

---

I QUADERNI DELLA ASSOCIAZIONE FRANCESCO BARONE

---

*Direttori della collana*

Pierluigi Barrotta, Giandomenico Boffi, Giuseppe O. Longo, Massimo Negrotti

Alessandro Minelli

---

(a cura di)

DESCRIVERE E INTERPRETARE  
IL VIVENTE



ARMANDO  
EDITORE

**MINELLI, Alessandro** (a cura di)  
*Descrivere e interpretare il vivente ;*  
Roma : Armando, © 2015  
224 p. ; 20 cm. (I Quaderni dell'Associazione Francesco Barone)

ISBN: 978-88-6677-995-7

1. Linguaggio mereologico e descrizione anatomica
2. Problemi dell'individuo biologico
3. Limiti temporali e periodizzazione dello sviluppo

CDD 100

© 2015 Armando Armando s.r.l.  
Piazza della Radio, 14 - 00146 Roma  
Direzione - Ufficio Stampa 06/5894525  
Direzione editoriale e Redazione 06/5817245  
Amministrazione - Ufficio Abbonamenti 06/5806420  
Fax 06/5818564  
Internet: <http://www.armando.it>  
E-Mail: [redazione@armando.it](mailto:redazione@armando.it) ; [segreteria@armando.it](mailto:segreteria@armando.it)

18-19-005

*I diritti di traduzione, di riproduzione e di adattamento, totale o parziale, con qualsiasi mezzo (compresi i microfilm e le copie fotostatiche), in lingua italiana, sono riservati per tutti i Paesi.*

*Fotocopie per uso personale del lettore possono essere effettuate nei limiti del 15% di ciascun volumefascicolo di periodico dietro pagamento alla SIAE del compenso previsto dall'art. 68, comma 4, della legge 22 aprile 1941 n. 633 ovvero dall'accordo stipulato tra SIAE, SNS e CNA, CONFARTIGIANATO, CASA, CLAAI, CONFCOMMERCIO, CONFESERCENTI il 18 dicembre 2000.*

*Le riproduzioni a uso differente da quello personale potranno avvenire, per un numero di pagine non superiore al 15% del presente volumefascicolo, solo a seguito di specifica autorizzazione rilasciata da AIDRO, Via delle Erbe, n. 2, 20121 Milano, telefax 02 809506, e-mail [aidro@iol.it](mailto:aidro@iol.it)*

## Descrizioni e definizioni in biologia: il caso del morfospazio

---

GIUSEPPE FUSCO

Nella ricerca scientifica, come nella ordinaria comunicazione, abbiamo bisogno di parole che si riferiscano in modo possibilmente chiaro e univoco agli oggetti o ai concetti che per qualsiasi scopo vogliamo considerare. Dobbiamo intenderci su cosa siano le antenne, per dire che quelle di una vespa sono più lunghe di quelle di una mosca, oppure su cosa sia un petalo, per dire che quelli di un comune ranuncolo sono cinque, mentre quelli di un violacciocca sono quattro. Questo può apparire ovvio, ma meno ovvio è che ben addentro negli aspetti semantici della comunicazione si possono individuare due importanti strumenti di lavoro, logicamente distinti ma spesso confusi, se non del tutto trascurati. Si tratta delle *descrizioni* e delle *definizioni*.

Nella comunicazione scientifica come in quella di ogni giorno, definizioni e descrizioni sono inestricabilmente legate. Possiamo *descrivere* un oggetto solo nel momento in cui lo identifichiamo e lo isoliamo dal contesto, verosimilmente attraverso un'opportuna *definizione*. Viceversa, possiamo decidere di *definire* un oggetto in termini di proprietà e strutture che sono parte della sua descrizione.

Un esempio biologico del rapporto dialettico tra descrizioni e definizioni è offerto dal problema del confronto delle caratteristiche di un determinato organo tra animali diversi. Prendiamo per esempio il cuore. Nel corpo umano il cuore è un muscolo che agisce come

una pompa, dedicata alla circolazione del sangue nelle nostre vene e nelle nostre arterie. Ma, potremmo chiederci (o più realisticamente un insegnante, rivolgendosi ad uno studente, potrebbe chiedere), i lombrichi hanno un cuore? E le chiocciole? La risposta a queste domande dipende da cosa intendiamo per cuore, in altre parole da qual è la nostra *definizione* di cuore. Deve essere una struttura descrivibile come un organo pompante, necessariamente localizzato in un sistema di vasi inerti, o può essere anche un organo meno circoscritto, come il vaso dorsale di molti invertebrati, che è contrattile? Solo nel secondo caso potremo dire che i lombrichi hanno un cuore, seppure diverso dal nostro. O ancora, definiamo cuore un organo che fa circolare il sangue in un sistema di vasi chiuso, o può essere anche una pompa muscolare che fa circolare liquidi corporei di altra natura, o con altre funzioni, anche in un sistema aperto di seni e lacune? Solo nel secondo caso potremo dire che le chiocciole hanno un cuore.

Riconoscere il rapporto intimo tra descrizioni e definizioni non equivale a sostenere che questa relazione possa rappresentare un problema, di studio o di comunicazione. Spesso, infatti, questi due strumenti convivono tranquillamente nelle argomentazioni scientifiche, senza alcuna significativa interferenza. Ma c'è un ambito delle scienze biologiche dove il rapporto tra definizioni e descrizioni si fa più delicato, e la loro interazione ha effetti più sensibili. È quello delle trasformazioni degli organismi attraverso il tempo.

Gli organismi si trasformano nel corso della loro vita, attraverso un processo che chiamiamo *sviluppo*. E i loro processi di sviluppo si trasformano nel corso delle generazioni attraverso un processo a scala temporale maggiore che prende il nome di *evoluzione*. Seguire il cambiamento di un oggetto attraverso il tempo richiede, in linea di principio, una rigorosa *definizione* di quell'oggetto, della sua identità, in qualche misura in modo indipendente dalla sua *descrizione*, perché le sue qualità si possono trasformare attraverso il tempo. Tut-

tavia questo a volte è molto difficile, perché le trasformazioni sono profonde e la natura non rispetta i limiti che cerchiamo di fissare tra identità e qualità. Potremmo arrivare a dire che i viventi si auto-ridefiniscono continuamente attraverso le loro mutevoli qualità. La possibilità stessa di descrivere un processo dipende quindi da un uso appropriato di descrizioni e definizioni.

Il problema dell'*identità* attraverso le trasformazioni nello spazio e nel tempo ha origini antiche nella filosofia occidentale, che riconosciamo ad esempio nel noto paradosso della nave di Teseo, e che tutt'oggi ritroviamo al cuore di un concetto fondamentale in biologia, il concetto di omologia. Tuttavia, mentre lo studio dell'omologia, che mira all'analisi delle relazioni tra strutture del corpo, tipicamente (ma non esclusivamente) in organismi diversi, è stato e continua ad essere al centro del dibattito teorico, in biologia comparata, così come in biologia evoluzionistica<sup>1</sup>, molta meno attenzione è stata prestata agli strumenti concettuali attraverso i quali sono definite e descritte, anche in modo quantitativo, le strutture biologiche stesse. Per farci un'idea più concreta del problema, entriamo in un caso di studio particolare.

## **Il museo di tutte le conchiglie**

Le conchiglie dei molluschi, anche solo quelle dei gasteropodi, ovvero delle chioccioline acquatiche e terrestri e delle specie affini, nella loro smisurata diversità (si parla di più di 80.000 specie note) sono tutte varianti geometriche di un cono avvolto a spirale. È quindi possibile descrivere gli aspetti salienti della forma di una qualsiasi conchiglia usando tre soli parametri matematici, che rendono rispet-

---

<sup>1</sup> Per un'analisi approfondita si veda A. Minelli, G. Fusco, *Homology*, in K. Kampourakis (a cura di), *The philosophy of biology: a companion for educators*, Berlin, Springer, 2013, pp. 289-322.

tivamente conto dell'espansione della spirale ad ogni giro (W), dell'aumento della sezione del cono ad ogni giro (D) e della dislocazione verticale della spirale ad ogni giro (T) (Fig. 1). La regolazione di questi parametri consente virtualmente di generare non solo ogni forma di conchiglia di chiocciola, ma anche le conchiglie a scudo dei molluschi bivalvi, come quelle di un mitilo o di una tellina. Ovviamente, si tratta della descrizione della forma generale della conchiglia, che non comprende sculture e modellamenti a scale minori, come il profilo dell'apertura o la presenza sulla superficie di costolature, spine, tubercoli o dentelli.

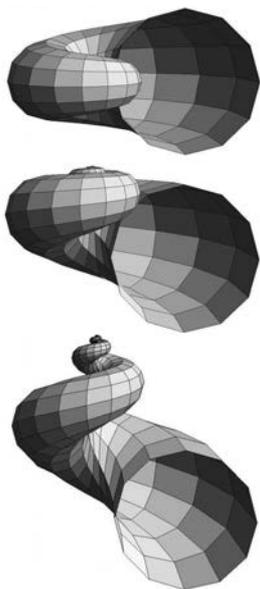


Fig. 1. Tre modelli di conchiglia a spirale conica che differiscono solo per il valore del parametro T (dislocazione verticale della spirale ad ogni giro). Il modello più in alto (conchiglia planospirale) ha un valore di  $T=0$ .

Questo modo di descrivere il nicchio di un mollusco consente di immaginare e di disegnare uno spazio geometrico virtuale di tutte le possibili forme di questa struttura, uno spazio che ha come assi le tre variabili W, D, T. Ogni specifica forma corrisponderà quindi ad un punto in questo spazio, caratterizzato dalle sue specifiche coordinate, ovvero dagli specifici valori delle variabili W, D e T. Questo genere di spazio prende il nome di *morfospazio*. Il morfospazio è uno strumento di analisi ormai consolidato negli studi morfologici in biologia, in particolare in quelli che si occupano di cambiamenti evolutivi su grande scala, che ricostruiamo principalmente, sebbene non esclusivamente, sulla base della documentazione fossile.

Non è un caso, quindi, che il concetto di morfospazio sia stato introdotto nella letteratura biologica proprio da un paleontologo, David M. Raup, a sua volta ispirato dal lavoro del biologo e matematico D'Arcy W. Thompson, autore di un famoso trattato (*On growth and form*)<sup>2</sup>, ancora oggi considerato un'opera di grande suggestione per lo studioso di biologia. In quello che è forse il suo lavoro più noto<sup>3</sup>, Raup realizzò la prima rappresentazione di un morfospazio, disegnando un grafico a tre dimensioni nella forma di un parallelepipedo, dove alcune zone ombreggiate rappresentavano la porzione di quello spazio occupato dalle forme reali delle conchiglie di molluschi e altri invertebrati marini dotati di conchiglia (brachiopodi), delle specie attuali come di quelle estinte (Fig. 2). Il noto biologo evolucionista Richard Dawkins, nel suo saggio *Climbing Mount Improbable* (1996)<sup>4</sup>, ha ribattezzato il parallelepipedo di Raup come “il museo di tutte le conchiglie”. Con questa espressione si sottolinea, in effetti, il contrasto tra lo spazio virtuale di tutte le forme possibili di con-

---

<sup>2</sup> D'A.W. Thompson, *On growth and form*, Cambridge, Cambridge University Press, 1917.

<sup>3</sup> D.M. Raup, *Geometric analysis of shell coiling: general problems*, in « Journal of Paleontology », 40/1966, pp. 1178-1190.

<sup>4</sup> R. Dawkins, *Climbing Mount Improbable*, New York, Norton, 1996.

chiglia e lo spazio reale occupato dalle conchiglie esistenti ed esiste, che di fatto risulta circoscritto a una regione relativamente limitata, attorno a tre spigoli adiacenti, dell'intero morfospazio.

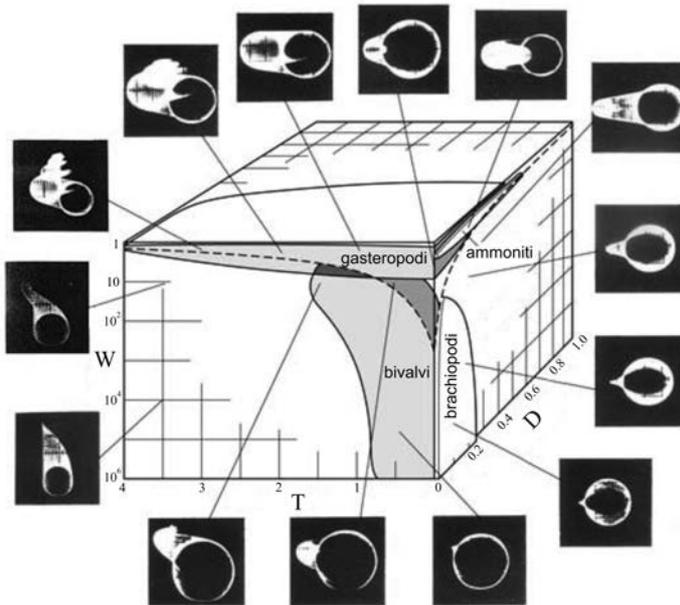


Fig. 2. Morfospazio delle conchiglie animali, descritte come un cono avvolto a spirale, utilizzando tre variabili: W, espansione della spirale ad ogni giro; D, aumento della sezione del cono ad ogni giro; T, dislocazione verticale della spirale ad ogni giro. Le zone ombreggiate rappresentano la porzione di morfospazio occupato dalle forme reali delle conchiglie di molluschi e altri invertebrati marini dotati di conchiglia. Modificato da Raup (1966).

Questa osservazione si presta a diverse interpretazioni. A cosa è dovuta la concentrazione di forme reali in una zona limitata del morfospazio? A cosa è dovuta l'assoluta mancanza di forme reali in altre regioni del morfospazio? È possibile che queste regioni vuote corri-

spondano a forme non adeguate alla funzione che una conchiglia potrebbe o dovrebbe avere? In altre parole, è possibile che si tratti di forme non adattative, ovvero sfavorite dalla selezione naturale? O invece si tratta di forme che potrebbero funzionare benissimo in natura, ma che per motivi contingenti del processo evolutivo non si sono mai prodotte e non sono così mai state vagliate dalla selezione naturale? Il tentativo di rispondere a queste domande ha portato allo sviluppo di specifiche ipotesi biomeccaniche e alla contrapposizione di modelli evolutivi alternativi, ma i più recenti sviluppi nel campo della biologia evuzionistica, in particolare in quello della biologia evuzionistica dello sviluppo, o *evo-devo*, invitano ad una riflessione più profonda, che coinvolge proprio il modo in cui le forme vengono descritte.

## Limiti del morfospazio

A partire dal pionieristico lavoro di Raup, lo strumento del morfospazio è stato intensamente utilizzato in molti studi macroevolutivi e il concetto stesso di morfospazio è stato ulteriormente affinato e sviluppato, principalmente ad opera di un altro paleontologo, George R. McGhee<sup>5</sup>. Di là dai meriti e dall'utilità di queste rappresentazioni, è bene tuttavia mettere in rilievo un elemento non neutrale e potenzialmente fuorviante di questo tipo di descrizione della forma, che merita di essere esaminato più a fondo e di essere preso in adeguata considerazione. Di cosa si tratta?

In geometria, *uno spazio metrico* è un insieme di punti per il quale può essere definita una quantità detta *distanza*, o *metrica*. Nel caso più comune, il morfospazio ha le caratteristiche del più noto spazio metrico, lo *spazio euclideo*, la cui metrica è l'ordinaria *distanza eu-*

---

<sup>5</sup> G.R. McGhee, *The geometry of evolution. Adaptive landscapes and theoretical morphospaces*, Cambridge, Cambridge University Press, 2007.

*clidea* (o *metrica pitagorica*) in un sistema di coordinate cartesiane e la cui dimensionalità coincide con il numero di parametri necessari a descrivere la forma oggetto di studio. Il morfospazio delle conchiglie di Raup è quindi uno spazio euclideo a tre dimensioni. Ma cosa rappresenta la distanza in un morfospazio? Si tratta evidentemente di una misura di somiglianza, di affinità. Forme più vicine, che si trovano a distanze inferiori, si mostreranno più simili tra loro rispetto a forme dello stesso morfospazio che si trovano a distanze maggiori, perché queste differiscono dalle prime per uno scarto maggiore nei valori dei parametri descrittivi. Questo sembra corretto e ragionevole, e sotto certi aspetti lo è, ma non in termini assoluti, e purtroppo non lo è nel caso specifico per gli scopi dichiarati o impliciti di un morfospazio.

Il punto nodale è che nel morfospazio le distanze tra le forme, il loro grado di somiglianza o differenza, non hanno una base biologica, perché i parametri del morfospazio (nell'esempio sopra, i tre parametri  $W$ ,  $D$ ,  $T$ ) non corrispondono generalmente a parametri biologici. Nel caso delle conchiglie,  $W$ ,  $D$ , e  $T$  non corrispondono al livello di espressione di tre geni, o alla concentrazione di tre morfogeni, o al tempo di inizio di tre processi morfodinamici, implicati nella costruzione della conchiglia da parte dell'animale. Sono parametri puramente geometrici, non rappresentano alcunché del modo in cui l'animale costruisce la sua conchiglia.

In altre parole, somiglianze e differenze, prossimità e distanza in un tale spazio geometrico della forma potrebbero non avere alcuna corrispondenza con le distanze in termini di dinamiche di sviluppo che le realizzano. Perché questo dovrebbe rappresentare un problema? Semplice, perché ogni storia evolutiva di questi organismi si traduce in un percorso attraverso il morfospazio. Se noi immaginiamo l'evoluzione come un cammino attraverso forme affini, le direzioni di cambiamento percorribili attraverso forme affini nello

spazio delle forme non è detto che corrispondano a cammini attraverso forme prossime nei termini delle dinamiche di sviluppo che generano queste stesse forme. Ma sono queste ultime le distanze rilevanti nel corso dell'evoluzione, perché il cambiamento evolutivo si fonda sulla variazione individuale che emerge proprio dalla variazione nei processi di sviluppo<sup>6</sup>.

In estrema sintesi, a dispetto dell'uso che comunemente se ne fa, il morfospazio è una descrizione della forma che non permette di studiare adeguatamente il cambiamento della forma nel tempo. Avremmo bisogno di descrizioni in termini *morfogenetici*, piuttosto che in termini *morfologici*.

Il problema può essere anche inquadrato da un punto di vista differente, sebbene affine. In biologia evoluzionistica convivono due concetti distinti di adattamento. Il primo, il cosiddetto *concetto storico di adattamento*, che ha origini in un'epoca precedente la formulazione della teoria darwiniana dell'evoluzione, definisce un adattamento come un carattere di un organismo che conferisce a quest'ultimo una certa idoneità a sopravvivere e riprodursi nel suo ambiente. Questo concetto è detto storico perché prescinde dalla storia evolutiva dell'organismo. Il secondo, il cosiddetto *concetto storico di adattamento*, è più restrittivo e definisce un adattamento come un tratto innovativo della biologia di un organismo che sia stato promosso direttamente dalla selezione naturale. Questo concetto è detto storico perché si fonda esplicitamente sul processo evolutivo all'origine del carattere in questione.

Ora, la valutazione delle forme in un morfospazio può efficacemente servire allo studio degli adattamenti in senso storico, indagando vantaggi e svantaggi di diverse forme rispetto alla funzione cui sono destinate. Ma nel momento in cui la dimensione storica

---

<sup>6</sup> A. Minelli, G. Fusco (a cura di), *Evolving pathways. Key themes in evolutionary developmental biology*, Cambridge, Cambridge University Press, 2008.

dell'adattamento e della diversità dei viventi viene chiamata in causa, per esempio chiedendoci se una certa concentrazione di forme nel morfospazio sia un retaggio di dinamiche contingenti del processo evolutivo che ha interessato quegli organismi, le distanze tra le forme nel morfospazio risultano inadeguate, perché non rispondono alla vera lunghezza e alla vera traiettoria dei cammini evolutivi che hanno portato a quella specifica distribuzione di forme.

Queste osservazioni non sono del tutto originali, tuttavia la portata degli effetti di una specifica descrizione della forma sull'analisi della stessa forma non è quasi mai adeguatamente considerata. Lo stesso McGhee considera equivalenti le due rappresentazioni, quella della forma (morfologica) e quella dei processi generativi della forma (morfogenetica).

Un esempio estremo di mancanza di considerazione dei processi generativi della forma nella descrizione della stessa è la cosiddetta *superformula*. La *superformula* è una generalizzazione delle funzioni circolari a due dimensioni in coordinate polari, che permette tramite pochi parametri di ricavare moltissime forme geometriche. Ne esistono anche estensioni a tre o più dimensioni. Proposta nell'originale versione a due dimensioni da un ingegnere agrario, Johan Gielis<sup>7</sup>, la "superformula" è stata presentata come uno strumento universale di descrizione delle forme, biologiche e non biologiche. Ma i parametri della superformula sono pura geometria, sono gli stessi per la forma di un seme di miglio o per quella di uno squalo, per un cetriolo (il frutto di una cucurbitacea) o per un cetriolo di mare (un invertebrato marino parente dei ricci di mare).

---

<sup>7</sup> J. Gielis, *A generic geometric transformation that unifies a wide range of natural and abstract shapes*, in «American Journal of Botany», 90/2003, pp. 333-338.

## Che fare?

Riconosciuto un problema, le soluzioni si possono certamente cercare, e magari trovare.

Per i fini di questa argomentazione, lasciamo deliberatamente da parte i problemi legati al concetto di morfospazio che non dipendono dalla natura biologica dell'oggetto di studio. Per esempio, Mitteroecker e Huttegger<sup>8</sup> hanno sottolineato che molti tipi di morfospazio non sono dotati del familiare insieme di proprietà euclidee che si tende ad associare in modo intuitivo alla nozione di spazio, soprattutto a causa della possibile (e spesso trascurata) correlazione tra le variabili scelte per la sua modellizzazione. La mancanza di queste proprietà invalida le nozioni di distanza e di direzione nel morfospazio e può quindi portare a interpretazioni errate o fuorvianti. La soluzione di questi problemi coinvolge analisi molto tecniche sul tipo di geometria più opportuna per lo studio della morfologia, che può variare da caso a caso.

Concentriamoci invece sul problema più francamente biologico, che abbiamo sollevato nei paragrafi precedenti. In linea con quanto esposto sin qui, il paleontologo Sylvain Gerber<sup>9</sup> nota come in molti morfospazi gli organismi siano convenzionalmente pensati e raffigurati come entità adulte statiche, trascurando il fatto che gli organismi sono intrinsecamente sistemi di sviluppo. Tra le conseguenze di questa scelta descrittiva vi è quella della costruzione di morfospazi popolati da forme la cui accessibilità, ovvero la possibilità di ottenere quella certa condizione morfologica a partire da una con-

---

<sup>8</sup> P. Mitteroecker, S. Huttegger, *The concept of morphospaces in evolutionary and developmental biology: mathematics and metaphors*, in «Biological Theory», 4/2009, pp. 54-67.

<sup>9</sup> S. Gerber, *Not all roads can be taken: development induces anisotropic accessibility in morphospace*, in «Evolution & Development», 16/2014, pp. 373-81.

dizione diversa, risulta omogenea e isotropa in tutto lo spazio. In altre parole, come conseguenza della geometria del morfospazio, si dovrebbe dedurre che una forma vivente, indipendentemente dalla sua posizione nello spazio, in risposta alla selezione possa potenzialmente evolvere in ogni direzione del morfospazio con uguale facilità.

La soluzione sperimentata da Gerber, con un'applicazione allo studio di due specie di artropodi fossili del gruppo dei triloobiti, consiste nell'associare ad ogni posizione del morfospazio una misura di *accessibilità* alle forme che la circondano. La stima dell'accessibilità di una forma, a partire da una forma di riferimento considerata ancestrale, cioè precedente in termini evolutivi, si basa su un modello evolutivo che prende in considerazione la traiettoria di sviluppo della forma stessa (nel caso specifico attraverso un modello di "eterocronia a mosaico")<sup>10</sup>. A partire da una forma ancestrale, la probabilità relativa di raggiungere forme circostanti viene resa graficamente attraverso la mappatura sul morfospazio di linee (nel caso generale di uno spazio multidimensionale, ipersuperfici) di uguale accessibilità dette "isolinee" (o, nel caso generale, "isosuperfici").

Se, rispetto ad una forma di riferimento considerata ancestrale, l'accessibilità delle forme circostanti fosse isotropa, le isolinee (o isosuperfici) apparirebbero tutte come cerchi concentrici (o superfici ipersferiche) centrati nella forma ancestrale e l'accessibilità sarebbe quindi direttamente proporzionale alla distanza euclidea da tale forma, in modo equivalente in ogni direzione. Invece, come forse ci si poteva attendere, lo studio di Gerber mostra un quadro molto differente, con isolinee in morfospazi bidimensionali che differiscono nettamente da una disposizione in cerchi concentrici. Il fatto che le transizioni di forma nel corso dell'evoluzione di questi antichi artro-

---

<sup>10</sup> S. Gerber, M.J. Hopkins, *Mosaic heterochrony and evolutionary modularity: the trilobite genus *Zacanthopsis* as a case study*, in «Evolution», 65/2011, pp. 3241-3252.

podì si siano prodotte attraverso cambiamenti nelle loro traiettorie di sviluppo rende conto dell'anisotropia osservata.

L'associazione di un morfospazio ad una funzione di accessibilità ha un'altra conseguenza, controintuitiva in termini geometrici, ma perfettamente ragionevole in termini di dinamiche evolutive. L'accessibilità di una forma Y a partire da una forma X può essere diversa dall'accessibilità della forma X a partire da Y. Così, nonostante la distanza tra X e Y sia ovviamente uguale alla distanza tra Y e X nel morfospazio, la transizione da una forma X a una forma Y può avere probabilità molto diversa rispetto alla transizione inversa, da Y a X. Ai biologi è noto che certe transizioni evolutive si osservano con frequenze notevolmente dissimili nelle due direzioni, al punto che alcuni cambiamenti sono valutati come virtualmente irreversibili.

Il lavoro di Gerber ha il grande merito di avere mostrato la necessità di prendere in adeguata considerazione i processi di sviluppo nell'analisi dei processi evolutivi e segna certamente un passo avanti nell'analisi dei morfospazi. La soluzione tecnica proposta, invece, meriterebbe un'analisi più critica, e la revisione del concetto di morfospazio potrebbe spingersi ancora oltre. Per esempio, una volta riconosciuta l'importanza dello sviluppo, perché non mappare sul morfospazio le traiettorie di sviluppo (con il loro percorso ontogenetico nello spazio delle forme), anziché le sole forme (degli adulti)? Perché non stimare l'accessibilità delle ontogenesi, anziché quelle delle forme (degli adulti)? E perché non pensare ad uno spazio genuinamente costituito da parametri morfogenetici (uno spazio morfogenetico), anziché ad una complessa sovrapposizione tra spazio morfologico (morfospazio) e spazio delle funzioni di accessibilità (che sono posizione-dipendenti)?

Non è questa la sede per discutere a fondo di queste questioni, ma da esse si possono trarre alcune considerazioni di carattere generale.

## Una lezione generale?

La forma delle conchiglie si evolve attraverso cambiamenti in fattori coinvolti nella loro costruzione biologica, mentre le transizioni evolutive nel morfospazio disegnano una logica di cambiamento astratta. Le tre dimensioni del morfospazio forniscono un modello puramente descrittivo della forma di una conchiglia, ma questo non si qualifica come modello valido per altri usi, per esempio in un contesto evolutivo. Un'argomentazione simile è stata utilizzata per mostrare come il segmento, inteso come modulo del corpo di un artropodo, possa al più essere considerato come un'unità funzionale o descrittiva, ma non come un'unità valida per studiare l'evoluzione dei processi di segmentazione, perché la definizione di segmento, separata dai processi di sviluppo che portano i segmenti a manifestarsi come elementi anatomici, tende a ostacolare la nostra comprensione delle dinamiche evolutive dell'organizzazione del corpo di questi animali<sup>11</sup>.

Descrizioni e definizioni che si basano esclusivamente sulla morfologia hanno certamente i loro pregi e il loro ambito di applicazione, ma in generale non sono adeguate per studiare processi di cambiamento nel tempo. Descrizioni in termini morfogenetici sarebbero certamente più adeguate, per lo meno dal punto di vista dell'evoluzione, che non scolpisce forme su progetto, ma invece modifica incessantemente i processi generativi della forma.

---

<sup>11</sup> G. Fusco, *Morphological nomenclature, between patterns and processes: segments and segmentation as a paradigmatic case*, in «Zootaxa», 1950/2008, pp. 96-102.

## Bibliografia

---

Dawkins R., *Climbing Mount Improbable*, New York, Norton, 1996.

Fusco G., *Morphological nomenclature, between patterns and processes: segments and segmentation as a paradigmatic case*, in «Zootaxa», 1950/2008, pp. 96-102.

Gerber S., *Not all roads can be taken: development induces anisotropic accessibility in morphospace*, in «Evolution & Development», 16/2014, pp. 373-381.

Gerber S., Hopkins M.J., *Mosaic heterochrony and evolutionary modularity: the trilobite genus *Zacanthopsis* as a case study*, in «Evolution», 65/2011, pp. 3241-3252.

Gielis J., *A generic geometric transformation that unifies a wide range of natural and abstract shapes*, in «American Journal of Botany», 90/2003, pp. 333-338.

McGhee G.R., *The geometry of evolution. Adaptive landscapes and theoretical morphospaces*, Cambridge, Cambridge University Press, 2007.

Minelli A., Fusco G. (a cura di), *Evolving pathways. Key themes in evolutionary developmental biology*, Cambridge, Cambridge University Press, 2008.

Minelli A., Fusco G., *Homology*, in K. Kampourakis (a cura di), *The philosophy of biology: a companion for educators*, Berlin, Springer, 2013, pp. 289-322.

Mitteroecker P., Huttegger S., *The concept of morphospaces in evolutionary and developmental biology: mathematics and metaphors*, in «Biological Theory», 4/2009, pp. 54-67.

Raup D.M., *Geometric analysis of shell coiling: general problems*, in «Journal of Paleontology», 40/1966, pp. 1178-1190.

Thompson D'A.W., *On growth and form*, Cambridge, Cambridge University Press, 1917.