

# Organismi in costruzione

## Uno sguardo alla teoria dei sistemi di sviluppo

articolo di Federico Morganti

**Abstract:** *The main purpose of the following article is to provide a quick review of the perspective known in biology as ‘developmental systems theory’ (DST), which in the middle of the 80s, in contrast with the so-called Darwinian orthodoxy, put forward a re-definition of ontogeny by shifting the attention from the gene to the whole developmental system. Moreover, the theory carried out a deep revision of key-concepts as ‘information’, ‘causation’ and ‘inheritance’, thus claiming a correction of the very idea of evolution by means of natural selection. In conclusion, it will be summarized the way how this conceptual revision, involving the notions themselves of ‘gene’ and ‘environment’, redefines the terms of the opposition between ‘nature’ and ‘nurture’, which from alternative causes of development turn into different levels of enquiry.*

## 0. Introduzione

Il darwinismo è stato oggetto nel corso del Novecento di numerosi e rilevanti ripensamenti, che hanno interessato, se non il nucleo centrale della teoria (la discendenza per selezione), di sicuro aspetti di non secondaria importanza. Materia del dibattito, e talvolta della polemica, sono stati concetti e questioni fondamentali della biologia evolutiva come la natura dell’adattamento, il criterio di distinzione fra le specie, i tempi e le modalità del cambiamento evolutivo, il ruolo dello sviluppo, il contributo dei geni e dell’ambiente ai caratteri e molto altro. Si è trattato, in altre parole, di problemi concernenti il volto stesso della teoria e l’immagine della natura da essa veicolata.

Ora, a dispetto del dibattito, a partire dagli anni Trenta ha avuto la meglio una particolare concezione del darwinismo (tanto da diventarne la vulgata), riassumibile nell’affermazione per cui l’evoluzione non sarebbe altro che il cambiamento delle frequenze geniche. Dopo anni di oblio, la Teoria Sintetica risollevò le sorti del darwinismo riconciliandolo con la genetica mendeliana, che in un primo momento sembrava averlo scalzato, e identificando nei geni le unità fondamentali della selezione nonché i principali responsabili dello sviluppo<sup>1</sup>. Il

---

1. La relazione diretta fra gene e carattere era d’altro canto già insita nella definizione di gene che Wilhelm Johannsen diede nel 1909, quando coniò il termine stesso di «gene» qualificandolo come «unità ereditaria sottostante a un dato tratto fenotipico» (cit. in E. Gagliasso, *Verso un’epistemologia del mondo vivente*, Guerini e Associati, Milano 2002, p. 121).

primo assestamento del darwinismo avvenne così attorno ai risultati della genetica delle popolazioni, ossia lo studio del cambiamento delle frequenze geniche in relazione a pressioni selettive, mutazioni, distribuzione nello spazio, ecc. In questa fase, il gene era più che altro un'entità ipotetica inferita a partire dalle differenze fenotipiche<sup>2</sup>; era in altre parole sottintesa l'idea di una relazione diretta e lineare fra genotipo e fenotipo. In maniera consapevole o meno, a essere accantonati furono così gli aspetti legati allo sviluppo e all'epigenesi.

Il focus sul gene sarà naturalmente avallato negli anni Cinquanta dalla decodifica del DNA e dal conseguente progresso della genetica molecolare. La scoperta dei meccanismi di codifica delle proteine ratificherà in altri termini l'idea che il segreto ultimo, la "ricetta" stessa della formazione di un organismo è contenuta in ultima istanza nel materiale genetico ereditato dai genitori. Il concetto di 'informazione', mutuato dalle scienze della comunicazione, dovette poi fornire un ulteriore e decisivo input a tale impostazione, che nella sua versione più *hard* considera lo sviluppo come l'esecuzione di un piano contenuto nel genoma<sup>3</sup>.

Le ricerche successive mostrarono come il percorso dal DNA alle proteine fosse meno lineare di quanto fosse sembrato (tanto per cominciare, la parte codificante di DNA è di gran lunga inferiore rispetto a quella non codificante, essendo circa il 2% del totale). Ma a dispetto di tali risultati, qui non riassumibili per motivi di spazio e competenze, l'accento sul gene è rimasto sostanzialmente immutato, tanto da dare avvio a quel programma di ricerca tra i più controversi del '900 quale fu la sociobiologia.

Ora, vi sono almeno tre sensi in cui l'ortodossia marcò il ruolo del DNA:

1. rispetto allo 'sviluppo' – i geni giocano un ruolo cruciale nella costruzione degli organismi e differenti ambienti possono al più sollecitare differenti potenzialità già previste nel genoma;
2. rispetto alla 'ereditarietà' – la trasmissione ereditaria interessa soltanto i geni e tutto ciò che è epigenetico non può essere ereditato. Procedendo per deduzione:
3. rispetto alla 'evoluzione' – la selezione naturale promuove i genotipi in grado di costruire organismi più efficienti (d'altronde, l'unico modo in cui la selezione possa effettivamente "vedere" i genotipi è considerare i fenotipi come loro espressione diretta).

Questa elencazione è senz'altro irrispettosa delle numerose sfumature di pensiero ravvisabili tra i vari studiosi. Basti in questa sede far notare che il privilegio del gene, sia causale che ereditario, è stato un'idea molto diffusa ed euristicamente molto forte, che ancora river-

---

2. Cfr. E. Jablonka, M. Lamb, *L'evoluzione in quattro dimensioni*, UTET, Torino 2007, pp. 36-7: «I geni [...] erano, all'epoca, unità del tutto ipotetiche, note solo grazie ai dati numerici ottenuti negli esperimenti di riproduzione. Si ignorava completamente la loro composizione chimica così come, del resto, le correlazioni tra genotipo e fenotipo».

3. Come riportato in A. Minelli, *Forme del divenire. Evo-devo: la biologia evuzionistica dello sviluppo*, Einaudi, Torino 2007, un embriologo della caratura di Lewis Wolpert giunse persino a domandarsi «se, con una conoscenza più approfondita del programma genetico inscritto nel nucleo della cellula uovo, non sia forse possibile "calcolare" un embrione, cioè prevedere la sequenza e il decorso dei processi che lo porteranno a trasformarsi in adulto» (p. 77).

bera nei cubitali titoli dei quotidiani annuncianti improbabili scoperte di geni per questo o quel tratto, financo comportamentale.

L'attenzione sul gene, come accennato, aveva posto in secondo piano la biologia dello sviluppo e gli aspetti connessi all'epigenesi, nella convinzione che fosse soprattutto la genetica a poter fornire contributi teoricamente rilevanti in ambito evolutivo. Oggi la situazione è cambiata e alcuni studiosi sono finalmente impegnati nel tentativo di reintegrare la biologia dello sviluppo entro la biologia evoluzionistica, secondo un orientamento che va sotto il nome generico di Evo-Devo. Prima di quest'ultimo, tuttavia, un altro approccio aveva già operato un radicale ripensamento dei concetti in gioco, mediante un netto decentramento dell'attenzione dal gene al processo di sviluppo in atto. Tale approccio, conosciuto (per modo di dire, essendo pressoché ignoto tra i biologi) come 'teoria dei sistemi di sviluppo' (DST), fu inaugurato da Susan Oyama con un saggio dal titolo *The Ontogeny of Information* (1985), che oramai ne rappresenta il *locus classicus*. In prima battuta, si noti che la DST non costituisce una teoria scientifica in senso proprio, non fornisce cioè un set di affermazioni fattuali sull'evoluzione o sullo sviluppo. Piuttosto, essa opera un ripensamento teorico di ampio respiro, di natura soprattutto concettuale, in polemica con le prospettive riduzioniste di carattere genocentrico.

Scopo e premura del presente articolo sarà dunque enucleare i punti salienti della prospettiva "devo-centrica" di Susan Oyama, con particolare attenzione al suo testo più importante, senza tralasciare il confronto con quella che senza troppi riguardi viene etichettata come 'ortodossia darwiniana' o 'ultradarwinismo'. I primi due paragrafi verteranno sulla critica al concetto di 'informazione', *primum movens* di tutto l'apparato, e al suo ripensamento in termini ontogenetici: come da titolo, l'informazione non è stipata da qualche parte per poi essere adoperata, come un manuale di istruzioni, nella costruzione dell'organismo, ma è essa stessa soggetta a una storia di sviluppo – l'ontogenesi dell'informazione, appunto. I poli stessi del processo – geni e ambiente, natura e cultura – cessano di essere tali per tramutarsi in cause soggette a reciproca costruzione e definizione. Il terzo paragrafo mostrerà come il ripensamento così articolato dell'ontogenesi esiga il ripensamento della stessa filogenesi e dei concetti cui essa è indissolubilmente legata. Il quarto e ultimo paragrafo, infine, si soffermerà sul modo in cui la revisione delle nozioni di 'gene' e 'ambiente' introduca un'idea di 'natura' intrinsecamente plurale in quanto intrinsecamente "culturale".

## 1. DNA e informazione

L'attacco del testo rievoca la versione classica dell' 'argomento del disegno', secondo la quale un artefice intelligente crea un mondo ordinato imprimendo la forma su una materia che è di per sé caotica. La forma impressa dal dio, secondo l'argomento, è responsabile di due cose: dell'ordine e del fine. Forma e materia sono dunque logicamente separate e il primato causale è assegnato alla prima. Ad avviso di Oyama, tale attitudine dualistica permane in molte moderne concezioni dello sviluppo, attraverso una serie di metafore quali 'piano genetico', 'programma', e via dicendo; perdura dunque l'idea che l'informazione goda di una

qualche autonomia e precedenza sulla materia (e sui processi naturali) e che la sua storia consista semplicemente nel suo trasferimento (*in-formare* significa, non a caso, comunicare la forma). «L'informazione è l'incarnazione moderna, tecnologica, della nozione di disegno»<sup>4</sup>. Questo privilegio informativo, questo potere 'istruitivo', è in altre parole attribuito al materiale genetico. La distinzione in biologia tra 'teleologia' e 'teleonomia', adoperata da Monod ne *Il caso e la necessità* (1970), consiste in fondo nel trasferire il progetto dall'intelligenza divina alla "intelligenza" dei geni, da essi acquisita grazie alla selezione naturale: l'istruzione nell'ontogenesi è sempre preceduta dalla selezione nella filogenesi.

Oyama sostiene in seconda battuta che tale inclinazione non differisce, in fondo, dal preformismo pre-mendeliano, secondo cui l'embrione preesiste «prodigiosamente più piccolo»<sup>5</sup> nello spermatozoo o nell'uovo e il suo sviluppo consiste semplicemente nel suo accrescimento<sup>6</sup>. In altre parole, la metafora del programma mantiene, pur con maggiore sofisticazione, l'idea di una causa speciale che guida lo sviluppo. Anche gli epigenisti, che pur si opponevano al preformismo, condividevano l'assunto per cui occorresse qualcosa che comunicasse la forma alla materia vivente, da essi identificato in un misterioso 'principio vitale'<sup>7</sup>.

Nel recente dibattito sull'alternativa *nature* vs. *nurture*, questa prima posizione viene poi ammorbidita ammettendo che un'altra parte dell'informazione derivi dall'ambiente in cui lo sviluppo è inserito. Si compromette cioè la soluzione 'innatista' con un'altra 'empirista', senza alterare l'assunto per cui l'informazione sia già presente prima che lo sviluppo abbia luogo, o prima di entrare in gioco, e che «l'ordine sia spiegabile solo mediante l'imposizione della forma su ciò che è privo di forma e del movimento su ciò che è inerte»<sup>8</sup>. Ma, per quanto non si ignori il contributo dell'ambiente, sembra perdurare in biologia l'idea di una gerarchia di cause dello sviluppo, alcune delle quali (quelle genetiche-genomiche) costituiscono la principale fonte dell'informazione, altre (quelle ambientali) possono tutt'al più apporre dei vincoli alle potenzialità già iscritte nelle prime.

Si considerino, a mero titolo di esempio, tre importanti autori quali Jacques Monod, Richard Dawkins e Konrad Lorenz.

- 
4. S. Oyama, *L'occhio dell'evoluzione. Una visione sistemica della divisione fra biologia e cultura*, Fioriti, Roma 2004, p. 148.
  5. Giuseppe degli Aromatari, *Epistola de generatione plantarum* (1625), in G. Barsanti, *Una lunga pazienza cieca. Storia dell'evoluzionismo*, Einaudi, Torino 2005, p. 37.
  6. Lewontin suggerisce che la parola stessa «sviluppo» contenga etimologicamente un rimando al preformismo: «“Sviluppo” (in inglese *development*, in spagnolo *desarrollo*, in tedesco *Entwicklung*) significa letteralmente uno svolgimento o srotolamento di qualcosa che è già presente e in qualche modo preformato; è la stessa parola che usiamo per il processo di attualizzazione di un'immagine fotografica: l'immagine è già immanente nella pellicola impressionata e il procedimento di sviluppo porta semplicemente alla luce questa immagine latente». Vedi R. Lewontin, *Gene, organismo e ambiente*, Laterza, Roma-Bari 1998, p. 5.
  7. Per Barsanti, tuttavia, esiste anche un epigenismo meccanicistico, in cui l'epigenesi si articola «per progressiva aggiunta delle parti» (*op. cit.*, p. 48); secondo Maupertuis, ad esempio, ciascuna particella maschile si lega all'omologa femminile secondo una 'attrazione' di tipo newtoniano.
  8. S. Oyama, *The Ontogeny of Information. Developmental Systems and Evolution*, Duke University Press, Durham (NC) 2000, p. 16.

- a. Monod – paladino negli anni Settanta di un riduzionismo «non più fisicalista e meccanicista, ma informazionale»<sup>9</sup> –, discutendo il processo di codifica delle proteine, riconosce che la funzione di una proteina, che è legata alla sua struttura tridimensionale, è più ricca del contributo fornito a quella struttura direttamente dal genoma. *Prima facie* sembrerebbe dunque che quanto specificato da quest'ultimo sia insufficiente a determinare la struttura e che abbia luogo un arricchimento nello sviluppo. Si tratta, per Monod, del “falso paradosso dell'arricchimento epigenetico”. Secondo il Premio Nobel, entro la cellula sussistono delle condizioni iniziali che fanno sì che una sola fra le strutture possibili sia realizzata: «le condizioni iniziali danno il loro contributo all'informazione che si trova racchiusa alla fine nella struttura globulare, ma non per questo la specificano, soltanto eliminano le altre strutture possibili e propongono così, o piuttosto impongono, un'interpretazione univoca di un messaggio parzialmente equivoco a priori»<sup>10</sup>. Il ‘messaggio’ è dunque già carico d'informazione e di significato prima dell'intervento dei fattori epigenetici, ai quali non spetta altro che selezionare una delle opzioni già previste nel genoma. L'ambiente cellulare interviene dunque su una causa che è già attiva indipendentemente da esso; v'è già un *pattern* di sviluppo che può tutt'al più essere orientato o modulato da altri fattori. L'epigenesi, in breve, non è arricchimento o creazione ma mera ‘rivelazione’, che non presenta alcuna autentica novità rispetto a quanto contenuto nel DNA; così, «nella misura in cui tutte le strutture e prestazioni dell'organismo sono la risultante delle strutture e delle attività delle proteine che lo costituiscono, si deve considerare tale organismo l'espressione epigenetica ultima del messaggio genetico stesso»<sup>11</sup>. Dalla fabbricazione delle proteine si passa poi alle prestazioni teleonomiche di alto livello, cioè i comportamenti messi in atto dagli organismi nell'interazione con l'ambiente esterno. L'informazione fluisce così in un solo senso, quello che va dal DNA alla costituzione delle proteine. Per Monod, l'ontogenesi è l'esecuzione di un piano che non rivela in se stesso alcuna novità; all'origine dell'innovazione evolutiva potrà dunque esservi soltanto la ‘mutazione’, l'errore nella trasmissione verticale dell'informazione<sup>12</sup>, che sarà eventualmente premiata dalla selezione naturale.
- b. Il mondo biologico di Richard Dawkins, almeno all'altezza de *Il gene egoista* (1976), è costituito da due soli tipi di entità: ‘replicatori’ e ‘interattori’. I primi, i geni, contengono le informazioni necessarie per la costruzione dei secondi, gli organismi, che sono gli intermediari fra i geni e l'ambiente. Gli esseri viventi sono in effetti ‘macchine’ create dai propri geni, a loro volta protagonisti di una competizione per lasciare il maggior numero di copie di se stessi. La selezione agisce favorendo i geni o i lignaggi capaci di costruire interattori più efficienti, in quanto in grado di riprodursi in maggior numero. I fattori ecologici e am-

---

9. E. Gagliasso, *op. cit.*, p. 76.

10. J. Monod, *Il caso e la necessità*, Mondadori, Milano 1970, p. 89.

11. *Ivi*, p. 102.

12. Cfr. *Il caso e la necessità*, pp. 102-3: «il meccanismo della traduzione è assolutamente irreversibile. Non si è mai constatato, e d'altronde non sarebbe concepibile, un trasferimento d'informazione inverso, dalla proteina al DNA. [...] Ne consegue che l'unico meccanismo possibile attraverso il quale la struttura e le prestazioni di una proteina potrebbero venire modificate e tali modificazioni trasmesse, anche parzialmente, alla discendenza, è quello che deriva da un'alterazione delle istruzioni contenute in un segmento della sequenza del DNA».

bientali hanno dunque importanza solo nella misura in cui determinano selettivamente quali siano gli interattori più adatti. L'assunto implicito in tale concezione è che «il codice genetico sia scomponibile in unità di base alle quali corrispondono altrettante unità discrete del fenotipo o unità discrete di comportamento a cui possiamo assegnare un valore quantitativo di adattamento»<sup>13</sup>. Nelle mani di Dawkins gli organismi biologici diventano così i portatori passivi dei propri geni, semplici collezioni di tratti al servizio della propagazione dell'informazione in essi contenuta. Quest'ultima, dice Dawkins, è trasmessa attraverso due vie, una verticale, l'altra orizzontale. La prima è quella che collega ogni generazione alla successiva attraverso le cellule della linea germinale. La seconda concerne la moltiplicazione delle cellule non appartenenti alla linea germinale, entro le quali si svolge la produzione delle proteine, secondo un processo in grado di esercitare «vari effetti sullo sviluppo embrionale e perciò sulla forma del comportamento dell'adulto»<sup>14</sup>. La trasmissione verticale e quella orizzontale del DNA coincidono quindi rispettivamente con la 'riproduzione' e lo 'sviluppo'. Il rapporto fra i due processi è il seguente: la selezione naturale concerne il 'successo' differenziale dei vari genomi rivali nel farsi trasmettere verticalmente, ma il 'criterio' del successo concerne l'azione dei geni sugli organismi, ossia la loro trasmissione orizzontale.

- c. Rispetto al 'programma', Konrad Lorenz introduce un differente tipo di metafora, sostenendo che la selezione naturale produce negli organismi un incremento di 'conoscenza' del mondo, dovuto al miglioramento delle prestazioni adattative, e quindi una maggiore "adesione" alle caratteristiche dell'ambiente ecologico. Le pinne dei pesci, per esempio, sono la riproduzione delle proprietà idrodinamiche dell'acqua. L'adattamento non è altro che l'immagazzinamento nel genoma di una maggiore quantità di conoscenza di certe proprietà del mondo "là fuori", una sorta di «*negativa* della realtà, paragonabile al calco in gesso di una moneta»<sup>15</sup>. L'evoluzione si configura così come il trasferimento dall'ambiente al genoma dell'informazione necessaria alla costruzione dell'organismo; anche in questo caso a essere presupposta è la convinzione che la 'conoscenza' osservabile nel fenotipo non sia altro che il riflesso di quella già presente nel genotipo. In Lorenz sussiste dunque l'idea che l'informazione sia prima trasferita per selezione dal mondo al genoma e in seguito da questo adoperata per costruire l'organismo.

Si nota allora chiaramente come l'idea di una derivazione lineare del fenotipo dal genotipo sia presente in tutti e tre gli autori. I tratti strutturali e comportamentali sono l'espressione ultima del messaggio genetico, che risulta del tutto protetto da qualsiasi evento possa verificarsi a livello del soma. Questa impostazione, comunemente ritenuta la sola alternativa all'ereditarietà dei caratteri acquisiti *à la* Lamarck, ha una lunga storia che può essere fatta risalire al principio conosciuto come 'barriera di Weismann' o 'continuità del plasma germinale', secondo il quale «la "linea germinale" è separata dalla linea somatica (soma) fin dai primi momenti di vita, e per questa ragione niente di ciò che accade al soma può essere co-

---

13. T. Pievani, *Introduzione alla filosofia della biologia*, Laterza, Roma-Bari 2005, p. 76.

14. R. Dawkins, *L'orologiaio cieco. Creazione o evoluzione?*, Mondadori, Milano 2003, p. 174.

15. K. Lorenz, *L'altra faccia dello specchio*, Adelphi, Milano 1974, p. 53.

municato alle cellule germinali o ai loro nuclei»<sup>16</sup>. A partire da Weismann, che fu infatti il primo a parlare di una selezione interessata ai fattori genetici favorevoli, l'ortodossia vuole dunque che l'informazione fluisca in un solo senso, in quello che sarà poi ratificato da Francis Crick come il 'dogma centrale' della biologia molecolare: DNA → RNA → proteine.

## 2. Interazionismo costruttivista

La DST contesta la maggior parte di questi assunti operando un radicale ripensamento dell'ontogenesi che porta con sé una revisione di molti dei concetti in gioco. L'informazione, tanto per cominciare, non preesiste allo sviluppo, ma ha essa stessa una propria storia. L'assunto preformista viene radicalmente ribaltato, nella convinzione che l'informazione non possa essere biologicamente rilevante «finché non partecipa del processo fenotipico. *Diventa significativa per l'organismo solo in quanto è costituita in quanto "informazione" dal suo sistema di sviluppo*»<sup>17</sup>. Proprio quest'ultimo diventa così il centro della riflessione biologica di Oyama. Per 'sistema di sviluppo' s'intende l'insieme complesso di interattori a più livelli che partecipano del processo ontogenetico: genoma, strutture cellulari, ambiente uterino, ambiente sociale e via discorrendo. L'informazione (sia essa genetica, cellulare o ambientale) non preesiste allo sviluppo né è trasmessa ereditariamente, ma si manifesta nel corso dell'ontogenesi come riflesso delle interazioni fra le componenti del sistema, a causa della reciproca selettività degli interattori coinvolti. Per 'reciproca selettività' s'intende il principio per cui «l'effetto di ciascun interattore dipende sia dalle qualità che gli sono proprie sia da quelle degli altri, spesso in combinazioni complesse»<sup>18</sup>. I geni e i loro prodotti, in altre parole, reagiscono gli uni al comportamento degli altri ed è semplicemente falso che l'informazione fluisca unicamente dai primi ai secondi.

La forma che il gene può influenzare dipende pertanto da tutti i costituenti presenti nell'ambiente di sviluppo; non è corretto, in altre parole, concepire geni e ambiente come cause anteriori e distinte rispetto al processo, ma come cause che si costituiscono come tali soltanto interagendo. All'interazionismo additivo si sostituisce così un 'interazionismo costruttivista'. I processi ontogenetici sono ritenuti responsabili tanto della costanza della forma, riprodotta di generazione in generazione, quanto dell'introduzione della variazione a disposizione della selezione naturale.

In questo network causale sempre ricorsivo, sarà impossibile rintracciare dei geni 'per'. La funzione e l'espressione di un singolo gene è sempre contestuale<sup>19</sup>; che vi sia, poniamo, un gene per gli occhi azzurri non ha significato se non abbiamo occhi, nervi e quant'altro sia ri-

---

16. E. Mayr, *Un lungo ragionamento. Genesi e sviluppo del pensiero darwiniano*, Bollati Boringhieri, Torino 1994, p. 136.

17. S. Oyama, *The Ontogeny of Information*, cit., p. 16.

18. *Ivi*, p. 18.

19. Un'importante (e drammatica) eccezione è costituita dalle malattie monogeniche, come l'anemia falciforme, che tuttavia rappresentano solo il 2% delle malattie di cui è nota una componente genetica. «Nel restante 98% delle patologie "genetiche" la presenza o l'assenza della malattia e il suo livello di gravità sono influenzati dalla quantità di geni e dalle condizioni in cui una persona si sviluppa e vive». Vedi E. Jablonka, E. M. Lamb, *op. cit.*, p. 70.

chiesto per avere un organismo-con-gli-occhi. Ma se ciò è valido per caratteri così semplici, a maggior ragione lo sarà per quei fenotipi complessi quali sono i comportamenti. A definire un comportamento non sono mai soltanto i dettagli dell'azione in sé, quanto il 'ruolo' che essa gioca nel contesto più ampio di interazioni sociali in cui è inserita. Non si tratta, tuttavia, di sostituire cause ambientali *tout court* ad altre di tipo genico. Scrive Steven Rose:

distinguere le nozioni di gene e ambiente porta a fraintendere la natura dei processi di sviluppo. Il feto in via di sviluppo, e l'individuo unico che esso si appresta a diventare, è sempre allo stesso tempo un prodotto al 100 per cento del suo DNA e un prodotto al 100 per cento dell'ambiente in cui quel DNA è collocato – il quale include non solo l'ambiente cellulare e materno ma anche l'ambiente sociale in cui è situata la madre in gravidanza. Proprio come non vi è stato alcun replicatore nudo all'origine della vita, non esiste alcun "programma" genetico nell'uovo fecondato che possa essere isolato dal contesto in cui viene espresso<sup>20</sup>.

I geni, in ultima istanza, non contengono alcun 'messaggio' carico di informazione in grado di *in-formare* una materia che si suppone inerte: la forma, lungi dall'essere imposta alla materia da qualche agente esterno, è frutto della reattività della materia stessa ai vari livelli di sviluppo.

Poiché la mutua selettività, reattività e i reciproci legami hanno luogo soltanto nei processi in atto, sono questi ultimi a orchestrare l'attività delle differenti porzioni di DNA, che rendono interdipendenti le influenze genetiche e ambientali nella misura in cui i geni e i loro prodotti sono ambienti gli uni per gli altri, l'ambiente esterno è reso interno tramite assimilazione psicologica o biochimica e lo stato interno è esternato attraverso effetti comportamentali che selezionano e organizzano il mondo circostante<sup>21</sup>.

L'interazione delineata da Oyama può così essere percorsa in due sensi. Da un lato, le attivazioni e le funzioni dei geni, e le stesse porzioni di DNA di volta in volta coinvolte, sono definite *in fieri*, in funzione dello stato complessivo del sistema e della sua storia<sup>22</sup>. La dimensione storico-contingente viene così a costituire l'alternativa al programma. Il gene, inoltre, non possiede in se stesso alcun privilegio causale entro il contesto allargato di interazione; «un gene dà inizio a una sequenza di eventi *solo se uno sceglie di iniziare l'analisi da quel punto*; non occupa alcun ruolo causale privilegiato al di fuori del flusso di interazioni fisiche che costituiscono il mondo naturale (e artificiale)»<sup>23</sup>.

---

20. S. Rose, *Il cervello del ventunesimo secolo. Spiegare, curare e manipolare la mente*, Codice, Torino 2005, p. 78.

21. S. Oyama, *The Ontogeny of Information*, cit., p. 26.

22. Un esempio di questo discorso è dato dal fenomeno dello *splicing*. Il passaggio dalla sequenza di nucleotidi del DNA alla sequenza di amminoacidi di una catena polipeptidica non è mai punto a punto. Una sequenza di DNA viene trascritta in una di RNA, ma quest'ultimo, prima di giungere ai ribosomi per la produzione del polipeptide, subisce, per opera di particolari RNA-proteine dette 'spliceosomi', un processo che elimina alcune parti della sequenza, dette 'introni', accorpando le restanti, dette 'esoni'. Ciò significa che a partire da una medesima sequenza di DNA si possono ottenere molteplici mRNA e svariati prodotti proteici. La cosa importante è che la decisione di quali parti sono da escludere dipende dalle condizioni ambientali e di sviluppo di quella specifica cellula, così come dagli altri geni presenti nel genoma.

23. S. Oyama, *The Ontogeny of Information*, cit., p. 40.

Dall'altro lato, ciò che di volta in volta conta come 'stimolo' ambientale è funzione congiunta dello stimolo stesso e dell'organismo che lo riceve. «Le forze esterne, di cui di solito parliamo come "ambiente", sono esse stesse in parte conseguenza dell'attività dell'organismo, in quanto esso produce e consuma le condizioni della propria esistenza. Gli organismi non trovano il mondo in cui si sviluppano. Lo fanno»<sup>24</sup>.

La revisione di Oyama investe dunque le tradizionali dicotomie legate all'innato e all'acquisito. 'Biologico', 'genetico', 'naturale', non definiscono alcunché d'inevitabile, poiché gli aspetti che un gene può condizionare non sono mai determinati al concepimento o alla nascita e tratti fortemente radicati possono derivare tanto da basi biologiche che ambientali. In particolare, il fatto che l'apprendimento non sembri giocare un ruolo dirimente nella comparsa di tratti cosiddetti "naturali" non significa che determinate condizioni di sviluppo non siano necessarie per la loro comparsa. Qualsiasi capacità naturale – come la visione, il linguaggio, il saper camminare, ecc. – è soggetta a periodi critici di attivazione in cui opportune stimolazioni risultano cruciali per il suo corretto sviluppo<sup>25</sup>. La capacità di camminare, ad esempio, non si sviluppa a partire da un genoma vergine, ma è legata al particolare contesto di sviluppo in cui sono inclusi anche gli incoraggiamenti e le cure dei conspecifici: «la camminata appresa nel contesto del tappeto sul pavimento di un salotto non sarà uguale a quella appresa nella savana o nel deserto; come per tutti gli aspetti del comportamento, camminare significa camminare in un contesto»<sup>26</sup>.

Se il gene non riveste alcuna priorità causale all'interno del processo, la causalità di quest'ultimo sarà allora da caratterizzare come 'ricorsiva'. Le interazioni fra i componenti sono complesse, non semplicemente additive e coinvolgono relazioni di *feedback* non lineari. Come l'informazione, anche il potere causale non risiede in alcun luogo prima dell'ontogenesi, ma è definito *in fieri* a motivo della storia di interazioni conosciuta dal sistema di sviluppo. I processi che ciascun componente può influenzare, sia esso un gene o una proteina, sono sempre contingenti e contestuali e non v'è alcuna asimmetria causale tra gli interattori in gioco, in quella che può dunque essere definita una sorta di "democrazia causale".

Il 'controllo', dice Oyama, emerge in almeno tre sensi: innanzi tutto, esso emerge

nell'interazione, definito dalla mutua selettività degli interattori. In secondo luogo, emerge attraverso i livelli gerarchici, nel senso che le entità e i processi a un certo livello interagiscono in modo da dar luogo alle entità e ai processi al livello successivo, mentre i processi di livello superiore possono a loro volta ripercuotersi su quelli di livello inferiore. Terzo, il controllo emerge nel tempo, talvolta mediante il suo trasferimento da un processo a un altro<sup>27</sup>.

---

24. R. Lewontin, *Il sogno del genoma umano*, in *Il sogno del genoma umano e altre illusioni della scienza*, Laterza, Roma-Bari 2004, p. 116.

25. Cfr. S. Rose, *op. cit.*, p. 144: «Così nel corso dello sviluppo si avranno taluni periodi critici o sensibili durante i quali il cervello è specificamente chiamato a rispondere al contesto ambientale e in tal modo ad acquisire particolari capacità o comportamenti. Durante tali periodi le particolari regioni cerebrali interessate esibiscono una grande plasticità, modificando la loro struttura e connettività in risposta all'esperienza – poniamo, visiva o linguistica».

26. *Ivi*, p. 143.

27. S. Oyama, *The Ontogeny of Information*, cit., p. 130.

Si può definire il *feedback* come il controllo che avviene sulla base della prestazione in atto qui e ora, definito sulla base della retroazione delle varie entità sui processi stessi che le hanno prodotte. La dimensione del tempo e della storia, come detto, viene allora a configurarsi come l'alternativa al 'programma' e all'idea di predeterminazione della forma.

### 3. DST ed evoluzione

Quanto detto sinora era volto a mostrare in che modo la revisione operata dalla DST renda problematica l'idea dell'ontogenesi come mero svolgimento di un piano. A partire dalle medesime considerazioni è tuttavia necessario ripensare la stessa evoluzione con particolare riferimento alle nozioni, per essa fondamentali, di ereditarietà e selezione naturale.

Richard Lewontin afferma che è un tradizionale errore della biologia volgare pensare che «siano solo i geni a esseri trasmessi dai genitori alla prole. In realtà, un uovo, prima della fecondazione, contiene un apparato completo di produzione depositatovi nel corso del suo sviluppo cellulare. Noi ereditiamo non solo i geni fatti di DNA ma anche un'intricata struttura di meccanismo cellulare costituito di proteine»<sup>28</sup>. Oyama estende ulteriormente il pacchetto ereditario reinterpretando «la trasmissione (a volte descritta come semplice "passaggio") come *la ricostruzione affidabile del network interattivo di risorse nel ciclo di vita successivo*»<sup>29</sup>. Perciò, nella misura in cui determinate risorse di sviluppo concorrono alla ricostruzione del network causale, la nozione stessa di ereditarietà si allarga all'insieme complessivo di tali risorse, sino a includervi l'ambiente cellulare, uterino e financo sociale. La costanza di un tratto andrà dunque attribuita alla ricostruzione fedele di siffatta rete d'interazione<sup>30</sup>.

Tali considerazioni inducono inoltre ad abbandonare la definizione stessa di evoluzione come cambiamento delle frequenze geniche sotto la perpetua spinta della selezione naturale. Se l'ereditarietà interessa qualcosa di più del semplice patrimonio genico, anche la selezione naturale non potrà avere come proprio "target" soltanto il gene; in conseguenza della nozione allargata di ereditarietà, le pressioni selettive agiranno non già sui soli genotipi ma sull'intero sistema di sviluppo. È lecito affermare che la DST opera un audace ribaltamento dei rapporti fra filogenesi e ontogenesi. Come l'ortodossia darwiniana aveva considerato le differenze ontogenetiche come semplice effetto delle variazioni geniche accumulate nell'evoluzione, così la DST riconsidera l'evoluzione come la 'storia derivata' dei sistemi di sviluppo, la descrizione dei mutamenti che interessano l'ontogenesi.

---

28. R. Lewontin, *Il sogno del genoma umano*, cit., p. 113.

29. J. S. Robert, B. K. Hall, W. M. Olson, *Bridging the gap between developmental systems theory and evolutionary developmental biology*, in «BioEssays», 23 (2001), p. 956.

30. Com'è evidente, simili considerazioni costituiscono una correzione di non poco conto dell'approccio utilizzato dalla genetica di popolazioni. Se quest'ultima tendeva a inferire la distribuzione statistica dei genotipi da quella dei fenotipi, sottintendendo l'esistenza di una relazione diretta fra i due, la DST reintroduce nel processo di formazione del fenotipo un numero di costituenti non riducibile ai soli geni, rendendo quindi problematica la possibilità di una derivazione punto a punto fra genotipo e fenotipo. L'errore, in ultima istanza, sta nel confondere quella che è una proprietà 'statistica', relativa a una popolazione, con una proprietà intrinseca del tratto: «l'ereditabilità [...] è un attributo non delle varianti ma delle loro descrizioni statistiche (varianza)». Vedi S. Oyama, *The Ontogeny of Information*, cit., p. 44.

In particolare, la tesi che le nicchie ecologiche presentino delle pressioni selettive sui genotipi è una descrizione semplicistica che non tiene conto del fatto che ciò che conta come pressione selettiva non può essere individuato a prescindere dall'organismo in corso di sviluppo; non c'è pressione indipendente dal sistema organismo-ambiente. «L'idea di una nicchia ecologica vuota non è concepibile»<sup>31</sup> e sebbene possa accadere che la selezione naturale adatti gli organismi alle rispettive nicchie, tale descrizione sarà sempre incompleta finché non si ammetterà che gli organismi stessi alterano le circostanze che conterranno poi come pressioni selettive<sup>32</sup>.

Domandare se un carattere è derivato filogeneticamente equivale pertanto a domandare se i processi di sviluppo che lo hanno prodotto sono rimasti stabili nel corso del tempo evolutivo. È l'idea stessa di selezione naturale – concepita dall'ortodossia darwiniana come la promozione dei genotipi più efficienti – a dover essere ridefinita: a essere selezionato è l'insieme degli interattori implicati nel sistema di sviluppo (la selezione, d'altronde, non può mai “vedere” i genotipi). Avere successo dal punto di vista riproduttivo non significa soltanto avere i “geni giusti”. Le cure parentali e le influenze ormonali dalla madre sono cruciali per la crescita del feto, così come le interazioni con i conspecifici (si pensi alla trama di messaggi chimici in atto nelle società d'insetti). È la stabilità di tutti questi fattori a essere importante nello sviluppo del singolo organismo e quindi a determinare la misura del suo successo riproduttivo. È lecito affermare, secondo Oyama, che la selezione naturale non crea nulla in senso convenzionale, per quanto la si voglia vedere alla stregua di una qualche entità o forza attiva; essa non plasma genomi che creano organismi, bensì è il ‘risultato’ di sistemi di sviluppo che, per così dire, creano se stessi. La selezione opera su percorsi di sviluppo alternativi<sup>33</sup>.

---

31. R. Lewontin, *Gene, organismo e ambiente*, cit., p. 42.

32. Seguendo Lewontin, vi sono cinque modalità con cui gli organismi ‘costruiscono’ le proprie nicchie: (1) «gli organismi determinano quali elementi del mondo esterno vanno a costituire il loro ambiente e quali rapporti tra quegli elementi sono rilevanti per loro» (*Gene, organismo e ambiente*, cit., p. 45). La nicchia ecologica non è qualcosa che dipende dalla nuda regione fisica ma dalle attività stesse degli organismi, che ‘ritagliano’ porzioni rilevanti di essa. Quando gli ambienti cambiano, non a caso, gli organismi tendono a cercarsi un ambiente più familiare (*habitat tracking*); (2) gli organismi costruiscono attivamente il mondo che li circonda, nel senso letterale della parola, non solo creando nidi o scavando buche, ma anche mediante la creazione di uno strato d'aria intorno al corpo che costituisce una sorta di ‘guscio’, di ‘atmosfera autoprodotta’ con cui l'organismo si isola dall'aria esterna; (3) gli organismi alterano continuamente l'ambiente esterno mediante il proprio metabolismo, assorbendo e trasformando alcuni materiali e rilasciandone altri (i quali saranno oggetto di consumo per altre specie, generando così fitte trame ‘coevolutive’); (4) gli organismi ‘modulano’ le proprietà statistiche delle condizioni esterne facenti parti del loro ambiente, “leggendo” l'andamento della variazione e mettendo in atto le proprie strategie comportamentali in conseguenza di tale lettura (ad es. le piante praticano la fotosintesi solo di giorno, alcune piante fioriscono solo dopo un certo numero di giorni al di sopra di una certa temperatura, ecc.); (5) infine, «gli organismi determinano biologicamente l'effettiva natura fisica dei segnali provenienti dall'esterno» (*Ivi*, p. 56) mediante processi di ‘trasduzione’ che selezionano gli stimoli rilevanti per l'organismo. La relazione fra organismo e ambiente, dunque, è sempre una relazione di ‘coevoluzione’.

33. Cfr. A. Minelli, *op. cit.*, p. 200: «Non sembra produttivo [...] affrontare il problema dell'origine delle novità evolutive cominciando proprio dai geni. Conviene invece ricordarsi del fatto che ogni forma organica, tradizionale o innovativa che sia, è comunque il risultato di un processo di sviluppo. Pertanto, la comparsa di forme nuove dovrà dipendere da qualche fatto nuovo proprio a livello dello sviluppo». Inoltre, prosegue Minelli, l'esistenza di certe strutture anziché altre non sempre può essere ricondotta a ragioni squisitamente adattative, ma a dinamiche che interessano lo sviluppo e l'embriogenesi degli organismi (quindi a ragioni, tutt'al più, *ex-attive*). «Gli esseri viventi che popolano il nostro pianeta si trovano, dunque,

## 4. Nature fenotipiche

Il problema dell'interazione natura-*nurture* è stato, in ultima analisi, l'aver confuso la risposta con la domanda e l'aver considerato l'interazione come un assunto non problematico, un dato assodato da accettare acriticamente. Ora, la revisione operata dalla DST non consiste nell'affermare che tutto interagisce con tutto, né che tutto è sempre soggetto ad alterazione, ma consiste nel riconoscere:

(1) che in ogni momento le influenze e i vincoli esercitati sul sistema sono sia funzione degli stimoli presenti che il risultato di stimoli, risposte e integrazioni passate, e che il significato di un componente non è mai dato *a priori* ma è determinato contingentemente nello svolgersi stesso delle interazioni;

(2) che sono gli organismi a organizzare e costruire l'ambiente circostante così come sono da questo 'organizzati' e 'costruiti'.

(1) e (2) corrispondono ai livelli principali in cui si svolge il processo di sviluppo – l'uno interno all'organismo, l'altro esterno –, a loro volta suscettibili di ulteriori suddivisioni: da un lato, un organismo consta di cellule, tessuti, organi, ecc.; dall'altro, esso è inserito in gruppi operativi di scambi economici ed energetici con l'ambiente (detti *avatar*), a loro volta collocati in una gerarchia di unità ecosistemiche sempre più ampie<sup>34</sup>.

La realtà biologica che questa descrizione ci consegna è dunque una realtà strutturata a una pluralità di livelli, dove i fenomeni di ciascun livello non sono mai riducibili a quelli dei livelli sottostanti, né sono la parte incompleta di quelli ai livelli superiori – cioè non sono né identici né contrari, bensì sussistono come diversi livelli del discorso e dell'indagine. Da ciascuna posizione, cambiare livello significa cambiare scala, vocabolario, concetti e metodologia. Steven Rose nota come, nel descrivere le relazioni fra i vari livelli, sia lo stesso linguaggio della causalità a essere inadeguato. Il nostro concetto di causazione implica infatti la precedenza temporale della causa sull'effetto, mentre le corrispondenze tra i livelli occorrono simultaneamente e non sono riconducibili a sequenze causali lineari (le quali avvengono invece solo orizzontalmente, entro il medesimo livello).

Ora, nel momento in cui si invoca questa molteplicità di livelli, diventa impossibile far risiedere ciò che consideriamo "natura" in uno soltanto di essi. Descrivendo gli organismi come il frutto combinato di cause distinte, smarriamo il senso in cui essi sono esseri attivi che in una certa misura definiscono le proprie possibilità.

---

all'incrocio fra due logiche, quella dello sviluppo e quella dell'adattamento evolutivo. Entrambe devono essere soddisfatte e poca strada riusciamo a fare se cerchiamo di leggere la storia delle forme biologiche solo in termini di espressione genica e di variazioni nelle frequenze alleliche» (*Ivi*, p. 205).

34. Cfr. N. Eldredge, *Le trame dell'evoluzione*, Raffaello Cortina, Milano 2002, in particolare cap. 6. Pur non aderendo esplicitamente alla DST, anche Eldredge è fautore di una prospettiva pluralistica che non considera i livelli macroscopici come meri epifenomeni dell'azione dei geni. Cfr. anche *Ripensare Darwin. Il dibattito alla Tavola Alta dell'evoluzione*, Einaudi, Torino 1999.

Abbandonare la miriade di sterili distinzioni natura-nurture, richiede allora che si abbandonino le nostre tradizionali semplicistiche nozioni di causa ed effetto, di soggetto e oggetto in quanto opposti mutuamente esclusivi, e di ordine come traduzione o imposizione piuttosto che come trasformazione ed emergenza. [...] *Il biologico, lo psicologico, il sociale e il culturale sono collegati non come cause alternative bensì come livelli di analisi*<sup>35</sup>.

In questo quadro non avrà dunque più senso porre la natura se non al livello della vita effettivamente vissuta, non come un *prius*, un insieme di condizioni di partenza che sovrastano l'individuo, bensì come il 'risultato' del processo di sviluppo e delle dinamiche interattive a più livelli che lo caratterizzano.

Le revisioni concettuali prospettate da Oyama sono dunque le seguenti:

1. La *natura* non è trasmessa, ma costruita. La natura di un organismo – cioè le caratteristiche che lo definiscono qui e ora – non è genotipica (un programma o progetto genetico che causa lo sviluppo), ma fenotipica (un prodotto dello sviluppo). Poiché i fenotipi cambiano, le nature non sono statiche ma transitorie, e ciascun genotipo, poiché ha una norma di reazione, può dare luogo a molteplici nature.
2. La *nurture* (cioè le interazioni di sviluppo a tutti i livelli) è cruciale sia per i caratteri tipici che per quelli atipici, forma i caratteri universali come quelli variabili, è fondamentale per i caratteri stabili come per quelli labili.
3. *Natura* e *nurture* non sono pertanto sorgenti alternative della forma e del potere causale. Piuttosto, la natura è il prodotto di quei processi che sono le interazioni di sviluppo che definiamo *nurture*. Al contempo, quella natura fenotipica è una risorsa dello sviluppo per interazioni successive. La natura di un organismo non è altro che la sua forma e la sua funzione. La natura, essendo fenotipica, dipende dal contesto di sviluppo con la stessa profondità e intimità con cui dipende dal genoma. Pertanto, identificare la natura con quel genoma significa perdere l'intera storia dello sviluppo, proprio quello che hanno sempre fatto le spiegazioni preformiste.
4. L'evoluzione è dunque la storia derivata dei sistemi di sviluppo<sup>36</sup>.

Ciò che chiamiamo 'naturale' (o 'biologico', 'genetico', ecc.) non ha dunque nulla a che vedere con le categorie dell'innato, dell'immutabile o dell'universale. Se proprio dovessimo indicare il tratto universale di ciò che chiamiamo "natura", dovremo dire che è la sua stessa capacità di *nurture*, la sua intrinseca attitudine ad articolarsi in un diversificato spettro di possibilità fenotipiche. È tutt'altro che un caso, allora, che una volta chiarito il punto la parola "natura" sia in questo passo declinata al plurale: se la peculiarità stessa della natura è l'essere soggetta a *nurture*, esisteranno tante nature quante sono le condizioni di sviluppo, nei molteplici livelli ai quali esso si svolge.

Il problema della filosofia della biologia diventa allora trovare il modo di far dialogare i livelli esplicativi e di coniugare, per dirla con S. Rose<sup>37</sup>, la pluralità epistemologica con l'unità ontologica del mondo vivente. Il compito non è facile, soprattutto perché la spiegazione genocentrica rimane più elegante, diretta e semplice. Ma il compito è arduo anche per una serie

---

35. S. Oyama, *The Ontogeny of Information*, cit., pp. 92-3, corsivo mio.

36. S. Oyama, *L'occhio dell'evoluzione*, cit., pp. 48-9.

37. Cfr. S. Rose, *Linee di vita. La biologia oltre il determinismo*, Garzanti, Milano 1997.

di questioni inevase che i teorici dei sistemi di sviluppo devono affrettarsi a risolvere: «come si struttura effettivamente un processo di costruzione a molti livelli; se i geni non sono tutto ciò che è replicato nell'evoluzione, qual è il destino della nozione biologica di specie, fondata sull'esistenza di un pool genico coeso; come viene garantita l'affidabilità del ciclo di vita in questa interpenetrazione di fattori interni ed esterni; come si tiene insieme una visione olistica dei sistemi di sviluppo con la necessità sperimentale di analizzare covarianze e di “isolare” comunque alcuni fattori rispetto ad altri»<sup>38</sup>. Al di là di tali questioni – senz'altro rilevanti – resta tuttavia il fatto che la DST ha permesso di aggiornare la riflessione sui processi di sviluppo e contestare quella visione ingenua del ruolo del gene che fu alla base dell'insuccesso della sociobiologia e dei programmi di ricerca a essa affini<sup>39</sup>.

## Riferimenti bibliografici

- Barsanti, Giulio, *Una lunga pazienza cieca. Storia dell'evoluzionismo*, Einaudi, Torino 2005.
- Dawkins, Richard, *Il gene egoista. La parte immortale di ogni essere vivente*, Mondadori, Milano 1992.
- Dawkins, Richard, *L'orologiaio cieco. Creazione o evoluzione?*, Mondadori, Milano 2003.
- Eldredge, Niles, *Ripensare Darwin. Il dibattito alla Tavola Alta dell'evoluzione*, Einaudi, Torino 1999.
- Eldredge, Niles, *Le trame dell'evoluzione*, Raffaello Cortina, Milano 2002.
- Gagliasso, Elena, *Verso un'epistemologia del mondo vivente*, Guerini e Associati, Milano 2002.
- Jablonka, Eva e Marion Lamb, *L'evoluzione in quattro dimensioni. Variazione genetica, epigenetica, comportamentale e simbolica nella storia della vita*, Utet, Torino 2007.
- Lewontin, Richard, *Gene, organismo e ambiente*, Laterza, Roma-Bari 1998.
- Lewontin, Richard, *Il sogno del genoma umano e altre illusioni della scienza*, Laterza, Roma-Bari 2004.
- Lorenz, Konrad, *L'altra faccia dello specchio*, Adelphi, Milano 1974.
- Mayr, Ernst, *Un lungo ragionamento. Genesi e sviluppo del pensiero darwiniano*, Bollati Boringhieri, Torino 1994.
- Minelli, Alessandro, *Forme del divenire. Evo-devo: la biologia evoluzionistica dello sviluppo*, Einaudi, Torino 2007.
- Monod, Jacques, *Il caso e la necessità*, Mondadori, Milano 1970.

---

38. T. Pievani, *op. cit.*, p. 124.

39. Non ultimo il «Progetto Genoma Umano». Per un esame critico dell'ideologia a esso sottesa cfr. R. Lewontin, *Il sogno del genoma umano e altre illusioni della scienza*, cit.

Oyama, Susan, *The Ontogeny of Information. Developmental Systems and Evolution*, Duke University Press, Durham (NC) 2000.

Oyama, Susan, *L'occhio dell'evoluzione*, Fioriti, Roma 2004.

Pievani, Telmo, *Introduzione alla filosofia della biologia*, Laterza, Roma-Bari 2005.

Robert, Jason Scott, Brian K. Hall e Wendy M. Olson, *Bridging the gap between developmental systems theory and evolutionary developmental biology*, in «BioEssays», 23 (2001), pp. 954-62.

Rose, Steven, *Linee di vita. La biologia oltre il determinismo*, Garzanti, Milano 1997.

Rose, Steven, *Il cervello del ventunesimo secolo. Spiegare, curare e manipolare la mente*, Codice, Torino 2005.