

## Adattamento e esattamento: un dibattito incandescente.

di Anna Maria Rossi

Dipartimento di Biologia-Università di Pisa

Un passaggio della *Fisica* (II, 8, 2) di Aristotele anticipa di oltre 2000 anni alcune riflessioni che hanno stimolato la formulazione della teoria dell'evoluzione:

Che cosa impedisce che i rapporti fra le differenti parti del corpo siano puramente accidentali? Gli incisivi, per esempio, sono taglienti e servono a spezzare il cibo, mentre i molari sono piatti e servono a masticarlo: essi però non sono stati fatti con questo scopo, e la loro forma è il risultato di un caso. Lo stesso vale per tutte le parti del corpo che sembrano essere naturalmente destinate a qualche scopo particolare: quelle costituite in maniera adatta grazie a una loro interna spontaneità si sono conservate, mentre quelle non costituite in tal modo sono perite e continuano a perire.

L'idea che gli organismi cambino e si adattino quindi era stata enunciata ben prima di Darwin e trovava posto anche in altre rappresentazioni della natura della sua epoca, in particolare in quella di Lamarck, che aveva già messo in discussione la teoria fissista di ispirazione biblica, sostituendola con una concezione più moderna, pur sempre compatibile con la dottrina cristiana. Anche nella *Teologia naturale* di Paley (1802), che tanta influenza aveva avuto sulla formazione del giovane Darwin, le descrizioni dell'armonia della natura e degli incredibili adattamenti delle creature viventi ai loro ambienti venivano presentate come prove di un disegno divino, di una mente superiore che ha creato e fissato una volta per tutte le gerarchie e le finalità dell'universo.

Tuttavia, come è noto, con *l'Origine delle Specie* prende il via una vera rivoluzione concettuale che consiste nel fatto che la complessità dei fenomeni naturali e la loro evoluzione possono essere spiegate senza fare ricorso a entità trascendenti. La ragione di Darwin, stuzzicata dal dubbio, si interroga: perché Dio avrebbe dovuto creare di proposito una così sorprendente varietà di fringuelli? Se ogni specie deriva da un *distinto atto creativo* come si spiega l'estinzione di così tante specie che poi sono state sostituite da altre simili?

Darwin non voleva solo spiegare perché le forme di vita hanno le caratteristiche che hanno - i colli delle giraffe, le proboscidi degli elefanti e le ali degli uccelli - e perché queste caratteristiche cambiano nel tempo. Voleva anche capire come le specie nascono e perché si estinguono. E la sua risposta fu che un unico grande albero lega la discendenza di tutte le specie, viventi ed estinte, e che l'evoluzione

avviene per effetto combinato della variabilità (*una discendenza con modificazioni*), che aumenta la probabilità che almeno alcuni individui della popolazione abbiano i tratti più favorevoli in uno specifico *habitat*, e della selezione naturale che filtra, tra tutte le varianti, quelle con le caratteristiche più adatte per sopravvivere più a lungo o per avere un maggior successo riproduttivo in quelle condizioni ambientali. Come già anticipato da Aristotele, gli attributi più favorevoli (adattamenti) si diffonderanno nel corso delle generazioni, quelli meno favorevoli tenderanno a scomparire. Quindi, per Darwin, la selezione naturale era il motore principale del processo evolutivo, un processo *cieco*, che confutava l'argomento *teleologico*, rendeva superfluo qualsiasi progetto intenzionale corredato di *causa finale*, *sapiente progettista* e *divina provvidenza* inclusi, per spiegare la nascita e l'evoluzione delle specie. Mentre andava in pezzi la nozione di benevolenza della natura, l'essere *creato a immagine e somiglianza di Dio* rotolava giù dal vertice della scala dell'universo. Darwin era ben consapevole che questo avrebbe costituito il principale motivo di contrasto con i suoi contemporanei, così come lo è ancora ai nostri giorni con i creazionisti ed i sostenitori della dottrina del *disegno intelligente*, che negano la validità della teoria dell'evoluzione per selezione naturale con argomentazioni analoghe a quelle dei primi oppositori.

### **La complessità, un punto critico**

Un tema ripetutamente utilizzato per contestare la teoria dell'evoluzione per selezione naturale è quello della complessità che, nella concezione gradualista di Darwin e di gran parte dei suoi sostenitori, dovrebbe emergere attraverso una lunga serie di minuscoli cambiamenti sottoposti al vaglio della selezione. Che la genesi di architetture complesse rappresentasse un punto critico era chiaro a Darwin già nel 1838, quando annotava nel *Taccuino C*:

Può darsi che non saremo mai in grado di ricostruire i passi mediante i quali l'organizzazione dell'occhio sia passata da uno stadio più semplice ad uno più perfezionato, conservando le sue connessioni... Forse questa è la difficoltà maggiore di tutta la teoria.

Nella sesta edizione dell'*Origine delle specie* (1872), in due capitoli sulle "*difficoltà della teoria*" e sulle "*obiezioni varie alla teoria della selezione naturale*", Darwin si trovava a rispondere all'attacco sferrato da Mivart con *On the Genesis of Species* (1871). Mivart aveva messo in dubbio che la

comparsa di organi complessi a partire da forme semplici potesse essere spiegata in termini gradualistici. A cosa potevano servire gli abbozzi iniziali di organi, gli *organi incipienti* la cui funzione è tale solo quando l'organo è pienamente costruito? Su cosa poteva operare la selezione naturale quando la funzione era ancora solo *in nuce* e sarebbe emersa dopo una lunga sequenza di fasi intermedie? si chiedeva Mivart. Il punto è delicato perché immaginare che una struttura attuale si evolva in vista di bisogni futuri o che acquisti improvvisamente una nuova funzione potrebbe lasciare spazio a equivoci finalistici, rischia di richiamare la necessità di una qualche entità superiore che diriga il processo.

Darwin stesso si rendeva conto che si potesse dubitare della capacità della selezione naturale di modellare progressivamente *organi di estrema perfezione e complessità*:

Supporre che l'occhio con tutti i suoi inimitabili congegni per l'aggiustamento del fuoco a differenti distanze, per il passaggio di diverse quantità di luce, e per la correzione della aberrazione sferica e cromatica, possa essersi formato per selezione naturale, sembra, lo ammetto francamente, del tutto assurdo. Tuttavia, proseguiva con un argomentare convincente: La ragione mi dice che se si può dimostrare l'esistenza di numerose gradazioni da un occhio semplice e imperfetto a uno complesso e perfetto, essendo ogni grado utile per chi lo possiede, come è certamente il caso; che se inoltre l'occhio varia sempre e le variazioni sono ereditarie, fatto altrettanto vero, e che se queste variazioni sono utili a un animale in condizioni mutevoli di vita la difficoltà di ammettere che un occhio perfetto e complesso si formi per selezione naturale, sebbene insuperabile per la nostra immaginazione, non deve essere considerata come sovvertitrice della nostra teoria.

In sostanza, ciò che contava per spiegare la diversità e la complessità degli adattamenti era che la variazione fosse costantemente generata e trasmessa per via ereditaria e che offrisse un vantaggio per la sopravvivenza e/o per la riproduzione dell'organismo che ne era portatore: allora si poteva immaginare una gradualità di trasformazione nel tempo, un tempo geologico, sufficientemente lungo da essere confacente alla lentezza del processo che, comunque, non richiedeva un'intelligenza progettuale né uno scopo.

## **L'adattamento**

Un adattamento è un carattere anatomico, una proprietà biochimica, un'abilità o un comportamento di un organismo che può essere stato selezionato in un certo ambiente perché ne aumenta la *fitness*,

cioè la probabilità di sopravvivenza o di avere discendenti. Infatti, la selezione agisce su due piani: la sopravvivenza differenziale e la riproduzione differenziale. Ad esempio, il mimetismo di certi animali o la produzione di tossine da parte delle piante contribuisce a sfuggire ai predatori e a sopravvivere, quindi indirettamente ad avere un maggior successo riproduttivo. Altri attributi possono favorire un organismo più direttamente nella competizione riproduttiva o nella selezione sessuale. I gorgheggi elaborati e il piumaggio variopinto di alcune specie di uccelli, per esempio, possono aumentare la capacità di attrarre un *partner*, e quindi favorire la riproduzione, ma non necessariamente la sopravvivenza dell'individuo. In effetti, possono perfino essere dannose, per esempio per l'alto dispendio energetico o per la maggiore visibilità e vulnerabilità ai predatori, ma se assicurano una prole più numerosa i costi possono essere bilanciati.

Nel concetto di adattamento ci sono alcuni elementi di ambiguità. Uno è che il termine venga usato sia per indicare *un tratto* che contribuisce all'idoneità dell'organismo all'ambiente in cui vive, sia *il processo* che aumenta nel tempo la *fitness* complessiva degli organismi di una popolazione, grazie all'azione della selezione naturale.

Un'altra ambiguità, di rilevanza ben maggiore, riguarda le modalità con un cui un tratto diventa *adattato*:

- può essere stato modellato *ad hoc* dalla selezione perché la sua funzione conferisce un vantaggio a chi lo possiede;
- può anche conferire un vantaggio a chi lo possiede *indipendentemente* da come sia stato plasmato nella storia evolutiva dell'organismo o della specie.

Ancora nelle ultime edizioni de *L'Origine delle specie* Darwin avanzava l'ipotesi che alcune caratteristiche potessero essere considerate come dei *preadattamenti*, utili all'organismo per uno scopo in parte o del tutto diverso da quelle originarie. Ragionava in questi termini:

... le suture nel cranio dei giovani mammiferi sono considerate uno splendido adattamento per il parto, e indubbiamente esse lo facilitano molto, o gli sono addirittura indispensabili; ma poiché tali suture compaiono anche nel cranio di rettili ed uccelli, che devono soltanto uscire da un uovo, si può ragionevolmente supporre che tali strutture si originino dalle leggi dello sviluppo, e che di tali strutture si siano poi avvantaggiati i

mammiferi....

Darwin dunque esitava a considerare come *adattamenti* strutture diventate utili al parto dei mammiferi solo secondariamente, dopo che erano comparse con un processo indipendente. Con il concetto di preadattamento Darwin suggeriva, quindi, di scindere l'utilità attuale di un carattere dalla sua genesi storica: un tratto forgiato dalla selezione naturale come adattamento a condizioni di vita differenti, attraverso un processo di riconversione può rispondere a nuove esigenze offrendo maggiori probabilità di successo. Si tratta quindi di una forma di *adattamento secondario*, sempre soggetto al vaglio della selezione naturale.

Tuttavia, anche per il rischio di strumentalizzazione in termini teleologici, il concetto di preadattamento fu accantonato e nella rappresentazione dell'evoluzione, almeno in quella neodarwinista che ha dominato per tutto il Novecento, si è data rilevanza maggiore al processo adattativo, come presupposto fondamentale del percorso evolutivo, assumendo che ci fosse una totale coincidenza tra funzione attuale e genesi storica di un tratto.

## **L'esattamento**

Come è noto, Gould ha riesaminato a fondo il pensiero darwiniano, spesso in contrapposizione con la visione neodarwinista, che per certi aspetti era di stampo fortemente riduzionista e meccanicista e che troppo spesso è stata confusa con la teoria di Darwin. Gould ha ampiamente rivalutato il ruolo della contingenza storica per interpretare i fenomeni evolutivi. In questo quadro Gould e Vrba (1982) hanno ripreso ed esteso il concetto di preadattamento di Darwin. La loro tesi può essere formulata in questi termini: è opportuno distinguere un adattamento in senso stretto da un tratto che sia stato originariamente plasmato in condizioni di vita differenti e si sia poi adattato a nuove esigenze. Per definire questo processo di riconversione, che costituisce una modalità di evoluzione diversa e supplementare rispetto a quella dell'adattamento, Gould e Vrba hanno proposto un neologismo: *exaptation*, che viene tradotto in italiano con *exattamento* o *esattamento*.

Se molti caratteri degli organismi non sono adattati, ma sono disponibili per una cooptazione utile nei discendenti, significa che un importante concetto non possiede un nome nel nostro lessico (e le idee senza nome solitamente restano trascurate).

Una chiave di volta per comprendere il fenomeno dell'esattamento è la ridondanza della natura per quanto riguarda il rapporto fra organi e funzioni, per cui molteplici strutture possono svolgere una medesima funzione. L'altra chiave è la flessibilità, cioè il fatto che ci possa essere una transizione di forma e/o di funzione di un organo senza una consistente contropartita in termini di *fitness*, purché siano garantite ad ogni stadio la vivibilità e la continuità attraverso le generazioni.

Un esempio di flessibilità ci è dato dagli arti dei tetrapodi, che presentano notevoli differenze morfologiche e funzionali, ma anche una spiccata omologia strutturale tra rettili, uccelli e mammiferi dei diversi ordini, il che testimonia di un'origine evolutiva comune. Una modificazione interessante riguarda i Cetacei, che originano da progenitori terrestri, poi riadattati alla vita acquatica. In questi mammiferi le pinne pettorali sono omologhe agli arti anteriori dei mammiferi terrestri e sono costituite da omero, ulna e radio, che hanno subito un accorciamento e un ispessimento, e da carpo, metacarpo e cinque dita con falangi, falangine e falangette, che hanno subito un considerevole allungamento. Le ossa degli arti posteriori, invece, sono scomparse o rimangono, in qualche caso, solo in forma rudimentale, all'interno del corpo. I primi antenati dei Cetacei probabilmente conducevano una vita anfibia e possedevano delle zampe più adatte al nuoto che alla deambulazione. Durante le fasi di transizione, gli arti si sono modificati in modo che la locomozione sarà diventata sempre meno efficiente sulla terraferma, fino a non poter più sorreggere il peso del corpo, diventando nel frattempo sempre più idonei all'*habitat* acquatico. Per convergenza evolutiva, il loro corpo ha anche assunto una forma affusolata, idrodinamica come quella dei pesci, che permette loro di muoversi agevolmente nel loro ambiente a dispetto delle grandi dimensioni. Pertanto, in uno scenario di ridondanza e flessibilità, trova ampio spazio la congettura che una struttura possa arrivare a svolgere funzioni diverse da quelle svolte in passato, e, analogamente, possa ancora cambiare in futuro.

Le trasformazioni possono susseguirsi in una serie di adattamenti e esattamenti, come nel caso delle piume degli uccelli. Il ritrovamento di una documentazione fossile di *Archaeopteryx* e di altri rettili coperti di piume, ma anatomicamente inadatti al volo, suggerisce che le piume non nascano per sostenere il volo, ma probabilmente per garantire un buon isolamento termico di questi ipotetici antenati degli uccelli. Sembra che ci siano stati vari passaggi di riconversione, tra cui quello di facilitare la cattura degli insetti, prima che le piume diventassero indispensabili per il volo. Quindi, anche se è ovvio che attualmente servano a volare, non sono nate per questo, ma per la

termoregolazione, poi riciclate, quindi esattate, per l'approvvigionamento di cibo e solo alla fine diventate quelle che conosciamo ora. E che dire di quando l'uccello perde la capacità di volare, come lo struzzo, e le piume assumono un valore ornamentale o nessun valore?

A volte può essere difficile riconoscere le caratteristiche selezionate in passato per i loro effetti positivi sulla *fitness* che poi abbiano perso il loro valore adattativo: per esempio, è possibile che la nostra preferenza per i cibi grassi e i dolci sia stata selezionata per assicurare un apporto calorico sufficiente, un adattamento in condizioni di penuria di risorse; ma nelle società industriali in cui la disponibilità di cibo è in eccesso questo tratto non solo non garantisce più una migliore *fitness*, ma diventa dannoso alla salute.

### **I pennacchi di San Marco**

Secondo Gould e Vrba (1982) la riconversione di un tratto adattativo non è l'unico percorso possibile dell'esattamento. Ci potranno essere anche strutture neutrali, che loro chiamano *non-aptations*, non sottoposte alla selezione, che passano le generazioni semplicemente perché non sono dannose. Queste strutture, che non hanno di per sé alcun valore adattativo, a un certo punto, per una contingenza storica, possono tornare utili per una funzione imprevedibile e imprevedibile. In certi casi si tratta di sottoprodotti, *by-product*, o di effetti collaterali di processi di selezione orientati in un'altra direzione.

Un paio di esempi di oggetti costruiti dall'uomo illustrano bene il concetto di sottoprodotto e di cooptazione funzionale. Per esempio, le lampadine a incandescenza sono progettate per fare luce, ma producono anche calore come effetto collaterale, per cui, anche se si usano negli incubatori per fare schiudere le uova, non possiamo dire che sono state disegnate per questo. Analogamente possiamo usare una moneta per stappare una bottiglia o come cacciavite, ma questo non è lo scopo per cui è stata forgiata.

Il processo evolutivo genera anche sottoprodotti. Per esempio, l'ombelico, che di per sé non ha funzione, è un sottoprodotto del cordone ombelicale che è fondamentale per rifornire il feto in crescita di nutrienti e ossigeno; altri caratteri che non influiscono sul funzionamento dell'organismo,

come per esempio il lobo dell'orecchio, possono sperimentare un'ampia variabilità di forme, che può essere tramandata alle generazioni successive senza danno. Questi caratteri sono inutili? Chi può dirlo? Potrebbero essere un giorno oggetto di esattamento per effetto di trasformazioni strutturali o funzionali in risposta a cambiamenti ambientali.

Un altro esempio è la bianchezza delle ossa che è un sottoprodotto accidentale dell'alto contenuto di fosfato di calcio, selezionato probabilmente più per le sue proprietà funzionali che per il colore. Si pensa che, per costituire una riserva di fosfati di calcio, indispensabili per l'attività metabolica, i sali si depositassero sulla superficie esterna dei primi vertebrati e in seguito nelle ossa, che quindi avrebbero assunto solo secondariamente la funzione di sostegno attuale. La mineralizzazione dell'osso è quindi un sottoprodotto dell'accumulo di fosfati, che *"è stato un evento di grande importanza nell'evoluzione dei vertebrati. Senza ossa i vertebrati non avrebbero potuto più tardi occupare la terraferma"* affermavano Gould e Vrba (1982).

I due autori sottolineavano che

... l'enorme pool di non-aptations deve essere la sorgente e la riserva della maggior parte della flessibilità evolutiva... è un analogo della mutazione: una fonte di materia prima per ulteriore selezione... Sia gli adattamenti sia i non-aptations, mentre potrebbero avere cause prossime non casuali, possono essere considerati come prodotti casuali rispetto ad ogni potenziale cooptazione da parte di ulteriori pressioni selettive. Per dirla in modo più semplice: tutti gli esattamenti si originano casualmente rispetto ai loro effetti. Insieme, queste due classi di caratteri, gli adattamenti e i non-aptations, forniscono un enorme serbatoio di variabilità, a un livello più alto delle mutazioni, per la cooptazione sotto forma di esattamenti.

Con il raffinato uso della metafora di cui Gould era maestro, il passaggio dalla potenzialità all'attualità di strutture che inizialmente erano effetti collaterali era stato esemplificato con i pennacchi di San Marco a Venezia, in un celeberrimo articolo del 1979.



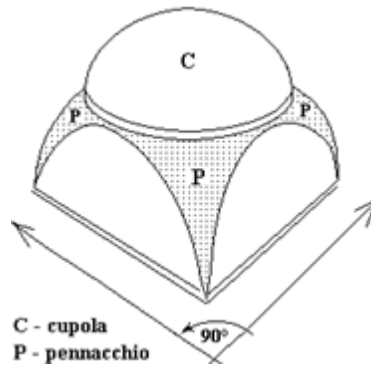


Fig 1. Se si vuol costruire una cupola che si sviluppa a partire da archi che poggiano su una base quadrangolare, *inevitabilmente* si formeranno delle superfici triangolari tra un arco e l'altro. Quindi, un pennacchio è la conseguenza *accidentale* di un vincolo architettonico e non è stato costruito per uno specifico ruolo, alla ricerca di un particolare effetto.

La genesi storica dei pennacchi è scissa dalla potenzialità, del tutto imprevista, di usarli a scopi decorativi, cioè come basi per quattro splendidi mosaici, come nel caso di quelli di San Marco. A vederli ora potrebbe sembrare che siano stati progettati appositamente per essere decorati con le preziose rappresentazioni dei quattro evangelisti, ma in realtà sono sottoprodotti, *byproduct*, effetti collaterali della progettazione della cupola.

Gould e Lewontin richiamavano il paradigma di Pangloss per deridere l'eccessiva propensione dei neodarwinisti a cercare un adattamento funzionale per ogni struttura, come l'affermazione: "*...sul piano teorico tutti i caratteri esistenti negli animali sono adattativi. Se ve ne fossero di non adattativi, essi sarebbero stati eliminati dalla selezione e scomparirebbero*". La loro raccomandazione è di stare in guardia rispetto all'ottimismo *panglossiano* che può farci credere che ciò che esiste sia quanto di meglio sia possibile e farci vedere come adattamento quello che non lo è.

### **I vincoli al raggiungimento della soluzione ottimale**

Ne *La variazione negli animali e nelle piante* (1868) Darwin aveva già discusso della correlazione tra le parti come importante limitazione del processo evolutivo:

La variabilità è regolata da molte leggi sconosciute, la più importante delle quali può essere considerata la legge dello sviluppo correlato. Con questa definizione io intendo dire che le diverse parti di un organismo sono così strettamente connesse che quando avvengono piccole variazioni in una qualche parte e vengono accumulate dalla selezione naturale, le altre parti sono soggette a modificazione.

Riprendendo i concetti di Darwin, Gould metteva seriamente in dubbio che la selezione e l'adattamento potessero essere ritenuti *agenti ottimizzanti* in senso assoluto. Per esempio affermava:

La principale via di sviluppo degli occhi è conservata e mediata dallo stesso gene nei calamari, nelle mosche e nei vertebrati, anche se i prodotti finali sono sostanzialmente diversi (il nostro occhio ha una sola lente mentre gli occhi degli insetti hanno molteplici sfaccettature)... Si potrebbe sostenere, suppongo, che questi esempi di conservazione sono solo testimonianze di un adattamento, immutato attraverso tutte le vicissitudini della vita, perché la loro ottimalità non può essere migliorata. Ma la maggior parte dei biologi ritiene che questa stabilità agisca principalmente come un vincolo sulla gamma e le potenzialità di adattamento, perché se gli organismi così diversi per funzionamento ed ecologia devono costruire i loro corpi fondamentalmente lungo gli stessi percorsi, allora la limitazione di possibilità piuttosto che il miglioramento adattativo verso la perfezione diventa un tema dominante in evoluzione. Come minimo, per spiegare i percorsi evolutivi attraverso il tempo, i vincoli imposti dalla storia salgono alla ribalta con rilevanza pari ai vantaggi immediati dell'adattamento (Gould, 1997a).

Pertanto la natura non può variare in modo incondizionato e la selezione si trova spesso a dovere scendere a compromessi nell'evoluzione di un carattere, che perciò sarà meno efficiente di quanto potrebbe essere in assenza di questi vincoli. Nelle donne, per esempio, i fianchi larghi facilitano il parto, ma riducono la velocità di locomozione. Senza la necessità di coordinare l'andatura bipede con la riproduzione e il parto, la selezione potrebbe aver favorito anche fianchi più stretti, come quelli degli uomini, che hanno una migliore velocità nella corsa.

Nella sua vasta produzione Gould riporta numerosi esempi di soluzioni non propriamente ottimali, tra cui la posizione della trachea davanti all'esofago, che comporta il rischio che il cibo imbocchi il condotto sbagliato, e il passaggio dell'uretra attraverso la prostata che, se si infiamma e si gonfia, causa una difficoltà a urinare. Un caso interessante è l'anatomia dell'occhio umano in cui si forma inevitabilmente un punto cieco perché lo strato di coni e bastoncelli si trova dietro quello dei neuroni piuttosto che davanti, come negli occhi del polpo.

Come osserva Pievani (2008), la selezione non può partire da zero come un ingegnere e realizzare il suo obiettivo secondo un suo progetto. La selezione non solo non è sempre ottimizzante, ma può agire esclusivamente sull'esistente, scegliendo tra quelle varianti che sono già disponibili. L'esempio classico è quello della giraffa, che non evolve un collo più lungo per raggiungere le foglie più alte

dell'albero ma, se esistono giraffe che hanno il collo leggermente più lungo, queste riusciranno a raggiungere quelle foglie: questo vantaggio aumenterà le loro probabilità di sopravvivere e di trasmettere alla prole le varianti genetiche per il collo leggermente più lungo. Nel corso delle generazioni, se continua ad avere successo, la caratteristica si diffonderà tra la popolazione. Questo processo adattativo sarebbe impossibile in assenza di variazione genetica preesistente nella popolazione.

Inoltre, l'evoluzione è un processo lento, quindi spesso ci sarà un lungo intervallo tra l'emergere di un nuovo problema e la comparsa di un meccanismo idoneo a risolverlo. E, d'altronde, strutture che si sono evolute per affrontare antichi problemi di adattamento possono diventare del tutto inadeguate alla condizione attuale. L'attrazione delle falene per la luce le rende inadatte a sopravvivere in un ambiente pieno di lampade incandescenti: il nuovo *habitat* presenta nuove sfide alle quali non sono minimamente preparate. D'altronde, non bisogna dimenticare che praticamente tutti gli adattamenti comportano dei costi.

Comunque non è detto che la selezione sia sempre in grado di compiere i passi evolutivi per raggiungere l'*optimum* senza essere fermata nel suo percorso, qualora anche uno solo di questi passi causasse una rilevante riduzione della *fitness*. Di conseguenza, in ogni situazione esisteranno piuttosto degli adattamenti sub-ottimali, che garantiscono un discreto successo, ma non la perfezione. Comunque, ogni soluzione sarebbe ottimale solo in un contesto locale e temporale definito.

In sintesi, secondo Gould e i suoi collaboratori, il processo di selezione tende a fissare delle caratteristiche che, *a posteriori*, si presentano come adattamenti. Ciò nondimeno una particolare forma o funzione che sembra la soluzione *ottimale* a uno specifico problema, potrebbe essere stata generata da un evento fortuito o come sottoprodotto accidentale di un altro elemento, come nel caso delle suture del cranio, in cui è la comparazione tassonomica che ci porta a dubitare che si tratti di un adattamento *ad hoc* per il parto dei mammiferi. In linea di principio si possono immaginare innumerevoli ipotesi alternative per ogni particolare tratto o costellazione di tratti, sia che si tratti di adattamenti, di pennacchi o *non-adaptations*, che, nel corso dell'evoluzione, possono aver subito il processo di cooptazione, definito esattamente. Comunque questo concetto fornisce una cornice intuitivamente convincente per rispondere alla questione degli *organi incipienti*, se questi si sono evoluti per altre funzioni o se sono emersi come sottoprodotti, e poi hanno subito una riconversione.

Su questo tema era intervenuto anche Dawkins (1988) che, pur riconoscendo che l'abbozzo di un'ala non serve a volare, così come l'abbozzo di un occhio non serve a vedere, rilevava che il vedere, come il volare, non sono capacità del tipo tutto-o-nulla:

Una vista che è pari al 5 per cento della tua o della mia è senza dubbio molto preferibile all'essere del tutto senza vista. Così una vista all'un per cento è preferibile alla totale cecità. E il 6 per cento è meglio del 5 per cento, il 7 per cento è meglio del 6 per cento, e così via salendo su per la serie graduale continua.

In conclusione, l'adattamento e l'esattamento – sia che la riconversione riguardi adattamenti preesistenti, sia che si tratti di pennacchi o *non-aptations* riutilizzati in modo originale – hanno diversi punti in comune, in particolare devono avere uno speciale *design*, una forma idonea per una caratteristica funzione, che la selezione deve aver modellato a un certo punto della sequenza evolutiva per risolvere un particolare problema di adattamento, cioè deve migliorare la *fitness* di chi lo porta.

Come esempio di esattamento, Gould (1991) richiamava le grandi dimensioni del cervello umano che nella storia evolutiva della specie ha ampliato le sue funzioni, grazie alla produzione di innumerevoli sottoprodotti:

Il cervello umano, come organo più complesso e flessibile della natura, genera pennacchi a migliaia per ogni adattamento concepibile nella sua iniziale ristrutturazione evolutiva.

In effetti, dal punto di vista genetico l'uomo non è molto diverso dagli altri primati, ma il cambiamento importante riguarda l'accrescimento della scatola cranica dopo la nascita e la conseguente espansione della porzione corticale del cervello. D'altronde l'evoluzione umana è peculiare nel senso che la strategia di adattamento della nostra specie ha fatto assegnamento sulla variabilità *culturale* piuttosto che su quella biologica, a differenza degli altri animali, che per l'adattamento ai diversi ambienti hanno principalmente conteso sulla variazione genetica. Infatti, nei circa 100.000-200.000 anni della sua storia - un tempo trascurabile sulla scala dell'evoluzione biologica - l'uomo ha adattato gli ambienti in cui ha vissuto alle sue esigenze, arrivando a popolare anche i luoghi più ostili e impervi grazie alla sua ingegnosità, anche se spesso con poca lungimiranza rispetto alla vivibilità futura del Pianeta.

## Polemiche in nome di Darwin

Come per molti altri contributi scientifici di Gould, anche l'esattamento ha suscitato animate dispute, in particolare con gli esponenti della linea di pensiero che fa riferimento a Richard Dawkins e Daniel Dennett, che Gould chiamava *ultradarwinisti*. Un'accesa polemica era stata innescata proprio da Dennett, che aveva messo in discussione molte idee di Gould nel suo *Darwin's dangerous idea* (1995). Dennett sosteneva che la distinzione tra adattamento ed esattamento è banale e inutile in quanto, a suo parere, ogni adattamento è una sorta di esattamento. Dal momento che nessuna funzione è eterna, se si va abbastanza indietro, si vede che ogni adattamento si è sviluppato da una struttura precedente che aveva avuto altre funzioni o non serviva a niente. Se tutti gli adattamenti sono esattamenti, e tutti gli esattamenti sono adattamenti, argomentava Dennett, avere due termini per descrivere una stessa cosa sarebbe certamente superfluo. Da parte sua Gould replicava con durezza alle tesi di Dennett, la cui opera *si presenta come manifesto filosofico degli ultras dell'adattazionismo puro*, e in particolare ne criticava la visione semplicistica e riduzionista che descrive l'evoluzione come un *processo algoritmico* in cui l'adattamento è il risultato della selezione naturale e non lascia spazio per percorsi alternativi. Gould (1997b) ribatteva:

Allora, ecco l'idea pericolosa di Darwin: il livello algoritmico è il livello che meglio rende conto della velocità dell'antilope, dell'ala dell'aquila, della forma dell'orchidea, della diversità delle specie, e di tutte le meraviglie nel mondo della natura.

E incalzava con pungente ironia:

C'è qualcosa di immensamente affascinante nell'adattazionismo rigoroso - il sogno di una semplicità di fondo per spiegare un mondo estremamente complesso e vario....

Con parole altrettanto dure Gould (1997b) liquidava anche le tesi di Dawkins, autore del fortunato libro *Il gene egoista*, sostenendo:

Considero una logica sbagliata e fondamentalmente una stupida caricatura degli intenti autenticamente radicali di Darwin l'idea che i geni lottino per il successo riproduttivo all'interno di corpi passivi (organismi).

Come era già successo per l'equilibrio punteggiato che Gould e Eldredge (1972) avevano proposto come meccanismo alternativo al gradualismo filetico, Gould e Vrba (1982) avevano previsto che il concetto di esattamento si sarebbe scontrato con il cosiddetto programma adattazionista:

Noi sospettiamo che la cornice concettuale del pensiero evoluzionistico moderno, continuando a enfatizzare la suprema importanza e continuità degli adattamenti e della selezione naturale a tutti i livelli, abbia sottilmente relegato il tema dell'esattamento a una periferia di scarsa importanza.

Nel dare rilievo al significato e alla necessità della distinzione tra adattamento e esattamento, Gould e Vrba sottolineavano che non intendevano togliere valore al concetto e al ruolo esplicativo della selezione naturale nel modellare i caratteri adattativi, cosa di cui sono sempre stati accusati dai neodarwinisti più intransigenti. Come dice Gould (1997b), gli ultradarwinisti hanno lanciato violenti anatemi contro di lui e i suoi collaboratori e condannato l'apostasia delle loro tesi, per aver messo in dubbio che un solo meccanismo, la selezione, per quanto potente ed efficace, abbia

il potere di spiegare anche perché il mondo ospita più di cinquecentomila specie di coleotteri e meno di cinquanta specie di vermi priapulidi. O perché i dinosauri che erano dominanti sulla Terra si sono estinti e i mammiferi che erano marginali sono sopravvissuti ed hanno prosperato, lungo un percorso stranamente contingente, fino a evolvere un essere in grado di costruire città e comprendere la selezione naturale.

Gould (1997b) ironizzava sul *fervore quasi teologico* con cui gli ultradarwinisti asserivano l'universalità e l'ubiquitarietà della selezione naturale, oltrepassando il cauto pluralismo di Darwin, il quale aveva ripetutamente affermato che la selezione naturale era il principale, ma non l'esclusivo meccanismo dell'evoluzione. Infatti, secondo Gould, le proposte di altri percorsi, alternativi e aggiuntivi, alla selezione naturale sono perfettamente in linea con l'autentico pensiero darwiniano e

non sono, come gli ultras spesso sostengono, il prodotto di tentativi debolmente mascherati di contrabbandare un ritorno al passato nella biologia. Questi principi supplementari sono privi di una direzione, non teleologici e materialisti, come la selezione naturale stessa, ma operano in modo diverso dal meccanismo principale di Darwin.

Già nel 1979 Gould e Lewontin non avevano risparmiato critiche pungenti agli ultradarwinisti, biasimando particolarmente la loro tendenza riduzionista a scomporre l'organismo in singoli caratteri per proporre per ciascuno di essi una sua storia adattativa.

Troppo spesso il programma adattazionista ci presenta una biologia di parti e di geni, ma non dell'organismo. Si suppone che tutte le transizioni possano avvenire passo passo, sottovalutando l'importanza dei blocchi integrati di modelli di sviluppo e dei vincoli passivi 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.

Difendendosi dalle accuse di minare la solidità dei due pilastri tradizionali della biologia evolutiva, la selezione naturale e l'adattamento, ponevano l'accento sul fatto che un tratto che attualmente migliora la *fitness*, di per sé, non può spiegare il perché della sua esistenza, né la sua struttura o il suo funzionamento. Anche se la tentazione di cercare spiegazioni adattative può essere irresistibile, il rischio è di raccontare storie di presunti adattamenti molto fantasiose e talvolta del tutto infondate. Storie *proprio così*, come quelle di Kipling, del tipo che gli esseri umani hanno il naso prominente per reggere gli occhiali e sono calvi in modo che possano essere più facilmente ritrovati quando si perdono, per richiamare un paio di esempi paradossali che Gould amava ripetere. Sottolineando il rischio di fare troppo affidamento sulla spiegazione in termini di adattamento, suggeriva che questo concetto fosse affiancato da quello dell'esattamento come *meccanismo fondamentale* per un programma di studio dell'evoluzione. Secondo quelli che Gould chiama *pluralisti*, il nuovo concetto ha un notevole valore euristico in quanto ha ampliato la gamma degli strumenti teorici diversi, ma interconnessi, per studiare la biologia evolutiva. In particolare, modelli innovativi sono praticamente indispensabili per spiegare la teoria degli equilibri punteggiati o intermittenti in cui la comparsa di nuove specie deve essere repentina, sempre in termini geologici, rispetto ai lunghi periodi di stasi.

Il fatto che le idee di Gould abbiano suscitato sempre molte critiche è normale nel dibattito scientifico, ma in alcuni casi è stata messa in discussione la sua reputazione di studioso dell'evoluzione. Per esempio John Maynard Smith (1995), un'autorità nel campo dell'evoluzionismo, dice parole molto aspre su di lui:

Per l'eccellenza dei suoi saggi, è arrivato a essere visto dai non biologi come il principale teorico dell'evoluzione. In contrasto, i biologi evoluzionisti con cui ho discusso del suo lavoro tendono a vederlo come un uomo le cui idee sono così confuse da essere appena il caso di prenderle in considerazione, tuttavia è uno che non dovrebbe essere criticato pubblicamente perché è almeno dalla nostra parte contro i creazionisti.

In effetti, è paradossale che Gould e alcuni suoi collaboratori abbiano incontrato tanti contrasti nell'ambito della biologia evoluzionistica, mentre si sono trovati ingaggiati in uno scontro acceso anche con i creazionisti, che hanno cercato di strumentalizzare la loro revisione critica dei meccanismi e dei processi dell'evoluzione, travisandone gli intenti e le implicazioni, per confutare la teoria darwiniana.

Si può essere d'accordo o meno con le ipotesi di lavoro di Gould, ma non si può negare che dalle sue idee siano venuti alcuni dei contributi più stimolanti per rivedere la teoria dell'evoluzione nel suo complesso e per incorporarvi una grossa mole di osservazioni e di evidenze sperimentali che si è accumulata nell'ultimo secolo.



## Riferimenti bibliografici

Darwin C., *La variazione degli animali e delle piante allo stato domestico* (in lingua originale, 1868), Einaudi, Torino, 2011.

Dawkins R., *Il gene egoista* (in lingua originale, 1976 e 1989), Mondadori, Milano, 1994.

Dawkins R., *L'orologiaio cieco*, Rizzoli, Milano, 1988.

Dennett C. D., *L'idea pericolosa di Darwin. L'evoluzione e i significati della vita* (in lingua originale, 1995), Bollati-Boringhieri, Torino, 2004.

Dennett C. D. (1997), *Darwinian Fundamentalism's: An Exchange*, The NY Review of Books, (14 agosto) 1-6  
<http://www.nybooks.com/articles/archives/1997/aug/14/darwinian-fundamentalism-an-exchange/>

Eldredge N., Gould S.J., *Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism*; In: T.J.M. Schopf *Models in Paleobiology*, Freeman Cooper, San Francisco, 1972. (Trad. it. *Gli equilibri punteggiati: un'alternativa al gradualismo filetico*. In: N. Eldredge *Strutture del tempo*. Hopefulmonster, Firenze, 1991).

Gould S.J., Lewontin R.C. (1979), *The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique Of The Adaptationist Programme*, Proc R Soc Lond B Biol Sci. 205(1161):581-98. La traduzione in italiano di Marco Ferraguti si trova al sito <http://www.einaudi.it/einaudi/ita/pdf/gouldlewontin.pdf>

Gould S.J., Vrba, E.S. (1982), *Exaptation -- a missing term in the science of form*, Paleobiology, 8:4-15 (trad. it. *Exaptation. Un termine che mancava nella scienza della forma*, in *Exaptation Il bricolage dell'evoluzione*, Pievani, T., (a cura di), Bollati Boringhieri, Torino, 2008).

Gould, S. J. (1991), *Exaptation: A crucial tool for evolutionary psychology*. J Soc Issues. 47:43-65.

Gould S.J. (1997b), *Darwinian fundamentalism*, The NY Review of Books, (12 June): 34–37 (trad. it. *Fondamentalismo darwiniano*. La Rivista dei Libri, anno VII (1997), fasc. 10, pp. 22-25)

Gould S.J. (1997a), *Evolution: The pleasures of pluralism*, The NY Review of Books, (26 June): 47–52  
<http://www.nybooks.com/articles/archives/1997/jun/26/darwinian-fundamentalism/?pagination=false&printpage=true>(trad. it. *Pluralismo darwiniano*. La Rivista dei Libri, anno VII (1997), fasc. 11, pp. 23-28)

Maynard Smith J. (1995). *Genes, Memes, & Minds*. The NY Review of Books, (30 Nov): 46–48.

Odifreddi P., *In principio era Darwin. La vita, il pensiero, il dibattito sull'evoluzionismo*, Longanesi, Milano, 2009.

Pievani T., *Exaptation. Storia di un concetto*, in *Exaptation. Il bricolage dell'evoluzione*, Pievani, T., (a cura di), Bollati Boringhieri, Torino, 2008

Sterelny K., *La sopravvivenza del più adatto. Dawkins contro Gould*. Cortina Raffaello, Milano, 2004.