
Riflessioni emistemologiche sulla teoria dell'evoluzione: la critica di Gould al darwinismo contemporaneo

Mauro Capocci

Sezione e Museo di Storia della Medicina
Università degli Studi di Roma «La Sapienza»
E-mail: mauro.capocci@uniroma1.it



ABSTRACT: Negli ultimi decenni, la teoria darwiniana dell'evoluzione ha dimostrato una notevole vitalità: al suo interno si sono prodotti dibattiti epistemologici e scientifici di grande interesse, che di fatto hanno dato nuovo splendore all'idea darwiniana. È stato in particolare il paleontologo e grande divulgatore Stephen Jay Gould a intraprendere un percorso di revisione ed espansione della teoria dell'evoluzione, che ha investito i meccanismi dell'evoluzione e messo in luce l'importanza delle contingenze storiche nella ricostruzione della storia della vita sul nostro pianeta. Il saggio, in una versione leggermente modificata, è apparso su "L'arco di Giano", primavera 2005, n.43, pp. 33-43.

PAROLE CHIAVE: Evoluzionismo, storia della scienza, epistemologia.

1. La sintesi moderna

Tra due anni si festeggeranno i 150 anni dalla pubblicazione dell'*Origine delle Specie*. A quasi un secolo e mezzo di distanza, la teoria dell'evoluzione di Charles Darwin è ancora foriera di interessanti discussioni scientifiche ed epistemologiche. Sorvoliamo sui tentativi – spesso grossolani, raramente intelligenti, sempre infondati – di criticare l'evoluzionismo darwiniano in favore del creazionismo o della più pudica idea di evoluzione guidata da un'intelligenza esterna, negli ultimi tre decenni il dibattito sulla natura e i meccanismi dell'evoluzione è stato particolarmente vivo. Questo periodo di effervescenza ha fatto seguito all'elaborazione e al consolidamento della cosiddetta "sintesi moderna", che tra gli anni Trenta e Quaranta del Novecento ha coniugato la teoria della selezione naturale di Darwin con la genetica mendeliana, così da poter inquadrare la continuità della vita con pochi e semplici principi [15],[19]. La sintesi moderna, nelle parole di uno dei suoi protagonisti, rappresentò una "convergenza di opinioni" su:

“due conclusioni fondamentali: 1) che l'evoluzione è graduale e può essere spiegata in termini di piccoli cambiamenti genetici e di ricombinazione e in termini di riordinamento di questa variazione genetica da parte della selezione naturale; e 2) che [...] è possibile spiegare tutti i fenomeni evolutivi in modo coerente sia con i meccanismi genetici, sia con le prove di tipo osservativo raccolte dai naturalisti.” [18]

Questo processo ha conciliato due tradizioni di ricerca: quella della genetica e quella delle discipline più propriamente naturalistiche. Mentre sono state messe da parte altre istanze contigue ma esterne, come la ricerca sui meccanismi dello sviluppo, che solo ora vedono riconosciuta la loro importanza con il grande interesse suscitato dal campo dell'*Evo-Devo* (*Evolution-Development*). Così, alla metà del Novecento, la grande cornice intellettuale della *teoria sintetica* è divenuta il paradigma unificante della biologia. Necessità scientifiche, epistemologiche e storiche sono alla base di questa sorta di dogmatismo, che ha di fatto permesso alla teoria dell'evoluzione darwiniana – e quindi alla biologia tutta – di raggiungere uno status nella comunità scientifica simile a quello delle discipline più antiche e di maggiore tradizione:

“La biologia è entrata in un periodo di sintesi, e oggi non presenta più lo spettacolo di numerose sottoscienze semi-indipendenti e largamente contraddittorie, ma è arrivata allo stesso livello di unità di scienze più antiche come la fisica, in cui l'avanzamento in un ramo produce quasi contemporaneamente avanzamenti in tutti in campi, e la teoria e a sperimentazione marciano fianco a fianco” ([15] p.26)

2. Gould e la critica della sintesi

Dopo un periodo di relativa calma, a partire dagli anni Settanta il darwinismo della teoria sintetica è diventato oggetto di numerose proposte di riformulazione, che hanno poi dato vita a dibattiti duraturi e molto accesi tra i sostenitori delle diverse opinioni. Tra i principali punti messi sotto accusa, ci fu il gradualismo della teoria darwiniana. Nel 1972, due paleontologi americani, Stephen Jay Gould e Niles Eldredge, indicarono il gradualismo come fonte del

“vago senso di insoddisfazione che [...] alcuni paleontologi hanno sempre provato per le premesse darwiniane secondo cui i meccanismi microevolutivi possono mettere in piedi tutto il grande spettacolo dei viventi semplicemente accumulando i risultati via via più consistenti nell'enormità dei tempi geologici” ([13] p.51)

Eldredge e Gould considerarono il gradualismo della teoria sintetica come il prodotto di un pregiudizio dello stesso Darwin, e non una parte necessaria della teoria. Le conseguenze paleontologiche del gradualismo –

cioè che la documentazione fossile sia una lunga sequenza di forme intermedie continue e caratterizzate da gradazioni insensibili e che tali forme di transizione siano dovute alle imperfezioni della documentazione fossile – rendono virtualmente infalsificabile la teoria dell'evoluzione: ogni vuoto può essere giustificato. La teoria viene quindi esposta a critiche scientifiche ed epistemologiche, poiché aggiunge all'idea della selezione naturale un'ipotesi non testabile puramente interpretativa. La proposta alternativa dei due paleontologi fu la cosiddetta *teoria degli equilibri punteggiati*: la nascita di nuove specie avviene rapidamente, punteggiando lunghi periodi in cui le specie sono stabili, in equilibrio. Questa teoria è divenuta il punto di partenza per una revisione di vasta portata dell'evoluzionismo e quindi per una lunga diatriba interna al campo darwiniano, di cui Gould è stato per trent'anni il protagonista. Per la parte opposta, è stato il genetista inglese Richard Dawkins il principale attore del dibattito, rappresentando la vera e propria antitesi di Gould.

La polemica è nata proprio in seguito alla critica alla teoria sintetica contenuta nella teoria degli equilibri punteggiati e poi esplicitata da Gould in diversi libri e articoli, ipotizzando la possibilità che la selezione naturale non sia l'unica forza a plasmare l'evoluzione dei viventi. Già nell'articolo del 1972 si fa strada l'ipotesi che la realtà biologica su cui opera l'evoluzione sia costituita una gerarchia di livelli che va oltre i singoli organismi, comprendendo in particolare la selezione al livello delle specie. Rispetto a quest'idea, sviluppata in particolare da Steven Stanley [20] e da Elizabeth Vrba [21], Dawkins è andato in direzione radicalmente opposta: una visione non-gerarchica del processo di selezione naturale spostata ad un livello inferiore, secondo la quale è il singolo gene o un insieme limitato di geni, il reale oggetto di selezione:

“Il modo migliore di guardare all'evoluzione è nei termini di selezione al livello più basso possibile. [...] L'unità fondamentale di selezione, e quindi di interesse, non è la specie, né il gruppo e neanche l'individuo in senso stretto. È il gene, l'unità dell'ereditarietà.” ([2] p.12)

Dawkins predilige dunque una visione riduzionista (sia detto senza connotazioni negative) in cui *un* processo – la selezione – avviene a *un* livello di realtà – i geni. Come detto, Gould ha invece sostenuto l'esistenza di diversi livelli di realtà biologica, ampliando

“la teoria darwiniana dall'unico livello di selezione (corrispondente agli organismi) a un modello di selezione gerarchizzato che opera simultaneamente a più livelli di individualità (nel senso accettato da Darwin) rappresentati da geni, linee cellulari, organismi, demi, specie, cladi.” ([13] p.26)

A fianco della selezione, vengono quindi rivalutate una serie di altre dinamiche ecologiche e comportamentali che influiscono sul processo evolutivo, come la *deriva genica* (un processo fondamentalmente casuale e non direttamente adattativo, ipotizzato già negli anni Trenta da Sewall Wright, e poi marginalizzato dalla Sintesi Moderna) e le migrazioni, che portano a diversi modelli di speciazione.

Anche l'unicità del processo selettivo come motore dell'evoluzione è stata messa in dubbio da Gould. Darwin stesso, nell'*Origine delle Specie* aveva affermato che “la selezione naturale è stata il più importante, ma non l'unico mezzo di modificazione” ([1] p.81). Gould ha fatto propria questa affermazione rivendicando non tanto l'esistenza di cause efficienti dell'evoluzione non darwiniane (ad esempio l'evoluzione lamarckiana per mezzo dell'eredità dei caratteri acquisiti, o le varie forme di evoluzione orientata a un fine, qualunque esso sia), quanto piuttosto sottolineando l'importanza della contingenza storica e del caso nella determinazione del percorso evolutivo seguito dalle diverse forme di vita. Con il genetista Richard Lewontin, Gould nel 1979 scrisse un altro articolo divenuto un classico, per evidenziare che nel ricostruire il passato delle specie

“spesso gli evoluzionisti usano la consistenza con la selezione naturale come unico criterio e considerano finito il loro lavoro quando riescono a confezionare una storia plausibile.” [12]

Gould e Lewontin criticarono la tendenza a cercare a ogni costo una spiegazione selezionista alle caratteristiche degli organismi: ogni tratto deve quindi avere un vantaggio selettivo. Questo atteggiamento impoverisce la ricerca sia dal punto di vista scientifico, sia epistemologico, non solo togliendo spazio ad altri programmi di ricerca (ad esempio sulle costrizioni morfologiche dei processi epigenetici) ma anche provocando una chiusura rispetto a una visione storica del processo evolutivo. Questa visione, che prende in considerazione le limitazioni al processo evolutivo, sembrerebbe invece essere necessaria per spiegare molte delle forme organiche note, sviluppatesi in una determinata direzione a causa di vincoli frutto di precedenti “scelte” evolutive. È appunto il caso dei *pennacchi* della cupola di San Marco: strutture architettoniche necessarie (si tratta della nicchia triangolare che si forma all'incontro tra le volte della cupola, là dove finisce il pilastro di sostegno),¹ che vengono riadattate per contenere l'immagine dei 4 evangelisti: i pennacchi nascono per un vincolo fisico, ma vengono riutilizzate pittoricamente.

Ipotizzando invece che l'evoluzione avvenga esclusivamente per selezione naturale, questa diviene un processo algoritmico – come già adombrato negli anni Trenta da Ronald A. Fisher, uno dei fondatori della



Figura 1. I pennacchi della cupola di San Marco.

¹ L'articolo, in originale e in traduzione italiana, con un'interessante introduzione, si può trovare al sito: <http://www.swif.uniba.it/lei/storiasc/diffusione/pennacchi/pennacchi.htm>

sintesi moderna, e poi sostenuto da Dawkins [2]-[4] e Dennett [6], dotato di poteri illimitati. L'adattamento massimo, ottimale, è il risultato di tale algoritmo.

Tuttavia, è proprio la mancanza di perfezione delle strutture organiche che sembra essere una dimostrazione dell'evoluzione darwiniana, come già lo stesso Darwin aveva sottolineato argomentando contro "la teoria della creazione":

"Né dobbiamo meravigliarci se tutte le combinazioni della natura non sono, per quanto c'è dato di giudicare, assolutamente perfette, come persino nel caso dell'occhio umano; o se alcune di esse ripugnano alle nostre idee sull'adattamento. [...] La meraviglia invero è, in base alla teoria della selezione naturale, che non siano stati individuati casi più numerosi di mancanza di perfezione." ([1] p.538)

Il tema, oltre che da Gould (con il celebre esempio del "pollice del panda", un pollice opponibile evoluto da un ossicino del polso), è stato giustamente enfatizzato anche dal biologo molecolare francese François Jacob, che ha metaforizzato la questione parlando di "ingegneria e bricolage":

"[...] la selezione naturale opera non come un ingegnere ma come un bricoleur, il quale non sa esattamente cosa produrrà, ma che recupera tutto quello che trova in giro[...]: insomma un bricoleur che utilizza tutto ciò che ha sotto mano per farne qualche oggetto utile. [...] Spesso senza progetti a lungo termine, il bricoleur dà ai suoi materiali funzioni non previste per la produzione di un nuovo oggetto. [...] L'evoluzione si comporta come un bricoleur che nel corso di milioni e milioni di anni rimaneggia lentamente la sua opera, ritoccandola continuamente, tagliando da una parte, allungando da un'altra, cogliendo tutte le occasioni per modificare le vecchie strutture in vista delle nuove funzioni." ([14], pp.17-18)

Ammettendo invece altre cause evolutive o altre limitazioni, l'evoluzione non sembra più caratterizzata esclusivamente dalla "necessità" nomologica e quasi normativa che Dawkins vorrebbe introdurre, grazie anche all'uso di metafore riduzioniste – come quella del software – per descrivere il genoma e il suo comportamento, affermando ad esempio che un gene è esattamente

"un sottoprogramma del software [che] può essere copiato da una specie e passato in un'altra specie, dove lavorerà esattamente nel modo in cui lavorava nella specie originaria." ([5] p.31)

Al contrario, nella visione di Gould la storia naturale è fortemente dipendente da eventi casuali o dalla contingenza. Una spiegazione storica si basa sul fatto che, data una catena causale di eventi, l'ultimo di essi non si sarebbe verificato se una qualsiasi delle fasi precedenti non avesse avuto luogo o fosse stata anche leggermente differente. L'esito finale sarebbe stato altrettanto spiegabile, anche se diverso [11]. Con un'altra metafora, riavvolgendo il "film della vita" e facendolo ripartire, vedremmo una storia diversa.

L'intrinseca casualità iniziale è la base per lo sviluppo successivo, che può avvenire secondo le regole della selezione naturale. Un processo evolutivo che avesse avuto inizio in un altro modo (esattamente equiprobabile a quello che ha effettivamente avuto luogo), sarebbe stato ugualmente spiegabile, anche se, con gran probabilità non sarebbe stato il genere *Homo* a studiarlo.

"L'ordine moderno non fu garantito da leggi fondamentali (selezione naturale, superiorità meccanica nei piani anatomici) e neppure da generalità di livello inferiore dell'ecologia o della teoria dell'evoluzione. L'ordine moderno è in gran parte un prodotto della contingenza. [...] qualsiasi ripetizione, modificata da un qualsiasi particolare iniziale insignificante, avrebbe fornito un risultato diverso ugualmente ragionevole e risolvibile." ([11] pp.296-297)

Questo non significa l'assenza di leggi, ma semplicemente che le leggi fanno da sfondo, mentre i particolari vengono man mano fissati casualmente nella storia dell'evoluzione. La nascita della vita, secondo gli esperimenti compiuti e molti dei modelli autorganizzativi emersi negli ultimi decenni (si veda ad esempio [16],

la cui metodologia è comunque profondamente riduzionista), era quasi inevitabile, data la particolare situazione terrestre. Ciò che invece non è necessario è lo sviluppo successivo lungo il percorso che, faticosamente, ha portato a questo punto.

L'istanza presentata da Gould è quella di mettere in luce di volta in volta gli aspetti epistemologicamente più importanti a seconda del contesto analizzato, esplorando le ipotesi più feconde con un approccio euristico. L'impatto con un grande asteroide che ha quasi certamente dato il via alla catastrofica estinzione alla fine del Cretaceo è uno dei più citati esempi per il quale invocare un maggiore adattamento selettivo delle specie sopravvissute sembra pressoché inutile. In questo caso, come per le altre grandi estinzioni di massa, le regole del gioco della sopravvivenza sono diverse, e l'adattamento per selezione graduale non può essere utile agli organismi. La sopravvivenza dipende da caratteri sviluppati in precedenza per altri motivi, e che si sono poi casualmente rivelati utili perché le specie resistesse alle nuove condizioni ambientali. La selezione nei periodi di estinzione funziona come setaccio, ma non provoca evoluzione. La subitanità di tali eventi, unita alla loro relativa rarità, fa sì che essi non possano far sviluppare per mezzo della selezione caratteri favorevoli in quelle particolari condizioni. Di conseguenza, a meno di non ammettere la retrocausazione come tratto peculiare della storia naturale, la sopravvivenza sembra essere quasi del tutto una questione di fortuna. Eldredge [8],[9] ha esteso questa visione anche al mondo contemporaneo suggerendo che, dopotutto, le specie che stanno scomparendo a causa della progressiva antropizzazione del pianeta, non vadano considerate le meno adatte, quanto le più sfortunate. Osservando il lunghissimo periodo della storia della vita sulla Terra, dunque, va sottolineata l'importanza della contingenza storica e del caso, oltre che dell'evoluzione per selezione naturale, attribuendo – secondo Gould – un nuovo ruolo alla casualità: il caso nel darwinismo della teoria sintetica è fondamentale, ma non ha nulla a che fare con la direzione del cambiamento evolutivo, mentre questa reinterpretazione gli conferisce la capacità di influire sull'effettivo orientamento di ciò che accade ed è accaduto.

La revisione del darwinismo è dunque di vasto impatto, investendo non solo l'articolazione gerarchica della teoria, ma anche l'effettiva "efficacia" (*efficacy*) e la "portata" (*scope*) dell'evoluzione darwiniana. Da un lato, facendo sì che

"il puro funzionalismo di un approccio strettamente darwiniano [...] all'adattamento non basti più a spiegare il tracciato delle linee filetiche o il popolarsi con addensamenti disomogenei del morfospazio del mondo organico" ([13] p.27).

Dall'altro, sottoscrivendo *in toto* l'idea che la microevoluzione possa aver creato per accumulazione su grandi archi di tempo i *pattern* osservati nell'evoluzione organica, ma al contempo respingendo

"il ragionamento secondo cui da tali estrapolazioni si possa ottenere l'intera panopia dei fenomeni della storia dei viventi senza l'esplicita integrazione di modalità macroevolutive per il caratteristico esplicarsi di processi che si svolgono in ordini temporali più alti" ([13] p.27)

Gould propone dunque una visione caratterizzata da "meccanismi distinti a scale diverse in un modello più generale dell'emergere di numerosi ordini temporali". In questo modello

"la convenzionale microevoluzione darwiniana è preponderante nell'ordine 'ecologico' degli intervalli di tempo brevi e delle dinamiche intraspecifiche; gli equilibri punteggiati prevalgono nell'ordine 'geologico' delle tendenze filetiche basate su dinamiche interspecifiche [...]; le estinzioni di massa (che possono essere spesso catastrofiche) agiscono come la forza predominante nel generale schema macroevolutivo nella storia a livello globale del relativo sorgere e tramontare dei cladi." ([13] p.120)

3. Fondamentalisti vs pluralisti

Con un'abile mossa retorica, Gould nel 1997 ha definito i suoi oppositori "fondamentalisti darwiniani", in contrasto ai "pluralisti". La discussione si è raramente svolta intorno a questioni strettamente scientifiche, ad esempio sui risultati di un esperimento o sull'attribuzione sistematica di un fossile. Piuttosto, si è trattato di una diatriba epistemologica che ha contrapposto due ottiche diverse con cui osservare il mondo vivente. Da un lato quella che si rifà a interpretazioni riduzioniste della teoria dell'evoluzione, appoggiandosi in larga parte alle metodologie e ai concetti della genetica e della biologia molecolare, in cui vi è una tendenza a ricercare leggi normative e meccanismi funzionali. Dall'altro la prospettiva maggiormente naturalistica che introduce i metodi di ricostruzione narrativa propri della geologia e della paleontologia, con molti aspetti in comune con le discipline storiche, in cui è la narrazione a posteriori ad avere maggiore spazio.

Ernst Mayr, uno dei padri fondatori della teoria sintetica, aveva individuato una dicotomia tra la biologia delle *cause prossime* e la biologia delle *cause remote*: la prima risponde alle domande sul "come" avvengono i fenomeni biologici, mentre la seconda risponde al "perché" essi hanno luogo, una domanda "senza significato nel mondo degli oggetti inanimati" ([18] p.72). Questa seconda opzione è resa possibile proprio dal quadro creato dalla teoria dell'evoluzione. A livello epistemologico però, una teoria che riduca il cambiamento evolutivo a un processo algoritmico rischia di far perdere di vista proprio la peculiarità che il "perché?" storico introdotto da Darwin attribuisce alla biologia evolutiva e che costituisce il nocciolo duro dell'autonomia della biologia rispetto alle altre discipline scientifiche.

La sintesi moderna, che ha integrato le "due biologie", fu preceduta da profondi dissidi tra i sostenitori delle diverse posizioni rispetto alla teoria darwiniana: una situazione simile per molti versi a quella attuale, ulteriormente aggravata dalla recrudescenza creazionista che ha sfruttato le polemiche interne al fronte evolucionista per guadagnarsi visibilità, invero anche agevolata da alcune opinioni provocatorie espresse dallo stesso Gould.

I fondamenti scientifici della sintesi moderna, in particolare l'esclusività della selezione naturale e la gradualità dell'evoluzione, sono ora al centro di aspre polemiche. Tuttavia, sono ancora certamente validi i principi metodologici e lo spirito di integrazione che l'hanno caratterizzata, e che le hanno permesso di sciogliere al proprio interno tensioni apparentemente inconciliabili. I due percorsi teorici che oggi si contrappongono sono entrambi validi: una "nuova sintesi" che li riavvicini e li pensi compatibili sembra possibile e auspicabile, aggiungendo nuovi piani al grandioso edificio intellettuale costruito da Charles Darwin.

4. Darwiniano e Darwinista

Da questo tentativo di espansione risulta una suddivisione su due livelli della teoria dell'evoluzione. C'è un piano epistemologico- filosofico, con un grande modello che può essere detto darwiniano. E c'è un piano più distintamente scientifico, "tecnico", sul quale il sistema di riferimento prevalente è rappresentato dal darwinismo della teoria sintetica. La cornice concettuale della biologia evolutiva è attraversato da questa divisione. A livello tecnico, si può forse sostenere che il darwinismo della Sintesi sia in una fase tale che le ipotesi, gli oggetti di studio, le sperimentazioni, i fondi per la ricerca, sono orientate secondo le linee del modello *darwinista*. Per ogni singola disciplina riconducibile alla biologia evolutiva si possono rintracciare le implicazioni per i programmi di

ricerca. Ad esempio, nella paleontologia esiste in effetti una cornice concettuale darwinista al di fuori della quale si pone l'ipotesi degli equilibri punteggiati.

In generale è però azzardato parlare, per l'espansione del darwinismo, di una rivoluzione che sostituisce un paradigma pre-esistente: piuttosto, osserviamo l'accostamento di nuovi concetti ai vecchi già presenti..

L'espansione del darwinismo sembra quindi più il naturale processo di costruzione teorica conseguente al mutamento, più profondo, determinato dall'introduzione del concetto epistemologico di evoluzione darwiniana. È infatti questo, e su questo punto l'accordo è pressoché totale, il reale evento rivoluzionario, che ha portato alla formazione del grande paradigma delle scienze biologiche tutte, quello detto appunto *darwiniano*.

Vi è l'illusione che il darwinismo della Sintesi possa considerarsi a tutti gli effetti un modello concettuale, scientifico ed epistemologico per le scienze biologiche: illusione legata anche ai numerosi successi che i suoi programmi di ricerca hanno conseguito. D'altra parte, è vero che numerosi sono anche i filoni di ricerca che si sono mossi all'esterno di questa cornice. La grande diversità esistente nelle discipline biologiche sembra quindi rendere impossibile l'esistenza di un unico modello. Piuttosto, si potrebbe parlare di microparadigmi "tecnici" darwinisti racchiusi in un unico macroparadigma epistemologico (in senso filosofico, non metodologico) *darwiniano*. È all'interno di questo macroparadigma darwiniano che ha luogo l'espansione del darwinismo.

La conseguenza più rilevante, profondamente darwiniana, è la riaffermazione dello *status* epistemologico (stavolta sia nel senso di filosofia che di metodologia della scienza) della biologia evolutiva, diverso rispetto alle altre scienze. Come si è visto, essa ha al suo interno un nucleo di "storia" che la riduzione ai geni meccanicamente selezionati tende a cancellare.

Il problema è quindi di accettare che l'"idea pericolosa" di Darwin (per usare l'espressione di Dennett), e il suo contenuto filosofico radicale, cioè il paradigma *darwiniano*, non sono racchiusi e limitati dal meccanismo di selezione naturale (cioè il paradigma *darwinista*): vanno molto al di là di esso, quale che sia la causa efficiente dell'evoluzione (purché sia naturale come la selezione).

Espandere il darwinismo, utilizzando gli strumenti messi a disposizione dalle diverse discipline pertinenti, dalla genetica alla dinamica dei sistemi complessi, insieme alla paleontologia e, perché no, alla filosofia, rende possibile considerare Darwin qualcosa di più che la semplice espressione dei suoi geni.

Bibliografia

- [1] C. Darwin, *L'origine delle specie. Selezione naturale e lotta per l'esistenza*, Torino, Bollati Boringhieri (1859).
- [2] R. Dawkins, *The selfish gene*, Oxford, Oxford University Press (1976).
- [3] R. Dawkins, *The blind watchmaker*, New York, Norton (1986).
- [4] R. Dawkins, *Alla conquista del monte improbabile. L'incredibile avventura dell'evoluzione*, Milano, Mondadori (1997).
- [5] R. Dawkins, *Il cappellano del diavolo*, Milano, Raffaello Cortina (2004).
- [6] D.C. Dennett, *Darwin's dangerous idea : evolution and the meanings of life*, New York, Simon & Schuster (1995).
- [7] N. Eldredge e S.J. Gould, *Punctuated equilibria. An alternative to phyletic gradualism. Models in paleobiology*, T.J.M. Schopf. San Francisco, Freeman Cooper, (1972) 82-115.

- [8] N. Eldredge, *Ripensare Darwin. Il dibattito alla tavola alta dell'evoluzione*, Torino, Einaudi (1999).
- [9] N. Eldredge, *La vita in bilico. Il Pianeta Terra sull'orlo dell'estinzione*, Torino, Einaudi (2000).
- [10] S.J. Gould and R.C. Lewontin, *The spandrels of San Marco and teh Panglossian Paradigm: a critique of the adaptationist programme*, *Proceedings of the Royal Society B* **205** (1979) 581.
- [11] S.J. Gould, *La vita meravigliosa*, Milano, Feltrinelli (1990).
- [12] S.J. Gould, *Fondamentalismo darwiniano*, *La Rivista dei libri* **10** (1997) 22.
- [13] S.J. Gould, *La struttura della teoria dell'evoluzione*, Torino, Codice Edizioni (2003).
- [14] F. Jacob, *Evoluzione e bricolage. Gli espedienti della selezione naturale*, Einaudi (1978).
- [15] J. Huxley, *Evolution, the modern synthesis*, London, G. Allen & Unwin ltd (1942).
- [16] S.A. Kauffman, *The origins of order. Self-organization and selection in evolution*, New York - Oxford, Oxford University Press (1993).
- [17] T.S. Kuhn, *La struttura delle rivoluzioni scientifiche. Come mutano le idee nella scienza*. Torino, Einaudi (1969).
- [18] E. Mayr, *Storia del pensiero biologico. Diversità, evoluzione, eredità*, Torino, Bollati Boringhieri (1990).
- [19] E. Mayr e W.B. Provine, *The Evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology*, Cambridge, Mass., Harvard University Press (1980).
- [20] S.M. Stanley, *Macroevolution. Pattern and Process*, San Francisco, W.H. Freeman and Company (1979).
- [21] E.S. Vrba, *Patterns in the fossil record and evolutionary processes. In beyond neo-darwinism. An introduction to the new evolutionary paradigm*, a cura di M.-W. Ho and P.T. Saunders. London, Academic Press (1984) 115-142.