



Russell Bonduriansky
Troy Day

L'EREDITÀ ESTESA

Una nuova visione dell'ereditarietà
e dell'evoluzione

per coltivare le conoscenze

FrancoAngeli semi

Semi

Per coltivare le conoscenze

I lettori che desiderano informarsi sui libri e le riviste da noi pubblicati
possono consultare il nostro sito Internet:
www.francoangeli.it e iscriversi nella home page
al servizio “Informatemi” per ricevere via e.mail le segnalazioni delle novità.

Russell Bonduriansky
Troy Day

L'EREDITÀ ESTESA

Una nuova visione dell'ereditarietà
e dell'evoluzione

Traduzione di Filomena Mandato

Supervisione scientifica
di Anna Giulia Bottaccioli

Progetto grafico di copertina: Alessandro Petrini

Titolo originale: *Extended Heredity*

A New Understanding of Inheritance and Evolution

Princeton University Press, 41 William Street, Princeton, NJ (USA) &
6 Oxford Street, Woodstock, Oxfordshire OX20 1TR (UK)

Copyright © 2018 by Princeton University Press. All rights reserved
Traduzione dall'inglese di Filomena Mandato

Supervisione scientifica di Anna Giulia Bottaccioli

1a edizione. Copyright © 2020 by FrancoAngeli s.r.l., Milano, Italy

L'opera, comprese tutte le sue parti, è tutelata dalla legge sul diritto d'autore. L'Utente nel momento in cui effettua il download dell'opera accetta tutte le condizioni della licenza d'uso dell'opera previste e comunicate sul sito www.francoangeli.it.

*Ai nostri figli Aaron e Amalyn,
Willem e Samantha, che sono più della
somma dei loro geni.*

Indice

Prefazione	pag.	11
Note	»	16
1. Come costruire un organismo	»	19
1. Ritorno dei Neanderthal?	»	22
2. Perché nulla ha più senso in biologia	»	25
Note	»	27
2. L'eredità dai primi principi	»	30
1. La libreria genetica	»	32
2. Fattori non genetici nell'eredità	»	35
3. Eredità estesa	»	42
4. Le implicazioni dell'eredità estesa per l'evoluzione	»	47
5. Ritorno al futuro	»	50
Note	»	51
3. Il trionfo del gene	»	57
1. La scoperta dell'eredità	»	59
2. Il simile genera il simile	»	63
3. L'eredità dura	»	65
4. Assenza di prove o prova di assenza?	»	69
5. La ricerca del Sacro Graal	»	74

6.	Destrutturare un fallimento empirico	pag.	76
7.	Confutare per ridefinire	»	79
8.	L'eredità come ideologia	»	83
9.	La Sintesi Moderna e il mito della sua creazione	»	87
	Note	»	89
4.	Mostri, vermi e ratti	»	95
1.	Che cosa c'è nel prefisso?	»	96
2.	L'ereditarietà della metilazione del DNA	»	99
3.	L'ereditarietà dell'RNA	»	109
4.	L'ereditarietà della struttura cromatinica	»	114
	Note	»	117
5.	La gamma dei meccanismi ereditari non genetici	»	122
1.	Eredità parentali	»	123
2.	Preparati per il successo o condannati al fallimento?	»	126
3.	Tu sei ciò che i tuoi antenati hanno mangiato	»	131
4.	Gli effetti a lungo termine delle cure parentali	»	135
5.	Apprendimento sociale, tradizioni comportamentali e cultura	»	137
6.	Compagni di viaggio	»	143
7.	Il genitore come modello	»	147
8.	Memorie delle proteine	»	155
9.	Le sfide della scoperta dell'ereditarietà non genetica	»	156
10.	Perché esistono i meccanismi ereditari non genetici?	»	162
	Note	»	164
6.	L'evoluzione con l'eredità estesa	»	176
1.	La teoria evolutiva di Price	»	177

2.	Il calcolo dell'evoluzione	pag.	179
3.	L'equazione di Price	»	184
4.	L'eredità di Price	»	190
	Note	»	191
7.	Perché è importante l'eredità estesa	»	192
1.	Una montagna di conoscenza	»	193
2.	La cellula di Venter	»	198
3.	Hai del latte?	»	210
	Note	»	219
8.	Mele e arance?	»	221
1.	I fattori non genetici possono essere ereditari?	»	222
2.	L'ereditarietà non genetica può avere un ruolo nell'evoluzione adattiva?	»	225
3.	L'eredità estesa mette profondamente in questione la nostra comprensione dell'evoluzione?	»	231
4.	L'ereditarietà non genetica può guidare l'evoluzione adattiva senza ricorrere alla selezione naturale?	»	234
5.	I pezzi mancanti del puzzle	»	243
	Note	»	248
9.	Una nuova prospettiva su vecchi quesiti	»	254
1.	L'infinito inseguimento tra parassiti e ospiti	»	255
2.	L'enigmatico concorso di bellezza della natura	»	263
3.	Chi ha bisogno di sesso?	»	272
4.	Perché invecchiamo?	»	279
5.	L'origine delle specie	»	287
6.	Le principali transizioni evolutive come estensioni dell'eredità	»	294
	Note	»	297

10. L'eredità estesa nella vita umana	pag.	304
1. "Mezzi bruciati e raggrinziti"	»	305
2. Senza effetti avversi sulla madre o sul bambino	»	311
3. Nutrizione dentro e fuori l'utero	»	313
4. Le colpe del padre	»	320
5. Traumi psicologici	»	323
6. Rincorrendo la montagna della fitness	»	326
7. Guerra e resistenza microbica	»	329
8. Dai maialini nani a Woody Guthrie	»	332
9. Verso una biologia postgaltoniana	»	338
Note	»	341
Ringraziamenti	»	351
Bibliografia	»	353
Indice analitico	»	391

Prefazione

La natura dell'eredità – ovvero il modo in cui le informazioni biologiche sono trasmesse attraverso le generazioni – è una questione che riguarda quasi tutte le scienze biomediche, dai tentativi della biologia evoluzionistica di dare conto della diversità della vita agli sforzi compiuti dalla medicina per capire il carattere familiare di alcune malattie. Essa è ampiamente riconosciuta come un iconico successo della scienza moderna. Dalle caute speculazioni del XIX secolo al radicarsi della genetica mendeliana all'inizio del Novecento e alla decifrazione del codice genetico negli anni Sessanta, la scoperta del “meccanismo dell'eredità” è rappresentata nei libri di testo come un viaggio essenzialmente completato.

La natura però spesso riesce a frustrare il nostro desiderio di risposte semplici. Diversi decenni di scoperte sconcertanti, che non si adattano al quadro consolidato del corretto funzionamento del mondo, stanno ora portando alcuni scienziati a sostenere che è tempo di ripensare la natura dell'eredità. Se questa sfida avrà successo, nei prossimi anni le scienze biologiche e mediche subiranno un cambiamento, e anche i libri di testo dovranno essere riscritti.

Se dovessimo fare una sintesi di poche parole della tesi principale contenuta in questo libro, sarebbe questa: c'è molto di più nell'eredità delle sole sequenze di DNA

(geni), e riconoscere questa dimensione non genetica dell'eredità può fornirci nuove intuizioni su come funziona l'evoluzione e anche su molte questioni pratiche della vita umana. È oramai chiaro che una varietà di fattori non genetici viene trasmessa attraverso le generazioni insieme ai geni. Come i geni, tali fattori non genetici possono trasmettere informazioni biologiche attraverso le generazioni, conferire una somiglianza tra prole e genitori e potenzialmente influenzare il corso dell'evoluzione. Questa pluralità di fattori ereditari è resa necessaria dalle proprietà di base condivise da tutte le forme di vita cellulari e riteniamo che qualsiasi concetto di eredità, non arbitrariamente ristretta, debba comprendere questa dimensione non genetica. Un concetto di eredità che comprende sia i processi genetici sia quelli non genetici sta già emergendo e ci riferiremo a essa come "eredità estesa" per differenziarla dalla visione convenzionale e genocentrica¹.

Il concetto limitato di eredità che ha prevalso fin dai primi decenni del XX secolo ha portato all'esclusione dal campo di possibilità di alcuni fenomeni biologici veramente importanti e reali; come il fatto che le esperienze vissute da un individuo durante la sua vita possano avere conseguenze prevedibili sulle caratteristiche dei suoi discendenti. Tali effetti sono stati considerati a lungo come "impossibilità chimica" e come violazione del "dogma centrale" della biologia molecolare. Tuttavia, una grande varietà di tali fenomeni è stata ora riportata nella letteratura scientifica. Questo aspetto non genetico dell'eredità è stato un punto cieco per la biologia e la medicina per decenni, ma l'elefante nella stanza sta finalmente iniziando a farsi notare. Ai lettori che sono nuovi in questo campo puntiamo a fornire un modo di riflettere su questi recenti sviluppi, inserendoli in un contesto storico e comprendendone le implicazioni. A coloro che rimangono scettici su tali idee eterodosse speriamo almeno di offrire un modo più preciso per guardare a tali questioni.

Non siamo i primi a riconoscere le implicazioni dei mec-

canismi ereditari non genetici. In questo libro, facciamo ricordo a numerose linee di ricerca di molti autori, facendo riferimento a settori anche lontani, come la teoria dell'ereditarietà culturale, la teoria della costruzione di nicchia, l'ecologia evolutiva e la biologia molecolare e cellulare. I diversi lavori prodotti in tutte queste aree hanno affrontato vari aspetti di ciò che la narrazione classica lascia normalmente fuori². Soprattutto, due libri stimolanti di Eva Jablonka e Marion Lamb – *Epigenetic Inheritance and Evolution* (1995) ed *Evolution in Four Dimensions* (2005) – si sono concentrati esattamente sulle implicazioni dell'ereditarietà non genetica per l'evoluzione. I libri e gli scritti di Jablonka e Lamb hanno spianato la strada alla recente impennata di studi sull'eredità estesa e hanno dato forma a molte delle idee esplorate da altri autori, inclusi noi stessi. Tuttavia, nonostante riconosciamo il contributo intellettuale di Jablonka e Lamb, questo libro riflette la nostra prospettiva, il nostro approccio e i nostri obiettivi. In particolare, basandoci sulle basi concettuali poste da autori precedenti, il nostro obiettivo principale è quello di esplorare come il concetto esteso di eredità possa essere incorporato nella teoria evolutiva e, facendo ciò, vorremmo fornire nuovi spunti su una serie di domande.

Abbiamo suddiviso questo libro in dieci capitoli.

Nei Capitoli 1 (“Come costruire un organismo”) e 2 (“L'eredità dai primi principi”), spieghiamo perché la struttura classica è eccessivamente limitata e il motivo per cui crediamo che un concetto esteso di eredità sia necessario per le caratteristiche universali della vita cellulare. Questi capitoli introducono concetti sviluppati in modo più completo nel resto del libro.

Nel Capitolo 3 (“Il trionfo del gene”), esploriamo lo sviluppo del moderno e genocentrico concetto di eredità. Sebbene gli scienziati raramente si preoccupino di approfondire il bagaglio storico della loro disciplina, crediamo che senza conoscerne la storia sia quasi impossibile comprendere gli sviluppi attuali in questo campo. Per esempio, perché il

sistema ereditario non genetico è stato così inequivocabilmente respinto dai principali biologi del XX secolo? E perché le loro teorie non sono più valide oggi?

I Capitoli 4 e 5 forniscono una panoramica dell'evidenza dei meccanismi ereditari non genetici e ne illustrano la diversità e l'importanza. Il Capitolo 4 ("Mostri, vermi e ratti") si concentra su affascinanti scoperte di un tipo di meccanismo ereditario non genetico, noto come "ereditarietà epigenetica", che recentemente ha ricevuto molta attenzione nella scienza medica e nei media tradizionali. Nel Capitolo 5 ("La gamma dei meccanismi ereditari non genetici"), mostriamo che i fenomeni "epigenetici" in senso stretto fanno parte di una gamma molto più ampia di meccanismi ereditari non genetici altrettanto interessanti e importanti.

La successiva serie di capitoli esplora le implicazioni dell'eredità estesa in modo più approfondito. Nel Capitolo 6 ("L'evoluzione con l'eredità estesa"), mostriamo come le idee sviluppate nei capitoli precedenti possano essere incorporate nella teoria evolutiva, fornendo un quadro che ci consente di esplorare le loro conseguenze per l'evoluzione. Nel Capitolo 7 ("Perché è importante l'eredità estesa"), utilizziamo questo quadro per illustrare come l'ereditarietà non genetica possa cambiare la traiettoria e il risultato dell'evoluzione. Nel Capitolo 8 ("Mele e arance?"), affrontiamo le critiche principali che i biologi evolucionisti hanno mosso contro l'eredità estesa. Nel Capitolo 9 ("Una nuova prospettiva su vecchi quesiti"), rivisitiamo alcuni dei più intricati enigmi della biologia evolutiva e mostriamo come le intuizioni fornite dall'eredità estesa possano permetterci di vedere queste domande sotto una nuova luce.

Infine, nel Capitolo 10 ("L'eredità estesa nella vita umana"), consideriamo le implicazioni dell'eredità estesa per le questioni pratiche degli esseri umani moderni che vivono in un mondo in rapido cambiamento. Nel capitolo dimostriamo come, durante il suo massimo splendore nel XX secolo, la visione ristretta e genocentrica dell'eredità abbia avuto conseguenze molto tangibili e talvolta tragi-

che, e consideriamo come l'ampliamento del concetto di eredità possa modificare profondamente la comprensione della nostra salute, della nostra società e il nostro impatto sul mondo che ci circonda.

Ci siamo sforzati di rendere questo libro il più accessibile possibile, nella speranza che venga letto non solo dai biologi professionisti, ma anche da studenti e persone che seguono la biologia da profani. Sebbene il ricorso a un gergo specialistico sia talvolta inevitabile, abbiamo fatto uno sforzo per definire tutti i termini tecnici (con alcune definizioni e spiegazioni fornite nelle note in fondo al libro). Laddove le idee matematiche costituiscono una parte essenziale della storia, abbiamo cercato di presentarle in modo intuitivo e descrittivo. Le equazioni sono state ridotte al minimo e sono per lo più esposte nei riquadri e nelle note in modo tale che i non addetti le possano saltare tranquillamente senza perdere la trama generale.

Dedichiamo relativamente poco spazio alla discussione sui meccanismi molecolari. Il nostro obiettivo principale in questo libro è esplorare le implicazioni dell'eredità estesa per l'evoluzione. Per questa ragione ci concentriamo sugli effetti a livello dell'intero organismo e a livello ecologico, fornendo sufficienti dettagli sul singolo meccanismo per consentire ai lettori di comprendere la natura generale di questi effetti. Inoltre, la biologia molecolare si sta sviluppando a un ritmo così incalzante che qualsiasi dettaglio da noi fornito sarà probabilmente obsoleto quando questo libro verrà stampato. I lettori che desiderano approfondire i dettagli dei meccanismi molecolari possono facilmente trovare lavori aggiornati.

Dovremmo anche affermare sin dall'inizio che le idee presentate in questo libro non confutano la teoria evoluzionistica o il ruolo centrale che la genetica gioca in essa. Vediamo l'ereditarietà genetica e non genetica come processi ereditari che operano in parallelo, quindi l'eredità estesa integra anziché soppiantare quella genetica. Allo stesso modo, sebbene riteniamo che queste idee abbiano importanti im-

plicazioni per la biologia evolutiva, l'eredità estesa non mette in discussione l'intuizione di base di Darwin, secondo cui la selezione naturale unita ai meccanismi ereditari costituisce la causa primaria dell'evoluzione adattiva.

Chi siamo noi? Russell Bonduriansky è un biologo evolucionista presso l'Evolution and Ecology Research Centre e la School of Biological, Earth, and Environmental Sciences dell'Università del New South Wales a Sydney, in Australia. Troy Day è stato nominato membro del corpo docente del Dipartimento di Biologia e del Dipartimento di Matematica della Queen University di Kingston, in Canada. Da quando ci siamo incontrati all'Università di Toronto verso la fine del secolo scorso, abbiamo collaborato a numerosi progetti di ricerca, e a un certo punto ci siamo interessati all'eredità estesa e alle sue implicazioni per l'evoluzione. Questo libro è il frutto di diversi anni di ricerca collaborativa su questo argomento.

Note

¹ La nostra posizione si distingue anche dalla “sintesi evolutiva estesa” (EES), che rappresenta una sfida più ampia alle idee evolutive consolidate, compreso il ruolo della selezione naturale nell'evoluzione adattiva. Mentre la EES comprende forme di ereditarietà non genetiche, il nostro concetto di eredità estesa diverge in modo importante dai punti di vista di alcuni sostenitori della EES. Nel Capitolo 8 metteremo in evidenza alcune differenze di prospettiva.

² Diversi libri hanno esaminato le implicazioni dell'evoluzione culturale, tra cui Boyd R., Richerson P.J., *Culture and the Evolutionary Process*, Chicago, University of Chicago Press, 1985; Cavalli-Sforza L.L., Feldman M.W., *Cultural Transmission and Evolution: A Quantitative Approach*, Princeton (NJ), Princeton University Press, 1981; Mesoudi A., *Cultural Evolution: How Darwinian Theory Can Explain Human Culture and Synthesize the Social Sciences*, Chicago, University of Chicago Press, 2011; Richerson P.J., Boyd R., *Not by Genes Alone: How Culture Transforms Human Evolution*, Chicago, University of Chicago Press, 2005. Recenti scoperte sui meccanismi molecolari di regolazione genica sono descritti in due libri sull'epigenetica: Carey N., *The Epigenetics Revolution: How Modern Biology Is Rewriting Our Understanding of Genetics, Disease, and Inheritance*, New York, Columbia University Press, 2012; Francis R.C.,

Epigenetics: How Environment Shapes Our Genes, New York, W. W. Norton, 2011. Le potenziali implicazioni evolutive delle complesse interazioni tra gli organismi e il loro ambiente sono mostrate in: West-Eberhard M.J., *Developmental Plasticity and Evolution*, Oxford, Oxford University Press, 2003; Sultan S.E., *Organism and Environment*, Oxford, Oxford University Press, 2015; Odling-Smee F.J., Laland K.N., Feldman M.W., *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*, Princeton (NJ), Princeton University Press, 2003; Hendry A.P., *Eco-Evolutionary Dynamics*, Princeton (NJ), Princeton University Press, 2017.

1

Come costruire un organismo

Quello che non posso ricreare, non posso comprenderlo.

Richard P. Feynman¹

Non molto tempo fa, i titoli sulle prime pagine dei giornali di tutto il mondo annunciarono che gli scienziati avevano creato la “vita artificiale”. Questa strabiliante notizia si riferiva a un esperimento fatto nel laboratorio dell’anticonformista biologo molecolare Craig Venter, in cui era stata sintetizzata artificialmente la molecola di DNA di un tipo semplice di batterio a partire dai suoi mattoni chimici (con alcuni particolari abbellimenti, come l’indirizzo e-mail di Venter crittografato nel codice genetico del DNA). Tale molecola era poi stata inserita in una diversa specie di batteri, sostituendo il genoma della cellula ospitante. Sorprendentemente, questa procedura ha portato a una cellula batterica vivente che ha continuato a dividersi e produrre colonie di batteri².

Al di là della sua assoluta magia tecnica, l’esperimento di Venter sembra offrire una visione unica della natura dell’eredità: la trasmissione delle informazioni biologiche attraverso le generazioni, che induce la prole ad assomigliare ai propri genitori, consentendo l’evoluzione mediante la selezione naturale³. Dopotutto, il gruppo di ricerca di Venter era riuscito a disaccoppiare due componenti fondamentali di un organismo cellulare: il genoma (cioè la sequenza del DNA) e il suo ambiente citoplasmatico (ovvero la macchina biomolecolare immensamente complessa, che costituisce una cellula vivente). La chimera batterica risultante, che combina il genoma