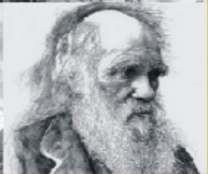
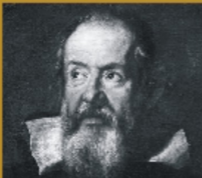


Barberini, Bordonaro, Casiraghi,
Luigi Luca e Francesco Cavalli Sforza, Ferraguti,
Mandrioli, Minazzi, Peri, Vidoni, Vinassa de Regny

GALILEO E DARWIN

Due giganti della scienza moderna

A cura del
Centro Filippo Buonarroti



I PENNACCHI E IL DOTTOR PANGLOSS¹

Marco Ferraguti

La storia dell'evoluzionismo del '900 è costellata di libri che sono diventati delle specie di icone, ma spesso accade che quelli che sono considerati icone dalle persone esterne al mondo di chi studia l'evoluzione, non lo sono affatto per gli evoluzionisti militanti. È questa la condizione de *Il caso e la necessità* di Jacques Monod o de *Il gene egoista* di Richard Dawkins, grandi e bellissimi libri, che però, dal punto di vista di biologi e naturalisti militanti, hanno avuto solo il pregio di dare corpo a idee che circolavano da tempo. Ma succede anche il contrario, e cioè di figure, o testi che sono delle vere pietre miliari dell'evoluzionismo moderno, che sono completamente sconosciute al di fuori della cerchia degli esperti. È questo il caso di Bill Hamilton o di Gorge C. Williams che hanno formato il nostro pensiero sulla selezione naturale e il sesso.

Poi ci sono dei personaggi "a cavallo", che sono notissimi, magari per motivi diversi, sia nel mondo accademico, della ricerca attiva, che al di fuori, sui mezzi di comunicazione di massa. Due di essi sono Stephen Jay Gould e Richard C. Lewontin. Dick Lewontin (1929-) ha rivoluzionato lo studio dell'evoluzione molecolare negli anni '60 del Novecento introducendo l'elettroforesi per lo studio delle popolazioni naturali, un metodo che ha consentito di avere un'idea abbastanza precisa e a costo accettabile della variabilità in natura. Poiché la variabilità genetica è il punto di partenza dell'evoluzione, si può immaginare qual portata può aver avuto questa innovazione. Steve Gould (1941-2002) era un paleontologo con una formazione culturale vastissima, che è partito dallo studio di fossili recenti di molluschi per indagare lo stile del cambiamento dei viventi su tempi

¹Nota: questo capitolo è l'estensione di un testo pubblicato in *Modelli e processi dell'evoluzione* (a cura di C. Castellacci e M. Ferraguti) Pearson, 2011, in corso di stampa

lunghi, e ha prodotto idee innovative sia sull'evoluzione (il modello dell'*equilibrio punteggiato*), che sulla storia della scienza, con la rivisitazione di personaggi a volte ingiustamente dimenticati. Ambedue i personaggi, Lewontin e Gould, erano e sono noti al grande pubblico, Lewontin come un acceso polemico, Gould come infaticabile scrittore di articoli di fondo per *Natural History Magazine*, poi raccolti in libri di grande successo di pubblico, persino in Italia.

Nel 1979 questi due personaggi si unirono per produrre un articolo che ha cambiato – mi sento di dire per sempre – il nostro modo di guardare il mondo dei viventi. Per capire la portata del loro intervento, occorre fare un passo indietro: Darwin nell'*Origine delle specie* aveva convinto tutti del *fatto* dell'evoluzione; dopo la pubblicazione di quel libro solo sparuti gruppi di fanatici hanno avuto il coraggio di negare che la vita abbia una storia. Meno fortuna ha avuto Darwin nel proporre quello che a suo avviso è il meccanismo principale della storia, la selezione naturale: se da un lato la selezione viene osteggiata per motivi morali, filosofici o religiosi, dall'altro essa viene trasformata da molti seguaci «più darwinisti di Darwin» in una specie di bacchetta magica onnipotente. Darwin, al contrario, pur essendo molto fiero della sua scoperta, è altresì conscio dei suoi limiti. In nessun punto dell'*Origine* Darwin afferma l'onnipotenza della selezione naturale, ma molti dei suoi seguaci si comportarono come se così fosse, tanto da indurre lo stesso Darwin a introdurre una frase nella VI edizione del suo libro più importante

Ma poiché le mie conclusioni sono state di recente molto travisate, e si è affermato che io attribuisco la modificazione delle specie esclusivamente alla selezione naturale, mi si permetterà di far notare che nella prima edizione di quest'opera e successivamente, ho posto nella posizione più evidente - cioè alla fine della introduzione - le seguenti parole: «Sono convinto che la selezione naturale è stato l'agente principale, ma non unico, della modificazione». Ciò non ha valso. Grande è la forza di una interpretazione pertinacemente erronea; ma la storia della scienza dimostra che fortunatamente tale forza non persiste a lungo.

Questa ultima sembra un'aggiunta un po' forzata: in una lettera successiva a T.H. Huxley, (21 settembre 1871) scrive: «Sarà una lunga battaglia, dopo che saremo morti e sepolti [...]

Grande è il potere del travisamento».

Ed è esattamente ciò che è successo: i «darwinisti» diventeranno pian piano quelli che spiegano tutto attraverso la selezione naturale e in particolare andranno in cerca dappertutto di adattamenti, i «prodotti» della selezione, con la filosofia «se un certo carattere esiste, allora è perché è *adatto*, e *quindi* è stato plasmato dalla selezione naturale». Un atteggiamento del genere ha particolarmente caratterizzato lo studio dell'evoluzione negli Stati Uniti, mentre in Europa altre linee di pensiero si sono sviluppate accanto a quella che, come vedremo, fu definita da Gould e Lewontin: *adattazionismo*.

Ma alcuni personaggi dell'evoluzionismo anglofono, e fra questi Gould e Lewontin, erano su lunghezze d'onda diverse, e le loro posizioni critiche vennero alla luce in un articolo poi diventato famoso. Lo stesso S.J. Gould ne racconta l'origine ne *La terza cultura* di John Brockman (1996, trad it, p. 46): «Scrivendo nel 1977 il mio primo libro *Ontogeny and Phylogeny*, [il primo – e secondo molti il più bello dei suoi libri, e l'unico non tradotto in italiano, n. d. r.] mi ero avvicinato alla biologia non adattazionista o strutturale tedesca e francese: la scuola continentale che si contrappone alla tradizione inglese. Mi preoccupava inoltre l'eccessivo ricorso all'adattazionismo da parte della letteratura sociobiologica».

Nel 1978, dunque, a Dick Lewontin fu chiesto di preparare il discorso di chiusura del congresso della Royal Society intitolato *The evolution of adaptations by means of natural selection* (L'evoluzione degli adattamenti per mezzo della selezione naturale)

in rappresentanza della corrente non adattazionista: un intervento di grande prestigio, concesso dagli inglesi con il loro consueto fair-play. Ma Dick odia volare, e all'epoca era occupatissimo su altri progetti. Quindi, dato che le nostre idee sull'argomento coincidevano, mi chiese di prendere il suo posto alla conferenza londinese. Scrisi l'intervento praticamente da solo. Si trattava di una critica del panadattazionismo, nella quale cercavo di spiegare perché la selezione naturale non riesce a spiegare tutti i caratteri di un organismo. Il mio intento non era di confutare la selezione naturale darwiniana, quanto di ridimensionarne la portata (Brockman, 1996, trad it, p. 46).

L'articolo di Gould e Lewontin (1979) si intitola: *I pennacchi*

di San Marco e il paradigma di Pangloss: critica del programma adattazionista, un titolo, ammettiamolo, insolito per un articolo che parla di storia della vita sulla Terra. Ci sono i pennacchi, cioè quelle strutture «a triangolo curvo» che nelle costruzioni classiche derivano dall'appoggiare una cupola emisferica su una struttura sottostante, ad esempio alle volte curve, come accade in molte chiese, ad esempio, all'incrocio delle navate col transetto e la cupola. Poi si menziona San Marco, quello di Venezia, seguito dalla parola «paradigma», certo poco familiare ai biologi («matrice disciplinare di una comunità scientifica che cristallizza una visione globale del mondo su cui indaga la comunità di scienziati di una determinata disciplina» è una possibile definizione); c'è poi il Dottor Pangloss, uno dei personaggi del *Candide* di Voltaire (che a un certo punto del racconto dice: «Ogni cosa è fatta per lo scopo migliore. I nostri nasi sono fatti per portare gli occhiali. Le gambe sono chiaramente fatte per portare le brache, e noi le portiamo».); infine una parola (per quei tempi) nuova: «adattazionismo». Sorvolando per un momento sulle motivazioni che hanno spinto i due autori a formulare un titolo del genere (una breve discussione in Ferraguti, 2004), si può dire che l'articolo è una critica feroce al modo di procedere di molto evoluzionismo della seconda metà del novecento, soprattutto americano. Gould e Lewontin sviluppano la loro critica con un parallelo, appunto, architettonico: molti ricercatori si comportano, appunto, come chi consideri i pennacchi della cupola di San Marco, che ospitano le immagini dei quattro evangelisti, come se fossero stati *progettati allo scopo* di essere ricoperti dai mosaici che raffigurano Marco, Luca, Matteo e Giovanni. È evidente ad ogni lettore che i pennacchi esistono perché sono un vincolo architettonico, *perché non possono non esistere* in una chiesa che ha quella struttura, e che, visto che sono quattro, chi ha immaginato la decorazione ha pensato di metterci i quattro evangelisti. Sotto ai loro piedi, dove i pennacchi si restringono, sono stati piazzati i quattro fiumi biblici, il Tigri, l'Eufrate, il Nilo e l'Indo, ognuno dei quali regge un'anfora che versa acqua su un fiore sottostante, posto nella punta inferiore del pennacchio. Per quanto meravigliosi siano i mosaici che decorano i pennacchi di San Marco, a nessuno verrebbe in mente di pensare che essi siano stati costruiti *per ospitarli*.

Ma attenzione: Gould avverte:

Dire che qualcosa nasce come effetto secondario non significa certo negare l'importanza delle sue conseguenze [...] Infatti i pennacchi di San Marco, nonostante la loro origine, sono molto rilevanti per il programma iconografico della basilica, in cui domina una radiosa simmetria: le decorazioni delle cupole, infatti, sono divise sempre in quattro parti in armonia con i pennacchi sottostanti. (Brockman, 1996, trad. it., p 47)

Il messaggio di Gould e Lewontin è: voi vi inventate delle storie *ad hoc* delle *Storie proprio così* come quelle del libro di Kipling, che spiega, ad esempio, che la proboscide è nata perché un coccodrillo ha tirato il naso – fino ad allora normale – ad un elefantino. A molti, che non frequentano la letteratura evoluzionistica, l'attacco dei due «al cuore dell'impero» (cioè la selezione naturale) potrebbe sembrare esagerato. Tuttavia, vorrei ricordare che già molti anni prima di Gould e Lewontin, uno dei padri dell'evoluzionismo moderno, Julian Huxley, uno scienziato britannico anch'esso «scomodo» scrisse:

Ed infine, lo stesso darwinismo divenne sempre più teorico. La dimostrazione sulla carta che un carattere fatto così e così era o poteva essere adattativo, veniva considerata da molti scrittori come una prova sufficiente che esso dovesse la sua origine alla selezione naturale. Gli studi sull'evoluzione divennero sempre più dei puri trattati di casistica di adattamenti reali o supposti. Il darwinismo dell'ultima parte del secolo XIX giunse a ricordare la scuola di teologia naturale della prima parte dello stesso secolo. Paley *redivivus*, si potrebbe dire, ma filosoficamente capovolto, con la Selezione Naturale al posto dell'Artefice Divino, come *deus ex machina*. (Huxley, 1942, trad. it, p.49).

Dunque, le critiche contenute in *Spandrels*, come tutti chiarono da allora in poi l'articolo, erano già nell'aria. Ciò che spinse i due al loro attacco frontale fu la nascita della sociobiologia, ossia lo studio delle basi biologiche del comportamento animale, che subì quasi subito una deriva, da parte dei soliti epigoni troppo zelanti, verso il desiderio di spiegare come ogni comportamento, e ovviamente anche quelli umani, sia originato da un processo adattativo biologico. Ma il tono usato da Gould e Lewontin, ironico, e in alcuni punti anche beffardo, toccò subito dei nervi scoperti:

Scegliendo un esempio nel campo dell'architettura, avevo

cercato di non incrociare le spade con i biologi darwinisti sul loro terreno, come invece sarebbe successo con un esempio tratto dal regno della vita organica. Ma la mia astuzia si rivelò inutile: contravvenendo alla sua funzione di moderatore, Arthur Cain chiuse il congresso londinese con un feroce attacco nei nostri confronti. Ci accusò di aver attaccato l'adattazionismo solo perché contrari alle implicazioni politiche della sociobiologia, tradendo così la nostra imparzialità di scienziati. (Gould in Brockman, 1996, trad it, p. 48) [qui Gould esagera un po', se dobbiamo tener fede al discorso di Cain riportato negli atti del convegno, n. d. r.]

Bisogna dire che gli esempi di adattazionismo sono veramente molti nella letteratura evoluzionistica, e Gould e Lewontin si divertono a presentarne alcuni nel loro graffiante articolo, a partire dalla spiegazione adattativa del cannibalismo

[...] l'antropologo Michael Harner ha proposto (1977) che i sacrifici umani degli Aztechi siano nati come una soluzione per la cronica mancanza di carne (in effetti le gambe delle vittime erano spesso consumate, ma solo dalle persone di elevato rango sociale). E.O. Wilson (1978) [il padre della sociobiologia N.d.R.] ha usato questa spiegazione come un'illustrazione di prima mano di una predisposizione adattativa di natura genetica verso il cannibalismo nell'uomo. Harner e Wilson ci chiedono di considerare un sistema sociale elaborato e un complesso di giustificazioni esplicite che coinvolgono miti, simboli e tradizioni come meri epifenomeni generati dagli Aztechi come un'inconscia razionalizzazione per mascherare la «reale» ragione di tutto ciò: il bisogno di proteine. (Gould e Lewontin, 1979).

Un altro caso:

Barash aveva posto un maschio impagliato vicino al nido di due coppie di uccelli azzurri mentre i maschi erano fuori a cercar cibo. Ripeté la stessa operazione sugli stessi nidi ad intervalli di tre giorni: la prima volta prima della deposizione delle uova, la seconda e la terza dopo. Barash contò le aggressioni del maschio che rientrava verso il modello e verso la femmina. Al tempo 1 l'aggressione era alta nei confronti del modello, e più limitata nei confronti della femmina, ma notevole in entrambi i nidi in esame. L'aggressione nei confronti del modello diminuiva costantemente ai tempi 2 e 3 e cadeva quasi a zero nei confronti delle femmine. Barash ne concluse che vi era un significato evolutivo, poiché i maschi erano più sensibili nei confronti degli intrusi

prima della deposizione che non dopo (quando essi potevano essere fiduciosi della presenza dei propri geni nelle uova). Avendo imbastito una storia plausibile egli considerò finito il suo lavoro [...] ma che dire dell'alternativa ovvia, nemmeno considerata da Barash? Il maschio ritorna ai tempi 2 e 3, si avvicina al modello, fa un piccolo approccio, scopre che è lo stesso impostore di prima e così lascia in pace la femmina. Perché non fare almeno l'ovvio test per verificare una possibile alternativa a una storia adattativa convenzionale: esporre un maschio per la prima volta dopo la deposizione? (Gould e Lewontin, 1979)

Analizzando un gran numero di casi di «adattazionismo», Gould e Lewontin delineano un vero e proprio programma di ricerca basato su tale presupposto, che comprende: «l'atomizzazione di ogni organismo in caratteri» (dove ogni carattere è analizzato di per sé e ne vengono cercate le ragioni adattative); l'affermazione che «un organismo non può ottimizzare ogni parte se non alle spese di altre parti». Una volta impostato così, lo stile degli adattazionisti è comune: 1) se un argomento adattativo fallisce, cercane un altro; 2) Se un argomento adattativo fallisce supporre che ne debba esistere un altro; 3) in assenza di un'evidente spiegazione adattativa, attribuire la sua mancanza ad una comprensione imperfetta della biologia dell'organismo; 4) sottolineare l'utilità immediata ed escludere altri attributi della forma.

Ora, è vero che molti – forse la maggior parte – dei caratteri biologici sono adattamenti, e che gli esseri viventi sono adattati all'ambiente nel quale vivono, non foss'altro perché in caso contrario verrebbero controselezionati, ma è anche vero che, invece, molti caratteri non sono particolarmente ben adattati, non sono «la soluzione migliore» ad un certo problema, ma semplicemente consentono la sopravvivenza. Il «pollice del panda», in realtà un osso del polso cresciuto a dismisura in modo da somigliare ad un dito soprannumerario «non vincerebbe alcun premio in un concorso di ingegneria» (Gould, 1980, trad. it, p. 31); l'enzima Rubisco, che prende la CO₂ dall'atmosfera e la fa entrare nei cloroplasti dove inizia la fotosintesi, ma che nelle ore centrali della giornata lega invece l'O₂, riducendo l'efficienza del processo fotosintetico fino al 25 %; il battito sincrono dei nostri occhi, che ci fa perdere 50 millisecondi circa di visione (nel corso dei quali una pietra scagliata potrebbe percorrere un metro!), non sono affatto adattamenti «perfetti»,

sono solo caratteri che *permettono* la vita degli organismi che li manifestano. Molti caratteri, poi, non sono *nati per* svolgere la funzione alla quale sono oggi adattati, ma per tutt'altra ragione, come i pennacchi non sono *nati per* ospitare gli evangelisti, e le gambe non sono *nate per* camminare, ma nei nostri antenati, forse, per nuotare, sebbene oggi siano *adatte* a camminare (Blinkhorn, 2001). Darwin (1862) era ben cosciente di tale problema quando scriveva:

Quantunque un organo originariamente possa non essere formato per uno scopo speciale, se al presente serve a questo scopo, abbiamo il diritto di dire che ad esso è specialmente accomodato. Seguendo questo principio, si può dire che quando un uomo costruisce una macchina per un qualche scopo speciale, ma servendosi di ruote o di molle e cilindri vecchi e solo poco modificati, questa intiera macchina con tutte le sue parti è adattata in modo speciale al nuovo fine. In tale modo nell'universa natura ciascuna parte degli organismi attualmente viventi fu probabilmente utilizzata a scopi diversi, subendo solo poco considerevoli modificazioni, e nella macchina vivente hanno avuto parte molte e diverse forme antiche.

E c'è tutto un filone nella letteratura naturalistica che non ha trascurato questo tema, come testimonia un famoso articolo di François Jacob (1977). Gould e Vrba (1982, trad. it, 2008) hanno introdotto il termine *exaptation* per designare quelle «caratteristiche che attualmente incrementano la fitness ma che non furono selezionate per lo scopo attuale».

Le reazioni della comunità dei biologi e dei naturalisti all'attacco frontale sferrato dai due contro il «programma adattazionista» furono, in particolare nei primi tempi, feroci, ma l'articolo comunque ha avuto una vita straordinaria, forse perché, appunto, ha toccato dei nervi scoperti: 2046 citazioni a settembre 2010, solo considerando quelle delle riviste scientifiche internazionali, innumerevoli ristampe, commemorazioni proprie (Gould, 1997) e di altri (Nielsen, 2009), convegni dedicati (*25 years after the Panglossian Spandrels*, Duke University, Durham, NC, 11-13 aprile 2003), e addirittura un libro che raccoglie saggi di retorica dedicati a *The spandrels* (Selzer, 2005). È significativo e divertente notare che due recensioni di quest'ultimo testo erano intitolate, a quasi 20 anni di distanza da *Spandrels*, rispettivamente: *The scandals of San Marco* (Gli scanda-

li di San Marco: Borgia, 1994) e *The spaniels of St. Marx and the Panglossian paradox: a critique of a rhetorical programme* (Gli spaniel di S. Marco e il paradosso di Pangloss: critica di un programma retorico: Queller, 1995).

Che cosa propongono Gould e Lewontin al posto dell'adattamento (definito *panglossianism* da Pigliucci e Kaplan, 2000)? Un insieme di possibilità (definite *spandrelism* da Pigliucci e Kaplan, 2000): 1) nessun adattamento e nessuna selezione: il carattere potrebbe essere un prodotto della deriva genetica; 2) selezione indiretta: il carattere in questione potrebbe essere strettamente associato ad un altro carattere (come nei casi di pleiotropia: il fenomeno che indica l'influenza di un gene su più caratteri, solo alcuni dei quali potrebbero essere selezionati, e «trascinerebbero» altri caratteri non adattativi); 3) selezione senza adattamento: un carattere potrebbe aumentare in frequenza senza necessariamente essere adattativo; 4) adattamento senza selezione: il carattere potrebbe essere *di per sé* adattativo, ma manifestarsi, ad esempio, come prodotto di flessibilità fenotipica, ossia della capacità di un carattere di manifestarsi in modo diverso a seconda dei contesti; 5) adattamento e selezione, ma l'adattamento è un utilizzo secondario di parti presenti per ragioni di architettura, sviluppo o storia (come nel caso dei pennacchi di San Marco).

La critica di Gould e Lewontin ha probabilmente calcato troppo la mano in modo generalizzato sul lavoro degli evoluzionisti, e alcune delle loro rappresentazioni sembrano un po' caricature delle ricerche. Certo è che, dopo la lezione di metodo scientifico e di comunicazione che ci hanno impartito, ormai, non possiamo più fare a meno di notare gli atteggiamenti adattazionisti, a più di 30 anni dalla pubblicazione dell'articolo. Troviamo un possibile esempio in un articolo recente (Douglas, 2003) sul *bleaching*, lo sbiancamento delle scogliere coralline dovuto alla morte delle alghe che vivono all'interno dei coralli, causato dal riscaldamento eccessivo del mare, dunque un effetto drammatico di un mutamento ambientale:

La spiegazione evolutiva del bleaching è oscura. [perché non provare a pensare che la vita alle volte, semplicemente, *non ce la fa a reggere il confronto* con l'ambiente? N.d.R.] Forse conferiva un vantaggio selettivo all'ospite animale in condizioni ambientali diverse (più benigne?) rispetto alle attuali,

oppure potrebbe essere un sottoprodotto negativo di un carattere simbiotico vantaggioso, come l'eliminazione di simbionti algali danneggiati.

Dopo aver letto Gould e Lewontin, come non porsi delle domande di fronte ad affermazioni quali:

L'analisi chimica delle lacrime prodotte sotto stress e di quelle prodotte da una irritazione della superficie dell'occhio ha rivelato che i due liquidi che discendono lungo la faccia contengono proteine diverse. L'ipotesi è che il pianto emozionale sia fondamentalmente un modo di liberare il corpo dall'eccesso di stress chimico, il che spiegherebbe perché «un buon pianto faccia sentire meglio». In questo caso il miglioramento dell'umore sarebbe biochimico. Il segnale visuale delle guance bagnate di colui che piange, poiché incoraggia i compagni ad abbracciare e a confortare l'individuo sotto stress, può essere visto allora come uno sfruttamento secondario di questo meccanismo di rimozione delle tossine. Ancora una volta, però, è difficile vedere come questa teoria possa conciliarsi con l'assenza del pianto in animali come gli scimpanzé, che pure conoscono momenti di grande stress durante le loro dispute sociali nella foresta. (Morris, 2004, trad. it pp. 73-74).

L'articolo di Gould e Lewontin non ha certamente aperto nuove strade alla biologia sperimentale («Questi termini non sono affatto utili quando stai cercando di programmare il tuo prossimo esperimento», Brockman, trad. it, p. 100) ma ci ha insegnato a prendere il mondo dei viventi (e il lavoro di coloro che lo studiano) con occhi diversi, e più critici. Il grande genetista inglese Steven Jones, commentando la figura di Lewontin, ma lo stesso si potrebbe dire anche di Gould, ha scritto:

Qualche volta la sua influenza è stata negativa, un po' alla maniera di Marx o di sant'Agostino. Sebbene avessero probabilmente torto entrambi, il mondo senza di loro sarebbe stato molto meno interessante. Il meno che si possa dire di loro è che hanno costretto milioni di persone a riflettere sulle proprie idee. Dick è un talento nell'arte della confutazione, è un tafano che non dà requie ai dogmi di turno. Ha distrutto molte teorie, cosa senz'altro utile; la scienza però ha bisogno non solo di tafani, ma anche di formiche come me, che costruiscano perché i Lewontin del momento possano abbattere le loro costruzioni (Brockman, trad. it, p. 99).

Riferimenti bibliografici

- Blinkhorn, S. Yes, but what's it for? *Nature*, 412, 771, 2001
- Borgia, G. The scandals of San Marco *Quart. Rev. Biol.*, 69, 373-375, 1994.
- Brockman, J *The Third Culture Beyond the Scientific Revolution Touchstone*, 1996. Trad it., *La terza cultura*, Garzanti, 1999.
- Darwin, Ch. *On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects*. London: John Murray, 1862. Trad. it. *I diversi apparecchi col mezzo dei quali le orchidee vengono fecondate dagli insetti*. Unione tipografico-editrice, Torino, 1883.
- Douglas, A.E. Coral bleaching--how and why? *Marine Pollution Bulletin* 46, 385-392, 2003.
- Ferraguti, M. Gouldphilia. *Systema Naturae*, 2004, Vol. 6, pp. 9-18, <http://biologiateorica.it/systemanaturae/art2004/Ferraguti.pdf>
- Gould, S. J. *The panda's thumb*, sss, 18xx. Trad it. *Il pollice del panda*, Editori Riuniti, Roma, 1983.
- Gould, S.J. The exaptive excellence of spandrels as a term and prototype. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94, 10750-10755, 1997.
- Gould, S.J. and Vrba, E.S. Exaptation; a missing term in the science of form. *Paleobiology*; 8, 4-15, 1982. Trad. It. In *Exaptation. Il bricolage dell'evoluzione*, Bollati Boringhieri, Torino, 2008, pp. 7-53.
- Gould, S.J. and Lewontin, R.C. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 205, 581-598. 1979. Trad. It. *I pennacchi di San Marco e il paradigma di Pangloss: critica del programma adattazionista* Einaudi, presente in molti siti, fra i quali: <http://www.liceomanara.it/upload/doc/home/gould-lewontin.pdf>
- Huxley, J. *Evolution - the modern synthesis*. Allen & Unwin, 1942. Trad. it. (II edizione) *Evoluzione - la sintesi moderna*. Ubaldini, Roma, 1966.
- Jacob, F. Evolution and Tinkering. *Science*, 196, 1161-1166, 1977. Trad it. *Evoluzione e bricolage in Il gioco dei possibili*, Mondadori, 1983.
- Morris, D. *The naked woman. A study of the female body*. Jonathan Cape, 2004. Trad. It. *L'animale donna. La complessità della forma femminile*. Oscar Mondadori, 2006, pp. 73-74
- Pigliucci, M. and Kaplan, J. The fall and rise of Dr Pangloss: adaptationism and the Spandrels paper 20 years later. *Trends Ecol. Evol.* 15, 66-70, 2000.
- Queller, D.C. The spaniels of St. Marx and the Panglossian paradox: a critique of a rhetorical programme. *Quart. Rev. Biol.*, 70, 485-489, 1995
- Selzer, J. (a cura di) *Understanding Scientific Prose*. Madison, Wisconsin: The University of Wisconsin Press, 2005.