della cresta ossea del perone, che si forma più tardi, dipende dalla presenza dell'elemento cartilagineo, che stimola la crescita dell'osso nella tibia e infine viene incorporato nella cresta, conducendo alla completa scomparsa dello stesso elemento cartilagineo. Assumendo che un omologo meccanismo di ontogenesi della cresta esistesse nell'arto dei dinosauri, la novità della "cresta del perone" si sarebbe formata sulla base di una struttura embrionale transitoria, il sesamoide di cartilagine, esso stesso probabilmente originatosi come conseguenza di un aumento della sollecitazione biomeccanica nell'area (vedi Müller, Streicher, 1989 per una discussione dettagliata).



**Figura 7.3** Ontogenesi della sindesmosi tibioperoneale negli arti del pulcino. Un sesamoide cartilagineo appare nella connessione tendinea fra tibia e perone (B). Il sesamoide induce la formazione della cresta nella tibia (C) e viene alla fine rimpiazzato del tutto dalla cresta ossea (D) (da Müller, Streicher, 1989).

Se a tutta prima questo potrebbe sembrare un esempio isolato, è però possibile mostrare che un'intera serie di altri casi ben noti di novità nello scheletro è stata palesemente generata da meccanismi simili. Il famoso "pollice" del panda gigante (Davis, 1964; Gould, 1980b), un piccolo "dito" addizionale nella sezione radiale della mano, è basato sull'allargamento di un sesamoide, e lo stesso vale per lo spesso dimenticato "settimo dito" nella sezione ulnare della mano (figura 7.4).

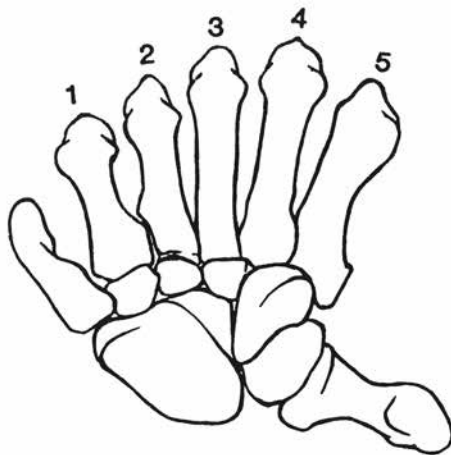
Queste due "dita" sono sorte da cartilagini intratendinee e non dalla modificazione di processi strutturali di formazione delle di-

ta, il che dunque spiega l'assenza in entrambe di elementi distali della falange. Per quanto sia sconosciuta l'esatta embriologia di tali strutture, esse rappresentano esempi notevoli di novità integrate, specialmente dal momento che è anche presente un nuovo corredo di muscoli che rendono movibili e funzionali le "dita" (Davis, 1964). Molte altre innovazioni nel sistema scheletrico dei vertebrati potrebbero altresì essere basate su meccanismi di condrogenesi o di osteogenesi indotte da sollecitazione, e ciò vale specialmente per strutture di "ossa dermali" come la clavicola o la furcula negli uccelli (Hall, 1975).

La caratteristica dei sistemi ontogenetici di passare attraverso sequenze di strutture temporanee fornisce una pletora di opportunità per la formazione di novità. Le strutture intermedie possono essere conservate, incorporate, modificate, ampliate ecc., perlopiù attivate mediante cambiamenti eterocronici nello sviluppo o tramite eventi soglia. La presenza di simili strutture "pre-esistenti" nell'ontogenesi potrebbe spiegare la rapidità e discontinuità di alcuni cambiamenti filogenetici nei fenotipi, come spesso osservato nella documentazione fossile. Il preadattamento potrebbe, di conseguenza, essere considerato come un fenomeno che frequentemente si fonda nelle proprietà dello sviluppo di una linea di discendenza di organismi, piuttosto che nelle condizioni funzionali dei loro fenotipi adulti. Ciò vale non solo per le strutture embrionali ma anche per le potenzialità meccaniche dell'ontogenesi. Nel

**Figura 7.4**

Carpo e metacarpo del panda gigante. Gli omologhi metacarpali della mano pentadattila dei vertebrati sono numerati da 1 a 5. Si notino le "dita" addizionali su entrambi i lati della mano (da Davis, 1964).





contesto della novità è particolarmente importante considerare la successione dei meccanismi durante la morfogenesi e l'estensione a nuove aree di meccanismi pre-esistenti.

### COMMUTAZIONE DI MECCANISMI DI SVILUPPO

Le fasi di formazione degli organi embrionali non sono distinguibili solo attraverso l'aumento del livello di complessità, ma anche attraverso i cambiamenti nei meccanismi di sviluppo che governano ogni stadio. Un esempio caratteristico è lo sviluppo dello scheletro degli arti dei vertebrati con gli stadi consecutivi di formazione del modello strutturale: condensazioni precondrogeniche, condensazioni condrogeniche, rudimenti cartilaginei, ossificazione. La commutazione da un meccanismo al successivo ogni volta possiede opportunità per un cambiamento morfologico qualitativo. Da nessuna parte ciò si mostra con maggiore chiarezza che nella ristrutturazione che ha luogo durante la metamorfosi degli anfibi, ma, poiché la metamorfosi è un processo assai particolare, esemplificherò piuttosto le ramificazioni evolutive della commutazione servendomi di casi tratti dall'evoluzione degli arti dei vertebrati.

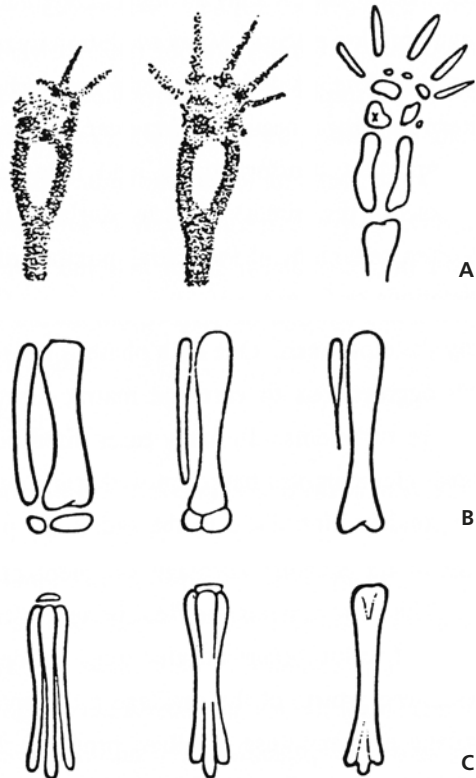
I primi stadi del processo di strutturazione dello scheletro nella gemma degli arti dei vertebrati costituiscono chiaramente un processo assai conservativo. Shubin e Alberch (1986) e Oster e colleghi (1988) hanno proposto un modello meccanico di ramificazione e segmentazione embrionale nella condrogenesi iniziale. Il modello fornisce una spiegazione morfogenetica per il conservatorismo che caratterizza questi primari modelli strutturali attraverso i *taxa* tetrapodi. Esso mostra anche che le modificazioni dei modelli strutturali dello scheletro occorrono già durante queste fasi iniziali, perlopiù ritardando o interrompendo il processo di ramificazione e segmentazione. Numerose modificazioni evolutive dello scheletro degli arti possono perciò fondarsi in assai precoci alterazioni eterocroniche dei processi primari di formazione strutturale. Comunque, un gran numero di altre trasformazioni e innovazioni filogeneticamente importanti si compie attraverso le modificazioni dei modelli strutturali primari durante le fasi tarde dell'ontogenesi. Queste consistono spesso in riduzioni del numero iniziale degli elementi dello scheletro attraverso delezioni o fusioni.

Le fusioni, tipicamente, occorrono in associazione con il subentrare di un nuovo meccanismo durante la scheletrogenesi. Una fase di questo tipo è la transizione dalle aggregazioni cellulari precondrogeniche all'espressione della matrice cartilaginea risultante in ben definiti rudimenti cartilaginei. In molti casi, alterazioni nel numero degli elementi carpali e tarsali sono basate su tali precoci fusioni. Nell'embrione dell'alligatore la condensazione distale del radio (come parte del raggio preassiale) e la condensazione dell'intermedio (come parte del raggio postassiale) si fondono e danno origine all'unico rudimento cartilagineo del radiale-intermedio (figura 7.5A). Questo, dunque, rimane il modello strutturale finale dopo l'ossificazione.

Un altro tipo di fusione occorre nelle fasi successive dello sviluppo, durante l'insorgenza della crescita pronunciata dei rudimenti cartilaginei. In questo caso i ben definiti elementi cartila-

**Figura 7.5**

A. La fusione di due condensazioni carpali forma l'unico radiale-intermedio (x) in *Alligator mississippiensis* (da Müller, Alberch, 1990). B. La fusione di due cartilagini tarsali con il rudimento della tibia forma il tibiotarso nell'ontogenesi del pulcino. C. La fusione di tre separati rudimenti metacarpali durante la fase di ossificazione del tarsometatarso del pulcino.



ginei si fondono insieme, probabilmente mediante l'atrofia delle cellule pericondriali che circondano ogni elemento. Un esempio è l'incorporazione del tibiale e del fibulare della caviglia degli uccelli nel rudimento della tibia, che risulta nella formazione del tibiotarso tipico degli uccelli (figura 7.5B).

Un terzo meccanismo può produrre cambiamenti dei modelli strutturali dello scheletro anche negli stadi successivi dell'ontogenesi. Si tratta di fusioni che si compiono durante l'insorgenza dell'ossificazione, che contrassegna lo stadio successivo della scheletogenesi. Attraverso lo sconfinamento del processo di ossificazione, numerosi rudimenti cartilaginei prima separati possono essere incorporati in un singolo osso. Questo è il caso della fusione tibiofibulare dei roditori e della formazione dell'*os antebrachii* e dell'*os cruris* delle rane o del tarsometatarso degli uccelli (figura 7.5C).

Tali casi illustrano che, contrariamente alle assunzioni intuitive, la modificazione filogenetica dei modelli strutturali scheletrici non è basata su un singolo meccanismo ontogenetico e non è limitata ad alterazioni dei processi di formazione strutturale, ma può di fatto essere realizzata attraverso una varietà di meccanismi che governano fasi piuttosto tarde dell'ontogenesi. Di regola, opportunità di alterazioni si presentano insieme con il subentrare di un nuovo meccanismo nell'ontogenesi, ad esempio quando l'osteogenesi rimpiazza la condrogenesi. Dovremmo dunque essere in grado di predire che maggiori opportunità di modificazioni filogenetiche si offrono in organi che passano attraverso un gran numero di stadi ontogenetici, che implicano molteplici meccanismi di sviluppo. Un altro importante corollario è che la pre-esistenza di meccanismi di sviluppo che meramente si diffondono ad altre aree, come l'ossificazione che incorpora numerosi elementi cartilaginei, ha il potenziale di operare una rapida trasformazione morfologica, in quanto non necessita della stabilizzazione di nuovi meccanismi di sviluppo.

## PLASTICITÀ, INTEGRAZIONE E AMPLIFICAZIONE

Dopo aver esaminato alcune proprietà dei sistemi di sviluppo che promuovono la generazione della novità morfologica, è ora necessario esplorare le possibilità di efficace incorporazione di tali innovazioni nell'organismo. Il coordinamento di nuove strut-

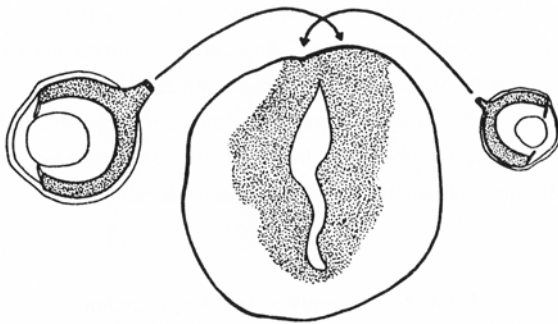
ture con i sistemi organici associati è ovviamente un prerequisito per il mantenimento di un fenotipo vitale e funzionalmente integrato, sia nella fase embrionale sia in quella adulta. In passato si è più volte puntualizzato (Raff, Kaufman, 1983) che la plasticità, la capacità regolativa e i cicli di retroazione genetici-epigenetici dei sistemi di sviluppo sono in grado di spiegare sufficientemente il coordinamento ai livelli di sviluppo cellulare, tissutale e organico. È possibile notare una sorprendente flessibilità anche nei primissimi stadi dello sviluppo (Raff et al., 1990). Qui non occorrerà aggiungere molto, salvo sottolineare alcuni aspetti della plasticità nel contesto della novità.

Mentre la plasticità e la regolazione sono concetti quasi banali per l'embriologia, il loro contributo all'evoluzione morfologica sembra di gran lunga sottostimato. Ciò è probabilmente dovuto alla prevalenza di concetti gradualistici dell'evoluzione, centrati sul genoma, come espresso nel frequente ragionamento secondo il quale mutazioni di ampia portata interferirebbero drasticamente con l'armonia dello sviluppo e sarebbero quasi certamente deleterie (Mayr, 1976). Tali asserzioni dipendono evidentemente da ciò che si considera un cambiamento di ampia portata. Se, ad esempio, s'intende l'alterazione di una proteina che svolge un ruolo importante nelle interazioni fra cellule nelle prime fasi dell'embriogenesi, allora occorrerà dire che ciò può basarsi su un'alterazione assolutamente minima di un singolo gene strutturale, ma è assai inverosimile che i suoi effetti ad ampia portata vengano integrati nel corso ulteriore dello sviluppo. D'altra parte, difficilmente o addirittura mai la novità morfologica insorgerà da questo genere di mutazione, e se consideriamo mutazioni che interessano la misura, le proporzioni o i tassi, allora potremo fare i conti con ampie modificazioni strutturali che ciò nonostante possono facilmente essere supportate dalla plasticità dei sistemi di sviluppo. Descriverò alcuni esempi basati su studi sperimentali, perché numerose tecniche in embriologia sperimentale creano alterazioni ontogenetiche compatibili con la novità evolutiva. Molte di esse sono assai più drastiche di quanto possa mai essere ogni innovazione naturale, eppure i sistemi sono capaci di integrare tali improvvise perturbazioni.

Uno dei molti esempi utili a illustrare ciò è il celebre trapianto xenoplastico d'occhio di Twitty (figura 7.6). Twitty (1932) innestò ortotopicamente il primordio d'occhio di una grande salaman-

dra (*Ambystoma tigrinum*) nella regione del capo di una salamandra molto più piccola (*A. punctatum*), con occhi più piccoli. Per quanto la misura finale del trapianto sia risultata intrinsecamente controllata, cioè l'occhio trapiantato sia cresciuto sino a una misura corrispondente a quella del grande donatore, essa ha indotto numerose risposte regolative nel capo dell'ospite. Non soltanto la capsula orbitale cartilaginea crebbe assai più grande di quella del controlaterale usato come valore di riferimento, ma anche i muscoli associati con l'occhio trapiantato aumentarono per numero di fibre muscolari. Ancora più stimolante, tuttavia, è il fatto che il maggior numero di cellule del ganglio retinico nei bulbi trapiantati indusse cambiamenti nei centri ottici cerebrali associati. Il nucleo preottico e la materia grigia del talamo ottico andarono incontro a cambiamenti nel numero e nella disposizione delle cellule, e un aumento dal 10 al 20% dei neuroni tattali si manifestò nelle aree di proiezione controlaterali del mesencefalo. Dal punto di vista citologico, ciò è probabilmente basato sul mantenimento di un eccesso iniziale di neuroni tattali.

Questo esperimento, al pari di esperimenti simili condotti sui placodi olfattivi (Burr, 1930), mostra come una modificazione assai scoordinata venga facilmente integrata per mezzo della plasticità dei meccanismi di sviluppo, una proprietà definita "buffering ontogenetico" (Waddington, 1957; Katz et al., 1981). È davvero impressionante quanto strutture funzionalmente inter-



**Figura 7.6** Il trapianto del primordio d'occhio dalla grande salamandra *Ambystoma tigrinum* dà luogo allo sviluppo di un grande occhio (a sinistra) nella larva, caratterizzata da piccoli occhi, dell'*Ambystoma punctatum*. Il maggiore input dei neuroni ottici innesca un aumento del numero delle cellule nel talamo ottico controlaterale (da Twitty, 1932).

dipendenti siano anche ben accoppiate ontogeneticamente, una regola che vale specialmente per la regolazione interattiva dello sviluppo scheletrico, muscolare e neuronale. Cambiamenti sperimentali nel sistema scheletrico scatenano cambiamenti coordinati nel sistema muscolare (Scott, 1957) che possono anche stare in parallelo ai modelli strutturali di variazione intraspecifica di quei muscoli (Müller, 1986). I modelli strutturali di innervazione, a loro volta, possono rispondere a cambiamenti nel sistema muscolare attraverso meccanismi di ricerca del bersaglio (Wilson et al., 1988) e corrispondenza induttiva del numero delle fibre muscolari con il numero dei neuroni motori (Katz, Lasek, 1978). Cambiamenti nel numero dei neuroni motori periferici possono essere accolti nel sistema nervoso centrale per mezzo della plasticità neuronale a livello della corda spinale (Detwiler, 1920; Hollyday, Hamburger, 1976).

Nel caso degli arti dei vertebrati, a proposito dei quali è stata studiata la maggioranza di tali meccanismi, sarebbe difficile immaginare qualsiasi forma di novità che non fosse prontamente e automaticamente integrata per mezzo di un effetto a cascata epigenetico, e la vitalità fisiologica di una nuova struttura è sempre garantita dal maggiormente plastico fra i sistemi esistenti, il sistema vascolare. Con ciò non intendo affermare che ogni evento di mutazione sarà necessariamente integrato in un fenotipo vitale, ma che le novità di ampiezza tale da essere generate secondo i meccanismi discussi nelle sezioni precedenti possono essere facilmente coordinate con i sistemi associati. La forte correlazione dei sistemi organici fra accoppiamento funzionale ed epigenetico è sempre stata considerata dotata di significato evolutivo adattativo (Wagner, 1984; Bürger, 1986; Müller, 1989), ed è in grado di generare rapidamente complessi morfologici integrati che aumentano drasticamente la versatilità adattativa di un gruppo (Liem, 1973).

In aggiunta alle sue capacità regolative, la natura epigenetica dello sviluppo spiega anche il fatto che cambiamenti morfogenetici iniziali relativamente piccoli – un piccolo spostamento nell'invaginazione dell'epitelio, una piccola nuova area di contatto fra tessuti prima separati, un lieve cambiamento nell'inizio o nella terminazione dell'ossificazione ecc. – possono essere ingigantiti nel corso ulteriore dello sviluppo in un effetto fenotipico marcato – un fenomeno che potremmo definire amplificazione. Tali effet-

ti di amplificazione epigenetica, insieme agli effetti soglia, possono contribuire in modo fondamentale alla spesso rilevata rapidità nell'originarsi di novità, sottostante agli scenari puntuazionali della paleontologia (Gould, Eldredge, 1977; Carroll, 1988).

## CONCLUSIONI

L'ontogenesi, il sistema che media fra il genoma e il fenotipo, viene trattata nella teoria dell'evoluzione come una sorta di scatola nera. In un clima scientifico che perlopiù promuove lo studio delle interazioni fra l'ambiente e la genetica delle popolazioni, i meccanismi embrionali sono spesso considerati come meri traduttori dell'evoluzione del genoma nei fenotipi. Le insufficienze di questo programma adattazionista sono state messe in evidenza in numerose trattazioni (Gould, Lewontin, 1978; Ho, Saunders, 1979; Alberch, 1982; John, Miklos, 1988). Una delle sue maggiori pecche è che la genetica delle popolazioni non ha capacità predittiva sulle strutture organiche. In contrasto con tali approcci tradizionalmente esternalisti all'evoluzione, la questione della novità è genuinamente internalista; si tratta di una questione relativa alla specificità del design morfologico e alle determinanti organiche che generano tale specificità (per le recenti discussioni sui programmi esternalisti *versus* internalisti vedi Lauder, 1982; Wake, Larson, 1987). L'aumento d'interesse per le determinanti dell'innovazione evolutiva (come documentato in Nitecki, 1990a) riflette uno spostamento dell'attenzione dai fattori esterni a quelli interni, sulla base dell'accresciuta consapevolezza che quest'area trascurata può contenere la chiave di alcuni fenomeni macroevolutivi quali andamenti, stasi, parallelismi, discontinuità, novità ecc. Una fondazione concettuale piuttosto ampia per la comprensione del ruolo dei fattori evolutivi interni, parzialmente basata su evidenze sperimentali, è stata ora stabilita (ad esempio, Gould, 1977; Bonner, 1982; Alberch et al., 1979; Alberch, 1980; Raff, Kaufman, 1983; Riedl, 1978; Wagner, 1986), e può essere adoperata come piattaforma euristica per espandere il campo.

Le idee sviluppate in questo studio tentano di riempire il vuoto esistente fra i concetti formali e le spiegazioni meccaniche che riguardano la relazione fra sviluppo ed evoluzione. Il centro dell'in-

teresse, a ogni modo, è posto sulla novità, il che ci trattiene da una discussione dettagliata di altri aspetti della trasformazione morfologica. Si riconosce inoltre che la separazione e la discussione in sequenza dei vari meccanismi sono artificiose e non sono in grado di rendere adeguatamente la natura relazionale di tali processi. Il tentativo di elaborazione concettuale che segue emerge dalle osservazioni fatte nelle sezioni precedenti.

Non si mette in discussione che le cause principali dell'evoluzione siano darwiniane, ma ciò significa che i cambiamenti genomici a livello dello sviluppo influenzeranno in modo essenziale i parametri quantitativi di sviluppo e non causeranno di per sé la novità qualitativa. Questa modificazione quantitativa e possibilmente graduale dei tassi e della temporizzazione degli eventi di sviluppo può alla fine spingere sino ai loro limiti i sistemi interessati. Le novità insorgono al superamento di punti di soglia imminenti ai sistemi di sviluppo, laddove sequenze di interazione di sviluppo vengono interrotte o nuove interazioni vengono stabilite, e la struttura risultante dipenderà dalle norme di reazione del sistema in quel determinato punto. Questa a sua volta potrà direttamente transitare nel fenotipo adulto o potrà invece produrre inizialmente una struttura ontogenetica transitoria non immediatamente espressa nell'adulto. Tali strutture transitorie possono più tardi essere espresse negli stadi adulti dei discendenti mediante processi di eterocronia, oppure essere ulteriormente modificate e fornire una base di sviluppo per altre innovazioni morfologiche. Opportunità particolari per la modificazione dei modelli strutturali di sviluppo si offrono durante le fasi di transizione dei meccanismi che si alternano nella formazione stadiale degli organi. In generale ci si può aspettare che nuove strutture insorgenti siano facilmente integrate nell'organismo mediante adattamenti epigenetici dei sistemi associati.

L'argomentazione presentata contiene due principi di fondo. Il primo è che le reazioni tissutali al cambiamento delle condizioni di sviluppo durante l'evoluzione possono produrre strutture intermedie nell'ontogenesi. Queste strutture cenogenetiche non sono, pertanto, conseguenza diretta di processi di selezione esterna, ma sono effetti secondari dell'epigenesi. In molti casi la novità morfologica evolutiva potrà fondarsi su tali strutture cenogenetiche, un esempio delle quali è dato da Müller e Streicher (1989) a proposi-



to dell'evoluzione degli arti posteriori degli uccelli. L'importante ruolo evolutivo assegnato alla cenogenesi nelle classiche opere di Gartang (1922), de Beer (1958) e Rensch (1959) è stato probabilmente assai frainteso perché la cenogenesi era perlopiù vista come una deviazione dai processi ricapitolatori e veniva rigettata insieme alla legge biogenetica. Il secondo aspetto della cenogenesi, "la reazione alle condizioni embrionali", è quello che qui viene preso in considerazione, sottolineando che le stesse strutture cenogenetiche possono essere l'effetto collaterale epigenetico del cambiamento dei tassi nei processi di sviluppo.

Il secondo principio, nonché il centro dell'argomentazione, è che le proprietà di soglia dei sistemi di sviluppo sono in grado di spiegare l'origine della discontinuità nella variazione dei caratteri. Se le alterazioni sperimentali dello sviluppo producono classi discrete di effetti, non c'è ragione logica per cui l'alterazione genetica degli stessi processi dovrebbe produrre effetti continui. Le soglie di sviluppo potrebbero, pertanto, essere considerate componenti chiave dell'interfaccia morfogenetica fra variazione genetica e novità morfologica. I concetti di soglia non sono nuovi nella teoria dell'evoluzione, ma sono stati perlopiù confinati alla genetica quantitativa (ad esempio, Grüneberg, 1952; Falconer, 1981) o agli studi statistici basati sui caratteri fenotipici (Lande, 1977). Numerosi modelli formali di sviluppo sono inoltre basati esplicitamente o implicitamente su nozioni di soglia (Turing, 1952; Crick, 1970; Murray, 1981), ma nessun tentativo sinora è stato fatto per integrare il concetto evolutivo e il concetto di sviluppo di soglia. Ciò dipenderà da una più vasta comprensione empirica delle proprietà di soglia nei sistemi ontogenetici, inclusi in particolare quelli della meccanica cellulare dello sviluppo.

Se le novità morfologiche sono inizialmente effetti secondari epigenetici che insorgono come conseguenza di proprietà di soglia nello sviluppo, ne deriva che non è necessario evocare nuovi geni alla loro origine, come è stato precedentemente proposto (Stebbins, 1968). Piuttosto, potremmo trovare al livello genomico una modificazione, epigeneticamente indotta, nell'attivazione di geni esistenti. Ciò non esclude la possibilità di una successiva assimilazione genetica del nuovo carattere (Waddington, 1957; Van Valen, 1974; Riedl, 1978) e la sua esposizione ai meccanismi della selezione naturale, ma i meccanismi genetici non dovranno

di necessità essere ritenuti responsabili come agenti causali iniziali. In aggiunta, è degno di nota che le tre proprietà dello sviluppo qui discusse – i fenomeni di soglia, le strutture intermedie e la transizione sequenziale dei meccanismi – condividono la capacità di produrre discontinuità in brevi periodi di tempo. Tale capacità inerente di dar vita a una trasformazione morfologica relativamente rapida potrebbe sino a un certo punto spiegare l'apparente mancanza di forme intermedie nella documentazione fossile. Ciò rende il concetto di soglia compatibile con le teorie dell'evoluzione punteggiata che evocano periodi di rapida transizione morfologica (Gould, Eldredge, 1977). Se regge l'ipotesi che la causa principale per l'origine della novità risiede nell'epigenesi, allora una prossima sintesi evoluzionistica dovrà incorporare una teoria dello sviluppo.

In sintesi, l'ipotesi proposta per l'origine della novità morfologica consta dei seguenti punti principali: (1) le novità vengono definite come cambiamenti morfologici qualitativi caratterizzati da una deviazione discontinua dallo stato ancestrale. (2) La maggioranza delle novità insorge nella forma di effetti secondari epigenetici che si manifestano quando modificazioni quantitative dei processi di sviluppo raggiungono una soglia del sistema interessato. (3) La causa dell'origine delle nuove strutture non risiede nel genoma ma nell'epigenesi. (4) La specificità delle innovazioni morfologiche dipende dalle norme di reazione dei sistemi di sviluppo giunti ai loro limiti. (5) Le strutture intermedie e la commutazione sequenziale dei meccanismi forniscono opportunità per l'insorgenza delle novità. (6) La plasticità prevalente a tutti i livelli dei sistemi di sviluppo facilita l'integrazione epigenetica delle novità. (7) I meccanismi citati condividono la capacità di dar vita a una rapida trasformazione morfologica, che può fondare numerosi fenomeni discontinui documentati in evoluzione.

## LA GENESI DELLE FORME BIOLOGICHE

CREATIVITÀ NEI VINCOLI

*Mauro Mandrioli, Mariagrazia Portera*

Mauro Mandrioli (<http://personale.unimore.it/Rubrica/Dettaglio/mandriol>) è professore associato di Genetica all'Università di Modena e Reggio Emilia, presso cui è titolare dei corsi di Genetica e Genomica comparativa. Coordina il Laboratorio Insect Genetics and Biosciences ([www.igblab.it](http://www.igblab.it)), i cui principali ambiti di ricerca riguardano l'evoluzione del genoma e dell'epigenoma di insetti e le interazioni simbiotiche. Ha pubblicato oltre novanta articoli su riviste internazionali e contribuito a numerosi volumi e pubblicazioni collettanee.

Mariagrazia Portera (<http://uflorenceitaly.academia.edu/MariagraziaPortera>) si è perfezionata in Filosofia presso la Scuola Internazionale di Alti Studi "Scienze della Cultura" di Modena, e attualmente sta svolgendo un dottorato presso il Dipartimento di Filosofia dell'Università di Firenze; fa parte della redazione della rivista *Aisthesis* e il suo lavoro riguarda i rapporti tra filosofia, estetica e scienze della vita, con particolare riferimento alla teoria darwiniana dell'evoluzione. Fra le sue numerose pubblicazioni si ricordano la monografia *Poesia vivente. Una lettura di Hölderlin* (2010) e il saggio *Estetica della contingenza. Exattamenti e pennacchi tra biologia e filosofia* (2013), vincitore del premio Nuova Estetica della Società Italiana di Estetica.

Cavalli alati, donne dal corpo di pesce e uomini con la testa d'uccello: l'immaginazione di *Homo sapiens* non ha limiti nella creazione di forme fantastiche, nella ricombinazione degli elementi dell'esperienza per dar vita a mostri, ibridi, creature meravigliose. Se ben pochi tra noi, oggi, andrebbero alla ricerca di una controparte reale, in natura, per questi bizzarri prodotti dell'immaginazione umana, meno ovvio è che anche di forme apparentemente banali, ai nostri occhi semplici variazioni sul tema dell'effettivamente esistente, sia impossibile trovare traccia nel regno animale. Non solo non esistono né sono mai esistiti unicorni e sirene, ma neppure farfalle con sei ali, scolopendre con un numero pari di paia di zampe anziché il canonico numero dispari, sanguisughe il cui corpo non

sia distinto in 32 segmenti esatti. Quando di due ipotetiche forme animali, all'apparenza molti simili tra loro, una sola è presente in natura, non è detto che l'assenza dell'altra sia da imputare alla selezione naturale. Può darsi, piuttosto, che la natura non sia in grado di generarla, per effetto di vincoli di varia sorta (genetici, ontogenetici, fisici, strutturali, meccanici, funzionali, storici), ai quali essa è soggetta nella produzione delle sue forme.

All'illustrazione di tali vincoli, responsabili del non isomorfismo tra spazio dell'immaginabile, spazio del possibile e spazio dell'effettivamente esistente in natura, è dedicato il presente saggio, e al modo in cui, pur sotto l'azione di questi vincoli, la natura riesca a garantirsi quella misura di creatività (*evolwibilità*) che fa da "carburante" per l'evoluzione dei viventi.

Mentre l'occhio incantato contempla la bellezza di queste minuscole forme, l'intelletto ordinatore si rallegra della conformità alla legge della loro struttura anatomica e delle tappe del loro sviluppo filogenetico.

ERNST HAECKEL

L'evoluzione della forma è il dramma principale della storia della vita.

SEAN B. CARROLL

## IMMAGINAZIONE E CREATIVITÀ

Nel corso di una ricerca *on field* in Uganda, la primatologa Katie Slocombe dell'Università di York ha verificato come gli scimpanzé (*Pan troglodytes*) dispongano di un ampio set (forse una ventina) di vocalizzazioni differenti per reagire alla comparso di oggetti o all'accadere di eventi all'interno del loro ambiente. Una certa vocalizzazione segnala la presenza di un serpente tra le sterpaglie, un'altra la scoperta di una fonte di cibo, un'altra ancora manifesta interesse sessuale per un potenziale partner (Slocombe, 2005a, 2005b, 2006, 2007; Goodall, 1986). In tutti questi casi, condizione per l'attivazione del significante – cioè la vocalizzazione – è la presenza fisica e reale del significato, cioè dell'oggetto o evento da segnalare. È raro (ma non impossibile) che uno scimpanzé vocalizzi per "serpente" se non ne vede effettivamente uno vicino a sé o non crede almeno di vederlo.

Tra noi uomini le cose vanno in maniera un po' diversa. Il *decoupling* tra significante e significato, secondo alcuni studiosi ve-

ro e proprio “fulcro” della rivoluzione simbolica (Deacon, 1997, 2006), e l’esternalizzazione dei segni attraverso dispositivi di salvataggio (pietra, carta, oggi anche memorie digitali ecc.) hanno aperto a *Homo sapiens* le porte della creatività, consentendogli l’“autonomizzazione” e la ricombinazione pressoché arbitraria dei significanti, a prescindere dall’effettiva realtà o presenza del significato. Oltre a sequenziare l’ambiente che lo circonda in elementi separati e distinti, *Homo sapiens* è in grado di associare a ciascuno di essi un nome, cioè un simbolo mentale astratto e, in forza dell’allentamento del nesso tra significante e significato, di ricombinare arbitrariamente questi simboli per dar vita a realtà immaginarie e a versioni alternative di mondo. “Se le farfalle avessero sei ali anziché quattro, potrebbero volare?”, “Che aspetto avrebbe un cavallo con due teste, o una donna con la coda di pesce?": il gusto per le narrazioni fantastiche, il proliferare di esseri meravigliosi nelle nostre tradizioni orali e scritte, ma anche la capacità di immaginare versioni alternative della realtà per pianificare al meglio strategie adattative di varia sorta, hanno probabilmente qui la loro origine, in questo inedito rapporto tra il *signum* e ciò che esso segnala. Nessun ominide prima di *sapiens* era stato in grado di fare altrettanto ed è questa la ragione per cui il paleoantropologo Ian Tattersall, in un saggio recente, individua nella nostra capacità creativa, nella potenza della nostra immaginazione simbolica, la dote che ci ha resi *masters of planet* (Tattersall, 2012).

Che gli uomini abbiano un’autentica passione per la ricombinazione degli elementi dell’esperienza in forme inedite e straordinarie non è sfuggito a François Jacob, che nell’incipit del suo articolo “Evolution and tinkering” (1977, p. 5) osserva: “Le opere del XVI secolo dedicate alla zoologia e alla botanica spesso sono illustrate da superbe immagini raffiguranti i diversi animali che popolano la Terra. In alcuni di questi libri si trova la descrizione minuziosa di cani dalla testa di pesce, di uomini dalle zampe di pollo, o anche di donne senza testa. L’idea di mostri in cui si ritrovano i caratteri di specie differenti non è di per sé sorprendente: tutti abbiamo immaginato o persino disegnato tali ibridi”.

A sorprendere e, addirittura, sconcertare lo scienziato è piuttosto che, nel XVI secolo, questi mostri venissero considerati reali: “Nel XVI secolo quelle creature [...] appartenevano alla realtà. Molti li avevano visti e descritti nei minimi particolari. Quei mostri

stavano fianco a fianco agli animali della vita quotidiana. Restavano, per così dire, nei limiti del possibile” (*ibidem*).

Il punto che ci interessa, per lo sviluppo del nostro saggio, è precisamente questo: la possibilità (o l'impossibilità) che i prodotti più bizzarri dell'immaginazione umana – ibridi, mostri, forme fantastiche – abbiano una controparte reale, in natura. È plausibile sostenere l'isomorfismo tra lo spazio dell'immaginabile e quello dell'effettivamente esistente, o quanto meno del possibile? Oppure il dominio delle forme frutto d'immaginazione e il dominio delle forme naturali sono del tutto disgiunti l'uno dall'altro? Una lunga tradizione di pensiero, che affonda le sue radici nell'antichità classica e poi cristiana, ci ha abituati a pensare alla Natura come *chora*, priva di ogni forma appunto perché in grado di accogliere *ogni* forma. Le acquisizioni scientifiche del secolo scorso e, soprattutto, quelle più recenti dei nostri giorni ci raccontano tuttavia una storia assai diversa: non solo non tutto ciò che possiamo immaginare può esistere in natura, ma neppure tutto ciò che è teoricamente possibile ha una sua controparte reale, per l'effetto di vincoli di varia sorta, la cui azione, tra l'altro, si esplica secondo modalità che spesso ci sorprendono. Se infatti la natura non disdegna di produrre vitelli con due teste, drosofile con quattro ali o i bizzarri ornitorinchi, pare quasi certo che non ci si potrà mai imbattere, sul nostro pianeta, in scolopendre o centopiedi con un numero pari di paia di zampe oppure in sanguisughe il cui corpo non sia formato da 32 segmenti. Qual è la ragione di tutto questo? Quelle che ci sembrano semplici varianti su un piano fondamentale – 33 o 34 segmenti a formare il corpo di una sanguisuga, anziché i canonici 32 – sono in verità forme impossibili in natura, benché noi le possiamo immaginare senza alcuno sforzo. Al contrario, esseri straordinari come quelli appartenenti alla fauna di Burgess Shale (Gould, 1989) hanno abitato tranquillamente la nostra Terra, seppure noi li diremmo il frutto di una fantasia sfrenata o uno scherzo della natura.

Argomento di questo saggio sono dunque i vincoli cui la natura è soggetta nella produzione delle sue forme e il modo in cui, pur sotto l'azione di questi vincoli, essa riesce a garantirsi quello spazio di creatività che fa da “carburante” all'evoluzione dei viventi. La scienza cui occorre volgersi, per sviluppare quest'argomento, è la morfologia, la scienza della forma.

## VERSO IL RITORNO DELLA FORMA

Intesa come studio della forma animale, la morfologia ha origini assai antiche. Se è vero che già in Aristotele, precisamente nel *De partibus animalium*, si rinvie un abbozzo di distinzione tra caratteri omologhi e caratteri analoghi nei corpi animali (due concetti chiave per la ricerca morfologica), dobbiamo dar credito a Edward Stuart Russell quando, in *Form and Function. A Contribution to the History of Animal Morphology* (1916), afferma che dall'epoca dello Stagirita sino a tutto il Novecento il dibattito tra sostenitori del primato della forma sulla funzione e, viceversa, sostenitori – in chiave teleologica – del primato della funzione sulla forma è rimasto praticamente ininterrotto.

L'avvento di una chiave evoluzionistica di lettura dei viventi non ha in alcun modo agito da spartiacque all'interno di questo dibattito, poiché Charles Darwin non fu, né per inclinazione né per istruzione, un morfologo. Benché nell'*Origine delle specie* egli presenti la questione morfologica come “uno dei capitoli più interessanti della storia naturale”, addirittura “l'anima” delle ricerche naturalistiche (Darwin, 1859, p. 501), alla prova dei fatti dimostrò scarso interesse per i temi legati alla morfologia. Russell nota come il naturalista inglese non abbia “mai conosciuto direttamente lo splendido lavoro dei morfologi tedeschi, come Rathke e Reichert”, e come non abbia posto mai “attenzione alla teoria cellulare, né alla teoria dello strato embrionale” (Russell, 1916, p. 238). La prospettiva morfologica, che già annoverava tra i suoi sostenitori alcuni tra i più notevoli intellettuali, filosofi della natura e artisti del Sette-Ottocento tedesco (primo fra tutti Goethe), e quella evoluzionistica di matrice darwiniana rimangono dunque pressoché impermeabili l'una all'altra (Cislaghi, 2008). Riassume Russell (1916, p. 213): “È importante rilevare che la morfologia non ha contribuito se non in minima parte alla formazione della teoria evolutiva. Quando viene in mente quali efficaci argomentazioni possano essere costruite intorno a concetti come l'unità del disegno e della composizione del mondo vivente e la legge del parallelismo, si resta stupefatti di fronte al fatto che non furono per nulla dei morfologi a scoprire la teoria dell'evoluzione”.

Così, nel corso del XX secolo, la lettura delle forme viventi coinvolge due discipline che si mantengono ben distinte tra lo-

ro, la biologia dello sviluppo da un lato e la biologia evolutiva dall'altro. Alessandro Minelli, in *Forme del divenire* (2007, p. X), osserva:

Per la prima [la biologia dello sviluppo] ciò che conta è senz'altro la forma. Gli unici aspetti che contano sono quelli relativi ai meccanismi che permettono la costruzione delle forme a prescindere dalle prestazioni che queste saranno in grado di realizzare [...]. Nella biologia dello sviluppo trovano dunque spazio anche i mostri senza speranza come i vitelli a due teste o le drosofile a quattro ali. Per la biologia evolutiva invece ciò che conta è sopravvivere e riprodursi, il che presuppone un uso efficiente delle risorse offerte dall'ambiente [...]. Le forme che esistono sono quelle che soddisfano le esigenze funzionali determinate dal contesto ambientale.

Il divario tra biologia dello sviluppo e biologia evolutiva non si sana, anzi si accresce, in seno a quella grande sistematizzazione del darwinismo che fu la “sintesi moderna”, tra gli anni Quaranta e Cinquanta del Novecento, la quale integra la prospettiva darwiniana con la genetica mendeliana. Come notano Love (2003) e altri autori, la morfologia e l'embriologia svolgono un ruolo assai marginale nella *Modern Synthesis*, che sostiene un'interpretazione del vivente basata sull'analisi quantitativa della variazione allelica graduale e della selezione all'interno delle popolazioni, secondo i principi della neonata *genetica delle popolazioni*. È chiaro che, con un'impostazione siffatta, il problema *qualitativo* dell'innovazione e dell'origine della forma finisce del tutto dissolto nell'analisi quantitativa. Dissolto ma *non* risolto, se è vero, come nota Gerd B. Müller, che né l'analisi delle variazioni di frequenza allelica né la selezione naturale possono rendere conto dell'emergere dell'innovazione morfologica: “La comparsa di nuove specifiche strutture fenotipiche non deve essere vista come frutto dalla selezione naturale; la selezione può solamente lavorare su ciò che già esiste [...], così che la biologia evolutiva può ad oggi prevedere ciò che verrà mantenuto, ma non ciò che potrà apparire nel futuro” (Müller, 2003a, p. 3). Il risultato è la totale rimozione del problema della morfogenesi dall'orizzonte delle questioni dibattute in seno alla “sintesi moderna”.

Ancora nel 1916, Edward Stuart Russell scriveva in chiusa al suo volume *Form and Function* (p. 364):



Quel che sarà il futuro corso della morfologia nessuno può dirlo. Ma si può azzardare l'opinione che il secolo presente vedrà un ritorno a un più semplice e modesto atteggiamento nei confronti dei grandi e irrisolti problemi della forma animale. Il materialismo dogmatico e le dogmatiche teorie dell'evoluzione tesero a nasconderci la complessità e il mistero dei fenomeni viventi. Abbiamo bisogno di guardare alle cose viventi con nuovi occhi e una più genuina sensibilità. Le vedremo allora come entità attive, vive, appassionate come noi, e cercheremo con la nostra morfologia, per quanto sarà possibile, di interpretare la loro forma secondo la loro attività. Questo è ciò che Aristotele tentò di fare, e una serie di grandi intelletti dopo di lui. Faremo bene a trarre da loro quanto più giovamento possiamo.

Benché sia stato necessario attendere quasi l'intero scorrere del Novecento, oggi le moderne bioscienze hanno effettivamente raggiunto un'adeguata comprensione delle forme viventi, ritornando alla morfologia "con occhi nuovi e una più genuina sensibilità", come si augurava Russell. Da circa un ventennio (Carroll, 2008) e con un'importante accelerazione negli ultimi tre-quattro anni sulla scia del progetto di una nuova *Extended Evolutionary Synthesis* (Pigliucci, Müller, 2010), il programma di ricerca evoluzionistico annovera tra i suoi campi d'indagine quello della biologia evoluzionistica dello sviluppo, che ha dischiuso nuove linee di ricerca sull'evoluzione morfologica.

La biologia evoluzionistica dello sviluppo (nota anche come "evo-devo" dall'espressione inglese *evolutionary developmental biology*, che è anche il titolo di un libro di Brian Hall pubblicato nel 1992), ovvero la disciplina che studia in modo comparativo i processi che controllano lo sviluppo, ha dato un significativo contributo alla comprensione dell'evoluzione della forma animale. Come sottolineato da Alessandro Minelli (in *Forme del divenire*, 2007, p. 62):

La biologia evoluzionistica dello sviluppo ci porta a una visione della natura in cui molti tradizionali concetti della morfologia, compresi quelli di tessuto o di segmento, apparentemente più facili da definire, appaiono sotto una nuova luce. A questi concetti, infatti, non corrispondono più delle unità certe, delle quali possiamo studiare l'evoluzione o mettere in evidenza i processi che le generano. A ciascuno di essi, invece, corrisponde una pluralità di strutture che sono il risultato di un intreccio di processi di sviluppo che danno loro origine e che nel corso dell'evoluzione hanno assunto, di volta

---

in volta, forme che corrispondono più o meno bene, ma spesso solo in modo imperfetto, a quelle forme elementari alle quali eravamo abituati a ricondurle.

La biologia evuzionistica dello sviluppo ci consente di prendere congedo da una versione della teoria dell'evoluzione fondata unicamente sui geni e sulle variazioni quantitative di frequenze alleliche all'interno delle popolazioni, affiancando ai geni le forme, cioè riconoscendo ai meccanismi implicati nello sviluppo delle forme un'importanza assimilabile a quella degli altri meccanismi già noti. Alla luce di quanto le moderne bioscienze mettono oggi a nostra disposizione, possiamo dunque tornare a considerare con maggior profondità la questione della forma dei viventi. Come si sviluppa la forma? Quali sono i meccanismi che ne governano la genesi? La forma organica, riprendendo il titolo di un saggio pubblicato da Alessandro Ottaviani nel 2011, è un esperimento o un destino? Come s'è detto in apertura di questo saggio, l'immaginazione di *Homo sapiens* non ha limiti nella possibilità di creare forme, di ricombinare gli elementi dell'esperienza per dar vita a organismi fantastici, a mostri e forme ibride. Lo stesso non vale per la natura, sicché lo spazio dell'immaginabile non coincide con quello del possibile in natura né con quello dell'effettivamente esistente. Quali sono i vincoli a monte di questa non coincidenza? E quali le vie percorse dalla natura per garantirsi, pur fra tali vincoli, una sufficiente quantità di novità evolutive e un adeguato grado di evolvibilità?

### **ALLA CONQUISTA DEL MONTE IMPROBABILE**

L'evoluzione dei viventi è resa possibile dall'emergere di strutture o funzioni nuove, in grado di garantire migliori performance e quindi una migliore fitness. L'efficacia del processo è tale che, come sottolineato da Mark Ridley, "la selezione naturale ha condotto a creature per molti aspetti meravigliosamente ben progettate" (Ridley, 2004, p. 240). Dalle nepenti, le piante carnivore che catturano gli insetti con le loro foglie, all'elefante, la cui proboscide è una straordinaria combinazione di forza e sensibilità: in natura si ritrovano creature che sembrerebbero appositamente

“progettate” per la vita che conducono. Ma come si sono potute raggiungere forme talmente perfette da apparire del tutto improbabili? È la domanda che si pone Richard Dawkins nel suo libro *Alla conquista del Monte Improbabile* (1996).

Per dare una risposta a questo quesito occorre ripercorrere la storia dell'evoluzione, processo che l'efficace metafora di Dawkins assimila alla scalata di un monte, che può essere affrontata sia dalla parete più ripida sia percorrendo sentieri più lunghi e dolci. Invocare la mera comparsa casuale per spiegare l'emergere di una particolare forma di vita significa scalare il Monte Improbabile dal lato più ripido. Le variazioni cumulative, lente, frutto dell'accumularsi di atti successivi di selezione naturale, corrispondono invece ai sentieri più dolci, sull'altro lato della montagna. La selezione naturale spinge l'evoluzione lungo le pendici del Monte Improbabile, ma quali sono le vie percorse dalla natura per dare origine a nuove forme?

La comparsa di strutture o funzioni nuove nei viventi è un tema centrale della biologia evuzionistica (Kirschner, Gerhart, 2005). Ernst Mayr definì la comparsa di novità biologiche in questi termini: “Ogni nuova struttura acquisita, o nuova proprietà, che permetta di svolgere una funzione nuova che abbia valenza adattativa” (Mayr, 1963, p. 602). In realtà, nella letteratura scientifica il concetto di novità è spesso molto più lasso, tanto che sono state considerate novità anche semplici variazioni di forme già esistenti, di cui risulta difficile valutare il valore adattativo. Negli anni recenti sono state proposte molte definizioni di novità evolutiva. Arthur, nel 2000, fece coincidere le novità evolutive con le apomorfie, intese come qualsiasi carattere risultasse nuovo in un *taxon* e non avesse valore in termini filogenetici. Müller e Newman (2005) le definirono strutture non omologhe a strutture presenti in specie ancestrali né ad altre presenti nello stesso organismo. Questa definizione ha il merito di non avere implicazioni ecologiche (come invece quella proposta da Mayr) e di essere meno generale della definizione di Arthur, riuscendo a distinguere tra variazione e innovazione. L'altro vantaggio di questa definizione è che fa un chiaro riferimento al processo di sviluppo (attraverso il concetto di omologia), un momento chiave per la creazione di novità. Tuttavia, la proposta di Müller e Newman ha il limite di non tenere conto della possibilità che nuove funzioni derivino dal riutilizzo di strutture pre-esistenti,

preferendo concentrare l'attenzione sulla discontinuità delle novità rispetto all'esistente, senza lasciar spazio, ad esempio, al concetto di *exaptation* proposto da Stephen J. Gould.

Una definizione efficace è quella proposta recentemente da Pigliucci (2008), secondo cui le novità evolutive sono nuove forme o comportamenti, o nuove combinazioni di tratti o comportamenti pre-esistenti, che si evolvono in un gruppo di viventi e che assolvono una nuova funzione nel contesto ecologico in cui quel dato gruppo vive. Tale definizione non pone vincoli legati allo sviluppo o obblighi di discontinuità rispetto a strutture già presenti e non lega necessariamente le novità a vincoli adattativi. Al contrario, mantiene la componente ecologica entro cui compare la novità e attribuisce importanza alla funzione svolta dalla nuova struttura.

Alla base delle novità evolutive vi sono perlopiù mutazioni genetiche e acquisizione di nuovi geni (a seguito di processi di duplicazione, trasferimento orizzontale, origine *de novo* ecc.), ma di non minore importanza sono la cooptazione di geni per svolgere funzioni diverse, il coinvolgimento di uno stesso gene in più processi (attraverso la sua partecipazione a più network genici distinti a seguito di variazioni a livello di regolazione genica) e l'exattamento, cioè casi in cui strutture/geni pre-esistenti sono utilizzati per svolgere nuove funzioni o dare vita a nuove strutture. Non può essere trascurato, infine, il ruolo dell'ibridazione, in cui novità evolutive possono emergere per via di geni di specie diverse venuti a coesistere all'interno di uno stesso genoma.

Per molto tempo i geni e le loro mutazioni sono stati gli unici oggetti su cui si è concentrato l'interesse degli studiosi impegnati a spiegare l'evoluzione, ma questo ha comportato che si attribuisse ai geni un ruolo di maggior egemonia rispetto a quello che essi svolgono nella realtà. Sebbene sia innegabile che i geni abbiano importantissime funzioni di controllo nel processo di sviluppo delle forme organiche, oggi disponiamo di numerose dimostrazioni sperimentali che attestano l'esistenza di altre vie, alternative a quella genetica, per plasmare la forma dei viventi: modifiche epigenetiche (che variano il modo in cui un gene funziona senza alterarne la sequenza nucleotidica), pleiotropia e mutazioni delle regioni regolative, che inducono uno stesso gene a svolgere funzioni diverse in organi/tessuti diversi, senza alterare la proteina che esso produce. La portata di queste scoperte è tale che la defi-

nizione stessa di gene è stata più volte rivista nel corso degli ultimi decenni per meglio rispondere all'enorme progresso conoscitivo che la genetica moderna ha sperimentato.

## ANIMALI POSSIBILI E ANIMALI REALI

Le forme animali che si sono evolute sul nostro pianeta sono davvero “infinite e bellissime”, per riprendere la celebre espressione darwiniana in chiusa a *L'origine delle specie*. È stato stimato (Carroll, 2008) che i milioni di specie attualmente viventi sulla Terra rappresentino soltanto l'1 per cento del miliardo o più di forme che si sono evolute nel corso degli ultimi **500.000 milioni** di anni. Tuttavia, pur in questo trionfo di diversità, sono altrettanto numerose le specie e le forme che, sul nostro pianeta, non si sarebbero mai potute evolvere: vere e proprie *forme impossibili*.

Il fatto che vi siano numerosi sentieri alternativi per scalare il Monte Improbabile non significa, infatti, che nel corso dell'evoluzione biologica tutto possa essere continuamente riorganizzato. Quando di due ipotetiche forme animali molto simili tra loro e delle quali possiamo supporre l'esistenza, una sola è in realtà presente in natura, non è detto che l'assenza dell'altra sia da imputare alla selezione naturale. Può darsi, più semplicemente, che la natura non sia stata in grado di produrla, sebbene tale forma appaia possibile, almeno in teoria, dal punto di vista biologico. Come sottolinea Minelli in *Forme del divenire*, farfalle con sei o otto ali in natura non esistono e sono rimaste confinate nello spazio delle forme non realizzate. Scrive Minelli (2007, pp. 61-62):

Si noti il duplice scandalo: vitelli a due teste e drosofile con quattro ali sembrerebbero creature impossibili, eppure la natura è in grado di realizzarle; scolopendre con 22 paia di zampe sembrerebbero una banale variante delle più comuni scolopendre a 21 paia di zampe, ma la natura non è capace di fabbricarle. Ecco dunque dove possiamo rivolgere la nostra attenzione, nell'indagine dei confini tra le forme possibili e le forme impossibili: a quelle leggi, o regole, della cui esistenza cominciamo a sospettare quando vengono così clamorosamente smentite. [...]. Può sembrare un'insolente presunzione nei confronti della Natura il pretendere di sapere ciò che essa può fare e ciò che essa non può fare [...]. Ma le forme dei viventi non si fanno e disfanno a capriccio.

Come scrive Ridley (2004, p. 256), quindi, “a fronte di una qualsiasi forma di un organismo, possiamo chiederci se essa esista perché è l’unica che quell’organismo può assumere (vincolo) o se in passato l’evoluzione abbia operato fra le molte varianti favorendo esclusivamente quella che noi oggi osserviamo”. Una domanda di tenore simile è quella che si pone il filosofo e psicologo cognitivo Jerry Fodor, in un discusso articolo intitolato “Perché i maiali non hanno le ali”. Scrive Fodor (2007, p. 21):

Nessuno [...], per giustificare la mancanza di maiali con le ali, si sognerebbe di affermare che in passato sono effettivamente esistiti alcuni maiali alati, le cui ali però si sono dimostrate svantaggiose e perciò la natura le ha controselezionate. Nessuno si aspetta di trovare fossili di una specie di maiali alati oggi estinta. Semplicemente, i maiali non hanno le ali perché non c’è posto per ali sul loro corpo.

Seppure nello svolgimento del suo articolo l’argomentazione di Fodor non sia condivisibile da un punto di vista evolucionistico, la questione che ci interessa è precisamente questa: certe forme animali non esistono oggi non perché la selezione naturale le ha già eliminate in passato, trovandole non adatte al loro ambiente, ma perché esse in verità non sono mai esistite, a causa dell’azione di vincoli che hanno impedito e impediscono alla natura di produrle.

I vincoli che agiscono nel processo di sviluppo delle forme organiche sono di vario tipo: genetici, ontogenetici, fisici, strutturali, meccanici, funzionali, storici. Un fertile indirizzo di pensiero, percorso in particolare da Stuart Newman, si concentra sui vincoli “fisici”, cioè sulle proprietà fisico-chimiche dei materiali costituenti i primi aggregati cellulari e sui loro meccanismi di auto-organizzazione, mostrando come proprio a queste proprietà “materiali” possa essere ricondotto l’emergere di innovazioni morfologiche (anche strabilianti: il fiorire dei numerosi piani anatomici nel Cambriano sarebbe stato guidato, appunto, dalle proprietà fisiche del materiale cellulare e dei tessuti degli organismi; vedi Müller, Newman, 2003a). L’innovazione qualitativa della forma, dunque, non va esclusivamente ascritta a mutazioni di ordine genetico, cioè a una mera variazione quantitativa secondo la teoria standard del neodarwinismo; un ruolo cruciale risulta svolto – prima ancora che dai geni – dalla materia organica in cui i geni sono immersi, dalle sue proprietà fisiche: gli organismi sono anzitutto “entità materiale

[...] piuttosto che mere espressioni del loro genoma” (Newman, 2003b, p. 487). Solo in un secondo momento l’innovazione legata al fenotipo e ai sistemi di sviluppo che ne guidano la formazione può venire fissata per effetto di un “programma” genetico, dando origine a *Baupläne* definiti, come è stato appunto nel caso della fauna del Cambriano.

In apertura di questo saggio si è accennato ad alcuni casi “bizzarri” di forme organiche che, benché assolutamente immaginabili, risulterebbero tuttavia impossibili da produrre in natura. Ad esempio, il fatto che il corpo delle sanguisughe debba essere formato esclusivamente da 32 segmenti – non 34, non 31, ma solo 32. Ciò dipende da precisi vincoli di sviluppo, legati ai meccanismi di divisione e di “assemblaggio” delle parti nell’embrione di sanguisuga:

Questo numero (32) sembra essere completamente sottratto all’azione della selezione naturale. Ci sono sanguisughe dal corpo cilindrico e molto allungato, simili a lombrichi o a serpentelli, e sanguisughe dal corpo breve e appiattito, che ricordano piuttosto una foglia. Ebbene, nell’uno e nell’altro caso, il numero di segmenti di cui è costituito il corpo è sempre lo stesso, quel curioso valore di 32 che lo sviluppo di questi anellidi è in grado di realizzare con tale precisione da non ammettere, a quanto pare, nessuna deroga. Più che una scelta derivante dalla selezione naturale, questo numero sembra esprimere un vincolo dovuto ai meccanismi di sviluppo. (Minelli, 2007, pp. 27-28)

Maynard Smith e colleghi (1985, p. 266) definirono i vincoli ontogenetici come “una limitazione alla variabilità fenotipica causata dalla struttura, dal carattere, dalla composizione o dalla dinamica del sistema di sviluppo”. L’esistenza dei vincoli ontogenetici è dovuta a varie ragioni, una delle quali è legata al fatto che uno stesso gene può essere implicato in più di un processo, cosa che va a influenzare i margini di evoluzione di tale gene. Un esempio è dato dalla pleiotropia ovvero dal fatto che un singolo gene può essere implicato nel determinare il fenotipo di diverse parti del corpo. Mutazioni a carico di geni pleiotropici saranno quindi selezionate simultaneamente per tutti i caratteri che uno specifico gene determina e si potranno fissare solo se le eventuali mutazioni non saranno svantaggiose in ciascun carattere. Ai vincoli ontogenetici sono poi collegati i vincoli filogenetici come conseguenze della storia evolutiva di ciascun organismo e secondo i quali ciascun vivente

riceve dai propri antenati determinate caratteristiche fenotipiche che influenzano sia la sua morfologia sia i suoi cicli vitali. Inoltre, la presenza dei vincoli ci permette di spiegare situazioni evolutive ricorrenti quali l'assenza di determinati caratteri in certe linee evolutive, gli andamenti direzionali, la similarità degli stadi embrionali fra *taxa* a livello tassonomico superiore e stasi morfologica.

Occorre tuttavia intendere il concetto di vincolo non soltanto come un limite, bensì anche come un fattore che orienta l'evoluzione in senso positivo. Infatti,

il concetto di vincolo deve comprendere significati positivi teoricamente legittimi e importanti dal punto di vista fattuale (ad esempio i vincoli in quanto fattori causali che orientano particolari cambiamenti evolutivi) e non esclusivamente le connotazioni negative associate alle limitazioni strutturali che impediscono alla selezione naturale di operare modifiche altrimenti favorite e realizzate. (Gould, 2002, p. 1276)

I vincoli, infatti, possono agire positivamente come canalizzatori dell'evoluzione. L'allometria (velocità differenziale di accrescimento di differenti parti del corpo) e l'eterocronia (cambiamenti legati ai tempi o ritmi degli eventi dello sviluppo) sono due esempi di effetti positivi dei vincoli che inducono una modificazione del fenotipo agendo sulla forma e sui tempi dello sviluppo di un organismo. Come scrive Gould (*ibidem*, p. 1292), "ogni volta che un organismo si sviluppa fino a raggiungere la maturità, questo canale fondamentale genera una serie di stadi ben adattati". Tuttavia, nel caso emergano varianti allometriche di una particolare struttura in uno degli stadi dello sviluppo in grado di portare a un maggior adattamento, l'evoluzione trova immediatamente "materia" efficace ai fini del cambiamento evolutivo. Nella maggior parte dei primati, ad esempio, le dimensioni corporee sono aumentate parallelamente a quelle del cervello, mentre nel corso dell'evoluzione degli esseri umani il volume del cervello ha subito una crescita vertiginosa, quasi doppia, rispetto a quella corporea. Nel corso dell'evoluzione dell'uomo vi è quindi stata una variazione allometrica nei tassi di crescita del cervello rispetto al resto del corpo tanto che la presenza di un aumento significativo delle dimensioni cerebrali è uno dei principali punti di distinzione rispetto alle scimmie antropomorfe (Bonner, 2006). Inoltre, all'aumento delle dimensioni del cervello senza un aumento proporzionale delle di-



mensioni del corpo in tutte le specie del genere *Homo* si associa in *Homo sapiens* il rallentamento del ritmo di sviluppo e maturazione del cervello rispetto agli altri primati. Come noto, i piccoli di *Homo sapiens* vengono al mondo con un cervello più immaturo rispetto ai loro parenti primati, in particolare agli scimpanzé. Questo rallentamento nei tempi di sviluppo è la risposta dell'evoluzione a una serie di vincoli incrociati che hanno caratterizzato sin dal suo emergere la specie *Homo sapiens*. Il cardine morfomeccanico del bipedismo – il bacino, composto dalle due ossa dell'anca e dall'osso sacro – costituisce anche il vincolo scheletrico per le dimensioni e la forma del canale del parto (un vincolo strutturale anatomico). In concomitanza con l'aumento delle dimensioni del cranio del bambino – in forza del *trend* allometrico di cui si è detto subito sopra, comune a tutti gli *Homo* – anche il bacino tende, per selezione naturale, ad allargarsi. Non può, tuttavia, essere modificato se non entro margini ristretti, dal momento che esso costituisce l'elemento cruciale per la nostra statica e dinamica locomotoria bipede. Ci troviamo dunque alle prese con due spinte selettive contrastanti: una verso l'aumento delle dimensioni del cervello, cui dovrebbe associarsi l'allargamento del bacino, l'altra verso la stabilizzazione della larghezza del bacino, per consentire un'efficace andatura bipede. La novità evolutiva che risolve il contrasto consiste in un significativo mutamento nelle modalità e nei tempi di sviluppo e di accrescimento del cervello dei piccoli di *sapiens*, che si spostano “fuori” dall'utero. Il cucciolo di *sapiens* “nasce presto rispetto a quando sarebbe atteso, se si guarda alle altre scimmie: un primate come noi, con queste dimensioni encefaliche, dovrebbe avere una gestazione di almeno 18 mesi e non di soli 9” (Manzi, 2007, p. 122).

In modo analogo all'ontogenesi allometrica, un altro meccanismo ampiamente studiato è l'eterocronia, che fornisce un meccanismo comodo ed efficace per estendere e comprimere in modo differenziale caratteristiche proprie di diversi stadi (Smith, 2003). Come ben indicato da Gould (2002, p. 1293), grazie all'eterocronia “alcuni aspetti sono lasciati indietro in stadi ontogenetici precoci appropriati all'età ridotta in cui viene raggiunta la maturità sessuale, mentre viceversa la comparsa di altri è accelerata così da farli emergere in una forma fenotipicamente più adulta grazie alla correlazione con il raggiungimento della maturità sessuale”.

---

**NUOVE VIE TRA LO SPAZIO DEL POSSIBILE  
E LO SPAZIO DELL'EFFETTIVAMENTE ESISTENTE**

La relazione tra geni e fenotipo non è né semplice né univoca, motivo per cui vi sono casi in cui lievi modificazioni nei geni si traducono in differenze fenotipiche importanti, mentre non altrettanto spesso accade il contrario. Non possiamo quindi ostinarci a spiegare la forma dei viventi come il solo frutto di mutazioni che modificano la proteina codificata. Le variazioni di cui dobbiamo tenere conto sono numerose e molte di queste variano non la sequenza di un gene, ma il modo in cui tale tratto di DNA può essere utilizzato. Dobbiamo inoltre abbandonare l'idea del "gene per" come se tutti i caratteri fossero il prodotto del lavoro di un unico gene e tenere conto del fatto che un genoma non è un insieme di geni indipendenti, ma un'intricata e complessa serie di network genici che interagiscono l'uno con l'altro (Davidson, 2006). La piena comprensione di questa nuova interpretazione dei genomi ci permetterà di capire che una mutazione in un singolo gene non necessariamente si tradurrà solamente nella presenza di una proteina con sequenza modificata, bensì nella possibilità di avere alterazioni di più ampia scala.

Ad esempio, è oggi sempre più confermata la possibilità che uno stesso gene venga utilizzato in più momenti funzionali o in più parti di uno stesso organismo a seguito di variazioni nel modo in cui viene regolato. Questo risultato può derivare da mutazioni nelle regioni cisregolative (ovvero nelle regioni che tramite il legame di fattori di trascrizione regolano l'espressione genica) oppure da variazioni nelle modificazioni epigenetiche della cromatina (Wray, 2007). Per quanto concerne la presenza di mutazioni in regioni cisregolative, numerosi autori hanno suggerito che esse siano più importanti nel determinare novità nel corso dell'evoluzione rispetto alle mutazioni all'interno delle regioni codificanti (*ibidem*). Da una mutazione in una regione codificante può infatti derivare una proteina mutante (più o meno funzionale), mentre da una mutazione a monte del gene potrà derivare l'acquisizione di una nuova regione regolativa con conseguente alterazione del pattern di espressione del gene, inclusa la possibilità che il gene si attivi in più momenti (ad esempio nel corso dello sviluppo) o in più tessuti. Un ulteriore aspetto di interesse deriva dal fatto che,

mentre molte mutazioni in regioni codificanti sono recessive, la maggior parte delle mutazioni in regioni cisregolative è codominante e quindi risulta avere un immediato effetto fenotipico selezionabile a opera della selezione naturale (*ibidem*).

Variazioni nell'espressione di un gene possono essere inoltre dovute a cambiamenti epigenetici ovvero a cambiamenti chimici a carico dei geni (a livello sia di DNA sia di istoni) e che vanno a modificarne i livelli di espressione (Turner, 2001, 2007, 2009). In particolare è ormai noto da molti anni che modificazioni chimiche che alterino la carica netta del DNA o degli istoni possono avere effetti sui livelli di condensazione e decondensazione del DNA andandone a influenzare i livelli di espressione. Cambiamenti epigenetici in un gene possono quindi comportarne un diverso pattern di espressione e di conseguenza un gene può divenire parte di un nuovo network genico in cui nuove forme d'interazione tra geni possono essere instaurate (Zuckerkindl, Cavalli, 2007). Novità evolutive possono quindi derivare da nuove combinazioni nella regolazione quantitativa e spaziotemporale di geni esistenti, piuttosto che dalla presenza di nuovi geni (Jablonka, Lamb, 2006; Turner, 2009). Le modificazioni epigenetiche possono inoltre essere indotte dall'ambiente, nel senso che uno stimolo ambientale può essere "portato" a livello genomico (Pigliucci, 1996). Un aspetto interessante, suggerito da Jablonka e Lamb (2006), è la possibilità che queste variazioni epigenetiche diventino stabili nel corso della vita di un dato organismo e che, in alcuni casi, possano venire trasmesse alle generazioni successive, costituendo così una vera e propria eredità epigenetica che può accelerare la comparsa di nuovi fenotipi in una popolazione.

Anche l'origine di un carattere importante come la multicellularità può essere spiegata per mezzo di variazioni epigenetiche. È noto, infatti, che in molti organismi (tra cui batteri, alghe, myxobatteri, myxomiceti e micetozoi) la transizione verso strutture multicellulari può essere transiente e derivare da uno stimolo ambientale, a indicare che nel genoma di molti organismi unicellulari sono già presenti tutti quei geni che serviranno a codificare le proteine implicate nell'adesione cellulare, nella comunicazione cellula-cellula e nella morte cellulare programmata, aspetti fondamentali nella multicellularità (Shapiro, 1998; Grosberg, Strathmann, 2007). A seguito di modificazioni epigenetiche, diversi ge-

ni potrebbero acquisire differenti livelli di espressione rendendo l'aggregazione non più una fase transiente, ma il fenotipo finale (Ausmees, Jacobs-Wagner, 2003). L'evoluzione della multicellularità sarebbe quindi una transizione di grande importanza e di enorme impatto dal punto di vista delle forme dei viventi, ma, se studiata a livello molecolare, non deriverebbe da grandi riorganizzazioni bensì da piccole modificazioni epigenetiche, tanto da spingere alcuni autori a considerarla una *major-minor transition* (Grosberg, Strathmann, 2007).

### POSSIBILE, PROBABILE O SEMPLICEMENTE EVOLVIBILE?

La comprensione dei meccanismi implicati nell'evoluzione delle specie è indubbiamente uno degli obiettivi primari della biologia evuzionistica. Tuttavia, non è chiaro come ciascuna popolazione o specie riesca a possedere quel minimo di variabilità genetica utile per assicurarsi la sopravvivenza o, in alternativa, se l'intero processo si basi sul caso (Kirschner, Gerhart, 1998). A questo proposito, nel corso degli ultimi anni un numero progressivamente crescente di biologi evuzionisti ha fatto proprio il concetto di evolvibilità, termine che indica l'abilità di un organismo di evolvere attraverso meccanismi il cui fine è creare la variabilità genetica necessaria alla sopravvivenza di ogni popolazione/specie. L'evolvibilità si basa quindi sulla presenza di meccanismi molecolari specificamente implicati nella produzione di mutazioni e riarrangiamenti molecolari in grado di determinare la comparsa di una variabilità fenotipica selezionabile dall'ambiente in modo vantaggioso (*ibidem*).

La definizione di evolvibilità sinora fornita (e spesso citata) è tuttavia molto generica e ciò deriva dalla presenza in letteratura di numerosissime accezioni distinte secondo cui questo termine è usato (Sniegowski, Murphy, 2006); con il termine evolvibilità si raggruppano, infatti, meccanismi tra loro indipendenti (quali i trasposoni, i prioni, i sistemi in grado di indurre mutazioni nei batteri ecc.) che hanno in comune il fatto di riorganizzare il genoma (*ibidem*).

Il concetto di evolvibilità non è stato inizialmente introdotto per spiegare l'evoluzione molecolare, ma per capire l'origine e l'evoluzione di alcuni tratti morfologici a livello dei quali l'evol-

vibilità sembrava garantire vantaggi evidenti. A questo proposito lo stesso Stephen J. Gould (2002) ritiene che l'evolubilità possa essere coerente con le teorie darwiniane nel senso che ben si integra con il concetto di *exaptation*, ovvero con la cooptazione per specifiche funzioni di caratteri inizialmente evolutisi per altri motivi. Secondo Gould, infatti, per evolubilità occorre intendere la possibilità di riutilizzo di strutture già presenti per lo svolgimento di funzioni nuove, in futuro: viene in tal modo risolto l'apparente paradosso per cui l'evolubilità consisterebbe nella generazione di strutture nuove in previsione di una loro selezione nel futuro, ma non nel presente.

A livello molecolare, la valenza che Gould sembra attribuire al concetto di evolubilità risulta connessa a una sorta di "flessibilità intrinseca" dei network genici preposti a realizzare determinate strutture. Secondo questa valenza, l'evolubilità diviene una sorta di concetto opposto a quello di costrizione e vincolo, ovvero: meno costrizioni funzionali e vincoli vi sono su un network genico e maggiori saranno i gradi di libertà e quindi l'evolubilità del sistema. Questa accezione dell'evolubilità è stata recentemente ripresa da Aldana e colleghi (2007), i quali sostengono che eventuali perturbazioni dei network genici possono produrre quella variabilità necessaria per sviluppare nuove funzioni e/o favorire l'adattamento a nuovi ambienti o, in alternativa, produrre strutture al momento non utili, ma che potrebbero essere "exattate" per funzioni utili nel futuro. Questa flessibilità tipica di ciascun network genico potrebbe quindi rappresentare lo strumento chiave per capire quali possano essere le sovrapposizioni tra spazio del possibile e spazio dell'esistente.

## CONCLUSIONI

Per diversi decenni il fatto che la biologia dello sviluppo non fosse una parte importante del nucleo centrale del neodarwinismo non è stato percepito come un limite alla possibilità di comprendere l'evoluzione delle forme dei viventi (Salazar-Ciudad, 2008). Nella visione più classica del darwinismo, quindi, è impossibile prevedere la forma dei viventi, motivo per cui la forma animale può variare in ciascun singolo tratto in modo molto eterogeneo e

comunque sufficiente ad assicurare l'evoluzione delle novità evolutive sotto la spinta della selezione naturale.

I progressi nella genetica dello sviluppo e più in generale nella biologia dello sviluppo consentono oggi di introdurre nuovi elementi che, pur lasciando in parte invariata l'idea di imprevedibilità dei processi evolutivi nel senso di forme potenzialmente presenti, limitano le variazioni possibili, escludendone alcune.

Prendendo in considerazione i concetti di vincolo nello sviluppo (*developmental constraint*), di tendenza nello sviluppo (*developmental bias*), di novità evolutive e di robustezza dei network genici che presiedono allo sviluppo, lo spazio del possibile e quello del reale vengono a essere progressivamente distinti. Se consideriamo, ad esempio, la robustezza dei network genici possiamo cercare di capire quale sia la loro tolleranza e cosa possa accadere a seguito di "knockout" e/o perturbazioni del sistema. Alcuni interventi di knockout genico manifestano infatti minimi effetti, mentre altri presentano risultati catastrofici sul sistema. Questo significa che la robustezza del sistema dipende dal grado di degeneranza che connota la rete funzionale di cui è parte un prodotto genico, cioè da quanto una determinata funzione può essere realizzata attraverso percorsi biochimici alternativi. Non ci sono quindi geni "buoni" o geni "cattivi", ma solo reti che esistono a vari livelli, con diversi gradi di connettività e differenti stati di sensibilità alle perturbazioni. La presenza di tolleranze diverse fa sì che non tutti i network genici abbiano le stesse possibilità di variare la propria funzione. In base alle proprietà di tali network genici è dunque possibile comprendere perché certe forme non siano realizzabili, nonostante ci appaiano sostanzialmente simili ad altre che invece esistono in natura.

Questo nuovo modo di vedere l'evoluzione dei viventi non implica che si sminuisca l'importanza della selezione naturale, bensì impone di tenere in considerazione il fatto che può evolvere, sotto la spinta della selezione naturale, solo ciò che può essere costruito. Come sottolineato da Minelli (2004, p. 100):

Non è soltanto l'animale adulto a evolversi, da una generazione all'altra. O la larva (quando c'è), o l'uovo. Ciò che si evolve sono innanzitutto le regole. Le regole secondo le quali si svolge lo sviluppo e la forma organica a poco a poco si costruisce; e le regole che poi di-

---

sciplinano sia il comportamento globale dell'organismo, sia il frutto dei suoi singoli organi.

Accettare una prospettiva maggiormente legata all'origine delle forme animali comporta anche una revisione di alcuni concetti classici dello strumentario evolucionistico, tra cui *in primis* il concetto di omologia. Se da Owen in poi l'omologia è stata ricondotta alla corrispondenza che esiste tra due strutture di organismi diversi nella misura in cui esse siano riconducibili a una struttura di un antenato comune, oggi serve una reinterpretazione di questo concetto in modo che esso non venga inteso solamente come derivazione da antenati comuni, ma anche come ricerca di comuni meccanismi condivisi dai processi di sviluppo attraverso i quali strutture omologhe vengono realizzate. Due strutture possono quindi essere omologhe quando sono realizzate sulla base di uno stesso insieme di informazioni genetiche o epigenetiche. In questa nuova visione, alcune strutture apparentemente non omologhe (quali le corna e le zampe di un coleottero) possono essere omologhe in termini di meccanismi omologhi di controllo genetico che presiede alla loro formazione.

Inteso come modello di descrizione della dinamica della forma, il concetto di omologo non rinvia più a un archetipo, ma piuttosto agisce nel porre in relazione individualità del carattere e stati fondandosi percettivamente sul rilevamento di quei tratti formali salienti, che null'altro sono se non quei vincoli di cui abbiamo a lungo discusso. (Tedesco, 2010, p. 41)

Le conseguenze di un simile ripensamento metodologico delle scienze della vita stanno spingendo molti autori verso una rivisitazione della "sintesi moderna" a favore di una "sintesi estesa" (Pigliucci, Müller, 2010). Come Pigliucci e Muller suggeriscono (*ibidem*, p. 5), un ampliamento della teoria dell'evoluzione non

deve essere male interpretato come un rigetto della sintesi moderna o del neodarwinismo, o perfino della originale intuizione darwiniana. D'altro canto, si può facilmente capire perché ci sia stato grande fermento e ci siano state molte discussioni in questo campo nel decennio passato: tante nuove scoperte empiriche e tanti progressi concettuali in diverse aree della biologia teorica devono per forza indurci a chiederci se una struttura teorica definita sette decenni fa sia ancora del tutto adeguata al compito.

---

La spinta multidisciplinare che caratterizza la “sintesi estesa” ha offerto strumenti e spunti interessanti per una sovrapposizione non banalmente metaforica, ma cogente sul piano metodologico, tra sapere umanistico e sapere scientifico-biologico (Porterra, Mandrioli, in stampa). In particolare, le rivoluzioni cui stiamo assistendo in questi anni nel campo della biologia evuzionistica dello sviluppo non lasciano immune l’estetica, disciplina per la quale il concetto di “forma” gioca un ruolo assolutamente cruciale, a partire almeno dalla grande tradizione di ricerca morfologica nel Settecento tedesco. I nuovi elementi che derivano dalle scienze della vita, il recupero della nozione “integrale” di organismo e il ritorno dell’interesse per il problema qualitativo dell’innovazione morfologica, non più dissolto nelle preoccupazioni quantitative della versione standard del neodarwinismo, offrono gli strumenti concettuali per quella che, oggi, può chiamarsi una nuova “morfologia estetica contemporanea”, purificata delle deviazioni in senso metafisico-essenzialista della morfologia settecentesca e frutto di una sinergia anzitutto metodologica tra biologia della forma ed estetica filosofica. Oggi più che mai “la storia naturale della forma si lascia raccontare in un doppio regime e in una reciproca irriducibilità tra descrizione e storia, che è forse il tratto saliente della morfologia estetica” (Tedesco, 2010, p. 58), ed è in questa duplicità di regime metodologico, descrittivo e storico, che l’estetica e la morfologia evuzionistica trovano il loro punto di contatto e di scambio reciproco.



MORFOLOGIA EVOLUZIONISTICA,  
 INNOVAZIONE E SINTESI  
 DELLA BIOLOGIA EVOLUZIONISTICA  
 E DELLO SVILUPPO

*Alan C. Love*

Alan C. Love (<https://sites.google.com/a/umn.edu/aclove/home>) è professore associato di Filosofia nell'Università del Minnesota e la sua ricerca verte principalmente sui fondamenti filosofici del discorso biologico e sui territori di confine fra differenti discipline filosofiche e scientifiche. Autore di decine di articoli sulle principali riviste internazionali di filosofia della biologia, ha promosso nel 2006 a Vancouver un importante simposio sul concetto di omologia, da cui è stato tratto un numero speciale della rivista *Biology & Philosophy* (22, 5, 2007). È inoltre fra gli autori del volume *Evolution. The Extended Synthesis* a cura di Massimo Pigliucci e Gerd B. Müller (2010); è poi d'imminente uscita un volume a sua cura dal titolo *Conceptual Change in Biology: Scientific and Philosophical Perspectives on Evolution and Development*.

L'indagine sviluppata da Alan C. Love riguarda per un verso alcuni concetti cardine della morfologia evoluzionistica, come quelli di omologia e forma, la distinzione fra innovazione, novità e variazione, per l'altro la ricerca storica e genealogica sulla struttura concettuale della riflessione filosofica in biologia e scienze della vita e il significato metodologico della relazione fra i differenti approcci disciplinari.

Di seguito si riporta l'*abstract* che accompagnava l'edizione originale del lavoro qui antologizzato.

Una questione fondamentale nella biologia contemporanea è come “ricongiungere” evoluzione e sviluppo. Il programma di ricerca emergente (la biologia evoluzionistica dello sviluppo o “evo-devo”) richiede un mescolarsi di discipline, concetti e spiegazioni che sono stati sviluppati in gran parte in autonomia nel secolo scorso. Nel tentativo di comprendere l'attuale separazione tra evoluzione e sviluppo, molta attenzione è stata dedicata alla scissione tra la genetica e l'embriologia nella prima parte del XX secolo, che è stata codificata nell'esclusione dell'embriologia dalla “sintesi moderna”. Ciò incoraggia una caratterizzazione della biologia evoluzionistica dello sviluppo come il “matrimonio” di teoria

evoluzionistica ed embriologia per mezzo della genetica dello sviluppo. Ma in questo caso rimarrebbe una storia in gran parte non raccontata a proposito del significato della morfologia e dell'anatomia comparata (anch'esse ampiamente trascurate dalla sintesi moderna). Morfologia funzionale e morfologia evoluzionistica sono fondamentali per comprendere lo sviluppo di un concetto centrale per la biologia evoluzionistica dello sviluppo, l'*innovazione evolutiva*. Sottolineando l'importanza della disciplina della morfologia e dei concetti di innovazione e novità, si giunge a un modo alternativo di concettualizzare la sintesi della "teoria dell'evoluzione" e dello "sviluppo" intesa nella dizione "evo-devo".

## INTRODUZIONE E METODOLOGIA

[...] le problematiche relative allo sviluppo programmato dell'individuo sono estranee a quelle dell'evoluzione degli organismi nel tempo [...].

BRUCE WALLACE

Una questione fondamentale nella biologia contemporanea è come "ricongiungere" evoluzione e sviluppo. Il programma di ricerca emergente (biologia evoluzionistica dello sviluppo o "evo-devo", di seguito EDB) richiede l'integrazione di discipline, concetti e spiegazioni (*inter alia*) che si sono sviluppati in gran parte indipendentemente nell'ultimo secolo<sup>1</sup> (Raff, 2000). La natura di un programma di ricerca che associ evoluzione e sviluppo non è ancora del tutto condivisa, a causa di punti di vista divergenti derivanti da tale indipendenza disciplinare, e di conseguenza i passaggi per raggiungere questo obiettivo non sono chiaramente specificati. Anche se diversi biologi (Maynard Smith, 1998; Mayr 1991; Wallace, 1986) e alcuni filosofi (Sterelny, 2000) sostengono che non vi sia alcuna particolare difficoltà concettuale o empirica ad assimilare le recenti scoperte nel campo della biologia dello sviluppo al neodarwinismo contemporaneo, c'è una serie di motivi per dubitare di questa fiducia (Arthur, 2000a; Robert, 2002). Gli scienziati coinvolti nel programma di ricerca EDB condividono molti di questi dubbi e per-

1. Nel corpo del testo userò l'espressione "biologia evoluzionistica dello sviluppo" [EDB] e non distinguerò "evo-devo" da "devo-evo", sebbene qui si nascondano importanti questioni (Hall, 2000; Wagner et al., 2000). La NSF (National Science Foundation) ha recentemente stabilito un programma di finanziamento per la ricerca sull'"evo-devo" chiamato *Evolution of Developmental Mechanisms*, un elemento all'interno della Division of Integrative Biology and Neuroscience (Plesset et al., 2000).

tanto io stesso procederò mettendo in luce problemi che nascono nel voler congiungere evoluzione e sviluppo.

Un modo per analizzare un problema fondativo nella scienza contemporanea è attraverso la storia. Jim Lennox ha recentemente articolato una strategia *metodologica* che utilizza l'indagine storica per scopi filosofici, e che egli chiama "approccio filogenetico" (Lennox, 2001). Questo approccio si fonda sull'importanza di esplorare le origini di problemi fondativi e di tracciare le traiettorie che essi hanno assunto storicamente, al fine di comprendere questioni teoriche contemporanee, cercando di individuare i punti focali in cui particolari concettualizzazioni possono aver portato alle attuali difficoltà. La formulazione di paradigmi teorici nella scienza è altamente contingente e soggetta a influenze locali di diverso tipo. Concettualizzazioni diverse erano possibili nelle fasi iniziali di scienze oggi mature e costituiscono spesso indizi utili per comprendere i problemi fondativi contemporanei presenti in queste alternative che sono state abbandonate. L'aggettivo "filogenetico" indica che l'attenzione è sui percorsi, non sui meccanismi, tenendo in considerazione l'ipotesi che gli strumenti epistemici della scienza (teorie, concetti, spiegazioni, ecc.) siano soggetti a modifiche nel corso del tempo ed esibiscano una relazione di "discendenza cognitiva".<sup>2</sup> Il filosofo della scienza utilizza la sua conoscenza e una certa distanza dalla scienza contemporanea, insieme alla storia della scienza, per isolare la natura delle questioni concettuali che essa nasconde.

Nel tentativo di comprendere la separazione odierna tra evoluzione e sviluppo, molta attenzione è stata riservata alla scissione fra genetica ed embriologia nella prima parte del XX secolo, che ha avuto la sua codificazione nell'esclusione dell'embriologia dalla sintesi moderna. Questo favorisce la caratterizzazione della EDB in termini di genetica dello sviluppo, come un ponte tra spiegazioni dell'evoluzione su basi genetiche e un'embriologia molecolarizzata (ovvero biologia dello sviluppo). Nonostante le affermazioni in senso contrario (Arthur, 2002; Wilkins, 2002), l'emergere delle recenti discussioni sull'intersezione tra evoluzione e sviluppo precede le scoperte di genetica dello sviluppo dei primi anni Ottanta. I ricercatori di morfologia e paleontologia hanno stimolato insieme

2. L'"approccio filogenetico" non innesta all'interno dell'epistemologia evoluzionistica dibattiti che siano più direttamente incentrati su meccanismi causali (Hull, 2001; Hussey, 1999).

un acceso dibattito sul modo in cui i risultati in materia di biologia dello sviluppo potrebbero interferire con l'opinione comune della teoria evuzionistica ("neodarwinismo"). Molto nota è la conferenza di Dahlem del 1981 (Bonner, 1982), come pure noti sono il lavoro sulla eterocronia (Alberch et al., 1979; Gould, 1977) e gli approcci sistematico-analitici (Riedl, 1977, 1978). Sebbene ci fosse un primo libro dedicato all'importanza della genetica dello sviluppo per il cambiamento evolutivo (Raff, Kaufman, 1983), altre discussioni erano invece piuttosto eterogenee (Goodwin et al., 1983). Riconosciuto che la genetica dello sviluppo degli ultimi venti anni ha svolto un ruolo significativo nel risvegliare un più ampio interesse per la ricongiunzione di evoluzione e sviluppo, rimane una storia non detta circa l'importanza della morfologia, minimizzata anche dalla sintesi moderna. Cercherò di ricostruire parte di questa storia, concentrandomi sulla rinascita della morfologia funzionale (ed evuzionistica) a partire dal 1950. La morfologia funzionale è fondamentale per comprendere lo sviluppo di un concetto centrale per la EDB, *l'innovazione evolutiva*: "Cercare risposte a ciò che costituisce un'innovazione evolutiva [...] e come i meccanismi di sviluppo siano cambiati in modo da produrre queste innovazioni sono i principali problemi della [EDB] contemporanea" (Olson, Hall, 1999, p. 612). I significati di questo concetto all'interno della ricerca morfologica sono rilevanti per la natura della EDB. Comprendere parte della storia che riguarda la morfologia e l'innovazione consente di rivelare una diversa concezione del problema fondativo, fornendo un'alternativa nel modo in cui i concetti di "evo" e "devo" possono essere sintetizzati.<sup>3</sup>

## SINTESI E INTEGRAZIONE

Due approcci sembrano possibili: uno in cui la struttura di una disciplina è confrontata con quella di un'altra, e successivamente esse confluiscono insieme in una sola struttura; e l'altro, in cui si prende in considerazione il significato dei concetti di una disciplina per un'altra disciplina.

PIETER DULLEMEIJER

3. Sono state avanzate diverse proposte per riconciliare evoluzione e sviluppo (Atkinson, 1992; Gilbert et al., 1996; Horder, 1989; Smith, 1992). La mia argomentazione differisce in quanto sottolinea il possibile ruolo di una morfologia basata sull'esplorazione della storia della scienza nonché l'enfasi contemporanea sul concetto di innovazione evolutiva.

Anche se le parole di Dullemeijer si riferiscono al rapporto tra morfologia funzionale e biologia evoluzionistica, forniscono il punto di partenza per mettere a punto il programma di ricerca emergente della EDB. Chiamerò la prima opzione, quella in cui due discipline prima vengono confrontate e poi riunite, *integrazione disciplinare* (vedi Bechtel, 1986b). Questa è una denominazione adeguata, perché il risultato è una struttura multidisciplinare che integra due discipline precedentemente distinte. Alla seconda strategia, in cui il significato dei concetti in una disciplina viene preso in considerazione ai fini di un'altra disciplina (e viceversa), farò riferimento con l'espressione *sintesi concettuale*, distinguendo il livello nel quale i due domini sono comparati e l'attività che ciò richiede. *L'integrazione* indica il riunirsi di una o più parti in una nuova entità in cui l'individualità delle parti originali è persa o cancellata. La *sintesi* denota la miscelazione di una o più parti, al fine di produrre una nuova entità in cui l'individualità delle parti originali non si scioglie, anche se viene potenzialmente trasformata.

Naturalmente, una tassonomia completa permette una *sintesi disciplinare* e un'*integrazione concettuale*, laddove la prima crea una nuova disciplina, senza sciogliere quelle a partire dalle quali essa è stata sintetizzata, e la seconda si riferisce al modo in cui più concetti possono essere uniti in un nuovo concetto per vari scopi. La tassonomia è gerarchicamente inclusiva in quanto integrazione e sintesi disciplinare sussumono sia l'integrazione concettuale sia la sintesi, ma il livello concettuale può essere affrontato senza avere necessariamente implicazioni a livello disciplinare.<sup>4</sup> La EDB è concepita di solito come una sintesi *disciplinare*, gerarchicamente inclusiva, nel senso di cui sopra.

La biologia evoluzionistica dello sviluppo (EDB o "evo-devo") non è semplicemente una fusione dei campi della biologia dello sviluppo e di quella evoluzionistica, l'innesto di una prospettiva evoluzionistica sulla biologia evoluzionistica, o l'incorporazione di una prospettiva evoluzionistica dello sviluppo in biologia. La EDB si sforza di creare una unificazione di approcci genomici, dello sviluppo, degli organismi, delle popolazioni, e della selezione naturale nel cambiamento

4. Compiere una sintesi concettuale non richiede una sintesi disciplinare o un'integrazione, e quest'ultima può essere indesiderabile, poco pratica o impossibile. Tali questioni sono state discusse in modo diffuso in altra sede, con riferimento a numerose altre discipline scientifiche (per esempio, Bechtel, 1986a).

evolutivo. Essa si rifà allo sviluppo, all'evoluzione, alla paleontologia, alla biologia sistemica e molecolare, ma ha una serie di questioni, approcci e metodi propri. (Hall, 1999, p. xv)

Analizzare tutte le interrelazioni proposte supera le possibilità di qualsiasi saggio.<sup>5</sup> Un compito più gestibile è quello di cercare di determinare l'importanza di uno o più concetti e dei loro intrecci disciplinari per la EDB. Ron Amundson ha prodotto un'analisi perspicace del concetto di vincolo negli studi evolutivi e di sviluppo, rivelando che i primi lo interpretano come "vincolo di adattamento" e i secondi come "vincolo sulla forma" (Amundson, 1994, 2001). Qui utilizzo il rapporto tra i livelli concettuali e disciplinari come uno strumento euristico per affrontare le questioni in gioco per la EDB, supponendo che il livello concettuale abbia normalmente implicazioni a livello disciplinare.<sup>6</sup> Posto che i concetti abbiano una linea di discendenza storica, alcuni concetti in particolare devono essere monitorati nel tempo e non solo nel presente. Se concetti importanti per i ricercatori della EDB, come "innovazione" e "novità", sono analoghi a quelli utilizzati in una disciplina considerata non "centrale" per la nascita della EDB, bisognerà raccomandare un riesame di tale disciplina e del suo valore epistemico nel progetto di sintesi fra biologia evuzionistica e biologia dello sviluppo. Io sostengo che la comprensione delle traiettorie storiche dei concetti e delle discipline all'interno della biologia evuzionistica e di quella dello sviluppo sia fondamentale, oggi, nel tentativo di sintetizzarli.

#### STORIOGRAFIE DELL'ESCLUSIONE, "EVO-DEVO" E MORFOLOGIA<sup>7</sup>

Curiosamente, l'unico gruppo di biologi che non partecipò fu quello dei biologi dello sviluppo. In Germania, in Francia, in Inghilterra (con l'eccezione

5. Un altro tema parallelo, che non farà parte della mia analisi, è l'*unificazione*. Esso è stato recentemente e attentamente analizzato (Smocovitis, 1996) ed è chiaramente correlato con la sintesi e con l'integrazione, come discusso sopra.

6. La nozione, proposta da Bechtel, di integrazione disciplinare sottolinea questo aspetto, mettendo in evidenza l'integrazione concettuale e la sintesi che emergono dall'interdisciplinarietà (Bechtel, 1986b, pp. 38-47).

7. Le tesi di questo paragrafo sono sviluppate e corroborate con ulteriori prove ed esempi in un altro mio saggio (Love, 2007b).

di Waddington) e negli Stati Uniti essi si opponevano all'idea di una sintesi su base darwiniana. Erano tutti lamarckiani.

ERNST MAYR

Fu quasi una necessità storica che l'embriologia fosse esclusa dalla sintesi moderna (Hamburger, 1980), o almeno che gli embriologi non volessero parteciparvi (Mayr, 1993). Questa esclusione è interpretata, di solito, come l'origine dei problemi fondativi presenti nella teoria evoluzionistica contemporanea, che la EDB cerca di sintetizzare.<sup>8</sup> Le traiettorie di genetica ed embriologia si sono diversificate nel corso della storia; le varie interrelazioni (o la loro mancanza) sono state documentate da molti storici (Allen, 1986; Maienschein, 1987; Sapp, 1987). Gran parte di questi racconti si svolge nei primi tre decenni del XX secolo, quando la genetica è diventata una disciplina autonoma. T.H. Morgan ha svolto un ruolo di primo piano nella codificazione della divisione, prendendo parte, ironicamente, a entrambe le aree di ricerca (Morgan, 1926a, 1926b). Se si assume che genetica ed embriologia sono state separate dal 1935, la stretta connessione tra la genetica della popolazione e la teoria evoluzionistica, nella sintesi moderna, aiuta a spiegare l'esclusione dell'embriologia. Sebbene alcuni partecipanti siano riusciti a inserire nel dibattito l'embriologia (ad esempio, Julian Huxley), in linea di massima questo semplicemente non è accaduto.

La storiografia dell'esclusione fra genetica ed embriologia non è scorretta nei suoi dettagli, ma una perplessità sorge circa le modalità con cui è stata messa in atto.<sup>9</sup> Se l'evoluzione è concepita principalmente in termini di genetica (cosa che non è inusuale date la congiunzione di teoria evoluzionistica e genetica della popolazione nella sintesi moderna e la nascita successiva della genetica molecolare), allora la sintesi di biologia evoluzionistica e dello sviluppo richiede un ponte fra "genetica" ed "embriologia". Risultati recenti ottenuti da studi di genetica dello sviluppo hanno una certa importanza e sembrano essere i materiali necessari per la costruzione di una nuova sintesi, dal momento che forniscono il collegamento

8. La storiografia dell'esclusione è solo un modo per accostarsi a una logica per un nuovo metodo sintetico. Si potrebbe anche definire la sintesi in termini di sviluppi successivi nella biologia (ad esempio, la cladistica) che devono essere inclusi e che non erano parte della sintesi moderna negli anni Quaranta.

9. Se la portata nazionale della sintesi moderna è intesa, in senso ampio, come tale da includere una ricerca che non era largamente nota o incorporata, allora valutare l'"esclusione" di ambiti di ricerca diventa più difficile (Reif et al., 2000).

tra un'interpretazione su base genetica dei meccanismi evolutivi e i processi di sviluppo caratterizzati a livello molecolare (Carroll, 1995). Operare con il lessico della genetica dello sviluppo sembra fondamentale anche per spiegare l'origine delle novità morfologiche nel contesto della EDB (Carroll et al., 2001; Marshall et al., 1999; Shimeld, Holland, 2000). La cooptazione (o assunzione) di geni regolatori, prima o dopo la duplicazione del gene, sembra essere un potente meccanismo per la generazione di nuove strutture nel processo evolutivo (Ganfornina, Sánchez, 1999; Raff, 1996).

Questa premessa storiografica può essere ritrovata in molti luoghi diversi. In un articolo sul futuro della EDB, Holland scrive (1999, p. C41): “Tre principali fattori hanno contribuito alla nascita e alla crescita fenomenale della [EDB]. Ironia della sorte, tutti e tre dipendono dalla genetica – la disciplina che oltre 60 anni prima aveva separato evoluzione e sviluppo”. I tre fattori genetici sono geni regolatori conservati che svolgono funzioni simili nell'ontogenesi attraverso *taxa* ampiamente divergenti, la filogenesi molecolare, e i progressi tecnici di biologia molecolare che consentono una sofisticata analisi e manipolazione del materiale genetico. “L'alterazione radicale dei sistemi genetici”, come ad esempio la duplicazione del genoma, è contrassegnata come critica per l'analisi delle innovazioni nella storia della vita (*ibidem*, p. C44). Nel suo manuale di biologia dello sviluppo, Scott Gilbert conclude il suo racconto sui macroscopici risultati della recente genetica dello sviluppo come segue:

Tali scoperte hanno contribuito a formare una sintesi evolutivista dello sviluppo che include l'approccio della genetica della popolazione, ma che espande la teoria dell'evoluzione fino a spiegare anche fenomeni macroevolutivi [...]. Siamo a un punto notevole nella nostra comprensione della natura, dal momento che la sintesi della genetica dello sviluppo con la biologia evolutivista può trasformare il nostro apprezzamento dei meccanismi che sono alla base del cambiamento evolutivista e della diversità animale. (Gilbert, 1997, p. 914)

Gilbert paragona implicitamente l'approccio della genetica della popolazione a quello della tradizionale teoria evolutivista e considera la genetica dello sviluppo come la componente chiave mancante per la sintesi. “La fusione del modello di evoluzione della genetica delle popolazioni con il modello di evoluzione della



genetica dello sviluppo crea una nuova sintesi evolucionistica che può spiegare contemporaneamente fenomeni macroevolutivi e microevolutivi” (Gilbert, 2000, p. 706).<sup>10</sup> La morfologia è anch’essa rappresentata come parte della sintesi moderna, dalla quale è stata solitamente *esclusa* (Gilbert, 1997, p. 915; vedi sotto). Questa rappresentazione della sintesi della EDB si concentra solo su due discipline, la genetica della popolazione e la genetica dello sviluppo, in contrasto con la sintesi multidisciplinare descritta sopra da Brian Hall.<sup>11</sup> Una sintesi tra la genetica della popolazione e quella dello sviluppo si adatta perfettamente all’interno dei confini della genetica e della storiografia dell’esclusione dell’embriologia, ma la sintesi della EDB include discipline non genetiche come la morfologia o la paleobiologia? Riconsiderare il ruolo di queste discipline è necessario in parte perché esse hanno costituito un momento consistente nelle iniziative per il ricongiungimento delle prospettive della teoria dell’evoluzione e di quella dello sviluppo, prima dell’esplosione della genetica dello sviluppo.

La formazione della EDB soprattutto in termini di genetica dello sviluppo si trova anche nel lavoro di altri biologi. In un capitolo su “sviluppo ed evoluzione” di un manuale di paleobiologia, il paragrafo “Integrazione di biologia dello sviluppo e sintesi evolucionistica” discute nello specifico l’importanza dei cluster di *Hox* (R.L. Carroll, 1997, pp. 258-262). Nel paragrafo intitolato “La biologia evolucionistica dello sviluppo” di un libro sulla sistematica della zoologia, si legge quanto segue: “Un approccio completamente nuovo per l’evoluzione degli animali è emerso dagli studi del background genetico delle mutazioni in *Drosophila*. Questi studi hanno dimostrato come geni diversi controllino lo sviluppo

10. Le considerazioni del manuale di Gilbert riassumono una prospettiva molto comune e rappresentano aspetti del suo stesso punto di vista. Ad esempio: “La teoria evolucionistica classica considerava l’evoluzione un sottoinsieme della genetica della popolazione e spiegava la selezione naturale nei termini di cambiamenti nella frequenza dei geni [...]. La sintesi attuale di biologia evolucionistica e genetica dello sviluppo fornisce un differente, e complementare, punto di vista dei ruoli dei geni nell’evoluzione” (Gilbert, Bolker, 2001, p. 452).

11. Un altro esempio importante di questa prospettiva si trova nel lavoro di Wallace Arthur (1997, pp. 32-43; vedi anche Arthur, 2002). La genetica della popolazione viene considerata il centro della teoria evolucionistica e la genetica dello sviluppo la cruciale componente mancante. Questa prospettiva è potenziata da una rappresentazione diagrammatica della teoria evolucionistica che la accompagna (Arthur, 1997, p. 287), e che discuto lungamente in altra sede (Love, 2007b).

di assi e domini” (Nielsen, 2001, p. 515). Questa prospettiva è adottata anche in un importante libro di testo universitario, in cui alla sezione dedicata alla EDB è assegnato il titolo “I geni che controllano lo sviluppo svolgono un ruolo importante nell’evoluzione” (Campbell, Reece, 2002, pp. 478-480). Inoltre, alcuni filosofi hanno inquadrato il problema nei termini della riunificazione di embriologia e genetica (Amundson, 2000; Burian, 2000).

In consonanza con ciò che è già stato detto, il problema sta nel considerare l’esclusione dell’embriologia e l’ascesa della genetica dello sviluppo come l’*unica* storia per comprendere la necessità di riunire evoluzione e sviluppo. L’uso di questa storia come racconto *primario* per guidare la costruzione attuale della EDB è una distorsione, implicando che il rapporto fondamentale per la EDB è quello con la genetica dello sviluppo, e dimenticando gli altri esclusi dalla sintesi moderna che potrebbero invece essere fondamentali per dirigere normativamente e formulare la nuova sintesi della EDB nel presente.<sup>12</sup> Si consideri il seguente racconto dell’esclusione:

Esiste [...] un gruppo generalmente silenzioso di studiosi impegnati nella ricerca biologica che tende a essere in disaccordo con gran parte del pensiero corrente [cioè con la sintesi moderna] e che però dice e scrive poco, o perché non è particolarmente interessato, o perché non vede che la controversia sull’evoluzione è di una certa importanza, o infine perché essi sono così fortemente in disaccordo che sembra loro inutile intraprendere il compito monumentale di controbattere all’immenso corpus di informazioni e alla teoria che vige nella formulazione del pensiero moderno [...]. Giusto o sbagliato che sia, l’esistenza di un parere come questo è importante e non può essere ignorata o eliminata a forza dagli studi sull’evoluzione. (Olson, 1960)

Visto il predominio della storiografia dell’esclusione riguardo a genetica ed embriologia, è un po’ sorprendente che Olson de-

12. *Non* sto sostenendo che i risultati della genetica dello sviluppo siano insignificanti. La mia preoccupazione è se il recente successo empirico della genetica dello sviluppo debba essere pensato al centro della EDB, a causa di una specifica storiografia, e se la genetica dello sviluppo sia la componente primaria per la EDB nella comprensione dell’innovazione. Per una discussione critica della genetica dello sviluppo nel contesto della EDB vedi Robert (2001). Intendere la genetica dello sviluppo come il “ponte” tra evoluzione e sviluppo nella formazione della EDB non implica che questioni ecologiche come la selezione e la dinamica della popolazione siano state debitamente incorporate dai sostenitori della EDB (Greg Davis, comunicazione personale; Wilkins, 2002, p. 13).

scrivesse morfologi e paleontologi. Olson ha fatto di tutto, nella sua discussione, per creare uno spazio per altre concezioni della teoria evoluzionistica che non fossero strettamente parte della sintesi moderna, sottolineando la tendenza a considerare i quadri concettuali di alcune discipline come maggiormente legittimi attraverso l'esclusione di posizioni alternative. Egli fu profondamente consapevole della mancanza di "elasticità" nella teoria sintetica dell'evoluzione, connessa alla sua apparente capacità di spiegare tutto. L'onere della prova è stato spostato dal dimostrare che una spiegazione alternativa per un fenomeno era possibile, al dimostrare che il fenomeno non poteva essere sufficientemente gestito dalla teoria sintetica. "Morfologi e paleontologi sentono tutto questo, probabilmente, in maniera più chiara di altri biologi [...]. L'entità degli assunti, le interazioni degli assunti e i gradi di estrapolazione sembrano inadeguati quando gli animali e le loro strutture sono per la maggior parte meri costrutti mentali" (*ibidem*, p. 530).

Anche se un tentativo è stato fatto per dimostrare l'importanza della morfologia per la sintesi moderna nel contesto britannico (Waisbren, 1988), la distinzione fondamentale è tra *contributo potenziale* e *contributo reale*. Goodrich, Huxley e de Beer erano tutti potenzialmente fonte di pensiero morfologico per la teoria sintetica, ma non si può dire che essi abbiano effettivamente dato un contributo significativo. Un'altra fonte potenziale è stato il volume di Schmalhausen *Factors of Evolution* (Schmalhausen, 1986 [1949]); ma mentre non vi è dubbio che questo libro abbia tentato di integrare embriologia e morfologia, non si può dire che il lavoro di Schmalhausen sia stato realmente parte della sintesi, cosa che può essere dipesa dall'idea che esso fosse in conflitto con il lavoro di Waddington (Wake, 1986). La pubblicazione di una traduzione dal russo nel 1949, con l'incoraggiamento e il sostegno di Dobzhansky, è arrivata troppo tardi per influenzare il nucleo centrale della teoria sintetica che, relativamente a questo punto, era effettivamente passata dalla fase di costruzione alla sfera applicativa per molti biologi. È possibile che l'incapacità di incorporare questi programmi di ricerca più esplicitamente morfologici venga attribuita a differenze nazionali nello stile scientifico, che il contesto fondamentalmente americano in cui si è compiuta la sintesi non era in grado di superare. Indipendentemente dalle risorse

esistenti, i morfologi che *avrebbero potuto* contribuire a creare la sintesi moderna in realtà *non l'hanno fatto*.

Una tesi qualitativamente più forte è che la morfologia *non avrebbe potuto* contribuire alla teoria sintetica.

A molti è sembrato enigmatico che la morfologia non abbia contribuito praticamente per nulla alla teoria sintetica dell'evoluzione [...]. La morfologia ha contribuito così poco soprattutto perché ha avuto poco da contribuire. È una scienza descrittiva della forma, e solo in congiunzione con altre discipline ci dice qualcosa sulle cause [...]. La morfologia tende a essere il tipo di disciplina che seguirà, piuttosto che condurre, nello sviluppo della teoria dell'evoluzione. (Ghiselin, 1980, p. 181)

La sintesi moderna si è concentrata sul meccanismo dei *processi* evolutivi e la morfologia semplicemente non poteva affrontare la questione causale (vedi Coleman, 1980). Somiglianze nelle caratteristiche generali sono state sondate per ricostruire la storia della vita, ma la diversità fra le popolazioni è stata ignorata. La variazione era un fenomeno ininfluente, messo in evidenza dalle inclinazioni metafisiche verso la filosofia idealistica di molti morfologi. Queste accuse ci portano a trovare tra le fila della morfologia nel contesto americano un altro candidato per un contributo alla sintesi: D. Dwight Davis.

Nel suo resoconto dei lavori svolti a Princeton nel 1947 dal Committee on Common Problems of Genetics, Paleontology, and Systematics, Davis apre con un ritornello familiare: “Le sintesi recenti del pensiero evolutivistico contemporaneo hanno, quasi senza eccezione, ignorato del tutto l'anatomia comparata, o l'hanno presa in considerazione solo molto obliquamente” (Davis, 1949, p. 64). A questo riguardo, egli non attaccò esplicitamente la teoria sintetica dell'evoluzione e riconobbe che i morfologi non pensavano in termini di “popolazioni” (*ibidem*, p. 76). Davis percepì una notevole congruenza di idee tra genetisti della popolazione e morfologi evolutivisti, e il suo articolo offrì un quadro della ricerca morfologica *coerente* con la sintesi moderna. Un resoconto costruttivo del contributo unico della morfologia può essere parzialmente rintracciato in una discussione successiva (Davis, 1960). Delineando lo scopo proprio dell'anatomia comparata, Davis ha consapevolmente evitato le nozioni idealistiche che si trovano nella

morfologia filogeneticamente orientata della scuola di Gegenbaur,<sup>13</sup> attribuendo l'assenza del contributo della morfologia alla sintesi moderna a un malinteso transnazionale. Egli rifiutò l'idea che l'anatomia comparata non potesse contribuire a problemi di causalità evolutiva e sostenne la necessità di spostare l'attenzione dei morfologi dalla somiglianza strutturale alla differenza strutturale. Le variazioni osservate nel comune piano strutturale, frequentato dagli studiosi di anatomia comparata, si basano sugli stessi meccanismi che regolano le variazioni fenotipiche minime descritte dai genetisti della popolazione. Il contributo della morfologia a una comprensione causale dell'evoluzione avviene a un livello inaccessibile agli studi genetici di laboratorio, illuminando il meccanismo di adattamento ai più alti livelli dell'organizzazione strutturale: "Abbiamo a che fare con l'adattamento, con meccanismi di funzionamento, e le differenze nella struttura hanno senso solo se possono essere correlate con differenze nella funzione" (*ibidem*, p. 49).

Le argomentazioni di Davis per un approccio funzionale alla morfologia suggeriscono che non è stata solo l'anatomia comparata *di per sé* a essere esclusa dalla sintesi moderna, ma piuttosto una prospettiva filosofica spesso associata alla morfologia. Questo è evidente in una decisione editoriale presa nelle fasi iniziali della rivista *Evolution*, che si identifica con un'analisi del ruolo centrale svolto da Ernst Mayr in tale frangente (Cain, 1994). Rainer Zangerl, un anatomista dei vertebrati, propose a *Evolution* un articolo sull'importanza dell'anatomia comparata per gli studi evolucionistici, che si rifaceva fortemente ai morfologi idealisti tedeschi e sosteneva che concetti come *morfotipo* e *piano strutturale* fossero centrali per qualsiasi teoria evolucionistica.<sup>14</sup> Zangerl illustrò l'esistenza e l'importanza di morfotipi attraverso uno

13. Carl Gegenbaur (1826-1903) era un morfologo tedesco che sviluppò un programma di ricerca sulla morfologia evolucionistica, all'indomani della pubblicazione di *L'origine delle specie* (Darwin, 1859). L'obiettivo principale delle comparazioni della struttura animale svolte da Gegenbaur era la spiegazione di relazioni filogenetiche, per comprendere le leggi evolutive della forma. La morfologia evolucionistica di Gegenbaur attrasse molti giovani ricercatori, ma naufragò a partire dall'inizio del XX secolo (per maggiori dettagli vedi Nyhart, 1995).

14. "In morfologia, la norma è il morfotipo che è un'astrazione dell'effettiva varietà della forma all'interno di un gruppo di organismi con il medesimo piano strutturale. Essa è conseguita in quanto astrazione [...] trascurando tutte le numerose peculiarità della forma negli individui rappresentativi del gruppo e includendo solamente quelle caratteristiche non specializzate e presenti in tutti [...]" (Zangerl, 1948, p. 357).

studio dei crani di tartaruga e procedette sostenendo un olismo filosofico, centrato sull'organismo, come componente necessaria della biologia evuzionistica. "È in questo ambito di base che la morfologia deve e può dare un contributo importante allo sviluppo futuro di un pensiero teorico definitivo in biologia" (Zangerl, 1948, p. 372). Dopo un lungo processo editoriale fu infine deciso che l'articolo sarebbe stato pubblicato, ma un anno dopo, quando venne presentata una confutazione di quelle tesi, essa fu respinta con la motivazione che "il comitato di redazione aveva deciso che non avesse più 'senso' continuare con quella 'discussione'" (Cain, 1994, p. 420). L'anatomia *tipologica* comparata non doveva prendere parte al dibattito in corso sulla rivista *Evolution*, e il suo contributo alle prospettive teoriche nel dibattito evuzionistico nel contesto post-sintesi venne ignorato. L'anatomia comparata e la morfologia al servizio degli studi paleontologici (Schaeffer, 1948), gli studi filogenetici (Gregory, 1950) e l'analisi morfometrica (Olson, Miller, 1951) erano accettabili solo nella misura in cui venivano implicitamente portati avanti entro la prospettiva della teoria sintetica dell'evoluzione.<sup>15</sup>

## MORFOLOGIA FUNZIONALE ED EVOLUZIONISTICA

Nel 1956 l'anatomia era moribonda; il campo della morfologia funzionale ed evuzionistica a malapena esisteva come disciplina scientifica.

DAVID WAKE

L'importanza della morfologia nella ricerca biologica del XIX secolo e dell'inizio del XX, inclusa la teoria dell'evoluzione, è stata recentemente riconsiderata da un certo numero di autori (ad esempio, Bowler, 1996; Maienschein, 1991; Nyhart, 1995). In questa sezione vorrei richiamare l'attenzione sul periodo successivo alla sintesi moderna, d'accordo con le osservazioni di David Wake sullo stato dell'anatomia comparata alla metà degli anni Cinquanta del Novecento. I suoi commenti retrospettivi sembrano

15. Il contributo di Bernard Rensch può essere compreso in modo simile (Rensch, 1959). Pur essendo egli uno zoologo con una formazione di morfologia comparata, il suo studio ha delle connessioni con la teoria sintetica dell'evoluzione, sottolineando l'importanza dell'allometria. Il suo uso della nozione di "tipo", con le sue connotazioni idealistiche, fu considerato con sospetto dagli architetti della sintesi moderna (Simpson, 1949, p. 184).

un po' paradossali ora che esistono libri pieni di esempi di studi anatomici funzionali in un quadro evolutivo (ad esempio, Walker, Liem, 1994). Il filo di continuità con il periodo precedente al 1950 si trova in personaggi come Davis, il quale ha articolato un'agenda per la morfologia, con un orientamento nettamente funzionale, allontanandosi dalla tradizionale enfasi sulla struttura separata dalla funzione. Wake identifica la visione riduzionistica della ricerca come uno dei fattori del declino dell'anatomia comparata nella prima metà del XX secolo, ma osserva pure che l'esclusione della morfologia dalla sintesi moderna ha svolto un ruolo fondamentale (Wake, 1982, pp. 604-605).

Il ritorno della morfologia funzionale che ha avuto inizio nel 1960 era collegato a un' enfasi sempre maggiore sugli approcci sperimentali (Gans, 1985; Hanken, Wake, 1991; Wake, 1982). Nuove tecniche come i sensori chimici e meccanici, le piattaforme di forza e l'elettromiografia portarono a una proliferazione di dati che sono stati poi analizzati utilizzando la nuova tecnologia informatica. Aspetti imprevedibili della performance morfologica sono stati messi in luce attraverso lo studio delle capacità inutilizzate dei sistemi funzionali. La terminologia fu chiarificata per facilitare l'uso produttivo dei dati della morfologia descrittiva nelle indagini funzionali (Gans, 1969). Collegamenti espliciti sono stati effettuati con considerazioni filogenetiche (aprendo così a una morfologia "evoluzionistica") e con studi dello sviluppo (Lauder, 1990).<sup>16</sup> A causa di una rinnovata enfasi sulla filogenetica, vi fu il superamento di qualsiasi equivalenza semplicistica tra la morfologia funzionale e gli studi di biomeccanica tradizionali. Questo può essere visto più chiaramente nell'opera di George Lauder, che sottolineò come un approccio diacronico fosse essenziale alla morfologia, sostenendo in modo convincente la necessità di analisi storiche attraverso l'uso di una sistematica filogenetica (Lauder, 1981, 1982a). Un aspetto importante dell'utilizzo di un esplicito quadro filogenetico è la specificazione di un modo per verificare le ipotesi sulle innovazioni morfologiche (Lauder, 1990; Lauder, Liem, 1989) ed evitare la trappola dell'adattazionismo (Fisher, 1985). Come ha osservato Gould nel 1974, "durante gli ultimi dieci anni, come

16. La morfologia funzionale non è equivalente alla morfologia evoluzionistica, sebbene molti ricercatori ora vedano le due discipline intrinsecamente legate dalla necessità di una prospettiva filogenetica (Dullemeijer, 1981; M.H. Wake, 1992).

un ladro nella notte, la morfologia è surrettiziamente diventata di nuovo interessante” (Gould, 1974, p. 401).<sup>17</sup>

Oltre all’approccio sperimentale, furono analizzati aspetti filosofici della natura e delle relazioni tra morfologia funzionale ed evuzionistica (ad esempio, Bock, von Wahlert, 1965; Dullemeijer, 1974, 1981). Presupposto di queste discussioni era un’articolazione del rapporto forma-funzione, fondamentale per tutte le indagini morfologiche. Bock e von Wahlert ridefinirono diverse nozioni di adattamento, nei termini di una selezione che agisce sul “ruolo biologico” di un tratto e che è composta da un complesso di forma-funzione. Essi, così come Dullemeijer, proseguirono distinguendo concettualmente la forma dalla struttura e la funzione dal ruolo biologico, sebbene disaccordi sottili tra loro siano evidenti. Dullemeijer affronta anche temi filosofici generali come olismo/riduzionismo, idealismo/realismo, monismo/dualismo, vitalismo/materialismo, discutendo anche di metodologia induttiva *versus* deduttiva.<sup>18</sup>

In un compendio sullo stato della morfologia nel 1985, Liem e Wake hanno dato la seguente definizione di morfologia evuzionistica: “[Il] campo della biologia che studia l’evoluzione di forma e funzione, combinando metodi di analisi comparativi e sperimentali” (Liem, Wake, 1985, p. 366). Essi sostenevano la necessità di includere determinanti sia estrinseche sia intrinseche del “design” dell’organismo. In riferimento a fattori estrinseci, componenti necessarie includono l’analisi strutturale, l’analisi funzionale e l’analisi ecologica sperimentale. Per i fattori intrinseci le componenti essenziali sono un’analisi storica filogenetica, un’analisi della ripetizione biologica, e un’analisi ontogenetica. Quest’ultima componente (l’analisi ontogenetica) riceve il trattamento più completo,

17. I commenti di Gould ricordano che esiste una connessione importante tra la morfologia e la paleontologia, come indicato già da Olson. Una spiegazione più dettagliata non è oggetto di questo saggio, ma vedi, tra gli altri, Raup, 1972 e Seilacher, 1973.

18. È da notare che il testo di E.S. Russell *Form and Function: A Contribution to Animal Morphology* è stato ripubblicato (Russell, 1982 [1916]). George Lauder ha commentato, nell’Introduzione: “La disciplina della morfologia sta, al momento, vivendo una rinascita all’interno della biologia evuzionistica [...] la morfologia comparata è emersa al centro di molte aree attive di ricerca e di controversia e promette di contribuire con nuovi e significativi concetti teorici alla nostra comprensione dei modelli e dei processi evolutivi (Lauder, 1982b, p. XI).



con particolare attenzione all'importanza dei processi epigenetici non lineari che generano sviluppi morfologici stabili.<sup>19</sup> L'eterocronia è invocata come una fonte potenziale per l'origine delle novità morfologiche e il programma di ricerca delineato per la morfologia sembra essere direttamente rilevante per la EDB. La genetica dello sviluppo non è esplicitamente discussa.

Sebbene David Wake non percepisse l'integrazione della morfologia nella struttura della teoria dell'evoluzione nei primi anni Ottanta (Wake, 1982, p. 609), il suo impatto fu evidente nel quarto Congresso internazionale di biologia evoluzionistica e sistematica, in cui venne discusso il rapporto fra la morfologia funzionale e biomeccanica e la biologia evoluzionistica (M.H. Wake, 1991). Di lì a poco, Marvalee Wake scrisse a proposito dell'ampiezza e dell'orizzonte degli studi correnti in morfologia evoluzionistica, portando l'attenzione sulla reintroduzione di approcci relativi all'intero organismo, sulla biologia comparata e sui vincoli architettonici/costruttivi (M.H. Wake, 1992). I due fattori che caratterizzarono questo impatto furono un'attenzione più esplicita a questioni metodologiche in morfologia funzionale, come la costruzione e la sperimentazione di modelli (Homberger, 1988), e lo studio del ruolo dell'ecologia nella performance effettiva di complessi tratti morfologici (Wainwright, Reilly, 1994). Quest'ultimo aspetto, rinominato "ecomorfologia", unisce nozioni come plasticità fenotipica, eterocronia e vincoli costruttivi (Goldschmid, Kotrschal, 1989; Reilly, 1994). Questa congiunzione può essere riferita facilmente ai temi già osservati nel lavoro di Schmalhausen e segnala che un interesse per l'intersezione di approcci evoluzionistici e dello sviluppo diventerà probabilmente comune tra i ricercatori nel campo dell'ecomorfologia.

L'interfaccia tra gli studi morfologici e la sintesi emergente di evoluzione e sviluppo è stata esplorata in numerosi interventi al secondo Convegno internazionale sulla morfologia dei vertebrati nel

19. "Per comprendere le traiettorie ontogenetiche bisogna comprendere le dinamiche epigenetiche e dello sviluppo. Uno degli aspetti più affascinanti coinvolge le complesse interazioni non lineari durante lo sviluppo. Piccoli cambiamenti nei parametri di controllo dello sviluppo possono essere amplificati durante l'ontogenesi e portare a risultati morfologici totalmente diversi. *Quest'ultimo punto ha portato a un recente interesse ad analizzare l'ontogenesi in relazione alla morfologia evoluzionistica e alla filogenesi*" (Liem, Wake, 1985, p. 376, corsivo mio).

1986 (Splechtna, Hilgers, 1989). Interazioni del tessuto nella morfogenesi, sviluppo ed evoluzione degli arti e dello scheletro dei vertebrati, eterocronia, interazioni meccaniche durante l'ontogenesi e vincoli dello sviluppo nell'evoluzione dei sistemi di alimentazione sono stati alcuni dei temi trattati, insieme alle specifiche novità morfologiche come il carapace della tartaruga o la connessione intermascellare dei serpenti bolieridi, derivanti da meccanismi ontogenetici. Non uno dei trenta contributi menzionava i risultati della genetica dello sviluppo.<sup>20</sup> L'intervento iniziale di Rupert Riedl ha sostenuto con forza la centralità della morfologia nella teoria evuzionistica, sottolineando il ruolo straordinario svolto dall'anatomia comparata nello spiegare i caratteri biologici complessi (Riedl, 1989; vedi anche Riedl, 1983). Queste considerazioni sono state riprese durante le sessioni conclusive, con riferimento alla posizione straordinaria della morfologia nel comprendere sistemi evoluti complessi, attraverso una metodologia fondamentalmente comparativa (Duncker, 1989; Gans, 1989). Anche se alcuni aspetti del ragionamento di Riedl sono discutibili, in particolare il tentativo di portare strutture anatomiche, cognizione e cultura sotto un unico ombrello teorico, la sua presenza ci ricorda l'importanza della morfologia per la EDB, perché i suoi allievi (ad esempio, Günter Wagner e Gerd Müller) ne sono attualmente fra i principali interpreti.

## INNOVAZIONE E NOVITÀ

Ci sono problemi alla moda e ci sono problemi trascurati in qualsiasi campo di ricerca. Il problema dell'emergenza di novità evolutive è stato indubbiamente molto trascurato nel corso degli ultimi due o tre decenni, nonostante la sua importanza nella teoria dell'evoluzione.

ERNST MAYR

L'origine di nuove strutture e funzioni è un vecchio problema della biologia evuzionistica, che risale allo stesso Darwin.<sup>21</sup> Esempi classici includono il carapace della tartaruga (Burke, 1989;

20. Ciò non dovrebbe essere frainteso, poiché implicherebbe che gli autori siano interessati alla genetica dello sviluppo. Al contrario, il fatto significativo risiede nell'esistenza di un grande simposio su "sviluppo ed evoluzione" che per il momento non menziona la genetica dello sviluppo.

21. Le *innovazioni* evolutive non equivalgono a importanti *transizioni* evolutive (*sensu* Maynard Smith, Szathmáry, 1995), queste ultime essendo una sottospecie delle

Gilbert et al., 2001), il volo degli uccelli (Cracraft, 1990), il piumaggio (Prum, 1999), i sistemi di alimentazione dei vertebrati (Roth, Wake, 1989), e altri esempi recenti come il numero di segmenti del millepiedi (Arthur, 2000b). Ernst Mayr ha preso in esame il tema nel contesto successivo alla sintesi, cercando di mostrare come le novità evolutive potessero essere trattate nel contesto della teoria sintetica dell'evoluzione, senza far ricorso al saltazionismo o al macromutazionismo, che erano entrambi profondamente interconnessi con il pensiero tipologico (Mayr, 1960). Sebbene la sua discussione affronti ampiamente l'emergere di "caratteri" qualitativamente nuovi ("qualsiasi nuovo carattere, strutturale o altro, che si differenzi più che quantitativamente dal carattere che lo ha originato"), egli adotta una definizione operativa di novità che è funzionale nel suo orientamento in contrasto con una definizione strutturale più consona al dominio dell'anatomia comparata tradizionale: "In modo sommario, si potrebbe limitare la definizione di 'novità evolutiva' a qualsiasi struttura o proprietà di nuova acquisizione che permetta l'assunzione di una nuova funzione" (*ibidem*, p. 351). È importante sottolineare che Mayr riconosce che i luoghi principali per le discussioni su innovazione e novità sono state le discipline dell'anatomia comparata e della paleontologia, ma egli riduce in ultima analisi il progetto di spiegare l'emergere di novità evolutive alla genetica della popolazione, in sincronia con il quadro teorico della sintesi moderna.<sup>22</sup>

La morfologia funzionale di Walter Bock dell'articolazione della mascella degli uccelli è un ottimo esempio di collegamento tra l'origine della novità e l'investigazione morfologica nel contesto successivo alla sintesi (Bock, 1959). Il suo studio della morfologia funzionale della doppia articolazione della mascella negli uccelli ha illustrato la proposta di Mayr che il trasferimento della funzione all'origine della novità avvenga in presenza di un duplicato strutturale (Mayr, 1960, p. 362). In particolare, Bock ha provato a dar

prime. Distinguere l'innovazione dalla novità è importante, ma qui non ho operato tale distinzione che non è essenziale alla tesi di questo saggio. Lavoro su queste questioni in un saggio intitolato *Il problema dell'innovazione e della novità*. [Vedi la tesi dottorale dell'autore (Love, 2005). NdT]

22. "Il problema dell'emergere di novità evolutive consiste allora nel dover spiegare come un numero sufficiente di piccole mutazioni del gene possa essere accumulato, fino a quando la nuova struttura è divenuta sufficientemente ampia da avere un valore selettivo" (Mayr, 1960, p. 357).

conto dell'articolazione basitemporale secondaria nella mandibola degli uccelli (il rinforzo mediale) che impedisce alla mascella di disarticolarsi sotto forze potenti durante l'attività di alimentazione (come lo "sforbiciare" in cerca di pesci).<sup>23</sup> Il concetto di *preadattamento* ha un ruolo centrale nel ragionamento di Bock, in parallelo all'approccio funzionale di Mayr all'innovazione evolutiva.<sup>24</sup> Le protuberanze ossee sul piano basitemporale, che servivano come punti di attacco per i muscoli cervicali, erano preadattate per l'articolazione secondaria del rinforzo mediale a causa della loro posizione e proiezione in relazione all'intero piano basitemporale. La ricerca di Bock dimostra anche che lo studio della novità evolutiva è un naturale punto d'intersezione per prospettive di ricerca morfologiche e dello sviluppo, il che viene evidenziato dal suo rifarsi alla teoria di Schmalhausen della selezione stabilizzante, per dar conto del modo in cui l'articolazione della mascella poteva aver avuto origine non genetica e soltanto successivamente essere stata posta sotto controllo genetico durante l'ontogenesi.

I fattori della EDB vedono la loro sintesi nascente come la sede privilegiata per esplorare le domande ancora senza risposta circa l'origine di novità evolutive.<sup>25</sup> Rudolf Raff sostiene che "le questioni sulla natura dell'omologia [...], l'origine delle novità e in ultima analisi una comprensione completa dell'evoluzione stanno dietro questa giovane disciplina [la EDB]" (Raff, 2000, p. 79; vedi anche Raff, 1996, capitolo 12). L'attenzione all'innovazione e alla novità è stata resa ancora più esplicita nel corso di una presentazione all'inaugurazione della sezione accademica della EDB, in occasione della riunione annuale della Society for Integrative and Comparative Biology nel 2000.

23. Il riferimento è in particolare alle modalità di pesca degli uccelli marini, come il "becco a forbice". [NdC]

24. "Si dice che una struttura sia preadattata per una nuova funzione se la sua forma presente, che le permette di congedarsi dalla sua funzione originale, le consente anche di assumere una nuova funzione, qualora il bisogno di una nuova funzione emerga" (Bock, 1959, p. 201). Bock prende come punti di partenza le discussioni sul preadattamento di Simpson (1953) e Davis (1949). Lo studio morfologico sull'innovazione nei panda giganti a cui Davis ha dedicato l'intera sua vita fu pubblicato poco dopo (Davis, 1964; vedi anche Love, 2007b).

25. Manuali recenti sull'evoluzione e sullo sviluppo dedicano interi capitoli alla novità (Carroll et al., 2001, capitolo 6; Gerhart, Kirschner, 1997, capitolo 5; Hall, 1999, capitolo 13).

[La EDB] può portare a una spiegazione meccanicistica dell'origine delle *innovazioni evolutive* e dell'*origine dei piani corporei* [...]. Le innovazioni evolutive e l'evoluzione dei piani corporei sono difficili da comprendere nei termini di una genetica della popolazione, in quanto comportano cambiamenti radicali nell'architettura genetica/dello sviluppo del fenotipo [...]. Le innovazioni evolutive sono al di fuori del campo di applicazione di tutti i programmi di ricerca in corso. Attraverso il suo contributo alla soluzione di tale questione, [la EDB] espande realmente le possibilità di spiegazione della teoria dell'evoluzione. Noi pensiamo che questo sia il settore in cui [la EDB] avrà il suo effetto più duraturo sulla teoria evoluzionistica e sulla biologia in generale [...]. Vediamo nel problema dell'innovazione e dell'evoluzione dei piani corporei un'opportunità straordinaria per [la EDB] di sviluppare la propria identità indipendente come programma di ricerca. (Wagner et al., 2000, pp. 820, 822)

Wagner e i suoi colleghi esaltano intenzionalmente la povertà esplicativa delle analisi della tradizionale genetica della popolazione nel comprendere l'innovazione evolutiva (*ibidem*, pp. 822-823). Sebbene tanto i meccanismi della genetica dello sviluppo quanto quelli della genetica della popolazione contribuiscano ai processi evolutivi, gli uni o gli altri possono avere una forza esplicativa maggiore per un fenomeno specifico (Wagner, 2000). Molti sostenitori della EDB propendono a riconoscere nelle dinamiche epigenetiche nei maggiori processi ontogenetici il luogo di origine della novità morfologica (vedi Newman, Müller, 2000). La EDB dà un contributo essenziale al problema dell'innovazione e della novità, fornendo i dettagli meccanicistici di questi processi epigenetici.<sup>26</sup>

Una variante importante del concetto d'innovazione è la nozione di *innovazione chiave*, che si riferisce alla capacità di un cambiamento morfologico di suscitare una notevole radiazione adattativa. Uno degli esempi più famosi è l'origine dell'apparato maxillo-faringeo nei pesci ciclidi, che ha permesso una massiccia proliferazione in habitat lacustri africani, per mezzo di una specializzazione differenziale delle strutture di alimentazione (Liem, 1973, 1980,

26. Newman e Müller sostengono che fattori esterni fisico-chimici modellano la morfologia, generando innovazioni precedenti all'esistenza di un'architettura genetica che, successivamente, permetterà il fissarsi della trasmissione ereditaria della morfologia e delle sue regole di costruzione (Newman, Müller, 2000). La loro posizione è sorprendentemente simile a quella di Schmalhausen.

1990). La riorganizzazione morfologica all'interno dell'apparato maxillo-faringeo, determinata dalla presenza di due nuove articolazioni, una connessione suturata e uno spostamento dei punti d'inserzione di due muscoli, ha permesso ai ciclidi di adottare una vasta gamma di specializzazioni alimentari, con un'efficienza sorprendente in zone adattative con possibilità di regimi alimentari diversi. L'origine di questo nuovo complesso morfologico è in parte analizzata seguendo le traiettorie ontogenetiche dei suoi componenti e fornendo un possibile meccanismo in base al quale "alterazioni genetiche relativamente semplici potrebbero influenzare lievemente la programmazione o la velocità degli eventi ontogenetici, che a loro volta sono in grado di produrre cambiamenti fenotipici adulti di dimensioni importanti, ma non mostruose" (Liem, 1973, p. 439). Il complesso adattativo dei ciclidi, che ha conferito un vantaggio competitivo nelle capacità di alimentazione, è stato in parte identificato usando una sperimentazione morfologica funzionale, come l'elettromiografia. Sebbene un lavoro successivo abbia meglio qualificato queste conclusioni (Jensen, 1990), l'importanza della definizione di "chiave" sta nell'indicare la portata adattativa di una novità morfologica, che può anche essere considerata una sinapomorfia per un clade monofiletico e spiegare la relativa abbondanza di una specie all'interno di una famiglia più grande di organismi.

Un altro buon esempio d'innovazione chiave è l'*hypocone* nella dentatura dei mammiferi, che è una cuspidi addizionale al molare superiore triangolare che si è evoluta più volte nelle linee di discendenza dei mammiferi (Hunter, Jernvall, 1995). Sebbene la variazione fenotipica richiesta per produrre un *hypocone* sia minima, l'analisi della divergenza delle linee di discendenza rivela che i mammiferi con gli *hypocones* sono estremamente diversificati, in relazione al vantaggio ottenuto in nicchie adattative erbivore. L'analisi collegata delle popolazioni di foche rivela che una discreta variazione nel numero di cuspidi dentali (da tre a cinque) viene generata in modo polarizzato, attraverso piccole modifiche dello sviluppo (Jernvall, 2000). Di conseguenza, l'innovazione chiave dell'*hypocone* può essere intesa come un prodotto della capacità di evolvibilità esibita nei processi ontogenetici di formazione dentale dei mammiferi. La quantificazione degli schemi di espressione genica durante l'odontogenesi nei topi e nelle arvicole (utiliz-

zando dati totali dell'ibridazione *in situ* combinati con i sistemi d'informazione geografica per "mappare" la topografia dentale) dimostra che differenze nella morfologia dentale possono essere spiegate attraverso uno spostamento spaziale nella regolazione del gene (eterotopia), durante la formazione iniziale della cuspid e le iterazioni multiple di una specifica regione topografica (Jernvall et al., 2000). Questo dato è stato recentemente inserito in un modello di rete genica, che cattura le caratteristiche dello sviluppo dentale e contemporaneamente rivela che piccoli cambiamenti del parametro portano a significativi cambiamenti morfologici, analoghi alle osservazioni paleontologiche delle transizioni evolutive nella dentatura dei mammiferi (Salazar-Ciudad, Jernvall, 2002).

Il concetto d'innovazione non è privo di difficoltà. Esso è stato messo in relazione (in maniera controversa) con l'origine di *taxa* superiori, la proliferazione della diversificazione, e l'evolubilità (vedi Hunter, 1998). Alcuni hanno messo in discussione lo status ontologico dei caratteri considerati tipicamente quali innovazioni, sottolineando la loro natura di artefatti (Cracraft, 1990). Parte di questa difficoltà verrebbe risolta attraverso un accordo sul concetto di carattere nella ricerca biologica (Wagner, 2001) e sull'importanza che uno specifico concetto di carattere sia in parte guidato dal tentativo di identificare in modo genuino "nuovi" caratteri nelle linee di discendenza (Wagner et al., 2000). Le innovazioni evolutive possono anche essere viste come l'origine di omologie particolari, derivanti da meccanismi epigenetici che oltrepassano i vincoli dello sviluppo (Müller, Newman, 1999). Ma studi delle origini multiple dei lobi addominali mobili nei maschi delle mosche sepsidi indicano che la selezione sessuale può essere causalmente responsabile, mentre i processi di sviluppo fornirebbero "barriere" piccole o del tutto nulle (Eberhard, 2001; ma vedi anche Wagner, Müller, 2002). Giudicare la competizione o la compatibilità dei meccanismi di selezione, dei processi epigenetici e dei vincoli di sviluppo è una questione fondamentale per analizzare le spiegazioni dell'innovazione (Mitchell, 1992).

Affrontare tutti i fattori in gioco nei concetti di innovazione e novità è importante, ben oltre la presente discussione (vedi Müller, Wagner, 1991; Love, 2005). Entrambi i concetti sono stati trattati in una pluralità di discipline biologiche tra cui la genetica, la biologia dello sviluppo, la morfologia, la fisiologia e la paleonto-

logia (Nitecki, 1990a). Se la EDB è una sintesi disciplinare, allora è naturale vedere che tipo di sintesi concettuale possa occorrere in relazione a innovazione e novità, nel momento in cui discipline diverse vi sono comprese. I collegamenti tra i processi generativi morfologici e i fattori ecologici che influenzano le norme di reazione per vari tratti, insieme ai loro rispettivi valori di adattamento, passano in primo piano. Se la questione dell'innovazione e della novità è centrale per la EDB, allora l'inclusione esplicita della morfologia (funzionale o altro) sembra essere una componente necessaria per la sintesi disciplinare. Riconsiderare il ruolo della morfologia si fa più urgente se si tiene presente la crescente tendenza a evidenziare il ruolo centrale della genetica dello sviluppo nello spiegare l'innovazione e la novità (Carroll et al., 2001; Marshall et al., 1999; Shimeld, Holland, 2000), soprattutto in considerazione del rapido emergere di nuovi studi e di risultati sorprendenti (ad esempio, Ronshaugen et al., 2002).<sup>27</sup>

### **RICONSIDERARE LA SINTESI DISCIPLINARE DELLA BIOLOGIA EVOLUZIONISTICA DELLO SVILUPPO**

[...] il successo della teoria sintetica nell'unificazione di settori molto differenti ha guadagnato un consenso straordinariamente ampio. Tale successo e accordo, sebbene naturale, pone una serie di pericoli – il pericolo che argomenti pertinenti all'area di studio possano essere elusi, considerati oscuri, o irrilevanti se periferici rispetto alla costruzione centrale; il pericolo che un fatto o un'interferenza realmente rilevanti vengano sommariamente liquidati come inutili se non possono essere incorporati nella teoria; e il pericolo che si spenda una grande quantità di tempo e di energia in contesti sin troppo limitati.

EVERETT C. OLSON

La maggior parte dei sostenitori della EDB ritiene che Olson abbia puntato il dito su una questione importante per quanto riguarda la sintesi moderna, ma che cosa dire della sintesi della EDB attualmente in costruzione? Dove il successo e il consenso che essa riscuote pongono pericoli simili? Delle quattro prospettive individuate in un editoriale della rivista *Evolution and Development*, Wray identifica come una futura importante direzione della EDB lo

27. La discussione di Wagner sull'innovazione dell'“organizzatore dell'ocello”, che enfatizza l'incapacità degli approcci esplicativi tradizionali e il bisogno essenziale di comprendere i meccanismi dello sviluppo, si sviluppa su una distinzione primaria tra genetica della popolazione e genetica dello sviluppo (Wagner, 2000).



sviluppo di una più consapevole interdisciplinarietà (Wray, 2000).<sup>28</sup> Sebbene egli menzioni la paleontologia, l'embriologia, la sistematica, le storie di vita, la filogenesi e la genetica, la morfologia è assente. Alcune presentazioni della EDB includono la paleontologia piuttosto che la morfologia come componente della sintesi disciplinare (Holland, 1999; Raff, 2000; vedi anche Sala, 2002), mentre l'anatomia comparata viene distinta dalla paleontologia in altre ricostruzioni (Wagner et al., 2000).<sup>29</sup> In contrasto con questa enfasi sulla interdisciplinarietà, altri hanno suggerito l'adozione di un quadro teorico comune per la EDB, da intendere puramente in termini di reti e percorsi genetici (Wilkins, 2002).<sup>30</sup> La futura composizione della EDB dipenderà, in parte, dal riconoscere la potenzialità di contributi importanti e auspicabili da parte di approcci disciplinari diversi al problema dell'innovazione e della novità, come anche dalla determinazione dei punti in cui singole discipline non sono in grado di contribuire. Nella terminologia introdotta nella seconda sezione, i concetti centrali per la EDB possono richiedere che la sintesi disciplinare abbia una particolare composizione.

L'importanza per la EDB della morfologia funzionale in particolare, e della morfologia tutta più in generale, viene spesso affermata da studiosi di queste discipline. Nel 1991, in un dibattito sulla EDB, David Wake ha condotto una sessione sul rapporto tra sviluppo ed evoluzione morfologica, concentrandosi su questioni come: "Che cosa possono offrire morfologia e sistematica evolutiva a quanti studiano lo sviluppo?" (Wake et al., 1991, p. 584). La preoccupazione dei morfologi circa l'emergere di strutture complesse fornisce un punto d'intersezione tra evoluzione e sviluppo (Wake, Roth, 1989). La morfometria, un approccio quantitativo all'analisi della morfologia che tenta di discernere covariazioni statistiche fra i tratti strutturali, è un altro punto di contatto ed è stata esposta in un recente simposio sulla EDB (Roth, Mercer, 2000). Sebbene le sue fondamenta non siano nuove (vedi

28. Le restanti tre sono una più densa campionatura filogenetica, una più breve cronologia genealogica e un'enfasi sulle interazioni del gene.

29. Il manuale sulla EDB di Brian Hall riconosce anche esplicitamente il ruolo della morfologia funzionale (Hall, 1999, p. 396).

30. "La tesi implicita è che questo concetto [di reti e percorsi genetici] fornisca un orizzonte utile non solo per i ben compresi processi di sviluppo nei modelli chiave degli organismi e nei loro simili ma, in linea di principio, anche per *tutti* i cambiamenti dello sviluppo evolutivo" (Wilkins, 2002, p. 504).

Olson, Miller, 1999 [1958]), la ricerca morfometrica è cresciuta rapidamente negli ultimi quindici anni. Roth e Mercer riconoscono che la morfometria introduce la morfologia nelle discussioni della EDB: “Quel che c’è d’interessante è il legame concettuale che le caratterizzazioni morfometriche possono essere in grado di fornire tra la morfologia e i processi e fattori genetici, dello sviluppo ed evolutivi che la influenzano” (Roth, Mercer, 2000, p. 809). Un altro incrocio è la relazione tra morfologia e sistematica, quest’ultima inequivocabilmente concepita quale disciplina essenziale della EDB (Mabee, 2000; Raff, 1996). I più convincenti di tutti possono risultare i progetti di ricerca capaci di integrare diverse componenti disciplinari. Un recente articolo sulle origini della “segmentazione” degli artropodi mostra un incrocio di metodologie che provengono dalla sistematica, dalla morfologia funzionale, dalla paleontologia e dallo sviluppo (Budd, 2001). Budd sostiene l’origine graduale dell’epidermide serialmente iterata negli artropodi, tramite uno scenario morfologico e funzionale di preadattamento espresso in un quadro filogenetico rigoroso; sottolinea i particolari della documentazione fossile, e discute i cambiamenti nella forma di espressione dei geni regolatori durante l’ontogenesi. Questa forma di argomentazione per l’emergere di un’importante e distintiva novità negli artropodi è di per sé rafforzata dalla sua natura interdisciplinare, ma è ancora più evidente che la morfologia funzionale costituisce il perno principale dell’intero articolo.

Un altro collegamento tra la EDB e la morfologia funzionale si trova nel concetto di *plasticità fenotipica*, che può essere osservato storicamente attraverso l’abbandono del lavoro di Schmalhausen nel contesto successivo alla sintesi. Il concetto di *norma di reazione* (interpretato in senso adattativo), fondamentale per la comprensione della plasticità fenotipica, ha svolto un ruolo significativo nel pensiero di Schmalhausen (Sarkar, 1999). Una nuova morfologia o un nuovo comportamento possono emergere attraverso una norma di reazione, per mezzo dell’esposizione a nuove influenze ambientali, e poi essere canalizzati attraverso la selezione naturale in un risultato ontogenetico stabile, attraverso processi come l’“assimilazione genetica” (Hall, 1999, capitolo 19; Newman, Müller, 2000; Sarkar, Fuller, 2003; Schlichting, Pigliucci, 1998; West-Eberhard, 1989). Eventi eterocronici possono essere indotti da differenze nella dieta o nella densità della popolazione, duran-

te lo sviluppo che conduce a morfologie e storie di vita differenti, consentendo in tal modo diverse possibilità evolutive (Collins et al., 1994; Meyer, 1987; Reilly, 1994). Perturbazioni ambientali durante l'ontogenesi possono influenzare la motilità embrionale, che avvia e modula interazioni meccanosensibili, che determinano la presenza e l'estensione della cartilagine e dell'osso, fornendo così un percorso potenziale a nuovi elementi della cartilagine e dello scheletro (Müller, 2003b).<sup>31</sup> Poiché fattori ecologici come ambienti fluttuanti o estremi possono determinare durante l'ontogenesi l'insorgenza di fenotipi nuovi, capire le radiazioni adattative all'interno delle linee di discendenza e il ruolo delle innovazioni chiave richiede di prendere in considerazione la giustapposizione tra morfologia ecologica ed evoluzione dello sviluppo (Hoffman, Parsons, 1997; Møller, Swaddle, 1997; Schluter, 1996). Al di là di questi collegamenti,<sup>32</sup> vale la pena di considerare brevemente una ragione filosofica che può alterare il modo in cui la EDB è concettualizzata, quando l'inserimento della morfologia al suo interno viene rivalutato. Sto parlando della tipologia.

La distinzione tra pensiero della popolazione e pensiero tipologico è stata introdotta da Ernst Mayr per identificare la prospettiva straordinaria che Darwin ha introdotto nell'indagine biologica (Mayr, 1959, pp. 2-5). Egli ha ricondotto la "tipologia" agli antichi Greci, mettendola in relazione con l'idealismo e l'essentialismo, e ha sostenuto che questi due punti di vista, reciprocamente escludentisi, erano la fonte di quasi tutte le polemiche nella teoria evoluzionistica.<sup>33</sup> I ricercatori contemporanei inclini a pensare "tipologicamente" erano disturbati dal fatto che la loro ricerca fosse effettivamente considerata, nella distinzione di Mayr, come spazzatura predarwiniana. "L'affermazione consiste, in effetti, nel fatto che coloro che *non* sono d'accordo con la teoria sintetica *non* ca-

31. Müller riconosce che questi tipi di studi costituirebbero una *embriologia funzionale*, o morfologia funzionale degli embrioni, che sembra molto appropriata per la sintesi della EDB (Müller, 2003b, p. 59).

32. Ci sono ulteriori connessioni che qui non ho evidenziato. Ad esempio i metodi morfometrici sono anche utilizzati negli studi morfologico-funzionali dell'ecologia e dell'ontogenesi (Collins et al., 1994).

33. "Le conclusioni finali dei pensatori della popolazione e del tipologo sono esattamente opposte. Per il tipologo, il tipo (*eidos*) è reale e la variazione un'illusione, mentre per il popolazionista il tipo (comune) è un'astrazione e solo la variazione è reale. I due modi di guardare la natura non potrebbero essere più differenti" (Mayr, 1959, p. 2).

piscono l'evoluzione e sono incapaci di farlo, e nella maggior parte dei casi ciò accade perché essi pensano tipologicamente" (Olson, 1960, p. 526). I commenti di Olson non sono un'esagerazione, come gli scritti di Mayr dimostrano ampiamente: "La teoria evuzionistica moderna può essere compresa solo alla luce del pensiero della popolazione" (Mayr, 1959, p. 4). Mayr attribuisce la maggior parte delle difficoltà nella costruzione della sintesi moderna alla tipologia/essenzialismo (Mayr, 1980, pp. 13, 17-18, 29). La preoccupazione di Mayr circa un fraintendimento dell'evoluzione a causa del "pensiero tipologico" si estende direttamente all'introduzione di considerazioni ontogenetiche nella teorizzazione dell'evoluzione.

Ogni autore che utilizzi i risultati tratti dall'ontogenesi di un individuo per dimostrare una o l'altra teoria evuzionistica dimostra in tal modo di aver completamente frainteso il lavoro dell'evoluzione. Estrapolare dall'individuo al "tipo" evolutivo e al suo destino è, ovviamente, ancora un'altra manifestazione del pensiero tipologico. (Mayr, 1959, p. 8)<sup>34</sup>

Coloro che cercano somiglianze nel modello strutturale evolutivo non hanno afferrato le loro stesse predilezioni tipologiche o il fatto che la teoria evuzionistica contemporanea si occupa principalmente di variazione e diversità.<sup>35</sup>

Sia implicitamente sia esplicitamente, Mayr ha legato la tipologia all'essenzialismo e all'idealismo filosofici a essa sottesi. Se è vero che le varie forme di essenzialismo e idealismo furono ostacoli al pensiero evuzionistico, non è chiaro se il pensiero tipologico li includa logicamente entrambi. Amundson ha identificato **una paradossale** conseguenza storica dell'associazione del pensiero tipologico con l'idealismo: anatomisti trascendentali come Geoffroy diventano contemporaneamente idealisti e materialisti! (Amundson, 1998, p. 159).<sup>36</sup> Recenti trattazioni filosofiche dei "generi naturali" suggeriscono una possibile applicazione per la bio-

34. La distinzione di Mayr tra causa finale e causa prossima gli permette una logica differente per spiegare il motivo secondo cui gli studi ontogenetici non possono contribuire alla teoria evuzionistica (Mayr, 1994).

35. Pochissimi biologi hanno riconosciuto una problematicità della teorizzazione biologica nel pensiero della popolazione (ma vedi Baron, 1991).

36. Quando Riedl ha portato all'attenzione di Ernest Mayr il declino della morfologia, Mayr ha risposto: "La morfologia non è nient'altro che filosofia idealistica tedesca" (Riedl, 1983, p. 206).

logia, senza alcun ricorso a essenze microstrutturali (Boyd, 1999; Griffiths, 1999; vedi anche Wagner, 1996). Generi o tipi naturali possono essere intesi come gruppi di proprietà omeostatiche che evolvono nel tempo o come essenze storiche (definite relazionalmente) con una forza di spiegazione controfattualmente rilevabile. Una volta che ogni nesso necessario fra la tipologia e l'essentialismo è reciso, l'importanza del pensiero tipologico che emerge all'interno della investigazione morfologica diventa un problema attuale. Il pensiero tipologico e il pensiero della popolazione possono essere punti di vista compatibili, ma distinti, sui complessi forma-funzione che costituiscono gli organismi.

Questa compatibilità è stata riconosciuta da un certo numero di morfologi e paleontologi evolucionisti emarginati in seguito alla nascita della sintesi moderna. Nel bel mezzo della denuncia di esclusione da parte di Olson osserviamo anche un approccio sfumato all'articolazione del valore sia del pensiero tipologico sia di quello popolazionista.

L'attenzione del morfologo tende a essere centrata sulla forma e implica in qualche misura un aspetto tipologico – tipologico in quanto vi è coinvolta una qualche concreta immagine visiva. Gli studiosi che sostengono questo punto di vista non sono degli irriducibili furfanti del campo dell'evoluzione, come quelli descritti da Mayr (1959). Ma c'è, in termini morfologici, la forte tendenza a pensare come caratteristico di un animale che ci siano una *forma* rappresentativa di una specie e caratteri *metrici* tipici di un genere. Ciò che spesso può sembrare una semplice visione tipologica non è, infatti, basato sul rifiuto o sull'ignoranza dei concetti popolazionisti e della variabilità, ma su una preoccupazione iniziale circa le fasi dell'evoluzione *rappresentate* da qualche genere o specie, o persino da un rappresentante di qualche categoria superiore. (Olson, 1960, p. 535)

In contrasto con il mantra che il pensiero tipologico ignori la variazione a causa del suo sotteso essentialismo filosofico, Olson sostiene che la rappresentazione tipologica possa essere utile per chiarire modelli strutturali di larga scala nella storia della vita. La variazione è fondamentale per comprendere le dinamiche delle popolazioni, ma il morfologo e il paleontologo sono spesso preoccupati di identificare modelli di *similarità*, che poi possono far luce sull'evoluzione a livello dei caratteri complessi attraverso il tempo geologico.

La questione della tipologia è direttamente rilevante per comprendere le innovazioni evolutive, perché alcuni credono che le “innovazioni” siano artefatti del pensiero tipologico (Cracraft, 1990). La discussione originale di Mayr attribuiva tutte le spiegazioni saltazioniste della novità a un residuo di pensiero tipologico (Mayr, 1960). Le strategie di ricerca tipologiche sono state anche oggetto di recenti critiche di studi dello sviluppo evolutivo circa il cosiddetto stadio filotipico nei vertebrati (Richardson et al., 1997). In un commento sullo statuto teorico degli archetipi dello sviluppo si riconosce che ci sono alcuni vantaggi nell’approccio tipologico, ma si afferma che è necessaria la massima cautela per evitare errori presumibilmente associati con la comprensione dei tipi come qualcosa di più che gruppi artificialmente selezionati di caratteristiche conservate (Richardson et al., 1999). Per quanto Richardson e i suoi colleghi sostengano “alternative” al tipologismo, la loro principale proposta è che i modelli tipologici riflettono la realtà della variazione e della diversità – la tesi della compatibilità tra il pensiero della popolazione e quello tipologico mira esattamente a questo risultato.<sup>37</sup>

Una strada per consentire il ritorno della tipologia passa attraverso una netta distinzione tra modello strutturale e processo nella storia della vita (Dullemeijer, 1981; Rieppel, 1988). Una volta che limitiamo la nostra attenzione al modello strutturale, “l’obiettivo base dell’anatomia comparata è determinare le regolarità dell’organizzazione strutturale che consentono una classificazione e comprensione della ordinata diversità della forma” (Shubin, Alberch, 1986, p. 377). Nozioni come “l’arto dei tetrapodi” possono essere considerate come idealizzazioni o astrazioni scientifiche, definite da modelli strutturali di relazioni tra componenti e processi rilevanti e utilizzate in modo esplicativo piuttosto che motivate metafisicamente (Amundson, 2001).<sup>38</sup> In altre parole, l’arto dei tetrapodi è caratterizzato tipologicamente da essenze storiche, definite relazionalmente senza un implicito “stato naturale”. Lo studio di Shubin e Alberch sulla morfogenesi dell’arto dei tetrapodi rivela che l’intersezione tra evoluzione e sviluppo

37. Pochissimi sostenitori della EDB sono stati disponibili a discutere positivamente la tipologia o a mettere in discussione la dicotomia fra pensiero tipologico e pensiero della popolazione (ma vedi Hall, 1996; 1999, p. 398).

38. Amundson (2002) articola ulteriormente questa distinzione.

si trova precisamente dove ci si aspetta che il pensiero tipologico debba essere necessario per la comprensione.

Questo approccio tipologico e statico non si oppone all'evoluzione o addirittura alla selezione naturale. [...] Esso non attinge ai meccanismi evolutivi basati sulla selezione determinata in senso ambientale e sulla mutazione casuale. La ricerca di un insieme generale di principi della forma è legittima se cambiamo il concetto metafisico di *Bauplan* con un concetto meccanicistico basato sui principi della morfogenesi e dell'integrazione interna. (Shubin, Alberch, 1986, p. 377)

Le componenti meccanicistiche nella traiettoria ontogenetica del tipo dell'arto dei tetrapodi includono *de novo* la condensazione di un singolo elemento prossimale e la biforcazione di questo elemento in due elementi distali, stabilendo una serie preassiale e postassiale (Shubin, Alberch, 1986, pp. 360-362). L'arto dei tetrapodi non è una costruzione artificiale, ma una serie significativa di caratteri conservati nell'evoluzione, che è generata dai processi morfologici e risulta in forme discrete dovute ai vincoli di sviluppo (vedi Hall, 1996). Esso deve essere inteso nei termini delle sue relazioni interne stabili in tutti i tetrapodi, e non solo in riferimento alla diversità delle relazioni manifestate nelle popolazioni di specie particolari (Shubin, 1991).<sup>39</sup> Sottotipi dell'arto dei tetrapodi possono essere utilmente comparati attraverso momenti filogenetici distanti nel tempo, sia generando spiegazioni della forma, sia suggerendo meccanismi evolutivi. Le analisi della variazione all'interno delle popolazioni, in questi sottotipi (o "modelli strutturali standard"), possono manifestare schemi idealizzati di modelli di trasformazione che possono poi essere analizzate in riferimento alla polarità e all'omoplasia per una linea di discendenza particolare – come nel caso delle importanti trasformazioni della struttura dell'arto della salamandra –, rivolgendo l'attenzione ai sottili meccanismi generativi della variabilità nell'origine della novità (Shubin, Wake, 1996; Shubin et al., 1995).

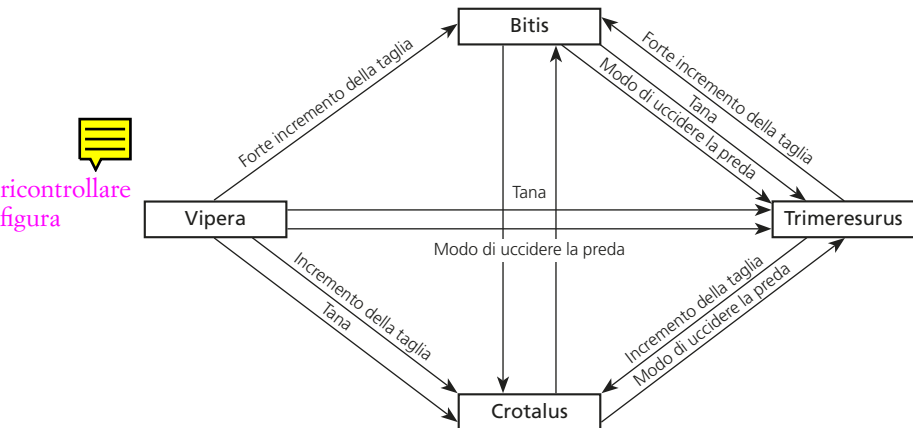
Questi schemi idealizzati di trasformazione suggeriscono anche specifici scenari adattativi basati sulla morfologia funzionale. Dul-

39. "[...] Parlare dell'arto dell'urodelo non è semplicemente un modo di riferirsi agli arti degli urodeli. Come il *Bauplan*, l'arto dell'urodelo è un'astratta costruzione teorica che esprime dei condivisi modelli di sviluppo" (Amundson, 2001, p. 321).

lemeijer ha studiato la morfologia del cranio della vipera comune ed è stato in grado di dettagliare tutti i rilevanti elementi cartilaginei miologici e osteologici dai quali era possibile discernere un distinto numero di funzioni, come la deglutizione, la visione, e l'olfatto. (Dullemeijer, 1974, pp. 206 sgg.; 1981, pp. 226-228; vedi anche Schwenk, 2001, pp. 172-173). Una considerazione esplicita di queste funzioni e delle loro componenti di base ha permesso a Dullemeijer di individuare interazioni chiave tra gli elementi, rivelando dipendenze tra le funzioni. Una volta che questi elementi e le loro interconnessioni sono stati compresi, è stato possibile schematizzare sulla scorta di tali interdipendenze funzionali uno spazio idealizzato di possibilità per l'evoluzione della morfologia del cranio fra questi quattro generi di vipere (figura 9.1).

Queste possibilità di trasformazione possono essere ordinate storicamente tramite considerazioni filogenetiche, che ora non producono soltanto una polarità del carattere, ma anche un'idea delle transizioni meccanicistiche tra i caratteri che costituiscono la storia evolutiva di questo gruppo di organismi.

In definitiva, la logica di base per un inserimento della morfologia nella EDB, se si vogliono comprendere la composizione, la costruzione e le interazioni di organismi, è il desiderio di spiegazioni integrate (Wray, 2000, p. 126). L'identificazione, al tempo stesso, della stabilità e della variabilità a livelli differenti di astrazione



**Figura 9.1** Schemi idealizzati di trasformazione del cranio dei viperidi (da Dullemeijer, 1974, p. 206).



zione, come visto in alcuni degli esempi di cui sopra, risulta essere fondamentale per giungere a spiegazioni evolutive accurate e, di conseguenza, anche per la EDB. La difficoltà sta nel decidere che cosa esattamente abbia bisogno di spiegazione. Una EDB centrata sul gene (o anche sulla cellula [Hall, 2001, 2003]) indubbiamente porrebbe ai margini, nel lungo periodo, programmi di ricerca centrati sull'organismo come quelli della morfologia funzionale. Molti morfologi funzionali non lavorano sui prevalenti organismi modello in cui l'architettura genetica e l'ontogenesi sono state accuratamente analizzate. La presenza o l'assenza di ricerca su organismi non modello ad alti livelli di organizzazione può modificare in maniera significativa il modo in cui la EDB si evolverà in futuro, incluso ogni tentativo di spiegare le novità evolutive. Riconoscere questi problemi è fondamentale per il progetto in corso di sintetizzare la biologia evoluzionistica con quella dello sviluppo e motivare una rivalutazione del ruolo del pensiero tipologico.

## OSSERVAZIONI CONCLUSIVE

Non c'è fenomeno che sia mai stato trovato nella natura organica che non possa essere interpretato nel quadro della moderna teoria sintetica dell'evoluzione.

ERNST MAYR

Molti fautori della EDB trovano oggi insostenibile quella che un tempo era per Mayr una sicurezza, nella convinzione che il quadro della moderna teoria sintetica dell'evoluzione sia problematico proprio perché lo sviluppo ne è escluso. Questo problema riconosciuto nelle basi concettuali della biologia contemporanea ("ricongiungimento" di evoluzione e sviluppo) è riconducibile a fattori storici, come l'esclusione dell'embriologia dalla sintesi moderna. Ma dal momento che anche la morfologia è stata esclusa, esiste più di un problema fondativo. Poiché la biologia evoluzionistica è spesso concepita in termini fondamentalmente "genetici", la storiografia dell'esclusione dell'embriologia e della genetica tende a sopravvalutare la genetica dello sviluppo come la strada che conduce alla sintesi della EDB.

Se ci concentriamo sul concetto d'innovazione (o novità), l'inserimento della morfologia come disciplina nella EDB appare fondamentale e suggerisce una rivalutazione del modo in cui il con-

petto d'innovazione, che proviene dalla morfologia funzionale e dall'anatomia comparata, conduce a quello auspicato nella sintesi della EDB. Il collegamento storico tra gli studi morfologici e la novità incoraggia un'esplicita considerazione della morfologia come disciplina che partecipa alla sintesi emergente, proprio perché l'innovazione evolutiva è così centrale per la EDB. Inoltre, l'esclusione della morfologia dal neodarwinismo dirige la nostra attenzione alla natura della biologia evoluzionistica che deve essere sintetizzata con la biologia dello sviluppo.

Se condividiamo la preoccupazione che “la biologia evoluzionistica dello sviluppo non dovrebbe essere ridotta al funzionamento dei geni” (Wake et al., 1991, p. 588), allora il considerare l'assenza storica della morfologia disciplinare può attenuare la tendenza a concettualizzare la sintesi di evoluzione e sviluppo solamente in termini di genetica dello sviluppo.<sup>40</sup> Come notato, la ricerca sulle novità evolutive non è immune da questa tendenza, in quanto la cooptazione di geni regolatori occupa spesso il centro della scena.

La mia ricerca getta anche ulteriori dubbi sulla tesi che la genetica dello sviluppo sia quella che ha suscitato il recente interesse in direzione di una sintesi di evoluzione e sviluppo. Come un ricercatore preveggennte ha osservato: “Molto lavoro deve essere fatto nell'uso dei dati forniti dai rapporti tra lo sviluppo embrionale e l'evoluzione, al fine di ottenere una migliore conoscenza dei meccanismi genetici. Ci sembra che i fenomeni che abbiamo descritto potranno, un giorno, essere molto utili ai genetisti” (Delsol, 1977, pp. 134-135). Occorre prestare maggiore attenzione a discipline come la morfologia e la paleontologia, in particolare a partire dalla sintesi moderna, per capire le traiettorie storiche rilevanti per la EDB contemporanea (Love, 2007b). E poiché la EDB è una sintesi nel processo di costruzione piuttosto che un prodotto finito, il modo in cui la storia è compresa è un fatto ancora più importante: è in gioco niente di meno che la futura forma della EDB.

40. Un convegno intitolato “The developmental basis of evolutionary change” (University of Chicago, 25-28 ottobre 2001) si è occupato principalmente di genetica dello sviluppo. Sebbene abbia enfatizzato l'esclusione della morfologia, il tropo dell'esclusione disciplinare indica altre potenziali assenze. Quello stesso convegno aveva soltanto un poster sulle piante che svolgono un ruolo secondario nelle discussioni della EDB sull'innovazione (ma vedi Graham et al., 2000).

Questo articolo è di natura esplorativa, muovendosi nella direzione di un'analisi filosofica ulteriore, basata sull'indagine storica,<sup>41</sup> ma allo stesso tempo fornisce una conclusione provvisoria. La proposta di utilizzare apertamente il pensiero tipologico all'interno della EDB è più controversa di un mero esplicito uso della morfologia, sia per la sua natura, sia per il suo rapporto con il pensiero della popolazione per le spiegazioni evolutive. L'esplorazione del ruolo del pensiero tipologico nella spiegazione biologica suggerisce anche l'esame dei naturali collegamenti tra le discipline, come la morfologia funzionale e la paleontologia (Thomason, 1995; vedi *supra*, p. 308, nota 17). L'analisi filosofica della sintesi emergente della EDB richiede una comprensione dello sviluppo storico delle sue discipline, teorie, spiegazioni e concetti per determinare sia lo stato attuale della sintesi sia quello auspicato, indipendentemente dalla loro forma attuale. Qualsiasi problema fondativo in biologia può essere risolto più adeguatamente attraverso l'attenzione al percorso filogenetico da cui esso è sorto, fornendo indizi per l'articolazione di obiettivi filosofici normativi per la scienza contemporanea.

41. Ad esempio, come si inserisce il concetto di allometria all'interno della tradizione morfologica e della teoria evolutiva (Gayon, 2000; Gould, 1966) e quali sono le sue relazioni con la morfometria contemporanea, la morfologia funzionale e la EDB? (Bookstein, 1991; Klingenberg et al., 2001; Roth, Mercer, 2000). Altre potenziali ramificazioni si trovano nelle connessioni concettuali tra *innovazione* e radiazione adattativa, evolvibilità, omologia, macroevoluzione, organismi modello, modularità, preadattamento e sinapomorfia.



## MODULARITÀ

FORME CHE SALTANO ALL'INTERNO DEL MORFOSPAZIO

*Diego Rasskin-Gutman*

Diego Rasskin-Gutman (Buenos Aires 1967) è Ramón y Cajal Researcher e capo del Theoretical Biology Research Group dell'Institute Cavanilles for Biodiversity and Evolutionary Biology dell'Università di Valencia, in Spagna ([http://www.uv.es/biodiver/c/inve/grup\\_bio\\_teor.htm](http://www.uv.es/biodiver/c/inve/grup_bio_teor.htm)). Ha svolto la sua attività di formazione presso il National Museum of Natural History di Washington, il Salk Institute in California, e il Konrad Lorenz Institute di Vienna, dove è stato allievo di Rupert Riedl e ha collaborato, fra gli altri, con Gerd B. Müller e in seguito con Werner Callebaut. Le sue linee di ricerca comprendono i differenti livelli di organizzazione biologica a partire dalle prime fasi dello sviluppo embrionale, la generazione di metodi per l'analisi delle trasformazioni morfologiche nel corso dell'evoluzione, la robotica evolutiva, il rapporto tra forma e funzione in arte e scienza. Grande successo internazionale ha avuto il suo libro *Chess Metaphors: Artificial Intelligence and the Human Mind* (2009). Insieme con Werner Callebaut è il curatore di *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems* (2005), da cui è tratto il saggio che qui si presenta in traduzione italiana.

Il concetto di modularità svolge un ruolo assolutamente strategico per il pensiero biologico contemporaneo: per un verso, infatti, se gli organismi non fossero modulari, cioè composti di parti che in qualche modo sono reciprocamente relativamente indipendenti, ma caratterizzate da leggi costruttive dello stesso tipo, l'evoluzione stessa non sarebbe possibile e regnerebbe, come nel modello ottocentesco di Georges Cuvier, il più completo fissismo, eventualmente alternato a catastrofi e nuovi inizi. Si profila dunque nel pensiero evolutivista contemporaneo, ed è proprio da ciò che Rasskin-Gutman prende le mosse, l'idea di uno spazio modulare delle forme biologiche, ovvero di uno spazio logico di possibili interazioni e modificazioni delle forme. Se, per un verso, questo concetto è chiaramente capace di estendersi, per la sua potenza teorica, ben al di là dell'ambito biologico per toccare anche il discorso

artistico e la metodologia del sapere (Callebaut, 2005; Buscalioni et al., 2005), per l'altro verso, però, non ci troveremo di fronte uno spazio indifferenziato, "omogeneo e vuoto", ma al contrario uno spazio *qualitativamente connotato*, uno spazio in cui determinate forme, determinate trasformazioni e determinati incontri saranno possibili e altri non lo saranno. Uno spazio, ancora, in cui il gioco delle forme si dispiega non solo in una costante ridefinizione delle forme stesse, ma guidando al tempo stesso a un profondo mutamento delle relazioni con le funzioni che tali forme sono chiamate a svolgere. Si tratta di uno dei tasselli più significativi nella costruzione di una morfologia, perché il proposito, che qui trova espressione, di costruire una logica del morfospazio, aiuta a intendere il concetto stesso di morfologia nel senso più ampio, operativo – implicante dunque non solo una scienza architettonica delle forme, ma al tempo stesso una riflessione sul rapporto tra le forme e la funzione –, e perché dà a questo rapporto una connotazione qualitativa, nel senso indicato dal concetto centrale di *omologia*.

[...] la modularità è una caratteristica ineluttabile dell'ordine biologico. Si tratta probabilmente dell'aspetto più decisivo degli organismi viventi e dei loro processi ontogenetici ed è l'attributo che più fortemente facilita l'evoluzione.

RUDOLF RAFF

Il design degli organismi pluricellulari sembra fare riferimento in modo pressoché unico a un solo insieme di regole di costruzione: produci le parti, ripetile, variabile. Il risultato di questo processo iterativo è rappresentato dalla segmentazione del corpo – talvolta nascosta da un'elaborata tessitura di processi di sviluppo – e dalla separazione di modelli strutturali ripetitivi strettamente integrati. Questo è ciò che definiamo "modularità". La potenziale competenza generativa di questi processi di sviluppo embrionale definisce uno spazio teorico di possibili morfologie che, nel corso dell'evoluzione di una determinata linea di discendenza, viene esplorato in lungo e in largo. A ogni modo, come risultato dei vincoli imposti dalle esigenze di sviluppo (ad esempio, le dinamiche della rete genetica, gli assemblaggi delle proteine, le dinamiche cellulari, il metabolismo ecc.), alcune regioni del morfospazio saranno occupate mentre altre rimarranno vuote. Così, in tempi geologici, le specie in evoluzione saltano da un luogo all'altro all'interno del morfospazio, seguendo la logica dello sviluppo. Vorrei proporre nei pa-

ragrifi seguenti che la modularità, in quanto elemento preminente del design della forma organica, definisce le aree che saranno le abitazioni putative delle specie future. Al fine di costruire questo ragionamento intendo discutere la natura e le origini della modularità morfologica e il significato della modularità in relazione al cambiamento nell'ambito del morfospazio teorico.

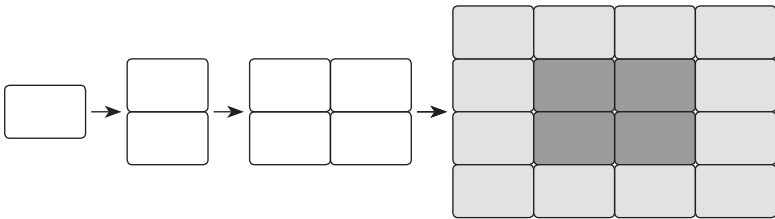
Il fenomeno della ripetizione era già stato considerato da Bateson (1894) come il più importante modello strutturale architettonico nel design dell'organismo (vedi anche Weiss, 2002). Bateson era interessato al problema di come analizzare la variazione morfologica – in senso specifico, un fenomeno che egli identificò come “caratteri meristici”, quelli che potrebbero variare in numero e potrebbero ripetersi nel piano corporeo di una specie, come le dita o le costole. La ricorrenza di questo tipo di caratteri in gruppi assai differenti di organismi convinse Bateson che le parti ripetute diano origine a un vincolo geometrico riguardo a ciò che noi oggi definiremmo evolvibilità. Più di recente anche Carroll (2001) ha riconosciuto che la complessità che vediamo negli organismi viventi è dovuta al loro design modulare e all'indipendenza nello sviluppo di ogni parte dell'embrione che deriva dalla sua natura modulare.

È oggi noto che l'uso di motivi ripetitivi occorre a tutti i livelli dell'organizzazione biologica (Duboule, Wilkins, 1998; von Dassow, Munro, 1999; Klingenberg et al., 2001). I geni sono fatti di quattro unità che si ripetono secondo modelli strutturali che non sono stati ancora ben compresi. Le proteine sono organizzate in domini, quali eliche e fogli, che occorrono ripetutamente in tutti gli organismi. Le cellule sono il paradigma del design modulare in quanto unità di organizzazione autosufficienti che formano altri moduli, come gli alveoli polmonari, le camere cardiache o le coppie di arti. In questo senso la simmetria, in quanto motivo del design negli organismi pluricellulari, può essere considerata a sua volta ripetizione di parti (Bateson, 1894), cioè modello strutturale emergente che insorge come prodotto della modularità. Infatti sia la simmetria radiale sia quella bilaterale sono fra i più evidenti modelli strutturali morfologici nei funghi, nelle piante e negli animali, conservatisi sin dal loro primo apparire oltre 500 milioni di anni fa (Buscalioni, 1999).

Per quanto un'unica definizione di modularità possa risultare elusiva, un buon punto di partenza è quello di riconoscere la mo-

dularità come il nesso fra l'organizzazione morfologica e l'integrità funzionale di una struttura organica. Inoltre, la modularità dovrebbe essere considerata come un fenomeno che si manifesta a diversi gradi. Così, le strutture organiche potrebbero verosimilmente esibire differenti "gradi di modularità" in relazione alle loro proprietà organizzative e funzionali. Una questione importante che occorrerà porre è quella di come quantificare la variazione modulare. Il problema dell'origine della modularità nel design metazoico (a un livello sopracellulare) risulta più semplice da un punto di vista concettuale.

La ripetizione della divisione cellulare binaria fornisce il caso più semplice di design modulare nei metazoi (figura 10.1). Durante l'embriogenesi questa dinamica binaria auto-organizzante genera processi di formazione dei modelli strutturali dotati di proprietà funzionali, quali la quasi scomponibilità (Simon, 1962) e i cluster di comunicazione preferenziale fra cellule adiacenti. Il primordio d'arto nei vertebrati è un caso evidente in cui si trova una massa distinta di cellule mesenchimali che è persino in grado di svilupparsi in altre regioni dell'embrione dopo essere stata innestata e trapiantata. A un livello più alto, la modularità è prodotta da proprietà fisiche generiche dei tessuti con superfici adesive differenziali, che generano ripetutamente strutture come tubi e fogli (Newman, 1992). Comunque, il successivo ripiegamento a nido e i processi induttivi delle elaborate e complesse dinamiche embrionali nascondono una chiara distinzione della loro composizione modulare (ad esempio, Bard, 1990; Slack, 1991; Gilbert, 2000).



**Figura 10.1** La ripetizione di divisioni binarie auto-organizza le strutture modulari negli organismi pluricellulari. La prima manifestazione di questo tipo è il confine interno-esterno in una blastula. La comunicazione fra le cellule interne è favorita dalla loro prossimità a detrimento della loro comunicazione con lo strato esterno. La differenza tra le forze adesive intracellulari si aggiunge per generare il primo passo nella modularizzazione dell'organismo.



---

Il significato evolutivo della modularità può essere apprezzato al meglio all'interno del morfospazio. Così, un problema fondamentale in una considerazione teorica del morfospazio e dell'evoluzione è quello di spiegare come l'evoluzione muova da una regione all'altra del morfospazio. Se la vita prende la modularità come un insieme di regole di costruzione, allora l'evoluzione dovrà necessariamente procedere spostandosi attorno a regioni di design modulare, lasciando consistenti lacune in regioni non modulari. Secondo questa metafora, lo spazio modulare può essere considerato un intermediario tra l'onnicomprendivo morfospazio teorico, che fornisce le possibilità matematiche e generative della forma, e il morfospazio empirico, che dà la porzione della sua attuale realizzazione in natura. Concluderò proponendo la nozione di spazio modulare come il luogo di progettazione dal quale le linee di discendenza possono saltare in eventi di speciazione, dando luogo a sequenze evolutive.

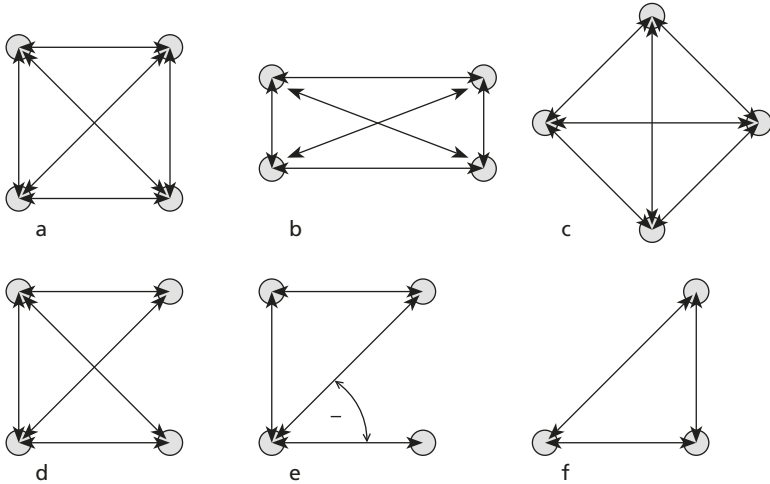
### MODULARITÀ MORFOLOGICA

La materia vivente esibisce quattro distinti livelli di organizzazione morfologica: proporzioni, orientamenti, connessioni e articolazioni (Rasskin-Gutman, Buscalioni, 2001; Rasskin-Gutman, 2003). Questi quattro livelli non forniscono meramente una via per la generazione di un quadro descrittivo comparativo, ma anche una via per comprendere la logica della forma organica. Ognuno di questi livelli è una manifestazione di integrazione funzionale fra le parti organiche. In tale contesto la funzione viene compresa come un'efficace interazione fra le parti, sicché l'insieme "funziona" nel senso del mantenimento dell'integrità dell'organismo. In questo senso, la funzione del cuore non è di pompare sangue, ma di interagire con le altre parti, come il sangue, le arterie, le vene, i muscoli e i nervi. La funzione viene compresa come interazione senza elementi finalistici. Perché ogni parte organica abbia un ruolo efficace nella vita dell'organismo è necessario che l'integrità funzionale si manifesti ai quattro livelli dell'organizzazione morfologica. Le sue proporzioni, il suo orientamento, le connessioni tra i suoi elementi e con gli altri elementi dell'organismo e l'articolazione – ossia la capacità di cambiare l'orientamento – devono essere quelli corretti.

Se la modularità è una caratteristica inevitabile del design della vita organica, dobbiamo aspettarci che una serie di fenomeni ricorra continuamente in differenti linee di discendenza: la serialità, la ridondanza, la specializzazione e l'integrazione. Se non lo è, non dobbiamo aspettarci alcuno di questi fenomeni (o almeno non dovremmo aspettarci che appaiano come modello strutturale generale in linee di discendenza grandemente distanti). Sin dall'apparizione della vita sulla Terra, l'evoluzione ha continuato a operare su unità di cambiamento che configurano variazioni su uno stesso tema. Ai livelli sovramolecolari la pluricellularità è il primo segnale dell'uso di un design modulare nell'evoluzione. Anche ai livelli subcellulari la modularità potrebbe essere uno standard organizzativo. La rete di polarità dei segmenti, una rete genetica presente nel moscerino della frutta, esibisce chiaramente una natura modulare (von Dassow et al., 2000).

Questi due fenomeni esemplificano la condizione critica della modularità, il suo insieme altamente organizzato. I moduli sono parti di un sistema dotate di semi-indipendenza nel senso che i legami all'interno di tali parti sono più forti di tutti gli altri legami esistenti fra altre parti non appartenenti al modulo. Una mano è un modulo: le sue dita hanno più relazioni fra loro che con le altre parti del corpo (ad esempio, con le dita dei piedi). Tali relazioni sono relazioni di connessione, nel senso che esse sono topologicamente correlate, con la risultante condivisione di risorse anatomiche quali l'apporto di sangue o i modelli strutturali di innervazione.

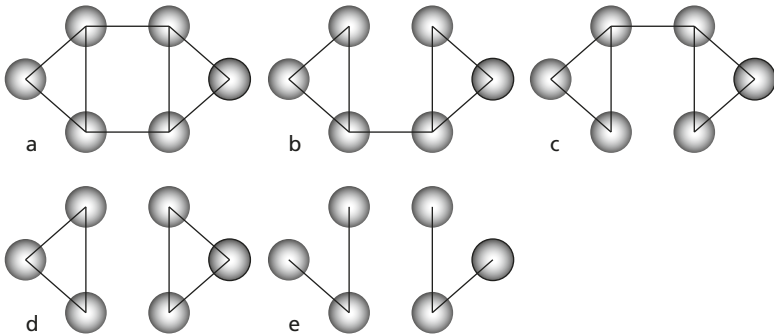
In questo senso, una proprietà fondamentale di un sistema modulare è costituita dalle sue relazioni di connessione, da cui dipendono tutte le altre proprietà. Di più, la connessione stessa fornisce la condizione per l'origine di una struttura modulare. Sono precisamente queste relazioni di connessione a determinare le proprietà modulari che caratterizzano l'architettura del design biologico. I moduli possono cambiare in modo semi-indipendente dall'ambiente circostante in ognuno dei quattro livelli morfologici di organizzazione, fornendo adeguato materiale per l'evolubilità all'interno di una linea di discendenza (figura 10.2). Inoltre, tutti gli altri tipi di modularità organica, come la modularità dei processi di sviluppo e quella funzionale, sono subordinati alle proprietà dei moduli morfologici.



**Figura 10.2** Organizzazione modulare. La modularità è un insieme di regole di costruzione: produci, ripeti, varia. In ogni modulo individuato vi è una salda interconnessione fra gli elementi: (a) modulo iniziale; (b) variazione nelle proporzioni; (c) variazione nell'orientamento; (d) variazione nelle connessioni; (e) variazione nelle articolazioni; (f) perdita di elementi.

La modularità dovrebbe essere considerata un fenomeno che si manifesta a vari gradi. Le strutture organiche esibiranno presumibilmente differenti “gradi di modularità” in relazione alle loro proprietà organizzative e funzionali. Il cinto pelvico dei tetrapodi è un buon esempio. I vertebrati hanno sviluppato questa struttura, che inizialmente appariva come un punto di ancoraggio (connessione) delle due pinne pelviche nei pesci. Il bacino ha tre paia di ossa: ilio, ischio e pube. Nell'evoluzione dei tetrapodi il bacino si è trasformato in una struttura ad anello con le ossa iliache che formano la metà dorsale dell'anello e le altre due ossa che lo chiudono ventralmente. Gli arcosauri, un clade attualmente rappresentato solo da coccodrilli e uccelli, ma che include pterosauri, dinosauri e altri rettili primitivi, mostrano cinque differenti tipi di configurazioni (Rasskin-Gutman, Buscalioni, 2001). La figura 10.3 illustra questi cinque tipi di configurazioni che si sono evoluti in tutti i gruppi degli arcosauri negli ultimi 250 milioni di anni.

Dal momento che la modularità è caratterizzata dall'interconnessione fra gli elementi di un sistema, le reti possono fornire un



**Figura 10.3** Il bacino come un grafo con sei nodi. I bordi sono le connessioni fisiche fra i nodi. Questi cinque tipi di configurazioni sono presenti negli arcosauri. Il numero totale delle configurazioni possibili è 156; il numero totale delle connessioni possibili è 15 (da Rasskin-Gutman, Buscalioni, 2001).

modo efficace per rappresentare e misurare la quantità o grado di modularità di una struttura (Strogatz, 2001; Milo et al., 2002; vedi anche Kim, Kim, 2001 per una prospettiva totalmente differente sulla modularità intesa come insieme di caratteri). Un modo è quello di usare la compattezza,  $C$ , contando il numero delle connessioni fra gli elementi del sistema in relazione a tutte le connessioni possibili, in questo caso 15 (Rasskin-Gutman, 2003). Nell'esempio, il grafo *a* possiede  $C = 8/15$ , mentre il grafo *b* possiede  $C = 7/15$ . Negli arcosauri la compattezza è diminuita in modo differente nei diversi gruppi. Negli arcosauri primitivi  $C = 8/15$  (configurazione *a*) è il valore più comune, mentre negli uccelli  $C = 4/15$  (configurazione *e*) è il valore più comune.

La locomozione è stata la prima funzione assunta dal bacino. Con la conquista della Terra i primi tetrapodi hanno dovuto affrontare il problema della gravità, e il cinto pelvico ha assunto una nuova funzione: il sostegno. Si formò un anello che avrebbe poi assunto una funzione ulteriore in numerose linee di discendenza: la protezione di organi vitali quali i reni. In alcune altre linee di discendenza (ad esempio, i coccodrilli) il bacino ha anche assunto una funzione di ventilazione, utilizzando il pube come una sorta di struttura a pistone a sostegno dei movimenti polmonari. La “sequenza evolutiva” del modo in cui il bacino (sempre presentando integrità funzionale) ha assunto differenti scopi funzionali (quel

che è comunemente riconosciuto come “funzione” o “adattamento”) è approssimativamente questa: locomozione – sostegno – protezione – ventilazione. Comunque, il grado di integrazione modulare si è ridotto via via che il sistema ha assunto funzioni differenti. Ad esempio, in un uccello moderno sono presenti tre di queste quattro funzioni, ma  $C = 6/15$ . Il messaggio da ricavarne è che ciò che viene comunemente compreso come funzione non è correlato con il grado di modularità. Ci si dovrebbe attendere questo nel caso di un sistema che debba corrispondere solo all’integrità funzionale – non alle esigenze imposte dalle circostanze specifiche degli immediati dintorni del corpo o dall’ambiente.

### LA LOGICA DEL MORFO SPAZIO

La teoria del morfospazio, la sua struttura e il suo significato rendono più evidente l’importanza della modularità nella morfologia evuzionistica comparata. La morfologia è il miglior rappresentante disponibile della macroevoluzione quale essa è documentata nei fossili. Se conoscessimo l’intera sequenza della “catena della vita”, per dirla in termini aristotelici, saremmo in possesso di una perfetta documentazione fossile, che ci permetterebbe di seguire l’emergere della vita e il suo diversificarsi in tutte le linee di discendenza. La formazione di gruppi tassonomici o cladi (regni, *phyla*, ordini, famiglie, generi e specie) non avrebbe segreti. Sarebbe come documentare la storia di una civiltà che ha lasciato una perfetta registrazione della sua permanenza. Gli eventi di speciazione sarebbero equivalenti alla dichiarazione di indipendenza in una regione del globo. Così, saremmo in grado di dire – con tanto di date – quando è occorso un cambiamento che ha reso un dromeosauro un uccello, o un terapside un mammifero. Sfortunatamente non possediamo tali informazioni; modelli strutturali e processi sono tutto ciò che possiamo prendere in considerazione del passato evolutivo.

Per come la mettono i cladisti, i modelli strutturali precedono ogni ipotesi relativa a processi evolutivi, perché non avrebbe senso postulare il modo in cui le linee di discendenza possono modificarsi prima di conoscerle effettivamente (incluse le loro relazioni di parentela). I caratteri, i cavalli da tiro della biologia comparativa,

sono la soluzione. Ma come suddividere la morfologia di un organismo in modo tale che la comparazione abbia senso e che sia possibile postulare i processi di cambiamento? Questo è precisamente il problema di Bateson. La soluzione cladistica è quella di generare quante più informazioni è possibile a ogni livello di dettaglio, normalmente in termini di presenza/assenza di un certo tratto. Il cluster di caratteri derivati riunisce insieme le linee di discendenza nei cosiddetti gruppi monofiletici in termini di congruenza (cioè, quanti più sono i caratteri derivati condivisi, tanto più ogni *taxon* è vicino agli altri; vedi Schlosser, 2005). Ciò ovviamente comporta il problema che taluni caratteri derivati non saranno raggruppati insieme, il che dà origine al fenomeno dell'omoplasia nelle ipotesi filogenetiche. Quando si ipotizzano modelli strutturali di relazione filogenetica, risulta necessario essere in possesso di una spiegazione per entrambe le tendenze viste e per le origini multiple di certi tratti, il che rende estremamente difficile l'analisi dei processi evolutivi.

Tutto considerato, questo è il meglio che siamo in grado di fare. Rieppel (1986) ha espresso questo punto osservando che la cladistica non è altro che il riconoscimento della nostra ignoranza. Le cose potrebbero stare diversamente? Potremmo avere uno strumento in grado di superare questa difficoltà? Forse la modularità è la risposta. La chiave sta nel trovare uno strumento predittivo per il cambiamento evolutivo: un modo per scomporre la morfologia degli organismi così che possa esserne inferita una sorta di "logica del cambiamento", piuttosto che rimanere soggetti ai legami di un modello strutturale filogenetico come ci viene proposto da un'analisi cladistica. L'aspettativa di un tale strumento sarebbe che il cambiamento morfologico è restrittivo, vincolato in quanto opposto all'*aspettativa zero* in cladistica, dove ogni cambiamento è possibile, come risultato del principio di congruenza. Quel che stiamo cercando è un modo di caratterizzare i vincoli nella loro materializzazione morfologica, una freccia evolutiva: una possibilità, questa, che è stata esplorata da numerosi autori (ad esempio, Simpson, 1944; Needham, 1968; Riedl, 1978; Bonner, 1988; Atcheley, Hall, 1991).

La predizione dell'esistenza di vincoli nel processo evolutivo è che non tutte le morfologie sono possibili e che dunque una certa "logica del cambiamento" deve essere attesa nei modelli struttu-



rali filogenetici. Persino gli adattazionisti duri e puri **ammettono** l'esistenza dei vincoli (Amundson, 1994), ma riducono i vincoli formali a vincoli adattativi, sostenendo dunque che se la forza adattativa è abbastanza vigorosa verrà superato qualsiasi possibile vincolo formale. A ogni modo i vincoli adattativi dipendono dal valore della fitness di un determinato tratto rispetto ai vincoli formali, che dipendono dalla regola generativa di un determinato tratto. Ridurre i vincoli formali a vincoli adattativi significherebbe banalizzare la questione, perché la forma potrebbe ridurre la capacità adattativa di una specie, o anche non farlo.

### MORFO SPAZIO E SPAZIO MODULARE

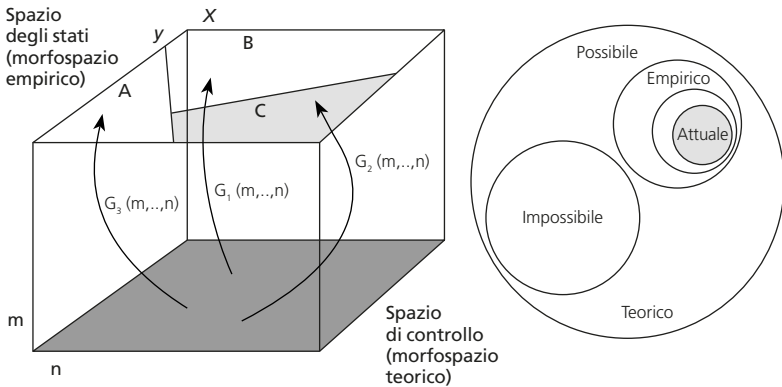
I morfospazi sono stati usati estensivamente in una varietà di scenari come strumento della morfologia comparativa (vedi, ad esempio, Raup, Michelson, 1965; Rasskin-Gutman, 1995; Foote, 1997; McGhee, 1999; Thomas et al., 2000; Chapman, Rasskin-Gutman, 2001). Questa metafora spaziale deriva da tre fonti differenti: il paesaggio adattativo di Sewall Wright (Arnold et al., 2001); la teoria della trasformazione prevista da D'Arcy Thompson (1942; vedi anche Stone, 1997); la scuola fenetica della morfologia comparativa (Sneath, Sokal, 1973) (vedi Rasskin-Gutman, Izpisúa-Belmonte [2004] per una considerazione più dettagliata di questa relazione).

Il morfospazio viene compreso come una matrice di morfologie più ampia del sottoinsieme delle morfologie realizzate in natura. Il comun denominatore fra queste costruzioni è il loro uso dell'informazione morfologica e/o la simulazione della forma dissociata da ogni altra proprietà biologica con l'eccezione della crescita o dei parametri di sviluppo.

I morfospazi generativi fanno uso di un parametro spaziale e di un insieme di regole che generano le forme. I morfospazi combinatori fanno uso di variabili come astrazioni di caratteri, creando un iperspazio di forme in cui ciascuna forma può essere ritrovata sulla mappa come un punto inserito nelle coordinate (figura 10.4). Entrambi i tipi di morfospazio possono essere teorici o empirici, a seconda che facciano uso o meno di dati reali. Così un morfospazio generativo può fare uso di dati reali come condizione iniziale

per simulare nuove forme (morfo-spazio generativo empirico) oppure può generare nuovi dati partendo da zero, semplicemente servendosi dei parametri (morfo-spazio generativo teorico). Allo stesso tempo, i morfo-spazi combinatori possono fare uso di dati reali come variabili (morfo-spazi combinatori empirici) oppure fare uso di variabili fittizie per simulare nuove forme (morfo-spazi combinatori teorici). Un morfo-spazio può essere fatto con ogni genere di variabili, ogni sorta di astrazione che, a ogni livello, raffigura le caratteristiche morfologiche degli organismi. Dai punti di riferimento ai modelli strutturali di connessione c'è una varietà di modi di suddivisione delle strutture esterne e interne delle parti organiche. I morfo-spazi, tuttavia, sono privi di ogni assunto funzionale (e proprio qui sta la loro capacità di astrazione e generalizzazione). Essi sono astrazioni all'ultimo grado possibile in biologia: la forma, solo la forma.

Nel morfo-spazio teorico, la forma può realizzare qualsiasi rappresentazione, purché a un certo livello di dettaglio essa assomigli all'aspetto della struttura reale che rappresenta. Il morfo-spazio teorico comprende le forme possibili e impossibili. Il sottoinsieme delle forme possibili, a sua volta, comprende le forme realizzate e non realizzate. Uno degli scopi della teoria del morfo-spazio è



**Figura 10.4** La relazione fra morfo-spazio teorico ed empirico. Parametri come  $m$ ,  $n$  controllano il risultato della funzione generativa  $G$ , che crea le mappe sul morfo-spazio empirico delle variabili morfometriche  $x$ ,  $y$ . A destra, il morfo-spazio teorico comprende tutte le morfologie impossibili e possibili. Il morfo-spazio empirico spiega solo le occorrenze attuali in natura cui avviene di introdursi nell'area misurata. Lo spazio modulare è l'insieme delle forme possibili.

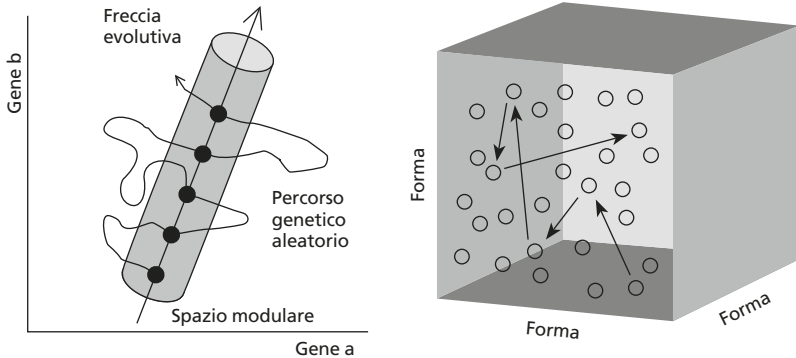


quello di comprendere come l'evoluzione muove da una regione all'altra del morfospazio. Comprendere questa dinamica significa comprendere i vincoli imposti all'evoluzione. Quali sono i percorsi presi dal processo evolutivo all'interno dei morfospazi di possibilità e impossibilità? Quali sono i percorsi del vincolo nel processo evolutivo? (Per una discussione ulteriore dei vincoli di sviluppo vedi Alberch, 1982; Wimsatt, 1986; Amundson, 1994; Beldade et al., 2002.)

La forma organica è modulare, sia come risultato dell'auto-organizzazione delle componenti per mezzo dello sviluppo (ad esempio, ci si può attendere che l'organizzazione di una struttura formata da componenti discrete come le cellule che si riproducono per successive divisioni dicotomiche avrà un'architettura modulare) sia come risultato di un'azione debolmente definita della selezione naturale. Ci si attende che la vita prenda la modularità come principio di costruzione. Così, la risposta alla questione di come l'evoluzione proceda all'interno del morfospazio teorico è semplice: essa muove intorno a regioni di design modulare, lasciando lacune dove appare la non modularità. Nel suo lavoro seminale, Simon (1962) ha sostenuto che, perché l'evoluzione si svolga con un qualche grado di efficacia, il design organico deve essere modulare, così da permettere un bricolage evolutivo senza conseguenze disastrose per la linea di discendenza che si sta evolvendo. Se le parti organiche sono modulari, un cambiamento in uno dei moduli lascerà virtualmente intatta l'integrità del tutto. In una tale situazione l'evoluzione può procedere rapidamente, e ciò che avrebbe richiesto milioni di anni può realizzarsi in pochi fortuiti passi (come nel caso dell'occhio dei vertebrati).

Lo spazio modulare è un sottoinsieme del morfospazio teorico, e il morfospazio empirico è un sottoinsieme dello spazio modulare. Il morfospazio teorico fornisce le possibilità matematiche e generative, e il morfospazio empirico fornisce la realizzazione in natura, mentre lo spazio modulare è una transizione fra questi due. Esso è più piccolo del morfospazio teorico perché comporta solo queste morfologie modulari funzionalmente integrate, ed è più grande del morfospazio empirico perché offre tutte le forme possibili cui l'evoluzione ha accesso, anche quelle che non sono state esplorate. Lo spazio modulare è l'area dalla quale le linee di discendenza possono saltare in eventi di speciazione. Una sequenza evoluti-

va muove allora all'interno del morfospazio teorico, passando da modulo a modulo. Mentre l'auto-organizzazione provoca il *salto* fra specie, la selezione naturale provoca un *ondeggiare* di un dato modulo, forse accelerando la verosimiglianza del prodursi di un nuovo salto, o semplicemente mettendo la specie in condizione di fare il salto verso un'altra condizione modulare (figura 10.5).



**Figura 10.5** L'esplorazione dello spazio genetico è aleatoria (sinistra), ma il morfospazio viene esplorato da regioni di modularità a regioni di modularità (destra). Solo quei cambiamenti che "colpiscono" i vincoli di uno sviluppo vitale hanno successo. Come risultato si crea una freccia evolutiva vincolata dal design architettonico modulare possibile. La freccia a sinistra è equivalente alle frecce a destra.

## CONCLUSIONI

La modularità sembra essere stata considerata quasi esclusivamente come espressione dell'adattamento (Wagner, 1996; vedi anche Wagner et al., 2005). In questa visione, i moduli sono letteralmente l'architettura biologica che permette agli "adattamenti" complessi di aver luogo. Ciò attribuisce un peso eccessivo a una visione neodarwiniana dell'evoluzione, ed enfatizza la dinamica della popolazione per la stessa definizione della modularità, imponendo così una visione assai peculiare delle sue origini e delle possibilità di cambiamento. Comunque, la modularità è il contrasegno dell'organizzazione negli esseri viventi, e costituisce anche un materiale eccellente per la complessità. Essa è stata identificata a tutti i livelli dell'organizzazione biologica: sequenze genetiche, motivi proteici, tipi cellulari, geometrie tissutali generiche, con-

figurazioni ossee, strutture cerebrali, solo per nominarne alcuni. La modularità suggerisce che l'evoluzione proceda nella forma di cambiamenti nell'organizzazione della materia vivente che permette specializzazioni funzionali. Così la modularità fornisce una ragione per affermare nel senso più rigorosamente fedele a Geofroy de Saint-Hilaire che la funzione segue la forma.

Sfortunatamente, per un platonico (razionale) convinto come io sono, la forma in natura non è dissociata dalla materia. Fortunatamente ciò non preclude il fatto che esse siano logicamente indipendenti e che dunque possano essere studiate separatamente con scopi differenti e, naturalmente, con strumenti differenti. Ancora una volta, per un platonico come me è persino ovvio che la funzione segue la forma e che ogni comprensione della prestazione funzionale di una struttura biologica si fonda su una solida comprensione delle sue peculiarità formali. Detto ciò, credo che la modularità fornisca il nesso lungamente ricercato tra forma e funzione (dove la funzione è una particolare istanziazione che dipende dal punto di vista ambientale dall'abilità di una forma di interagire con altre forme).

La pervasività della modularità attraverso la filogenesi solleva la questione della sua inevitabilità. Come per le origini della complessità, si potrebbe sostenere che la modularità possa essersi evoluta solo perché non esistono altri modi per incrementare quella stessa complessità, e per nessun'altra ragione. Come ha riconosciuto Bateson, la divisione cellulare è la regola di costruzione degli organismi pluricellulari, un design che solo permette la modularità. Se questo è il caso, allora la modularità è la causa di un'occupazione discreta del morfospazio teorico. Il problema della discontinuità formale nel morfospazio è un problema che riguarda i vincoli di sviluppo, cioè quelle restrizioni che le interazioni dello sviluppo in un design modulare impongono al piano corporeo di un organismo.

I moduli morfologici, che insorgono come prodotto delle regole generative (produci le parti, ripetibile, variabile), sono necessariamente un prodotto dei processi di auto-organizzazione nella forma organica che occorrono durante lo sviluppo piuttosto che il prodotto finale della selezione naturale. La pressione selettiva può gettare un po' di luce sulla distribuzione delle varianti di una data architettura modulare, ma non sarà mai in grado di spiegare

le origini della sua modularità. In contrasto, i processi di organizzazione – le regole generative – con i loro rispettivi vincoli formali sono il fondamento di *spiegazione* dell'origine della modularità. Il significato della modularità converge con il concetto di omologia, ma aggiunge a esso un livello maggiore di integrazione delle parti. Rispetto alla generica definizione delle omologie come sinapomorfie nell'analisi cladistica, dove ogni minuto dettaglio di un organismo è già un buon candidato per esser considerato omologo, la modularità **fa** un passo avanti, fornendo una più robusta definizione dell'omologia in cui l'integrazione morfologica gioca un ruolo fondamentale di coesione.



---

## BIBLIOGRAFIA

- AGAMBEN, G. (2002), *L'aperto. L'uomo e l'animale*. Bollati Boringhieri, Torino.
- ALBERCH, P. (1980), "Ontogenesis and morphological diversification". In *American Zoologist*, 20, pp. 653-667.
- ALBERCH, P. (1982), "Developmental constraints in evolutionary processes". In BONNER, J.T. (a cura di), *Evolution and Development*. Springer, Berlin.
- ALBERCH, P. (1985), "Developmental constraints: Why St. Bernards often have an extra digit and Poodles never do". In *American Naturalist*, 126, pp. 430-433.
- ALBERCH, P., GALE, E.A. (1983), "Size dependence during the development of the amphibian foot. Colchicine-induced digital loss and reduction". In *Journal of Embryology and Experimental Morphology*, 76, pp. 177-197.
- ALBERCH, P., GALE, E.A. (1985), "A developmental analysis of an evolutionary trend: Digital reduction in amphibians". In *Evolution*, 39, pp. 8-23.
- ALBERCH, P., GOULD, S.J., OSTER, G.F., WAKE, D.B. (1979), "Size and shape in ontogeny and phylogeny". In *Paleobiology*, 5, pp. 296-317.
- ALDANA, M., BALLEZA, E., KAUFFMAN, S., RESENDIZ, O. (2007), "Robustness and evolvability in genetic regulatory networks". In *Journal of Theoretical Biology*, 245, pp. 433-448.
- ALLEN, G. (1986), "T.H. Morgan and the split between embryology and genetics (1910-1935)". In WITKOWSKI, J.A., HORDER, T.J., WYLIE, C.C. (a cura di), *A History of Embryology: The Eighth Symposium of the British Society for Developmental Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 113-146.
- AMODIO, P. (2012), "Di profondità filosofiche e superficialità viventi tra Hannah Arendt e Adolf Portmann". In AMODIO, P., FUSCHETTO, C., GAMBARDELLA, F., *Underscores*. Giannini, Napoli, pp. 81-122.
- AMUNDSON, R. (1994), "Two concepts of constraint: Adaptationism and the challenge from developmental biology". In *Philosophy of Science*, 61, 4, pp. 556-578.
- AMUNDSON, R. (1998), "Typology reconsidered: Two doctrines on the history of evolutionary biology". In *Biology and Philosophy*, 13, pp. 153-177.

- AMUNDSON, R. (2000), "Embryology and evolution (1920-1960): Worlds apart?". In *History and Philosophy of the Life Sciences*, 22, pp. 335-352.
- AMUNDSON, R. (2001), "Adaptation and development: On the lack of common ground". In ORZACK, S.H., SOBER, E. (a cura di), *Adaptationism and Optimality*. Cambridge University Press, New York, pp. 303-334.
- AMUNDSON, R. (2002), "Phylogenetic reconstruction then and now". In *Biology and Philosophy*, 17, pp. 679-694.
- ANDERSON, A. (1988), "Oncomouse released". In *Nature*, 336, p. 300.
- ANTONY, J., GUIBE, J. (1952), "Les affinités anatomiques de *Bolyeria* et de *Casarea*". In *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar (Série A)*, 7, pp. 189-201.
- ARBER, A. (1946), *Goethe's "Botany: the Metamorphosis of Plants" (1790) and Tobler's "Ode to Nature" (1782)*. The Chronica Botanica Co., Waltham, MA.
- ARBER, A. (1950), *The Natural Philosophy of Plant Form*. Cambridge University Press, Cambridge.
- ARBER, A. (1954), *L'occhio e la mente. Studio sulla metodologia della ricerca biologica*. Tr. it. Vallecchi, Firenze 1991.
- ARENDET, H. (1978), *La vita della mente*. Tr. it. il Mulino, Bologna 1987.
- ARENDET, H. (2002), *Quaderni e diari*. Tr. it. Neri Pozza, Vicenza 2007.
- ARNOLD, S.J., PFRENDER, M.E., JONES, A.G. (2001), "The adaptive landscape as a conceptual bridge between micro and macroevolution". In *Genetica*, 112-113, pp. 9-32.
- ARTHUR, W. (1997), *The Origin of Animal Body Plans: A Study in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge University Press, New York.
- ARTHUR, W. (2000a), "The concept of developmental reprogramming and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms". In *Evolution and Development*, 2, 1, pp. 49-57.
- ARTHUR, W. (2000b), "Intraspecific variation in developmental characters: The origin of evolutionary novelties". In *American Zoologist*, 40, pp. 811-818.
- ARTHUR, W. (2002), "The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology". In *Nature*, 415, pp. 757-764.
- ATCHLEY, W.R., HALL, B.K. (1991), "A model for development and evolution of complex morphological structures". In *Biological Review*, 66, pp. 101-157.
- ATKINSON, J.W. (1992), "Conceptual issues in the reunion of development and evolution". In *Synthese*, 91, pp. 93-110.
- AUSMEES, N., JACOBS-WAGNER, C. (2003), "Spatial and temporal control of differentiation and cell cycle progression in *caulobacter crescentus*". In *Annual Review of Microbiology*, 57, pp. 225-247.
- BACONE, F. (post.), *La nuova Atlantide*. Tr. it. in *Scritti filosofici*. UTET, Torino 2009.
- BAER, K.E. VON (1827), "Sulla genesi dell'*ovum* dei mammiferi e dell'uomo". Tr. it. in TURRIZIANI COLONNA, F., *Alle origini delle specie: embrioni (e uova)*. Mimesis, Milano 2011, pp. 100-140.

- BAER, K.E. VON (1828-1837), *Über Entwicklungsgeschichte der Thiere*. Olms-Weidmann, Hildesheim 1999.
- BAER, K.E. VON (1876), *Reden und kleinere Aufsätze*. Olms-Weidmann, Hildesheim 2003.
- BAEYER, W. VON, GRIFFITH, R.M. (1966) (a cura di), *Conditio Humana. Erwin W. Straus on his 75th Birthday*. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
- BARBARAS, R. (2004), "Affectivity and movement: The sense of sensing in Erwin Straus". In *Phenomenology and the Cognitive Sciences*, 3, pp. 215-228.
- BARD, J. (1990), *Morphogenesis: The Cellular and Molecular Processes of Developmental Anatomy*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BARON, C. (1991), "What functional morphology cannot explain: A model of sea urchin growth and a discussion of the role of morphogenetic explanations in evolutionary biology". In DUDLEY, E.C. (a cura di), *The Unity of Evolutionary Biology: Proceedings of the Fourth International Congress of Systematic and Evolutionary Biology, Volume 1*. Dioscorides Press, Portland, OR, pp. 471-488.
- BASSANESE, M. (2004), *Heidegger e von Uexküll. Filosofia e biologia a confronto*. Verifiche, Trento.
- BATESON, W. (1894, 1992), *Materials for the Study of Variation*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- BECHTEL, W. (1986a) (a cura di), *Integrating Scientific Disciplines*. M. Nijhoff, Dordrecht.
- BECHTEL, W. (1986b), "The nature of scientific integration". In BECHTEL, W. (a cura di), *Integrating Scientific Disciplines*. M. Nijhoff, Dordrecht, pp. 3-52.
- BELDADE, P., KOOPS, K., BRAKEFIELD, P.M. (2002), "Developmental constraints versus flexibility in morphological evolution". In *Nature*, 416, pp. 844-847.
- BENZENHÖFER, U. (2007), *Der Arztphilosoph Viktor von Weizsäcker. Leben und Werk im Überblick*. Vandenhoeck & Ruprecht, Göttingen.
- BERGER, T. (1977), "'Tulipomania' was no dutch treat to gambling burghers". In *Smithsonian*, 4, pp. 70-77.
- BERGSON, H. (1907), *L'evoluzione creatrice*. Tr. it. Raffaello Cortina, Milano 2002.
- BERTALANFFY, L. VON (1928), *Kritische Theorie der Formenbildung*. Borntraeger, Berlin.
- BERTALANFFY, L. VON (1932-1942), *Theoretische Biologie*. Borntraeger, Berlin.
- BERTALANFFY, L. VON (1952), *The Problem of Life*. Harper, New York.
- BERTALANFFY, L. VON (1968), *Teoria generale dei sistemi. Fondamenti, sviluppo, applicazioni*. Tr. it. Mondadori, Milano 2004.
- BERTHOUD, G. (1999) (a cura di), *Animalité et humanité. Autour d'Adolf Portmann*. Droz, Genève.
- BERTOLINI, M. (2003), "Soggettività e Umwelt: la monadologia ambientale di Jakob von Uexküll". In *Itinera* ([www.filosofia.unimi.it/itinera/mat/saggi/bertolinim\\_umwelt.pdf](http://www.filosofia.unimi.it/itinera/mat/saggi/bertolinim_umwelt.pdf)).

- BINYAN, L. (1993), "An unnatural disaster". In *New York Review of Books*, 8/4/1993, pp. 3-6.
- BLANC, M. (1984), "Gregor Mendel: la légende du génie méconnu". In *Recherche*, 15, pp. 46-59.
- BLUMENBERG, H. (1986), *Tempo della vita e tempo del mondo*. Tr. it. il Mulino, Bologna 1996.
- BOCK, W.J. (1959), "Preadaptation and multiple evolutionary pathways". In *Evolution*, 13, pp. 194-211.
- BOCK, W.J., VON WAHLERT, G. (1965), "Adaptation and the form-function complex". In *Evolution*, 19, pp. 269-299.
- BÖHME, G. (2008), "Den Fall Viktor von Weizsäcker ernst nehmen zur Topik der Bioethik". In *Fragwürdige Medizin. Unmoralische Forschung in Deutschland, Japan und den USA im 20. Jahrhundert*. Campus, Frankfurt a.M., pp. 102-119.
- BONHOEFFER, D. (1944), *Chi sono io? Meditazioni dal carcere*. Tr. it. Claudiana, Torino 2005.
- BONNER, J.T. (1982) (a cura di), *Evolution and Development*. Dahlem Conferenzen, Springer-Verlag, Berlin.
- BONNER, J.T. (1988), *The Evolution of Complexity by Means of Natural Selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- BOOKSTEIN, F.L. (1991), *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BORDO, S. (1993), *Il peso del corpo*. Tr. it. Feltrinelli, Milano 1997.
- BOSSONG, F. (1991), *Zu Leben und Werk von Erwin Walter Maximilian Straus (1891-1975) mit Ausblicken auf seine Bedeutung für die medizinische Psychologie*. Königshausen & Neumann, Würzburg.
- BOUDIER, H.S. (1993), "Helmuth Plessner als philosophischer Wegweiser für F.J.J. Buytendijk". In *Continental Philosophy Review*, 26, pp. 199-207.
- BOWLER, P.J. (1983), *The Eclipse of Darwinism*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- BOWLER, P.J. (1996), *Life's Splendid Drama: Evolutionary Biology and the Reconstruction of Life's Ancestry (1860-1940)*. University of Chicago Press, Chicago.
- BOYD, R. (1999), "Homeostasis, species and higher taxa". In WILSON, R.A. (a cura di), *Species: New Interdisciplinary Essays*. The MIT Press, Cambridge, MA, pp. 141-185.
- BRANDON, R.N. (2005), "Evolutionary modules: Conceptual analyses and empirical hypotheses". In CALLEBAUT, W., RASSKIN-GUTMAN, D. (a cura di), *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. The MIT Press, Cambridge, MA-London, pp. 51-60.
- BRENTARI, C. (2011), *Jakob von Uexküll. Alle origini dell'antropologia filosofica*. Morcelliana, Brescia.
- BRETSCHER, A. (1947), "Reduktion der Zehenzahl bei *Xenopus*-larven nach lokaler Colchicin-behandlung". In *Revue Suisse de Zoologie*, 54, pp. 273-279.
- BRETSCHER, A. (1949), "Die Hintenbeinentwicklung von *Xenopus laevis*."





- Daud. und ihre Beeinflussung durch Colchicin". In *Revue Suisse de Zoologie*, 56, pp. 33-96.
- BRETSCHER, A., TSCHUMI, P. (1951), "Gestufte Reduktion von chemisch behandelten *Xenopus* Beinen". In *Revue Suisse de Zoologie*, 58, pp. 391-398.
- BRIGANDT, I. (2005), "The instinct concept of the early Konrad Lorenz". In *Journal of the History of Biology*, 38, pp. 571-608.
- BRYLSKI, P., HALL, B.K. (1988a), "Epithelial behaviors and threshold effects in the development and evolution of internal and external cheek pouches in rodents". In *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 26, pp. 144-154.
- BRYLSKI, P., HALL, B.K. (1988b), "Ontogeny of a macroevolutionary phenotype: The external cheek pouches of geomyoid rodents". In *Evolution*, 42, pp. 391-394.
- BUCHANAN, B. (2008), *Onto-Ethologies. The Animal Environments of Uexküll, Heidegger, Merleau-Ponty, and Deleuze*. SUNY Press, Albany.
- BUDD, G.E. (2001), "Why are arthropods segmented?". In *Evolution and Development*, 3, 5, pp. 332-342.
- BURDACH, K.FR. (1800), *Propädeutik zum Studium der gesammten Heilkunst*. Breitkopf & Härtel, Leipzig.
- BURDACH, K.FR. (1817), *Über die Aufgabe der Morphologie*. Dyk, Leipzig.
- BÜRGER, R. (1986), "Constraints for the evolution of functionally coupled characters: A non-linear analysis of a phenotypic model". In *Evolution*, 40, 1, pp. 182-193.
- BURIAN, R.M. (2000), "General introduction to the symposium on evolutionary developmental biology: Paradigms, problems, and prospects". In *American Zoologist*, 40, pp. 711-717.
- BURIAN, R.M. (2005), *The Epistemology of Development, Evolution, and Genetics*. Cambridge University Press, New York.
- BURKE, A.C. (1989), "The development of the turtle carapace: Implications for the evolution of a novel Bauplan". In *Journal of Morphology*, 199, pp. 363-378.
- BURKHARDT, R.W. JR. (1984), "The zoological philosophy of J.B. Lamarck", introduzione a J.B. LAMARCK, *Zoological Philosophy*. University of Chicago Press, Chicago-London.
- BURR, H.S. (1930), "Hyperplasia in the brain of *Ambystoma*". In *Journal of Experimental Zoology*, 55, pp. 171-191.
- BUSCALIONI, A.D. (1999), *Animales Fantásticos. La creación de un reino hace mil millones de años*. Ediciones Libertarias, Madrid.
- BUSCALIONI, A.D., DE LA IGLESIAS, A., DELGADO-BUSCALIONI, R., DEJOAN, A. (2005), "Modularity at the boundary between art and science". In CALLEBAUT, W., RASSKIN-GUTMAN, D. (a cura di), *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. The MIT Press, Cambridge, MA-London, pp. 283-304.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1918), *Proeven over gewoontevorming bij dieren*. van Soest, Amsterdam.

- BUYTENDIJK, F.J.J. (1920, 1932<sup>2</sup>), *Psicologia degli animali*. Tr. it. Sandron, Palermo 1930.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1922), *De wijsheid der mieren*. Meulenhoff, Amsterdam.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1925), *Over het verstaan der levensverschijnselen*. Wolters, Groningen.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1928), "Anschauliche Kennzeichen des Organischen". In BUYTENDIJK, F.J.J. (1958a, pp. 1-13).
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1929a), "Zur Untersuchung des Wesensunterschieds von Mensch und Tier". In BUYTENDIJK, F.J.J. (1958a, pp. 21-59).
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1929b), *Ergebnisse der sportärztlichen Untersuchungen bei den IX. Olympischen Spielen in Amsterdam 1928*. Springer, Berlin.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1932a), *Het spel van mensch en dier als openbaring van levensdriften*. Standaard, Antwerpen.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1932b), "Über die Steuerung der tierischen Bewegungen". In PRINZHORN, H. (a cura di), *Die Wissenschaft am Scheidewege von Leben und Geist. Festschrift Ludwig Klages zum 60. Geburtstag*. Barth, Leipzig, pp. 14-18.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1932c), *De psychologie van den hond*. Kosmos, Amsterdam.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1933), *Wesen und Sinn des Spiels*. Arno Press, New York 1976.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1935), "Die Funktion der Teile im Bilde des Ganzen". In BUYTENDIJK, F.J.J. (1958a, pp. 14-20).
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1937), "Die Erwerbung neuer Gewohnheiten als Lebenserscheinung". In PIÉRON, H., MEYERSON, I. (a cura di), *11<sup>ème</sup> Congrès International de Psychologie. Rapports et comptes rendus*. Alcan, Paris 1938, pp. 69-80.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1938), *Grondproblemen van het dierlijk leven*. Standaard, Antwerpen.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1942), *Il dolore*. Tr. it. Morcelliana, Brescia 1957.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1947), "Das erste Lächeln des Kindes". In BUYTENDIJK, F.J.J. (1958a, pp. 101-118).
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1948), *Algemene theorie der menselijke houding en beweging als verbinding en tegenstelling van de fysiologische en de psychologische beschouwing*. Spectrum, Utrecht.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1950), *La psicologia del romanzo. Studi su Dostoevskij*. Tr. it. Edizioni Paoline, Roma 1968.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1951a), *La donna. I suoi modi di essere, di apparire, di esistere*. Tr. it. Martinelli, Firenze 1967.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1951b), "Zur Phänomenologie der Begegnung". In BUYTENDIJK, F.J.J. (1958a, pp. 60-100).
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1951c), "Zur allgemeinen Psychologie des Tanzes". In BUYTENDIJK, F.J.J. (1958a, pp. 139-149).
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1952), *Il football*. Tr. it. Vita e Pensiero, Milano 1954.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1957a), "Der Geschmack". In BUYTENDIJK, F.J.J. (1958a, pp. 189-207).

- BUYTENDIJK, F.J.J. (1957b), "Der Spieler". In BUYTENDIJK, F.J.J. (1958a, pp. 208-229).
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1957c), "Das Menschliche der menschlichen Bewegung". In BUYTENDIJK, F.J.J. (1958a, pp. 170-188).
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1958a), *Das Menschliche. Wege zu seinem Verstandnis*. Koehler, Stuttgart.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1958b), *Psicologia umana e psicologia animale*. Tr. it. Garzanti, Milano 1962.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1965), *Prolegomena van een antropologische fysiologie*. Aula-boeken, Utrecht.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1970), "Some aspects of touch". In *Journal of Phenomenological Psychology*, 1, pp. 99-124.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1973a), "Das menschliche Spielen". In GADAMER, H.G., VOGLER, P. (a cura di), *Neue Anthropologie*. Thieme, Stuttgart, vol. 4, pp. 88-122.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1973b), "Het pathische aspect van de eindigheid". In STRUYKER BOUDIER, C.E.M. (a cura di), *De eindigt mens?* Amboboeken, Bilthoven, pp. 151-173.
- BUYTENDIJK, F.J.J., BINSWANGER, L. (1989), *Ontmoeting: correspondentie*. Kerckebosch, Zeist.
- BUYTENDIJK, F.J.J., GUARDINI, R. (1987), *De rede van het hart: correspondentie*. Kerckebosch, Zeist.
- BUYTENDIJK, F.J.J., PLESSNER, H. (1925), *Die Deutung des mimischen Ausdrucks. Ein Beitrag zur Lehre vom Bewußtsein des anderen Ichs*. In PLESSNER, H. (2003), *Gesammelte Schriften*. Suhrkamp, Frankfurt a.M., 10 voll., vol. 7, pp. 67-131.
- BUYTENDIJK, F.J.J., PLESSNER, H. (1935), *Die physiologische Erklärung des Verhaltens. Eine Kritik an der Theorie Pawlows*. In PLESSNER, H. (1983), *Gesammelte Schriften*. Suhrkamp, Frankfurt a.M., 10 voll., vol. 8, pp. 7-32.
- BUYTENDIJK, F.J.J., PLESSNER, H. (1938), "Tier und Mensch". In PLESSNER, H., *Politik, Anthropologie, Philosophie. Aufsätze und Vorträge*. Fink, München 2001, pp. 144-167.
- BUYTENDIJK, F.J.J., PLESSNER, H. (1993), *Filosofische wegwijzer: correspondentie*. Kerckebosch, Zeist.
- CAILLOIS, R. (1960), "Natura pictrix". Tr. it. in *L'occhio di Medusa*. Raffaello Cortina, Milano 1998, pp. 37-49.
- CAIN, J.A. (1994), "Ernst Mayr as community architect: Launching the society for the study of evolution and the journal *Evolution*". In *Biology and Philosophy*, 9, pp. 387-427.
- CALLEBAUT, W. (2005), "The ubiquity of modularity". In CALLEBAUT, W., RASSKIN-GUTMAN, D. (a cura di), *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. The MIT Press, Cambridge, MA-London, pp. 3-28.
- CALLEBAUT, W., MÜLLER, G.B., NEWMAN, S.A. (2007), "The organismic systems approach: Evo-devo and the streamlining of the naturalistic agenda". In SAMSON, R., BRANDON, R.N. (a cura di), *Integrating Evolution*

- and Development. From Theory to Practice.* The MIT Press, Cambridge, MA-London, pp. 25-92.
- CALLEBAUT, W., RASSKIN-GUTMAN, D. (2005) (a cura di), *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems.* The MIT Press, Cambridge, MA-London.
- CALLENDER, L.A. (1988), "Gregor Mendel: An opponent of descent with modification". In *History of Science*, 26, pp. 41-75.
- CAMPBELL, N.A., REECE, J.B. (2002), *Biology.* Benjamin Cummings, San Francisco, CA (VI ed.).
- CANUTO, P.E. (1988), "Engineering a rebirth: Genetics may be Ohio's hope". In *Akron Beacon Journal*, 19/1/1988, pp. A1, A8-9.
- CARLSON, E.A. (1966), *The Gene. A Critical History.* Saunders, Philadelphia-London.
- CARROLL, R.L. (1988), *Vertebrate Paleontology and Evolution.* W.H. Freeman, New York.
- CARROLL, R.L. (1997), *Patterns and Processes of Vertebrate Evolution.* Cambridge University Press, Cambridge.
- CARROLL, S.B. (1995), "Homeotic genes and the evolution of arthropods and chordates". In *Nature*, 376, pp. 479-485.
- CARROLL, S.B. (2001), "Chance and necessity: The evolution of morphological complexity and diversity". In *Nature*, 409, pp. 1102-1109.
- CARROLL, S.B. (2005), *Infinite forme bellissime. La nuova scienza dell'Evo-Devo.* Tr. it. Codice, Torino 2006.
- CARROLL, S.B., GRENIER, J.K., WEATHERBEE, S.D. (2001), *From DNA to Diversity: Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design.* Blackwell Science, Inc., Malden, MA.
- CASSIRER, E. (1928), *Metafisica delle forme simboliche.* Tr. it. Sansoni, Firenze 2003.
- CASSIRER, E. (1940), *Storia della filosofia moderna. Il problema della conoscenza nella filosofia e nella scienza.* Tr. it. Einaudi, Torino 1952, vol. 4.
- CASSIRER, E. (1944), *Saggio sull'uomo.* Tr. it. Armando, Roma 1982.
- CHAPMAN, R.E., RASSKIN-GUTMAN, D. (2001), "Quantifying morphology". In BRIGGS, D., CROWTHER, P. (a cura di), *Paleobiology.* Blackwell, Oxford, vol. 2, pp. 489-492.
- CISLAGHI, F. (2008), *Goethe e Darwin. La filosofia delle forme viventi.* Mimesis, Milano.
- CLARK, J.A. (2010), "Relations of homology between higher cognitive emotions and basic emotions". In *Biology and Philosophy*, 25, pp. 75-94.
- CLAUSBERG, K. (2006), *Zwischen den Sternen: Lichtbildarchive. Was Einstein und Uexküll, Benjamin und das Kino der Astronomie des 19. Jahrhunderts verdanken.* Akademie, Berlin.
- COLEMAN, W. (1980), "Morphology in the evolutionary synthesis". In MAYR, E., PROVINE, W.B. (a cura di), *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology.* Harvard University Press, Cambridge, MA, pp. 174-180.
- COLLINS, J.P., ZERBA, K.E., SREDL, M.J. (1994), "Shaping intraspecific va-

riation: Development, ecology and the evolution of morphology and life history variation in tiger salamanders”. In MARKOW, T.A. (a cura di), *Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 169-185.

CONRAD-MARTIUS, H. (1934), *Die "Seele" der Pflanze*. Borgmeyer, Breslau.

CONRAD-MARTIUS, H. (1944, 1961<sup>2</sup>), *Der Selbstaufbau der Natur. Entelechien und Energien*. Goverts, Hamburg.

CONRAD-MARTIUS, H. (1949a), *Abstammungslehre*. Koesel, München.

CONRAD-MARTIUS, H. (1949b), *Bios und Psyche*. Claassen & Goverts, Hamburg.

CONTE, P. (2013), “Fanerologia. Adolf Portmann tra estetica e biologia”. In PORTMANN, A. (1948a, 1960<sup>2</sup>, pp. IX-XXXIII).

CORNELL, J.F. (1987), “God’s magnificent law: The bad influence of theistic metaphysics on Darwin’s estimation of natural selection”. In *Journal of the History of Biology*, 20, pp. 381-412.

COSTA, O.G. (1844), “Su due nuovi generi di Crostacei decapodi macrouri”. In *Annali dell'Accademia degli Aspiranti Naturalisti*, 2, pp. 285-292.

CRACRAFT, J. (1990), “The origin of evolutionary novelties: Pattern and process at different hierarchical levels”. In NITECKI, M.H. (a cura di), *Evolutionary Innovations*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 21-44.

CRICK, F. (1970), “Diffusion in morphogenesis”. In *Nature*, 225, pp. 420-422.

D’AGATA, V.C., TEDESCO, S. (2011), “Introduzione. Al margine dello studio della natura”. In WEIZSÄCKER, V. VON (2011, pp. 7-21).

D’ARCY THOMPSON, W. (1917), *Crescita e forma*. Tr. it. Bollati Boringhieri, Torino 1992.

DALCQ, A. (1949), “L’apport de l’embryologie causale au problème de l’évolution”. In *Portugaliae Acta Biologica (Serie A)*, pp. 367-400.

DARWIN, CH. (1859), *L’origine delle specie*. Tr. it. Bollati Boringhieri, Torino 2011.

DARWIN, CH. (1868, 1875<sup>2</sup>), *La variazione degli animali e delle piante allo stato domestico*. Tr. it. Einaudi, Torino 2011.

DARWIN, CH. (1871), *L’origine dell’uomo e la selezione sessuale*. Tr. it. Newton Compton, Roma 2011.

DARWIN, CH. (1872), *L’espressione delle emozioni nell’uomo e negli animali*. Tr. it. Bollati Boringhieri, Torino 2012.

DARWIN, CH. (2009), *L’origine delle specie. Abbozzo del 1842. Lettere (1844-1858). Comunicazione del 1858*. Tr. it. Einaudi, Torino.

DASSOW, G. VON, MUNRO, E.M. (1999), “Modularity in animal development and evolution: Elements of a conceptual framework for evo-devo”. In *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)*, 285, pp. 307-325.

DASSOW, G. VON, MUNRO, E.M., ODELL, G.M. (2000), “The segment polarity network is a robust developmental model”. In *Nature*, 406, pp. 188-192.

DAVIDSON, E.H. (2006), *The Regulatory Genome*. Academic Press, Burlington, MA.

spostato qui  
dalla lettera  
“v”

- DAVIS, D.D. (1949), "Comparative anatomy and the evolution of vertebrates". In JEPSEN, G.L., MAYR, E., SIMPSON, G.G. (a cura di), *Genetics, Paleontology, and Evolution*. Princeton University Press, Princeton, pp. 64-89.
- DAVIS, D.D. (1960), "The proper goal of comparative anatomy". In PURCHON, R.D. (a cura di), *Proceedings of the Centenary and Bicentenary Congress of Biology Singapore, December 2-9, 1958*. University of Malaya Press, Singapore, pp. 44-50.
- DAVIS, D.D. (1964), *The Giant Panda: A Morphological Study of Evolutionary Mechanisms*. Fieldiana: Zoology Memoirs v. 3. Chicago Natural History Museum, Chicago.
- DAWKINS, R. (1986), *L'orologiaio cieco. Creazione o evoluzione?* Tr. it. in *Dawkins*. Mondadori, Milano 2010, pp. 347-772.
- DAWKINS, R. (1996), *Alla conquista del Monte Improbabile*. Tr. it. Mondadori, Milano 2003.
- DE BEER, G.R. (1938), "Embryology and evolution". In DE BEER, G.R. (a cura di), *Evolution: Essays presented to E.S. Goodrich*. Oxford University Press, Oxford, pp. 57-78.
- DE CAROLIS, M. (2008), *Il paradosso antropologico. Nicchie, micromondi e dissociazione psichica*. Quodlibet, Macerata.
- DE GENNES, P.G. (1992), "Soft matter". In *Science*, 256, pp. 495-497.
- DEACON, T.W. (2007), "Shannon-Boltzmann-Darwin: Redefining information. Part 1". In *Cognitive Semiotics*, 1, pp. 123-148.
- DEACON, T.W. (2008), "Shannon-Boltzmann-Darwin: Redefining information. Part 2". In *Cognitive Semiotics*, 2, pp. 167-194.
- DEKKERS, W.J.M. (1985), *Het bezielde lichaam. Het ontwerp van een antropologische fysiologie en geneeskunde volgens F.J.J. Buytendijk*. Kerckebosch, Zeist.
- DEKKERS, W.J.M. (1995), "F.J.J. Buytendijk's concept of an anthropological physiology". In *Theoretical Medicine and Bioethics*, 16, pp. 15-39.
- DELBRÜCK, M. (1976), "How Aristotle discovered DNA". In HUANG, K. (a cura di), *Physics and Our World: A Symposium in Honor of Victor E. Weisskopf*. American Institute of Physics, New York, pp. 123-130.
- DELEUZE, G., GUATTARI, F. (1980), *Mille piani. Capitalismo e schizofrenia*. Tr. it. Castelvecchi, Roma 2010.
- DELEUZE, G., GUATTARI, F. (1991), *Che cos'è la filosofia*. Tr. it. Einaudi, Torino 2008.
- DELSOL, M. (1977), "Embryogenesis, morphogenesis, genetics, and evolution". In HECHT, M.K., GOODY, P.C., HECHT, B.M. (a cura di), *Major Patterns in Vertebrate Evolution*. Plenum Press, New York, pp. 119-138.
- DESCARTES, R. (post.), *L'uomo*. Tr. it. in *Opere postume (1650-2009)*. Bompiani, Milano 2009.
- DESIDERI, F. (2011), *La percezione riflessa. Estetica e filosofia della mente*. Raffaello Cortina, Milano.
- DETWILER, S.R. (1920), "On the hyperplasia of nerve centers resulting from excessive peripheral loading". In *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 6, pp. 96-101.



- DEWEY, J. (1934), *Arte come esperienza*. Tr. it. Aesthetica Edizioni, Palermo 2007.
- DEWITTE, J. (1998), "L'interanimalité comme intercorporéité et intervisibilité: Merleau-Ponty lecteur de Portmann". In GAYON, J., MOREAU, P.F. (a cura di), *Corps et individuation*. Editions Universitaires de Dijon, Dijon, pp. 89-117.
- DEWITTE, J. (2001), "Adolf Portmann et l'apparence inadressée". In *Prétentaine*, 14-15, pp. 207-223.
- DOBZHANSKY, T. (1973), "Nothing in biology makes sense except in the light of evolution". In *American Biology Teacher*, 35, pp. 125-129.
- DOBZHANSKY, T., AYALA, F.J., STEBBINS, G.L., VALENTINE, J.W. (1977), *Evolution*. W.H. Freeman, San Francisco.
- DOUGLAS, A. (1992), *The Beast Within. A History of the Werewolf*. Chapman, London.
- DOUGLAS, M. (1966), *Purezza e pericolo. Un'analisi dei concetti di contaminazione e tabù*. Tr. it. il Mulino, Bologna 1993.
- DRIESCH, H. (1893), *Die Biologie als selbstständige Wissenschaft*. Engelmann, Leipzig.
- DRIESCH, H. (1905), *Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre*. Barth, Leipzig.
- DRIESCH, H. (1909, 1921<sup>2</sup>), *Philosophie des Organischen*. Engelmann, Leipzig, 2 voll.
- DRIESCH, H. (1912), *Ordnungslehre*. Diederichs, Jena.
- DRIESCH, H. (1917), *Wirklichkeitslehre. Ein metaphysischer Versuch*. Reinicke, Leipzig.
- DRIESCH, H. (1921), "Systematische Selbstdarstellung". In SCHMIDT, R. (a cura di), *Die Philosophie der Gegenwart in Selbstdarstellungen*. Meiner, Leipzig, vol. 1, pp. 129-190.
- DRIESCH, H. (1928), *Der Mensch und die Welt*. Reinicke, Leipzig.
- DUBOULE, D., WILKINS, A.S. (1998), "The evolution of 'bricolage'". In *Trends in Genetics*, 14, 2, pp. 54-59.
- DULLEMEIJER, P. (1974), *Concepts and Approaches in Animal Morphology*. Van Gorcum & Comp. B.V., Assen, Paesi Bassi.
- DULLEMEIJER, P. (1981), "Functional morphology and evolutionary biology". In *Acta Biotheoretica*, 29, pp. 151-250.
- DUNCKER, H.-R. (1989), "The significance of morphology in the biological sciences: the necessity for pictorial illustrations of the complexity of morphological structures". In SPLECHTNA, H., HILGERS, H. (a cura di), *Trends in Vertebrate Morphology: Proceedings of the 2<sup>nd</sup> International Symposium on Vertebrate Morphology, Vienna, 1986*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp. 619-630.
- DUNN, L.C. (1965), *Breve storia della genetica. Principali correnti di pensiero (1864-1939)*. Tr. it. Isedi, Milano 1978.
- DYSON, F.J. (1979a), "Time without end: Physics and biology in an open universe". In *Reviews of Modern Physics*, 61, pp. 447-460.
- DYSON, F.J. (1979b), *Turbare l'universo*. Tr. it. Bollati Boringhieri, Torino 2010<sup>2</sup>.

- DYSON, F.J. (1985), *Origini della vita*. Tr. it. Bollati Boringhieri, Torino 2002<sup>2</sup>.
- EBERHARD, W.G. (2001), "Multiple origins of a major novelty: Moveable abdominal lobes in male sepsid flies (Diptera: Sepsidae), and the question of developmental constraints". In *Evolution and Development*, 3, pp. 206-222.
- ECKERMANN, J.P. (1836-1848), *Conversazioni con Goethe negli ultimi anni della sua vita*. Tr. it. Einaudi, Torino 2008.
- EDE, D.A., FLINT, O.P. (1972), "Patterns of cell division, cell death and chondrogenesis in cultured aggregates of normal and *talpid*' mutant chick limb mesenchyme cells". In *Journal of Embryology and Experimental Morphology*, 27, pp. 245-260.
- EDE, D.A., FLINT, O.P., WILBY, O.K., COLQUHOUN, P. (1977), "The development of the precartilaginous condensations in the limb bud mesenchyme *in vivo* and *in vitro*". In EDE, D.A., HINCHLIFFE, J.R., BALLS, M. (a cura di), *Vertebrate Limb and Somite Morphogenesis*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 161-179.
- EINSTEIN, A. (1916), "I fondamenti della teoria della relatività generale". Tr. it. disponibile all'indirizzo web <http://ricerca.mat.uniroma3.it/ipparco/pagine/deposito/archivio/einstein/einstein16a.ps.gz>.
- ELDREDGE, N., GOULD, S.J. (1972), "Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism". In SCHOPF, T.J.M. (a cura di), *Models in Paleobiology*. Freeman and Cooper, San Francisco, pp. 82-115.
- ERESHEFSKY, M. (2007), "Psychological categories as homologies: Lessons from ethology". In *Biology and Philosophy*, 22, pp. 659-674.
- ERESHEFSKY, M. (2009), "Homology: Integrating phylogeny and development". In *Biological Theory*, 4, 3, pp. 225-229.
- ESPOSITO, R. (2004), *Bios. Biopolitica e filosofia*. Einaudi, Torino.
- FABRE, J.-H.C. (1879-1907), *Ricordi entomologici. Studi sull'istinto e i costumi degli insetti*. Tr. it. Sonzogno, Milano 1914, 11 voll.
- FALCONER, D.S. (1981), *Introduction to Quantitative Genetics*. Longman, London.
- FEDUCCIA, A. (1980), *The Age of Birds*. Harvard University Press, Cambridge.
- FEHILLY, C.B., WILLADSEN, S.M., TUCKER, E.M. (1984), "Interspecific chimerism between sheep and goat". In *Nature*, 307, pp. 634-636.
- FISCHER, W.F. (1976), "Erwin Straus and the phenomenological approach to psychopathology". In *Journal of Phenomenological Psychology*, 7, 1, pp. 95-115.
- FISHER, D.C. (1985), "Evolutionary morphology: Beyond the analogous, the anecdotal, and the ad hoc". In *Paleobiology*, 11, 1, pp. 120-138.
- FISHER, R.A. (1936), "Has Mendel's work been rediscovered?". In *Annals of Science*, 1, pp. 115-137.
- FODOR, J. (2007), "Why pigs don't have wings". In *London Review of Books*, 29, 20, pp. 19-22 (<http://www.lrb.co.uk/v29/n20/jerry-fodor/why-pigs-dont-have-wings>).





- FOOTE, M. (1997), "The evolution of morphological diversity". In *Annual Review of Ecological Systems*, 28, pp. 129-152.
- FORGACS, G., NEWMAN, S.A. (2005) (a cura di), *Biological Physics of the Developing Embryo*. Cambridge University Press, New York.
- FOUCAULT, M. (1961), *Storia della follia nell'età classica*. Tr. it. Rizzoli, Milano 2011.
- FOX, D.L., PANTIN, C.F. (1941), "The colour of the plumose anemone *Metridium senile*". In *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, Series B, 230, 574, pp. 415-450.
- FOX, R.C., SWAZEY, J.P. (1992), *Spare Parts. Organ Replacement in American Society*. Oxford University Press, Oxford-New York.
- FRAZZETTA, T.H. (1970), "From hopeful monsters to bolyerine snakes?". In *American Naturalist*, 104, pp. 55-72.
- FREUD, S. (1920), *Al di là del principio del piacere*. Tr. it. in *Opere*. Boringhieri, Torino 1977, 12 voll., vol. 9, pp. 187-249.
- FREUD, S. (1932), *Introduzione alla psicoanalisi (nuova serie di lezioni)*. Tr. it. in *Opere*. Boringhieri, Torino 1979, 12 voll., vol. 11, pp. 115-284.
- FRICKE, H. (1909), *Über die innere Reibung des Lichtäthers als Ursache der magnetischen Erscheinungen*. Heckner, Wolfenbüttel.
- FRICKE, H. (1918), *Eine neue und einfache Deutung der Schwerkraft*. Hempel, Berlin.
- FRICKE, H. (1920), *Die Fehler in Einsteins Relativitätstheorie*. Heckner, Wolfenbüttel.
- FRICKE, H. (1934), *Die im Innern erdähnliche Sonne: eine neue Anschauung von Aether, Schwerkraft und Sonne*. Borkmann, Weimar.
- FRICKE, H. (1939), *Weltätherforschung: ein Aufbauprogramm nach dem Umsturz in der Physik*. Borkmann, Weimar.
- GALLESE, V., ROCHAT, M., COSSU, G., SINIGAGLIA, C. (2009), "Motor cognition and its role in the phylogeny and ontogeny of action understanding". In *Developmental Psychology*, 45, 1, pp. 103-113.
- GANFORNINA, M.D., SÁNCHEZ, D. (1999), "Generation of evolutionary novelty by functional shift". In *BioEssays*, 21, pp. 432-439.
- GANS, C. (1969), "Functional components versus mechanical units in descriptive morphology". In *Journal of Morphology*, 128, pp. 365-368.
- GANS, C. (1975), "Tetrapod limblessness: Evolution and functional corollaries". In *American Zoologist*, 15, pp. 455-567.
- GANS, C. (1985), "Vertebrate morphology: Tale of a phoenix". In *American Zoologist*, 25, pp. 689-694.
- GANS, C. (1989), "Morphology, today and tomorrow". In SPLECHTNA, H., HILGERS, H. (a cura di), *Trends in Vertebrate Morphology: Proceedings of the 2<sup>nd</sup> International Symposium on Vertebrate Morphology*, Vienna, 1986. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp. 631-637.
- GARSTANG, W. (1922), "The theory of recapitulation: A critical restartement of the biogenetic law". In *Journal of the Linnean Society. Zoology*, 35, pp. 81-101.
- GAYON, J. (2000), "History of the concept of allometry". In *American Zoologist*, 40, pp. 748-758.

- GEHLEN, A. (1940, 1944<sup>3</sup>), *L'uomo. La sua natura e il suo posto nel mondo*. Tr. it. Feltrinelli, Milano 1983.
- GENNART, M. (1986), "Une phénoménologie des données hylétiques est-elle possible? À propos de 'Vom Sinn der Sinne' de Erwin Straus". In *Études phénoménologiques*, 2, 4, pp. 19-46.
- GEOFFROY DE SAINT-HILAIRE, É. (1830), *Principes de philosophie zoologique*. Pichon et Didier, Rousseau, Paris.
- GERHARDS, K. (1922), "Der mathematische Kern der Außenwelthypothese". In *Die Naturwissenschaften*, 10, pp. 423-430, 446-453.
- GERHART, J., KIRSCHNER, M. (1997), *Cells, Embryos, and Evolution: Towards a Cellular and Developmental Understanding of Phenotypic Variation and Evolutionary Adaptability*. Blackwell Science, Inc., Malden, MA.
- GHISELIN, M.T. (1980), "The failure of morphology to assimilate darwinism". In MAYR, E., PROVINE, W.B. (a cura di), *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. Harvard University Press, Cambridge, MA, pp. 180-193.
- GIBSON, J.J. (1979), *Un approccio ecologico alla percezione visiva*. Tr. it. Fabbrì, Milano 2010.
- GILBERT, S.F. (1997), *Developmental Biology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA (v ed).
- GILBERT, S.F. (2000), *Developmental Biology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA (vi ed).
- GILBERT, S.F. (2003), *Developmental Biology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA (vii ed).
- GILBERT, S.F., BOLKER, J.A. (2001), "Homologies of Process and Modular Elements of Embryonic Construction". In WAGNER, G.P. (a cura di), *The Character Concept in Evolutionary Biology*. Academic Press, San Diego, pp. 437-456.
- GILBERT, S.F., LOREDO, G.A., BRUKMAN, A., BURKE, A.C. (2001), "Morphogenesis of the turtle shell: The development of a novel structure in tetrapod evolution". In *Evolution and Development*, 3, 2, pp. 47-58.
- GILBERT, S.F., OPITZ, J.M., RAFF, R.A. (1996), "Resynthesizing evolutionary and developmental biology". In *Developmental Biology*, 173, pp. 357-372.
- GOETHE, J.W. (1792), *L'esperienza come mediatore fra oggetto e soggetto*. Tr. it. in GOETHE, J.W. (1962, vol. 5, pp. 27-37).
- GOETHE, J.W. (1794), *Applicabilità agli esseri organici del concetto che bellezza è perfezione con libertà*. Tr. it. in GOETHE, J.W. (1962, vol. 5, pp. 38-41).
- GOETHE, J.W. (1795), *Primo abbozzo di un'introduzione generale all'anatomia comparata fondata sull'osteologia*. Tr. it. in GOETHE, J.W. (1962, vol. 5, pp. 179-200).
- GOETHE, J.W. (1798a), *Esperienza e scienza*. Tr. it. in GOETHE, J.W. (1962, vol. 5, pp. 42-44).
- GOETHE, J.W. (1798b), *La metamorfosi delle piante*. Tr. it. in *Tutte le poesie*. Mondadori, Milano 1989, 3 voll., vol. 1/1, pp. 399-403.

- GOETHE, J.W. (1806), *Metamorfosi degli animali*. Tr. it. in *Tutte le poesie*. Mondadori, Milano 1989, 3 voll., vol. 1/2, pp. 1013-1017.
- GOETHE, J.W. (1807), *Introduzione dell'oggetto*. Tr. it. in GOETHE, J.W. (1962, vol. 5, pp. 77-81).
- GOETHE, J.W. (1810a), *La teoria dei colori*. Tr. it. il Saggiatore, Milano 2008.
- GOETHE, J.W. (1810b), *La storia dei colori*. Tr. it. Luni editrice, Milano-Trento 1998.
- GOETHE, J.W. (1826), "Sulla matematica e il suo abuso". Tr. it. in *Teoria della natura*. Boringhieri, Torino 1958, pp. 123-135).
- GOETHE, J.W. (1827), *Limiti dell'umano*. Tr. it. in *Tutte le poesie*. Mondadori, Milano 1989, 3 voll., vol. 1/1, pp. 633-635.
- GOETHE, J.W. (1833, 1840<sup>2</sup>), *Massime e riflessioni*. Tr. it. Rizzoli, Milano 1992.
- GOETHE, J.W. (1962), *Opere*. Tr. it. Sansoni, Firenze, 5 voll.
- GOETHE, J.W. (1987), *Morphologie* (frammento non databile). In *Sämtliche Werke*. Deutscher Klassiker Verlag, Frankfurt a.M. 1987, 40 voll., vol. 24, p. 349.
- GOETHE, J.W. (1989), *Tutte le poesie*. Tr. it. Mondadori, Milano, 3 voll.
- GOLDSCHMID, A., KOTRSCHAL, K. (1989), "Ecomorphology: Development and concepts". In SPLECHTNA, H., HILGERS, H. (a cura di), *Trends in Vertebrate Morphology: Proceedings of the 2<sup>nd</sup> International Symposium on Vertebrate Morphology, Vienna, 1986*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp. 501-512.
- GOLDSCHMIDT, R. (1940), *The Material Basis of Evolution*, con premessa di S.J. Gould. Yale University Press, New Haven-London 1982.
- GOODALL, J. (1986), *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*. Belknap Press, Cambridge, MA-London 1986.
- GOODWIN, B.C., HOLDER, N., WYLIE, C.C. (1983) (a cura di), *Development and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GOULD, S.J. (1966), "Allometry and size in ontogeny and phylogeny". In *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 41, pp. 587-640.
- GOULD, S.J. (1974), "The shape of things to come". In *Systematic Zoology*, 22, pp. 401-404.
- GOULD, S.J. (1977), *Ontogeny and Phylogeny*. Belknap/Harvard University Press, Cambridge, MA.
- GOULD, S.J. (1980a), "Is a new and general theory of evolution emerging?". In *Paleobiology*, 6, 1, pp. 119-130.
- GOULD, S.J. (1980b), *Il pollice del panda*. Tr. it. il Saggiatore, Milano 2012<sup>2</sup>.
- GOULD, S.J. (1982), "Change in developmental timing as a mechanism of macroevolution". In BONNER, J.T. (a cura di), *Evolution and Development*. Springer, Berlin, pp. 333-346.
- GOULD, S.J. (1983), "The hardening of the modern synthesis". In GRENE, M. (a cura di), *Dimensions of Darwinism*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 71-93.
- GOULD, S.J. (1993a), "Prophet for the earth" (recensione di E.O. Wilson, *The Diversity of Life*). In *Nature*, 361, p. 311.

- GOULD, S.J. (1993b), "The gift of new questions". In *Natural History*, 8, pp. 4-13.
- GOULD, S.J. (2002), *La struttura della teoria dell'evoluzione*. Tr. it. Codice, Torino 2003.
- GOULD, S.J., ELDREDGE, N. (1977), "Punctuated equilibria. Tempo and mode of evolution reconsidered". In *Paleobiology*, 3, pp. 115-151.
- GOULD, S.J., LEWONTIN, R.C. (1979), *I pennacchi di San Marco e il paradigma di Pangloss*. Tr. it. Einaudi, Torino 2001.
- GRAHAM, L.E., COOK, M.E., BUSSE, J.S. (2000), "The origin of plants: Body plan changes contributing to a major evolutionary radiation". In *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 97, pp. 4535-4540.
- GREGORY, W.K. (1950), "Parallel and diverging evolution in vertebrates and arthropods". In *Evolution*, 4, pp. 164-171.
- GRIFFITHS, P.E. (1999), "Squaring the circle: Natural kinds with historical essences". In WILSON, R.A. (a cura di), *Species: New Interdisciplinary Essays*. The MIT Press, Cambridge, MA, pp. 209-228.
- GRIFFITHS, P.E. (2006), "Function, homology, and character individuation". In *Philosophy of Science*, 73, 1, pp. 1-25.
- GRIFFITHS, P.E. (2007), "Evo-devo meets the mind: Towards a developmental evolutionary psychology". In SAMSON, R., BRANDON, R.N. (a cura di), *Integrating Evolution and Development. From Theory to Practice*. The MIT Press, Cambridge, MA-London, pp. 195-225.
- GRIFFITHS, P.E. (2009), "In what sense does 'nothing make sense except in the light of evolution'?" In *Acta Biotheoretica*, 57, pp. 11-32.
- GROSBERG, R.K., STRATHMANN, R.R. (2007), "The evolution of multicellularity: A minor major transition?". In *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38, pp. 621-654.
- GRÜNEBERG, H. (1952), "Genetical studies on the skeleton of the mouse". In *Journal of Genetics*, 51, pp. 95-114.
- GUALANDI, A. (2010), "Estesiologia della solitudine. Terapia filosofica e guarigione psichiatrica in Erwin Straus". In STRAUS, E. (1963a), pp. IX-XLIX.
- HAAS, W. (1921), *Die psychische Dingwelt*. Cohen, Bonn.
- HAECKEL, E. (1866a), *Generelle Morphologie der Organismen*. Georg Reimer, Berlin, vol. 1.
- HAECKEL, E. (1866b), *Generelle Morphologie der Organismen*. Georg Reimer, Berlin, vol. 2.
- HAECKEL, E. (1870), *Natürliche Schöpfungsgeschichte*. Georg Reimer, Berlin.
- HAECKEL, E. (1874), *Anthropogenie, oder Entwicklungsgeschichte des Menschen*. Engelmann, Leipzig 1877 (III ed).
- HALL, B.K. (1970), "Cellular differentiation in skeletal tissues". In *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 45, pp. 455-484.
- HALL, B.K. (1975), "Evolutionary consequences of skeletal differentiation". In *American Zoologist*, 15, pp. 329-350.
- HALL, B.K. (1978), *Developmental and Cellular Skeletal Biology*. Academic Press, New York.
- HALL, B.K. (1979), "Selective proliferation and accumulation of chondro-

- progenitor cells as the mode of action of biomechanical factors during secondary chondrogenesis". In *Teratology*, 20, pp. 81-92.
- HALL, B.K. (1983), "Epigenetic control in development and evolution". In GOODWIN, B.C., HOLDER, N., WYLIE, C.G. (a cura di), *Development and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 353-379.
- HALL, B.K. (1984), "Developmental processes underlying heterochrony as an evolutionary mechanism". In *Canadian Journal of Zoology*, 62, pp. 1-7.
- HALL, B.K. (1986), "The role of movement and tissue interactions in the development and growth of bone and secondary cartilage in the clavicle of the embryonic chick". In *Journal of Embryology and Experimental Morphology*, 93, pp. 133-152.
- HALL, B.K. (1992), *Evolutionary Developmental Biology*. Chapman & Hall, London.
- HALL, B.K. (1996), "Baupläne, phylotypic stages, and constraint: Why there are so few types of animals". In HECHT, M.K., MACINTYRE, R.J., CLEGG, M.T. (a cura di), *Evolutionary Biology*. Plenum Press, New York, vol. 29, pp. 215-261.
- HALL, B.K. (1999), *Evolutionary Developmental Biology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (II ed.).
- HALL, B.K. (2000), "Guest editorial: Evo-devo or devo-evo – does it matter?". In *Evolution and Development*, 2, 4, pp. 177-178.
- HALL, B.K. (2001), "The gene is not dead, merely orphaned and seeking a home". In *Evolution and Development*, 3, 4, pp. 225-228.
- HALL, B.K. (2002), "Palaeontology and evolutionary developmental biology: A science of the Nineteenth and Twenty-first centuries". In *Palaeontology*, 45, 4, pp. 647-669.
- HALL, B.K. (2003), "Unlocking the black box between genotype and phenotype: Cell condensations as morphogenetic (modular) units". In *Biology and Philosophy*, 18, pp. 219-247.
- HALUSKA, F., ALBERCH, P. (1983), "The cranial development of *Elephe obsoleta* (Ophidia, Colubridae)". In *Journal of Morphology*, 178, pp. 37-55.
- HAMBURGER, V. (1980), "Embryology and the modern synthesis in evolutionary theory". In MAYR, E., PROVINE, W.B. (a cura di), *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. Harvard University Press, Cambridge, MA, pp. 97-112.
- HAMBURGER, V., BALABAN, M., OPPENHEIM, R., WENGER, E. (1965), "Periodic motility of normal and spinal chick embryos between 8 and 17 days of incubation". In *Journal of Experimental Zoology*, 159, pp. 1-14.
- HANKEN, J. (1985), "Morphological novelty in the limb skeleton accompanies miniaturization in salamanders". In *Science*, 229, pp. 871-874.
- HANKEN, J., WAKE, M.H. (1991), "Introduction to the symposium: Experimental approaches to the analysis of form and function". In *American Zoologist*, 31, pp. 603-604.
- HEIDEGGER, M. (1929-1930), *Concetti fondamentali della metafisica*. Tr. it. il Melangolo, Genova 1999.

- HEIDEGGER, M. (1935-1936), "L'origine dell'opera d'arte". Tr. it. in *Sentieri interrotti*. La Nuova Italia, Firenze 1990, pp. 3-69.
- HEIDEGGER, M. (1947-1971), "Dalle lettere di Martin Heidegger a Medard Boss". Tr. it. in *Seminari di Zollikon*. Guida, Napoli 1991, pp. 343-406.
- HEINEMANN, F. (1934), "Goethe's phenomenological method". In *Philosophy*, 9, pp. 67-81.
- HELMHOLTZ, H. (1856-1867), *Handbuch der physiologischen Optik*. Voss, Hamburg-Leipzig.
- HELMHOLTZ, H. (1863), *Die Lehre von den Tonempfindungen als physiologische Grundlage für die Theorie der Musik*. Vieweg und Sohn, Braunschweig.
- HELMHOLTZ, H. (1878), *I fatti nella percezione*. Tr. it. in *Opere*. UTET, Torino 1996, pp. 591-629.
- HENKELMANN, TH. (1986), *Viktor von Weizsäcker (1886-1979). Materialien zu Leben und Werk*. Springer, Heidelberg.
- HENKELMANN, TH. (1990), "Viktor von Weizsäcker. L'uomo e la sua opera". Tr. it. in WEIZSÄCKER, V. VON (1990, pp. 17-75).
- HERING, E. (1878), *Zur Lehre vom Lichtsinne: sechs Mittheilungen an die Kaiserliche Akademie der Wissenschaften in Wien*. VDM-Müller, Saarbrücken 2007.
- HERWIG, M. (2001), "The unwitting muse. Jakob von Uexküll's theory of Umwelt and Twentieth-century literature". In *Semiotica*, 134, 1-4, pp. 553-592.
- HINCHLIFFE, J.R., JOHNSON, D.R. (1980), *The Development of the Vertebrate Limb*. Clarendon Press, Oxford.
- HO, M.W., SAUNDERS, P.T. (1979), "Beyond neodarwinism: An epigenetic approach to evolution". In *Journal of Theoretical Biology*, 78, pp. 573-591.
- HØEG, P. (1992), *I quasi adatti*. Tr. it. Mondadori, Milano 1997.
- HOFFMAN, A.A., PARSONS, P.A. (1997), *Extreme Environmental Change and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- HOFSTEN, N. (1957), "Linnaeus's conception of nature". In *Kungliga Vetenskaps-Societeten Arsbok*, pp. 65-105.
- HÖLDERLIN, FR. (1799), *Canto di Iperione e del destino*. Tr. it. in *Le liriche*. Adelphi, Milano 1993, pp. 252-253.
- HOLLAND, P.W.H. (1999), "The future of evolutionary developmental biology". In *Nature*, 402 (Supplement), pp. C41-C44.
- HOLLYDAY, M., HAMBURGER, V. (1976), "Reduction of the naturally occurring motor neuron loss by enlargement of the periphery". In *Journal of Comparative Neurology*, 170, pp. 311-320.
- HOMBERGER, D.G. (1988), "Models and tests in functional morphology: The significance of description and integration". In *American Zoologist*, 28, pp. 217-229.
- HORDER, T.J. (1989), "Syllabus for an embryological synthesis". In WAKE, D.B., ROTH, G. (a cura di), *Complex Organismal Functions: Integration and Evolution*. John Wiley & Sons, New York, pp. 315-348.
- HUBBARD, R. (1982), "The theory and practice of genetic reductionism –

- from Mendel's laws to genetic engineering". In ROSE, S. (a cura di), *Towards a Liberatory Biology*. Allison and Busby, London, pp. 62-78.
- HUBBARD, R., WALD, E. (1993), *Exploding the Gene Myth*, Beacon, Boston.
- HULL, D. (2001), *Science and Selection: Essays on Biological Evolution and the Philosophy of Science*, Cambridge University Press, New York.
- HUNTER, J.P. (1998), "Key innovations and the ecology of macroevolution". In *Trends in Ecology and Evolution*, 13, pp. 31-36.
- HUNTER, J.P., JERNVALL, J. (1995), "The hypocone as a key innovation in mammalian evolution". In *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 92, pp. 10.718-10.722.
- HUSSEY, T. (1999), "Evolutionary change and epistemology". In *Biology and Philosophy*, 14, pp. 561-584.
- HUXLEY, J.S. (1942), *The Modern Synthesis*. Allen & Unwin, London.
- HUXLEY, J.S. (1957), *New Bottles for New Wine*. Harper, New York.
- HUXLEY, TH.H. (1894), *Darwiniana. Essays*. Macmillan & Co., London.
- ILLIES, J. (1976), *Das Geheimnis des Lebendigen. Leben und Werk des Biologen Adolf Portmann*. Kindler, München.
- ISAACS, L.N. (1987), "The effecting of all things possible: Molecular biology and Bacon's vision". In *Perspectives in Biology and Medicine*, 30, pp. 402-432.
- 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, MA-London.
- JABLONKA, E., LAMB, M.J. (2006), "The evolution of information in the major transitions". In *Journal of Theoretical Biology*, 239, pp. 236-246.
- JACOB, F. (1970), *La logica del vivente. Storia dell'ereditarietà*. Tr. it. Einaudi, Torino 1987.
- JACOB, F. (1977), "Evolution and tinkering". In *Science*, 196, pp. 1161-1166.
- JACOBI, R.-M.E. (2003) (a cura di), *Zur Aktualität Viktor von Weizsäckers*. Königshausen & Neumann, Würzburg.
- JAMES, W. (1890), *Principi di psicologia*. Tr. it. Principato, Milano 1965.
- JANZ, D. (2001), "Viktor von Weizsäcker als Begründer der psychosomatischen Medizin". In *Fortschritte der Neurologie, Psychiatrie*, 69, 1, pp. 28-33.
- JENSEN, J.S. (1990), "Plausibility and testability: Assessing the consequences of evolutionary innovation". In NITECKI, M.H. (a cura di), *Evolutionary Innovations*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 171-190.
- JERNVALL, J. (2000), "Linking development with generation of novelty in mammalian teeth". In *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 97, pp. 2641-2645.
- JERNVALL, J., KERÄNEN, S.V.E., THESLEFF, I. (2000), "Evolutionary modification of development in mammalian teeth: Quantifying gene expression patterns and topography". In *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 97, pp. 14.444-14.448.
- JOHN, B., MIKLOS, G. (1988), *The Eukaryote Genome in Development and Evolution*. Allen & Unwin, London.
- JONAS, H. (1966), *The Phenomenon of Life*. Harper and Row, New York.

- JONAS, H. (1994), *Organismo e libertà. Verso una biologia filosofica*. Tr. it. Einaudi, Torino 1999.
- JUI-PI, C. (2006), "From animals to humans: Uexküll's *Umwelt* as read by Lacan and Canguilhem". In *Concentric: Literary and Cultural Studies*, 32, 2, pp. 43-67.
- KALMUS, H. (1983), "The scholastic origin of Mendel's concepts". In *History of Science*, 21, pp. 61-83.
- KANT, I. (1781, 1787<sup>2</sup>), *Critica della ragion pura*. Tr. it. Laterza, Roma-Bari 1991.
- KANT, I. (1790), *Critica della facoltà di giudizio*. Tr. it. Einaudi, Torino 2011 (1 ed. 1999).
- KATZ, M.J., LASEK, R.J. (1978), "Evolution of the nervous system: Role of ontogenic mechanisms in the evolution of matching populations". In *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 75, pp. 1349-1352.
- KATZ, M.J., LASEK, R.J., KAISERMAN-ABRAMOF, I.R. (1981), "Ontophylectics of the nervous system: Eyeless mutants illustrate how ontogenic buffer mechanisms channel evolution". In *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 78, pp. 379-401.
- KAUFFMAN, S.A. (1993), *The Origins of Order. Self-Organization and Selection in Evolution*. Oxford University Press, New York-Oxford 1993.
- KAUFFMAN, S.A. (1995), *A casa nell'universo. Le leggi del caos e della complessità*. Tr. it. Editori Riuniti, Roma 2001.
- KAYE, H.L. (1986), *The Social Meaning of Modern Biology*. Yale University Press, New Haven, pp. 95-135.
- KIM, J., KIM, M. (2001), "The mathematical structure of characters and modularity". In WAGNER, G.P. (a cura di), *The Character Concept in Evolutionary Biology*. Academic Press, San Diego, pp. 215-236.
- KIMBRELL, A. (1993), *The Human Body Shop*. Harper Collins, San Francisco.
- KIRSCHNER, M., GERHART, J. (1998), "Evolvability". In *Proceedings of National Academy of Sciences USA*, 95, pp. 8420-8427.
- KIRSCHNER, M., GERHART, J. (2005), *The Plausibility of Life*. Yale University Press, New Haven.
- KLINGENBERG, C.P., BADYAEV, A.V., SOWRY, S.M., BECKWITH, N.J. (2001), "Inferring developmental modularity from morphological integration: Analysis of individual variation and asymmetry in bumblebee wings". In *American Naturalist*, 157, 1, pp. 11-23.
- KÖHLER, W. (1920), *Die physischen Gestalten in Ruhe und im stationären Zustande*. Vieweg, Braunschweig.
- KOSHLAND, D.E. JR. (1988), "The future of biological research: What is possible and what is ethical?". In *MBL Science*, 3, 2, pp. 11-15.
- KRIES, J. VON (1923), *Allgemeine Sinnesphysiologie*. Vogel, Leipzig.
- KULL, K. (2001a), "Jakob von Uexküll. An introduction". In *Semiotica*, 134, 1-4, pp. 1-59.
- KULL, K. (2001b) (a cura di), *Semiotica*, 134, 1-4, numero monografico dedicato a J. von Uexküll.
- KULL, K., RÜTING, T. (2004) (a cura di), *Sign Systems Studies*, 1-2, numero monografico dedicato a J. von Uexküll.



- LACAN, J. (1932), *Della psicosi paranoica nei suoi rapporti con la personalità*. Tr. it. Einaudi, Torino 1980.
- LACAN, J. (1949), *Lo stadio dello specchio come formatore della funzione dell'io*. Tr. it in *Scritti*. Einaudi, Torino 1974, 2 voll., vol. 1, pp. 87-94.
- LALAND, K.N., ODLING-SMEE, J., FELDMAN, M.W. (2001), "Cultural niche construction and human evolution". In *Journal of Evolutionary Biology*, 14, pp. 22-33.
- LAMARCK, J.-B. (1809), *Filosofia zoologica*. Tr. it. parziale La Nuova Italia, Firenze 1976.
- LANDE, R. (1977), "Evolutionary mechanisms of limb loss in tetrapods". In *Evolution*, 32, pp. 73-92.
- LANDMANN, E. (1923), *Transzendenz des Erkennens*. Bondi, Berlin.
- LANGVELD, M.J. (1957) (a cura di), *Rencontre, Encounter, Begegnung. Contributions à une psychologie humaine dédiées au professeur F.J.J. Buyten-dijk*. Spectrum, Utrecht.
- LARSON, A., PRAGER, E.M., WILSON, A.C. (1984), "Chromosome evolution, speciation and morphological change in vertebrates: The role of social behavior". In *Chromosomes today*, 8, pp. 215-228.
- LASCH, CHR. (1979), *La cultura del narcisismo. L'individuo in fuga dal sociale in un'età di disillusioni collettive*. Tr. it. Bompiani, Milano 2001<sup>4</sup>.
- LAUDER, G.V. (1981), "Form and function: Structural analysis in evolutionary morphology". In *Paleobiology*, 7, 4, pp. 430-442.
- LAUDER, G.V. (1982a), "Historical biology and the problem of design". In *Journal of Theoretical Biology*, 97, pp. 57-67.
- LAUDER, G.V. (1982b), "Introduction". In RUSSELL, E.S., *Form and Function: A Contribution to the History of Animal Morphology*. University of Chicago Press, Chicago, pp. XI-XLV.
- LAUDER, G.V. (1990), "Functional morphology: Studying functional patterns in an historical context". In *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21, pp. 317-340.
- LAUDER, G.V., LIEM, K.F. (1989), "The role of historical factors in the evolution of complex organismal functions". In WAKE, D.B., ROTH, G. (a cura di), *Complex Organismal Functions: Integration and Evolution*. John Wiley & Sons, New York, pp. 63-78.
- LENNOX, J.G. (2001), "History and philosophy of science: The phylogenetic approach". Disponibile all'indirizzo web <http://philsci-archive.pitt.edu/documents/disk0/00/00/03/78/index.html>.
- LENOIR, T. (1982), *The Strategy of Life. Teleology and Mechanics in Nineteenth-Century Biology*. University of Chicago Press, Chicago-London 1989<sup>2</sup>.
- LEONI, F. (2001), *Follia come scrittura di mondo. Saggi su Minkowski, Straus, Kubn*. Jaca Book, Milano 2001.
- LÉVI-STRAUSS, C. (1964), *Il crudo e il cotto*. Tr. it. il Saggiatore, Milano 2008 (1 ed. 1966).
- LIEM, K.F. (1973), "Evolutionary strategies and morphological innovations: Cichlid pharyngeal jaws". In *Systematic Zoology*, 22, pp. 425-441.
- LIEM, K.F. (1980), "Adaptive significance of intra- and interspecific diffe-


- rences in the feeding repertoires of cichlid fishes”. In *American Zoologist*, 20, pp. 295-314.
- LIEM, K.F. (1990), “Key evolutionary innovations, differential diversity, and symecomorphosis”. In NITECKI, M.H. (a cura di), *Evolutionary Innovations*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 147-170.
- LIEM, K.F., WAKE, D.B. (1985), “Morphology: Current approaches and concepts”. In HILDEBRAND, M., BRAMBLE, D.M., LIEM, K.F., WAKE, D.B. (a cura di), *Functional Vertebrate Morphology*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, pp. 366-377.
- LINNEO, C. (1736), “Fondamenti della botanica”. Tr. it. in *I fondamenti della botanica*. Theoria, Napoli 1985, pp. 41-83.
- LONG, C.A. (1976), “Evolution of mammalian cheek pouches and a possibly discontinuous origin of a higher taxon (Geomyoidea)”. In *American Naturalist*, 110, pp. 1093-1111.
- LORENZ, K. (1935), “Der Kumpan in der Umwelt des Vogels”. In *Journal für Ornithologie*, 83, 2-3, pp. 137-215, 289-413.
- LORENZ, K. (1937), “Über die Bildung des Instinkt begriffes”. In *Naturwissenschaften*, 25, 19, pp. 289-300.
- LORENZ, K. (1954), “Morphology and behavior patterns in allied species”. In SCHAFFNER, B. (a cura di), *Group processes. Transactions of the First conference (1954)*. Josiah Macy Jr. Foundation, New York-Oxford 1955, pp. 168-220.
- LORENZ, K. (1959), “Gestaltwahrnehmung als Quelle wissenschaftlicher Erkenntnis”. In *Zeitschrift für experimentelle und angewandte Psychologie*, 6, pp. 118-165.
- LORENZ, K. (1965), *Über tierisches und menschliches Verhalten. Aus dem Werdegang der Verhaltenslehre. Gesammelte Abhandlungen aus den Jahren (1931-1963)*. Piper, München-Zürich, 2 voll.
- LORENZ, K. (1973), *L'altra faccia dello specchio. Per una storia naturale della conoscenza*. Tr. it. Adelphi, Milano 2007.
- LORENZ, K. (1978), *Natura e destino*. Tr. it. Mondadori, Milano 1990.
- LOTZE, H. (1842, 1848<sup>2</sup>), *Allgemeine Pathologie und Therapie als mechanische Naturwissenschaften*. Weidmann, Leipzig.
- LOTZE, H. (1851), *Allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens*. Weidmann, Leipzig.
- LOTZE, H. (1852), *Medizinische Psychologie oder Physiologie der Seele*. Bonset, Amsterdam 1966.
- LOTZE, H. (1856-1864), *Microcosmo. Idee sulla storia naturale e sulla storia dell'umanità: saggio di antropologia*. Tr. it. parziale UTET, Torino 1988.
- LOVE, A.C. (2003), “Evolutionary morphology, innovation, and the synthesis of evolutionary and developmental biology”. In *Biology and Philosophy*, 18, pp. 309-345.
- LOVE, A.C. (2005), *Explaining Evolutionary Innovation and Novelty: A Historical and Philosophical Study of Biological Concepts*. PhD Thesis, University of Pittsburgh, Department of History and Philosophy of Science.
- LOVE, A.C. (2006), “Evolutionary morphology and evo-devo: Hierarchy and novelty”. In *Theory in Biosciences*, 124, pp. 317-333.

- LOVE, A.C. (2007a), "Functional homology and homology of function: Biological concepts and philosophical consequences". In *Biology and Philosophy*, 22, pp. 691-708.
- LOVE, A.C. (2007b), "Morphological and paleontological perspectives for a history of evo-devo". In MAIENSCHIN, J., LAUBICHLER, M. (a cura di), *From Embryology to Evo-Devo*. The MIT Press, Cambridge, MA-London, pp. 267-307.
- LOVEJOY, A.O. (1936), *La grande catena dell'essere*. Tr. it. Feltrinelli, Milano 1981<sup>2</sup>.
- MABEE, P.M. (2000), "Developmental data and phylogenetic systematics: Evolution of the vertebrate limb". In *American Zoologist*, 40, pp. 789-800.
- MAEHLE, A.-H. (1990), "Literary responses to animal experimentation in Seventeenth-century and Eighteenth-century Britain". In *Medical History*, 34, pp. 27-51.
- MAGNUS, R. (1924), *Körperstellung*. Springer, Berlin.
- MAIENSCHIN, J. (1987), "Hereditry/development in the United States, circa 1900". In *History and Philosophy of the Life Sciences*, 9, pp. 79-93.
- MAIENSCHIN, J. (1991), *Transforming Traditions in American Biology (1880-1915)*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- MALDINEY, H. (1966), "Lo svelamento della dimensione estetica nella fenomenologia di Erwin Straus". Tr. it. in STRAUS, E., MALDINEY, H. (2005), pp. 101-120).
- MALDINEY, H. (1973), *Regard parole espace*. L'Age d'homme, Lausanne.
- MALDINEY, H. (1986), *Art et existence*. Klincksieck, Paris.
- MALDINEY, H. (1991), *Pensare l'uomo e la follia. Alla luce dell'analisi esistenziale e dell'analisi del destino*. Tr. it. Einaudi, Torino 2007.
- MANDRIOLI, M. (2003), *Principi di citogenetica*. Mucchi, Modena.
- MANDRIOLI, M. (2009), *La teoria dell'evoluzione: da Darwin ad oggi, 150 anni di biologia evuzionistica*. Il Fiorino, Modena.
- MANDRIOLI, M. (2012), "Quando l'evoluzione ricicla ovvero l'imprevedibilità e irripetibilità dell'evoluzione". In AA.VV., *Galileo e Darwin: due giganti della scienza moderna*, a cura del Centro Filippo Buonarroti. Unicopli, Milano, pp. 205-214.
- MANZI, G. (2007), *L'evoluzione umana*. il Mulino, Bologna.
- MARGULIS, L. (1998), *Symbiotic Planet. A New Look at Evolution*. Basic Books, Amherst, MA.
- MARLOVITS, A.M. (2001), *Über die Einheit von Empfinden und Sich-Bewegen. Eine Einführung in die phänomenologische Bewegungstheorie von Erwin Straus*. Czwalina, Hamburg.
- MARSHALL, C.R., ORR, H.A., PATEL, N.H. (1999), "Morphological innovation and developmental genetics". In *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 96, pp. 9995-9996.
- MATHEWS, T. (1992), "Secrets of a serial killer". In *Newsweek*, 3/2/1992, pp. 44-49, 50-51.
- MAYNARD SMITH, J. (1982) (a cura di), *Evolution Now: A Century after Darwin*. W.H. Freeman, San Francisco.

- MAYNARD SMITH, J. (1998), *Shaping Life: Genes, Embryos, and Evolution*. Yale University Press, New Haven.
- MAYNARD SMITH, J., BURIAN, R., KAUFFMAN, S., ALBERCH, P., CAMPBELL, J., GOODWIN, B., LANDE, R., RAUP, D., WOLPERT, L. (1985), "Developmental constraints and evolution". In *The Quarterly Review of Biology*, 60, pp. 265-287.
- MAYNARD SMITH, J., SZATHMÁRY, E. (1995), *The Major Transitions in Evolution*. Oxford University Press, New York.
- MAYR, E. (1959), "Darwin and the evolutionary theory in biology". In MEGGERS, B.J. (a cura di), *Evolution and Anthropology: A Centennial Appraisal*. Theo Gaus' Sons, Inc, Brooklyn, NY, pp. 1-10.
- MAYR, E. (1960), "The emergence of evolutionary novelties". In TAX, S. (a cura di), *Evolution After Darwin*, vol. 1: *The Evolution of Life, its Origin, History and Future*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 349-380.
- MAYR, E. (1963), *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge.
- MAYR, E. (1976), *Evolution and the Diversity of Life*. Harvard University Press, Cambridge.
- MAYR, E. (1980), "Prologue: Some thoughts on the history of the evolutionary synthesis". In MAYR, E., PROVINE, W.B. (a cura di), *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. Harvard University Press, Cambridge, MA, pp. 1-48.
- MAYR, E. (1982), *The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution, and Inheritance*. Harvard University Press, Cambridge, MA-London. Tr. it. parziale, *Storia del pensiero biologico*. Bollati Boringhieri, Torino 2011, 2 voll.
- MAYR, E. (1991), "An overview of current evolutionary biology". In WARREN, L., KOPROWSKI, H. (a cura di), *New Perspectives on Evolution*. John Wiley & Sons, New York, pp. 1-14.
- MAYR, E. (1993), "What was the evolutionary synthesis?". In *Trends in Ecology and Evolution*, 8, pp. 31-34.
- MAYR, E. (1994), "Recapitulation reinterpreted: The somatic program". In *Quarterly Review of Biology*, 69, pp. 223-232.
- MAYR, E. (1997), "The establishment of evolutionary biology as a discrete biological discipline". In *BioEssays*, 19, 3, pp. 263-266.
- MAYR, E. (2004), *L'unicità della biologia. Sull'autonomia di una disciplina scientifica*. Tr. it. Raffaello Cortina, Milano 2005.
- McGHEE, G.R. JR. (1999), *Theoretical Morphology: The Concepts and Its Applications*. Columbia University Press, New York.
- McKENNA MOSS, D. (1981), "Erwin Straus and the problem of individuality". In *Human Studies*, 4, 1, pp. 49-65.
- McNAMARA, K.J. (1982), "Heterochrony and phylogenetic trends". In *Paleobiology*, 8, 2, pp. 130-142.
- MEINECKE-TILLMANN, S. (1984), "Experimental chimeras – Removal of reproductive barrier between sheep and goat". In *Nature*, 307, pp. 637-638.
- MENDEL, G.J. (1984), *Le leggi dell'ereditarietà*. Tr. it. Rizzoli, Milano.

- MERCHANT, C. (1980), *La morte della natura. Donne, ecologia e Rivoluzione scientifica. Dalla Natura come organismo alla Natura come macchina*. Tr. it. Garzanti, Milano 1988.
- MERLEAU-PONTY, M. (1942), *La struttura del comportamento*. Tr. it. Mimesis, Milano 2010.
- MERLEAU-PONTY, M. (1945), *Fenomenologia della percezione*. Tr. it. Bompiani, Milano 2003.
- MERLEAU-PONTY, M. (1946), *Il primato della percezione e le sue conseguenze filosofiche*. Tr. it. Medusa, Milano 2004.
- MERLEAU-PONTY, M. (1956-1960), *La natura. Lezioni al Collège de France*. Tr. it. Raffaello Cortina, Milano 1996.
- MERLEAU-PONTY, M. (1964), *Il visibile e l'invisibile*. Tr. it. Bompiani, Milano 2009.
- MERRILEES, M.J., FLINT, M.H. (1980), "Ultrastructural study of tension and pressure zones in a rabbit flexor tendon". In *American Journal of Anatomy*, 157, pp. 87-106.
- MEYER, A. (1987), "Phenotypic plasticity and heterochrony in *Cichlasoma managuense* (Pisces, Cichlidae) and their implications for speciation in cichlid fishes". In *Evolution*, 41, pp. 1357-1369.
- MEYER-ABICH, A. (1926), *Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie*. Springer, Berlin-Heidelberg.
- MEYER-ABICH, A. (1970), *Die Vollendung der Morphologie Goethes durch Alexander von Humboldt. Ein Beitrag zur Naturwissenschaft der Goethezeit*. Vandenhoeck & Ruprecht, Göttingen.
- MIDGLEY, M. (1992), *Scienza come salvezza. Un mito moderno e il suo significato*. Tr. it. ECIG, Genova 2000.
- MILO, R., SHEN-ORR, S., ITZKOVITZ, S., KASHTAN, N., CHKLOVSKII, D., ALON, U. (2002), "Network motifs: Simple building blocks of complex network". In *Nature*, 298, pp. 824-827.
- MINELLI, A. (2004), *Evo-devo. Sei storie di numeri e di animali*. Nuova Argos, Roma.
- MINELLI, A. (2007), *Forme del divenire. Evo-devo: la biologia evolutivista dello sviluppo*. Einaudi, Torino.
- MINTZ, B. (1970), "Clonal expression in allophenic mice". In *Symposium of the International Society of Cell Biology*, 9, p. 15.
- MITCHELL, S.D. (1992), "On pluralism and competition in evolutionary explanations". In *American Zoologist*, 32, pp. 135-144.
- MOISO, F. (1992), "Morfologia e filosofia". In *Annuario filosofico*, 8, pp. 79-139.
- MØLLER, A.P., SWADDLE, J.P. (1997), *Asymmetry, Developmental Stability, and Evolution*. Oxford University Press, New York.
- MORGAN, T.H. (1926a), "Genetics and the physiology of development". In *American Naturalist*, 60, pp. 489-515.
- MORGAN, T.H. (1926b), *The Theory of the Gene*. Yale University Press, New Haven.
- MOZZARELLI, A., HOFRICHTER, J., EATON, W.A. (1987), "Delay time of

- hemoglobin-S polymerization prevents most cells from sickling in vivo". In *Science*, 237, pp. 500-506.
- MÜLLER, G.B. (1986), "Effects of skeletal change on muscle pattern formation". In CHRIST, B., CIHAK, R. (a cura di), *Development and Regeneration of the Skeletal Muscles*. Karger, Basel, pp. 91-108.
- MÜLLER, G.B. (1989), "Ancestral patterns in bird limb development: A new look at Hampe's experiment". In *Journal of Evolutionary Biology*, 2, pp. 31-47.
- MÜLLER, G.B. (1990), "Developmental mechanism at the origin of morphological novelty: A side-effect hypothesis". In NITECKI, M.H. (a cura di), *Evolutionary Innovations*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 99-130.
- MÜLLER, G.B. (2001), "Homologie und Analogie: Die vergleichende Grundlage von Morphologie und Ethologie". In KOTRSCHAL, K., MÜLLER, G.B., WINCKLER, H. (a cura di), *Konrad Lorenz und seine verhaltensbiologischen Konzepte aus heutiger Sicht*. Filander Verlag, Fürth, pp. 127-137.
- MÜLLER, G.B. (2003a), "Homology: The evolution of morphological organization". In MÜLLER, G.B., NEWMAN, S.A. (a cura di), *Origination of Organismal Form. Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*. The MIT Press, Cambridge, MA-London, pp. 51-69.
- MÜLLER, G.B. (2003b), "Embryonic motility: Environmental influences and evolutionary innovation". In *Evolution and Development*, 5, 1, pp. 56-60.
- MÜLLER, G.B. (2010), "Epigenetic innovation". In PIGLIUCCI, M., MÜLLER, G.B. (a cura di), *Evolution. The Extended Synthesis*. The MIT Press, Cambridge, MA-London, pp. 307-332.
- MÜLLER, G.B. (2011), "Bio". In *Evolution and Development*, 13, 3, pp. 243-246.
- MÜLLER, G.B., ALBERCH, P. (1990), "Ontogeny of the limb skeleton in *Alligator mississippiensis*: Developmental invariance and change in archosaur limbs". In *Journal of Morphology*, 203, pp. 1-14.
- MÜLLER, G.B., NEWMAN, S.A. (1999), "Generation, integration, autonomy: Three steps in the evolution of homology". In BOCK, G.R., CARDEW, G. (a cura di), *Homology*. John Wiley & Sons, Chichester, England, pp. 65-73.
- MÜLLER, G.B., NEWMAN, S.A. (2003a), "Origination of organismal form: The forgotten cause in evolutionary theory". In MÜLLER, G.B., NEWMAN, S.A. (a cura di), *Origination of Organismal Form. Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*. The MIT Press, Cambridge, MA-London.
- MÜLLER, G.B., NEWMAN, S.A. (2003b) (a cura di), *Origination of Organismal Form. Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*. The MIT Press, Cambridge, MA-London.
- MÜLLER, G.B., NEWMAN, S.A. (2005), "The innovation triad: An evo-devo agenda". In *Journal of Experimental Zoology*, 304, pp. 487-503.
- MÜLLER, G.B., STREICHER, J. (1989), "Ontogeny of the syndesmosis tibiofib-

- ularis and the evolution of the bird hindlimb: A caenogenetic feature triggers phenotypic novelty". In *Anatomy and Embriology*, 179, pp. 327-339.
- MÜLLER, G.B., WAGNER, G.P. (1991), "Novelty in evolution: Restructuring the concept". In *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22, pp. 229-256.
- MÜLLER, G.B., WAGNER, G.P. (1996), "Homology, hox genes, and developmental integration". In *American Zoologist*, 36, pp. 4-13.
- MÜLLER, J. (1826), *Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes des Menschen und der Thiere nebst einem Versuch über die Bewegungen der Augen und über den menschlichen Blick*. Knobloch, Leipzig.
- MÜLLER, J. (1833, 1834, 1840), *Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen*. Hölscher, Coblenz, 2 voll.
- MURRAY, J.D. (1981), "A pre-pattern formation mechanism for animal coat markings". In *Journal of Theoretical Biology*, 88, pp. 161-199.
- NAGEL, T. (1985), *Uno sguardo da nessun luogo*. Tr. it. il Saggiatore, Milano 1988.
- NEEDHAM, J. (1968), *Order in Life*. The MIT Press, Cambridge, MA.
-  NEWMAN, S.A. (1977), "Lineage and pattern in the developing wing bud". In EDE, D.A., HINCHLIFFE, J.R., BALLS, M. (a cura di), *Vertebrate Limb and Somite Morphogenesis*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 181-197.
- NEWMAN, S.A. (1988), "Idealist biology". In *Perspectives in Biology and Medicine*, 31.
- NEWMAN, S.A. (1992), "Generic physical mechanisms of morphogenesis and pattern formation as determinants in the evolution of multicellular organization". In MITTENTHAL, J.E., BASKIN, A.B. (a cura di), *The Principles of Organization in Organisms*. Addison Wesley, Reading, MA.
- NEWMAN, S.A. (1994), "Generic physical mechanisms of tissue morphogenesis: A common basis for development and evolution". In *Journal of Evolutionary Biology*, 7, pp. 467-488.
- NEWMAN, S.A. (1995), "Carnal boundaries. The commingling of flesh in theory and practice". In BIRKE, R., HUBBARD, R. (a cura di), *Reinventing Biology. Respect for Life and the Creation of Knowledge*. Indiana University Press, Bloomington-Indianapolis, pp. 191-227.
- NEWMAN, S.A. (2000), "The role of genetic reductionism in biocolonialism". In *Peace Review*, 12, pp. 517-524.
- NEWMAN, S.A. (2002), "The human chimera patent initiative". In *Medical Ethics Newsletter (Labey Clinic)*, 9, 1, pp. 4, 7.
- NEWMAN, S.A. (2003a), "Nature, progress and Stephen Jay Gould's biopolitics". In *Rethinking Marxism*, 15, 4, pp. 479-496.
- NEWMAN, S.A. (2003b), "From physics to development: The evolution of morphogenetic mechanisms". In MÜLLER, G.B., NEWMAN, S.A. (a cura di), *Origination of Organismal Form. Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*. The MIT Press, Cambridge, MA-London, pp. 221-239.
- NEWMAN, S.A. (2003c), "Averting the clone age: Prospects and perils of

- human developmental gene manipulation". In *Journal of Contemporary Health Law and Policy*, 19, pp. 431-463.
- NEWMAN, S.A. (2006), "My attempt to patent a human-animal chimera". In *L'Observatoire de la Génétique*, 27 (April-May).
- NEWMAN, S.A. (2010), "The transhumanism bubble". In *Capitalism Nature Socialism*, 21, pp. 29-42.
- NEWMAN, S.A. (2011), "The evolution of evolutionary mechanisms: A new perspective". In AULETTA, G., LECLERC, M., MARTINEZ, R.A. (a cura di), *Biological Evolution: Facts and Theories*. Pontificio Istituto Biblico, Roma, pp. 169-191.
- NEWMAN, S.A., FORGACS, G., MÜLLER, G.B. (2006), "Before programs: The physical origination of multicellular forms". In *International Journal of Developmental Biology*, 50, pp. 289-299.
- NEWMAN, S.A., MÜLLER, G.B. (2000), "Epigenetic mechanisms of character origination". In *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)*, 288, pp. 304-317.
- NEWMAN, S.A., MÜLLER, G.B. (2006), "Genes and form: Inherency in the evolution of developmental mechanisms". In NEUMANN-HELD, E., REHMANN-SUTTER, C. (a cura di), *Genes in Development: Rereading the Molecular Paradigm*. Duke University Press, Durham, pp. 38-73.
- NIELSEN, C. (2001), *Animal Evolution: Interrelationships of the Living Phyla*. Oxford University Press, New York (II ed.).
- NIJHOUT, H.F. (1990), "Metaphors and the role of genes in development". In *BioEssays*, 12, pp. 441-446.
- NITECKI, M.H. (1990a) (a cura di), *Evolutionary Innovations*. University of Chicago Press, Chicago.
- NITECKI, M.H. (1990b), "The plurality of evolutionary innovations". In NITECKI, M.H. (a cura di), *Evolutionary Innovations*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 3-18.
- NOWAK, M. (2012), *Supercooperatori. Altruismo ed evoluzione: perché abbiamo bisogno l'uno dell'altro*. Tr. it. Codice, Torino 2012.
- NUMBERS, R.L. (1988), "George Frederick Wright: From Christian darwinist to Fundamentalist". In *Isis*, 79, pp. 624-645.
- NYHART, L.K. (1995), *Biology Takes Form: Animal Morphology and the German Universities (1800-1900)*. University of Chicago Press, Chicago.
- O'BRIEN, M.J., SHENNAN, S.J. (2010) (a cura di), *Innovation in Cultural Systems. Contributions from Evolutionary Anthropology*. The MIT Press, Cambridge, MA-London.
- OATES, C. (1989), "Metamorphosis and lycanthropy in Franche-Compté (1521-1643)". In FEHER, M., NADDAFF, R., TAZI, N. (a cura di), *Fragments for a History of the Human Body*, Part I. Zone, New York.
- ODLING-SMEE, F.J. (2010), "Niche inheritance". In PIGLIUCCI, M., MÜLLER, G.B. (a cura di), *Evolution. The Extended Synthesis*. The MIT Press, Cambridge, MA-London, pp. 175-207.
- ODLING-SMEE, F.J., LALAND, K.N., FELDMAN, M.W. (2003), *Niche Construction. The Neglected Process in Evolution*. Princeton University Press, Princeton-Oxford.



- OLBY, R. (1985), *Origins of Mendelism*. University of Chicago Press, Chicago-London.
- OLSON, E.C. (1960), "Morphology, paleontology, and evolution". In TAX, S. (a cura di), *Evolution After Darwin*, vol. 1: *The Evolution of Life, its Origin, History and Future*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 523-545.
- OLSON, E.C., MILLER, R.L. (1951), "A mathematical model applied to a study of the evolution of species". In *Evolution*, 5, pp. 325-338.
- OLSON, E.C., MILLER, R.L. (1999 [1958]), *Morphological Integration*. University of Chicago Press, Chicago.
- OLSSON, L., HALL, B.K. (1999), "Introduction to the symposium: Developmental and evolutionary perspectives on major transformations in body organization". In *American Zoologist*, 39, pp. 612-666.
- ORTEGA Y GASSET, J. (1920), "El 'Quijote' en la escuela". In *Obras completas*. Revista de Occidente, Madrid 1963, 12 voll., vol. 2, pp. 273-306.
- ORTEGA Y GASSET, J. (1922), *Prólogo a J. von Uexküll, "Ideas para una concepción biológica del mundo"*. In *Obras completas*. Revista de Occidente, Madrid 1964, 12 voll., vol. 6, p. 308.
- OSTER, G.F., SHUBIN, N., MURRAY, J.D., ALBERCH, P. (1988), "Evolution and morphogenetic rules: The shape of the vertebrate limb in ontogeny and phylogeny". In *Evolution*, 42, 5, pp. 862-884.
- OSTROM, J.H. (1976), "Archaeopteryx and the origin of birds". In *Biological Journal of the Linnean Society*, 8, 2, pp. 91-182.
- OTTAVIANI, A. (2011), "La forma come esperimento o come destino?". In *Aisthesis*, 3, 2, pp. 297-334.
- OUDEMANS, J.TH. (1904), "Étude sur la position du repos chez les Lépidoptères". In *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 2, 10, pp. 3-90.
- 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.
- OYAMA, S. (1985), *The Ontogeny of Information*. Cambridge University Press, Cambridge, MA.
- OYAMA, S., GRIFFITHS, P.E., GRAY, R.D. (2001) (a cura di), *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution*. The MIT Press, Cambridge, MA-London.
- PACI, E. (1968), "Frammenti da una lettura fenomenologica di Goethe". In *aut aut*, 277-278, 1997, pp. 4-18.
- PALEY, W. (1802), *Natural Theology: Or, Evidences of the Existence and Attributes of the Deity, Collected from the Appearances of Nature*. Faulder, London.
- PASSIE, T. (1995), *Phänomenologisch-anthropologische Psychiatrie und Psychologie. Eine Studie über den "Wengener Kreis": Binswanger, Minkowski, von Gebattel, Straus*. Guido Pressler, Hürtgenwald.
- PIEVANI, T. (2011), *La vita inaspettata. Il fascino di un'evoluzione che non ci aveva previsto*. Raffaello Cortina, Milano.

- PIEVANI, T. (2012), *Introduzione a Darwin*. Laterza, Roma-Bari.
- PIEVANI, T. (2013), *Anatomia di una rivoluzione. La logica della scoperta scientifica di Darwin*. Mimesis, Milano.
- PIGLIUCCI, M. (1996), "How organisms respond to environmental changes: From phenotypes to molecules (and vice versa)". In *Trends of Ecology and Evolution*, 11, pp. 168-173.
- PIGLIUCCI, M. (2001), *Phenotypic Plasticity. Beyond Nature and Nurture*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore-London.
- PIGLIUCCI, M. (2008), "What, if anything, is an evolutionary novelty?". In *Philosophy of Science*, 75, pp. 887-898.
- PIGLIUCCI, M., MÜLLER, G.B. (2010) (a cura di), *Evolution. The Extended Synthesis*. The MIT Press, Cambridge, MA-London.
- PLESSET, J., SCHEINER, S., SINGER, S. (2000), "Evolution and development at the national science foundation". In *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)*, 288, pp. 285-286.
- PLESSNER, H. (1923), *Die Einheit der Sinne. Grundlinien einer Ästhesiologie des Geistes*. In *Gesammelte Schriften*, Suhrkamp, Frankfurt a.M. 1980, 10 voll., vol. 3, pp. 7-315.
- PLESSNER, H. (1928), *I gradi dell'organico e l'uomo. Introduzione all'antropologia filosofica*. Tr. it. Bollati Boringhieri, Torino 2006.
- PLESSNER, H. (1957), "Unsere Begegnung". In LANGEVELD, M.J. (a cura di), *Rencontre, Encounter, Begegnung. Contributions à une psychologie humaine dédiées au professeur F.J.J. Buytendijk*. Spectrum, Utrecht, pp. 331-338.
- PLESSNER, H. (1970), *Antropologia dei sensi*. Tr. it. Raffaello Cortina, Milano 2008.
- PLESSNER, H. (1986), "Briefwechsel mit Frederik Buytendijk". In DELFGAAUW, B., HOLZ, H.H., NAUTA, L. (a cura di), *Philosophische Rede vom Menschen. Studien zur Anthropologie Helmuth Plessners*. Lang, Frankfurt a.M.-Bern-New York, pp. 148-153.
- POPE, A. (1713), "Against barbarity to animals". In *Guardian*, 21/5/1713.
- PORTERA, M. (2010), *Poesia vivente. Una lettura di Hölderlin*. Centro Internazionale Studi di Estetica, Palermo.
- PORTERA, M. (2013), "Estetica della contingenza. Exattamenti e pennacchi tra biologia e filosofia". In RUSSO, L. (a cura di), *Premio Nuova Estetica*, Centro Internazionale Studi di Estetica, Palermo, pp. 91-112.
- PORTERA, M., MANDRIOLI, M. (in stampa), "Chi sono io? Forme dell'individuo tra filosofia e biologia". In *Atque*.
- PORTMANN, A. (1921), *Die Odonaten der Umgebung von Basel. Beitrag zur biologischen Systematik der mitteleuropäischen Libellen*, dissertazione, Universität Basel, Lörrach.
- PORTMANN, A. (1925), "Die Farbenwelt der Insekten". In *Natur und Technik*, 6, pp. 340-344.
- PORTMANN, A. (1935), "Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem". In *Acta Biotheoretica*, 1, 1-2, pp. 59-90.
- PORTMANN, A. (1941), "Die Tragzeiten der Primaten und die Dauer der

- Schwangerschaft beim Menschen: ein Problem der vergleichenden Biologie". In *Revue Suisse de Zoologie*, 48, pp. 511-518.
- PORTMANN, A. (1942a), *Aus meinem Tierbuch. Zoologische Skizzen*. Reinhardt, Basel.
- PORTMANN, A. (1942b), "Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit". In *Revue Suisse de Zoologie*, 49, pp. 169-185.
- PORTMANN, A. (1942c), *Die Biologie und das neue Menschenbild*. Belser, Stuttgart 1969.
- PORTMANN, A. (1944a, 1951<sup>2</sup>), *Biologische Fragmente zu einer Lehre vom Menschen*. Schwabe, Basel.
- PORTMANN, A. (1944b), *Grenzen des Lebens. Eine biologische Umschau*. Reinhardt, Basel.
- PORTMANN, A. (1946), "Die Biologie und das Phänomen des Geistigen". In PORTMANN, A. (1956a, pp. 9-49).
- PORTMANN, A. (1947), "Das Ursprungsproblem". In PORTMANN, A. (1956a, pp. 50-75).
- PORTMANN, A. (1948a, 1960<sup>2</sup>), *La forma degli animali. Studi sul significato dell'apparenza fenomenica degli animali*. Tr. it. (della II ed.) Raffaello Cortina, Milano 2013.
- PORTMANN, A. (1948b), "L'arte nella vita dell'uomo". Tr. it. in AA.VV., *Diabattito sull'arte contemporanea*. Comunità, Milano 1954, pp. 133-158.
- PORTMANN, A. (1948c), *Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere*. Schwabe, Basel.
- PORTMANN, A. (1949), *Probleme des Lebens. Eine Einführung in die Biologie*. Reinhardt, Basel.
- PORTMANN, A. (1950a), "Das Problem der Urbilder in biologischer Sicht". In PORTMANN, A. (1956a, pp. 133-149).
- PORTMANN, A. (1951), "Riti animali". Tr. it. in NEUMANN, E., PORTMANN, A., SCHOLEM, G., *Il rito. Legame tra gli uomini, comunicazione con gli dei*. Red, Como 1991, pp. 53-88.
- PORTMANN, A. (1950b), "Imagination et biologie". In *Revue de théologie et de philosophie*, 38, pp. 187-202.
- PORTMANN, A. (1953), "Goethes Naturforschung". In PORTMANN, A. (1956a, pp. 273-292).
- PORTMANN, A. (1954a), "Die Erde als Heimat des Lebens". In PORTMANN, A. (1956a, pp. 210-232).
- PORTMANN, A. (1954b), "Metamorphose der Tiere. Die Wandlung des Individuums und des Typus". In PORTMANN, A. (1956a, pp. 233-272).
- PORTMANN, A. (1955), "La vita come rapporto preordinato". Tr. it. in PORTMANN, A. (1965a, pp. 19-43).
- PORTMANN, A. (1956a), *Biologie und Geist*. Rhein, Zürich.
- PORTMANN, A. (1956b), *Tarnung im Tierreich*. Springer. Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- PORTMANN, A. (1956c), "Illuminazione e apparizione dei viventi". Tr. it. in PORTMANN, A. (1965a, pp. 45-73).
- PORTMANN, A. (1956d), "Ein Wegbereiter der neuen Biologie. Vorwort". In

- UEXKÜLL, J. VON, KRISZAT, G., *Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen – Bedeutungslehre*. Rowohlt, Hamburg, pp. 7-17.
- PORTMANN, A. (1957a), “L’interpretazione come problema biologico”. Tr. it. in PORTMANN, A. (1965a, pp. 75-113).
- PORTMANN, A. (1957b), “Transparente und opake Gestaltung”. In LANGEVELD, M.J. (1957) (a cura di), *Rencontre, Encounter, Begegnung. Contributions à une psychologie humaine dédiées au professeur F.J.J. Buytendijk*. Spectrum, Utrecht, pp. 335-370.
- PORTMANN, A. (1957c), “Die Erscheinung der lebendigen Gestalten im Lichtfelde”. In ZIEGLER, K. (a cura di), *Wesen und Wirklichkeit des Menschen. Festschrift für H. Plessner*. Vandenhoeck & Ruprecht, Göttingen, pp. 29-41.
- PORTMANN, A. (1958), “Selbstdarstellung als Motiv der lebendigen Formbildung”. In AA.VV., *Geist und Werk. Aus der Werkstatt unserer Autoren. Zum 75. Geburtstag von Daniel Brody*. Rhein, Zürich, pp. 139-173.
- PORTMANN, A. (1959a), “Die Beurteilung der Erscheinung im Organischen”. In *Studium Generale*, 72, 4, pp. 234-241.
- PORTMANN, A. (1959b), “Il contributo biologico a una nuova immagine dell’uomo”. Tr. it. in PORTMANN, A. (1965a, pp. 151-188).
- PORTMANN, A. (1959c), “Zur Philosophie des Lebendigen”. In HEINEMANN, F. (a cura di), *Die Philosophie im XX. Jahrhundert*. Klett, Stuttgart, pp. 410-440.
- PORTMANN, A. (1960a), “La formazione come processo vitale”. Tr. it. in PORTMANN (1965a, pp. 189-237).
- PORTMANN, A. (1960b), “Biologia e antropologia”. Tr. it. in MANN, G. (a cura di), *I Propilei*. Mondadori, Milano, 1973, 11 voll., vol. 9, pp. 621-666.
- PORTMANN, A. (1960c), “Zum Problem der tierischen Erscheinung”. In HÖFLING, H. (a cura di), *Beiträge zur Philosophie und Wissenschaft. Wilhelm Szilasi zum 70. Geburtstag*. Francke, Bern-München, pp. 253-266.
- PORTMANN, A. (1961), “I principi ordinatori della vita nell’interpretazione della biologia”. Tr. it. in PORTMANN, A. (1965a, pp. 239-286).
- PORTMANN, A. (1962), “Vom Sinn und Auftrag der Eranos-Tagungen”. In *Eranos-Jahrbuch*, 30, 1961, pp. 5-24.
- PORTMANN, A. (1965a), *Le forme viventi. Nuove prospettive della biologia*. Tr. it. Adelphi, Milano 1989.
- PORTMANN, A. (1965b), “Gestalt als erstes und letztes Problem der Lebensforschung”. In *Eranos-Jahrbuch*, 34, pp. 447-482.
- PORTMANN, A. (1966), “Ursprung und Entwicklung als Problem der Biologie”. In *Eranos-Jahrbuch*, 35, pp. 411-437.
- PORTMANN, A. (1968), “Nachwort in J.W. Goethe, *Gesamtausgabe*, Bd. 19”. In PORTMANN, A. (1973b, pp. 221-265).
- PORTMANN, A. (1970), *Entlässt die Natur den Menschen? Gesammelte Aufsätze zur Biologie und Anthropologie*. Piper, München.
- PORTMANN, A. (1972), “Farbensinn und Bedeutung der Farben in biologischer Sicht”. In *Eranos-Jahrbuch*, 41, pp. 465-492.
- PORTMANN, A. (1973a), “Homologie und Analogie. Ein Grundproblem der Lebensdeutung”. In *Eranos-Jahrbuch*, 42, pp. 619-649.

- PORTMANN, A. (1973b), *Vom Lebendigen. Versuche zu einer Wissenschaft vom Menschen*. Suhrkamp, Frankfurt a.M.
- PORTMANN, A. (1973c), "Goethe und der Begriff der Metamorphose". In *Goethe Jahrbuch*, 90, pp. 11-21.
- PORTMANN, A., GEIGY, R. (1941), "Versuch einer morphologischen Ordnung der tierischen Entwicklungsgänge". In *Die Naturwissenschaften*, 29, pp. 734-743.
- PRÉVOST, B. (2009), "L'élégance animale. Esthétique et zoologie selon Adolf Portmann". In *Images Re-vues*, 6. Disponibile all'indirizzo web <http://imagesrevues.revues.org/379>.
- PRUM, R.O. (1999), "Development and evolutionary origin of feathers". In *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)*, 285, 4, pp. 291-306.
- RAFF, R.A. (1996), *The Shape of Life: Genes, Development and the Evolution of Animal Form*. University of Chicago Press, Chicago.
- RAFF, R.A. (2000), "Evo-devo: The evolution of a new discipline". In *Nature Reviews Genetics*, 1, pp. 74-79.
- RAFF, R.A., KAUFMAN, T.C. (1983), *Embryos, Genes, and Evolution: The Developmental-Genetic Basis of Evolutionary Change*. Macmillan Publishing Co., Inc., New York.
- RAFF, R.A., PARR, B., PARKS, A., WRAY, G. (1990), "Heterochrony and other mechanisms of radical evolutionary change in early development". In NITECKI, M.H. (a cura di), *Evolutionary Innovations*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 71-98.
- RAIKOV, B.E. (1964), "Caspar Friedrich Wolff". In *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik*, XCI, p. 555.
- RASINI, V. (2002), *Teorie della realtà organica. Helmuth Plessner e Viktor von Weizsäcker*. Sigem, Modena.
- RASSKIN-GUTMAN, D., (1995), *Modelos geométricos y topológicos en morfología. Exploración de los límites del morfoespacio afín. Aplicaciones en paleobiología*. Tesi di dottorato, Universidad Autónoma de Madrid.
- RASSKIN-GUTMAN, D. (2003), "Boundary constraints for the emergence of form". In MÜLLER, G.B., NEWMAN, S.A. (a cura di), *Origination of Organismal Form. Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*. The MIT Press, Cambridge, MA-London, pp. 305-322.
- RASSKIN-GUTMAN, D. (2005), "Modularity: Jumping forms within morphospace". In CALLEBAUT, W., RASSKIN-GUTMAN, D. (a cura di), *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. The MIT Press, Cambridge, MA-London, pp. 207-219.
- RASSKIN-GUTMAN, D. (2009), *Chess Metaphors: Artificial Intelligence and the Human Mind*. The MIT Press, Cambridge, MA.
- RASSKIN-GUTMAN, D., BUSCALIONI, A.D. (2001), "Theoretical morphology of the archosaur (Reptilia: Diapsida) pelvic girdle". In *Paleobiology*, 27, 1, pp. 59-78.
- RASSKIN-GUTMAN, D., IZPISÚA-BELMONTE, J.C. (2004), "Theoretical morphology of developmental asymmetries". In *Bioessays*, 26, pp. 405-412.
- RAUP, D.M. (1972), "Approaches to morphologic analysis". In SCHOPF,

- T.J.M. (a cura di), *Models in Paleobiology*. Freeman, Cooper & Company, San Francisco, CA, pp. 28-44.
- RAUP, D.M., MICHELSON, A. (1965), "Theoretical morphology of the coiled shell". In *Science*, 147, 3663, pp. 1294-1295.
- RAYNAUD, A. (1985), "Development of limbs and embryonic limb reduction". In GANS, C., BILLET, F. (a cura di), *Biology of the Reptilia*. John Wiley, New York, pp. 59-148, vol. 15 (B).
- REIF, W.-E., JUNKER, T., HOSSFELD, U. (2000), "The synthetic theory of evolution: General problems and the German contribution to the synthesis". In *Theory in Biosciences*, 119, pp. 41-91.
- REILLY, S.M. (1994), "The ecological morphology of metamorphosis: Heterochrony and the evolution of feeding mechanisms in salamanders". In WAINWRIGHT, P.C., REILLY, S.M. (a cura di), *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 319-338.
- REMANE, A. (1951), "Das Problem des Typus in der morphologischen Biologie". In *Studium Generale*, 4, pp. 390-399.
- REMANE, A. (1952), *Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik*. Geert & Portig, Leipzig.
- REMANE, A. (1954), "Morphologie als Homologieforschung". In *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 18, pp. 159-183.
- RENSCH, B. (1948), "Histological changes correlated with evolutionary changes of body size". In *Evolution*, 2, pp. 218-230.
- RENSCH, B. (1959), *Evolution Above the Species Level*. Columbia University Press, New York.
- RICH, A., KIM, S.H. (1978), "The three-dimensional structure of transfer RNA". In *Scientific American*, 1, pp. 52-62.
- RICHARDS, R.J. (1992), *The Meaning of Evolution*. University of Chicago Press, Chicago and London.
- RICHARDSON, M.K., HANKEN, J., GOONERATNE, M.L., PIEAU, C., RAYNAUD, A., SELWOOD, L., WRIGHT, G.M. (1997), "There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates: Implications for current theories of evolution and development". In *Anatomy and Embryology*, 196, pp. 91-106.
- RICHARDSON, M.K., MINELLI, A., COATES, M.I. (1999), "Some problems with typological thinking in evolution and development". In *Evolution and Development*, 1, 1, pp. 5-7.
- RIDLEY, M. (2004), *Evolution*. Blackwell Science, London.
- RIEDL, R. (1973), "Die Biosphäre und die heutige Erfolgsgesellschaft". In *Universitas*, 28, 6, pp. 587-593.
- RIEDL, R. (1975), *Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution*. Paul Parey, Hamburg-Berlin.
- RIEDL, R. (1977), "A systems-analytical approach to macro-evolutionary phenomena". In *Quarterly Review of Biology*, 52, 4, pp. 351-370.
- RIEDL, R. (1978), *Order in Living Systems: A Systems Analysis of Evolution*. John Wiley & Sons, Ltd, New York (tr. inglese di Riedl 1975).

- RIEDL, R. (1983), "The role of morphology in the theory of evolution". In GRENE, M. (a cura di), *Dimensions of Darwinism: Themes and Counterthemes in Twentieth Century Evolutionary Theory*. Cambridge University Press, New York, pp. 205-238.
- RIEDL, R. (1989), "Opening address and Introduction". In SPLECHTNA, H., HILGERS, H. (a cura di), *Trends in Vertebrate Morphology. Proceedings of the 2<sup>nd</sup> International Symposium on Vertebrate Morphology, Vienna, 1986*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp. VII-XVI.
- RIEDL, R. (2000), *Strukturen der Komplexität. Eine Morphologie des Erkennens und Erklärens*. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.
- RIEDL, R. (2001), "Wachstumsbedingungen aus der Ausstattung der Kreatur". In PRETZMANN, G. (a cura di), *Umweltethik. Manifest eines verantwortungsvollen Umgangs mit der Natur*. Leopold Stocker, Graz-Stuttgart, pp. 183-189.
- RIEDL, R. (2003), *Riedls Kulturgeschichte der Evolutionstheorie. Die Helden, ihre Irrungen und Einsichten*. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.
- RIEDL, R. (2006), *Der Verlust der Morphologie*. Seifert Verlag, Wien.
- RIEPEL, O.C. (1988), *Fundamentals of Comparative Biology*. Birkhäuser Verlag, Berlin.
- ROBERT, J.S. (2001), "Interpreting the homeobox: Metaphors of gene action and activation in development and evolution". In *Evolution and Development*, 3, 4, pp. 287-295.
- ROBERT, J.S. (2002), "How developmental is evolutionary developmental biology?". In *Biology and Philosophy*, 17, 7, pp. 591-611.
- ROBERTS, L. (1988), "Genetic engineers build a better tomato". In *Science*, 241, p. 1290.
- RONSHAUGEN, M., MCGINNIS, N., MCGINNIS, W. (2002), "Hox protein mutation and macroevolution of the insect body plan". In *Nature*, 415, pp. 914-917.
- ROTH, G., WAKE, D.B. (1989), "Conservatism and innovation in the evolution of feeding in vertebrates". In WAKE, D.B., ROTH, G. (a cura di), *Complex Organismal Functions: Integration and Evolution in Vertebrates*. John Wiley & Sons, New York, pp. 7-21.
- ROTH, V.L., MERCER, J.M. (2000), "Morphometrics in development and evolution". In *American Zoologist*, 40, pp. 801-810.
- ROUX, W. (1915), "Das Wesen des Lebens". In CHUN, C., JOHANNSEN, W. (a cura di), *Kultur der Gegenwart*, Teil 3, Abt. 4, Bd. 1 ("Allgemeine Biologie"). Teubner, Leipzig-Berlin, pp. 173-187.
- RUDOLPH, B. (1993), "Unspeakable crimes". In *Time*, 18/1/1993, p. 35.
- RUSSELL, E.S. (1916), *Form and Function. A Contribution to the History of Animal Morphology*. John Murray, London.
- RUYER, R. (1958), *La genesi delle forme viventi*. Tr. it. Bompiani, Milano 1966.
- SALAZAR-CIUDAD, I. (2008), "Making evolutionary predictions about the structure of development and morphology: Beyond the neo-darwinian and constraint paradigms". In MINELLI, A., FUSCO, G. (a cura), *Evolu-*

- ing Pathways: Key Themes in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- SALAZAR-CIUDAD, I., JERNVALL, J. (2002), "A gene network model accounting for development and evolution of mammalian teeth". In *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 99, pp. 8116-8120.
- SAMSON, R., BRANDON, R.N. (2007) (a cura di), *Integrating Evolution and Development. From Theory to Practice*. The MIT Press, Cambridge, MA-London.
- SAPP, J. (1987), *Beyond the Gene: Cytoplasmic Inheritance and the Struggle for Authority in Genetics*. Oxford University Press, New York.
- SARKAR, S. (1999), "From the *Reaktionsnorm* to the adaptive norm: The norm of reaction (1909-1960)". In *Biology and Philosophy*, 14, pp. 235-252.
- SARKAR, S., FULLER T. (2003), "Generalized norms of reaction for ecological developmental biology". In *Evolution and Development*, 5, 1, pp. 106-115.
- SCHAEFFER, B. (1948), "The origin of a mammalian ordinal character". In *Evolution*, 2, pp. 164-175.
- SCHELER, M. (1912), *Il risentimento nella edificazione delle morali*. Tr. it. Vita e Pensiero, Milano 1975.
- SCHELER, M. (1913-1917), *Il formalismo nell'etica e l'etica materiale dei valori*. Tr. it. San Paolo, Cinisello Balsamo 1996.
- SCHELER, M. (1914), *Jakob Baron von Uexküll: Bausteine zu einer biologischen Weltanschauung*. In *Gesammelte Werke*. Bouvier, Bonn 1993, 15 voll., vol. 14, pp. 394-396.
- SCHELER, M. (1923), *Essenza e forme della simpatia*. Tr. it. Franco Angeli, Milano 2010.
- SCHLICHTING, C.D., PIGLIUCCI, M. (1998), *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sinauer Associates, Inc, Sunderland, MA.
- SCHLICK, M. (1917, 1919<sup>2</sup>, 1920<sup>3</sup>), *Spazio e tempo nella fisica contemporanea. Una introduzione alla teoria della relatività e della gravitazione*. Tr. it. Bibliopolis, Napoli 1984.
- SCHLOSSER, G. (2005), "Amphibian variations: The role of modules in mosaic evolution". In CALLEBAUT, W., RASSKIN-GUTMAN, D. (a cura di), *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. The MIT Press, Cambridge, MA-London, pp. 143-179.
- SCHLOSSER, G., WAGNER, G.P. (2004), *Modularity in Development and Evolution*. The University of Chicago Press, Chicago.
- SCHLUTER, D. (1996), "Ecological causes of adaptive radiation". In *American Naturalist*, 148 (Supplement), pp. S40-S64.
- SCHMALHAUSEN, I.I. (1986 [1949]), *Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection*, a cura di T. Dobzhansky. University of Chicago Press, Chicago.
- SCHRÖDINGER, E. (1944), *Che cos'è la vita? La cellula vivente dal punto di vista fisico*. Tr. it. Adelphi, Milano 2010<sup>5</sup>.
- SCHWANWITSCH, B.N. (1931), "Evolution of the wing-pattern in palaeartic *Satyridae* II". In *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 21, pp. 316-408.



- SCHWENK, K. (2001), "Functional units and their evolution". In WAGNER, G.P. (a cura di), *The Character Concept in Evolutionary Biology*. Academic Press, San Diego, pp. 167-200.
- SCOTT, J.H. (1957), "Muscle growth and function in relation to skeletal morphology". In *American Journal of Physical Anthropology*, 15, pp. 197-234.
- SEBEOK, TH.A. (1998), "The Estonian connection". In *Sign Systems Studies*, 26, pp. 20-41.
- SEBEOK, TH.A. (2001), "Biosemiotics. Its roots, proliferation, and prospects". In *Semiotica*, 134, 1-4, pp. 61-78.
- SEILACHER, A. (1973), "Fabricational noise in adaptive morphology". In *Systematic Zoology*, 22, pp. 451-465.
- SEVERTZOFF, A.N. (1931), *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution*. Gustav Fischer, Jena.
- SHAPIRO, J.A. (1998), "Thinking about bacterial populations as multicellular organisms". In *Annual Review of Microbiology*, 52, pp. 81-104.
- SHIMELD, S.M., HOLLAND, P.W.H. (2000), "Vertebrate innovations". In *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 97, pp. 4449-4452.
- SHUBIN, N.H. (1991), "The implications of 'the Bauplan' for development and evolution of the tetrapod limb". In HINCHLIFFE, J.R., HURLE, J.M., SUMMERBELL, D. (a cura di), *Developmental Patterning of the Vertebrate Limb*. Plenum Press, New York-London, pp. 411-421.
- SHUBIN, N.H., ALBERCH, P. (1986), "A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb". In HECHT, M.K., WALLACE, B., PRANCE, G.T. (a cura di), *Evolutionary Biology*. Plenum Press, New York, vol. 20, pp. 319-387.
- SHUBIN, N.H., WAKE, D.B. (1996), "Phylogeny, variation, and morphological integration". In *American Zoologist*, 36, pp. 51-60.
- SHUBIN, N.H., WAKE, D.B., CRAWFORD, A.J. (1995), "Morphological variation in the limbs of *Taricha granulosa* (Caudata: Salamandridae): Evolutionary and phylogenetic implications". In *Evolution*, 49, pp. 874-884.
- SIMON, H.A. (1962), "The architecture of complexity". In *Proceedings of the American Philosophical Society*, 106, pp. 467-482.
- SIMPSON, G.G. (1944), *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press, New York.
- SIMPSON, G.G. (1949), "Essay-review of recent works on evolutionary theory by Rensch, Zimmerman, and Schindewolf". In *Evolution*, 3, pp. 178-184.
- SIMPSON, G.G. (1953), *The Major Features of Evolution*. Columbia University Press, New York.
- SINERVO, B., MCEDEWARD, L.R. (1988), "Developmental consequences of an evolutionary change in egg size: An experimental test". In *Evolution*, 42, pp. 885-899.
- SINGER, P. (1975), *Liberazione animale. Il manifesto di un movimento diffuso in tutto il mondo*. Tr. it. il Saggiatore, Milano 2010.
- SLACK, J.M.W. (1991), *From Egg to Embryo: Regional Specification on Early Development*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SLOCOMBE, K.E., ZUBERBUHLER, K. (2005a), "Agonistic screams in wild

- chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) vary as a function of social role". In *Journal of Comparative Psychology*, 119, pp. 67-77.
- SLOCOMBE, K.E., ZUBERBUHLER, K. (2005b), "Functionally referential communication in a chimpanzee". In *Current Biology*, 15, pp. 1779-1784.
- SLOCOMBE, K.E., ZUBERBUHLER, K. (2006), "Food-associated calls in chimpanzees: Responses to food types or food preferences?". In *Animal Behaviour*, 72, pp. 989-999.
- SLOCOMBE, K.E., ZUBERBUHLER, K. (2007), "Chimpanzees modify recruitment screams as a function of audience composition". In *Proceedings of National Academy of Sciences USA*, 104, pp. 17.228-17.233.
- SMITH, K.C. (1992), "Neo-rationalism versus neo-darwinism: Integrating development and evolution". In *Biology and Philosophy*, 7, pp. 431-452.
- SMITH, K.K. (2003), "Time's arrow: Heterochrony and the evolution of development". In *International Journal of Developmental Biology*, 47, pp. 613-621.
- SMOCOVITIS, V.B. (1996), *Unifying Biology: The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology*. Princeton University Press, Princeton.
- SNEATH, P., SOKAL, R. (1973), *Numerical Taxonomy*. W.H. Freeman, San Francisco.
- SNIEGOWSKI, P.D., MURPHY, H.A. (2006), "Evolvability". In *Current Biology*, 16, pp. R831-R834.
- SOBER, E. (1986), *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*. The MIT Press, Cambridge.
- SOLER, J. (1973), "Sémiotique de la nourriture dans la Bible". In *Annales. Économies Sociétés Civilisations*, 28, 4, pp. 943-955.
- SOLURSCH, M. (1984), "Ectoderm as a determinant of early tissue pattern in the limb bud". In *Cell Differentiation*, 15, pp. 17-24.
- SPENGLER, O. (1965), *Urfragen. Essere umano e destino. Frammenti e aforismi*. Tr. it. Longanesi, Milano 1971.
- SPINSANTI, S. (1988), *Guarire tutto l'uomo. La medicina antropologica di Viktor von Weizsäcker*. Edizioni Paoline, Cinisello Balsamo (Milano).
- SPLECHTNA, H., HILGERS, H. (1989) (a cura di), *Trends in Vertebrate Morphology: Proceedings of the 2<sup>nd</sup> International Symposium on Vertebrate Morphology*, Vienna, 1986. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- STAROBINSKI, J. (1999), *Azione e reazione. Vita e avventure di una coppia*. Tr. it. Einaudi, Torino 2001.
- STEBBINS, G.L. (1968), "Integration of development and evolutionary progress". In LEWONTIN, R. (a cura di), *Population Biology and Evolution*. Syracuse University Press, Syracuse, NY, pp. 17-36.
- STEPHENSON, F.A. (1947), "Die Farben der Meerestiere". In *Endeavour*, 6, 24, pp. 152-159.
- STERELNY, K. (2000), "Development, evolution, and adaptation". In *Philosophy of Science*, 67, pp. 369-387.
- STERELNY, K. (2001), "Niche construction, developmental systems, and the extended replicator". In OYAMA, S., GRIFFITHS, P.E., GRAY, R.D. (a cura di), *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution*. The MIT Press, Cambridge, MA-London, pp. 333-349.

- STERELNY, K., GRIFFITHS, P.E. (1999), *Sex and Death. An Introduction to Philosophy of Biology*. The University of Chicago Press, Chicago-London.
- STONE, J.R. (1997), "The spirit of D'Arcy Thompson dwells in empirical morphospace". In *Mathematical Bioscience*, 142, pp. 13-30.
- STRASSER, S. (2006), *Clefts in the World. And Other Essays on Levinas, Merleau-Ponty & Buytendijk*. Simon Silverman Phenomenology Center, Duquesne University, Pittsburgh.
- STRAUS, E. (1919), "Zur Pathogenese des chronischen Morphinismus". In *Monatsschrift für Psychiatrie und Neurologie*, 46, pp. 1-20.
- STRAUS, E. (1925), "Wesen und Vorgang der Suggestion". In STRAUS, E. (1960a, pp. 17-70).
- STRAUS, E. (1926), "Das Problem der Individualität". In BRUGSCH, T., LEWY, F.H. (a cura di), *Die Biologie der Person. Ein Handbuch der allgemeinen und speziellen Konstitutionslehre*. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien, vol. 1, pp. 25-134.
- STRAUS, E. (1927a), "Untersuchungen über die postchoreatischen Motilitätsstörungen insbesondere die Beziehungen der Chorea minor zum Tic". In STRAUS, E. (1960a, pp. 71-125).
- STRAUS, E. (1927b), "Über Suggestion und Suggestibilität". In *Schweizer Archiv für Neurologie und Psychiatrie*, 20, pp. 23-43.
- STRAUS, E. (1928), "Das Zeiterlebnis in der endogenen Depression und in der psychopathischen Verstimmung". In STRAUS, E. (1960a, pp. 126-140).
- STRAUS, E. (1930a), *Geschehnis und Erlebnis. Zugleich eine historiologische Deutung des psychischen Traumas und der Renten-Neurose*. Springer, Berlin.
- STRAUS, E. (1930b), "Le forme della spazialità". Tr. it. in STRAUS, E., MALDINEY, H. (2005, pp. 35-68).
- STRAUS, E. (1933), "Die Scham als historiologisches Problem". In STRAUS, E. (1960a, pp. 179-186).
- STRAUS, E. (1935-1936), "Il movimento vissuto". Tr. it. in STRAUS, E. (2011, pp. 33-69).
- STRAUS, E. (1935, 1956<sup>2</sup>), *Vom Sinn der Sinne. Ein Beitrag zur Grundlegung der Psychologie*. Springer, Berlin.
- STRAUS, E. (1938), "Ein Beitrag zur Pathologie der Zwangsercheinungen". In STRAUS, E. (1960a, pp. 187-223).
- STRAUS, E. (1948), *Sull'ossessione. Uno studio clinico e metodologico*. Tr. it. Fioriti, Roma 2006.
- STRAUS, E. (1949a), "Die aufrechte Haltung, Eine anthropologische Studie". In STRAUS, E. (1960a, pp. 224-235).
- STRAUS, E. (1949b), "Estesiologia e allucinazioni". Tr. it. in MINKOWSKI, E., GEBSATTEL, V.-E. VON, STRAUS, E., *Antropologia e psicopatologia*. Bompiani, Milano 1967, pp. 169-233.
- STRAUS, E. (1952), "The sigh. An introduction to a theory of expression". In STRAUS, E. (1960a, pp. 298-315).
- STRAUS, E. (1953), "Der Mensch als ein fragendes Wesen". In STRAUS, E. (1960a, pp. 316-334).

- STRAUS, E. (1956a), "Paesaggio e geografia" (originariamente in STRAUS, 1935, 1956<sup>2</sup>). Tr. it. in STRAUS, E., MALDINEY, H. (2005, pp. 69-79).
- STRAUS, E. (1956b), "Per una teoria delle allucinazioni". Tr. it. in STRAUS, E., MALDINEY, H. (2005, pp. 81-86).
- STRAUS, E. (1956c), "Some remarks about awakeness". In STRAUS, E. (1960a, pp. 347-363).
- STRAUS, E. (1956d), "On the form and structure of man's inner freedom". In STRAUS, E. (1960a, pp. 364-376).
- STRAUS, E. (1957), "Der Archimedische Punkt". In STRAUS, E. (1960a, pp. 377-397).
- STRAUS, E. (1958a), "Formen und Formeln". In STRAUS, E. (1960a, pp. 398-408).
- STRAUS, E. (1958b), "Objektivität". In STRAUS, E. (1960a, pp. 409-426).
- STRAUS, E. (1960a), *Psychologie der menschlichen Welt*. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- STRAUS, E. (1960b), "Sulle tracce mnestiche". Tr. it. in STRAUS, E. (2011, pp. 71-116).
- STRAUS, E. (1963a), *Il vivente umano e la follia. Studio sui fondamenti della psichiatria*. Tr. it. Quodlibet, Macerata 2010.
- STRAUS, E. (1963b), "Zum Sehen geboren, zum Schauen bestellt. Betrachtungen zur 'Aufrechten Haltung'". In WIESENHÜTTER, E. (a cura di), *Werden und Handeln. Zum 80. Geburtstag von V.E. Freiherrn von Gebattel*. Hippokrates, Stuttgart, pp. 44-73.
- STRAUS, E. (1965a), "Born to see, bound to behold. Reflections on the function of upright posture in the esthetic attitude". In *Tijdschrift voor Filosofie*, 27, 4, pp. 659-688.
- STRAUS, E. (1965b), "The expression of thinking". In EDIE, J.M. (a cura di), *An Invitation to Phenomenology*. Quadrangle Books, Chicago, pp. 266-283.
- STRAUS, E. (1966), *Phenomenological Psychology*. Basic Books, New York.
- STRAUS, E. (1969a), "The polarity of sensory experience. The spectrum of senses". In *Journal for the Study of Consciousness*, 2, 1, pp. 24-35.
- STRAUS, E. (1969b), "Embodiment and excarnation". In *Psychological Issues*, 6, 2, pp. 217-236.
- STRAUS, E. (1970a), "Phenomenology of memory". In GRIFFITH, R.M., STRAUS, E. (a cura di), *Phenomenology of Memory. The Third Lexington Conference on Phenomenology Pure and Applied*. Duquesne University Press, Pittsburgh, pp. 45-63.
- STRAUS, E. (1970b), "The miser". In EDIE, J.M., PARKER, F.H., SCHRAG, C.O. (a cura di), *Patterns of the Life World*. Northwestern University Press, Evanston, pp. 157-179.
- STRAUS, E. (1970c), "The phantom limb". In GRIFFITH, R.M., STRAUS, E. (a cura di), *Aisthesis and Aesthetics. The Fourth Lexington Conference on Phenomenology Pure and Applied*. Duquesne University Press, Pittsburgh, pp. 130-148.
- STRAUS, E. (1973), "L'osservatore dimenticato". Tr. it. in STRAUS, E., MALDINEY, H. (2005, pp. 121-131).

- STRAUS, E. (1975), "The monads have windows". In BOSSERT, PH.J. (a cura di), *Phenomenological Perspectives. Historical and Systematic Essays in Honor of Herbert Spiegelberg*. Martinus Nijhoff, The Hague, pp. 130-150.
- STRAUS, E. (2011), *Forme dello spazio, forme della memoria*. Tr. it. Armando, Roma.
- STRAUS, E., MALDINEY, H. (2005), *L'estetico e l'estetica. Un dialogo nello spazio della fenomenologia*. Tr. it. Mimesis, Milano.
- STROGATZ, S.H. (2001), "Exploring complex network". In *Nature*, 410, pp. 268-276.
- STROHMAN, R.C. (1993), "Ancient genomes, wise bodies, unhealthy people: Limits of a genetic paradigm in biology and medicine". In *Perspectives in Biology and Medicine*, 37, p. 112.
- STRIJCKER-BOUDIER, H. (1988) (a cura di), "Letters Between F.J.J. Buytendijk and Erwin W. Straus". In *Journal of Phenomenological Psychology*, 19, 1, pp. 77-92.
- STUBBE, H. (1965), *History of Genetics. From Prehistoric Times to the Rediscovery of Mendel's Laws*. Tr. ingl. The MIT Press, Cambridge, MA-London 1972 (II ed.).
- SÜFFERT, F. (1926), "Die Flügelschuppen der Schmetterlinge, ihr Bau und ihre Farben". In *Mikroskopie für Naturfreunde*, 4, 1, pp. 1-9; 4, 3, pp. 65-77.
- SÜFFERT, F. (1932), "Phänomene visueller Anpassung, I-III". In *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 26, 1-2, pp. 147-316.
- TATTERSALL, I. (2012), *Masters of the Planet: The Search for Our Human Origins*. Palgrave Macmillan, London.
- TEDESCO, S. (2008), *Forme viventi. Antropologia ed estetica dell'espressione*. Mimesis, Milano.
- TEDESCO, S. (2009), "Espressione e Gestaltkreis. Sulle relazioni teoriche fra l'estesiologia di Plessner e Weizsäcker". In RUSSO, L. (a cura di), *Logiche dell'espressione*. Centro Internazionale Studi di Estetica, Palermo, pp. 7-16.
- TEDESCO, S. (2010), *Morfologia estetica. Alcune relazioni fra estetica e scienza naturale*. Centro Internazionale Studi di Estetica, Palermo.
- THINES, G. (1975), "F.J.J. Buytendijk's contribution to animal behaviour. Animal psychology or ethology?". In *Acta Biotheoretica*, 24, pp. 86-99.
- THINÈS, G. (1977), *Phenomenology and the Science of Behaviour. An Historical and Epistemological Approach*. Allen & Unwin, London-Boston.
- THINÈS, G. (1991), "L'oeuvre critique d'Erwin Straus et la phénoménologie". In FÉDIDA, P., SCHOTTE, J. (a cura di), *Psychiatrie et existence*. Milon, Grenoble 1991, pp. 83-99.
- THOMAS, R.D.K., SHEARMAN, R.M., STEWART, G.W. (2000), "Evolutionary exploitation of design options by the first animals with hard skeletons". In *Science*, 288, pp. 1239-1242.
- THOMASON, J.J. (1995) (a cura di), *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*. Cambridge University Press, New York.
- THOMPSON, D'A.W. (1917, 1942<sup>2</sup>), *Crescita e forma*. Tr. it. Bollati Boringhieri, Torino 2010.

- TITELMAN, P. (1976), "A phenomenological approach to psychopathology. The conception of Erwin Straus". In *Journal of Phenomenological Psychology*, 7, 1, pp. 15-33.
- TOLONE, O. (2012), "Adolf Portmann: The expressive function of technique". In *Etica & Politica – Ethics & Politics*, 14, 1, pp. 230-243.
- TROLL, W. (1939-1943), *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Koeltz, Königstein-Taunus 1971.
- TROLL, W. (1941), *Gestalt und Urbild. Gesammelte Aufsätze zu Grundfragen der organischen Morphologie*. Böhlau, Köln 1984.
- TROLL, W. (1954), *Allgemeine Botanik. Ein Lehrbuch auf vergleichend-biologischer Grundlage*. Enke, Stuttgart.
- TROLL, W., WOLF, K.L. (1940), *Goethes morphologischer Auftrag. Versuch einer naturwissenschaftlichen Morphologie*. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig.
- TURING, A. (1952), "The chemical basis of morphogenesis". In *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, 237, pp. 37-72.
- TURNER, B.M. (2001), *Chromatin and Gene Regulation: Mechanisms in Epigenetics*. Blackwell, London.
- TURNER, B.M. (2007), "Defining an epigenetic code". In *Nature Cell Biology*, 9, pp. 2-6.
- TURNER, B.M. (2009), "Epigenetic responses to environmental change and their evolutionary implications". In *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B: Biological Sciences*, 364, pp. 3403-3418.
- TWITTY, V.C. (1932), "Influence of the eye on the growth of its associated structures, studied by means of heteroplasic transplantation". In *Journal of Experimental Zoology*, 61, pp. 333-374.
- TYNDALL, J. (1862), "On radiation through the earth's atmosphere". In *Philosophical Magazine*, 4, 25, pp. 200-206.
- UEXKÜLL, J. VON (1902), *Im Kampf um die Tierseele*. Bergmann, Wiesbaden.
- UEXKÜLL, J. VON (1905), *Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere*. Bergmann, Wiesbaden.
- UEXKÜLL, J. VON (1907), "Die Umriss einer kommenden Weltanschauung". In UEXKÜLL, J. VON (1913), pp. 123-154).
- UEXKÜLL, J. VON (1909, 1921<sup>2</sup>), *Umwelt und Innenwelt der Tiere*. Springer, Berlin.
- UEXKÜLL, J. VON (1913), *Bausteine zu einer biologischen Weltanschauung. Gesammelte Aufsätze*. Bruckmann, München.
- UEXKÜLL, J. VON (1917), "Darwin und die englische Moral". In *Deutsche Rundschau*, 173, pp. 215-242.
- UEXKÜLL, J. VON (1919), *Biologische Briefe an eine Dame*. Paetel, Berlin.
- UEXKÜLL, J. VON (1920a, 1928<sup>2</sup>), *Theoretische Biologie*. Paetel (poi Springer), Berlin.
- UEXKÜLL, J. VON (1920b), *Staatsbiologie. Anatomie-Physiologie-Pathologie des Staates*. Hanseatische Verlagsanstalt, Hamburg 1933.
- UEXKÜLL, J. VON (1922), "Wie sehen wir die Natur und wie sieht sie sich selber?". In UEXKÜLL, J. VON (1980), pp. 179-213).

- UEXKÜLL, J. VON (1923), "Die Stellung der Naturforscher zu Goethes Gott-Natur". In *Die Tat. Monatsschrift für die Zukunft deutscher Kultur*, 15, 2, pp. 492-506.
- UEXKÜLL, J. VON (1928<sup>2</sup>), "Über den Einfluß biologischer Analogieschlüsse auf Forschung und Weltanschauung". In *Archiv für systematische Philosophie und Soziologie*, 29, 1-2, pp. 78-81.
- UEXKÜLL, J. VON (1930), *Die Lebenslehre*. Müller & Kiepenheuer, Potsdam.
- UEXKÜLL, J. VON (1931), "Der Organismus und die Umwelt". In UEXKÜLL, J. VON (1980, pp. 305-343).
- UEXKÜLL, J. VON (1932), "Der gedachte Raum". In PRINZHORN, H. (a cura di), *Die Wissenschaft am Scheidewege von Leben und Geist: Festschrift Ludwig Klages zum 60. Geburtstag*. Barth, Leipzig, pp. 231-239.
- UEXKÜLL, J. VON (1934), *Ambienti animali e ambienti umani. Una passeggiata in mondi sconosciuti e invisibili*. Illustrazioni di G. Kriszat. Tr. it. Quodlibet, Macerata 2013.
- UEXKÜLL, J. VON (1935), "Die Bedeutung der Umweltforschung für die Erkenntnis des Lebens". In UEXKÜLL, J. VON (1980, pp. 363-381).
- UEXKÜLL, J. VON (1936), *Nie geschaute Welten: Die Umwelten meiner Freunde. Ein Erinnerungsbuch*. Fischer, Berlin.
- UEXKÜLL, J. VON (1937), "Die neue Umweltlehre: Ein Bindeglied zwischen Natur- und Kulturwissenschaften". In *Die Erziehung*, 13, 5, pp. 185-199.
- UEXKÜLL, J. VON (1938a), *Der unsterbliche Geist in der Natur. Gespräche*. Wegner, Hamburg.
- UEXKÜLL, J. VON (1938b), "Tier und Umwelt". In *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 2, 2, pp. 101-114.
- UEXKÜLL, J. VON (1940), *Bedeutungslehre*. Barth, Leipzig.
- UEXKÜLL, J. VON (1947), *Der Sinn des Lebens. Gedanken über die Aufgaben der Biologie*. Küpper, Godesberg.
- UEXKÜLL, J. VON (1980), *Kompositionslehre der Natur. Biologie als undogmatische Naturwissenschaft. Ausgewählte Schriften*. Ullstein, Frankfurt a.M.
- UEXKÜLL, J. VON, BEER, TH., BETHE, A. (1899), "Vorschläge zu einer objectivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems". In UEXKÜLL, J. VON (1980, pp. 92-100).
- UEXKÜLL, J. VON, BROCK, FR. (1927), "Atlas zur Bestimmung der Orte in den Sehräumen der Tiere". In *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 5, 1, pp. 167-178.
- UEXKÜLL, J. VON, BROCK, FR. (1935), "Vorschläge zu einer subjektbezogenen Nomenklatur in der Biologie". In UEXKÜLL, J. VON (1980, pp. 129-142).
- UEXKÜLL, J. VON, UEXKÜLL, TH. VON (1943), *Die ewige Frage. Biologische Variationen über einen platonischen Dialog*. Schröder, Hamburg 1944.
- UEXKÜLL, TH. VON (1992), "The sign theory of Jakob von Uexküll". In *Semiotica*, 89, 4, pp. 279-315.
- VAN VALEN, L. (1974), "A natural model for the origin of some higher taxa". In *Journal of Herpetology*, 8, pp. 109-121.
- WADDINGTON, C.H. (1939), *An Introduction to Modern Genetics*. The Macmillan Company, New York.

- WADDINGTON, C.H. (1941), "Evolution of developmental systems". In *Nature*, 147, pp. 108-110.
- WADDINGTON, C.H. (1957), *The Strategy of the Genes*. Allen & Unwin, London.
- WADDINGTON, C.H. (1962), *New Patterns in Genetics and Development*. Columbia University Press, New York.
- WAGNER, G.P. (1984), "Coevolution of functionally constrained characters: Prerequisites for adaptive versatility". In *BioSystems*, 17, pp. 51-55.
- WAGNER, G.P. (1986), "The systems approach: An interface between development and population genetic aspects of evolution". In RAUP, D.M., JABLONSKI, D. (a cura di), *Patterns and Processes in the History of Life*. Springer, Berlin, pp. 148-165.
- WAGNER, G.P. (1989), "The biological homology concept". In *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, pp. 51-69.
- WAGNER, G.P. (1996), "Homologues, natural kinds and the evolution of modularity". In *American Zoologist*, 36, pp. 36-43.
- WAGNER, G.P. (2000), "What is the promise of developmental evolution? Part I: Why is developmental biology necessary to explain evolutionary innovations?". In *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)*, 288, pp. 95-98.
- WAGNER, G.P. (2001) (a cura di), *The Character Concept in Evolutionary Biology*. Academic Press, San Diego.
- WAGNER, G.P., CHIU, C.-H., LAUBICHLER, M. (2000), "Developmental evolution as a mechanistic science: The inference from developmental mechanisms to evolutionary processes". In *American Zoologist*, 40, pp. 819-831.
- WAGNER, G.P., MEZEY, J., CALABRETTA, R. (2005), "Natural selection and the origin of modules". In CALLEBAUT, W., RASSKIN-GUTMAN, D. (a cura di), *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. The MIT Press, Cambridge, MA-London, pp. 33-49.
- WAGNER, G.P., MÜLLER, G.B. (2002), "Evolutionary innovations overcome ancestral constraints: A re-examination of character evolution in male sepsid flies (Diptera: Sepsidae)". In *Evolution and Development*, 4, 1, pp. 1-6.
- WAHLERT, G. VON (1972), *Adolf Portmann. Versuch einer Würdigung*. Reinhardt, Basel.
- WAINWRIGHT, P.C., REILLY, S.M. (1994) (a cura di), *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- WAISBREN, S.J. (1988), "The importance of morphology in the evolutionary synthesis as demonstrated by the contributions of the Oxford group: Goodrich, Huxley, and de Beer". In *Journal of the History of Biology*, 21, pp. 291-330.
- WAKE, D.B. (1981), "The application of allozyme evidence to problems in evolutionary morphology". In SCUDDER, G., REVEL, J. (a cura di), *Evolution today*. Carnegie-Mellon University, Pittsburgh, pp. 257-270.
- WAKE, D.B. (1982), "Functional and evolutionary morphology". In *Perspectives in Biology and Medicine*, 25, pp. 603-620.



- WAKE, D.B. (1986), "Foreword, 1986". In SCHMALHAUSEN, I.I., *Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection*. University of Chicago Press, Chicago, pp. v-xii.
- WAKE, D.B., LARSON, A. (1987), "Multidimensional analysis of an evolutionary lineage". In *Science*, 238, pp. 42-48.
- WAKE, D.B., MABEE, P., HANKEN, J., WAGNER, G.P. (1991), "Development and evolution – The emergence of a new field". In DUDLEY, E.C. (a cura di), *The Unity of Evolutionary Biology: Proceedings of the Fourth International Congress of Systematic and Evolutionary Biology, Volume 1*. Dioscorides Press, Portland, OR, pp. 582-588.
- WAKE, D.B., ROTH, G. (1989), "The linkage between ontogeny and phylogeny in the evolution of complex systems". In WAKE, D.B., ROTH, G. (a cura di), *Complex Organismal Functions: Integration and Evolution in Vertebrates*. John Wiley & Sons, New York, pp. 361-377.
- WAKE, M.H. (1991), "The impact of functional morphology and biomechanics on studies of evolutionary biology". In DUDLEY, E.C. (a cura di), *The Unity of Evolutionary Biology: Proceedings of the Fourth International Congress of Systematic and Evolutionary Biology, Volume 1*. Dioscorides Press, Portland, OR, pp. 555-557.
- WAKE, M.H. (1992), "Morphology, the study of form and function, in modern evolutionary biology". In FUTUYMA, D., ANTONOVICS, J. (a cura di), *Oxford Surveys in Evolutionary Biology, Volume 8*. Oxford University Press, New York, pp. 289-346.
- WALKER, W.F. JR., LIEM, K.F. (1994), *Functional Anatomy of the Vertebrates: An Evolutionary Perspective* (II ed.). Saunders College Publishing, Harcourt Brace College Publishers, New York.
- WALKER BYNUM, C. (1989), "The female body and religious practice in the later middle ages". In FEHER, M., NADDAFF, R., TAZI, N. (a cura di), *Fragments for a History of the Human Body*, Part I. Zone, New York, pp. 161-219. Tr. it. parziale, "Corpo femminile e pratica religiosa nel tardo Medioevo". In SCARAFFIA, L., ZARRI, G. (a cura di), *Donne e fede. Santità e vita religiosa in Italia*. Laterza, Roma-Bari 2009<sup>2</sup>, pp. 115-156.
- WALLACE, B. (1986), "Can embryologists contribute to an understanding of evolutionary mechanisms?". In BECHTEL, W. (a cura di), *Integrating Scientific Disciplines*. M. Nijhoff, Dordrecht, pp. 149-163.
- WEISS, K. (2002), "Good vibrations: The silent symphony of life". In *Evolutionary Anthropology*, 11, pp. 176-182.
- WEIZSÄCKER, V. VON (1910), *Beitrag zur Frage der Blutgeschwindigkeit bei Anämie*. Vogel, Leipzig.
- WEIZSÄCKER, V. VON (1917), *Über die Energetik der Muskeln und insbesondere des Herzmuskels sowie ihre Beziehung zur Pathologie des Herzens*. Winter, Heidelberg.
- WEIZSÄCKER, V. VON (1923), *Das Antilogische*. In WEIZSÄCKER, V. VON (1986-2005, vol. 2, pp. 368-394).
- WEIZSÄCKER, V. VON (1924), *Rezension zu: Johannes von Kries, "Allgemeine Sinnesphysiologie"*. In WEIZSÄCKER, V. VON (1986-2005, vol. 3, pp. 663-670).

- WEIZSÄCKER, V. VON (1925), *Rezension zu: E. Straus, "Wesen und Vorgang der Suggestion"*. In WEIZSÄCKER, V. VON (1986-2005, vol. 1, pp. 532-533).
- WEIZSÄCKER, V. VON (1926a), *Einleitung zur Physiologie der Sinne*. In WEIZSÄCKER, V. VON (1986-2005, vol. 3, pp. 325-428).
- WEIZSÄCKER, V. VON (1926b), *Die Analyse pathologischer Bewegungen*. In WEIZSÄCKER, V. VON (1986-2005, vol. 3, pp. 429-440).
- WEIZSÄCKER, V. VON (1926c), "Il medico e il malato". Tr. it. in WEIZSÄCKER, V. VON (1990, pp. 81-96).
- WEIZSÄCKER, V. VON (1926d), "Il dolore". Tr. it. in WEIZSÄCKER, V. VON (1990, pp. 97-117).
- WEIZSÄCKER, V. VON (1926e), "Sulla struttura nevrotica delle malattie interne". Tr. it. in WEIZSÄCKER, V. VON (1990, pp. 121-128).
- WEIZSÄCKER, V. VON (1927), "Reflexgesetze". In BETHE, A., BERGMANN, G. VON (a cura di), *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie*, Springer, Berlin, vol. 10, pp. 35-102.
- WEIZSÄCKER, V. VON (1933), *Der Gestaltkreis, dargestellt als psychophysiologische Analyse des optischen Drehversuchs*. In WEIZSÄCKER, V. VON (1986-2005, vol. 4, pp. 23-61).
- WEIZSÄCKER, V. VON (1936), *Zur Klinik der Schmerzen*. In WEIZSÄCKER, V. VON (1986-2005, vol. 3, pp. 537-548).
- WEIZSÄCKER, V. VON (1940), *Der Gestaltkreis. Theorie der Einheit von Wahrnehmen und Bewegen*. In WEIZSÄCKER, V. VON (1986-2005, vol. 4, pp. 186-337).
- WEIZSÄCKER, V. VON (1942), "Forma e tempo". Tr. it. in WEIZSÄCKER, V. VON (2011, pp. 25-72).
- WEIZSÄCKER, V. VON (1943), "Verità e percezione". Tr. it. in WEIZSÄCKER, V. VON (2011, pp. 73-96).
- WEIZSÄCKER, V. VON (1945), "Il concetto di vita". Tr. it. in WEIZSÄCKER, V. VON (1990, pp. 145-154).
- WEIZSÄCKER, V. VON (1946), "Anonimi". Tr. it. in WEIZSÄCKER, V. VON (1990, pp. 177-216).
- WEIZSÄCKER, V. VON (1949a), "Medicina psicosomatica". Tr. it. in WEIZSÄCKER, V. VON (1990, pp. 129-142).
- WEIZSÄCKER, V. VON (1949b), *Begegnungen und Entscheidungen*. In WEIZSÄCKER, V. VON (1986-2005, vol. 1, pp. 191-399).
- WEIZSÄCKER, V. VON (1951), *Das Mißliche am Schmerz*. In WEIZSÄCKER, V. VON (1986-2005, vol. 6, pp. 504-510).
- WEIZSÄCKER, V. VON (1954), *Natur und Geist*. In WEIZSÄCKER, V. VON (1986-2005, vol. 1, pp. 9-190).
- WEIZSÄCKER, V. VON (1955), *Biologia e metafisica. Istruzioni per la condotta umana*. Tr. it. Edizioni 10/17, Salerno 1987.
- WEIZSÄCKER, V. VON (1956), *Pathosophie*. In WEIZSÄCKER, V. VON (1986-2005, vol. 10).
- WEIZSÄCKER, V. VON (1986-2005), *Gesammelte Schriften*. Suhrkamp, Frankfurt a.M., 10 voll.
- WEIZSÄCKER, V. VON (1990), *Filosofia della medicina*. Tr. it. Guerini, Milano.

- WEIZSÄCKER, V. VON (2011), *Forma e percezione*. Tr. it. Mimesis, Milano 2011.
- WENZEL, J.W. (1992), "Behavioral homology and phylogeny". In *Annual Review of Ecological Systems*, 23, pp. 361-381.
- WEST-EBERHARD, M.J. (1989), "Phenotypic plasticity and the origins of diversity". In *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, pp. 249-278.
- WILKINS, A.S. (2002), *The Evolution of Developmental Pathways*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- WILLENSDORFER, M. (2008), "Organism size promotes the evolution of specialized cells in multicellular digital organisms". In *Journal of Evolutionary Biology*, 21, pp. 104-110.
- WILSON, A.C., CARLSON, S.S., WHITE, T.J. (1977), "Biochemical evolution". In *Annual review of Biochemistry*, 46, pp. 573-639.
- WILSON, E.O. (1984), *Biofilia*. Tr. it. Mondadori, Milano 1985.
- WILSON, E.O. (1992), *La diversità della vita. Per una nuova etica ecologica*. Tr. it. Rizzoli, Milano 2009.
- WILSON, S., JESANI, M., HOLDER, N. (1968), "Reformation of specific neuromuscular connections during axolotl limb regeneration: Evidence that the first contacts are correct". In *Development*, 103, pp. 365-377.
- WIMSATT, W.C. (1986), "Developmental constraints, generative entrenchment, and the innate-acquired distinction". In BECHTEL, W. (a cura di), *Integrating Scientific Disciplines*. Martinus Nijhoff, Dordrecht, pp. 185-208.
- WIMSATT, W.C. (2001), "Generative entrenchment and the developmental systems approach to evolutionary processes". In OYAMA, S., GRIFFITHS, P.E., GRAY, R.D. (a cura di), *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution*. The MIT Press, Cambridge, MA-London, pp. 219-237.
- WIMSATT, W.C. (2007a), *Re-Engineering Philosophy for Limited Beings*. Harvard University Press, Cambridge, MA-London.
- WIMSATT, W.C. (2007b), "Echoes of Haeckel? Reentrenching development in evolution". In LAUBICHLER, M.D., MAIENSCHIN, J. (a cura di), *From Embriology to Evo-Devo: a History of Developmental Evolution*. The MIT Press, Cambridge, MA-London, pp. 309-355.
- WIVEL, N.A., WALTERS, L. (1993), "Germ-line gene modification and disease prevention: Some medical and ethical perspectives". In *Science*, 262, pp. 533-538.
- WOLFF, E., KIENY, M. (1962), "Mise en évidence par l'irradiation aux rayons X d'un phénomène de compétition entre les ébauches du tibia et du péroné chez l'embryon de poulet". In *Developmental Biology*, 4, pp. 197-213.
- WOLPERT, L., TICKLE, C., SAMPDORF, M. (1979), "The effect of cell killing by X-irradiation on pattern formation in the chick limb". In *Journal of Embriology and Experimental Morphology*, 50, pp. 175-198.
- WOUTERS, A. (2003), "Four notions of biological function". In *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 34, pp. 633-668.

- 
- WOUTERS, A. (2005), "The function debate in philosophy". In *Acta Biotheoretica*, 53, pp. 123-151.
- WRAY, G.A. (2000), "Editorial: Peering ahead (cautiously)". In *Evolution and Development*, 2, 3, pp. 125-126.
- WRAY, G.A. (2007), "The evolutionary significance of cis-regulatory mutations". In *Nature Reviews Genetics*, 8, pp. 206-216.
- ZANGERL, R. (1948), "The methods of comparative anatomy and its contribution to the study of evolution". In *Evolution*, 2, pp. 351-374.
- ZIEMKE, T., SHARKEY, N.E. (2001), "A stroll through the worlds of robots and animals. Applying Jakob von Uexküll's theory of meaning to adaptive robots and artificial life". In *Semiotica*, 134, 1-4, pp. 701-746.
- ZUCKERKANDL, E., CAVALLI, G. (2007), "Combinatorial epigenetics, 'junk DNA', and the evolution of complex organisms". In *Gene*, 390, pp. 232-242.

---

## FONTI E TRADUTTORI DEI TESTI

### Capitolo 1

Jakob von Uexküll, "Wie sehen wir die Natur und wie sieht sie sich selber?", in *Die Naturwissenschaften*, 12, 1922, pp. 265-271; 13, 1922, pp. 296-301; 14, 1922, pp. 316-322. Poi raccolto in Jakob von Uexküll, *Kompositionslehre. Ausgewählte Schriften*, a cura di Thüre von Uexküll, Ullstein, Frankfurt a.M. 1980, pp. 179-213. Traduzione di Andrea Pinotti.

### Capitolo 2

Viktor von Weizsäcker, "Die Sinneslehre als Aufgabe der Biologie", in "Einleitung zur Physiologie der Sinne", in Albrecht Bethe et al. (a cura di), *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie*, Springer, Berlin 1926, vol. 11 ("Receptionsorgane I"), pp. 54-67. Poi raccolto in Viktor von Weizsäcker, *Gesammelte Schriften*, Suhrkamp, Frankfurt a.M. 1990, vol. 3, pp. 407-428. Traduzione di Francesca Marelli.

### Capitolo 3

Frederik Jacobus Johannes Buytendijk, "Anschauliche Kennzeichen des Organischen", in *Philosophischer Anzeiger*, 2, 1928, pp. 391-402. Poi raccolto in Frederik Jacobus Johannes Buytendijk, *Das Menschliche. Wege zu seinem Verständnis*, Koehler, Stuttgart 1958, pp. 1-13. Traduzione di Pietro Conte.

### Capitolo 4

Erwin Straus, "Die aufrechte Haltung, Eine anthropologische Studie", in *Monatsschrift für Psychiatrie und Neurologie*, 117, 4/5/6 (Festschrift für Professor Karl Bonhoeffer zum 80. Geburtstag), 1949, pp. 367-379. Poi raccolto in Erwin Straus, *Psychologie der menschlichen Welt*, Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1960, pp. 224-235. Traduzione di Francesca Marelli.

### Capitolo 5

Adolf Portmann, "Selbstdarstellung als Motiv der lebendigen Formbildung", in AA.VV., *Geist und Werk. Aus der Werkstatt unserer Autoren. Zum 75. Geburtstag von Dr. Daniel Brody*, Rhein, Zürich 1958, pp. 139-173.

Traduzione di Pietro Conte.

*Capitolo 6*

Stuart Alan Newman, “Carnal boundaries. The commingling of flesh in theory and practice”, in R. Birke, R. Hubbard (a cura di), *Reinventing Biology. Respect for Life and the Creation of Knowledge*, Indiana University Press, Bloomington-Indianapolis 1995, pp. 191-227. Traduzione di Luca Vargiu.

*Capitolo 7*

Gerd B. Müller, “Developmental mechanism at the origin of morphological novelty: A side-effect hypothesis”, in H. Nitecki (a cura di), *Evolutionary Innovations*, University of Chicago Press, Chicago 1990, pp. 99-130. Traduzione di Salvatore Tedesco.

*Capitolo 8*

Mauro Mandrioli, Mariagrazia Portera, “La genesi delle forme biologiche. Creatività nei vincoli”, lavoro originale.

*Capitolo 9*

Alan C. Love, “Evolutionary morphology, innovation, and the synthesis of evolutionary and developmental biology”, in *Biology and Philosophy*, 18, 2003, pp. 309-345. Traduzione di Alessia Cervini.

*Capitolo 10*

Diego Rasskin-Gutman, “Modularity: Jumping forms within morphospace”, in W. Callebaut, D. Rasskin-Gutman (a cura di), *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*, The MIT Press, Cambridge (MA)-London 2005, pp. 207-219. Traduzione di Salvatore Tedesco.

1. F. D'Agostini, *Analitici e continentali*
2. G. Deleuze, *Critica e clinica*
3. G. Deleuze, *Differenza e ripetizione*
4. M. Ferraris, *Estetica razionale*
5. D. Gillies, *Intelligenza artificiale e metodo scientifico*
6. S. Manghi (a cura di), *Attraverso Bateson*
7. M. Di Francesco, *L'io e i suoi sé*
8. E. Lévinas, *Scoprire l'esistenza con Husserl e Heidegger*
9. L. Accati, *Il mostro e la bella*
10. C. Montaleone, *Homo loquens*
11. R. Galatolo, G. Pallotti (a cura di), *La conversazione*
12. A. Oliverio, *Esplorare la mente*
13. C. Glymour, *Dimostrare, credere, pensare*
14. A. Wiewiorka, *L'era del testimone*
15. R. Nozick, *Puzzle socratici*
16. P. Gambazzi, *L'occhio e il suo inconscio*
17. G.O. Gabbard, K. Gabbard, *Cinema e psichiatria*
18. R. de Monticelli (a cura di), *La persona: apparenza e realtà*
19. E. Franzini, *Fenomenologia dell'invisibile*
20. U. Wolf, *La filosofia come ricerca della felicità*
21. E. Morin, *Il metodo 1. La natura della natura*
22. S. Tagliagambe, *Il sogno di Dostoevskij*
23. H. Bergson, *Saggio sui dati immediati della coscienza*
24. E. Morin, *Il metodo 5. L'identità umana*
25. H. Bergson, *L'evoluzione creatrice*
26. W. Lycan, *Filosofia del linguaggio*
27. D. Tarizzo, *Il pensiero libero*
28. P. Ricœur, *La memoria, la storia, l'oblio*
29. S. Žižek, *Il soggetto scabroso*
30. M. Merleau-Ponty, *È possibile oggi la filosofia?*

- 
31. R. Girard, *Origine della cultura e fine della storia*
  32. T. Crane, *Fenomeni mentali*
  33. F. Gil, *La logica della convinzione*
  34. S. Manghi, *La conoscenza ecologica*
  35. E. Morin, *Il metodo 2. La vita della vita*
  36. H. Bergson, *Durata e simultaneità*
  37. R. Barilli, *Bergson*
  38. G. Didi-Huberman, *Immagini malgrado tutto*
  39. P. Ricœur, *Percorsi del riconoscimento*
  40. E. Morin, *Il metodo 6. Etica*
  41. S. Borutti, *Filosofia dei sensi*
  42. M. Dummett, *Verità e passato*
  43. M. Foucault, *Follia e psichiatria*
  44. R. Prezzo, *Pensare in un'altra luce*
  45. A. Garapon, *Del giudicare*
  46. S. Moller Okin, *Diritti delle donne e multiculturalismo*
  47. E. Morin, *Il metodo 3. La conoscenza della conoscenza*
  48. G. Lucignani, A. Pinotti (a cura di), *Immagini della mente*
  49. J.-C. Kaufmann, *Corpi di donna, sguardi d'uomo*
  50. V. Jankélévitch, *Corso di filosofia morale*
  51. E. Morin, *Il mondo moderno e la questione ebraica*
  52. L. Boella, *Neuroetica*
  53. C. Formenti, *Cybersoviet*
  54. J. Simon, *Il governo della paura*
  55. L. Mortari, *A scuola di libertà*
  56. E. Goffman, *Relazioni in pubblico*
  57. E. Morin, *Il metodo 4. Le idee: habitat, vita, organizzazione, usi e costumi*
  58. H. Bergson, *L'energia spirituale*
  59. A. Pinotti, A. Somaini (a cura di), *Teorie dell'immagine*
  60. A. Garapon, *Chiudere i conti con la storia*
  61. S. Gallagher, D. Zahavi, *La mente fenomenologica*
  62. P. Bertrando, M. Bianciardi (a cura di), *La natura sistemica dell'uomo*



- 
63. M. Ceruti, *Il vincolo e la possibilità*
  64. H. Blumenberg, *Paradigmi per una metaforologia*
  65. G.P. Piretto, *Gli occhi di Stalin*
  66. L. Guzzardi, *Lo sguardo muto delle cose*
  67. M. Bucchi, *Scienza e società*
  68. F. Desideri, *La percezione riflessa*
  69. M. Doni, S. Tomelleri, *Giochi sociologici*
  70. Q. Skinner, *Ragione e retorica nella filosofia di Hobbes*
  71. E. Morin, *La via. Per l'avvenire dell'umanità*
  72. M. Cometa, *La scrittura delle immagini*
  73. A. Garapon, *Lo Stato minimo*
  74. L. Boella, *Il coraggio dell'etica*
  75. M.L. Knott, *Hannah Arendt*
  76. R. Mådera, *La carta del senso*
  77. J. Campbell, *Percorsi di felicità*
  78. M. Recalcati, *Jacques Lacan*
  79. P. Janet, *L'automatismo psicologico*
  80. F. Santoni de Sio, *Per colpa di chi*
  81. J. Butler, *Strade che divergono*
  82. C. Tappolet, F. Teroni, A. Konzelmann Ziv (a cura di), *Le ombre dell'anima*





