

forma più compiuta come rappresentazione matematico-formale della misura di sopravvivenza e riproduzione di entità biologiche ed è impiegato all'interno di modelli di popolazione costruiti per indagare e predire i cambiamenti evolutivi dovuti all'azione della selezione naturale.

Bibliografia essenziale

- Ariew A., Lewontin R.C. (2004), *The Confusions of Fitness*, in "The British Journal for the Philosophy of Science", 55, pp. 347-363.
- Harvey P.H., Pagel M.D. (1991), *The Comparative Method in Evolutionary Biology*, Oxford University Press, Oxford.
- Mills S.K., Beatty J. (1979), *The Propensity Interpretation of Fitness*, in "Philosophy of Science", 46, pp. 263-286.
- Rose M.R., Lauder G.V. (1996), *Adaptation*, Academic Press, San Diego (Calif.).
- Williams G.C. (1966), *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton (N.J.).

4. Omologia e analogia

1. Introduzione

Per la biologia comparata, 'omologia' e 'analogia' sono due concetti cardine impiegati per distinguere fra due diversi tipi di similarità che possono essere ravvisati tra i caratteri degli organismi viventi. Seppur utilizzati con significati diversi tra la fine del Settecento e l'inizio dell'Ottocento dagli studiosi europei di anatomia, è tuttavia tradizione ricondurre la loro prima definizione in chiave moderna al lavoro del grande anatomista inglese Richard Owen, che nel glossario di una sua opera del 1843, *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals* (Lezioni sull'anatomia comparata e la fisiologia degli animali invertebrati), scrive:

Analogo: parte o organo in un animale che ha la stessa funzione di un'altra parte o organo in un animale differente. (Ivi, p. 347)

Omologo: [...] lo stesso organo in animali diversi sotto ogni varietà di forma e funzione. (Ivi, p. 349)

Come accennato, i concetti di 'omologia' e 'analogia' affiorano però, per lo meno in modo implicito, in diversi studiosi degli organismi viventi ben prima della loro esplicita formulazione da parte di Owen. Già Aristotele, nella sua opera *Sulle parti degli animali*, traccia una distinzione che mostra una chiara corrispondenza con quella di Owen tra 'omologia' e 'analogia':

Si è già detto in precedenza che molti attributi comuni appartengono a parecchi animali, alcuni direttamente (i piedi, le ali, le squame, e altri caratteri simili a questi), altri per analogia. Intendo per analogia che alcuni animali hanno il polmone, altri non hanno il polmone, ma un altro organo che sostituisce la funzione svolta dal polmone negli animali che lo possiedono; ancora, alcuni hanno il sangue, altri qualcosa di analogo che possiede le stesse proprietà presentate dal sangue degli animali sanguigni. (Aristotele, *Sulle parti degli animali*, I[A], 5, 645b, 2-12)

Con la pubblicazione de *L'origine delle specie* i due concetti subiscono il loro più importante slittamento semantico, dal momento che da allora vengono riformulati in chiave evolutiva. Il primo, 'omologia', in riferimento a caratteri che organismi diversi hanno derivato da un loro comune antenato; il secondo, 'analogia', per denotare caratteri simili evoluti in maniera parallela o convergente. Entrambi i concetti entrano così a far parte in maniera stabile del pensiero evolucionistico. Tuttavia, inizia anche a crearsi quel florilegio di definizioni diverse e anche contrapposte che rende, ai giorni nostri, assai arduo fornire una loro definizione univoca. Da un lato, infatti, il concetto di 'omologia' si è andato frammentando in più concetti diversi, alcuni dei quali privi di connotazioni evolucionistiche. Dall'altro lato, il concetto di 'analogia' è stato a volte soppiantato dal concetto di 'omoplasia', con il quale però non coincide.

In questo capitolo li discuteremo entrambi, cercando di sbrogliare la matassa. Cominceremo con una breve riflessione storico-critica sul quadro epistemologico all'interno del quale si trovano le definizioni di Owen, tralasciando tuttavia un'analisi storica dettagliata dello sviluppo precedente dei due concetti. Poi discuteremo la loro riformulazione da parte di Darwin e dei suoi primi seguaci. Distingueremo, quindi, tre diversi concetti di 'omologia' che rappresentano i tre principali approcci al concetto originario che si sono distinti negli ultimi anni. La seconda parte del capitolo sarà invece dedicata al concetto di 'analogia'. Così, dopo aver separato i concetti di 'omoplasia' e di 'analogia', richiameremo l'attenzione sulle difficoltà insite nel concetto di 'funzione', al quale il concetto di 'analogia' è legato. Infine, mostreremo lo stretto rapporto tra i concetti di 'omologia' e di 'analogia' e quelli di 'carattere biologico' e 'similarità', ponendo l'accento sul problema della teoreticità dell'osservazione che si cela dietro il riconoscimento e la comparazione dei caratteri.

2. Omologia

Il concetto di 'omologia', che troviamo in uso nella prima metà dell'Ottocento, da Owen in avanti, è utilizzato per indicare la relazione tra stessi organi in animali diversi. Ma oltre a tale funzione descrittiva, il concetto possiede una forte connotazione teologico-metafisica. La presenza di caratteri omologhi in animali diversi è, infatti, spiegata in virtù di un identico progetto divino sottostante la creazione di intere classi di viventi. È solo in seguito alla pubblicazione de *L'origine delle specie* che il con-

cepto di 'omologia' perde tale interpretazione teologica acquistando un significato filogenetico, in quanto viene a indicare la relazione tra caratteri di specie diverse ereditati però da un loro antenato comune.

Permane, tuttavia, sia nell'accezione predarwiniana che in quella darwiniana, la stessa logica nella spiegazione dell'omologia tra caratteri di organismi messi a confronto. Logica che troviamo per la prima volta chiaramente delineata, e priva di riferimenti al trascendente, in un apologeta del cristianesimo e del disegno intelligente come William Paley:

Nella loro economia generale, nelle linee generali del loro progetto, come nella costruzione delle loro principali parti, c'è tra tutti i grandi animali terrestri una stretta somiglianza. In tutti, la vita è mantenuta, e il corpo nutrito, all'incirca dallo stesso apparato. In tutti, il cuore, i polmoni, lo stomaco, il fegato e i reni sono molto simili. Lo stesso fluido (dal momento che nessuna diversità per quel che riguarda il sangue è stata osservata) circola nei loro vasi, e all'incirca nello stesso ordine. La stessa causa, quindi, *qualunque essa sia*, ha avuto un ruolo nella loro origine e ha governato la produzione di queste differenti forme animali. (Paley, 1809, p. 212, corsivo nostro)

Dalla teologia naturale all'evoluzionismo, caratteri omologhi in organismi differenti vengono spiegati attraverso una *causa comune*, sia essa rinvenibile in un progetto divino o in un reale e immanente progenitore.

2.1 Archetipo e omologia

Nel XIX secolo la morfologia e l'anatomia comparata sono discipline mature. Il loro principale risultato è aver messo in luce le forti e profonde somiglianze strutturali tra animali differenti, ossia quelle che Owen chiama 'omologie'. Tuttavia, è proprio per spiegare tali similarità tra i viventi che il grande anatomista inglese ricorre a una opzione metafisica. Postula l'esistenza di *archetipi*, immutabili forme platoniche di matrice divina delle quali i grandi gruppi di animali non sono che incarnazioni mondane modificate per venire incontro a esigenze funzionali specifiche. Organi omologhi sono quindi realizzazioni diverse della stessa parte dell'archetipo che è in comune agli animali in cui tali organi si trovano.

Owen offre una versione estesa della sua dottrina degli archetipi nell'opera del 1848 *On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton* (Sull'archetipo e le omologie dello scheletro dei vertebrati). Qui concentra la propria attenzione sull'archetipo di scheletro di vertebrato, di cui traccia un diagramma che giustappone alle illustrazioni degli scheletri di un pesce

osseo, di un rettile, di un uccello e di un mammifero (e in particolare di un uomo), mettendo in particolare evidenza sia l'omologia tra le vertebre dei diversi animali che la loro rappresentazione sintetica nell'archetipo.¹

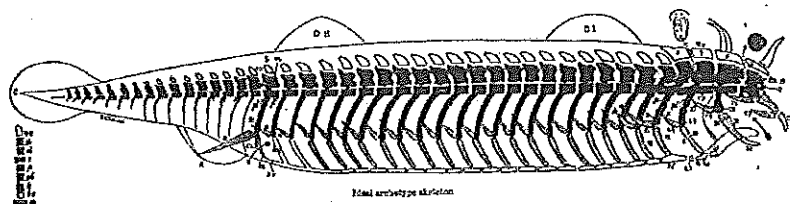


Figura 1. Archetipo di scheletro di vertebrato (Owen, 1866, p. 30).

È comunque bene distinguere due diverse accezioni di 'archetipo' nel lavoro di Owen (cfr. Rupke, 1993). Da un lato, il concetto indica un'entità metafisica che, inserita all'interno di una cornice teologica, spiega la similarità tra organi in animali diversi riconducendola a una comune causa divina. Dall'altro, si riferisce a un diagramma, cioè a uno strumento epistemologico, utile a fornire una descrizione sintetica dell'identico piano di costruzione alla base di intere classi animali per sottolinearne le omologie sottostanti. Anche se sarà questa seconda accezione a prevalere, non bisogna dimenticare il ruolo che la prima ha nell'economia globale del lavoro di Owen (Panchen, 1994). Tra l'altro, sotto il profilo metodologico, egli stabilisce due principali criteri per il riconoscimento di organi omologhi: «la posizione relativa e le connessioni» dell'organo rispetto agli altri (Owen, 1866-1868, vol. I, p. VII). Organi omologhi si presentano in animali diversi nella stessa parte del corpo e in relazione con gli stessi organi. In subordine, Owen ritiene che la comune origine dalle medesime strutture embrionali possa essere segno di omologia tra organi, ma non ritiene che l'ontogenesi sia una guida sicura per identificarle senza ombra di dubbio (Owen, 1848, pp. 5-6; cfr. Ruse, 1979).

¹ L'attenzione per le omologie tra elementi dell'apparato scheletrico è di molto antecedente a Owen. Nel 1555 lo zoologo francese Pierre Belon du Mans, nel suo trattato *Histoire de la Nature des Oyseaux*, confronta uno scheletro umano con uno di uccello indicando, in due illustrazioni giustapposte, strutture omologhe con le stesse lettere dell'alfabeto.

2.2 Antenato comune e omologia

Con la pubblicazione nel 1859 de *L'origine delle specie*, Darwin fornisce un'interpretazione filogenetica della presenza di organi simili in animali differenti:

Abbiamo visto come i membri della stessa classe, indipendentemente dalle loro abitudini di vita, si assomigliano sul piano generale della loro organizzazione. Questa somiglianza è spesso espressa con il termine 'unità di tipo', o con l'affermazione che le diverse parti e organi delle differenti specie appartenenti a una classe sono omologhi. L'insieme di questi problemi è incluso nel termine generale di morfologia, che è uno dei capitoli più interessanti della storia naturale, e si potrebbe quasi dire che ne è l'anima. Cosa può esservi di più singolare del fatto che la mano dell'uomo, formata per afferrare, quella della talpa per scavare, la zampa del cavallo, la pinna del delfino e l'ala del pipistrello, siano costruite sullo stesso modello, e comprendano ossa simili, nelle stesse posizioni relative? [...] Il professor Flower, da cui sono state prese queste osservazioni, conclude: «Possiamo chiamare questi fatti conformità di tipo, senza avvicinarci per questo alla spiegazione del fenomeno», e aggiunge: «ma ciò non ci suggerisce fortemente l'idea di reale parentela, di eredità da un antenato comune?». (Darwin, 1859, pp. 434-435)

Ogni appello al divino, per Darwin, lascia non spiegata la similarità che si riscontra tra intere classi di viventi, anche perché, in ultima istanza, la spiegazione metafisica delle omologie si riduce all'affermazione: «Così piacque al Creatore» (*ibid.*). Diversamente, nella teoria evuzionistica «l'unità di tipo è spiegata dall'unità di discendenza» (ivi, p. 206).

Se tutti gli organismi sono legati tra loro filogeneticamente e i loro caratteri sono ereditabili, sia pure con modificazioni dovute alla pressione selettiva e ad altre forze evolutive, allora l'idea dell'antenato comune può sostituire l'idea metafisica dell'archetipo. In tal modo, oltretutto, si sposta dal livello trascendente a quello immanente la spiegazione causale delle omologie:

Se supponiamo che l'antico progenitore, potremmo chiamarlo archetipo, di tutti i mammiferi possedesse arti costruiti secondo il modello generale attualmente esistente [...], possiamo comprendere in un attimo il chiaro motivo della struttura omologa degli arti nell'intera classe. (*Ibid.*)

Darwin non propone però una definizione esplicita di 'omologia' in chiave evolutiva. Né aggiunge altri criteri per stabilire se due organi siano omologhi o meno, sebbene concordi con Owen sull'inadeguatezza dell'ontogenesi come guida per stabilire un'omologia (cfr. Asma, 1996). So-

no, invece, i primi darwinisti a riformulare il concetto per indicare la relazione tra «caratteri di due organismi [...] derivati da un carattere equivalente del loro antenato comune [più recente]» (Mayr, 1982a, p. 465).

Come si può notare, la definizione evolutivista di 'omologia' include il termine 'carattere' e non 'organo', come invece accadeva nella formulazione originaria di Owen. Con l'opera di Darwin, infatti, il concetto si liberalizza a includere caratteri diversi da quelli morfologici o anatomici. Sebbene, come possiamo leggere in uno dei passi riportati, Darwin consideri, in accordo con la tradizione anatomica, l'omologia un argomento proprio della morfologia, egli è probabilmente il primo a impiegare implicitamente il concetto per la comparazione di caratteri comportamentali. Nel capitolo de *L'origine delle specie* dedicato all'istinto, Darwin indica la presenza dello stesso comportamento in specie filogeneticamente affini che vivono in ambienti molto diversi (1859, p. 243). E, nelle ultime pagine dell'opera, propone l'esistenza di un solo progenitore di tutte le specie viventi per poter spiegare in modo verosimile, attraverso un'unica causa comune, non solo le loro similarità anatomiche, ma anche quelle chimiche, di sviluppo e fisiologiche (ivi, p. 484).

2.3 Tre concetti di 'omologia'

Nel Novecento assistiamo a una frammentazione del concetto di 'omologia', accompagnata da un ampio dibattito che ha prodotto una eterogenea quantità di definizioni e criteri nati sulla scorta delle nuove discipline biologiche che si stavano affacciando alla ribalta: soprattutto la biologia molecolare, la genetica e la biologia dello sviluppo (cfr. Donoghue, 1992; Minelli, 2002). Tuttavia, ricorrendo a una distinzione concettuale proposta dal biologo Günter P. Wagner (1989a; 1994), possiamo così sintetizzare le tre principali correnti che si sono via via evidenziate nella variegata discussione che si è avuta e che si sta avendo:

- 1) 'omologia' come concetto storico (o 'tassonomico', o 'filogenetico'): enfatizza l'origine filogenetica comune;
- 2) 'omologia' come concetto morfologico: privilegia l'identità strutturale;
- 3) 'omologia' come concetto biologico (o 'ontogenetico'): punta l'attenzione sulla condivisione di vincoli di sviluppo.

2.3.1 Il concetto storico di 'omologia'

Un'immediata conseguenza dell'interpretazione del concetto di 'omologia' in chiave evolutiva, come relazione tra caratteri in organismi diversi riconducibili a un carattere equivalente presente in un loro antenato co-

mune, è che ogni enunciato che asserisca che due caratteri in specie differenti sono omologhi è un enunciato storico. Da qui, il concetto *storico* di 'omologia' che si è affermato all'interno della sistematica filogenetica (cfr. cap. 6). Se, infatti, due specie affini hanno in comune caratteri ereditati dal loro ultimo antenato comune, allora è possibile fare uso di questi come indicatori di relazioni filogenetiche tra *taxa*.

2.3.1.1 'Omologia' e 'sinapomorfia'. All'interno della scuola sistematica cladistica (cfr. cap. 6) è stata proposta da numerosi autori, ed è ormai largamente accettata, la sinonimia tra il concetto storico di 'omologia' e il concetto di 'sinapomorfia' (Nelson e Platnick, 1981; Patterson, 1982; de Pinna, 1991). In realtà, considerare sinonimi questi due concetti comporta alcuni problemi. Per comprendere il perché dobbiamo ricordare succintamente alcuni aspetti del metodo cladistico di ricostruzione della filogenesi sul quale, comunque, ci soffermeremo più a lungo nel capitolo 6.

Consideriamo una specie ancestrale e tre specie *A*, *B* e *C* da questa discendenti. Prendiamo in esame un numero finito di caratteri posseduti da tutte queste specie. Immaginiamo che tali caratteri si possano presentare in soli due possibili stati, per esempio "corna lunghe" o "corna corte", "coda rossa" o "coda blu". Supponiamo, infine, di conoscere quale dei due stati del carattere sia presente nella specie ancestrale. Indicheremo con '0' lo stato ancestrale e lo chiameremo 'plesiomorfia', mentre useremo il nome 'apomorfia' per lo stato derivato da quello ancestrale e lo indicheremo con '1'. Si abbiano solo tre diverse possibili distribuzioni dei caratteri:

Caratteri	Specie		
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>
distribuzione 1	1	0	0
distribuzione 2	1	1	0
distribuzione 3	0	1	1

Tabella 1.

Quali sono le relazioni filogenetiche tra *A*, *B* e *C* a partire dai caratteri considerati? Consideriamo le prime due distribuzioni. Un qualsiasi carattere che mostri la distribuzione 1 è indizio che c'è similarità ancestrale tra *B* e *C* (detta 'simplesiomorfia', ossia una plesiomorfia comune) che deriva direttamente dalla specie ancestrale da cui originano sia *A* che *B*

che C. Diversamente, caratteri che mostrano la distribuzione 2 suggeriscono che tra A e B ci sono similarità derivate (dette 'sinapomorfie', ossia una apomorfia comune) che possono evidenziare il fatto che probabilmente in un antenato comune di A e B, intermedio tra loro e la specie ancestrale ad A, B e C, si è evoluto lo stato alternativo del carattere, che è stato poi trasmesso inalterato alle due specie discendenti.

Possiamo vedere che il concetto storico di 'omologia' abbraccia sia le similarità derivate, le sinapomorfie, che quelle ancestrali, le simplesiomorfie, dal momento che entrambe sono ereditate da un comune antenato. Del resto, 'simplesiomorfia' e 'sinapomorfia' indicano il medesimo stato (ancestrale o derivato, rispettivamente) di uno stesso carattere in specie diverse, mentre il concetto storico 'omologia' si riferisce a uno stesso carattere in specie distinte, indipendentemente dallo stato in cui il carattere si trova (Fitch, 2000, p. 227).

Tuttavia, i sostenitori della sinonimia tra 'omologia' e 'sinapomorfia' possono rispondere sostenendo che non solo è desiderabile restringere l'uso del concetto di 'omologia' in riferimento a stati di un carattere piuttosto che a caratteri, ma anche che le simplesiomorfie sono comunque sinapomorfie, sebbene a un livello gerarchico più inclusivo (Nelson, 1994, pp. 114-115). Per comprendere meglio questo punto possiamo osservare il seguente schema che illustra, anche se in maniera estremamente semplificata, l'evoluzione del carattere "pinne", considerato in due stati alternativi "presente" e "assente", nella filogenesi di quattro taxa:

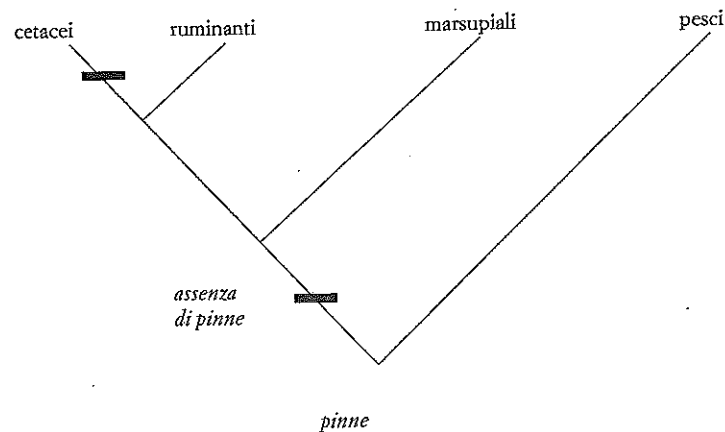


Figura 2.

"Assenza di pinne" è una sinapomorfia di un sottogruppo all'interno del gruppo comprendente cetacei, ruminanti, marsupiali e pesci, mentre è una simplesiomorfia all'interno del gruppo meno inclusivo composto da cetacei, ruminanti e marsupiali.

Tuttavia, il vero problema qui è che per mostrare l'interscambiabilità dei due concetti è necessario già possedere il quadro completo delle relazioni filogenetiche, e così poter saltare da un livello gerarchico all'altro. Ma l'uso di 'sinapomorfia' e 'simplesiomorfia' è proprio connesso alla ricostruzione delle relazioni filogenetiche entro un dato livello gerarchico.

Chi volesse equiparare i due concetti si troverebbe nella situazione di non poter apprezzare l'aspetto puramente probativo, e non deduttivo, del concetto di 'sinapomorfia'. Aspetti che possiamo facilmente comprendere riportando la nostra attenzione alla tabella precedente. Supponiamo, infatti, di registrare cinque caratteri che mostrano la distribuzione 2 e un solo carattere che mostra la distribuzione 3. Assumiamo, inoltre, che ciascun carattere non possa andare incontro a più di un cambiamento di stato. Evidentemente, i primi cinque caratteri considerati sono sinapomorfie che evidenziano una relazione filogenetica del tipo (AB)C, mentre l'ultimo è una sinapomorfia che supporta A(BC). Nessuna delle due ipotesi filogenetiche segue deduttivamente dalla distribuzione di questi sei caratteri. Semplicemente, (AB)C è favorita rispetto ad A(BC), perché poggia su un numero maggiore di sinapomorfie. Decidere tra (AB)C e A(BC) dipenderà, in ultima istanza, dal numero minimo e dalla tipologia di eventi evolutivi che riteniamo ragionevole possano essere intercorsi nella filogenesi di A, B e C. Per esempio, lo scenario più parsimonioso per l'ipotesi (AB)C, cioè lo scenario che richiede il minor numero di eventi evolutivi, è che A e B abbiano un antenato comune in cui si siano originati gli stati alternativi dei cinque caratteri, i quali, nel caso, risulterebbero omologhi. Nella linea che porta a C e in quella che porta a B, invece, lo stesso stato alternativo di un carattere ancestrale si sarebbe originato in maniera parallela e indipendente, e non rappresenterebbe quindi una omologia. Lo scenario più parsimonioso richiesto dall'ipotesi A(BC), invece, presuppone che C e B abbiano un antenato comune in cui si sia originato lo stato alternativo dell'ultimo carattere considerato, il quale sarebbe una vera e propria omologia. Mentre gli altri cinque caratteri sarebbero evoluti in maniera indipendente e parallela nelle linee che portano ad A e a B giungendo allo stesso stato alternativo. E non sarebbero, quindi, delle omologie, seppure siano tutte sinapomorfie.

2.3.1.2 Concetto storico di 'omologia' e caratteri molecolari. Il primo interesse della genetica e della biologia cellulare nei confronti del concetto di

'omologia' risale ai principi del Novecento. È probabilmente il citologo Walter Sutton (1903) a introdurre il concetto per riferirsi ai due cromosomi, uno di origine paterna e uno di origine materna, che si appaiano durante la prima divisione meiotica della cellula. Successivamente, 'omologia' è impiegato per indicare i diversi gradi di corrispondenza nell'allineamento tra coppie cromosomiche. I primi studi della meiosi in individui ibridi, infatti, evidenziano la diversa efficienza con cui si appaiano cromosomi corrispondenti che provengono da specie diverse (Egel, 2000).

Più tardi, la nozione di 'omologia' è stata introdotta nel campo molecolare a indicare similarità tra geni, sequenze di DNA o proteine. Il passaggio, però, è stato segnato dalla quasi totale scomparsa delle connotazioni evoluzionistiche del concetto. La ragione di ciò può essere rintracciata nel fatto che molti dei primi biologi molecolari erano chimici e parlavano di 'omologia' per indicare qualsiasi similarità di sequenza, senza prestare attenzione a questioni filogenetiche (Lewin, 1987, p. 237). Tale uso del concetto ha portato all'impiego piuttosto improprio di espressioni come 'x % di omologia' per indicare in maniera quantitativa il grado di corrispondenza puntuale tra due macromolecole, quale risulta dal loro semplice allineamento (nucleotide con nucleotide o aminoacido con aminoacido), a prescindere da qualsiasi considerazione evolutiva (Reeck *et al.*, 1987). Prendiamo in esame, per esempio, la possibile evoluzione di un segmento di molecola di RNA lungo la filogenesi (Ghiselin, 2005, p. 96), dove A, C, G, U indicano le basi usuali (rispettivamente, adenina, citosina, guanina, uracile):

- 1) ACGU
- 2) UCGU
- 3) UCGA
- 4) UGGA
- 5) UGCA
- 6) UGCAA
- 7) UACGA
- 8) ACGA

In base al criterio di allineamento, diremmo, mistificando la corretta nozione di omologia, che le sequenze 1) e 8), o 1) e 2), sono al 75% omologhe; oppure che c'è una omologia del 50% tra 1) e 3). Tuttavia, il concetto storico di 'omologia' non si pronuncia su quanto possano divergere due caratteri, ma solo sulla loro comune origine. Ragione per cui, a prescindere da qualsiasi allineamento e considerando solo l'origine comune, tutte e otto le sequenze dovrebbero essere considerate omologhe a equal titolo.

Un ulteriore problema nell'uso di una nozione quantitativa di 'omologia' concerne l'impossibilità di distinguere tra eventi evolutivi diversi che portano a similarità tra sequenze. Per ovviare a questi problemi, recuperando il valore più propriamente storico della nozione di omologia, il biologo Walter Fitch ha proposto di distinguere le classi seguenti di relazioni fra sequenze macromolecolari (Fitch, 1970; 2000, p. 228):

- *ortologia*: è la relazione tra sequenze simili che divergono in seguito a speciazione, cioè, quando l'antenato comune delle due sequenze è il più recente antenato comune dei *taxa* nei quali le due sequenze sono presenti;
- *paralogia*: è la relazione tra sequenze simili che si originano per duplicazione di parti del materiale genetico e che possono continuare a esistere all'interno del genoma di uno stesso organismo;
- *xenologia*: è la relazione tra sequenze in specie diverse alla cui origine è coinvolto un evento di trasferimento genetico orizzontale.

2.3.2 Il concetto morfologico di 'omologia'

Nonostante l'accettazione unanime dell'evoluzionismo da parte della comunità biologica, all'interno di certe scuole si è conservata pressoché intatta un'interpretazione storica di 'omologia' riconducibile direttamente alla formulazione di Owen. Del resto, il metodo della morfologia comparata non è stato investito da alcun radicale cambiamento in seguito all'opera di Darwin (cfr. Ghiselin, 1980; Rieppel, 1992, p. 712). Alcuni morfologi ritengono che la relazione di omologia non sia altro che una evidenza che emerge dalla pura analisi morfologica (Inglis, 1966). E tuttora alcune scuole di morfologia elaborano archetipi per intere classi di viventi sulla base del «modello condiviso di relazioni posizionali» tra gli elementi morfologici degli esseri viventi che appartengono a quelle classi (cfr. Young, 1993, p. 238). È chiaro che alla continuità metodologica si accompagna una continuità epistemologica. Sopravvive, infatti, nel tentativo di cogliere l'unità (archetipo) nel molteplice (specie affini), quel pensiero tipologico che si pensava del tutto obsoleto con l'avvento dell'evoluzionismo (cfr. cap. 2). Va detto, tuttavia, che le scoperte degli ultimi vent'anni, in materia di genetica dello sviluppo, hanno portato a un'interessante rivisitazione dei caratteri strutturali (e posizionali) degli organismi, riconoscendone la dipendenza da precisi aspetti spaziali e temporali dell'espressione di alcuni geni. Ciò vale sia per la disposizione dei vari organi lungo l'asse antero-posteriore del corpo degli animali, sia per la successione dei vari elementi (sepali, petali, stami, carpelli dell'ovario) che formano un fiore.

Ovviamente, l'attuale concetto di 'archetipo' non possiede alcuna connotazione metafisica, ma conserva l'aspetto epistemologico-descrittivo

che aveva in Owen. È, infatti, un diagramma schematico elaborato attraverso un processo di astrazione a partire dallo studio del piano di costruzione (*Bauplan*) di più specie affini. Possiamo affermare che l'archetipo non è che una "icona", cioè un codice che, convenzionalmente, fornisce le regole di similarità per comparare degli oggetti mettendo da parte eventuali altre differenze (Eco, 1997, p. 84).

Le diverse parti di cui si compone, e le connessioni tra queste, infatti, si riferiscono a elementi morfologici reali presenti nelle specie considerate. Ed elementi che si trovano rappresentati dalla stessa parte dell'archetipo sono detti 'omologhi'.

2.3.3 Il concetto biologico di 'omologia'

Negli ultimi anni, diversi ricercatori hanno spostato la loro attenzione sulle cause prossime che stanno alla base dei caratteri omologhi.² È stato così inizialmente suggerito che l'omologia non sia altro che «somiglianza dovuta a continuità di informazione» (Van Valen, 1982, p. 305). Il problema di questa posizione è duplice: empirico ed epistemologico. È falso, infatti, che nella formazione di caratteri omologhi siano sempre coinvolti gli stessi geni (Wray e Abouheif, 1998). Ed è sempre più dubbio e vago l'utilizzo della metafora 'informazione' per riferirsi al materiale genetico (cfr. cap. 9).

Rimanendo all'interno del campo di ricerca delle cause prossime, altri autori hanno preferito concentrarsi sugli aspetti ontogenetici, cercando di ricondurre l'omologia tra caratteri morfologici alla condivisione di comuni percorsi di sviluppo (Roth, 1988). Questa proposta ha però perso rapidamente credito per la presenza di dati sperimentali indicanti come strutture morfologiche che un morfologo non esita a definire omologhe non derivino da comuni percorsi ontogenetici. È il caso, per esempio, del canale alimentare nei vertebrati: pur rimanendo omologo all'interno di questo *taxon*, esso si forma, nelle diverse classi, attraverso percorsi ontogenetici diversi.

Più innovativo, nell'indicare le cause prossime che sottostanno a caratteri omologhi, si è rivelato invece il concetto *biologico* di 'omologia' formulato da Günter P. Wagner (cfr. Wagner, 1989a; 1989b; Müller e Wagner, 1991; Wagner e Misof, 1993; Wagner, 1996). La sua prima definizione del concetto biologico è la seguente:

Strutture di due individui o dello stesso individuo sono omologhe se condividono un insieme di vincoli ontogenetici causati da meccanismi autoregolativi

² Per una distinzione tra cause prossime e cause remote, cfr. cap. 11.

di differenziazione tra organi che agiscono localmente. Queste strutture sono, quindi, parti del fenotipo individualizzate dal punto di vista dello sviluppo. (Wagner, 1989a, p. 62)

In questo capitolo, metteremo da parte il problema di che cosa si intenda per 'vincoli ontogenetici' (cfr. cap. 5). Ora desideriamo piuttosto richiamare l'attenzione sui vantaggi di questa definizione nel considerare anche il fenomeno, già evidenziato da Owen ed escluso dal concetto storico di 'omologia', della cosiddetta 'omologia seriale': la presenza di caratteri omologhi all'interno di uno stesso organismo, come le vertebre dello scheletro dei vertebrati, o i segmenti che compongono il corpo degli insetti. Tali caratteri, infatti, condividono gli stessi vincoli durante il loro sviluppo. Un esempio di organo per il quale vale la nozione di 'omologia' nel senso specificato dal concetto biologico, sia tra individui diversi sia all'interno dello stesso individuo, è l'occhio dei vertebrati (ivi, pp. 64-65). Lo studio della regolazione del suo sviluppo mostra la necessità di strette e reciproche interazioni tra i diversi tessuti embrionali (neurale, ectodermico e mesenchimale) che vanno a comporre quest'organo. L'alterazione di tali interazioni epigenetiche, per esempio a opera di variazione genetica, può avvenire solo all'interno di certi vincoli, altrimenti si traduce nella degenerazione del processo di sviluppo e nella mancata formazione dell'organo.

Va sottolineato che, sebbene il concetto biologico di 'omologia' consenta di tener conto di fenomeni come l'omologia seriale non contemplati dal concetto storico, la sua definizione si mostra priva di una chiara connotazione filogenetica. La condivisione dei vincoli ontogenetici, infatti, è a volte invocata anche nella spiegazione di un fenomeno che può essere opposto all'omologia intesa in senso storico: l'omoplasia, che si verifica quando uno stesso carattere è presente in due specie distinte, ma è assente nel loro comune antenato e si è, dunque, originato in maniera indipendente nelle due linee evolutive. Secondo alcuni autori, infatti, specie pur filogeneticamente affini, e quindi appartenenti a uno stesso *taxon*, mostrano a volte caratteri morfologici identici non dovuti a una comune origine filogenetica, ma evolutisi per l'esistenza di limitate opzioni di sviluppo percorribili dall'evoluzione morfologica all'interno di quel *taxon* (Wake, 1991; Donoghue e Ree, 2000).

Va sottolineato infine che, per la sua attenzione verso lo sviluppo morfologico, il concetto biologico di 'omologia' non tiene conto di intere classi di caratteri filogeneticamente rilevanti, come quelli molecolari o comportamentali. Inoltre, i caratteri morfologici identificati come 'omologhi' attraverso i criteri proposti nella definizione del concetto biologi-

co spesso non coincidono con i caratteri morfologici tradizionalmente riconosciuti come tali (Rieppel, 1992, pp. 710-711).

Nei suoi successivi lavori, Wagner ha rivisto il concetto di 'omologia' da lui elaborato, fino a giungere al concetto di 'modulo di sviluppo' (Wagner, 1996), che è «una unità più o meno estesa e complessa, che gode di una sua autonomia in termini ontogenetici, essendo sotto il controllo di una rete di geni strettamente connessi da reciproci rapporti epistatici ma con assai scarse connessioni con le reti geniche che controllano gli altri moduli» (Minelli, 2002, pp. 213-214). Inoltre, egli ha assunto una posizione metafisicamente molto forte e difficilmente condivisibile, ritenendo che i caratteri che mostrino di essere individuabili secondo il criterio previsto dal suo concetto di 'omologia' siano *generi naturali*, cioè reali unità esistenti in natura indipendentemente dalle nostre teorie (Wagner, 2001).³ Inoltre, per controparte ontologica, i moduli di sviluppo costituirebbero i mattoni di costruzione fondamentali del vivente. Una volta identificati, possederemmo una sorta di tabella periodica della biologia. Ovviamente ciò comporta un possibile ritorno a quell'essenzialismo che, con la teoria evolutivista di Darwin, sembrava essere stato espunto dallo studio degli organismi viventi.

2.3.4 I tre concetti di 'omologia' a confronto

Possiamo adesso riassumere le differenze che caratterizzano il concetto storico, il concetto morfologico e il concetto biologico di 'omologia':

- *differenze metafisiche*: il concetto storico e quello morfologico di 'omologia' sono scevri da assunzioni metafisiche, a differenza del concetto biologico che, in alcune sue elaborazioni, approda a una posizione metafisicamente impegnativa, dal momento che richiede di abbracciare la dottrina dei generi naturali;

- *differenze epistemologiche*: i tre concetti giocano un diverso ruolo teorico. Il concetto morfologico è puramente descrittivo e non ha valenza esplicativa delle somiglianze che registra all'interno di classi di viventi. Il concetto storico è strettamente connesso ai processi di inferenza che portano a disegnare la filogenesi. Il concetto biologico, invece, sembra comportarsi come un concetto attorno cui è possibile costruire un programma di ricerca che miri a identificare delle unità nello sviluppo dei viventi che mostrino sufficiente coerenza ontogenetica. Sia il concetto storico sia quello biologico sono coinvolti nella spiegazione delle similarità

³ Riguardo le difficoltà della dottrina dei generi naturali da una prospettiva kantiana, cfr. Boniolo (2007b, cap. 1).

tra i caratteri degli organismi attraverso l'appello a una causa comune. Tuttavia, mentre il primo indica una causa comune *remota*, un antenato comune, il secondo addita una causa comune *prossima*: un comune meccanismo di sviluppo. Un unico antenato, inoltre, è una causa comune *individuale*. Un solo singolo antenato spiega le omologie tra i molti organismi diversi da esso discendenti. È invece un identico *tipo* di meccanismo di sviluppo quello coinvolto nella spiegazione della similarità tra caratteri cui si rifà il concetto biologico. Meccanismo che, almeno in linea di principio, può evolvere indipendentemente varie volte in più linee evolutive generando caratteri morfologici identici.

2.3.5 Omologia: tutto o niente?

Si è già visto più sopra, a riguardo dell'uso del termine 'omologia' in rapporto a caratteri molecolari (più specificamente, in riferimento a confronti fra le sequenze dei nucleotidi negli acidi nucleici, DNA o RNA, o degli aminoacidi nelle proteine), quanto sia improprio parlare di 'percentuale di omologia' fra i due termini a confronto. Ciò non significa, tuttavia, che la relazione di omologia fra due strutture o comportamenti sfugga necessariamente alla possibilità di un'analisi fattoriale. Piuttosto, non c'è alcuna ragione per ritenere che i criteri morfologici (o funzionali) secondo i quali noi di solito isoliamo, dal fenotipo complessivo dell'uno e dell'altro organismo a confronto, i caratteri nei quali articolare le nostre descrizioni comparative siano proprio delle unità omogenee rispetto ai criteri di omologia. E ciò vale sia in riferimento alla nozione storica sia in riferimento alla nozione biologica di 'omologia'. Nell'uno e nell'altro caso, è necessaria una contestualizzazione che porta, di fatto, a un'analisi fattoriale delle relazioni di omologia (Minelli, 1998).

Per esempio, analizzando in chiave storica le relazioni che esistono fra l'ala dell'uccello e quella del pipistrello, conviene distinguere almeno due livelli strutturali, a ciascuno dei quali corrisponde una diversa relazione storico-evolutiva tra queste appendici. Innanzitutto, possiamo considerare l'ala dell'uccello e quella del pipistrello come arti anteriori di vertebrato tetrapodo: arti sostenuti da un'impalcatura scheletrica simile che prevede, in progressione prossimo-distale, un omero, una coppia radio-ulna e poi le varie ossa del carpo, del metacarpo e delle dita. A questo livello, l'ala dell'uccello e l'ala del pipistrello sono indubbiamente omologhe. *Non lo sono*, però, in quanto ali. La superficie portante che sostiene nell'aria l'uccello, infatti, è rappresentata da una serie di appendici cutanee (penne) che non sono presenti nel pipistrello; in quest'ultimo, l'ala è stata invece realizzata mediante lo sviluppo di un'ampia membrana, tesa soprattutto fra le dita e lungo il margine interno dell'intero arto. Ala d'uc-

cello e ala di pipistrello, dunque, sono allo stesso tempo omologhe e non omologhe. Solo un'analisi fattoriale permette di individuare le componenti che risultano omologhe al livello di comparazione che ci interessa.

Similmente, è improbabile che un carattere "ritagliato" entro il fenotipo di un animale o di una pianta senza fare riferimento ai processi di sviluppo che sono coinvolti nella sua produzione possa coincidere con uno dei 'moduli' ai quali fa riferimento la nozione biologica di omologia. Anche in questo caso, una scomposizione fattoriale del fenotipo in 'moduli' ragionevolmente indipendenti tra loro dal punto di vista ontogenetico è una premessa necessaria per la ricerca delle omologie.

3. Analogia

Il concetto di 'analogia', classicamente appaiato a quello di 'omologia', si accompagna fin dalla sua prima definizione al concetto di 'funzione' (cfr. cap. 12). Nella storia del pensiero biologico è stato spesso oggetto di interpretazioni erronee, a volte considerato come antonimo di 'omologia', a volte come sinonimo del concetto di 'omoplasia'.

3.1 Analogia non è non-omologia

Uno degli errori più comuni nella letteratura biologica è di considerare la coppia omologia-analogia come antonimi. Sebbene lo stesso Owen sottolinei la possibilità che caratteri omologhi possano essere anche analoghi, egli scrive infatti che

parti omologhe possono essere, e spesso sono, anche analoghe nel senso più completo, cioè possono attuare la stessa funzione: così la pinna o arto pettorale di una focena è omologa alla pinna di un pesce, in quanto è composta dalle stesse parti, o da parti molto simili: e sono anche analoghe, poiché sono entrambe coinvolte nella natazione. (Owen, 1848, p. 7)

Erroneamente, in un lavoro celebrativo del centenario della distinzione tra 'omologia' e 'analogia', lo zoologo Alan Boyden ha attribuito a Darwin l'idea che 'analogia' implicasse 'mancanza di omologia' (Boyden, 1943). È sufficiente leggere un passo de *L'origine delle specie* per rendersi conto di quali fossero le vere idee di Darwin in proposito:

Così la forma del corpo e gli arti a forma di pinna sono semplicemente analoghi quando le balene sono confrontate con i pesci, essendo in entrambe le classi adattamenti per nuotare nell'acqua; ma la forma del corpo e gli arti a forma

di pinna sono utili anche come caratteri che dimostrano una vera affinità tra i diversi membri della famiglia delle balene; poiché questi cetacei condividono tanti caratteri, grandi e piccoli, che non abbiamo alcun dubbio che abbiano ereditato la forma del corpo e la struttura degli arti da un antenato comune. Così è anche per i pesci. (Darwin, 1859, pp. 427-428)

Insomma, contrariamente a un'opinione diffusa anche nella manualistica dell'anatomia comparata, i due concetti non si escludono affatto reciprocamente e caratteri omologhi possono essere anche analoghi e viceversa.

3.2 Analogia non è omoplasia

Ai giorni nostri il concetto di 'analogia' sta quasi del tutto scomparendo. Grande uso, invece, viene fatto del concetto di 'omoplasia', proposto nel 1870 da Ray Lankester assieme a quello di 'omonomia' per sostituire la coppia concettuale 'omologia' e 'analogia' che egli riteneva eccessivamente legata al pensiero metafisico di Owen. Il concetto di 'omoplasia', però, ha assunto ormai un chiaro significato all'interno della sistematica cladistica per cui non può essere affatto considerato sinonimo del concetto di 'analogia', come talvolta è stato erroneamente suggerito (Hull, 2002, p. 17). In effetti, il concetto di 'omoplasia', per come è attualmente inteso, si applica a stati di caratteri e possiede tre principali articolazioni: parallelismo, convergenza e reversione. Per comprendere che cosa siano questi diversi tipi di relazione, osserviamo (fig. 3 nella pagina seguente) l'albero filogenetico delle specie *A*, *B*, *C*, *D*, *E*, *F* e *G*, sul quale è indicato lo stato dei caratteri ('0' per ancestrale e '1' per derivato) dei tre caratteri α , β e γ , e con indicazione dei passaggi di stato (Brooks, 1996, p. 5).

In questo ipotetico albero filogenetico, le specie *E* e *F* sono interessate a un caso di parallelismo per il carattere α . In entrambe le specie, tra loro strettamente affini, α è presente nello stato derivato, ma non è stato ereditato nella sua forma apomorfa da un loro comune antenato. Il medesimo stato derivato di β in *A* e *G* rappresenta invece una convergenza evolutiva tra specie filogeneticamente distanti. Lo stato $\gamma(0)$ presente in *B*, infine, non deriva dalla specie ancestrale considerata alla base di questo albero, ma è il risultato di due eventi evolutivi nella linea che porta a *B*, i quali hanno comportato una reversione allo stato ancestrale $\gamma(0)$ dopo un primo cambiamento allo stato derivato $\gamma(1)$.

Come possiamo facilmente comprendere, le omoplasie rappresentano evidenze fuorvianti per la ricostruzione filogenetica. La convergenza tra

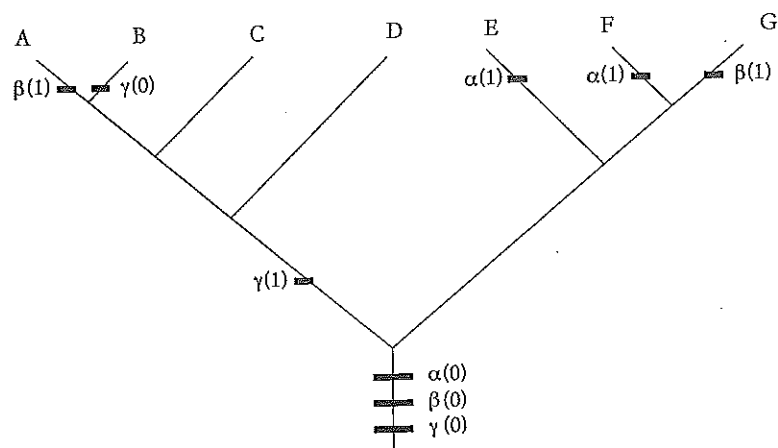


Figura 3.

A e G, per esempio, è un'apparente sinapomorfia, che ci inganna sulla reale prossimità filogenetica tra le due specie. Così, la reversione in B suggerisce una separazione tra la linea evolutiva che porta a questa specie e la linea che porta alle specie A, C e D. Il parallelismo che riscontriamo tra E e F, infine, non ci inganna rispetto alla loro vicinanza filogenetica, ma non ne è un vero indizio dal momento che è evoluto indipendentemente. E per chi assuma un principio di parsimonia e intenda minimizzare il numero di eventi evolutivi, tale parallelismo rappresenta una evidenza erronea dell'evoluzione dello stato derivato del carattere in un antenato comune tra E e F, rendendo problematica la ricostruzione delle relazioni filogenetiche tra E, F e G.

Inoltre, 'omoplasia', a differenza di 'analogia', si mostra in opposizione a 'omologia', come possiamo vedere grazie all'ipotetico albero filogenetico della figura 4.

Uno stesso carattere si origina nelle linee che portano ad [A e B], e a [C e D]. Tuttavia, mentre tra A e B il carattere è omologo, così come tra C e D, è invece omoplastico tra A e C, A e D, C e B, D e B.

Ora è chiaro che nella formulazione cladistica del concetto di 'omoplasia' non è coinvolto alcun riferimento a una funzione condivisa dai caratteri omoplastici, dal momento che nessuno stato di un carattere ne implica necessariamente la funzione.

Consideriamo, per esempio, il carattere "ali" con gli stati alternativi "presente" (derivato) e "assente" (ancestrale). Sappiamo bene che il carattere "ali" nello stato "presente" esiste negli uccelli e in vasti gruppi di

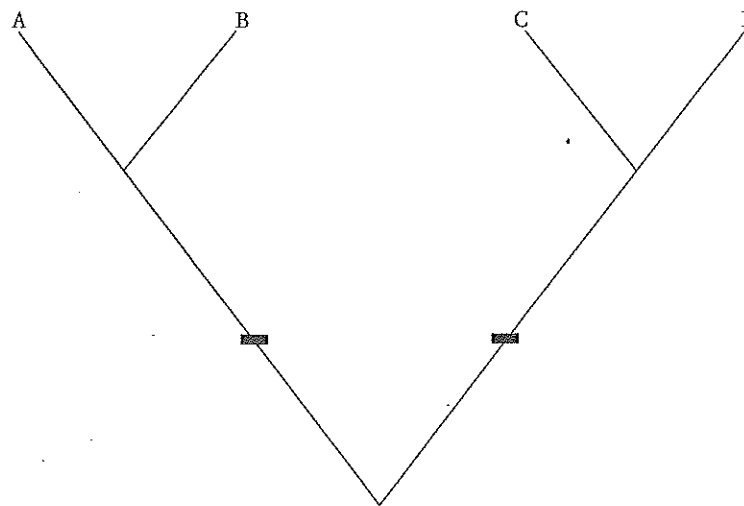


Figura 4.

insetti. Ma sappiamo anche che non tutti gli uccelli e gli insetti alati usano le ali per il volo, impiegandole piuttosto per altre funzioni. Ciononostante consideriamo 'omoplastici' tali caratteri, mentre diciamo 'analoghe' solo quelle ali che sono realmente utilizzate per volare, poiché hanno la stessa funzione, e non quelle adoperate, per esempio, per nuotare, come nel caso dei pinguini.

Esaminiamo ora il caso opposto. Alcuni autori sostengono l'idea secondo cui l'evoluzione convergente porterebbe alla formazione di caratteri analoghi che si mostrano molto simili anche strutturalmente, producendo omoplasia (Gould, 1976, p. 177). Simili regimi selettivi, infatti, possono promuovere l'evoluzione di un carattere che adempia a una ben determinata funzione adattativa. Ciononostante, per il principio della *realizzabilità multipla*,⁴ non è detto che una certa funzione debba essere implementata da un solo tipo di substrato. Così, è possibile che caratteri diversi in esseri viventi differenti adempiano alla stessa funzione. Ma tali caratteri sono lungi dall'essere omoplastici. Per esempio, il carattere morfologico "pelliccia folta" e il carattere comportamentale "frequente esposizione al sole" sono entrambi evoluti in animali diversi in rapporto alla funzione di mantenimento della temperatura corporea.

⁴ Cfr. nota 7, cap. 2.

4. Omologia, analogia e teoreticità dell'osservazione

L'idea che i concetti di 'omologia' e di 'analogia' permettano di scomporre gli organismi viventi in caratteri che rappresentano veri e propri generi naturali è piuttosto diffusa, soprattutto all'interno della letteratura filosofica. Alcuni autori ritengono, infatti, che caratteri analoghi in specie diverse, come per esempio "predatore", "carattere agonistico" e così via, siano in realtà categorie che colgono delle leggi universali dell'ecologia (Hull, 1987; Griffiths, 1996).

Anche i caratteri omologhi, sia nel senso del concetto storico cladisticamente interpretato, che considera la distribuzione dei diversi stati di un singolo carattere in un certo numero di specie, sia nel senso del concetto biologico, che individua elementi del fenotipo che mostrano di essere ontogeneticamente autonomi, sono talvolta considerati dei generi naturali che servono da unità di costruzione fondamentali dei viventi (Griffiths, 1994; Wagner, 2001). Non desideriamo certo affrontare in questa sede una critica della dottrina dei generi naturali. Preferiamo, invece, richiamare l'attenzione sul fatto che 'omologia' e 'analogia' sono relazioni che si instaurano tra caratteri biologici. Non possiamo quindi trascurare il modo in cui tali caratteri sono segmentati e codificati prima di essere riconosciuti come 'analoghi' o 'omologhi' tra loro.

Cominciamo con il considerare i caratteri cladistici. Prendiamo in esame una caratteristica presente in una data specie che può essere presente o assente e che, quando presente, può assumere due forme e due tipologie di pigmentazione (Pleijel, 1995, pp. 309-310):



Figura 5.

Esistono almeno quattro diversi modi in cui possiamo codificarla diversamente:

- 1) assente (0); rotondo e nero (1); rotondo e a righe (2); quadrato e nero (3); quadrato e a righe (4);
- 2) i) assente (0); rotondo (1); quadrato (2);
ii) assente (0); nero (1); a righe (2);
- 3) i) assente (0); presente (1);
ii) rotondo (0); quadrato (1);

- iii) nero (0); a righe (1);
- 4) i) assente (0); presente (1);
ii) forma rotonda: assente (0); presente (1);
iii) forma quadrata: assente (0); presente (1);
iv) pigmentazione nera: assente (0); presente (1);
v) pigmentazione a righe: assente (0); presente (1).

Nel primo caso, si considera un carattere solo. Negli altri, invece, si codifica la stessa situazione scomponendola in più caratteri distinti. Codifiche differenti di una stessa caratteristica non rappresentano una questione puramente ipotetica e di nessuna rilevanza, dal momento che codifiche differenti sono la premessa di inferenze filogenetiche diverse (Richards, 2003). Chi desideri sostenere che i caratteri cladistici sono generi naturali dovrebbe poter rispondere alla domanda: "Quale fra queste codifiche, o altre possibili, della stessa osservazione coglie i generi naturali?". In merito alla possibilità di considerare "generi naturali" i moduli di sviluppo identificati grazie al concetto biologico di 'omologia', appare prematuro assumere un così forte impegno metafisico. Sebbene il concetto biologico di 'omologia' si stia rivelando fruttuoso, l'idea, pur suggestiva, di una tabella periodica della biologia rimane ancora lontana.

Per quel che riguarda il rapporto tra 'generi naturali' e 'caratteri analoghi', desideriamo richiamare l'attenzione sul fatto che il concetto di 'funzione', legato indissolubilmente a quello di 'analogia', ha, a nostro avviso, un chiaro sapore epistemologico. Un carattere biologico e la sua funzione vengono sempre "ritagliati" all'interno di un preciso quadro di riferimento teoretico al fine di fornirne una spiegazione. Per questa ragione, riteniamo ingiustificato lo slittamento dal piano epistemologico a quello metafisico di chi ritiene che i caratteri dei quali diamo una spiegazione funzionale appartengano a una classe privilegiata di entità che nulla hanno a che vedere con la nostra attività teoretica.

Forse, per concludere, non conviene sostenere la posizione metafisica forte, ma assai difficile da giustificare, che i caratteri biologici sono entità con loro proprietà specifiche esistenti al di là delle nostre teorie e osservazioni, ossia dei generi naturali. È invece più facile (e più plausibile) da sostenere la posizione secondo cui tali caratteri biologici sono omologhi o analoghi ad altri caratteri, ma sempre all'interno di un preciso contesto teorico di riferimento e come esito di un processo osservativo sempre carico di teoria.⁵

⁵ Sulla teoreticità della conoscenza in ambito di filosofia della scienza e sulla sua radice kantiana, cfr. Boniolo e Vidali (2003, cap. 2) e Boniolo (2007b, cap. 1).

5. Conclusioni

'Similarità' è un concetto centrale in ogni comparazione. Il problema è che si tratta di un concetto elusivo e che si rivela addirittura vuoto se usato senza una teoria alle spalle che indichi i criteri di rilevanza da applicare per decidere quando due o più cose sono simili (cfr. Goodman, 1972). In ambito biologico si ricorre alle nozioni di 'omologia' e 'analogia' per tentare di precisare e disambiguare che cosa si intenda quando si parla di similarità di caratteri biologici. Queste, come visto, sono due nozioni non antonime ma che per essere usate correttamente necessitano di un minimo di attenzione culturale sia di tipo epistemologico (per evitare di non trascurare uno dei risultati cardine della filosofia della scienza, ossia la teoreticità della conoscenza), sia di tipo storico (per rendersi conto dell'intricato sviluppo semantico che hanno avuto nel corso del tempo), sia di tipo metodologico (per impiegare nel modo giusto il termine 'analogia' e per applicare correttamente le declinazioni possibili dell'omologia: quella storica, anche nella variante molecolare, con le correlate nozioni di 'plesiomorfia', 'apomorfia', 'simplesiomorfia' e 'sinapomorfia'; quella morfologica e quella biologica). Insomma, due concetti, quelli di 'omologia' e 'analogia', che sono necessari nella cassetta degli attrezzi del biologo e del biomedico contemporaneo, ma due attrezzi che devono anche essere usati con la dovuta cautela.

Bibliografia essenziale

- Hall B.K. (a c. di) (1994), *Homology. The Hierarchical Basis of Comparative Biology*, Academic Press, San Diego (Calif.).
Sanderson M.J., Hufford L. (1996), *Homoplasy. The Recurrence of Similarity in Evolution*, Academic Press, New York.
Scotland R.W., Pennington R.T. (2000), *Homology and Systematics. Coding Characters for Phylogenetic Analysis*, Taylor and Francis, London.

5. Vincoli ed epigenesi

1. Fenomeni epigenetici

Sotto l'espressione 'processi epigenetici' è oggi indicata una classe numerosa ed eterogenea di fenomeni che riguardano la trasmissione, in una maniera non codificata nel genoma, di stati funzionali da una generazione all'altra di cellule o di organismi.

Il significato moderno del termine 'epigenesi', per come fu introdotto da Conrad Hal Waddington (1959), da un lato rimanda a 'genetica' rispetto al quale vuole proporsi – sotto certi aspetti – come antitetico, dall'altro riecheggia il significato classico. Quest'ultimo riguardava una delle due posizioni estreme (l'altra delle quali è il preformismo), in un continuo di modelli interpretativi, che fin dal XVII secolo (per non risalire ad Aristotele) hanno descritto il farsi delle forme organiche nel corso dello sviluppo. Infatti, per 'epigenesi' si intendeva la progressiva realizzazione di un'organizzazione morfologica, per altro già largamente presente nel materiale vivente prima dell'inizio dello sviluppo di un nuovo individuo.

Nella moderna nozione di 'epigenetica', invece, il rimando concettuale è al gene, o al genoma, o al cosiddetto 'programma genetico', e il suo studio ha comportato una riflessione critica su nozioni fondamentali quali quelle, appunto, di 'gene' e di 'individuo'.

2. Vincoli epigenetici e stabilità fenotipica

I fenomeni epigenetici sono coinvolti nel determinare tre ordini di vincoli: 1) il mantenimento del fenotipo di una data cellula nel tempo; 2) il mantenimento di un fenotipo cellulare attraverso successive generazioni di cellule e, infine, 3) la trasmissione di tratti fenotipici attraverso successive generazioni di organismi. Tutti e tre danno luogo a importanti questioni riguardanti la *stabilità fenotipica*.

Il primo ambito di vincoli è quello delle cellule terminalmente differenziate, che hanno cessato di dividersi e che svolgono una funzione che