

Claudia Rosciglione
LA FLESSIBILITÀ DELL'ORGANIZZAZIONE BIOLOGICA.
STRUTTURE E FUNZIONI ALLA LUCE DI UN MODELLO
GERARCHICO E PLURALISTA DELL'OMOLOGIA

Abstract

The aim of this paper is to show that the assumption of a hierarchical paradigm as regards the biological organization allows giving a new formulation to the concept of homology, and accordingly to the unity of evolution, that can be also extended to all what is not homologous. It is argued that the concepts of homology, analogy, omoplasy, convergence and parallelism do not need to be considered in terms of the opposition homology *vs.* analogy, omogeny *vs.* omoplasy, parallelism *vs.* convergence. Rather, such concepts point to planes and levels that are different but intersect one another in the complex world of the evolution, since the biological world itself is hierarchical, namely it is organized in various planes and levels that coexist without cancelling one another out. The evolution depends on structural constraints as well as natural selection but also on contingent and unpredictable events that are not inscribed in the ontogenetic structures and processes or in the adaptive pathway through natural selection even though they are correlated with both. From the epistemological standpoint the hierarchical view that acknowledges many biological levels has the advantage of extending the range of the concept of homology and making it more flexible. This holds for the structural and the developmental homology but also for the behavioural perspective. As the concept of homology is applied to the various levels of the biological organisation in such a way that the recognition of the homology at one level does not imply its recognition at any other level, so the concept of homology can be applied in the same way to the behaviour and its underlying structures.

1. Omologia, analogia e omoplasia: Owen, Darwin e la teoria gerarchica

Per comprendere e discutere il concetto di omologia oggi non possiamo non partire dalla definizione che è stata data del termine da Richard Owen nel 1843 e da cui si muove tutto il dibattito successivo sino ad arrivare alla contemporaneità. Owen, infatti, nella sua opera *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of Invertebrate Animals*, definisce omologo lo stesso organo in animali

diversi sotto ogni varietà di forma e funzione¹. Il paradigma epistemologico all'interno del quale Owen pone la sua riflessione è predarwiniano e, dunque, come tale non tiene conto dell'evoluzione intesa come storia evolutiva degli organi e degli organismi in cui questi si trovano. In quest'ottica l'omologia è intesa sempre come strutturale e morfologica cioè riguardante la struttura dell'organo o della parte considerata omologa all'interno di un organismo e delle sue caratteristiche anatomiche. Su questo si basa anche la differenza che sempre Owen traccia tra il concetto di omologia e quello, invece, di analogia. Quest'ultima, infatti, si riscontrerebbe laddove una parte o un organo di un animale svolge la stessa funzione di un'altra parte o di un altro organo in un animale diverso². In questo caso la similarità riguarda soltanto la funzione che organi diversi svolgono in animali diversi e non riguarda, quindi, la struttura della parte o dell'organo in questione. Dunque, per esempio, in base alle definizioni di Owen, le ali degli uccelli, le zampe anteriori del cavallo, le braccia degli esseri umani sarebbero omologhi anche se svolgono funzioni molto diverse poiché hanno la medesima posizione all'interno dell'organismo e sono nella medesima relazione con gli altri organi. Per lo stesso motivo, le ali degli uccelli e quelle degli insetti anche se sono simili nell'aspetto e svolgono la stessa funzione non sarebbero omologhe, bensì analoghe.

È proprio a partire da queste definizioni rispettivamente di omologia e di analogia che si sviluppa tutta la riflessione in biologia e in filosofia della biologia non soltanto su che cosa si possa effettivamente dire omologo, ma anche sul rapporto tra il piano dell'omologia e quello dell'analogia. Nel corso dei secoli, naturalmente, a causa anche dell'evolversi della stessa biologia come scienza e delle riflessioni epistemologiche che da questa evoluzione sono derivate in relazione anche a nuove scoperte scientifiche (la scoperta del DNA, la nascita della biologia molecolare, della genetica, gli sviluppi in ambito di teoria dell'evoluzione...), il concetto di omologia ha subito un inevitabile slittamento semantico rispetto alla definizione fornita da Owen così come anche i concetti a esso correlati, come quello di analogia. Questi, infatti, come vedremo nelle pagine seguenti, verranno reinterpretati anche alla luce del riconoscimento di nuovi piani d'indagine a cui corrisponderanno nuovi concetti come quelli di omogenia, omoplasia, convergenza, parallelismo... Per Owen l'omologia, così come egli l'aveva definita, avrebbe dimostrato l'aderenza degli organismi a un piano (*Bauplan*) o a un archetipo; egli, dunque, negava l'esistenza di una qualunque forma di trasformazione. Con la pubblicazione dell'*Origine della Specie*, invece, il concetto di omologia viene riformulato in chiave evolutivista per cui saranno omologhi quei caratteri che in organismi diversi derivano da una storia evolutiva comune, ossia da un medesimo antenato. Di conseguenza, per

¹ Cfr. Owen 1843: 379.

² Ivi, 374.

analogia si intenderà l'esistenza di caratteri simili in organismi la cui storia evolutiva è convergente o parallela, ma non riconducibile a un antenato comune. Dunque, la vera differenza tra la posizione di Owen e quella di Darwin consiste nel fatto che Owen riconduce l'omologia a un archetipo metafisico di origine divina e trascendente mentre secondo Darwin risale a un antenato comune che lega filogeneticamente organismi anche appartenenti a *phyla* diversi³. Inoltre è interessante notare come Darwin – pur non dando un'esplicita definizione di omologia, così come invece fece Owen – rilevi una discendenza comune non più semplicemente di organi o parti di organi, ma di caratteri; per cui sembrerebbe che il concetto di omologia non sia più ristretto soltanto alla struttura morfologica, ma che riguardi anche caratteri diversi da quelli morfologici e anatomici⁴. In questo senso, quindi, anche se probabilmente inconsapevolmente, Darwin ha aperto la strada a un'indagine che si estende anche ad altri livelli di similarità oltre quella strutturale e morfologica che, come vedremo, riguardano il piano dello sviluppo, del comportamento, dei geni...⁵. È proprio proseguendo su questa linea che in tempi molto recenti si è iniziato a parlare di un modello gerarchico di omologia per cui la similarità non riguarderebbe più soltanto organi o parti di organi in base alla loro struttura, ma anche caratteri che sono diversi quanto diversi sono gli aspetti della natura biologica di un organismo: lo sviluppo, i geni, il comportamento, i processi cognitivi...⁶.

Se di questo torneremo a discutere più avanti, ciò che preme adesso sottolineare è che dopo Darwin per omologo si intende quel carattere che è presente in due o più *taxa* e che è riconducibile alla presenza del medesimo carattere in un presunto antenato comune. Quindi, da Darwin in poi i caratteri omologhi vengono individuati all'interno di un processo di trasformazione e di evoluzione degli organismi come elementi di *taxa* all'interno delle specie riconducendo tutta la vita a un grande albero genealogico, secondo cui esisterebbero degli antenati comuni più o meno recenti, in modo più o meno continuo. A tale proposito, significativa è la definizione di Lankester secondo cui si possono chiamare omologhe quelle strutture che sono correlate poiché hanno un medesimo rappresentante in un antenato comune⁷. In quest'ottica, dunque, omologhi sono quei caratteri che sono rimasti presenti e costanti nel corso della storia evolutiva degli esseri viventi che invece si sono trasformati a causa del rapporto con l'ambiente e del ruolo delle forze selettive in esso presenti. A tale proposito,

³ Cfr. Darwin 1859: 206.

⁴ Cfr. Mayr 1990: 410 e sgg.

⁵ Cfr. Darwin 1859: 243. Qui Darwin ammette che si possa riscontrare il medesimo comportamento in animali filogeneticamente affini, grazie a un antenato comune, anche se in ambienti completamente diversi.

⁶ Cfr. Hall 1994.

⁷ Cfr. Lankester 1870: 36.

Lankester distingue l'omologia o, più precisamente, l'omogenia dall'omoplasia che, invece, riguarderebbe la similarità di caratteri in organismi che, però, non sono riconducibili a un recente antenato comune, ma che al contrario hanno una diversa storia evolutiva (che potrebbe essere parallela o convergente).

La definizione di omologia che emerge da questo dibattito coincide con quella che oggi chiamiamo una spiegazione strutturale del fenomeno per cui si tratterebbe dell'individuazione di un medesimo carattere in lignaggi differenti che hanno un antenato comune recente. L'omologia strutturale riguarda, dunque, gli schemi che si presentano in organismi strettamente correlati come risultato di una comune storia evolutiva (le ali degli uccelli, quelle dei pipistrelli e le braccia degli esseri umani sarebbero omologie strutturali). Essa si riferisce, però, soltanto agli schemi finali dell'evoluzione senza prendere in considerazione i processi di sviluppo della stessa evoluzione. Diversamente una definizione di omologia in una prospettiva di teoria dello sviluppo sposta l'attenzione sull'anatomia e in particolare sullo sviluppo embriologico degli organismi che, dunque, non vengono visti solo in funzione dell'albero genealogico e dell'individuazione di un antenato comune. L'omologia dello sviluppo si riferisce ad una similarità dei processi genetici o di sviluppo e dei meccanismi attraverso cui i caratteri omologhi sono generati. Potrebbe dunque venire spontaneo chiedersi quale delle due prospettive sia corretta nell'individuazione di caratteri omologhi, quella storica strutturale o quella ontogenetica dello sviluppo? Se ci poniamo, però, in un'ottica gerarchica pluralista dell'organizzazione biologica e, quindi, dei diversi livelli di formazione della vita dovremmo considerare entrambi gli approcci, sia quello strutturale che quello dello sviluppo, importanti per individuare gli omologhi, cioè gli elementi di unità nell'evoluzione, così come anche gli elementi di diversità, cambiamento e novità. L'omologia strutturale e quella dello sviluppo, infatti, non si escludono a vicenda perché non sono dipendenti l'una dall'altra, riducibili l'una all'altra, ma al contrario sono piani, livelli separati, anche se questo non significa che non siano in relazione. Così, si spiegherebbe perché ci possono essere meccanismi e processi di sviluppo omologhi, similari, che conducono alla formazione di caratteri o organi non omologhi e, viceversa, ci possono essere caratteri omologhi che però sono il risultato di processi di sviluppo differenti, separati, non omologhi. Per esempio, caratteri non omologhi come gli arti dei vertebrati e gli organi genitali possono, tuttavia, derivare da un medesimo (omologo) percorso di sviluppo genetico; gli organi elettrici in alcuni tipi di pesci che condividono caratteri omologhi possono, invece, emergere da diverse trasformazioni di muscoli o di nervi.

Tale prospettiva gerarchica, che conduce a riconoscere molteplici livelli biologici, ha il vantaggio epistemologico di allargare i confini del concetto di omologia e di renderlo mobile e flessibile. Questo, se, come abbiamo visto, accade per l'omologia strutturale e quella di sviluppo, si verifica anche in relazione al comportamento. Oggi, infatti, si parla anche di un'omologia comportamentale che è indipendente dal fatto che le strutture sottostanti siano anch'esse omologhe

o no. L'applicazione del concetto di omologia a vari livelli di organizzazione biologica e il riconoscimento che l'omologia a un dato livello non richiede o implica necessariamente l'omologia ad altri livelli è applicabile anche al comportamento e alle strutture che a questo sottostanno⁸. Dunque, possono esserci comportamenti omologhi anche se le strutture di riferimento o i processi di sviluppo sono altamente variabili e sottoposti a trasformazioni. Un esempio è quello del sotterramento delle feci che è un comportamento omologo, comune a molti mammiferi anche se viene realizzato da strutture molto diverse: alcuni animali usano le zampe anteriori, altri quelle posteriori, altri entrambe e altri ancora nessuno delle due⁹. Quindi, avremmo un medesimo comportamento su una base strutturale variabile (non-omologa). Al contrario, sono anche tantissimi gli esempi di comportamenti non omologhi, che condividono, però, una medesima (omologa) base genetica; per esempio, il linguaggio propriamente umano condivide un'omologia genetica con l'apprendimento del canto negli uccelli e di certe abilità motorie nei topi, ossia con comportamenti che non sono omologhi. Si tratterebbe del gene cosiddetto *FoxP2*¹⁰.

Ciò che intendiamo mettere in evidenza è come l'affermazione di un paradigma gerarchico dell'organizzazione biologica non soltanto consente di rimodulare il piano dell'omologia e, dunque, dell'unità nell'evoluzione, ma in relazione a questo anche il piano di tutto ciò che non è omologo.

Così come nel passaggio da un paradigma predarwiniano a uno darwiniano e poi a uno postdarwiniano, abbiamo visto che il concetto di omologia muta fino a diventare qualcosa di elastico e flessibile in relazione ai vari livelli di organizzazione biologica riconosciuti in una prospettiva gerarchica, lo stesso tipo di cambiamenti accade anche in relazione al modo di considerare ciò che è non-omologo. Infatti, Owen fu il primo a dare una definizione significativa di omologia e a parlare, come abbiamo accennato precedentemente, di analogia. Analoghi sarebbero quegli organi o parti di organi che non sono omologhi, ossia che non sono uguali in organismi diversi, ma che svolgono soltanto la stessa funzione. In un'ottica darwiniana evolutivista il concetto di analogia viene riferito, invece, a quei caratteri che sono simili, ma non hanno una comune storia evolutiva, ossia non derivano dal medesimo antenato, come invece sarebbe per i caratteri che vengono chiamati omologhi. Quindi, da Darwin in poi sembrerebbe che ciò che fa la differenza tra caratteri omologhi e non omologhi è la discendenza comune dallo stesso antenato. È anche vero, però, che proprio dopo l'affermazione del paradigma darwiniano, al concetto di analogia si affianca, fino poi a sostituirlo, quello di omoplasia. È, infatti, Lankester che riformula la distinzione tra omologia e analogia in quella tra omogenia e omoplasia. La

⁸ Cfr. Rendall e Di Fiore 2007: 504.

⁹ Cfr. Bertossa 2011: 2057 e sgg.

¹⁰ Cfr. Hall 2012; Scharff e Petri 2011.

prima si riferisce a quei caratteri condivisi e presenti nel più recente antenato comune, quindi, una similarità derivante da una discendenza comune. La seconda, invece, si riferisce a una similarità che emerge da una storia evolutiva indipendente. Il consolidamento del paradigma evolucionistico darwiniano conduce, però, a riformulare il concetto di omoplasia non più nei termini di un'evoluzione totalmente indipendente rispetto a una discendenza comune, bensì in quelli di una differenza di gradi di modificazione della discendenza. Questo significherebbe che la distinzione non è più tra caratteri che derivano da un antenato comune oppure no, perché in un'ottica rigorosamente darwiniana e gradualista tutti gli organismi discendono da un primo unico antenato comune. Allora, la distinzione è tra quegli organismi che posseggono caratteri che sono presenti nell'antenato comune più recente in maniera continua (omologia) e, invece, quegli organismi i cui caratteri comuni derivano da un antenato comune non recente in maniera discontinua, ossia secondo delle interruzioni di presenza del carattere nella storia evolutiva degli organismi presi in considerazione (omoplasia)¹¹. Inoltre, è proprio in tale contesto che si pone un'ulteriore distinzione tra evoluzione parallela ed evoluzione convergente: la prima indica la presenza dello stesso carattere in organismi strettamente correlati senza però che il carattere sia anche presente in tutti i membri del lignaggio, quindi, con una discontinuità nella discendenza; la seconda, invece, si riferisce a una similarità di caratteri che deriva da un'evoluzione totalmente indipendente degli organismi. Se nel primo caso, ossia del parallelismo, si parla di una similarità della via di sviluppo biologico, nel secondo caso, ossia della convergenza, si parla di una diversità della via di sviluppo biologico¹².

2. Parallelismo e convergenza, vincoli e selezione naturale nell'evoluzione

Al di là dell'accettazione *tout court* di queste definizioni, le quali, nel tempo e in relazione alle diverse prospettive, possono subire degli slittamenti semantici, attraverso i quali si mette l'accento su un aspetto piuttosto che su un altro, ciò che è rilevante notare è che i livelli, i gradi, gli aspetti da tenere in considerazione sono molteplici e questi sono tutti legati tra loro, ma, allo stesso tempo, non riducibili l'uno all'altro secondo una prospettiva gerarchica e pluralista dell'organizzazione biologica e dell'evoluzione. In quest'ottica, è importante sottolineare come il fatto che qualcosa accada a un livello non implica necessariamente che accada lo stesso a un altro livello; abbiamo detto a tale proposito che l'omologia a un livello strutturale, per esempio, non implica un'omologia anche al livello dei meccanismi di sviluppo o a livello genetico o a quello comportamentale e

¹¹ Cfr. Hall 1999, 2003.

¹² Cfr. Meyer 1999; Wagner 2000.

viceversa. È, però, altrettanto importante vedere come i concetti di omologia, analogia, omoplasia, convergenza, parallelismo... , non devono necessariamente essere visti nei termini di una contrapposizione: omologia *vs.* analogia, omogenia *vs.* omoplasia, parallelismo *vs.* convergenza. Piuttosto tali concetti indicano piani e livelli diversi, ma legati l'uno all'altro nel mondo complesso dell'evoluzione. Ciò vale, per esempio, per il piano dell'omologia e quello dell'omoplasia riguardo ai quali Hall parla addirittura di un *continuum* tra di essi piuttosto che di una contrapposizione escludente¹³. Infatti, se è vero che l'omologia intesa in senso stretto è quella similarità che deriva da una chiara origine strutturale ancestrale comune, l'omoplasia non riguarderebbe semplicemente una similarità funzionale derivante da percorsi evolutivi completamente differenti determinati solo dal ruolo esterno della selezione, ma piuttosto una similarità di caratteri che deriva da vincoli ontogenetici comuni anche se evolutisi indipendentemente in relazione anche al ruolo della selezione naturale. Abbiamo già detto come a tale proposito è storicamente ed epistemologicamente importante la distinzione che attua Lankester tra omogenia, che sarebbe un'omologia forte sulla base di un chiaro vincolo strutturale fenotipico, e omoplasia, che, invece, sarebbe un'omologia generale sulla base di un'eredità di modelli di sviluppo comuni e dello stesso materiale genetico. In questo senso, omogenia e omoplasia riguardano piani biologici che sono diversi, ma non in contrapposizione l'uno all'altro. Infatti, se rileggiamo tale distinzione concettuale nei termini di una prospettiva evuzionista alla Gould sia nel caso dell'omogenia (omologia forte) sia nel caso dell'omoplasia (omologia generale) l'organizzazione biologica avviene secondo dei vincoli che in un caso sono strutturali fenotipici ancestrali, nel secondo caso sono ontogenetici e materiali. Questo significa che anche nel caso dell'omoplasia non entrano in gioco soltanto le pressioni ambientali che possono essere simili, ma anche i vincoli interni su cui la selezione naturale agisce senza, però, poterli eliminare totalmente, ma conducendo soltanto a storie evolutive differenti.

A questo punto bisogna chiedersi dove collocare all'interno di questo dibattito i concetti già delineati precedentemente di evoluzione parallela o parallelismo ed evoluzione convergente o convergenza. Nel primo caso (il parallelismo) si tratta di individuare qualcosa in comune tra gli organismi, qualcosa che però non è una struttura ancestrale; nel secondo caso (la convergenza) non sarebbe possibile individuare nessun vincolo interno comune agli organismi, ma soltanto il ruolo determinante di una medesima pressione ambientale esterna che condurrebbe alla realizzazione delle medesime funzioni. A tale proposito, Gould ritiene che l'evoluzione parallela andrebbe a confluire nel concetto di omoplasia, mentre la convergenza ne rimarrebbe esclusa perché in essa non c'è spazio per i vincoli interni, ma soltanto per la selezione naturale¹⁴. In questo senso la

¹³ Cfr. Hall 2007.

¹⁴ Cfr. Gould 2003: 1338 e sgg.

similarità che deriva da un'evoluzione parallela è diversa da quella che deriva da un'evoluzione convergente. Se, infatti, leggiamo il parallelismo da una prospettiva gerarchica pluralista, riusciamo a cogliere la diversità dei livelli, per cui, da un lato, l'evoluzione parallela esclude l'omologia come ordine ancestrale comune al livello della struttura manifesta, e dall'altro lato afferma l'omologia come vincolo materiale e di sviluppo ontogenetico al livello di ciò che genera quel carattere manifesto. Ecco, dunque, che torniamo a ciò che avevamo messo in evidenza fin dall'inizio e cioè l'esistenza di diversi livelli gerarchici a cui può verificarsi l'omologia, che quindi può essere strutturale, genetica, comportamentale, dello sviluppo... secondo la diversa organizzazione biologica. L'approccio strutturalista di Gould, che si contrappone a un adattazionismo puro, si colloca in linea, se non all'interno di questa più ampia prospettiva gerarchica. Egli collega tutto il dibattito concettuale su omologia, omoplasia, parallelismo e convergenza al tema del rapporto nell'evoluzione e nell'organizzazione biologica tra vincoli interni e selezione naturale esterna, struttura e funzione. A tale proposito, Gould riconosce un merito fondamentale ai biologi evo-devo che avrebbero dimostrato il ruolo determinante dei vincoli interni nell'evoluzione e nell'organizzazione biologica soprattutto in relazione alla formazione di similarità in organismi che hanno una storia evolutiva indipendente. In particolare, Gould si riferisce proprio al concetto di parallelismo e alla sua relazione con quello di convergenza. L'approccio evo-devo avrebbe salvato il parallelismo nella sua natura omoplastica e causale. Esempio di ciò sarebbe la definizione che Michener diede di evoluzione parallela e che Gould stesso non poté fare a meno di citare e che proprio per la sua centralità riportiamo qui di seguito: «La potenzialità di andare incontro a cambiamenti simili, che diano luogo a caratteri paralleli, deriva senza dubbio dal fatto che animali imparentati hanno geni e cromosomi omologhi»¹⁵. Dunque, l'evoluzione parallela è determinata da un'omologia al livello genetico cromosomico dei generatori in animali che sono imparentati anche molto lontanamente. A ragione, quindi, Gould attribuisce alla biologia evo-devo il merito di avere contribuito fortemente allo sviluppo delle tecniche per lo studio della genetica e dell'ontogenesi che hanno portato a dimostrare l'esistenza di generatori omologhi. In tal modo si è potuto dare una base materiale scientifica al concetto teorico di parallelismo e all'idea che i vincoli a vari livelli giocano un ruolo fondamentale nell'evoluzione di *phyla* anche molti distanti tra loro. L'interpretazione che Gould fornisce di queste nuove scoperte e delle conseguenze teoriche che da esse derivano va nella direzione di un riconoscimento dell'importanza delle strutture e dei vincoli accanto alla selezione naturale e alla pressione che deriva dall'ambiente esterno. Per esempio, gli studi evo-devo hanno dimostrato effettivamente la presenza di omologie estese, attraverso la scoperta dei cosiddetti geni *Hox*, nella struttura e

¹⁵ Michener 1949: 140.

nell'azione dei geni tra diversi *phyla* animali come gli artropodi e i cordati, che, invece, sono sempre stati presi a modello di una netta separazione del cammino evolutivo¹⁶. Esempi come questi dimostrerebbero la necessità di un cambiamento generale di prospettiva da un adattazionismo atomistico puro, che spiega tutto in base all'azione causale della selezione naturale, a uno strutturalismo che, invece, riconosce l'esistenza di percorsi ontogenetici omologhi che influenzano dall'interno i caratteri e gli organi attuali. In un'ipotesi del genere, che si fonda su nuove evidenze empiriche e scoperte scientifiche, il superamento di un adattazionismo puro non implica la negazione del ruolo della selezione naturale, la quale, però, invece di essere l'unico agente causale, attua delle trasformazioni su basi genetiche omologhe o su medesimi percorsi ontogenetici, il cui vincolo rimane costante anche nei cambiamenti che l'organismo subisce sotto la pressione dell'ambiente esterno in cui si trova. Secondo Gould, dunque, se struttura e funzione, vincoli e selezione naturale lavorano insieme con ruoli diversi a livelli diversi, un esempio cruciale di questa evoluzione parallela è l'evoluzione degli occhi in *phyla* diversi, che, invece, è sempre stata considerata soltanto un'evoluzione convergente. Così come a partire dalla scoperta del gene *Hox* si dimostrò che esistono percorsi ontogenetici omologhi tra artropodi e cordati, la scoperta del gene *Pax-6*, quale gene controllore principale in tutti gli occhi complessi di vertebrati e cefalopodi, dimostrò che l'evoluzione degli occhi in *phyla* diversi è determinata anche da un'omologia genetica e del percorso di sviluppo ontogenetico. I dati forniti dai ricercatori confermerebbero l'idea che occhi diversi in specie diverse siano emersi dallo sviluppo di un meccanismo comune a tutti gli organismi, derivante dal gene *Pax-6* e attivo nei primi stadi dello sviluppo dell'organo stesso e che le differenze nell'aspetto dell'occhio nei diversi organismi si siano sviluppate successivamente¹⁷. Anche in questo caso la questione per noi rilevante è come interpretare tale scoperta allo scopo di evitare di creare una contrapposizione *tout court* tra parallelismo e convergenza, ruolo dei vincoli e della selezione naturale, delle strutture e delle funzioni. Infatti, se è vero che tale scoperta costringe a rivedere il carattere convergente dell'evoluzione di un organo complesso come quello dell'occhio, non deve condurre, però, a negare totalmente ciò che un'evoluzione convergente implica e cioè il ruolo della selezione naturale nella formazione dell'organo attuale. Certamente possiamo comprendere come da parte dei ricercatori che hanno compiuto lo studio e la conseguente scoperta ci sia una tendenza a mettere l'accento sulla specificità dell'azione del gene *Pax-6* e quindi a sottolineare la natura parallela dell'evoluzione dell'organo in questione, piuttosto che quella convergente. Riteniamo, però, che il problema non debba e non si possa risolvere nei termini dualistici di un'opposizione escludente tra i vincoli del paral-

¹⁶ Cfr. Gould 2003: 1392-1393.

¹⁷ Cfr. Tomarev *et al.* 1997: 2426.

lelismo e gli adattamenti per selezione naturale della convergenza. Ancora una volta, l'assunzione della prospettiva gerarchica consentirebbe di vedere la questione proprio in termini antidualistici e allo stesso tempo non riduzionistici. Infatti, in quest'ottica gerarchica, evoluzione convergente e, quindi, la selezione naturale, ed evoluzione parallela, e, quindi, i vincoli strutturali, sono due diversi livelli che possono essere entrambi presenti nell'ampio e variegato percorso evolutivo di un organo o di un carattere all'interno di un organismo senza che entrino in contrasto tra loro poiché riguardano aspetti e momenti diversi dell'evoluzione. A tale proposito torna a essere significativa l'interpretazione che Gould fornisce della questione proprio in relazione al caso dell'evoluzione parallela e/o convergente dell'occhio in organismi diversi appartenenti a *phyla* diversi. Gould, infatti, collocandosi all'interno di una prospettiva gerarchica, ritiene che il tentativo di chiarire le modalità dell'evoluzione di occhi tanto simili e complessi in *phyla* molto diversi impone di ricorrere sia al fenomeno della convergenza che a quello del parallelismo poiché questi si porrebbero a diversi livelli di analisi¹⁸. Dunque, la convergenza riguarda certamente i prodotti finali dell'anatomia dell'organo in un organismo adulto, ma non può essere estesa a tutti i livelli in modo esclusivo perché implicherebbe un'evoluzione assolutamente indipendente dell'occhio secondo percorsi di selezione naturale diversi e separati ed escluderebbe del tutto il ruolo di punti di partenza o processi di sviluppo comuni, ossia omologhi. A sua volta, la scoperta del gene *Pax-6* dimostrerebbe l'esistenza di una chiara omologia al livello genetico e dei percorsi di sviluppo nella formazione dell'occhio senza che, però, allo stesso tempo, questo significhi che sia possibile passare a una spiegazione fondata soltanto sul concetto di vincolo. Tutto ciò accadrebbe perché il mondo della biologia è esso stesso un mondo gerarchico¹⁹, cioè organizzato secondo livelli e piani diversi che coesistono senza annullarsi a vicenda.

3. *Contingenza evolutiva ed exaptation: la flessibilità dell'organizzazione biologica*

Riteniamo che a smorzare ulteriormente la contrapposizione tra questi aspetti fondamentali dell'evoluzione – che abbiamo visto declinati nei concetti di omologia e analogia, omogenia e omoplasia, parallelismo e convergenza – siano la contingenza evolutiva e l'*exaptation*, le quali, come vedremo, sono strettamente legate tra loro. Infatti, l'evoluzione dipenderebbe tanto dai vincoli strutturali, dalla selezione naturale, quanto anche da eventi contingenti e imprevedibili non iscritti né nelle strutture o nei processi ontogenetici né nel percorso di adattamento per

¹⁸ Cfr. Gould 2003: 1407 e sgg.

¹⁹ *Ibidem*.

selezione naturale e pur tuttavia a entrambi correlati. Tale contingenza evolutiva, nell'ottica pluralista di Gould, consisterebbe nel fatto che, pur esistendo dei vincoli originari così come la pressione dell'ambiente che agisce per selezione naturale, le strade che può prendere l'evoluzione di un carattere, di un organo, di un organismo, di una specie, sono potenzialmente molteplici; proprio per questo non è possibile prevedere quale di queste effettivamente l'evoluzione prenderà. Ciò che possiamo fare è ricostruirla a posteriori e riconoscerne l'enorme flessibilità. Tale flessibilità è determinata anche dal fatto che non c'è un rapporto stabile uno a uno tra struttura e funzione poiché gli organi possono funzionare in modi diversi a secondo delle circostanze e dei periodi evolutivi. Si tratta di quel fenomeno che prende il nome di "ridondanza" per cui una certa funzione può essere assolta da organi diversi o, viceversa, lo stesso organo può assolvere diverse funzioni. Nel primo caso, un organo può essere cooptato per svolgere una funzione nuova che fino a quel momento aveva svolto un altro organo in modo tale che qualunque ne sia il motivo non si metta in pericolo l'equilibrio evolutivo complessivo dell'organismo all'interno del quale l'organo si trova. Nel secondo caso, un singolo organo avrà una serie di potenziali funzioni da espletare che potranno via via essere realizzate e reclutate a seconda del bisogno. È proprio in questo contesto che, a nostro avviso, entra in gioco a pieno titolo il fenomeno di *exaptation* individuato da Gould e Vrba²⁰. Questo, infatti, significa che la funzione ancestrale originaria per cui una certa parte o un certo carattere di un organismo è stato selezionato può non coincidere con la funzione attuale che quella stessa parte svolge adesso. *Exaptations* sono proprio le funzioni attuali che vengono realizzate da una struttura, che non coincidono con la funzione originaria storica per la quale quella struttura era stata selezionata²¹. Tutto ciò significa che bisogna ammettere che può esserci un cambiamento funzionale in una sostanziale continuità strutturale²². Dunque, l'individuazione dell'*exaptations* come componenti reali, significative dell'evoluzione, è un'ulteriore dimostrazione dell'imprevedibilità e, dunque, della componente di contingenza dell'evoluzione stessa. Inoltre, i fenomeni di *exaptations* sono espressione del fatto che i vincoli strutturali e le funzioni per adattamento, le omologie e le analogie, i parallelismi e le convergenze, convivono nel processo evolutivo senza dualismi né riduzionismi. Infatti, la flessibilità, che il principio di ridondanza e il successivo concetto di *exaptation* affermano, implica sia che la presenza di vincoli strutturali non significa che tutto è già stabilito in un rigido *Bauplan*

²⁰ Cfr. Gould, Vrba 1982.

²¹ Cfr. Gould 2003: 1538 e sgg.

²² Gli esempi di *exaptations* che oggi la letteratura scientifica ci fornisce sono tantissimi: le ali dell'airone nero africano che sono usate per fare ombra in una strategia di pesca; la presenza abbondante delle piume che nascono come adattamento per la termoregolazione poi servono per catturare insetti e successivamente diventano *exaptations* per il volo; l'uso del DNA ripetitivo...

sia che non c'è un'unica funzione alla quale l'evoluzione è teleologicamente orientata fin dall'inizio attraverso la selezione naturale. Allo stesso tempo, i vincoli strutturali sono importanti poiché è proprio grazie ai vincoli interni di un organo che esso può essere cooptato per funzioni diverse in fasi diverse dell'evoluzione come risposta alla pressione dell'ambiente all'interno del quale l'organismo si trova e con cui coevolve in un'ottica ecologica. Inoltre, il ruolo della selezione naturale viene ridimensionato nel senso che essa non è più vista come onnipotente e onnipervasiva, ma continua a svolgere un'attività, seppur non teleologica, fondamentale nel complesso gioco dell'evoluzione secondo quella prospettiva gerarchica e pluralista che abbiamo preso come punto di riferimento epistemologico.

Bibliografia

BERTOSSA, R.C.

- 2011, *Morphology and behaviour: Functional links in development and evolution*, “Philosophical Transactions of the Royal Society of London”, B 366: 2056-2068

DARWIN, C.

- 1859, *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, London, J. Murray

GOULD, S.J., VRBA, E.

- 1982, *Exaptation, a missing term in the science of form*, “Paleobiology”, VIII: 4-15

GOULD, S.J.

- 2003, *La struttura della teoria della evoluzione*, Torino, Codice Edizioni

HALL, B.K.

- 1994, *Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology*, San Diego, California Academic Press
- 1999, *Evolutionary Developmental Biology* (2nd ed.), Dordrecht, Kluwer Academic Publishers

- 2003, *Descent with modification: The unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution*, “Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society”, 78(3): 409-433

- 2007, *Homology and homoplasy: Dicothomy or continuum?*, “Journal of Human Evolution”, 52: 473-479

- 2012, *Homology, homoplasy, novelty and behavior*, “Developmental Psychobiology”: 4-12

HERESHEFSKY, M.

- 2012, *Homology thinking*, “Biology and Philosophy”, 27(3): 381-400

LANKESTER, E.R.

- 1870, *On the use of the term homology in modern zoology and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements*, “Annals and Magazine of Natural History”, 6: 34-43

MAYR, E.

- 1990, *Storia del pensiero biologico*, Torino, Bollati Boringhieri

- MEYER, A.
 – 1999, *Homology and homoplasy: The retention of genetic programmes*, in G.R. Bock, G. Cardew (eds), *Homology*, Chichester, John Wiley & Sons, pp. 141-157
- MICHENER, C.D.
 – 1949, *Parallelims in the evolution of the Saturniid Moths*, "Evolution", 3: 129-141
- OWEN, R.
 – 1843, *Lectures on Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals*, London, Longmans, Brown, Green and Longmans
- RENDALL, D., DI FIORE, A.
 – 2007, *Homoplasy, homology, and the perceived special status of behavior in evolution*, "Journal of Human Evolution", 52(5): 504-521
- SCHARFF, C., PETRI, J.
 – 2011, *Evo-devo, deep homology and Fox P2: Implications for the evolution of speech and language*, "Philosophical Transactions of the Royal Society of London" (B), 366: 2124-2140
- TOMAREV, S.I. *et al.*
 – 1997, *Squid Pax-6 and eye development*, "Proceedings of the National Academy of Sciences of USA", 94: 2421-2426
- WAGNER, P.J.
 – 2000, *Exhaustion of morphologic character states among fossil taxa*, "Evolution", 54: 365-386