
Stephen Jay Gould e Richard C. Lewontin

I pennacchi di San Marco
e il paradigma di Pangloss



Piccola Biblioteca on line

Piccola Biblioteca on line

4

Stephen Jay Gould e
Richard C. Lewontin
I pennacchi di San Marco
e il paradigma di Pangloss
Critica del programma adattazionista

Titolo originale *The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm*

© 1979, Proceedings of the Royal Society of London, serie B, 205: 581-598

© 2001 Giulio Einaudi editore s.p.a., Torino

Traduzione di Marco Ferraguti

www.einaudi.it

www.einaudi.it

Indice

p. 1	I pennacchi di San Marco e il paradigma di Pangloss
3	1. Introduzione
6	2. Il programma adattazionista
11	3. Raccontando storie
14	4. La voce del padrone riesaminata
15	5. Una tipologia parziale delle alternative al programma adattazionista
21	6. Un altro approccio all'evoluzione ingiustamente distorto
27	<i>Bibliografia</i>

I pennacchi di San Marco
e il paradigma di Pangloss

Un programma di tipo adattazionista ha dominato il pensiero evolucionistico in Inghilterra e negli Stati Uniti negli ultimi quarant'anni. Esso è basato sulla fede nel potere della selezione naturale come agente ottimizzante, e procede suddividendo un organismo in «caratteri» unitari e proponendo una storia adattativa per ognuno di essi considerato separatamente. Solo il bilancio della competizione fra le varie richieste della selezione esercita un freno nella corsa verso la perfezione: quindi anche la non-ottimalità è considerata come un risultato dell'adattamento. Noi criticiamo questo approccio e tentiamo di affermare la nozione alternativa (da tempo popolare nell'Europa continentale) secondo cui gli organismi devono essere considerati come delle unità integrate, con piani costruttivi [Baupläne] talmente costretti dall'eredità filogenetica, dai modelli di sviluppo e dall'architettura generale, che le costrizioni stesse diventano più interessanti e importanti nel delimitare le vie del cambiamento di quanto non lo siano le forze della selezione che possono mediare il cambiamento quando questo avviene. Noi troviamo carente il programma adattazionista perché non distingue l'utilità attuale dalle cause della sua origine (i maschi dei tirannosauri possono benissimo avere usato le loro zampe anteriori per titillare le femmine, ma ciò non spiega perché siano divenute così piccole); perché non considera storie adattative alternative; perché si affida alla sola plausibilità come criterio per accettare storie solo speculative; perché non considera in modo adeguato modelli alternativi come la fissazione casuale degli alleli, la produzione di strutture non-adattative attraverso la correlazione del loro sviluppo con quello di strutture selezionate (allometria, pleiotropia, compensazione materiale, correlazione meccanica forzata), la separazione dell'adattamento dalla selezione, i piccoli adattativi multipli e l'utilità attuale come epifenomeno di strutture non-adattative. Noi sosteniamo l'approccio pluralistico di Darwin nell'identificare gli agenti del cambiamento evolutivo.

1. Introduzione.

La grande cupola centrale della Cattedrale di San Marco a Venezia presenta nei suoi mosaici un'iconografia dettagliata che esprime i punti centrali della fede cristiana. Tre cerchi di figure irradiano dall'immagine centrale del Cristo: angeli, discepoli e virtù. Ogni cerchio è suddiviso in quadranti, anche se la cupola stessa è una struttura a simmetria radiale. Ogni quadrante incontra uno dei quattro pennacchi negli archi sotto la cupola. I pennacchi, gli spazi a forma di triangolo allungato formati dall'intersezione di due archi posti ad angolo retto, sono dei sottoprodotti architettonici necessari quando una cupola è inserita su archi tondi. Ogni timpano contiene un disegno splendidamente adattato allo spazio che si restringe. Un evangelista siede nella parte superiore accanto alle città celesti. Sotto, una figura umana che rappresenta uno dei quattro fiumi biblici (Tigri, Eufrate, Nilo e Indo) lascia cadere acqua da una brocca nello stretto spazio sotto ai suoi piedi.

Il disegno è così elaborato, armonico e finalizzato, che si sarebbe tentati di prenderlo come punto di partenza dell'analisi – la causa, si potrebbe dire – dell'architettura circostante. Questo, tuttavia, invertirebbe il senso dell'analisi: il sistema inizia con una limitazione architettonica, la presenza dei quattro pennacchi e la loro forma a triangolo rastremato. Questi hanno fornito uno spazio nel quale ha lavorato il mosaicista, e stabilito la simmetria quadripartita della cupola sovrastante.

Simili limitazioni architettoniche abbondano e noi le interpretiamo facilmente, poiché non siamo devianti da alcun pregiudizio biologico. Tutti i soffitti con le volte a ventaglio devono avere una serie di spazi liberi lungo la linea mediana della volta, nei punti nei quali i lati dei ventagli si intersecano fra i pilastri. Poiché tali spazi devono esistere, essi sono spesso usati per ingegnosi effetti ornamentali. Nella cappella del King's College di Cambridge, ad esempio, tali spazi

contengono delle sporgenze abbellite, alternativamente, dalla rosa dei Tudor e da grate. In un certo senso questo progetto è un «adattamento», ma è la costrizione architettonica a essere chiaramente primaria. Gli spazi nascono come un sottoprodotto necessario di una volta a ventagli e il loro uso appropriato è un effetto secondario. Chiunque tentasse di dire che la struttura esiste perché un'alternanza di rose e di grate ha senso in una cappella Tudor attirerebbe su di sé lo stesso ridicolo che Voltaire attira sul Dottor Pangloss: «Le cose non possono essere in altro modo che come sono [...]. Ogni cosa è fatta per lo scopo migliore. I nostri nasi sono fatti per portare gli occhiali. Le gambe sono chiaramente fatte per portare le brache, e noi le portiamo». Eppure i biologi evolucionisti, nella loro tendenza a focalizzarsi esclusivamente sull'adattamento immediato alle condizioni locali tendono in effetti a trascurare le limitazioni architettoniche e operano giustappunto una simile inversione di spiegazioni.

Un esempio vicino lo troviamo nella recente letteratura biologica sull'adattamento: l'antropologo Michael Harner ha proposto (1977) che i sacrifici umani degli Aztechi siano nati come una soluzione per la cronica mancanza di carne (in effetti le gambe delle vittime erano spesso consumate, ma solo dalle persone di elevato rango sociale). E. O. Wilson (1978) ha usato questa spiegazione come un'illustrazione di prima mano di una predisposizione adattativa di natura genetica verso il cannibalismo nell'uomo. Harner e Wilson ci chiedono di considerare un sistema sociale elaborato e un complesso di giustificazioni esplicite che coinvolgono miti, simboli e tradizioni come meri epifenomeni generati dagli Aztechi come un'inconscia razionalizzazione per mascherare la «reale» ragione di tutto ciò: il bisogno di proteine. Ma Sahlins (1978) ha illustrato come il sacrificio umano rappresentasse solo una parte di una complessa costruzione culturale che, nella sua completezza, non solo raffigurava l'espressione materiale della cosmologia azteca, ma svolgeva pure

una funzione utile nel mantenimento delle classi sociali e nei sistemi di tributo fra le città.

Sospettiamo fortemente che il cannibalismo degli Aztechi fosse un «adattamento» tanto quanto gli evangelisti e i fiumi nei pennacchi, o le sporgenze ornate negli spazi dei soffitti: un epifenomeno secondario che rappresenta un uso fruttuoso di parti disponibili, non la causa prima dell'intero sistema. Per metterla giù bella chiara: un sistema sviluppato per altre ragioni ha generato un numero sempre maggiore di corpi freschi e questi furono usati per qualcosa. Abbiamo invertito l'intero sistema in un modo così strano da vedere un'intera cultura come un epifenomeno di un modo strano di procurarsi carne. I pennacchi non esistono per ospitare gli evangelisti. Per giunta, come dice Sahlins, non è nemmeno chiaro se il sacrificio umano fosse un adattamento. Le pratiche culturali umane possono essere ortogenetiche e portare all'estinzione in un modo ignoto ai processi darwiniani, basati sulla selezione genetica. Poiché ogni nuovo monarca doveva surclassare i suoi predecessori con sacrifici più elaborati e abbondanti, la pratica stava conducendo le risorse a un punto di rottura, una situazione certo non nuova per una cultura umana. Infine, molti esperti dubitano della premessa di Harner (Ortiz de Montellano, 1978) e sostengono che non mancavano altre fonti di proteine e che sarebbe stato un ben misero modo di condurre una macelleria, la pratica di dare carne solo ad alcuni privilegiati che ne avevano già abbastanza e di usare i corpi in un modo così inefficiente (solo le gambe venivano consumate, e non del tutto).

Abbiamo scelto apposta esempi non biologici in una serie che va dal più lontano al più familiare: dall'architettura all'antropologia. L'abbiamo fatto perché la priorità delle costrizioni architettoniche e la natura epifenomenica dell'adattamento non sono oscurate dai nostri pregiudizi biologici in questi esempi. Tuttavia noi crediamo che il messaggio per i biologi non passerà inascoltato: se questi fossero stati dei sistemi biologici, non è che avremmo, per for-

za d'abitudine, guardato gli adattamenti epifenomenici come primari e tentato di costruire l'intero sistema strutturale a partire da questi?

2. Il programma adattazionista.

Vogliamo mettere in questione un modo di pensare profondamente radicato fra gli studiosi dell'evoluzione, che chiamiamo programma adattazionista o paradigma di Pangloss. Questo programma ha le sue radici in una nozione resa popolare da A. R. Wallace e A. Weismann (ma non, come vedremo, da Darwin) verso la fine del XIX secolo: quella della quasi onnipotenza della selezione naturale a forgiare le forme organiche e il migliore dei mondi possibili. Questo programma considera la selezione naturale talmente potente e le costrizioni su di essa così poche, che la produzione diretta dell'adattamento attraverso il suo operato diviene la causa principale di tutte le forme organiche, delle funzioni e dei comportamenti. Naturalmente sono riconosciute delle limitazioni sul potere generalizzato della selezione naturale (soprattutto l'inerzia filetica, mentre, come vedremo nell'ultima sezione, le costrizioni architettoniche furono raramente considerate). Tuttavia esse sono di solito scartate come irrilevanti o altro, e, cosa ancor più frustrante, semplicemente riconosciute e poi non ricordate e invocate.

Gli studi nell'ambito del programma adattazionista generalmente prevedono due fasi:

(1) Un organismo viene atomizzato in «caratteri» che vengono spiegati come strutture ottimizzate dalla selezione naturale per le loro funzioni. Per mancanza di spazio dobbiamo tralasciare una dettagliata discussione sul tema «che cos'è un carattere?» Alcuni evoluzionisti considerano questo come un problema triviale o semantico, ma non lo è. Gli organismi sono entità integrate, non collezioni di oggetti discreti. Gli evoluzionisti sono stati spesso portati fuori strada da

atomizzazioni indebite, come aveva l'abitudine di dire D'Arcy Thompson (1942). Il nostro esempio favorito è il mento umano (Gould, 1977, pp. 381-382; Lewontin, 1978). Se noi consideriamo il mento come una «cosa», piuttosto che come un prodotto dell'interazione fra due campi di crescita (alveolare e mandibolare), allora arriviamo a un'interpretazione della sua origine (ricapitolativa) esattamente opposta a quella generalmente preferita (neotetica).

(2) Dopo il fallimento dell'ottimizzazione di una parte per volta, si riconosce l'interazione attraverso il detto secondo cui un organismo non può ottimizzare ogni parte se non alle spese di altre parti. Viene introdotta la nozione di bilancio e gli organismi sono interpretati come i migliori compromessi fra richieste in competizione. L'interazione fra le parti viene quindi fatta rientrare per intero nel programma adattazionista, e ogni sub-ottimalità delle parti viene spiegata come il miglior contributo al miglior design possibile per il tutto. L'idea che la sub-ottimalità possa rappresentare una cosa diversa dal lavoro immediato della selezione naturale non viene nemmeno presa in considerazione. Il Dottor Pangloss spiega così a Candido perché soffre di una malattia venerea: «È indispensabile in questo migliore dei mondi possibili. Se Colombo, visitando le Indie Occidentali non avesse contratto questa malattia, che avvelena la sorgente della generazione, che addirittura spesso impedisce la generazione, opponendosi quindi al grande scopo della Natura, non avremmo né la cioccolata né la cocciniglia». Il programma adattazionista è veramente panglossiano. Il nostro mondo può anche non essere buono in senso astratto, ma è il migliore che possiamo avere. Ogni carattere svolge un suo ruolo e deve essere così come è.

A questo punto alcuni evoluzionisti protesteranno, sostenendo che stiamo facendo una caricatura del loro punto di vista sull'adattamento. Non ammettono essi, dopo tutto, la deriva genetica, l'allometria e una quantità di altri meccanismi evolutivi non adattativi? Certamente, ma il nostro

punto è diverso. Nella storia naturale talvolta accadono tutte le cose possibili; di solito uno non sostiene il proprio fenomeno preferito dichiarando che fenomeni diversi sono teoricamente impossibili. Piuttosto uno riconosce i fenomeni diversi, ma circoscrive il loro campo d'azione a tal punto che questi non possono avere nessuna rilevanza nella storia della natura. Alla fine uno si congratula per essere stato un tipo così ecumenico e poco dogmatico. Noi sosteniamo che le alternative alla selezione per il progetto globalmente migliore sono state in questo modo relegate a un ruolo secondario. Non abbiamo sentito forse tutti il dogma secondo cui la deriva genetica può essere importante solo in popolazioni molto piccole che probabilmente si estingueranno prima di svolgere un qualsivoglia ruolo nell'evoluzione (ma si veda Lande, 1976)?

Ammettere delle alternative in principio non implica che queste vengano prese in considerazione nella pratica quotidiana. Tutti noi sosteniamo che non tutto è adattativo, ma posti di fronte a un organismo tendiamo a farlo a pezzetti e raccontare storie adattative come se il bilancio fra parti in competizione, ben progettate, sia l'unica costrizione alla perfezione di ogni carattere. È una vecchia abitudine. Come si lamentava Romanes a proposito di A. R. Wallace nel 1900: «Il signor Wallace non sostiene espressamente l'impossibilità astratta di leggi e cause diverse da quelle dell'utilità e della selezione naturale [...]. Tuttavia, poiché egli non riconosce da nessuna parte altre leggi o cause [...] egli in pratica conclude che, su base empirica o induttiva, *non* si debba prendere in considerazione nessuna di queste leggi o cause».

Il programma adattazionista può essere riconosciuto attraverso stili comuni alle argomentazioni. Ne illustriamo solo alcuni, e crediamo che saranno riconosciuti da tutti:

(1) Se un argomento adattativo cade, prova con un altro. Le commisure a zigzag dei brachiopodi e dei bivalvi, un tempo considerate in genere come mezzi per rafforzare la conchiglia, diventano setacci per vagliare le particelle di una

determinata taglia (Rudwick, 1964). Una serie di strutture esterne (corna, palchi, zanne) una volta considerate armi contro i predatori, divengono simboli di competizione intraspecifica fra i maschi (Davitashvili, 1961). La faccia degli eschimesi, una volta descritta come «progettata per il freddo» (Coon *et al.*, 1950), diventa un adattamento per reggere grandi forze di masticazione (Shea, 1977). Non vogliamo attaccare queste nuove interpretazioni, che possono essere tutte giuste. Ci chiediamo, tuttavia, se la caduta di una spiegazione adattativa debba sempre ispirare la ricerca di un'altra dello stesso tipo, piuttosto che spingere a prendere in considerazione delle alternative all'affermazione secondo cui ogni parte «è per» uno scopo specifico.

(2) Se un argomento adattativo cade, supporre che debba essercene un altro: una versione più debole dell'argomento precedente. Costa e Bisol (1978), per esempio, si augurano di trovare una correlazione fra polimorfismo genetico e stabilità dell'ambiente del mare profondo, ma non ci riescono. Concludono (1978, pp. 132-33): «Il livello di polimorfismo genetico trovato sembra indicare un'assenza di correlazione con singoli fattori ambientali che caratterizzano l'area in esame. I risultati suggeriscono che le strategie adattative degli organismi appartenenti a diversi phyla siano diverse.»

(3) In assenza di un buon argomento adattativo, comincia con l'attribuire il fallimento all'imperfetta conoscenza dei luoghi e delle abitudini di vita di un organismo. Di nuovo, questo è un vecchio argomento. Sentite Wallace sul perché tutti i dettagli di colori e di forme dei serpenti debbano essere adattativi, anche se diversi animali sembrano vivere nello stesso ambiente (1899, p. 148): «Le esatte proporzioni delle varie specie di piante, le quantità di ogni tipo di insetto o di uccello, le particolarità di ogni esposizione al sole o al vento in certe epoche critiche e altre lievi differenze per noi assolutamente immateriali e irriconoscibili, possono avere un gran significato per queste umili creature ed essere sufficienti a richiedere alcuni lievi aggiustamenti di taglia, forma o co-

lore, che saranno determinati dalla selezione naturale».

(4) Sottolinea l'utilità immediata ed escludi altri attributi della forma. Una buona metà della didascalia che accompagna il tirannosauro in fibra di vetro del Museo delle Scienze di Boston recita: «Le estremità anteriori sono un rompicapo: come *Tyrannosaurus* le usasse è un problema; erano addirittura troppo corte per raggiungere la bocca. Forse erano usate dall'animale per alzarsi da una posizione distesa». (Abbiamo volontariamente scelto un esempio che si basa sull'impatto pubblico della scienza per mostrare come si estendano le abitudini del programma adattazionista. Non stiamo usando bestie in fibra come uomini di paglia; argomenti simili e le relative sottolineature, anche se formulate diversamente, appaiono regolarmente nella letteratura professionale). Non dubitiamo che il tirannosauro usasse le sue zampe anteriori per qualcosa. Se si fossero formate *de novo* incoraggeremo la ricerca di qualche ragione adattativa immediata. Ma esse, dopo tutto, sono il prodotto di una riduzione di omologhi funzionali normali negli antenati (ad esempio le zampe più lunghe degli allosauri). In questo modo non abbiamo bisogno di una spiegazione adattativa esplicita per la riduzione in quanto tale: si tratta probabilmente del risultato di una correlazione di campi allometrici per uno sviluppo relativo della testa e delle zampe posteriori. Questa ipotesi non-adattativa può essere sottoposta a verifica con i metodi allometrici convenzionali (Gould, 1974, in generale; Lande, 1978, sulla riduzione degli arti) e a noi sembra più interessante e fruttuoso di speculazioni non verificabili basate sull'utilità secondaria nel migliore dei mondi possibili. Non dobbiamo confondere il fatto che una struttura sia usata in qualche modo (pensiamo ancora ai pennacchi, agli spazi dei soffitti, ai cadaveri degli Aztechi) con la ragione evolutiva primaria della sua esistenza e conformazione.

3. Raccontando storie.

«Tutto ciò è una manifestazione delle giustezze delle cose, poiché se vi è un vulcano a Lisbona non potrebbe essere altrove. È impossibile che le cose non siano dove sono, poiché ogni cosa è per il meglio».

[Il Dottor Pangloss sul grande terremoto di Lisbona del 1755 nel quale 50 000 persone persero la vita].

Non potremmo obiettare in modo così vigoroso al programma adattazionista se la sua invocazione, in ogni particolare caso, potesse portare in linea di principio alla sua confutazione per mancanza di prove. Potremmo considerarlo restrittivo e obiettare al suo stato di spiegazione di prima scelta. Ma se potesse essere abbandonato dopo qualche verifica esplicita, allora potrebbero farsi avanti delle ipotesi alternative. Sfortunatamente un modo comune di procedere degli evoluzionisti non permette un simile procedimento per due ragioni. Primo, respingere un'ipotesi adattativa generalmente significa sostituirla con un'altra piuttosto che sospettare che ci sia bisogno di un altro tipo di spiegazione. Poiché le spiegazioni adattative sono tante quante la nostra fertile mente ne può escogitare, se ne possono sempre inventare di nuove. Se per caso una storia non è subito disponibile, uno può sempre chiamare in causa la sua temporanea ignoranza e la speranza che prima o poi si trovi, come fecero Costa e Bisol nell'articolo citato (1978). In secondo luogo, i criteri perché una storia sia accettata sono così permissivi che molte passano senza una vera conferma. Spesso gli evoluzionisti usano la *consistenza* con la selezione naturale come l'unico criterio e considerano finito il loro lavoro quando riescono a confezionare una storia plausibile. Ma storie plausibili possono sempre essere trovate: la chiave per una ricerca storica sta nel determinare criteri per identificare le spiegazioni giuste fra tutti i possibili cammini che hanno condotto a un risultato moderno.

Abbiamo per esempio criticato per una simile ragione

(Gould, 1978) il lavoro di Barash sull'aggressione fra gli uccelli azzurri montani. Barash aveva posto un maschio impagliato vicino al nido di due coppie di uccelli azzurri mentre i maschi erano fuori a cercare cibo. Ripeté la stessa operazione sugli stessi nidi a intervalli di tre giorni: la prima volta prima della deposizione delle uova, la seconda e la terza dopo. Barash contò le aggressioni del maschio che rientrava verso il modello e verso la femmina. Al tempo 1 l'aggressione era alta nei confronti del modello e più limitata nei confronti della femmina, ma notevole in entrambi i nidi in esame. L'aggressione nei confronti del modello diminuiva costantemente ai tempi 2 e 3 e cadeva quasi a zero nei confronti delle femmine. Barash ne concluse che vi era un significato evolutivo, poiché i maschi erano più sensibili nei confronti degli intrusi prima della deposizione rispetto a dopo (quando essi potevano essere fiduciosi della presenza dei propri geni nelle uova). Avendo imbastito una storia plausibile egli considerò finito il suo lavoro (1976, pp. 1099-1100):

I risultati sono in accordo con le aspettative della teoria dell'evoluzione. Dobbiamo aspettarci che l'aggressione nei confronti di un maschio intruso (il modello) sarebbe chiaramente vantaggiosa all'inizio della stagione riproduttiva, quando territori e nidi sono normalmente difesi [...]. La risposta aggressiva iniziale verso la compagna è anch'essa adattativa, in quanto, data una situazione che suggerisce un'alta probabilità di adulterio (cioè la presenza del modello vicino alla femmina) e supponendo che siano disponibili altre femmine di rincalzo, la conquista di una nuova compagna avrebbe accresciuto la fitness del maschio [...]. Il declino dell'aggressività maschio-femmina durante l'incubazione e l'involo può essere attribuito all'impossibilità di essere traditi dopo la deposizione [...]. I risultati sono in linea con un'interpretazione evolutiva.

Sono, in effetti, in linea, ma che dire dell'alternativa ovvia, nemmeno considerata da Barash? Il maschio ritorna ai tempi 2 e 3, si avvicina al modello, fa un piccolo approccio, scopre che è lo stesso impostore di prima e così lascia in pace la femmina. Perché non fare almeno un ovvio controllo per verificare una possibile alternativa a una storia adattati-

va convenzionale: esporre un maschio per la *prima* volta *dopo* la deposizione?

Dopo che abbiamo criticato Barash, Morton *et al.* (1978) hanno ripetuto l'esperimento con alcune variazioni (compresa la presentazione di una femmina impagliata) in una specie affine, l'uccello azzurro orientale *Sialia sialis*. «Speravamo di confermare – scrivono – che le conclusioni di Barash rappresentano una realtà evolutiva diffusa, almeno nel genere *Sialia*, ma sfortunatamente non abbiamo potuto farlo». Essi non hanno trovato nessun comportamento «antitradimento»: i maschi non avvicinavano mai aggressivamente in nessuno degli stadi le loro femmine dopo aver verificato il modello. Invece, le femmine spesso avvicinavano il modello del maschio e, in tutti i casi, attaccavano i modelli delle femmine più di quanto i maschi attaccassero i modelli di maschi. «Questa risposta violenta arrivava fino quasi alla distruzione del modello della femmina dopo le presentazioni e al suo completo disfacimento addirittura alla terza presentazione, poiché una femmina se ne volò via con la testa del modello quasi subito e la perse nella boscaglia» (1978, p. 969). Ma ancora, invece di mettere in questione la storia selettiva di Barash, si limitano a escogitarne una propria, che spiega entrambe le osservazioni in modo adattazionista. Forse, suppongono, le femmine di rincalzo sono scarse nella specie da loro studiata, ma frequenti in quella studiata da Barash. Poiché i maschi di Barash possono rimpiazzare una femmina potenzialmente «infedele», possono essere selettivi e possessivi. I maschi di *Sialia sialis* si sono trovati delle compagne non comuni e quindi le debbono rispettare. Essi concludono: «Se non possiamo sostenere il suggerimento di Barash secondo cui esistono degli adattamenti antitradimento, suggeriamo che entrambi gli studi hanno portato dei “risultati che sono in accordo con le aspettative della teoria evolutiva” (Barash, 1976, p. 1099) come supponiamo ogni studio accurato potrebbe trovare». Ma quanto è buona una teoria che non può essere fatta cadere in uno studio accurato (poiché per «teo-

ria evolutiva» essi chiaramente intendono l'azione della selezione naturale applicata a casi particolari, piuttosto che il fatto stesso del cambiamento)?

4. La voce del padrone riesaminata.

Da quando Darwin ha raggiunto la santità (se non la divinità) fra i biologi evolutivi, e da quando tutte le parti invocano la fedeltà di Dio, Darwin è stato spesso dipinto come un selezionista radicale fino in fondo all'anima, che solo in pensione invocò altri meccanismi, e solo come risultato dell'ignoranza dell'epoca sui meccanismi dell'eredità. Questo modo di vedere è falso. Sebbene Darwin considerasse la selezione come il meccanismo più importante (come facciamo noi), nessun argomento degli oppositori lo fece arrabbiare quanto il tentativo comune di fare una caricatura e banalizzare la sua teoria dicendo che si basava solo sulla selezione naturale. Nell'ultima edizione dell'*Origine* scrisse (1872, p. 395):

Poiché le mie conclusioni sono state in seguito largamente male interpretate, ed è stato affermato che io attribuisco le modificazioni delle specie esclusivamente alla selezione naturale, permettetemi di far notare che nella prima edizione di questo lavoro, e nelle successive, ho messo in posizione rilevante, ossia alla fine dell'introduzione, le seguenti parole: «Sono convinto che la selezione sia stata il mezzo principale, ma non esclusivo, del cambiamento». Ciò non è servito a nulla. Grande è il potere delle interpretazioni costantemente sbagliate.

Romanes, del quale dovremmo riconsiderare il saggio (1900) un tempo famoso sul pluralismo di Darwin messo in contrasto con il panselezionismo di Wallace e Weismann, nota a proposito di questo passo (p. 5): «In tutti gli scritti di Darwin non è possibile trovare un passaggio con parole più forti di questo: è l'unica nota di amarezza in tutte le migliaia di pagine che ha pubblicato». Forse Romanes non conosceva la lettera che Darwin scrisse a *Nature* nel 1880, nella qua-

le rimproverò Sir Wyville Thomson di aver messo in carica la sua teoria come un panselezionismo (1880, p. 32):

Mi spiace di vedere che Sir Wyville Thomson non capisce il principio della selezione naturale [...]. Se l'avesse capito, non avrebbe potuto scrivere questa frase nell'Introduzione del *Viaggio del Challenger*: «I caratteri della fauna abissale non sostengono minimamente la teoria che l'evoluzione delle specie sia causata da estrema variabilità accompagnata dalla sola selezione naturale». Questo è un tipo di critica non raro fra i teologi e i metafisici che scrivono di scienza, ma è nuova per un naturalista [...]. Può Sir Wyville Thomson indicare una persona che abbia affermato che l'evoluzione delle specie dipenda solamente dalla selezione naturale? Per quanto mi riguarda, penso che non ci sia nessuno che abbia fatto tante osservazioni sugli effetti dell'uso e del disuso delle parti quante ne ho fatte nelle mie *Variazioni delle piante e degli animali allo stato domestico*; e queste osservazioni erano fatte apposta per quello scopo. In quella sede ho anche aggiunto una considerevole messe di fatti che mostravano l'azione diretta delle condizioni esterne sugli organismi.

Noi ora non consideriamo tutti i meccanismi sussidiari di Darwin significativi o addirittura validi, sebbene molti, come la modificazione diretta e le correlazioni della crescita, siano molto importanti, ma dobbiamo apprezzare il suo atteggiamento a favore del pluralismo per tentare di spiegare la complessità della Natura.

5. Una tipologia parziale delle alternative al programma adattazionista.

Nello spirito pluralista di Darwin, presentiamo una serie incompleta di alternative all'adattamento immediato come spiegazione delle forme, delle funzioni e dei comportamenti.

(1) Nessun adattamento e nessuna selezione. In questi tempi i genetisti di popolazione sono nettamente divisi sulla questione di quanta parte del polimorfismo delle popolazioni e delle differenze genetiche tra specie sia in effetti il

risultato delle selezione naturale e quanta di fattori puramente casuali. Le popolazioni hanno una taglia finita, e le popolazioni isolate che formano il primo gradino del processo di speciazione sono spesso fondate da un piccolissimo numero di individui. A causa di questa limitatezza di numero, le frequenze degli alleli cambiano per *deriva genetica* un tipo di errore di campionamento casuale. Il processo stocastico del cambiamento nelle frequenze per deriva genetica, incluso il grande errore di campionamento che avviene quando una nuova popolazione isolata è formata da pochi immigranti, ha molte e notevoli conseguenze. In primo luogo le popolazioni e le specie diverranno geneticamente differenziate, o addirittura alcuni alleli si fisseranno in un *locus* in completa assenza di ogni forza selettiva.

Secondariamente, un allele può fissarsi in una popolazione *a dispetto della selezione*. Anche se un allele è favorito dalla selezione naturale, una certa parte di una popolazione, che dipende dal prodotto della taglia N per l'intensità della selezione s diverrà omozigote per l'allele meno adatto a causa della deriva. Se Ns è grande, la fissazione casuale di un allele poco adatto è un fenomeno raro, ma se i coefficienti di selezione sono dell'ordine del reciproco della taglia della popolazione ($Ns = 1$) o inferiori, la fissazione di alleli deleteri è un fenomeno comune. Se molti geni sono coinvolti nella determinazione di un carattere metrico come la forma, il metabolismo o un comportamento, allora l'intensità della selezione su ogni *locus* sarà piccola, e Ns per *locus* sarà anche piccolo. Come risultato molti dei *loci* diverranno fissati per alleli non ottimali.

In terzo luogo, nuove mutazioni hanno poche probabilità di essere incorporate in una popolazione, anche se favorite dalla selezione. La deriva causa la perdita immediata della maggior parte delle nuove mutazioni. Con un coefficiente di selezione s , una nuova mutazione favorevole ha un probabilità $2s$ di essere incorporata. Dunque, uno non può affermare che alla fine una nuova mutazione del tipo giusto, per qual-

che argomento adattativo avverrà e si diffonderà. «Alla fine» diventa un tempo molto lungo se solamente una su 1000 o una su 10000 delle «giuste» mutazioni che avvengono sono incorporate in una popolazione.

(2) Nessun adattamento e nessuna selezione sulla parte in esame: la forma della parte è la conseguenza correlata di una selezione diretta altrove. In questa importante categoria Darwin pose le «misteriose» leggi della «correlazione della crescita». Oggi parliamo di pleiotropia, allometria, «compensazione materiale» (Rensch, 1959, pp. 179-187) e di correlazioni meccaniche forzate *sensu* D'Arcy Thompson (1942; Gould, 1971). Qui gli organismi vengono considerati come dei tutti integrati, fundamentalmente non scomponibili in parti indipendenti ottimizzate separatamente.

Sebbene i modelli allometrici siano soggetti alla selezione tanto quanto la morfologia statica stessa (Gould, 1966), alcune regolarità nella crescita relativa non sono probabilmente sotto controllo adattativo immediato. Ad esempio, non dubitiamo che la famosa allometria interspecifica di 0,66 nella taglia del cervello di tutti i maggiori gruppi di vertebrati rappresenti un «criterio di progetto», sebbene il suo significato rimanga elusivo (Jerison, 1973). È troppo ripetitivo attraverso un arco tassonomico così vasto, da rappresentare molto più che una serie di creature ben progettate in modo simile per le loro taglie diverse. Ma un'altra allometria comune, il rapporto intraspecifico fra le taglie corporee degli adulti omeotermi al valore di 0,2 - 0,4, o fra le razze di una medesima specie, probabilmente non richiede una storia selezionistica, sebbene molti, incluso uno di noi, ne abbiano proposta una (Gould, 1974). R. Lande (com. pers.) ha usato gli esperimenti di Falconer (1973) per mostrare che la selezione sulla sola taglia corporea porta a un rapporto cervello/corpo da una generazione all'altra di 0,35 nei topi.

Esistono in letteratura esempi ancor più cogenti di selezioni che alterano i tempi di maturazione (Gould, 1977). Almeno tre volte nel corso dell'evoluzione degli artropodi (ne-

gli acari, nelle mosche e nei coleotteri) si è evoluto lo stesso complesso di adattamenti, evidentemente per il rapido ricambio di generazioni in strategisti *r* che si nutrono di risorse fungine superabbondanti quanto effimere: le femmine si riproducono da larve e crescono la futura generazione nei loro stessi corpi. I figli divorano le loro madri dall'interno ed emergono dai loro corpi svuotati solo per essere divorati pochi giorni dopo dalla loro progenie. Sarebbe folle cercare un significato adattativo nella morfologia pedomorfica di per sé; è solamente il sottoprodotto di una selezione a favore di un rapido ricambio generazionale. In casi più interessanti, la selezione per una taglia piccola (come negli animali della fauna interstiziale) o per una rapida maturazione (maschi nani di molti crostacei) è avvenuta attraverso progenesesi (Gould, 1977, pp. 324-336), e gli adulti che ne derivano contengono una mistura di caratteri ancestrali giovanili e adulti. Molti biologi sono stati tentati di trovare un significato adattativo primario per tali misture, ma probabilmente queste sono nate come un sottoprodotto di un arresto maturativo, che lascia «indietro» alcuni caratteri allo stadio larvale, mentre permette che altri, più fortemente correlati con la maturazione sessuale, raggiungano la configurazione degli antenati adulti.

(3) Il disaccoppiamento della selezione dall'adattamento.

(i) Selezione senza adattamento. Lewontin (1979) ha presentato il seguente esempio ipotetico: «Una mutazione che raddoppia la fecondità degli individui si diffonderà nella popolazione rapidamente. Se non vi è stato nessun cambiamento nell'efficienza di sfruttamento delle risorse, gli individui non avranno più discendenti di prima, ma semplicemente deporranno il doppio delle uova, e i giovani in eccesso moriranno a causa della limitatezza delle risorse. In che senso gli individui della popolazione saranno più adattati di prima? In realtà avverrà che se un predatore di piccoli incontrerà quella specie ora che vi sono più immaturi, farà diminuire la taglia della popolazione, anche se la selezione na-

turale ha continuato a favorire gli individui a elevata fertilità».

(ii) Adattamento senza selezione. Molti organismi marini sedentari, in particolare spugne e coralli, sono ben adattati ai regimi di flusso ai quali vivono. Un largo spettro di «buon design» può essere di origine puramente fenotipica, largamente indotto dalla corrente. (Possiamo essere sicuri di questo nei numerosi casi nei quali individui geneticamente identici di una colonia assumono forme diverse in diversi microhabitat). Molti modelli di variazione geografica sono spesso adattativi e nello stesso tempo puramente fenotipici. Sweeney e Vannote (1978), per esempio, hanno mostrato che numerosi insetti olometeboli acquatici raggiungono una taglia adulta minore con una fecondità ridotta quando crescono a temperature al di sotto di quella per loro ottimale. Coerentemente, i modelli della distribuzione geografica di questi insetti correlati al clima, così spesso presi come esempi a priori di un adattamento genetico, possono semplicemente riflettere una simile plasticità fenotipica.

L'«adattamento» – la buona conformità degli organismi al loro ambiente – può avvenire a tre livelli gerarchici diversi, per cause diverse. Sfortunatamente il nostro linguaggio ha tenuto conto solo del comune risultato finale e ha chiamato tutti e tre i fenomeni «adattamenti»: le differenze nei processi sono state passate sotto silenzio e gli evoluzionisti sono stati portati a estendere il modello darwiniano a tutti e tre i livelli. Per primo abbiamo ciò che i fisiologi chiamano «adattamento»: la plasticità fenotipica che permette agli organismi di plasmare la propria forma in base alle circostanze che prevalgono durante l'ontogenesi. Gli «adattamenti» umani alle alte quote rientrano in questa categoria (sebbene altre, come la resistenza alla malaria degli anemici falciformi siano genetici, e quindi darwiniani). Gli adattamenti fisiologici non sono ereditabili, sebbene la capacità di svilupparli probabilmente lo è. Secondariamente abbiamo le forme «ereditabili» di adattamento non-darwiniano negli uo-

mini (e, in modo rudimentale, in poche altre specie a socialità avanzata): l'adattamento culturale (con ereditabilità trasmessa per apprendimento). Molte confusioni teoriche della sociobiologia umana nascono dall'impossibilità di distinguere questa modalità dall'adattamento darwiniano basato sulla variazione genetica. La sola esistenza di un buon livello di adattamento degli organismi all'ambiente non è sufficiente ad affermare che la sua causa sia l'azione della selezione naturale.

(4) Adattamento e selezione, ma senza basi selettive per le differenze fra gli adattamenti. Specie simili di organismi, o sottopopolazioni della medesima specie, spesso sviluppano differenti adattamenti come soluzioni al medesimo problema. Quando «picchi adattativi diversi» sono occupati, di solito non abbiamo strumenti per affermare che una soluzione sia meglio dell'altra. La soluzione seguita da ognuno è conseguenza della storia; il primo gradino è stato in una direzione, ma anche altri avrebbero potuto portare a una buona situazione. Ogni naturalista ha il suo esempio favorito. Nella chiocciola terrestre *Cerion* delle Indie Occidentali le popolazioni che vivono sulle coste rocciose o sabbiose sviluppano sempre conchiglie bianche, spesse, e relativamente appiattite per ragioni adattative convenzionali. Possiamo identificare almeno due differenti cammini morfogenetici verso il biancore a partire dalla variegatura dei primi giri in tutti i *Cerion*, due cammini verso conchiglie inspessite e tre stili di allometria che portano a conchiglie appiattite. Tutte le 12 combinazioni sono state identificate nelle popolazioni delle Bahamas, ma sarebbe utile chiederci perché, restando nell'ambito del progetto ottimale e trascurando quello della contingenza storica, i *Cerion* della Long Island orientale hanno impiegato una soluzione, mentre i *Cerion* di Acklins un'altra.

(5) Adattamento e selezione, ma l'adattamento è un utilizzo secondario di parti presenti per ragioni di architettura, sviluppo o storia. Abbiamo già discusso questo argomento

desueto nella prima sezione, quella sui pennacchi, gli spazi e i cannibali. Anche se l'arrossire è un adattamento influenzato dalla selezione sessuale nell'Uomo, non ci aiuterà molto a capire perché il sangue è rosso. L'utilità immediata di una struttura organica non ci dice spesso nulla delle ragioni della sua esistenza.

6. Un altro approccio all'evoluzione ingiustamente distorto.

Nell'Europa continentale gli evoluzionisti non sono mai stati attratti dal *penchant* anglo-americano per atomizzare gli organismi e tentare di spiegare ogni parte come il risultato di un adattamento diretto. L'alternativa che essi generalmente seguono esiste in una forma debole e in una forma forte. Nella forma forte, sostenuta da teorici di primo piano, come Schindewolf (1950), Remane (1971) e Grassé (1977), la selezione naturale può spiegare con una logica adattazionista le modifiche superficiali del *Bauplan* che adattano la struttura all'ambiente: perché le talpe sono cieche, le giraffe hanno colli lunghi e le anitre piedi palmati, per esempio. Ma i gradini importanti dell'evoluzione, la costruzione del *Bauplan* stesso e la transizione ad altri *Baupläne* devono coinvolgere altri meccanismi sconosciuti, forse interni. Siamo convinti che i biologi inglesi hanno fatto bene a rifiutare questa forma forte come vicina a un richiamo al misticismo.

Ma l'argomento ha pure una sua forma debole e paradossalmente potente, che non è stata purtroppo considerata a sufficienza. Essa riconosce l'importanza della selezione convenzionale nelle modificazioni superficiali del *Bauplan* e nega anch'essa che il programma adattazionista (atomizzazione più selezione ottimizzante sulle parti) possa essere molto utile per spiegare i *Baupläne* e le transizioni fra essi. Ma non fa ricorso a nessun processo sconosciuto; sostiene invece che i piani fondamentali sono così integrati e pieni di limitazioni all'adattamento (categorie 2 e 5 della nostra tipo-

logia) che gli stili di base degli argomenti selettivi possono spiegare ben poche cose interessanti in proposito. Non nega che il cambiamento, quando avviene, venga mediato dalla selezione naturale, ma sostiene che le costrizioni limitano le strade possibili e le modalità del cambiamento così tanto che diventano esse stesse gli aspetti più interessanti dell'evoluzione.

Rupert Riedl, lo zoologo austriaco che ha tentato di sviluppare questa tesi per un pubblico inglese (1977 e 1975, tradotti in inglese da R. Jeffries nel 1978) afferma:

Il mondo vivente sembra affollato da modelli universali di organizzazione che non trovano nessuna spiegazione ovvia e diretta attraverso le condizioni ambientali o le radiazioni adattative, ma esistono fondamentalmente come richieste universali che possono essere attese solo nelle condizioni stesse delle organizzazioni complesse [...]. Questo non è auto-evidente, perché tutto il pensiero profondo e complesso raccolto sulla morfologia da Goethe a Remane è stato virtualmente disseccato dalla biologia moderna. Non viene insegnato nelle Università americane e perfino gli insegnanti che potrebbero insegnarlo sono spariti.

Le costrizioni sul cambiamento evolutivo possono essere ordinate in almeno due categorie: tutti gli evolucionisti conoscono bene le costrizioni *filetiche* comprese nella distinzione classica di Gregory (1936) fra aspetto e eredità. Noi riconosciamo un tipo di inerzia filetica quando affermiamo, ad esempio, che gli uomini non sono ben adattati alla stazione eretta perché molto del loro *Bauplan* si è evoluto per una vita quadrupede. Invochiamo anche le costrizioni filetiche per spiegare perché non ci sono molluschi che volano o insetti grossi come elefanti.

Le costrizioni *legate ai modelli di sviluppo*, una sottocategoria delle costrizioni filetiche, potrebbero essere le briglie prevalenti che indirizzano i possibili cammini evolutivi. Negli organismi complessi, gli stadi precoci dello sviluppo sono considerevolmente refrattari ai cambiamenti evolutivi, presumibilmente perché il differenziamento dei loro sistemi di

organi e la loro integrazione in un corpo funzionante formano un processo così delicato che questo potrebbe facilmente scominarsi a causa di errori precoci, con effetti di accumulo. Le leggi fondamentali dell'embriologia di von Baer (1828) rappresentano poco più che un riconoscimento del fatto che gli stadi precoci sono fortemente conservativi e altrettanto fortemente limitativi dello sviluppo successivo. La legge biogenetica di Haeckel, uno degli argomenti principali della biologia del tardo XIX secolo, si basava su una cattiva interpretazione della stessa realtà (Gould, 1977). Se lo sviluppo avviene secondo pacchetti integrati e non può essere disseccato dall'evoluzione, allora il programma adattazionista non può spiegare le alterazioni dei programmi di sviluppo che accompagnano quasi tutti i cambiamenti di *Bauplan*.

Il paleontologo tedesco A. Seilacher, il cui lavoro andrebbe considerato più attentamente di quanto non lo sia, ha sottolineato quelle che chiama «costrizioni *bautechnischer* o *architettoniche*» (Seilacher, 1970). Queste non nascono da adattamenti precedenti conservati in un nuovo contesto ecologico (costrizioni filetiche come vengono intese di solito), ma come vincoli architettonici che non sono mai stati adattamenti, ma piuttosto conseguenze dei materiali e dei progetti scelti per costruire i *Baupläne* fondamentali. Abbiamo dedicato la prima sezione di questo lavoro a esempi non biologici di questo tipo: i pennacchi devono esistere se il progetto ha stabilito che una cupola si appoggi su archi tondi. Le costrizioni architettoniche possono esercitare un'influenza ben più estesa su tutto l'organismo: questo argomento è pieno di potenziali sviluppi perché raramente è stato considerato.

Seilacher (1972) ci ha fornito un esempio affascinante con l'architettura divaricata che ricompare molte volte nei molluschi e nei brachiopodi. Questa forma di base si esprime con una gran varietà di strutture: linee rilevate ornamentali (non linee di crescita, perché non combaciano in nessun momento col margine del mantello), modelli di colorazione, strut-

ture interne nella mineralizzazione della calcite e solchi incisi. Egli afferma di non sapere che cosa abbia generato questi modelli e che la tradizionale, quasi esclusiva, attenzione al significato adattativo di ogni manifestazione ha distolto l'attenzione dal problema della loro genesi durante la crescita e ha anche impedito il loro riconoscimento come fenomeno generale. Deve essere il risultato di un qualche caratteristico modello di disomogeneità del mantello in crescita, forse di fenomeni di interferenza attorno a centri regolarmente disposti; semplici simulazioni al computer possono generare la forma in questo modo (Waddington e Cowe, 1969). Il modello generale potrebbe non essere per nulla un adattamento diretto.

Seilacher, poi, sostiene che molte delle manifestazioni del modello sono non adattative. Le sue ragioni sono diverse ma ci sembrano generalmente sonore. Alcune sono basate su osservazioni di campo: colori che restano invisibili perché le conchiglie che li manifestano vivono infossate nei sedimenti e restano coperte da un periostraco così spesso che i colori non si possono vedere. Altre spiegazioni si basano su principi più generali: la presenza nei soli individui strani o patologici, la rarità come anomalia dello sviluppo, l'eccessiva variabilità confrontata con variabilità molto ridotta quando la stessa struttura generale assume una forma considerata funzionale su base ingegneristica.

In una netta minoranza di casi il modello divaricato diventa funzionale in ognuna delle quattro categorie. Le coste di tipo divaricato possono servire per scavare e ancorare nello scavo (Stanley, 1970), ma non sono correttamente disposte per questo scopo in molte conchiglie. Gli zigzag colorati sono mimetici in una specie (*Pteria zebra*) che vive nelle branchie di un idrozo: qui la variabilità è molto ridotta. Gli zigzag di mineralizzazione sono probabilmente adattativi solo in una creatura particolare, il bivalve *Corculum cardissa* (in altre specie o appaiono solo negli animali teratologici o solo come prodotti post-mortem di erosione della conchiglia).

Questa conchiglia è appiattita in modo unico in direzione anteroposteriore. Giace sul substrato, con la parte posteriore rivolta verso l'alto, e su di essa sono distribuiti triangoli divaricati mineralizzati. Questi sono traslucidi mentre il resto della conchiglia è opaca. Sotto questa finestra vivono alghe endosimbionti!

Tutta la letteratura precedente sulla struttura divaricata ha sottolineato il suo significato adattativo (e in molti casi non ci è riuscita). Ma Seilacher ha probabilmente ragione a presentare questo caso come i pennacchi, i vuoti nei soffitti e i corpi sacrificati della nostra prima sezione. Il modello divaricato è una costrizione architettonica fondamentale e solo occasionalmente, visto che è lì, è usata per uno scopo utile. Ma noi non possiamo capire il modello o il suo significato evolutivo considerando come una causa questi adattamenti secondari e infrequenti.

Galton (1909, p. 257) si oppone al programma adattazionista puntando sulle costrizioni e sui modelli di sviluppo e cita un aneddoto tramandato sulle impronte digitali di Herbert Spencer:

Molto è stato scritto, ma non è ancora stata detta l'ultima parola, su questi curiosi rilievi papillari e sul perché in un soggetto formano spirali e in un altro cerchi. Riguardo a questo posso ricordare un caratteristico aneddoto su Herbert Spencer. Mi ha chiesto di visitare il mio laboratorio e di prendergli le impronte digitali, cosa che feci. Poi gli parlai dell'impossibilità di scoprirne l'origine, delle dita di feti sezionate per scoprirne i primi stadi di sviluppo, e così via. Spencer mi fece notare che questo era un cattivo inizio; avrei dovuto considerare lo scopo dei rilievi e partendo da lì risalire all'indietro. Era ben chiaro, disse, che le delicate aperture delle ghiandole sudoripare richiedessero la protezione dei rilievi dall'una parte e dall'altra, e partendo da lì elaborò a lungo un'ipotesi consistente e ingegnosa. Risposi che i suoi argomenti erano belli e avrebbero potuto essere veri, ma purtroppo le aperture delle ghiandole sudoripare non erano nelle valli fra le creste, bensì lungo le creste dei rilievi.

Noi pensiamo che il vantaggio potenziale di non essere più limitati al programma adattazionista sia molto grande.

Non siamo un gruppetto di disperati, come gli adattazionisti ci hanno spesso dipinto: non adatto non vuol dire non comprensibile. Accogliamo invece la ricchezza che un approccio pluralistico, come quello caro a Darwin, può donarci. In un programma adattazionista i grandi temi storici della morfologia, dello sviluppo e del *Bauplan* sono largamente dimenticati: se la selezione può rompere ogni correlazione e ottimizzare le parti separatamente, allora l'integrazione dell'organismo conta ben poco. Troppo spesso il programma adattazionista ci dona una biologia di parti e di geni, ma non dell'organismo. Si suppone che tutte le transizioni possano avvenire passo a passo sottovalutando l'importanza dei blocchi integrati di modelli di sviluppo e delle costrizioni passive della storia e dell'architettura. Una visione pluralistica potrebbe rimettere gli organismi, con tutta la loro complessità recalcitrante, ma ancora comprensibile, al centro della teoria dell'evoluzione.

Bibliografia

- Baer, K. E. von, 1828, *Entwicklungsgeschichte der Tiere*, Königsberg: Borntrager.
- Barash, D. P., 1976, Male response to apparent female adultery in the mountain bluebird: an evolutionary interpretation, *Am. Nat.* 110: 1097-1101.
- Coon, C. S., Garn, S. M. e Birdsell, J. B., 1950, *Races*, Springfield Oh., C. Thomas.
- Costa, R. e Bisol, P. M., 1978, Genetic variability in deep-sea organisms, *Biol. Bull.*, 155: 125-133.
- Darwin, C. 1872, *The origin of species*, London, John Murray [trad. it *L'origine delle specie*, Bollati Boringhieri, Torino 1980].
- , 1880, Sir Wyville Thomson and natural selection, *Nature*, London, 23: 32.
- Davitashvili, L. S., 1961, *Teoriya polovogo otbora* [Theory of sexual selection], Moscow, Akademii Nauk.
- Falconer, D. S., 1973, Replicated selection for body weight in mice, *Genet. Res.*, 22: 291-321.
- Galton, F., 1909, *Memories of my life*, London, Methuen.
- Gould, S. J., 1966, Allometry and size in ontogeny and phylogeny, *Biol. Rev.*, 41: 587-640.
- , 1971, D'Arcy Thompson and the science of form, *New Literary Hist.*, 2, no. 2, 229-258.
- , 1974, Allometry in primates, with emphasis on scaling and the evolution of the brain. In: «Approaches to primate paleobiology», *Contrib. Primatol.*, 5: 244-292.
- , 1977, *Ontogeny and phylogeny*, Cambridge, Ma., Belknap Press.
- , 1978, Sociobiology: the art of storytelling, *New Scientist.*, 80: 530-533.
- Grassé, P. P., 1977, *Evolution of living organisms*, New York, Academic Press [trad. it., dall'edizione originale francese, *L'evoluzione del vivente*, Adelphi, Milano 1979].
- Gregory, W. K., 1936, Habitus factors in the skeleton fossil and recent mammals, *Proc. Am. phil. Soc.*, 76: 429-444.
- Hamer, M., 1977, The ecological basis for Aztec sacrifice. *Am. Ethnologist*, 4: 117-135.
- Jenson, H. J., 1973, *Evolution of the brain and intelligence*, New York, Academic Press.
- Lande, R., 1976, Natural Selection and random genetic drift in phenotypic evolution, *Evolution*, 30: 314-334.
- , 1978, Evolutionary mechanisms of limb loss in tetrapods, *Evolution*, 32: 73-92.

- Lewontin, R. C., 1978, Adaptation, *Scient. Am.*, 239 (3): 156-169 [trad. it. in *Storia naturale ed evoluzione*, Le Scienze, Milano 1979. Riedito in *Adattamento biologico*, Le Scienze Quaderni, 27 (1985): 3-13].
- , 1979, Sociobiology as an adaptationist program, *Behav. Sci.*, 24: 5-14.
- Morton, E. S., Geitgey, M. S. e McGrath, S., 1978, On Bluebird 'responses to apparent female adultery'. *Am. Nat.*, 112: 968-971.
- Ortiz de Montellano, B. R., 1978, Aztec cannibalism: an ecological necessity? *Science*, 200: 611-617.
- Remane, A., 1971, *Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Königstein-Taunus: Koeltz.
- Rensch, B., 1959, *Evolution above the species level*. New York, Columbia University Press.
- Riedl, R., 1975, *Die Ordnung des Lebendigen*, Hamburg, Paul Parey [tr. ingl. a cura di R. P. S. Jefferies, *Order in Living Systems: A Systems Analysis of Evolution*, New York, Wiley, 1978].
- , 1977, A systems-analytical approach to macro-evolutionary phenomena, *Q. Rev. Biol.*, 52: 351-370.
- Romanes, G. I., 1900, The Darwinism of Darwin and of the post-Darwinian schools. In: *Darwin, and after Darwin*, vol. 2, nuova edizione, London, Longmans, Green and Co.
- Rudwick, M. J. S., 1964, The function of zig-zag deflections in the commissures of fossil rachiopods, *Palaeontology*, 7: 135-171.
- Sahlins, M., 1978, Culture as protein and profit, *New York review of books*, 23: Nov., pp. 45-53.
- Schindewolf, O. H., 1950, *Grundfragen der Palaeontologie*, Stuttgart, Schweizerbart.
- Seilacher, A., 1970, Arbeitskonzept zur Konstruktionsmorphologie, *Lethaia*, 3: 393-396.
- , 1972, Divaricate patterns in pelecypod shells, *Lethaia*, 5: 325-343.
- Shea, B. T., 1977, Eskimo craniofacial morphology, cold stress and the maxillary sinus, *Am. J. phys. Anthropol.*, 47: 289-300.
- Stanley, S. M., 1970, Relation of shell form to life habits in the Bivalvia (Mollusca). *Mem. geol. Soc. Am.*, no. 125, 296 pp.
- Sweeney, B. W. e Vannote, R. L., 1978, Size variation and the distribution of hemimetabolous aquatic insects: two thermal equilibrium hypotheses. *Science*, 200:444-446.
- Thompson, D. W., 1942, *Growth and Form*, New York, Macmillan [trad. it. *Crescita e forma*, Bollati Boringhieri, Torino 1992].
- Waddington, C. H. e Cowe, J. R., 1969, Computer simulation of a molluscan pigmentation pattern, *J. theor. biol.*, 25: 219-225.
- Wallace, A. R., 1899, *Darwinism*, London, Macmillan.
- Wilson, E. O., 1978, *On human nature*, Cambridge, Ma., Harvard University Press [trad. it. *Sulla natura umana*, Zanichelli, Bologna 1980].