

Antonella Tramacere

## RICOSTRUZIONE DI IMPRONTE

### **Il rapporto innato-acquisito nel comportamento animale attraverso l'epigenetica dell'imprinting**

*In alcuni casi [...] un'identità semantica che non cambia nel tempo può coprire differenze di significato che si sono avvicinate nel corso del pensiero biologico, tanto che uno stesso concetto può essere insieme traccia fossile e attualità della ricerca [...]*

*Elena Gagliasso*

*Nello stesso momento in cui cominciamo a osservare un comportamento, cominciamo anche a fare astrazioni. La cosa è quanto mai necessaria perché i metodi a nostra disposizione non sono adatti ad affrontare eventi unici, [...] dobbiamo raggrupparli in classi, tenendo conto delle proprietà che si ripetono in più di un evento.*

*Robert Hinde*

#### **ABSTRACT**

*Attraverso una disamina sul fenomeno dell'imprinting comportamentale, e di come esso è stato differentemente interpretato dal momento della sua scoperta ad oggi, tenteremo di condurre un'analisi sugli slittamenti di significato avvenuti nei concetti di innato e acquisito.*

*Il rapporto innato e acquisito nello sviluppo dell'attaccamento parentale sarà quindi dapprima esaminato in un'ottica neodarwinista, ove essi sono stati identificati rispettivamente con filogenetico e genetico da una parte e ontogenetico e ambientale dall'altra. In un secondo momento, verranno presentati i meccanismi epigenetici scoperti alla base dell'imprinting, interpretandoli alla luce del recente approccio della Sintesi Estesa e analizzando conseguentemente gli effetti che essi hanno avuto sui termini implicati nella comprensione del comportamento animale.*

**PAROLE CHIAVE:** Imprinting comportamentale, Genetica del comportamento, Epigenetica del comportamento, Sintesi Moderna, Neodarvinismo, Sintesi Estesa, Eco-evo-devo, Rapporto innato-acquisito, Rapporto organismi-ambiente

## **ABSTRACT**

*Through an analysis on behavioral imprinting and on his different interpretations, we will treat changes of meaning on innate, acquired and some other concepts closely correlated to them.*

*Innate-acquired relation in parental attachment's development will be firstly examined in a neodarwinist view, for which both terms have been identified respectively with phylogenetic and genetic on one hand and ontogenetic and environmental on the other hand.*

*Afterwards, we will present epigenetic mechanisms underlying behavioral imprinting, interpreting them with Extended Synthesis' tools and analyzing their effects on innate, acquired and some other terms implicated in animal behavior.*

**KEYWORDS:** Behavioral Imprinting, Behavioral Genetic, Behavioral Epigenetic, Modern Synthesis, Neodarwinism, Extended Synthesis, Eco-evo-devo, Innate-acquired relation, Organism-environment relation.

## **INDICE**

### **1. INTRODUZIONE**

### **2. IMPRINTING IN ETOLOGIA CLASSICA: un'archetipica affinità elettiva**

### **3. AGGETTIVI “IMPRINTIFICATIVI” CLASSICI: il pagliaccio a molla**

### **4. ISTINTO IMPERFETTO E RAPPORTO INNATO-ACQUISITO: un'eccezione diadica**

### **5. CRITICHE E DIFFERENTI INTERPRETAZIONI: una bandiera al vento**

### **6. IMPRINTING IN ETOLOGIA CONTEMPORANEA: un'interattiva rappresentazione architettonica**

### **7. IL RUOLO DELL'EPIGENETICA: la condotta si fa facendo**

### **8. AGGETTIVI “IMPRINTIFICATIVI” CONTEMPORANEI: più ti guardo e più mi piaci**

### **9. RAPPORTO INNATO-ACQUISITO: un reciproco dimensionamento**

### **10. IMPRINTING COME VINCOLO: sintesi tra organismi e pezzi di mondo**

### **11. CONCLUSIONE**

## 1. INTRODUZIONE

Il costante lavoro di manutenzione su concetti fondamentali, quali innato e acquisito, è un'attività epistemica altamente produttiva, in quanto tali concetti diventano allo stesso tempo strumenti euristici di conoscenza e obiettivi di ricerca<sup>1</sup> (Mayr, 1990).

Etologia, psicologia cognitiva e neuroscienze comportamentali sono settori disciplinari “brulicanti” ove è possibile vedere all'opera questo duplice processo: se infatti, come vedremo in corso di trattazione, le recenti conquiste sperimentali in biologia molecolare e neurobiologia hanno recentemente sfidato la validità dell'antinomia innato-acquisito (ampiamente utilizzata in tali settori) (Wimsatt, 1985), allora tali comunità scientifiche si stanno nuovamente scontrando con fenomeni difficilmente ascrivibili al dominio precedente dei due termini. Così se da una parte le difficoltà progressivamente riscontrate nel tentativo di catalogare i fenomeni comportamentali in antinomie solleva disquisizioni e ulteriori ricerche sperimentali (che non fanno altro che emancipare la scienza stessa, raffinando simultaneamente i suoi metodi di applicazione), dall'altra la revisione di precedenti categorizzazioni apre la via al raggiungimento di nuove soluzioni concettuali, che a loro volta genereranno nuovi tentativi sperimentali e interventi applicativi.

Gli slittamenti di senso e di significato di termini cardine come innato e acquisito hanno inoltre effetti a cascata più o meno profondi nelle scienze, tra cui la problematizzazione e la manutenzione di concetti che sono con i primi strettamente correlati. Una metafora adatta a visualizzare tale processo è quella della manipolazione del cubo di Rubik: come ogni tentativo di sistemazione di una o più facce del cubo di Rubik implica un cambiamento nell'organizzazione delle facce ad esse correlate, così nel riconsiderare epistemologicamente un concetto o un'antinomia si rivisiteranno fatti e concetti scientifici ad essi correlati.

Applicando tale ragionamento al presente tema, troviamo pertanto che districando il rapporto innato-acquisito nel comportamento animale verranno di conseguenza posizionate altre “problematiche longeve” della biologia: il rapporto tra ontogenesi e filogenesi negli individui e nella successione delle specie, la relazione esistente tra stabilità e cambiamento, e quindi tra vincolo e plasticità nei processi di sviluppo, e infine, sebbene l'elenco potrebbe non terminare qui, il concetto di adattamento.

---

<sup>1</sup> Secondo Ernst Mayr, una delle massime autorità del nostro tempo in biologia evoluzionista, la storia dei concetti e lo sfondo storico dei problemi sono indispensabili alla risoluzione di questioni aperte e alla comprensione della scienza moderna e delle divergenze che la animano.

<sup>2</sup> Il termine Imprinting (dall'inglese impronta, traccia) è una traduzione del tedesco *Praegung* (impronta, stampo), per la prima volta menzionato e approfondito sotto questo nome nel testo tedesco originale di Lorenz del 1935, tradotto poi nel 1937 in inglese. Sebbene sia un termine di origine inglese, continuerò ad usarlo nel

Al fine di affrontare il tema del rapporto innato-acquisito nel comportamento animale si è scelto qui di concentrarsi sul fenomeno dell'imprinting<sup>2</sup> comportamentale. Focalizzare l'attenzione su un fenomeno piuttosto circoscritto come l'imprinting ci permetterà di scegliere e analizzare un certo numero di dati e interpretazioni, senza rischiare di perdersi tra le infinite interazioni che essi intessono con il resto dei fenomeni.

L'imprinting d'altra parte è un fenomeno molto interessante, in quanto rappresenta un crocevia di punti caldi, un incontro di interrogativi e di questioni aperte riguardanti il vivente. Infatti

- per un verso l'imprinting dà luogo ad un comportamento ereditabile ed è dunque un processo adatto sia allo studio dei meccanismi ereditari e genetici alla base del comportamento, sia a quello della spinosa questione del rapporto tra istanze innate e acquisite nell'ontogenesi degli individui,
- per un altro verso, esso coinvolge una costante comportamentale delle specie che lo presentano e in quanto tale è un buon pretesto per indagare l'omologia comportamentale<sup>3</sup>, chiarendo non solo il rapporto tra le specie, i meccanismi di selezione, di adattamento, di speciazione che lo hanno probabilmente originato, nonché le relazioni sociali che conducono alla sua fissazione e che da essa ne conseguono, ma anche le caratteristiche della dotazione filogenetica di una specie. Ciò sarà utile a comprendere la validità dell'equivalenza tra innatezza e filogenesi, utilizzata ampiamente dal darwinismo e dal neodarwinismo (Wimsatt, 1985).
- Infine, l'imprinting è anche un sistema di riconoscimento percettivo di stimoli, un effetto della memoria e pertanto un fenomeno capace di gettare luce sul fenomeno della percezione e sui meccanismi neurali di riconoscimento (*recognition*) immagazzinamento (*storage*) e rimaneggiamento (*recast*) delle informazioni acquisite nel processo di apprendimento di ogni individuo di una stessa specie<sup>4</sup>.

---

<sup>2</sup> Il termine Imprinting (dall'inglese impronta, traccia) è una traduzione del tedesco *Praegung* (impronta, stampo), per la prima volta menzionato e approfondito sotto questo nome nel testo tedesco originale di Lorenz del 1935, tradotto poi nel 1937 in inglese. Sebbene sia un termine di origine inglese, continuerò ad usarlo nel testo senza usare il corsivo, per ovvie ragioni.

<sup>3</sup> In etologia, i comportamenti, così come gli organi, si possono omologare e dedurre da forme originarie comuni, in particolare si dicono omologhi quegli elementi del comportamento che possiedono lo stesso tipo neuromuscolare. In quanto forme temporali, i tipi di comportamento sono tanto più sicuramente omologhi quanto più numerosi sono i caratteri particolari che essi hanno in comune e quanto più si corrispondono nel succedersi delle azioni.

<sup>4</sup> L'imprinting è un fenomeno che coinvolge ad un livello primario la percezione di stimoli e i meccanismi di riconoscimento e memoria (*recognition and memory*), che implicano qualche sorta di prontezza latente dell'animale a reagire appropriatamente. Ciò ha generato immediatamente interrogativi sul rapporto tra un eventuale mondo mentale degli animali e i meccanismi che invece li costituiscono a livello materiale (Thorpe, 1956). Il dibattito è tuttora aperto e fecondo in biologia e ha nel tempo visto susseguirsi approcci più meccanicisti (sfociati nei modelli associativi, pulsionali, cibernetici e informatici) e più mentalistici (ad

Tale confluenza di campi ci conduce all'analisi di dati provenienti da diversi settori disciplinari, quali etologia, neuroscienze, biologia evolutiva, etc., e ciò sarà particolarmente funzionale anche al fatto che, al fine di ragionare sulle implicazioni della biologia relativa all'imprinting per ciò che riguarda il rapporto innato-acquisito, non potremo esimerci dal considerare l'epigenetica<sup>5</sup> del comportamento, che, oltre ad essere una delle ultime frontiere della biologia molecolare, è di per sé un approccio interdisciplinare:

*Behavioral epigenetics was described as the application of the principles of epigenetics to the study of physiological, genetic, environmental, and developmental mechanisms of behavior in human and nonhuman animals. Investigations typically focus at the level of chemical changes, gene expression, and biological processes that underlie normal and abnormal behavior* (Lester, 2011)

Vale la pena di precisare infine che un'indagine sul processo dell'imprinting attraverso l'epigenetica del comportamento, quindi una ricerca sulla regolazione delle sequenze genetiche alla base di fenomeni come riconoscimento, memoria, apprendimento ed emergenza del comportamento in vista di una rivalutazione del rapporto innato-acquisito, è necessariamente pionieristica, perchè tali sono ancora gli studi in merito.

## **2. IMPRINTING IN ETOLOGIA CLASSICA: un'archetipica affinità elettiva**

L'imprinting è un fenomeno scoperto da Konrad Lorenz e la sua compagna di giochi Gretl, quando entrambi erano piuttosto piccoli e si dilettavano passando il tempo con due anatroccole ricevute in regalo. Galeotto fu il gioco dei ragazzi, non solo per il fatto che poi Lorenz e Gretl si sono sposati, ma anche perché grazie ad esso Lorenz ha potuto compiere le prime importanti osservazioni sugli animali e costituire le fondamenta di ciò che sarebbe stata la disciplina etologica<sup>6</sup>, tra le poche a prendere il via

---

esempio l'attuale modello neurocognitivo). (A proposito può essere utile riferirsi a Marchesini, 2008)

<sup>5</sup> Per il momento sia sufficiente dire che l'epigenetica è lo studio delle modalità di espressione delle sequenze genetiche dell'individuo durante il suo sviluppo.

<sup>6</sup> Nonostante sia riconosciuto che l'etologia sia nata principalmente grazie alle ricerche di Lorenz, la prima formulazione rudimentale del termine etologia è stata data nel 1762 dall'Accademia Francese delle Scienze, desumendola dal Greco Ethos (uso, abitudine, costume), come "dottrina che studia le abitudini di vita". Poi John Stuart Mill la intese, nel suo *Sistema di Logica*, come lo studio della formazione del carattere. Agli inizi del Novecento etologia significava invece scienza dei costumi, fino al momento in cui il termine è caduto in disuso durante il XIX secolo, quando poi fu riesumato tra la fine del XIX e i primi del XX secolo col significato corrente. Nel 1907 lo *Zoological Record* usava per la prima volta il termine in senso di scienza del comportamento animale". Il repertorio bibliografico mondiale in campo zoologico ne aveva dedicato un'intera sezione che fu però nel 1940 assorbita dall'ecologia. Nesso che rappresenta la parentela esistente tra le due

fuori dalle mura di un'istituzione universitaria o di ricerca<sup>7</sup>.

Da allora l'imprinting è stato frutto di numerose osservazioni sul comportamento dei pulcini domestici durante i loro primi giorni di vita: essi seguono il primo cospicuo oggetto mobile esperito per un periodo di tempo rilevante e sviluppano un forte attaccamento ad esso, seguendolo per tutti i suoi spostamenti. In condizioni naturali tale oggetto mobile è generalmente la madre, ma il meccanismo di riconoscimento degli stimoli è tale da rendere comunque possibile l'imprinting improprio, cioè assestato su membri di una specie diversa o su oggetti mobili inanimati.

Nei pulcini domestici questo fenomeno è stato chiamato imprinting del seguire o più comunemente imprinting filiale, connesso a sua volta all'imprinting sessuale<sup>8</sup>, in quanto dal momento in cui essi riconoscono un particolare oggetto o individuo mobile come genitore, saranno attratti sessualmente da un membro della stessa specie o dello stesso tipo nel periodo puberale. Infatti, il primo oggetto a elicitare una risposta sociale, in seguito rilascia non solo quella risposta, ma anche una ad essa correlata, definita come comportamento sessuale (Ramsey, Hess, 1954)

Il fenomeno dell'imprinting è stato accertato in numerose specie di uccelli, di pesci, di mammiferi e anche negli esseri umani e in ogni specie si è riscontrata la stessa connessione tra imprinting filiale e sessuale: la formazione di un attaccamento o di una preferenza in fase neonatale influenza le preferenze e la scelta del partner nel corso della vita adulta.

Per esigenze di semplificazione si è scelto qui di trattare esclusivamente l'imprinting filiale, considerando ricerche condotte principalmente, ma non esclusivamente, sui pulcini domestici e trattando per quanto possibile i risultati utili e validi per tutte le specie animali in cui è stato osservato. L'imprinting è stato inizialmente definito come l'apprendimento irreversibile di caratteristiche specie-tipiche e non individuali durante una specifica fase sensibile (Lorenz, 1937, Hess, 1958) e come un particolare tipo di istinto<sup>9</sup> (Spalding, 1872; Lorenz, 1937, 1980). Secondo gli etologi classici è un

---

scienze. Sebbene dunque si faccia riferimento a Lorenz per l'attribuzione di paternità, l'etologia intesa come lo studio delle abitudini era già stata formulata precedentemente.

<sup>7</sup> Come nota Bernard Grzimek, l'etologia, è nata attraverso l'esperienza non accademica con animali e grazie agli sforzi e alle imprese di uomini singoli come Oscar Heintoth e Konrad Lorenz; per menzionare una sorta di parallelismo anche Darwin ha fatto nascere la teoria dell'evoluzione sul Beagle e non all'interno di un'istituto di ricerca.

<sup>8</sup> L'imprinting sessuale è quel processo per cui si fissa la conoscenza delle caratteristiche che permetteranno in seguito di riconoscere i partner sessuali. Numerosi esperimenti hanno dimostrato che in molti tipi di uccelli, il pulcino maschio allevato da una madre adottiva di una specie diversa preferirà sessualmente quest'ultima specie.

<sup>9</sup> Il concetto di istinto, che nella tradizione occidentale ha significato qualcosa che viene condotto, trainato dall'interno (dal suo originale significato latino), è stato riesumato principalmente dagli etologi - *comparative ethologists have been mainly responsible for the resuscitation of the term* (Thorpe, 1956) - forti

meccanismo di associazione irreversibile tra un oggetto percepito nell'ambiente e un comportamento istintivo, determinato e specie-specifico.

Generalmente, i pattern di comportamento istintivo vengono rilasciati da stimoli veramente scarsi - spesso infatti solo uno ne è necessario - in modo che la peculiarità dello stimolo riduca il pericolo che lo si confonda con un'altra configurazione di stimoli<sup>10</sup> (Lorenz, 1971). Tale combinazione di peculiarità e di semplicità è stata definita *pregnanza*, lo stesso nome *Praegung*, imprinting, stampo, è stato coniato con l'idea che esso si fissasse nel corso di una singola prova.

L'imprinting, inteso dunque come un meccanismo che scatena una specifica risposta comportamentale in seguito all'esposizione a poveri e specifici stimoli, chiama in causa i risultati di Henrich Von Holst<sup>11</sup> sui meccanismi che fanno capo all'innescamento e al rilascio di comportamenti innati. Questi ultimi sono blocchi che mantengono i loro specifici motori innati di coordinazione sotto la continua pressione di guida interne; sono meccanismi scatenanti innati nei quali è dimostrata una tendenza ereditariamente determinata a rispondere a una combinazione specifica di stimoli nella realizzazione di uno schema comportamentale altrettanto specifico (De Crescenzo, 1975).

A loro volta, i meccanismi scatenanti innati sono considerati come filtri neuronali, cioè insiemi di tutte le parti del sistema nervoso, compresi gli organi di senso, che concorrono appunto ad una filtrazione della totalità degli stimoli in arrivo, in modo che di volta in volta un modulo comportamentale venga scatenato solo dagli stimoli competenti, cioè quelli che caratterizzano una situazione biologica in cui il modulo comportamentale scatenato ha l'effetto adeguato (Immelmann, 1969).

In virtù di tale interpretazione, il processo d'imprinting è stato inserito nella teoria del modello neuronale per cui lo stimolo riconosciuto dall'individuo come familiare è in qualche modo incorporato nel sistema nervoso e comparato ai vari stimoli successivi in entrata<sup>12</sup>. In questo senso, non tutte le caratteristiche dell'oggetto osservato sono riconosciute dall'animale, ma esistono solo alcuni tratti visuali in grado di essere distinti e di divenire familiari. Nella teoria del modello neuronale si sostiene la possibilità di collegamenti tra neuroni che si attivano per un certo periodo di tempo piuttosto

---

della sua reintroduzione da parte di Darwin, come attività diretta verso fini biologicamente desiderabili. Da allora esso è stato inteso generalmente come coincidente con l'espressione pulsione interna (*internal drive*).

<sup>10</sup> Riflessione cooptata da Von Uexkuell, che aveva già dimostrato che gli stimoli rilasciati per le azioni istintive erano confinati a relativamente pochi segnali effettivi nell'ambiente, designando l'apparato interno che filtra gli stimoli rilascianti come schemi scatenanti innati.

<sup>11</sup> E' stato appunto Von Holst a dimostrare che il sistema nervoso centrale è caratterizzato da un secondo tipo di attività in aggiunta ai riflessi: esso continuamente genera i suoi stimoli che non usano né nervi afferenti né efferenti e che passano come impulsi a scatenare pattern specie specifici di azione centralmente organizzati.

<sup>12</sup> Non tutti gli stimoli provocano le stesse reazioni: *not all object are better than others* (Hess, 1958), Schaefer et al., 1959). All'interno di questi limiti in ogni caso, l'effettività di un oggetto aumenta con la sua cospicuità.

simultaneamente, fino a creare reti neurali di attivazione relativamente invariante, che si attiveranno ogniqualvolta uno stimolo in entrata avrà caratteristiche e effetti simili a quelli che hanno attivato inizialmente la formazione della rete neurale.

Lo stimolo è così concepito, seguendo la metafora dell'allievo di Lorenz, Niko Tinberger, attraverso la metafora della chiave:

*he [Tinberger] was comparing it [the stimulus] to a lock which opened the way to setting the inborn motor behavior pattern in motion by means of a stimulus or a few stimuli which in turn are labelled "key stimuli" (Grzimek, 1977)*

Insomma, un apparato fisiologico, che guida diversi pattern motori, filtra in una certa misura le combinazioni di stimoli in arrivo e lascia passare solo ben determinate configurazioni per trasmetterle al posto di comando preposto a un determinato modulo comportamentale.

Per l'etologia classica il comportamento correlato all'imprinting del seguire o sessuale rispetta le stesse condizioni degli altri tipi di comportamenti istintivi che constano di comportamento appetitivo<sup>13</sup> o di ricerca - attuandosi pertanto nella ricerca attiva di una "soluzione-stimolo" adeguata (ad esempio la vista del genitore o di un potenziale partner sessuale) - e di comportamento consumatorio<sup>14</sup>, espresso attraverso una rigida sequenza motoria che costituisce il vero istinto ed è quindi indipendente dagli stimoli ambientali. La fase durante la quale avviene il riconoscimento dello stimolo può essere paragonata al comportamento appetitivo, esso è infatti un comportamento orientato ad un oggetto in particolare ed in esso l'apprendimento gioca una parte essenziale. Il comportamento consumatorio invece corrisponde all'esecuzione vera e propria del comportamento correlato all'imprinting, che sia filiale o sessuale.

Nell'imprinting, esiste una *determinazione esatta*, per riutilizzare le parole di Eibl-Eibesfeldt, un'*associazione pura* (Lorenz, 1980), per dirlo con Lorenz, tra lo stimolo, il modello neuronale e la reazione comportamentale, al pari del riflesso condizionato<sup>15</sup>. Una volta che l'oggetto è stato

---

<sup>13</sup> Il comportamento appetitivo presuppone l'energia specifica di reazione, basata su fattori interni di natura fisiologica; è finalistico in termini psicologici, nel senso che è contrassegnato dalla funzione biologica di tendere all'atto consumatorio, che può essere eseguito grazie all'accumulo di energia di reazione. Esso non si basa sulla conoscenza del bisogno, ma sul bisogno come impulso nervoso che è accompagnato dal desiderio (quest'ultimo punto, cardine dell'etologia classica, avrebbe causato perplessità e critiche rispetto ai problemi che solleva in relazione al rapporto tra mente e cervello e sulla distinzione tra i taxa superiori, dotati di 'piacere sensibile' e quelli inferiori, che sembrano non esserlo).

<sup>14</sup> Il comportamento consumatorio è inteso come una sequenza motoria automatica e stereotipata (è l'istinto vero e proprio) e integrata dalle tassie e dai riflessi.

<sup>15</sup> Il riflesso condizionato è la risposta che un organismo fornisce alla presenza di uno stimolo condizionante, inteso a sua volta come lo stimolo associato ad un ulteriore stimolo non condizionato, che spontaneamente è in grado di elicitare una risposta comportamentale. Il riflesso condizionato è stato teorizzato



improntato nell'animale, il comportamento che verrà messo in atto, equivalente agli altri tipi di comportamento istintivo innescati dai meccanismi scatenanti indotti da una motivazione<sup>16</sup>, prende avvio con comportamenti appetitivi e, in seguito al contatto con determinati fattori scatenanti, giunge al decorso completo di un'azione consumatoria, per coordinazione ereditaria<sup>17</sup>, senza essere influenzato dal contesto circostante.

Le coordinazioni ereditarie, responsabili della messa in atto del comportamento innato, sono sequenze di contrazioni muscolari ordinate nel tempo e nello spazio, che producono schemi di movimento fissi aventi significato biologico, e vengono scatenate da stimoli esterni specifici, il cui permanere non è però necessario affinché la coordinazione ereditaria abbia il suo svolgimento dopo essere stata scatenata. La coordinazione dei singoli movimenti che la compongono è dunque diretta centralmente e non dipende dalla natura e dalla direzione degli stimoli esterni che operano immediatamente, l'unico effetto che gli stimoli esterni possono esercitare sulle coordinazioni ereditarie, oltre allo scatenarle, è quello di influenzarne l'intensità e la velocità (Immelmann, 1969). In relazione all'efficacia dello stimolo esterno, una coordinazione ereditaria può avere uno svolgimento più o meno veloce a vari gradi di intensità, ma rimane in larga misura inalterata nella sua forma. Proprio a causa di questa costanza formale o rigidità formale, la coordinazione ereditaria è tipica di ogni singola specie, può caratterizzarla come i tratti morfologici ed è considerata innata, cioè programmata complessivamente nel patrimonio ereditario (Immelmann, 1969).

In virtù di ciò, l'imprinting può essere dunque considerato come un'"impronta neuronale" che un particolare oggetto riesce a provocare nel sistema nervoso di un animale, in grado di scatenare un modulo comportamentale specifico e predeterminato, perché coordinato ereditariamente. L'alto grado di determinazione e l'associazione piuttosto rigida e immediata postulate in tali spiegazioni giustificano pertanto l'immagine dell'imprinting come una sorta di affinità elettiva, fulminea, duratura

---

da Ivan Pavlov nell'ambito degli studi, da egli stesso inaugurati, del comportamentismo, che sebbene presupponga un approccio totalmente opposto a quello degli etologi classici, ha fornito a questi ultimi importanti risultati sperimentali.

<sup>16</sup> La motivazione è quel qualcosa che cambia quando l'animale modifica il suo comportamento. Essa viene attribuita a fattori endogeni, non perché dipende interamente da influenze di tipo interno, ma perché in ogni caso i fattori esterni verranno recepiti dall'animale attraverso la sua organizzazione interna. E' stato Lorenz, nel 1937, a postulare l'esistenza di fattori endogeni di tal sorta: il sistema nervoso centrale produce impulsi che avviano azioni istintive specifiche e immediate. Qualche volta la motivazione è stata considerata dagli etologi classici, in maniera piuttosto confusa, come una sorta di istinto: *Only instinct has an internal drive or motivation in sense of internally motivated* (Thorpe, 1956)

<sup>17</sup> La coordinazione ereditaria è per gli etologi classici ciò che per i comportamentisti è il riflesso condizionato, nel quale uno stimolo provoca un impulso nervoso che viene trasmesso lungo le fibre nervose al sistema nervoso centrale, ove, in virtù di connessioni preesistenti, viene provocato un impulso che passa nuovamente lungo le fibre nervose fino agli organi, attivando le opportune strutture cellulari (Pavlov, 2003).

e archetipica tra uno stimolo, o una classe di stimoli, e un modello neuronale che mette in atto una risposta comportamentale fissa e stereotipata.

### **3. AGGETTIVI “IMPRINTIFICATIVI” CLASSICI: il pagliaccio a molla**

L'imprinting è stato definito da Lorenz come un processo di acquisizione veramente peculiare (Lorenz, 1937), distinto sia dai meccanismi comportamentali innati sia dai meccanismi di apprendimento associativo.

Innanzitutto, nell'apprendimento correlato all'imprinting l'organismo impara a discernere le caratteristiche della specie in generale e non solo le caratteristiche del soggetto esperito e questo aspetto, cioè l'acquisizione di una coscienza di specie attraverso la generalizzazione degli stimoli pervenuti da organismi individuali, lo rende differente dai comuni meccanismi comportamentali innati. Tali meccanismi potrebbero essere apparentemente assimilati all'imprinting perché entrambi presentano azioni riflesse coordinate ereditariamente che possono essere innescate da differenti tipi di stimoli (o fattori di rilascio) senza essere modificate nella successione di movimenti (Lorenz, 1937), ma ciò che li distingue è il fatto che nell'imprinting l'individuo imprintato continua a reagire agli stimoli pervenuti dal primo oggetto conspicuo in movimento esperito per tutta la durata della vita adulta, dimostrando che l'attaccamento ad esso gode di una preferenza particolare (Lorenz, 1937). L'individuo imprintato in maniera impropria pertanto rifiuta e non accetta come sostituto l'oggetto biologicamente opportuno (il membro della stessa specie) in presenza dell'oggetto inopportuno (il membro di una specie differente o un qualsiasi oggetto conspicuo mobile), mentre al contrario questo non accade nei meccanismi comportamentali innati.

D'altra parte, cosa sembra veramente peculiare agli occhi degli etologi classici e cosa distingue l'imprinting anche dai meccanismi di apprendimento conosciuti è che in esso, come dimostrano la stretta correlazione esistente tra l'imprinting filiale e quello sessuale<sup>18</sup> e alcuni esperimenti condotti sulle preferenze accordate dall'animale all'oggetto dell'imprinting<sup>19</sup>, l'apprendimento avviene

---

<sup>18</sup> Se l'animale non è ancora sessualmente maturo nel momento in cui avviene l'imprinting, non può performare l'appropriato comportamento e quindi nessuna ricompensa sessuale segue quel processo di apprendimento, che perciò sembra fissarsi per altre vie. Ciò è singolare, se si considera anche che la nozione acquisita dell'oggetto scatenante viene conservata per tutta la vita, mentre normalmente il dimenticare è un carattere tipico di ogni processo di apprendimento.

<sup>19</sup> Sia sufficiente solo uno di tali esperimenti: Immelmann (1966) ha allevato giovani maschi di diamante mandarino con un'altra specie di fringuelli, le cravattine, e ha provato che in età sessuale essi preferivano accoppiarsi regolarmente con queste ultime. In seguito ha tenuto quegli stessi fringuelli per mesi con femmine

apparentemente senza alcun tipo di rinforzo<sup>20</sup>, cioè, leggendo lo stesso Lorenz, senza una *retroazione di addestramento positivo proveniente dal successo del corrispondente modulo comportamentale* (Lorenz, 1980)

Riprendendo la definizione fornita nel precedente paragrafo inoltre, secondo cui l'imprinting è l'apprendimento irreversibile durante una specifica fase sensibile di caratteristiche specie-tipiche degli animali e non individuali (Lorenz, 1937, Hess, 1958) ed un particolare tipo di istinto (Spalding, 1872; Lorenz, 1937, 1980), notiamo che l'imprinting è reso peculiare dalle caratteristiche di irreversibilità dell'apprendimento avvenuto tra lo stimolo percepito e il comportamento attuato, dall'essere confinato a un periodo estremamente breve e ben definito della vita individuale dell'animale, la fase sensibile, e dalla concezione dell'istinto che lo sorregge. Queste caratteristiche lo collocano pertanto in una posizione ibrida e peculiare, a metà tra l'acquisizione di conoscenza e l'esibizione di una pertinenza innata.

In particolare, nell'etologia classica l'irreversibilità dell'imprinting è stata assunta come una delle principali caratteristiche della sua peculiarità rispetto ad altri tipi di apprendimento precoce, che seppur avvenendo con molta rapidità e avendo effetti ampiamente durevoli, possono comunque essere sovrainposti, cioè sostituiti.

Potrebbe essere utile fornire degli aggettivi per chiarire il concetto di irreversibilità ravvisato nell'imprinting, in modo da comprendere in maniera più precisa il significato dei termini implicati nella sua definizione. Ritengo che *istantaneo*, *esclusivo* e *assoluto* possano essere opportuni in vista di tal fine. Per l'etologia classica l'imprinting è infatti un processo a prova singola, un cosiddetto *one-trial learning*, che avviene *istantaneamente*, in tempi molto rapidi di esposizione dell'animale allo stimolo percettivo adeguato. Sempre da Lorenz leggiamo:

[nell'imprinting] *l'organismo ancora giovane aspetta in un certo modo delle determinate combinazioni stimolatorie scatenanti in modo incondizionato e istantaneamente le associa a formare un'unità con determinati stimoli, in sé non scatenanti, che arrivano contemporaneamente* (Lorenz, 1980)

---

della loro specie e dopo sei covate portate a termine felicemente, quando ai maschi sono state offerte nuovamente le cravattine essi le hanno nuovamente preferite.

<sup>20</sup> Il rinforzo è un aspetto fondamentale della teoria del condizionamento operante sviluppata da Burrhus Skinner, a partire dalle riflessioni di Ivan Pavlov e Edward Lee Thorndike nella più generale corrente psicologica del comportamentismo. La teoria del rinforzo, che può essere primario (cibo, sonno) o secondario (complimenti, gratificazioni) e continuo (ogni volta che avviene il rinforzo) o parziale (solo qualche volta), si basa sul fatto che a seguito di una risposta dell'animale, comunque elicitata da uno stimolo, un nuovo stimolo funge appunto da stimolo rinforzante.

Il meccanismo di riconoscimento degli stimoli percettivi inoltre, a quanto pare già presente alla nascita, seppur reagendo ad un *range* determinato di stimoli, restringe lo scatenamento della risposta *esclusivamente* al primo degli oggetti esperiti per un tempo sufficiente, determinando ciò che Hess ha denominato la preponderanza della *precoccy experience* (Hess, 1958) rispetto alla *recency experience* (Hess, 1958). Come ha confermato Eibl-Eibesfeldt, allievo di Lorenz, l'affermazione che un animale ha appreso qualcosa per imprinting significa che è stata *esattamente*<sup>21</sup> determinata la situazione stimolante che scatenerà una certa reazione per l'intera vita dell'animale (Eibl-Eibesfeldt, 1976)

Infine, la memoria impressa cerebralmente dall'oggetto esperito durante l'imprinting, responsabile del comportamento specie-tipico correlato, è *assoluta* nel senso che non può mai essere sovrainposta o sostituita, durando appunto per tutta la vita dell'animale.

Si può dire perciò che nel processo di imprinting si raggiunga una irreversibile selettività<sup>22</sup> nei confronti della reazione allo stimolo e che pertanto l'imprinting restringa in maniera permanente ad alcuni oggetti la possibilità di azionare un modulo comportamentale specifico.

Per le stesse ragioni che giustificano un chiarimento del concetto di irreversibilità, conduciamo la stessa operazione per la fase sensibile, il periodo cui è confinato l'apprendimento correlato all'imprinting, che può essere dunque descritto come *geneticamente regolato, fisso e specie-specifico*.

L'affermazione di Grzimek secondo cui “la finestra temporale di cui esso [l'imprinting] si serve viene ipotizzata [dagli etologi classici] come *geneticamente regolata* (Grzimek, 1977)”, sostiene infatti l'interpretazione di un determinato set di geni che si attivano in uno specifico intervallo del percorso di sviluppo al fine di regolare le particolari condizioni di ricettività e di apprendimento proprie dell'imprinting. In questo senso la presenza di tali geni, appartenenti al profilo filogenetico della specie in questione, rende *fissa* l'apertura e la conseguente chiusura della fase sensibile, risultando in tal modo equivalente per tutti gli individui della stessa specie. Questo meccanismo sorregge quindi la sua *specie-specificità*.

A conferma di tale interpretazione, per introdurre i casi di apprendimento, in cui anche l'imprinting è inserito, Eibl-Eibesfeldt ha specificato che in moltissimi casi l'*apprendimento è programmato geneticamente in modo tale che gli animali sono predisposti a imparare nozioni specifiche in periodi ben determinati e solo in questi* (Eibl-Eibesfeldt, 1976).

---

<sup>21</sup> Corsivo dell'autore.

<sup>22</sup> La selettività raggiunta nel processo di imprinting nei confronti dello stimolo appreso è nell'etologia classica molto più forte e potente di quella che si raggiunge nei comuni meccanismi scatenanti innati. In questi ultimi l'apprendimento rende più selettivi il meccanismo percettivo, ma non si verifica una forte preferenza verso il primo degli oggetti esperiti.

L'istinto invece, meccanismo preformato, geneticamente codificato e organizzato gerarchicamente a reagire a determinati stimoli chiave (Thrope, 1951), potrebbe essere definito con i seguenti attributi: *stereotipico, geneticamente regolato e specie-specifico*.

Il comportamento istintivo, in accordo con la definizione di comportamento consumatorio, è inteso infatti come una sequenza motoria *automatica e stereotipata*, rispettando una determinata serie di atti motori. La messa in atto dell'istinto così inteso è attribuito all'espressione di un determinato set di *geni sedimentati* nel corso della filogenesi nel codice genetico della totalità della popolazione e per questo *equivalente* per tutti gli individui di una stessa *specie*.

Insomma, dall'analisi fin qui condotta si può dire che l'imprinting è classicamente inteso come un fenomeno biologico peculiare perché collocabile a metà strada tra i meccanismi comportamentali innati e i meccanismi di apprendimento per associazione o per condizionamento. Esso è un meccanismo per cui in una determinata fase temporale avviene il riconoscimento esclusivo e istantaneo di specifici stimoli, i quali a loro volta contribuiscono alla fissazione irreversibile di uno schema comportamentale istintuale, stereotipico, geneticamente regolato e specie-specifico, che verrà messo in atto ogni qual volta quel genere di stimolo si presenta.

Metaforicamente, l'imprinting appare, nelle descrizioni degli etologi classici, come un pupazzo uscito improvvisamente da una scatola di cartone, di una *coloured box*<sup>23</sup>. L'immediatezza e la rigida corrispondenza del meccanismo associativo tra lo stimolo e il modello neuronale potrebbero infatti essere paragonate alla fredda meccanica del sistema di azionamento della scatola contenente un pagliaccio a molla. Allo stesso modo, la istantanea fuoriuscita del pagliaccio dalla scatola ricorda l'attivazione dell'istinto, preformato e coordinato in maniera preprogrammata, prima della sua esibizione.

#### **4. ISTINTO IMPERFETTO E DICOTOMIA INNATO-ACQUISITO: un'eccezione diadica**

La concezione di imprinting dell'etologia classica come “processo unico [speciale] sorretto da meccanismi di tipo endogeno“ (Lorenz, cit. in Bateson, 1966), come una particolare forma di istinto che necessita di un apprendistato esperienziale immediatamente irreversibile e confinato ad un determinato periodo dell'ontogenesi dell'animale, può essere sintetizzata attraverso l'espressione

---

<sup>23</sup> Uso qui l'espressione *coloured box*, contrapponendola alla *black box* dei comportamentisti. Per questi ultimi infatti la *black box* è una metafora della mente animale, considerata come una *tabula rasa*, priva di predisposizioni e di istinti. Al contrario la mente animale è per gli etologi fornita di moduli sedimentati nel corso dell'evoluzione e pronti ad essere aperti dalla giusta chiave di volta ambientale.

*istinto imperfetto*, già utilizzata dal primo scopritore del fenomeno Alexander Spalding.

Tale imperfezione va intesa come incompletezza: se infatti gli animali che lo presentano non appaiono riconoscere i loro parenti come conspecifici meramente sulla base dell'istinto e piuttosto devono apprendere l'oggetto verso il quale performare il comportamento (Grizmeck, 1977) aprendo la strada alla fallibilità nel riconoscimento del modello, l'imprinting non può qualificarsi come un istinto a pieno titolo e non può rientrare in quella categoria di pulsioni interne che si esprimono in un pattern immediatamente armonioso, diretto e funzionale alle esigenze di adattamento all'ambiente. L'espressione *istinto imperfetto* potrebbe ben essere utilizzata per rappresentare il processo di imprinting per i primi etologi classici e il primo Lorenz, perché per essi l'istinto è generalmente espressione delle potenzialità ereditarie e genetiche dell'individuo, a cui è stato trasmesso filogeneticamente una dotazione orientata, specifica e piuttosto immediata per affrontare particolari problemi di sopravvivenza e riproduzione. Dunque il fatto che esso necessiti di esposizioni esperienziali tanto condizionanti lo colloca immediatamente come un fenomeno ibrido e difficilmente categorizzabile, in altre parole unico.

Se infatti il concetto di istinto in etologia classica è *strettamente legato alla concezione di uno schema comportamentale geneticamente determinato, stereotipato, automatico e in massima parte indipendente da influenze ambientali* (Continenza, Somenzi, 1979), *istinto imperfetto* può indicare la volontà di individuare nell'istinto un *movens* unico e avulso dai riscontri esperienziali, frutto della storia filogenetica dell'organismo, sedimentato ed espresso nelle e attraverso le sue componenti endogene ed ereditarie.

L'uso del termine imperfezione perciò è utile ad esprimere il fatto che in tale prospettiva l'intervento costruttivo e intrinsecamente costitutivo dell'ambiente o piuttosto la sua integrazione con la struttura biologica del vivente non è considerata la norma; per gli etologi classici *a là* Lorenz, *a là* Hess, *a là* Tinberger l'ambiente infatti funge esclusivamente da stimolatore per ciò che riguarda la messa in atto di un istinto. Ecco cosa scrive William Wimsatt nell'elencare le diverse accezioni di innato che gli etologi, da Lorenz a Hess, da Tinberger a Eibl-Eibesfeldt hanno utilizzato

*Innate behavior is that which appears early in development, before it could possibly have been learned or in the absence of experience* (Wimsatt, 1985)

In virtù della diffusione della teoria evolutiva, la distinzione tra le due pertinenze ha preso la forma della contrapposizione tra filogenesi ed ontogenesi, tra genetico e ambientale: se i comportamenti innati sono relativamente avulsi dall'esperienza e largamente condivisi da una stessa specie, allora essi sono definibili come ereditari e genetici, mentre quelli acquisiti coincidono esclusivamente con

l'apprendimento.

L'imprinting è dunque inserito nella tradizione etologica classica, influenzata dal neodarwinismo in auge, in cui *le proprietà di fissità di sviluppo, universalità e origine evolutiva sono liberamente inferite l'una dall'altra* (Griffith, 2001), in cui si è interessati alla dimensione specie-specifica, o meglio all'uniformità dell'identità specie-specifica, ai caratteri di corrispondenza, ai contenuti interni prefissati, alle *Gestalt*, ai moduli comportamentali presenti *ab origine*, alla presenza di motivazioni sedimentate lungo il processo filogenetico (Marchesini, 2008) e in cui tutto ciò è visto come il prodotto di geni espressi attraverso l'espressione delle sequenze di Dna.

Bateson conferma:

*For many years the responses given in the imprinting situation were regarded as instinctive, the term is here used in a explanatory sense. The strongest version of the hypothesis is that a causal chain from gene to behaviour pattern unaffected by environmental conditions and that all the information necessary for the development of behaviour is in some sense coded genetically* (Bateson, 1966)

In quest'ottica, i termini innato e acquisito sono stati considerati opposti e complementari (Marchesini, 2008): partendo dal presupposto che ogni soggetto per costruire la propria identità ha bisogno di entrambe le determinazioni, i comportamenti innato e acquisito convivono in una stessa specie e in uno stesso organismo in un rapporto di proporzionalità inversa. Quanto più un pattern comportamentale è definito sotto il profilo ereditario tanto meno avrà bisogno di una specificazione acquisitiva o sarà in grado di accoglierla.

La complementarità sembra agli etologi classici un buon compromesso tra le diverse esigenze del vivente, quella di avere una dotazione di competenza di partenza, traducibili in pattern chiusi o rigidamente determinati, e quella di avere sufficiente flessibilità per governare le contingenze, traducibili in moduli comportamentali aperti e plastici, cosicché un comportamento che risente molto della determinazione ambientale è definito flessibile e, in virtù della proporzionalità inversa, anche privo di specificazione genetica.

Insomma, in questa visione è implicita un'interpretazione molto forte dei termini innato e acquisito, che considera il primo come un concetto che trova il suo riferimento nel *cluster* che contiene le preposizioni: essere relativamente resistente al cambiamento, essere specie-specifico, essere frutto di un processo filogenetico, essere un adattamento, essere dunque universale in una stessa specie, essere "non appreso", essere determinato geneticamente (Wimsatt, 1985); viceversa, il concetto di acquisito è definito come privo di una specificazione genetica, frutto di un processo ontogenetico, prodotto

dell'esperienza, variabile all'interno di una stessa specie, essere frutto di un processo di plasticità adattativa.

In virtù del fatto che la distinzione tra innato e acquisito nel periodo che va dalla nascita della genetica classica sino al pieno sviluppo di quella molecolare è stata spesso tradotta nella distinzione tra geni e ambiente, l'indagine sulle basi biologiche del comportamento specie-specifico è stata condotta dalla genetica del comportamento, che studia appunto il comportamento e in particolare alcuni aspetti della personalità nel tentativo di individuare i geni che abbiano un ruolo nell'espressione di questi tratti.

I due termini sono definiti dunque in maniera del tutto diadica e reciprocamente indipendente. L'innatezza è autonoma dall'apprendimento, l'acquisizione di informazioni è indipendente dalla pertinenza aprioristica e in questo quadro l'imprinting, processo tanto speciale e peculiare, decreta un caso unico di imperfezione di tale reciproca autosufficienza.

## **5. CRITICHE E DIFFERENTI INTERPRETAZIONI: la bandiera al vento**

A partire dagli anni '50 del Novecento si è assistito ad una serie di critiche al modello dicotomico legato all'impostazione di Lorenz, rappresentante dell'approccio etologico classico, e alla sua spiegazione del meccanismo alla base del processo di imprinting:

*His views [Lorenz's view] have both stimulated and dominated much of the subsequent research; however they have not gone unquestioned and in recent years the status of imprinting has become increasingly ill-defined (Bateson, 1966)*

Non dettagli, non precisazioni che comportano una progressiva manutenzione nella descrizione del fenomeno, in discussione sono piuttosto caratteristiche principali fino a quel momento considerate identificative del processo, in particolare l'estrema rapidità e immediatezza di fissazione del comportamento, la rigidità della finestra temporale e l'irreversibilità del comportamento appreso.

La scuola inglese di impianto relazionistico-sperimentale, che ha goduto dei contributi di etologi come il secondo Tinbergen, William Thorpe, Burnett Allison, Peter Klopfel, ponendo l'esigenza di rettificare alcune delle tendenze teoriche lorenziane, e in generale tedesche, ritenute ancora troppo innatiste, ha tentato di riconsiderare l'istinto, identificandolo non solo con l'azione consumatoria del comportamento istintivo ma anche con la parte appetitiva, che è quella che coinvolge il maggior numero di fattori ambientali:

*It often appears as if the releasers which are active during the progress of appetitive behavior act not merely as releaser of specific action potential that has been accumulated,*



*but also as stimulant enabling behaviour that mantein or increase more action potential. Much of appetitive behavior is also in a sense consumatory act. This is became apparently in a work of imprinting (Thorpe, 1956)*

Ciò significa che, secondo Thorpe e gli altri esponenti della scuola inglese, il rinforzo durante il processo di apprendimento correlato all'imprinting è equivalente a quello che si verifica nel comportamento appetitivo per il quale gli stimoli sono rinforzanti e stimolanti in sè stessi e in secondo luogo che ogni parte di tale comportamento, anche di quello consumatorio, gode di un continuo contatto con l'ambiente. Così si è cominciato a riflettere sull'idea di un comportamento che molto probabilmente ha delle basi genetiche, ma che ha bisogno di una serie di contatti continui e graduali con il contesto per svilupparsi in maniera opportuna.<sup>24</sup>

Anche secondo i critici più spietati dell'etologia classica, gli zoologi statunitensi, eredi del comportamentismo, il punto critico è la nettezza della distinzione tra innato e acquisito che, sterile dal punto di vista conoscitivo, non rende ragione delle molteplici interazioni che avvengono in ogni fase dello sviluppo tra struttura organica e ambiente e soprattutto non tiene conto di ciò che accade durante la fase embrionale (Lehrmann,1963) (Schneirla,1959).

Schneirla (1959,1965) ha ad esempio offerto una spiegazione alternativa per il comportamento correlato all'imprinting, all'interno di una più generale teoria dello sviluppo comportamentale che cerca di non contemplare la distinzione tra l'innato e l'acquisito, per cui la principale assunzione è che

*Early in the development low intensity stimuli selectively arouse the energy conserving, vegetative "A-processes" which underlie the approach, and that high intensity stimuli arouse the defensive or interruptive "W-process" which underlie withdrawal (Schneirla, 1959)*

In poche parole, egli suggerisce che durante i primi stadi di sviluppo embrionale, movimenti di avanzamento della testa diventano associati con stimoli tattili e propriocettivi che attivano un processo vegetativo. Dopo la nascita, stimoli visuali quantitativamente equivalenti a quelli che previamente suscitavano il processo-A, elicitano l'avanzamento della testa. Assumendo poi che l'attivazione del processo-A è rinforzante, suggerisce che gli uccelli rapidamente imparano ad avvicinare e a seguire gli stimoli visuali, imparando in questo modo anche le più fini caratteristiche dell'oggetto al quale

---

<sup>24</sup> Con la critica al maestro, Tinberger, Thorpe e la scuola inglese non sono però andati troppo lontano, finendo comunque con il riproporre *la tesi riduzionistica che il genotipo si esprime direttamente e separatamente nella realtà fenotipica del comportamento o almeno di molti comportamenti* (De Crescenzo,1975)

sono esposti<sup>25</sup>.

Sulla scia di tali riflessioni, studiosi come Gottlieb (1961), Kovach (1964), Bateson (1961,1966) e altri, hanno cominciato a mostrare che l'effettività e la stabilità dell'imprinting dipendono dalla quantità e dalla qualità dell'esperienza percettiva che viene fatta con l'oggetto stimolante, che fornisce l'abilità ai giovani animali di discriminare fra oggetti familiari e non familiari. È come se l'animale procedesse, col tempo, alla discriminazione di differenze sempre più fini, perchè quanto più a lungo il soggetto è stato esposto all'oggetto dell'imprinting, tanto più selettivamente risponderà ad esso.

Come già ha anticipato Thorpe

*Imprinting resembles the development of human visual perception in that it seems to proceed from the seeing of gross differences to the seeing of fine differences. It is thus a process similar to the gestalt theorist's sharpening of the configuration and is the opposite of generalisation (Thorpe,1956)*

L'imprinting quindi dopo gli anni '50 del Novecento esplose in una serie di interpretazioni alternative, tante quante sono le scuole e gli approcci allo studio del comportamento animale e dell'antinomia innato-acquisito<sup>26</sup>.

Il fatto è che l'etologia classica è in aperto contrasto con la psicologia comportamentista, che pure si è arrogata il diritto di studiare il comportamento degli animali e le due discipline partono da retroterra teorici completamente differenti, anzi del tutto opposti. È stata dunque questa differenza, la volontà da parte degli etologi di distaccarsi il più possibile dalle assunzioni completamente empiriste degli psicologi, che li ha portati, forse, a forzare la mano sui meccanismi innati presenti nell'organismo animale. Se per i comportamentisti il comportamento correlato all'imprinting è una risultante di una catena di riflessi azionati dal meccanismo d'accoppiamento stimolo-risposta che avviene in un sistema nervoso sostanzialmente privo di dispositivi, ma progressivamente capace di produrre associazioni, in maniera automatica e cibernetica, per gli etologi classici invece tale comportamento è azionato da uno stimolo chiave opportuno per innescare automaticamente uno schema d'azione fisso e istintivo, ove il contesto ambientale funge solo da motore, e l'imprinting è l'argomento principe per la dimostrazione dell'esistenza di tali tipi di comportamenti sedimentati filogeneticamente nelle strutture replicate ad ogni generazione dal codice genetico.

---

<sup>25</sup> Tale processo avviene secondo gli zoopsicologi statunitensi in maniera del tutto indipendente rispetto a comportamenti innati di qualche sorta, sembra coinvolgere semplicemente una serie di stimoli in grado di attivare alcune risposte.

<sup>26</sup> *La netta distinzione tra conoscenze innate da una parte e acquisite dall'altra ha caratterizzato in modo decisivo tutto lo sviluppo dell'etologia (Continenza,Somenzi,1979)* ma ha anche costituito il punto principale della disputa tra gli studiosi del comportamento.

Ecco cosa scrive Bateson in proposito:

*the special position given to imprinting stemmed primarily from differences in the interests and attitudes of ethologists and experimental psychologists rather than from fundamental differences in the process under study* (Bateson,1966)

Ora poi, dopo gli anni '60, l'etologia sta cominciando ad avere i suoi riconoscimenti (basti pensare ai Premi Nobel assegnati a Lorenz e a Tinberger nel 1973), si colloca come darwiniana e raggiunge in maniera sempre più preponderante la sua autonomia scientifica, e anche agli stessi etologi sono “permesse” critiche e revisioni agli iniziali concetti di innato, istintivo e ai comportamenti ad essi associati.

È così che si cominciano ad indagare maggiormente le peculiari caratteristiche dell'imprinting attraverso il contesto ambientale, perché non si mette in dubbio che esso abbia qualcosa di peculiare: la prontezza e la rapidità con il quale quell'apprendimento avviene, la relativa stabilità, e quindi irreversibilità del carattere acquisito, e la resistenza dell'animale alla punizione dimostrano che esso è effettivamente un apprendimento molto particolare. All'analisi però poi le differenze tra questo e altri tipi apprendimento sembrano più una questione quantitativa, di grado, piuttosto che di qualità.

E allora, si domanda Bateson:

*[..] to what the differences can be attributed - a special process or a special situation? The context of imprinting [...] differs in important respects from those in which learning is generally studied and so it is preferable strategy to examine this differences before postulating a unique process* (Bateson, 1966)

Si apre una nuova stagione di ricerca rispetto all'imprinting, che, concentrata più sulle caratteristiche contestuali all'interno del quale esso avviene, considera e analizza il comportamento ad esso correlato in modo diverso dalla prima fase d'indagine, ossia anche come prodotto dell'ambiente e non semplicemente come scatenato dall'ambiente; *mettendosi in una prospettiva diversa, Lorenz aveva infatti scoperto in che modo l'ambiente esterno, proprio come l'impulso interno, plasma il comportamento* (Ridley, 2005)

È importante precisare qui che con contesto non si intende semplicemente l'ambiente esterno, quindi le circostanze ambientali esteriori all'organismo, ma anche l'ambiente interno, il cosiddetto *milieu interieure*<sup>27</sup>, includendo quella serie di condizioni che fanno parte della fisiologia complessiva

---

<sup>27</sup> Nella teoria del grande fisiologo francese Claude Bernard, il *milieu interieure* è letteralmente l'ambiente interno dell'organismo che svolge un importante ruolo di regolazione fisiologica per il mantenimento delle funzioni vitali dell'organismo e per quel processo, definito come embriogenesi silenziosa, che accompagna la

dell'animale.

Sembra che si voglia dire questo quando si afferma che

*Many of the necessary condition of imprinting, the stability of the acquired preference and the rapidity with which it is established can be attributed to the context in which imprinting occurs. For, in general, **previous experience and responsiveness**<sup>28</sup> of the animal in the training situation greatly affect what it learns. (Bateson, 1966)*

La versatilità dell'imprinting, il suo essere differentemente interpretabile a seconda dell'approccio abbracciato, il suo essere insomma come una bandiera in preda al vento del momento, non è stata comunque l'unica ragione delle tante critiche e diverse interpretazioni esplose dopo gli anni '50 e '60 del Novecento sulle sue modalità di occorrenza e sui meccanismi (se esogeni o endogeni, se comuni o speciali) che lo sottendono.

Invero, in quegli anni anche l'avanzamento disciplinare nelle varie branche della biologia evolutiva ha rivelato dati inaspettati che hanno sfidato la concezione dell'eredità che inizialmente ha contribuito al formarsi delle concezioni più innatiste e dicotomiche del neodarwinismo e dell'etologia classica e di conseguenza anche dell'imprinting<sup>29</sup>.

Se in un primo momento è stata la concezione di eredità della prima formulazione del neodarwinismo<sup>30</sup> e in un secondo momento il modello molecolare della molecola del Dna<sup>31</sup> con il

---

vita in tutta la sua durata. Tale concetto oggi è tornato alla ribalta grazie agli studi sui meccanismi di regolazione che presiedono all'espressione genetica durante lo sviluppo degli organismi.

<sup>28</sup> Evidenziatura non presente nel testo originale. Sembra abbastanza chiaro che quando si parla di esperienze precedenti e di ricettività si intenda lo stato singolare dell'animale in un preciso momento, anche in virtù della storia di sviluppo che ha superato, evidenziando le caratteristiche contingenti e di singolarità che caratterizzano l'ontogenesi e la capacità reattiva proprie di ogni animale.

<sup>29</sup> L'impostazione dicotomica dell'etologia classica, concorde con una molteplicità di dati sperimentali, è stata influenzata dalle generalizzazioni raggiunte dalla corrente generalmente denominata neodarwinismo o Sintesi Moderna, proprio quando l'etologia era una disciplina nascente. La concezione di eredità del neodarwinismo ha perciò sicuramente ispirato l'interpretazione dura dell'imprinting, sorreggendo il suo inquadramento filogenetico nel contesto evolutivo, spiegato attraverso la trasmissione di determinanti o geni selezionati dall'evoluzione per conservare un comportamento parentale e sessuale adatto alla specie.

<sup>30</sup> La concezione dell'eredità di cui si è avvalso il neodarwinismo quando l'etologia classica ha cooptato i risultati della biologia evolutiva e della genetica per la spiegazione del comportamento animale è stata inizialmente l'ipotesi weismanniana di un principio ereditario determinante, presente all'interno delle cellule e in grado di causare proprietà e caratteristiche specifiche negli esseri viventi. I determinanti sono sostanzialmente immuni da qualsiasi accadimento riguardante la struttura fisica del genitore, nonché dalle influenze del mondo esterno.

<sup>31</sup> Tale modello molecolare ha identificato la doppia elica dell'acidodeossiribonucleico (DNA) con i due filamenti di nucleotidi di quattro unità differenti presenti nel nucleo della cellula, illustrandone le funzioni: attraverso un processo di duplicazione della sequenza di Dna, l'informazione genetica è trasferita da quest'ultima a quella di RNA (filamento complementare prodotto dalla trascrizione del primo) e infine dall'RNA alle proteine, le macromolecole responsabili delle più importanti funzioni biologiche degli esseri

relativo meccanismo di spiegazione a fungere da concezione basica per il concetto di istinto e di innatezza coinvolti nel fenomeno dell'imprinting, il fatto che diverse scoperte abbiano crepatto in alcuni aspetti gli aspetti comuni dei modelli di spiegazione di eredità monocausale e determinista ha avuto in qualche modo effetti anche sulla stessa concezione del meccanismo biologico dell'imprinting. Le varie scoperte del modello operone<sup>32</sup>, della trascrittasi inversa<sup>33</sup>, del meccanismo di *knock-out*<sup>34</sup>, del *junk-dna*<sup>35</sup>, la sequenziatura del Progetto Genoma Umano, etc, hanno progressivamente tolto consensi alla visione "auto-causante" della concezione ereditaria del neodarwinismo, espressa attraverso una serie di determinanti genetici in grado di tradursi piuttosto direttamente e linearmente in tratti morfologici e comportamentali dell'organismo.

La cesura tra un piano biologico interno all'organismo e uno esterno ambientale, che aveva permeato l'immagine della natura condivisa dalla comunità scientifica e provocato l'inquadramento del meccanismo d'imprinting in una concezione del vivente sostanzialmente determinista, dicotomica e genocentrica è stata dunque sfidata oltre che dagli avanzamenti dell'etologia anche da quelli della stessa biologia molecolare e le conclusioni che se ne possono trarre possono essere sintetizzate sostenendo che

*le informazioni disponibili sulle modalità con cui i geni controllano lo sviluppo della capacità di eseguire i vari moduli comportamentali sono molto incomplete* (Manning, 2003)

---

viventi. Ciascuna tripletta di nucleotidi nell'Rna codifica infatti per uno speciale aminoacido, oppure funge da segnale d'avvio o di conclusione della catena polipeptidica.

<sup>32</sup> Il "modello operone" è l'unità di espressione costituita dai componenti operativi che presiedono alla regolazione dell'espressione genica dei batteri in base a condizioni microambientali. Esso si riferisce a una serie di elementi regolatori e di geni strutturali collegati, la cui espressione è coordinata dal prodotto del gene regolatore situato in un altro punto del genoma. Il gene regolatore in questo caso provoca la sintesi di un repressore, che a sua volta regola la trasmissione di geni strutturali. (Fox Keller, 2001) In poche parole l'importanza di tale scoperta sta nel fatto che una piccola molecola, prodotto di un gene, può accendere un altro gene. È chiaro quindi che i geni possono formare circuiti genetici e accendersi e spegnersi in base a condizioni microambientali.

<sup>33</sup> Il fenomeno della trascrittasi inversa mostra in alcuni virus cancerogenici, virus del sarcoma di pollo, la capacità di sintetizzare il DNA a partire da uno stampo di RNA.

<sup>34</sup> La volontà di distruggere in modo mirato un singolo gene (tecnica chiamata *Knock-out*, letteralmente *fuori combattimento*, inteso in questo caso come *disabilitazione*) non otteneva i risultati sperati. Porre fuori gioco geni di cui era conosciuta la partecipazione a importanti percorsi di sviluppo si è dimostrato irrilevante: il fenotipo finale rimaneva identico (Jablonka & Lamb, 2006), ovvero il carattere dell'individuo che si tentava di inibire compare ugualmente nell'organismo. Il genoma, infatti, è in grado di compensare l'assenza di un gene e di ristabilire l'ordine necessario alla sua stabilità, riproducendo in un modo alternativo la funzione di una determinata sequenza, qualora quella sia stata in qualche modo distrutta o danneggiata.

<sup>35</sup> La scoperta che circa il 98% della sequenza di Dna non avesse ruolo trascrittivo e traduttivo, non essendo dunque codificato, ha portato la comunità scientifica a considerare questa porzione di materiale ereditario come inutile, vera e propria spazzatura (*junk*). Il *junk* Dna è stato quindi considerato come una prova della non centralità del gene per quanto riguarda la complessità del vivente. Oggi si è scoperto che il *junk* Dna ha un ruolo nell'esistenza dei trasposoni, cioè di pezzi di Dna che saltano da una parte all'altra del genoma.

L'incompletezza delle ricerche in campo della genetica del comportamento, oltre alle difficoltà incontrate dalle stesse di individuare geni responsabili di aspetti della personalità espressi attraverso pattern di comportamento, suffragano l'ipotesi che per rendere comprensibile la condotta dell'animale, l'analisi genetica risulterà sempre parziale e non affiancata ad altri tipi di studi: altamente discriminante è ad esempio la regolazione fisiologica<sup>36</sup>, per cui i sistemi neuroendocrino e immunitario, essendo un'importante interfaccia tra l'organismo e l'ambiente, giocano un ruolo fondamentale nello sviluppo del comportamento.

## **6. IMPRINTING IN ETOLOGIA CONTEMPORANEA: un'interattiva rappresentazione architettonica**

Gli avanzamenti sperimentali in biologia molecolare, nonché lo sviluppo degli approcci eco-etologico<sup>37</sup> e neuro-etologico<sup>38</sup>, hanno gettato luce negli ultimi decenni sui meccanismi neuronali e molecolari che potrebbero essere alla base del processo di imprinting. Per comprendere tali meccanismi dobbiamo perciò necessariamente far riferimento a indagini condotte su diverse specie e in diverse occasioni sperimentali. Comincerò pertanto con l'espone le scoperte rilevanti su fenomeni<sup>39</sup> che hanno in qualche modo a che fare con l'argomento qui trattato (ad esempio la percezione visiva e il riconoscimento degli stimoli esterni, fondamentali per l'occorrenza dell'imprinting filiale), per poi trarne conclusioni solo in un secondo momento.

Nel corso degli studi embriogenetici si è notato che la zona deputata alla formazione delle strutture

---

<sup>36</sup> Su questa scia Alain Prochaintz ha sostenuto la necessità di inserire anche la fisiologia nella genetica oltre che la genetica nella fisiologia per la comprensione dei meccanismi di sviluppo dell'organismo.

<sup>37</sup> Il tema centrale dell'ecoetologia è il valore del comportamento ai fini della sopravvivenza e dalle sue ripercussioni sulla fitness, vale a dire sul piano evolutivo (tratto da Krebs e Davis, 1993). Uno dei presupposti principali di tale branca dell'etologia è che le strategie comportamentali variano individualmente in seguito alla continua interazione tra i geni e l'ambiente, in maniera corrispondente ai limiti evolutivi imposti dall'ambiente. L'eco-etologia in questo modo si concentra maggiormente sull'organismo, le sue strategie e il suo spazio d'azione comportamentale come reazione a determinate condizioni ambientali.

<sup>38</sup> La neuroetologia è quella branca dell'etologia che studia tramite un approccio evolucionistico e comparativo, i comportamenti degli animali in relazione ai fenomeni osservati nel sistema nervoso. Obiettivo di tale scienza è comprendere come il sistema nervoso centrale traduca stimoli rilevanti in comportamenti, innati o acquisiti.

<sup>39</sup> I meccanismi che prenderemo principalmente in considerazione sono quelli coinvolti nello sviluppo delle aree cerebrali deputate alla visione, a partire dagli importanti lavori di Hubel e Weisel condotti tra il 1960 e il 1970, sullo sviluppo della corteccia visuale, sugli effetti dell'esperienza percettiva nella formazione delle colonne di dominanza oculare (ODC) e nella formazione degli strati oculari specifici nel nucleo genicolato laterale e nella corteccia, attraverso il processo di *axon terminal remodeling*.

neurali in grado di percepire i segnali visivi dall'esterno è *geneticamente guidata*<sup>40</sup> (Horn,Rose,Bateson, 1973)

*Fibers in the optic nerve of vertebrates make highly specific connections with neurons in the optic tectum. The formation of these linkages does not appear to depend on visual function, and the connections, once established, do not appear to exhibit any capacity for functional adaptation* (Horn,Rose,Bateson, 1973)

Tuttavia successivi esperimenti, ad esempio quelli condotti sugli animali allevati al buio nelle prime fasi della loro vita<sup>41</sup>, hanno illustrato che il processo di connessione tra le fibre nervose e i neuroni è sì geneticamente determinato nella fase iniziale di specificazione delle mappe cerebrali, ma variazioni nell'esperienza visuale hanno profondi effetti sulla morfologia e sulle funzioni dei neuroni nel sistema nervoso. Ciò equivarrebbe a dire, piuttosto metaforicamente, che i geni organizzano inizialmente la *rappresentazione architettonica* del sistema nervoso, deputata alla visione e ad altre funzioni cognitive fondamentali, e successivamente gli stimoli esterni, non senza interazioni con i primi, forniscono tramezzature, infissi e arredamenti alla struttura di base, che altrimenti sarebbe vuota e priva di effettiva utilità. (Inserire nota sul fatto che l'ambiente stabile in interazione con geni altamente conservati nell'evoluzione costruiscono la rappresentazione architettonica)

Queste considerazioni hanno immediatamente focalizzato l'attenzione, oltre che sulle modalità di formazione delle aree neurali deputate a percezione, riconoscimento e immagazzinamento di stimoli esterni, anche sui cambiamenti biochimici ad esse associati, in modo da poter comprendere quali fattori di regolazione siano coinvolti nello sviluppo di tali aree.

Se dunque l'attività genica controlla la differenziazione delle diverse aree cerebrali, in concomitanza con l'inizio dell'attività visuale si sono rilevate nel sistema nervoso zone a maggiore attività di sintesi metabolica, che rendono manifeste corrispondenti attivazioni di alcune sequenze di Dna:

---

<sup>40</sup> Come sostiene anche Alain Prochaintz in *A cosa pensano i calamari?*, le mappe cerebrali (le aree cerebrali e la sottozona, i cui confini sono ben illustrati nella cartografia di Brodman) potrebbero essere determinate prima ancora della migrazione delle cellule e della formazione dei diversi strati e l'informazione genetica acquista un'importanza determinante nella definizione dei territori cerebrali.

<sup>41</sup> Uno studio magistrale in questo ambito è quello condotto sulla corteccia visuale del gatto da Hubel e Wiesel (1962) in cui si è mostrata l'esistenza del fenomeno della dominanza oculare, o meglio della formazione delle colonne della dominanza oculare a seguito della stimolazione percettiva. Secondo questa teoria, i neuroni della corteccia o sono monoculari, e rispondono quindi agli stimoli esterni che pervengono ad un solo occhio, o sono binoculari e rispondono appunto agli stimoli di tutti e due gli occhi. Durante tali risposte, questi ultimi però rispondono più vigorosamente a uno dei due occhi e i neuroni che rispondono principalmente a un occhio si raggruppano in colonne, dette 'colonne della dominanza oculare', che si alternano regolarmente tra occhio destro e sinistro. Hubel e Wiesel hanno chiamato ipercolonna questo parallelepipedo di tessuto corticale, nel quale sono rappresentati tutti i possibili orientamenti, e nel quale sono presenti due colonne di dominanza oculare, una per l'occhio destro e una per il sinistro.

*the onset of visual experience results in an enhanced synthesis of specific proteins in particular cell types in the visual pathways* (Horn,Rose,Bateson, 1973)

Ciò andrebbe a costituire una delle numerose prove della finissima e complessa interazione tra geni e ambiente, in quanto nè l'espressione delle sequenze di Dna, nè le esperienze percettive dell'organismo hanno effetti isolati e riferibili esclusivamente al loro rispettivo dominio di azione (nucleare-molecolare e fisiologico-cellulare), ma costituiscono insieme i due estremi, rispettivamente interno ed esterno, del processo di sviluppo che si modifica simultaneamente nei diversi livelli gerarchici altamente interattivi.

L'aumento di sintesi proteica osservato durante l'attività visuale è coinvolto nel più vasto *range* di fenomeni che va sotto il nome di plasticità di sviluppo neuronale e che comprende appunto lo sviluppo, l'organizzazione e il mantenimento del funzionamento del sistema nervoso attraverso una profonda e reciproca influenza, in senso verticale (*bottom-up* e *top-down*, dai geni all'ambiente e dall'ambiente ai geni) e orizzontale (eventi fisiologici a cascata che si condizionano a vicenda nell'alveo dell'ambiente fisiologico interno).

L'esperienza però provoca effetti performativi generali e per di più di breve durata, perciò l'incremento proteico non rientra necessariamente nelle condizioni neuromolecolari del processo di apprendimento degli oggetti esperiti, in altre parole, variazioni nel SNC in relazione a determinate esperienze non sono una prova sufficiente per asserire l'effettivo verificarsi dell'apprendimento, perché quest'ultimo si traduce in acquisizione di informazioni registrate attraverso modificazioni piuttosto durature nel repertorio comportamentale:

*Broadly speaking, learning refers to the processes involved in acquisition and storage when a particular experience exerts a specific and relatively lasting effect on behavior* (Horn,Rose,Bateson, 1973)

Insomma, il fatto che si registri un aumento della sintesi proteica in concomitanza della presenza di stimoli visuali piuttosto cospicui non è per di sé una prova della relazione esistente tra essa, gli stimoli visuali e il processo di apprendimento, ma se si riesce ad appurare che tali cambiamenti avvengono anche quando l'organismo è esposto all'oggetto su cui viene improntato, quindi durante la fase sensibile d'apprendimento, allora diventerebbe più chiaro il ruolo della sintesi proteica nei processi di acquisizione durevoli di informazioni fondamentali alla vita dell'organismo.

Tali indagini sono state condotte sperimentalmente, in misura maggiore nei pulcini domestici, e i risultati possono essere così sintetizzati: i cambiamenti neuronali nella fase sensibile dell'imprinting come conseguenza di stimoli visivi sono significativamente più grandi di quelli che avvengono oltre



questo specifico periodo<sup>42</sup> e si verificano maggiormente nel tetto della regione cerebrale mediale del cervello, l'iperstriato ventrale<sup>43</sup>, dove si riscontrano numerose proiezioni visive; nelle altre regioni invece una significativa, ma omogenea differenza, è stata trovata solo dopo un'esposizione prolungata alla luce e potrebbe essere una conseguenza non specifica alla stimolazione; ancora più importante è che i cambiamenti strutturali dei neuroni nell'iperstriato ventrale sono accompagnati da un aumento della sintesi proteica e perciò da un correlato aumento della sintesi di Rna e dell'attività di uno o più geni (Horn,Rose,Bateson, 1973)

Invero, in corrispondenza della regione mediale dell'iperstriato ventrale, a seguito dell'esposizione dell'animale allo stimolo visivo, l'aumento di sintesi proteica è strettamente legata al processo dell'imprinting ed essa decresce in concomitanza con la lunghezza di esposizione dell'animale all'oggetto su cui esso avviene. Tramite esperimenti di localizzazione si è appurato poi che in tutti gli esemplari soggetti ad imprinting avvengono cambiamenti indicati dall'attività di Rna polimerase, necessaria per la sintesi di Rna e per l'espressione genica nella parte mediale dell'iperstriato ventrale, mentre solo in alcuni individui tali cambiamenti avvengono anche in zone ad esso adiacenti (Horn, 1981).

Avvalorando l'idea che durante lo sviluppo delle aree cerebrali coinvolte nella percezione, modificazioni sinaptiche causate da attività correlate potrebbero risultare dall'attivazione dell'espressione di geni tramite specifici recettori, si è osservata l'attività di una corte di geni a cascata per eseguire modificazioni a lungo termine di proprietà neuronali.

Tra questi geni attivati, di nostro interesse è il gene GAD, in quanto esso codifica per una particolare proteina, il Gaba, un neurotrasmettitore che aumenta al principio e diminuisce alla fine delle fasi sensibili del processo.

*Il gaba è una sorta di guastafeste neuronale, inibisce la scarica delle cellule vicine.*

*Sentendosi poco considerati i neuroni muoiono<sup>44</sup> [...] La maturazione del sistema gabaergico*

---

<sup>42</sup> Nel dettaglio: sono stati condotti esperimenti con tre gruppi di pulcini, uno allevato al buio (dark control), uno alla luce (light control) e un altro gruppo (experimental) era anche esposto a un intermittente luce arancione conosciuta essere efficace come uno stimolo di imprinting.

La regione del cervello degli animali analizzata era invece divisa in tre regioni, il tetto cerebrale anteriore, la base cerebrale anteriore e il cervello medio che contiene il tetto ottico e in queste parti veniva studiata l'incorporazione della lisina (H3lysine) per comprendere il livello di sintesi proteica. La misura dell'attività specifica (la disintegrazione per minuto di radioattività di acido insolubile per milligrammo di proteine) è stata rilevata molto più alta nella regione mediale.

<sup>43</sup> L'iperstriato ventrale corrisponde all'ippocampo nei mammiferi e quindi alla zona cerebrale normalmente deputata al controllo delle attività mnestiche.

<sup>44</sup> La morte cellulare, apoptosi, è un fenomeno molto diffuso e non è sinonimo di invecchiamento o morte, è piuttosto uno degli strumenti utilizzati dalla morfogenesi e non si limita soltanto a modellare gli organi

*è essa stessa dipendente dall'esperienza visiva (Ridley, 2003)*

L'importanza del Gaba diventa evidente se consideriamo che, durante il processo di imprinting, i neuroni della regione mediale dell'iperstriato ventrale nel cervello del pulcino, appena eccitati dallo stimolo visivo dell'oggetto perspicuo, liberano il neurotrasmettitore Gaba e dopo un breve periodo di tempo, all'incirca verso la fine della fase sensibile, il gene Gaba A, codificante un recettore del Gaba, viene disattivato.

Ricerche sulle componenti molecolari alla base sia della plasticità corticale nella corteccia visuale sia nell'imprinting hanno messo in luce che i cambiamenti associati nel processo di apprendimento coinvolto nell'imprinting include modificazioni morfologiche biochimiche e elettrofisiologiche nella regione del cervello del pulcino deputata alla visione nell'area intermedia dell'iperstriato medio-ventrale (IMHV) e durante tale processo si verificano cambiamenti nella lunghezza dell'apposizione sinaptica in questa regione, che includono incrementi nella lunghezza della densità post-sinaptica e nel sistema di neurotrasmissione gabaergico.

*Il Gaba sembra implicato nell'imprinting filiale del pulcino [e] sembra plausibile che il sistema gabaergico possa dimostrarsi fondamentale in ogni tipo di periodo critico (Ridley, 2005)*

Pertanto, quando un pulcino si impronta su un oggetto in movimento i suoi ricordi vengono dapprima registrati molto rapidamente in una parte del cervello denominata IHMV (iperstriato ventrale mediale e intermedio) sinistro e in questa regione del cervello e solo a sinistra, a dimostrazione del fatto che esiste una sorta di asimmetria emisferica nella regione deputata all'immagazzinamento dell'informazione, l'imprinting è accompagnato da un'intera cascata di cambiamenti: i neuroni cambiano forma si stabiliscono sinapsi, si verifica un incremento della sintesi proteica, del numero di recettori e vengono attivati dei geni (Ridley, 2005).

## **7. IL RUOLO DELL'EPIGENETICA: la condotta si fa facendo**

Nel paragrafo precedente abbiamo considerato, seppur brevemente, i meccanismi molecolari e neuronali alla base dello sviluppo della visione e dell'imprinting, che cercherò ora di interpretare con

---

ma è in grado di incidere sulle strutture. Nel sistema nervoso adegua il numero delle afferenze neuronali a quello dei bersagli. Di conseguenza a seconda delle regioni ci sono dal 10 all'80% di neuroni che muoiono (Prochaintz)

gli strumenti e i metodi messi a disposizione da quella che viene oggi definita Sintesi Estesa<sup>45</sup>, un ampliamento e una sostanziale revisione della Sintesi Moderna<sup>46</sup>.

Nell'ambito degli studi sul processo di sviluppo, che nella prospettiva *Eco-Evo-Devo*<sup>47</sup> (Gilbert, Depew, 2008) sono stati integrati a quelli sui meccanismi di espressione del patrimonio ereditario, aprendo la strada proprio alla stessa Sintesi Estesa (Pigliucci, 2009), l'approfondimento dei fenomeni epigenetici ha giocato un ruolo piuttosto cruciale. Essendo infatti lo *studio dei meccanismi di controllo spaziale e temporale dell'attività del gene durante lo sviluppo dell'intero organismo* (Holliday, 1990), l'epigenetica<sup>48</sup> ha fornito importanti prove sperimentali della criticità del meccanismo di istruzione dell'individuo da parte dell'esperienza nell'emergenza dei caratteri

---

<sup>45</sup> Nella Sintesi Estesa (SE) gli studi sui meccanismi di funzionamento dei geni (che hanno avuto grande propulsione nell'ambito della Sintesi Moderna (SM)) sono integrati a quelli condotti sul processo di sviluppo e di trasmutazione delle forme. In breve, ciò che cambia nella SE è che innanzitutto non esiste una precisa corrispondenza tra genotipo e fenotipo (il secondo sembra infatti il risultato di molteplici interazioni contingenti), mentre si apre la strada alle forme di eredità non genetica, all'importanza del processo di costruzione della nicchia e all'assimilazione genetica di tratti acquisiti dell'organismo.

Nella SE il concetto di modularità diventa fondamentale, perché capace di spiegare il grado di correlazione esistente tra i vari tratti dell'organismo e di rivalutare il ruolo dei cambiamenti fisiologici per quanto riguarda la loro influenza sull'accensione e spegnimento (*switch on and off*) nonché produzione quantitativa di prodotti genici. Inoltre, la selezione non opera su un solo livello, quello genico, ma su più livelli, dai geni all'individuo, dalle famiglie ai gruppi, dalle popolazioni alle specie. Infine, si guarda con maggiore interesse alle forme di robustezza e di resistenza alle perturbazioni, introducendo anche i vincoli di sviluppo come fondamentali costruttori degli organismi.

Ciò ha portato alla diffusione di un nuovo slogan della SE, che può essere contrapposto a quello di Dobzhansky (l'evoluzione è il cambiamento delle frequenze alleliche nelle popolazioni) reso manifesto nell'ambito della SM: i geni sono spesso proscrittori e non conduttori dell'evoluzione (West-Eberhard, 2003)

<sup>46</sup> I concetti fondanti della Sintesi Moderna possono essere così riassunti, parafrasando Marcello Buiatti (Buiatti, 2008): a) totale corrispondenza fra gene e carattere e fra genotipo e fenotipo, per cui quest'ultimo è determinato dalla somma dell'azione dei geni e dei loro "varianti" (alleli), ognuno indipendente dagli altri (a causa di questa corrispondenza univoca fra fattori ereditari e fenotipo, il soggetto della evoluzione di fatto non è più l'organismo, l'individuo vivente, ma il suo corredo genetico e cioè la somma dei suoi alleli) b) evoluzione come processo derivante dalla modificazione continua nel tempo delle frequenze di elementi discontinui (gli alleli) di ogni gene c) l'evoluzione (intesa come modificazione delle frequenze alleliche di generazione in generazione) è diretta da tre processi fondamentali: la selezione naturale, la deriva genetica, la mutazione. La prima agisce facendo prevalere alcuni varianti (alleli) sugli altri, in quanto gli individui che ne sono dotati si riproducono di più (hanno cioè una maggiore capacità di adattamento o "fitness"). Il contesto (l'ambiente) determina quali alleli verranno fissati dalla selezione. Il caso invece governa sia la deriva genetica che si basa su "errori di campionamento" degli alleli, che la mutazione.

<sup>47</sup> Eco-evo-devo è un approccio di studio che cerca di integrare la biologia evolutiva con quella dello sviluppo, indagando non solo le discendenze genetiche e le omologie morfologiche e comportamentali secondo un metodo comparato, ma anche i sistemi di sviluppo di ogni specie, comprendendoli alla luce dell'ambiente che li influenza e costruisce attivamente e che viene a sua volta attivamente costruito.

<sup>48</sup> L'epigenetica ricopre un ambito abbastanza preciso di fenomeni (la differenziazione cellulare, quindi i mutamenti della composizione e funzione delle cellule, e la morfogenesi, i cambiamenti della forma dell'individuo durante la crescita) e ha a che fare con i processi di sviluppo risultati dalle conseguenze dirette e indirette dell'attività del materiale embriogenetico con il suo ambiente.

solitamente intesi come innati e appartenenti al suo profilo filogenetico. Ciò ha portato i biologi ad affermare con sempre più certezza che ogni tratto, morfologico e tanto più comportamentale, innato e tanto più acquisito, è il frutto di una complessa interazione di fattori eterogenei, genetici e non<sup>49</sup>.

Anche per il fatto di render ragione di tale *consenso interazionista* (Kitcher, 2001), per cui vi è un generale accordo sul fatto che entrambi, geni e ambiente, interagiscono nello sviluppo di qualsiasi tratto fenotipico, la regolazione epigenetica dello sviluppo<sup>50</sup> (cioè i processi che conducono dai geni a configurazioni di sviluppo alternative e stabili, attraverso i network di regolazione cellulari e intercellulari, i meccanismi di memoria che includono la struttura della cromatina e la metilazione) si rivela molto importante per risolvere in termini nuovi e più opportuni il complesso rapporto innato-acquisito, che come abbiamo visto è stata interpretato dal neodarwinismo come la contrapposizione complementare e inversamente proporzionale tra geni e ambiente.

Le forme di eredità non genetica (la metilazione<sup>51</sup>, l'acetilazione degli istoni<sup>52</sup>) e i meccanismi di regolazione genica, in virtù del loro essere un'interfaccia tra il retaggio filogenetico (le sequenze di Dna e i meccanismi epigenetici intergenerazionali<sup>53</sup>) e la declinazione ontogenetica (le modalità

---

<sup>49</sup> Oltre a portare l'attenzione sull'inscindibilità di influenze genetiche e ambientali nell'emergenza di tratti innati e comportamenti istintivi, l'approccio *eco-evo-devo*, includendo, i sistemi di eredità epigenetica (metilazione e acetilazione degli istoni che verranno spiegati in seguito, riferimento a nota 50 e 51) ha anche rimesso in discussione l'eredità dei caratteri acquisiti. I meccanismi di controllo spaziale e temporale delle sequenze genetiche sono infatti passibili di essere trasmessi alle generazioni successive.

<sup>50</sup> L'estensione del concetto di epigenetica ai meccanismi di regolazione dello sviluppo ne fornisce una definizione piuttosto ampia, in quanto alcuni biologi molecolari non considerano il differenziamento cellulare un fenomeno epigenetico vero e proprio, intendendolo piuttosto un meccanismo metabolico di regolazione genetica. La criticità dei meccanismi che attivano e disattivano le sequenze di Dna e controllano la quantità di prodotti genici espressi negli esiti dello sviluppo morfologico e comportamentale degli organismi ci persuade però della necessità di mantenere una definizione di epigenetica estesa.

<sup>51</sup> La metilazione è l'aggiunta o la sostituzione di un gruppo metile nella sequenza di Dna. Essa ha l'effetto di silenziare un gene, quindi la traduzione e la sintesi di un determinato prodotto proteico, è conseguenza di processi fisiologici che esulano dall'attività del gene e che possono avere effetti transgenerazionali.

<sup>52</sup> Questo tipo di modificazione è alla base dell'espressione genetica. Essa è promossa da una classe di enzimi chiamate *Acetil Transferasi* e prevede il trasferimento di un gruppo acetile (il donatore è l'*acetil-coenzima A*) sui residui di lisina che formano gli istoni che formano a loro volta il nucleosoma. La lisina perde così la carica positiva normalmente presente sull'azoto della catena laterale e di conseguenza non è più in grado di legare con alta affinità i gruppi fosfato del DNA (che ha carica negativa). In realtà, non sono enzimi altamente specifici, possono infatti modificare più di un residuo amminoacidico. Il DNA viene quindi rilassato in quel punto permettendo ad altre proteine o enzimi di interagire con esso.

<sup>53</sup> I meccanismi epigenetici intergenerazionali sono i già citati meccanismi di metilazione e di acetilazione degli istoni, per i quali effetti ambientali specifici hanno effetti sull'espressione delle sequenze di Dna che possono essere trasmesse alle generazioni successive. In proposito possono essere menzionati i famosi esperimenti sulle madri coccolose nei topi, in cui un alto tasso di cure materne ha effetti sia sui topi che le ricevono sia sulla loro progenie (esperimento citato in (Jablonka, Lamb, 2006) oppure in (Gilbert, Depew, 2008).

differenziali di espressione genetica e la plasticità neuronale e fisiologica), scardinano completamente la visione dell'innato come prodotto delle sequenze di Dna, frutto di un processo filogenetico avulso da meccanismi ontogenetici, dall'effetto dell'esperienza e dall'apprendimento.

Ci troviamo perciò di fronte a un lavoro di manutenzione dei concetti fondamentali innato e acquisito, per cui i meccanismi epigenetici alla base di processi costitutivi del vivente, come lo sviluppo della visione e l'imprinting, forniscono un'occasione importante per comprenderne gli slittamenti concettuali nell'evoluzione della biologia post-darwiniana e di tutte le discipline, come l'etologia, che sono proliferate al suo interno.

Ma innanzitutto, cosa c'è di epigenetico nei meccanismi, altamente connessi, della visione e dell'imprinting?

L'epigenetica sta alla base del fatto che segnali provenienti dall'ambiente provochino l'organizzazione progressiva di una certa struttura cerebrale attraverso l'induzione dell'attività di alcuni geni, da parte di prodotti extragenici ed extranucleari quali prodotti proteici e aminoacidici, come i neurotrasmettitori.

Come abbiamo visto, la formazione delle zone cerebrali deputate alla visione e all'immagazzinamento della informazioni in relazione ad afferenze visive e percettive è un fenomeno di sviluppo che include la regolazione tra geni e sottoprodotti cellulari e questo meccanismo coincide proprio con ciò che viene chiamata la regolazione epigenetica dello sviluppo. L'attività di sintesi proteica e molecolare presente nel cervello che contribuisce ad attivare e disattivare geni si inserisce infatti nella categoria dei classici tipi di meccanismi epigenetici, quali i *cicli che si auto-sostentano* (Jablonka, Lamb, 2006)

*L'essenza di un sistema capace di auto-sostentarsi sta tutta nel fatto che A causa B e viceversa. L'esempio più semplice è quello in cui un segnale temporaneo attiva un gene e il prodotto di quest'ultimo assicura quindi il protrarsi dell'attività del gene stesso.* (Jablonka, Lamb, 2006)

Tale sistema di feedback indica innanzitutto che l'attività dei geni è regolata da sostanze appunto regolatrici, legandosi alla regione di controllo del gene e mantenendolo nello stato di attività anche dopo la scomparsa del segnale originale che l'ha indotta, fino a quando un altro segnale non comunicherà un cambiamento nella stessa attività di regolazione. In secondo luogo, ciò implica che possono sussistere cellule identiche sul piano genetico, in una delle quali un gene è attivo mentre nell'altro è inattivo e la differenza tra tali due geni ha origine dal fatto che abbiano o non abbiano ricevuto il segnale iniziale che causa l'attivazione del gene e ciò può consistere in una variazione ambientale esterna, oppure in un fattore di regolazione o legato allo sviluppo (Jablonka, Lamb, 2006).

Se nell'ambito delle cellule somatiche non neurali tali fenomeni di induzione ciclica prolungata dell'attività di alcuni geni si verificano nel processo di differenziamento morfologico, nel cervello le differenze di attività genetica in neuroni diversi sono associate ai processi di sinaptogenesi e di correlata apoptosi, cioè di morte cellulare programmata.

Invero, nelle regioni cerebrali deputate alla visione la rilevazione da parte dell'organismo di specifici stimoli nelle prime fasi dello sviluppo attiva geni in alcuni neuroni sollecitati dalle afferenze visive, attivazione che rimane stabile durante le fasi di sviluppo successive dell'animale, canalizzando la formazione delle connessioni neurali di determinate aree del cervello:

*Both the cortical substrate and the structures storing the imprinting information have a certain genetically influenced predisposition that facilitates acquisition of the normally occurring input features and canalizes the development of the neuronal connections in a given brain area* (Bishof, 1985)

Ciò comporta che, nella formazione della corteccia visuale e nell'immagazzinamento di informazioni nell'iperstriato ventrale (o nell'ippocampo, in relazione alla specie considerata), dove sono presenti numerose proiezioni visive, le interazioni durante le prime fasi di sviluppo cerebrale (tra la predisposizione dell'organismo all'attenzione a specifici stimoli percettivi, la conseguente produzione di prodotti proteici, la sintesi di Rna e l'attivazione di particolari geni, che a loro volta controllano la formazione delle aree cerebrali, raffinando le capacità di attenzione dell'animale e ottimizzando l'apprendimento) canalizzano<sup>54</sup>, cioè stabilizzano il peculiare sviluppo delle aree cerebrali dell'organismo.

In questo modo, ogni *frame* di interazione nella successione temporale dell'ontogenesi del sistema nervoso rende singolare e unico il comportamento istintivo emerso nell'imprinting e il suo rapporto con altri tratti dell'individuo, dipendendo dalla sua particolare storia di allevamento/educazione.

Sembra chiaro dunque che condizioni differenti di allevamento/educazione (Bateson, 1966), come ad esempio un numero maggiore di stimoli visivi provenienti da diversi oggetti mobili conspici in grado di attirare l'attenzione dell'animale durante la fase sensibile dell'imprinting, avranno effetti diversi sulla lunghezza della fase sensibile (Bateson, 1966), ma anche sullo sviluppo del comportamento istintivo, che potrebbe risultare meno rigido, con un grado minore di irreversibilità e diretto a più di un

---

<sup>54</sup> La canalizzazione è un concetto cooptato dalla riflessione di Konrad Waddington (il padre delle prime teorizzazioni dell'epigenetica), che sta ad indicare il processo di stabilizzazione di un percorso di sviluppo che è il prodotto di un processo di assimilazione genetica (Waddington, 1979). Secondo le parole dello stesso Waddington la canalizzazione è "the capacity [of development] to produce a particular definite end-result in spite of a certain variability both in the initial situation from which development starts and in the conditions met during its course" (Waddington, 1979)

oggetto.

Il ruolo della regolazione genica nello sviluppo contraddice l'idea etologica classica che vede gli stimoli percettivi come attivatori di un modello neuronale nel sistema nervoso dell'animale, in grado di rilasciare un comportamento istintivo già esistente e irreversibilmente associato a quel modello. Sembra più plausibile invece che l'organismo, sempre in virtù di sue predisposizioni iniziali derivanti da una struttura organica già esistente, embriogeneticamente sviluppata, sia attratto da determinati tipi di stimoli, che a loro volta avranno poi effetti sul comportamento sviluppato modulati nel tempo in dipendenza da come e quanto a lungo sono esperiti.

Il tempo diventa perciò fondamentale all'emergenza del comportamento istintivo, in quanto esso è progressivamente costruito attraverso la continua interazione, che a questo punto può essere definita quadridimensionale, tra organismo e ambiente. Inoltre questa interpretazione dello sviluppo comportamentale degli organismi ha effetti anche sul modo di considerare lo stesso organismo, che invece di maturare in maniera automatica e stereotipata, dimostra di poter costruire temporalmente il suo profilo identitario, inteso come quella interazione sempre singolare tra la sua propria struttura organica di partenza e le sue proprie vicende di vita, in grado di modificare l'esito di sviluppo comportamentale degli organismi.

## **8. AGGETTIVI “IMPRINTIFICATIVI” CONTEMPORANEI: più ti guardo, più mi piaci**

Dall'analisi precedente possiamo immediatamente comprendere come sebbene la definizione di imprinting fornita dall'etologia classica possa essere ancora opportuna, il significato dei concetti definitori di irreversibilità, istinto e fase sensibile sia completamente da rivedere.

L'imprinting può ancora essere definito come l'apprendimento irreversibile durante una specifica fase sensibile di caratteristiche specie-tipiche degli animali e non individuali ed un particolare tipo di istinto, ma i concetti implicati in tale proposizione non possono più essere definiti facendo riferimento agli stessi termini.

Il senso e il significato del comportamento istintivo correlato all'imprinting ha perso progressivamente la sua rigidità dai tempi dell'etologia classica e oggi gode di gradi di plasticità e di dipendenza dal contesto molto maggiori. Se inizialmente infatti il concetto di irreversibilità sarebbe potuto essere associato agli aggettivi esclusivo, assoluto e istantaneo, nella nuova prospettiva epigenetica l'irreversibilità deve essere necessariamente associata a dei predicati più flessibili e contesto dipendenti. Più opportuni potrebbero essere i seguenti aggettivi: *selettivo*, *graduale* e *relativo*.

*Selettivo* sembra essere molto più adatto di *esclusivo* per indicare la reattività differenziale che l'organismo soggetto ad imprinting mostra verso diversi oggetti in grado di generare una risposta comportamentale.

*Graduale* allo stesso modo sembra più opportuno di *istantaneo*, in quanto in diverse situazioni sperimentali si è notato che l'imprinting non è un apprendimento a prova singola e che la rigidità del comportamento filiale è senza dubbio influenzata dall'eterogeneità e dalla quantità di stimoli a cui è esposto l'animale durante le prime fasi di sviluppo.

In ultimo l'aggettivo *relativo* è in grado di indicare meglio di *assoluto* il fatto che l'oggetto su cui l'individuo si impronta non è necessariamente insostituibile, senza alcuna possibilità di sovraimposizione.

Sembra inconfutabile che l'imprinting possa essere motivo di estinzione nei casi di inerzia comportamentale al mutare dell'ambiente proprio a causa del suo carattere di irreversibilità, in quanto modificare una preferenza appresa può spesso risultare molto difficile<sup>55</sup>.

In realtà però come ci dimostrano gli studi di Bateson e Gottlieb soprattutto, l'imprinting non è un *one-trial learning*, ma avviene piuttosto in maniera progressiva e sotto il controllo delle circostanze. Le risposte filiali infatti sono elicitate meno e meno prontamente da nuovi oggetti mobili, sono rimpiazzate da risposte evitanti man mano che l'organismo procede nello sviluppo e che, per ragioni contingenti oltre che endogene, la fase sensibile vada concludendo (Bateson, 1960)<sup>56</sup>

Ad esempio, negli anni '70 si è appurato che nel caso dell'imprinting sessuale, che come abbiamo visto è una conseguenza piuttosto diretta dell'imprinting filiale, il fatto che l'animale sia indirizzato sessualmente a una certa specie non implica di per sé che l'individuo restringa i suoi comportamenti rilevanti esclusivamente ai membri della specie improntata, sebbene questo solitamente accada. Egli di solito preferirà quella specie se la scelta è disponibile e non in conflitto con lo sviluppo di altri

---

<sup>55</sup> Nel caso dell'imprinting ad esempio sull'habitat i gheppi delle Mauritius sono stati quasi sul punto di estinguersi perchè le scimmie introdotte sull'isola rubavano loro le uova dai nidi, costruiti nelle cavità degli alberi per mangiarle. La specie si è salvata solo quando una coppia ha nidificato sulla cengia di una scogliera, riparando la progenie dalle scimmie e inducendo loro un nuovo tipo di imprinting dell'habitat

<sup>56</sup> Il preciso momento della fase sensibile in cui si esperisce l'oggetto da parte dell'animale improntato ha effetti altamente discriminanti sull'irreversibilità e performatività del comportamento correlato. Danilo Mainardi riporta un esempio piuttosto efficace di questo fatto: *se si vuole verificare se l'animale segue un oggetto mobile presentatogli per la prima volta, saranno molte le specie precoci di uccello in grado di soddisfare questa condizione per un periodo di dieci giorni e più dalla nascita. Se invece si vuole verificare la formazione di un attaccamento durevole in seguito ad una sola esposizione a un oggetto, allora la durata delle fasi sensibili sarà piuttosto limitata. I pulcini seguono l'oggetto, presentato loro una sola volta per mezz'ora, soltanto dalle cinque alle 24 ore dopo la schiusa [...] ma anche questo dipende dalle condizioni di allevamento* (Mainardi, 1992)



meccanismi scatenanti innati<sup>57</sup> (Lorenz, 1980), mentre se l'animale potrebbe esibire diverse tendenze all'attaccamento, potrebbe anche seguire un altro soggetto su cui non è avvenuto nessun imprinting e questo sarà tanto più vero quanto più le esperienze precoci durante la fase sensibile sono meno limitanti e più eterogenee. Ciò dimostra una possibile plasticità dell'animale ad attuare strategie alternative di sopravvivenza e a cooptare funzioni, seppur stereotipe, a nuovi target, ma ciò dimostra anche una plasticità del comportamento connesso all'imprinting in dipendenza da diversi fattori.

Allo stesso modo e per le stesse ragioni vengono modificate le concezioni di istinto e di fase sensibile, definibili ora più appropriatamente come contesto-dipendenti e solo relativamente invariati, in quanto non solo i geni, ma anche fattori extragenetici ed extranucleari influenzano le loro caratteristiche di occorrenza.

Gottlieb (Gottlieb, 1961a) ha ad esempio appurato che la durata della fase sensibile potrebbe essere influenzata da fattori quali il training locomotorio dell'animale, lo sviluppo del sistema motivazionale e degli organi di senso, mentre le spiegazioni che pongono un meccanismo endogeno, come l'incremento della paura o l'attivazione di un dispositivo, magari genetico, interno, cadono proprio a fronte degli studi che attestano la criticità delle condizioni di allevamento<sup>58</sup>.

Come esprime chiaramente Bateson, quando esposta ad un oggetto mobile per un limitato periodo di tempo la proporzione di organismi che sviluppano una preferenza filiale per esso declina con l'età dopo un incremento iniziale, ma i valori di tale incremento e diminuzione non possono essere dati se non si conoscono non solo l'appartenenza alla specie dell'organismo, ma anche le condizioni di allevamento, di training e di misurazione (Bateson, 1966)

Insomma, le preferenze stabilite con l'imprinting possono essere modificate da esperienze successive se queste avvengono prima della chiusura della fase sensibile e inoltre la loro stabilità dipende dalla durata di esposizione all'oggetto (Mainardi, 1992)

Essendo dunque le caratteristiche dell'imprinting e del comportamento ad esso correlato funzione della lunghezza ed eterogeneità dell'esposizione dell'animale agli stimoli, si può concludere che la

---

<sup>57</sup> Lo stesso Lorenz, in una fase più tarda delle sue riflessioni, ha riconosciuto che il comportamento correlato all'imprinting può essere condizionato dal conflitto con meccanismi scatenanti innati, dimostrando di includere fenomeni di modularità (quindi di correlazione reciproca tra i tratti di un organismo) tra le reazioni istintive: *configurazioni stimolatorie che ricevono risposta secondo l'imprinting e secondo un meccanismo innato possono entrare in conflitto tra loro* (Lorenz, 1980)

<sup>58</sup> Le condizioni di allevamento/educazione influenzano moltissimo l'imprinting. Si è dimostrato ad esempio che alcune specie di volatili, come le gallinelle d'acqua o le folaghe, allevate a gruppi in recinti separati dall'ambiente generale non tendono a seguire modelli, quindi sembrano non imprintarsi. Al contrario, se sono allevate in gruppi in recinti più esposti all'ambiente generale mostrano di imprintarsi prontamente.

Inoltre nei pulcini la fase sensibile aumenta in relazione all'esposizione alla luce diffusa (Mainardi, 1992)

stabilità, l'irreversibilità, la lunghezza della fase sensibile all'interno della quale avviene e la rigidità del comportamento istintivo dipendono dalle peculiari esperienze dell'animale con l'oggetto su cui avviene l'imprinting.

La forza della preferenza sviluppata da un animale verso un altro dipende quindi da quanto e come lo esperisce. Un po' come nel gioco degli innamorati, per cui più ci si guarda, più, spesso, ci si piace.

Non bisogna scordare però, che anche le condizioni endogene del soggetto su cui avviene l'imprinting influenzano le caratteristiche del comportamento istintivo<sup>59</sup>, come a dire che anche le caratteristiche del partner influenzano l'intensità e la durata dell'innamoramento.

## **9. RAPPORTO INNATO E ACQUISITO: reciproco dimensionamento**

Prima di trattare il caso del rapporto innato-acquisito nel comportamento animale alla luce dei risultati forniti dal paradigma epigenetico, dalle neuroscienze, dalle teorie dei sistemi di sviluppo per la comprensione dei meccanismi sottesi al processo di imprinting, è necessario accennare a una questione fondamentale: se come abbiamo appurato chiarendo i meccanismi neuronali e molecolari dell'imprinting, anche nello sviluppo di tratti adattativi come la formazione della funzione visiva o lo sviluppo del canto degli uccelli<sup>60</sup>, si rivela spesso necessaria l'acquisizione di informazioni ambientali e di pertinenza sociale, non è solo il caso del comportamento istintivo correlato all'imprinting a contraddire l'indipendenza dei tratti cognitivo-comportamentali innati dall'intervento dell'ambiente.

Se anche lo sviluppo della visione e lo sviluppo del canto degli uccelli, tratti solitamente considerati innati, necessitano l'acquisizione di informazioni contestuali e contingenti, allora l'imprinting, considerato sin dalla sua scoperta un meccanismo unico e speciale, potrebbe essere semplicemente un caso più eclatante delle traiettorie di sviluppo di tratti fondamentali di animali come uccelli e mammiferi.

Infatti diversi studi hanno mostrato che alcuni comportamenti riconosciuti come innati e specie-specifici, per cui è stato ipotizzato un forte controllo da parte dei geni, hanno invece bisogno di un'ingente specificazione ambientale per essere espressi e presentano gradienti di rigidità diversi in virtù delle dinamiche di interazione con l'esperienza. Ovviamente non tutti i comportamenti istintivi hanno bisogno della stessa quantità di stimoli ambientali per svilupparsi, alcuni potrebbero necessitare

---

<sup>59</sup> Riferirsi alla nota 27.

<sup>60</sup> Riferirsi alla nota 52

stimoli esterni di un certo tipo e di una certa preponderanza, mentre altri molto meno<sup>61</sup>

Particolarmente interessanti a questo proposito sono gli esperimenti di Gottlieb (Gottlieb, 1961) sullo sviluppo e il riconoscimento del canto negli anatroccoli, che mostrano l'esistenza di fattori altamente discriminanti, in precisi momenti dello sviluppo, in cui anche stimoli di natura differente da quella del comportamento da sviluppare contribuiscono alla formazione di un istinto, attestando che le risposte istintive, solitamente considerate innate e immediatamente scatenate, possano avere un'ontogenesi piuttosto complessa<sup>62</sup>.

L'ambiente è dunque parte integrante dello sviluppo di tratti sia innati che acquisiti:

*The environment does not just provide the energy and matter required by developmental processes, but is also partly responsible for which nuclear genes are switched on and off and for the way the products of cellular transcription* (Bateson, Mamei, 2007)

La visione dicotomica tra innato e acquisito, in termini di distinzione tra geni e ambiente, è smentita dalla stessa ricerca molecolare e neurobiologica, perché *geni ed esperienza agiscono sullo stesso substrato, parlano lo stesso linguaggio* (Joseph Le Doux, 2002, cit.in Marchesini, 2008), determinando il modo in cui i neuroni si collegano gli uni con gli altri e questo è valido per tutti i comportamenti manifestati dagli animali.

Se quindi l'indagine molecolare e neuroscientifica sull'imprinting ci mostra che il processo di formazione del cablaggio neurale responsabile degli esiti comportamentali è una cascata di eventi guidata da una moltitudine di fattori in stretta relazione tra loro (Marchesini, 2008), che esso implica l'espressione differenziale della sequenza genetica da parte dell'ambiente fisiologico e morfologico e simultaneamente un controllo della regolazione fisiologica e della morfologia da parte dei geni, se ancora questi meccanismi possono essere ipotizzati alla base anche dello sviluppo di altri tratti fondamentali dell'organismo, come la funzione visiva e il canto degli uccelli, allora potrebbe essere opportuno utilizzare il termine *dimensionamento* per indicare lo speciale rapporto che si instaura tra

---

<sup>61</sup> Il canto degli uccelli per esempio è un caso di comportamento istintivo altamente variabile tra le specie, per cui in alcuni casi l'intervento dell'apprendimento è più rilevante, mentre in altri sembra del tutto superfluo.

<sup>62</sup> Tali esperimenti miravano a indagare il modo con cui gli anatroccoli di varie specie arrivano a rispondere correttamente ai richiami della madre e su come tale scelta sia influenzata da esperienze precoci: i giovani germani reali che arrivano alla schiusa in un'incubatrice rispondono in maniera energica ai richiami degli individui adulti della loro specie, ma per arrivare a questo tipo di abilità è necessario che l'embrione dell'anatroccolo udisca i richiami – diversi da quelli degli adulti – che lui e altri piccoli emettono quando sono ancora all'interno dell'uovo. Quest'ultima preferenza rimane stabile per tutta la vita del germano a meno che esso non venga allevato socialmente in altri contesti, dove è molto possibile che diventi sensibile ad altri richiami a cui saranno eventualmente esposti e potranno abbandonare la loro preferenza originale.

innato e acquisito nel comportamentale degli organismi<sup>63</sup>

Il processo di dimensionamento in questione non è compatibile con la visione complementare e inversamente proporzionale dell'innato-acquisito proposta dall'etologia classica, perchè una specie con un patrimonio ereditario piuttosto ricco di potenzialità comportamentali necessita di altrettanti contributi esperienziali per essere espresso.

Come afferma l'etologo Roberto Marchesini:

*nel rapporto dimensionale il rapporto tra innato e acquisito è di proporzionalità diretta, ovvero vi è una relazione di potenza, tale per cui sono proprio le specie più articolate a livello di innato quelle che hanno maggiore flessibilità acquisitiva di ordine ontogenetico* (Marchesini, 2008)

Parlare di dimensionamento in questo senso comporta innanzitutto che il profilo etografico di un animale, umano e non, può essere considerato come una serie di funzioni che si realizzano non in autonomia, nell'alveo del lavoro dei geni, ma attraverso l'apporto di segnali esterni generalmente selezionati in maniera uniforme, tale comunque da indirizzare l'esito stimolativo verso una configurazione ben specifica (riconoscibile come identitaria di una specie), implicando inoltre che molte delle varianti denotabili in fase di descrizione del soggetto comportamentale siano affidate a pacchetti di informazione che in parte esulano da ciò che è inserito nel retaggio genetico (Marchesini, 2008)<sup>64</sup>.

Le specie con un'articolazione filogenetica più complessa (ovvero con un codice genetico più ridondante, un network sinaptico più articolato<sup>65</sup> nelle sue potenziali configurazioni strutturali e funzionali, con un basso regime genesico - cioè un basso numero di prole, come uccelli e mammiferi

---

<sup>63</sup> In questo processo di dimensionamento è necessario inserire anche lo sviluppo di comportamenti istintivi che necessitano di un particolare tipo di integrazione degli stimoli ambientali e cioè di stimoli che provengono dal feedback dell'attività dell'animale stesso che è proteso a performare un certo tipo di attività: Hinde ha parlato di controllo a retroazione.

<sup>64</sup> Il dimensionamento per esempio può essere utile per indirizzare le motivazioni su target specifici, in relazione alle prede più frequenti presenti in modo occasionale in una determinata situazione ecologica. Pertanto se la configurazione predatoria si presenta in qualche modo innata, nel senso di facilitata in qualche modo nella sua emergenza, essa richiede un perfezionamento specifico sia in termini performativi che in termini di stimolo scatenante la predazione.

<sup>65</sup> Proprio la plasticità cerebrale è la fonte della individuazione che è propria alla nostra specie, dovuto all'adattamento fortemente dipendente dall'attività fisiologica. L'individuazione pertanto è un lungo percorso adattativo all'ambiente e ai suoi cambiamenti ed essa consiste in una memoria individuale che ha per fondamenta la memoria della specie (Prochaintz, 1997)

Dunque lo spazio ricoperto dalla storia individuale nella costruzione degli individui aumenta via via che le aree corticali, moltiplicando le rappresentazioni, rendono la costruzione del cervello dipendente dall'ambiente sensoriale e per la nostra specie questa dipendenza è ormai così forte da poter dire che il nostro comportamento si forma attraverso gli altri.

che operano un selezionismo adattativo sulle popolazioni neurali, e con una collezione di pattern espressivi multiforme) sono quelle che necessitano di un maggiore apprendistato esperienziale e che sono soggette ad un processo di dimensionamento più accurato..

Insomma, il comportamento innato per esprimersi ha bisogno di acquisizioni esperienziali, mentre quello acquisito necessita di una struttura congenita in qualche modo organizzata e specificata e ambedue le pertinenze si dimensionano vicendevolmente.

Vale la pena però di chiedersi se utilizzare i termini innato-acquisito perciò può avere ancora senso. Se sì, come poterli definire alla luce delle ultime analisi e della loro reciproca interdipendenza?

Innanzitutto il comportamento innato può essere definito come quel comportamento che rispetta un numero sufficiente di proposizioni del seguente *cluster*: essere un adattamento, verificarsi in un periodo specifico e standard dello sviluppo, non essere dovuto ad apprendimento o in generale ad una plasticità di sviluppo adattata a diversi fenotipi in diversi ambienti, essere robusto dal punto di vista dello sviluppo, essere specie-specifico, quindi relativamente universale all'interno di una stessa popolazione, essere geneticamente canalizzato o epigeneticamente regolato (Bateson, Mamei, 2007), avere effetti durevoli e in alcuni casi irreversibili.

Allo stesso modo acquisito potrà essere definito come l'opposto di innato<sup>66</sup>.

La differenza fondamentale tra le definizioni di innato-acquisito contemporanee e quelle classiche è che le ultime sono legate da un rapporto di proporzionalità inversa tale per cui, distinguendosi nettamente, non si compenetrano vicendevolmente. Il rapporto innato-acquisito contemporaneo invece, essendo un rapporto di potenza, presuppone un dimensionamento tale per cui entrambi i processi sono reciprocamente interdipendenti, seppur siano in grado di generare tratti che si distinguono per regolari caratteristiche, come l'appartenere ad una fase sensibile, l'essere o meno irreversibile, l'essere o meno universale per una stessa specie, etc..

Quindi, secondo questo ragionamento, lo sviluppo della funzione visiva, che richiede la canalizzazione di alcune predisposizioni congenite e di vari processi di acquisizione di informazioni esperienziali, avvenendo durante una fase sensibile, essendo un adattamento, essendo irreversibile e rispettando insomma la maggior parte delle proposizioni del *cluster*, è classificabile come un tratto innato.

Allo stesso modo la formazione di una memoria riguardo il luogo della dimora di un animale richiede

---

<sup>66</sup> Il comportamento acquisito potrà essere perciò definito come quel comportamento che soddisfa la maggior parte delle proposizioni del cluster: non essere un adattamento, essere dovuto a plasticità fenotipica o a fenomeni di apprendimento, non verificarsi in particolari fasi sensibili dello sviluppo, non essere robusto dal punto di vista dello sviluppo, non essere quindi universale all'interno di una stessa specie.

un certo processo di apprendimento che coinvolge un retaggio filogenetico e una specificazione genetica, ma non avvenendo in una particolare fase sensibile, non essendo un adattamento, non essendo un tratto specie-specifico e universale, è considerabile come un tratto acquisito<sup>67</sup>.

In secondo luogo, la coppia innato-acquisito può avere più o meno valenza a seconda della focale temporale assunta, cioè in vista di una sua precisa definizione si rende estremamente necessaria per i sistemi biologici la quarta dimensione della realtà, cioè il fattore tempo, senza il quale la descrizione e/o la narrazione degli esseri viventi, o di buona parte di essi, non sarebbe né completa, né per alcuni aspetti rispettosa della loro complessità. Gli organismi, specie quelli che appartengono alla categoria di animali superiori, sono esseri temporali, cioè il tempo svolge una funzione fondamentale nel determinare quella che può essere definita come la loro struttura identitaria<sup>68</sup>.

Ha senso quindi affermare che un carattere come l'imprinting, il linguaggio, il canto, saranno innati se l'organismo ha esperito i fattori ambientali all'interno di una specifica finestra temporale necessari allo sviluppo durevole di tali tratti, viceversa saranno potenzialmente acquisibili se non sono presentati nell'individuo<sup>69</sup>.

## **10. IMPRINTING COME VINCOLO: sintesi tra organismi e pezzi di mondo**

Il rapporto di dimensionamento tra innato e acquisito, in grado di sviluppare oltre alla morfogenesi

---

<sup>67</sup> La relazione tra il riferimento del concetto di innato e le proposizioni del *cluster* ad esso associato è qui considerata come una relazione di necessità a posteriori (Kripke, 1999), nel senso che, se anche il concetto di innato non fosse soddisfatto da nessuna delle proposizioni del cluster, esso potrebbe ancora aver un riferimento. Un esempio può chiarire quest'idea: avere due gambe è un tratto considerato innato per la specie umana e soddisfa la maggior parte (se non tutte) le proposizioni del cluster che definiscono il concetto di innato. Ma se un individuo avesse delle caratteristiche congenite per cui si sviluppa con una sola gamba, non saremmo comunque giustificati nell'affermare che il suo avere solo una gamba è un tratto innato?

La relazione di necessità a posteriori lascia infatti spazio per definizioni di innato che costituiscono dei casi particolari, si accorda con il fatto, spiegato più avanti, che la dicotomia innato-acquisito va intesa anche considerando la focale temporale assunta e che la struttura identitaria del vivente non è una questione aprioristica ma si ricostruisce di volta in volta.

<sup>68</sup> Nell'approccio etologico classico l'identità comportamentale è data dalla struttura etografica, dalla collezione di dotazioni innate della specie, unite alle collezioni di comportamenti acquisiti dal soggetto. Nell'approccio etologico contemporaneo invece il soggetto deve essere identificato in tutte le sue dimensioni e lo si valuta come un'entità integrativa, cioè non separabile in componenti semplici e operative, e soprattutto come un'entità propositiva, ossia capace di partire dalle sue dotazioni per dar luogo a nuovi contenuti.

<sup>69</sup> In questo senso la necessità della presenza di un tratto innato sarà una sorta di necessità a posteriori (Kripke, 1999): un essere umano per esempio potrebbe anche non sviluppare alcuni tratti innati appartenenti al generale modello di sviluppo della specie umana, bypassandoli con lo sviluppo di tratti alternativi, che potrebbero essere considerati innati essi stessi.

dell'individuo anche il suo comportamento<sup>70</sup>, procede come semplice risultato delle interazioni che avvengono tra le sue diverse componenti, la cui riproposizione relativamente standard ad ogni generazione produce una sorta di *invarianza riproduttiva*<sup>71</sup> e *teleonomica*<sup>72</sup> (Monod,1970) oppure tra di essi esistono limitazioni e vincoli a diversi livelli gerarchici nella struttura organica del vivente che contribuiscono a generare un *fenotipo generalmente armonioso e altamente adattativo* (Waddington,1979)?

Ambedue le alternative, quella di interazioni invarianti e teleonomiche e quella di vincoli nella produzione degli esiti fenotipici, condividono l'idea di un vivente che si sviluppa a partire da un embrione fino raggiungere un fenotipo che rispetta nelle linee generali le caratteristiche della specie cui appartiene. Ma nel primo caso la struttura vivente è il risultato di un processo che non deve praticamente nulla all'azione delle forze esterne, mentre deve tutto, dalla forma generale fino al minimo particolare, a interazioni morfogenetiche interne all'oggetto medesimo (Monod, 1970):

*La formazione delle strutture estremamente complesse degli esseri viventi è assicurata da un determinismo interno, autonomo* (Monod, 1970)

Nel secondo caso invece, in cui si ipotizza la presenza di limitazione e vincoli nella produzione di un fenotipo, il concetto di canalizzazione ipotizzato nell'interazione dimensionale tra la pertinenza innata e quella acquisita prevede la possibilità che anche gli effetti influenze esterne costituiscano tratti fondamentali del vivente. Lo stesso concetto di canalizzazione, spiegato all'interno dei meccanismi di regolazione epigenetica dello sviluppo, e che si traduce nella presenza di un vero e proprio vincolo di sviluppo, è in grado di accogliere in uno stesso processo di crescita fattori e influenze sia interne che esterne, sia genetiche che fisiologiche, sia sociali che ambientali. In tal modo anche le influenze sociali e ambientali concorrono al processo di costruzione progressiva dell'organismo, vincolando, canalizzando alcune traiettorie, che potenzialmente e virtualmente appartengono al modello archetipo

---

<sup>70</sup> Il comportamento deve essere compreso all'interno del processo di morfogenesi che è appunto strettamente legato allo sviluppo del comportamento, anzi, secondo l'allievo di Lorenz, Eibl-Eibesfeldt, in realtà *anche il formarsi di un organismo è una sequenza i cui movimenti di crescita potrebbero essere oggetto di studio come 'comportamento'* (Eibl Eibesfeldt, 1967). L'organismo nel suo processo di formazione a partire da rudimenti embrionali subisce una serie di successioni di crescita che sono esse stesse comportamentali, in quanto sono la messa in atto sia di funzioni biologicamente e contestualmente determinate, che progressivamente compaiono, sia di influenze socio-ambientali, tra cui l'apprendimento, l'interazione sociale, le attività degli organismi e le loro conseguenze, che cooperano in tale processo.

<sup>71</sup> Con il termine di invarianza riproduttiva, si definisce il fatto che tutti gli esseri viventi hanno la possibilità congenita di conservare, riprodurre e trasmettere tutta la memoria della loro evoluzione ai loro posteri (Monod, 1970)

<sup>72</sup> Con il termine Teleonomia, si definisce il fatto che tutti gli organismi viventi sono dotati di un progetto conservato nelle loro strutture, e realizzato nelle loro prestazioni, senza interventi esterni (Monod, 1970)

della specie.

Ancora più importante, la capacità del vivente di tamponare e di mettersi al riparo da perturbazioni di diverso grado (Waddington, 1979), di neutralizzare<sup>73</sup> variabili genetiche e ambientali nella produzione di esiti fenotipici standard che vincolano dunque il risultato delle interazioni continue cui è affetto lo sviluppo naturale, fornisce consensi piuttosto forti alla seconda interpretazione e ci permette di considerare l'imprinting, fenomeno-bussola dal quale siamo partiti per analizzare il rapporto tra pertinenze innate e acquisite nell'ontogenesi del comportamento animale, come un vincolo<sup>74</sup> e precisamente come vincolo epigenetico<sup>75</sup> (*epigenetic constraint*) del sistema nervoso per la realizzazione di patterns comportamentali specie-specifici.

L'imprinting può essere compreso quindi come una *canalizzazione* in fase di sviluppo di diversi fattori endogeni ed esogeni che si dimensionano vicendevolmente in maniera relativamente invariante, in quanto al variare di un fattore variano automaticamente ed in parte le caratteristiche del comportamento risultante, ma la variazione non minaccia l'esito complessivo, cioè lo sviluppo di una preferenza filiale (e poi sessuale), dell'interazione tra organismi e ambiente in una specifica fase sensibile.

Così come una dotazione naturale non costituisce solo la struttura neurale attraverso la quale si costruisce la cultura, ma, nei limiti di una certa portata, la maturazione di tale dotazione canalizza le sue tracce, in modo che il disegno della cultura stessa sia compreso all'interno di specifici limiti strutturali (Cognier, 2005), allo stesso modo il fenomeno dell'imprinting non costituisce soltanto la formazione di una struttura mnemonica neurale, l'iperstriato ventrale o l'ippocampo, attraverso

---

<sup>73</sup> La capacità del sistema di sviluppo di seguire delle traiettorie tamponate, cioè in grado di neutralizzare la variazione genetica e ambientale di partenza è stata avvalorata dalla scoperta di una percentuale di mutazioni presenti nella sequenza di DNA che superano le iniziali aspettative dei neodarwinisti. Su tali scoperte Motoo Kimura ha formulato la teoria del neutralismo che oggi porta il suo nome.

<sup>74</sup> La nozione di vincolo ha assunto, a seguito della sua reintroduzione con l'articolo *The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: a Critique of the Adaptationist Program* (1979) di Steven Gould e Richard Lewontin, un ruolo nuovamente determinante nella teoria dell'evoluzione. Con esso infatti si è potuto più facilmente giustificare la critica all'adattazionismo del neodarwinismo, l'introduzione del concetto di *exaptation*, ma si è anche potuta recuperare tutta una tradizione di ricerca sul vivente che riguarda il concetto di struttura (a partire dagli archetipi di Geoffroy Saint Hilaire e poi di Richard Owen, ai *Bauplane* della scuola morfologica tedesca dei primi anni del '900, fino alle più recenti riflessioni di Konrad Waddington, D'Arcy Thom e Richard Kaufmann). Il vincolo è poi ritornato ampiamente alla ribalta con la scoperta dei geni omeotici nella *Drosophila*, nel topo e anche nell'uomo, con i quali si spiega la trasmissione della struttura spaziale e temporale di ogni specie.

<sup>75</sup> Il vincolo epigenetico può essere considerato come il risultato della canalizzazione, della stabilizzazione e quindi di una limitazione nella produzione di un esito di sviluppo standard di differenti fattori genetici e esperienziali, sociali e ambientali in genere.



l'intervento di stimoli esterni, generando un comportamento, ma stabilizza l'interazione tra dotazioni innate e pertinenze acquisite, vincolando di volta in volta i soggetti, le relazioni tra di essi e tra di essi e l'ambiente.

L'imprinting diviene così una dotazione della specie capace di regolare all'interno di un singolo processo di apprendimento l'interazione tra diversi livelli del vivente, genetico, neurale, sociale e ambientale.

In questo modo, sia l'espressione dei geni in configurazioni comportamentali innate, sia le fondamentali e stabili categorie culturali della specie, derivanti dalla percezione sensoriale, sono espressione della relazione tra sequenze genetiche ed elementi culturali attraverso il processo di regolazione epigenetica, che si colloca tra di essi come un piano di interfaccia vincolante.

Infatti, sebbene la relazione tra geni, regolazione epigenetica ed elementi culturali sia spesso confusa nell'insorgenza di comportamenti complessi,

*neuroscience indicates that epigenetic constraints resulting from developmental bias (e.g. early acquired categories of perception, sensory specialisation, etc...), would persist throughout life and could channel the expression of behaviour (Crognier,2005)*

Il vincolo epigenetico è insomma in questo caso ciò che fa in modo che un elemento ambientale (il genitore) necessario alla fitness dei soggetti (legame parentale) diventi un principio di riferimento, una categoria culturale fissa con un ruolo tipico di socializzazione nei processi di co-sviluppo degli organismi, e nello stesso tempo è ciò che veicola la costituzione di configurazioni neuronali e funzionali riconducibili all'alveo delle dotazioni specie- specifiche degli individui.

Insomma i fenomeni d'imprinting filiale sono una dimostrazione dell'integrazione vincolante di vari fenomeni e cioè innanzitutto di una predisposizione genetica a riconoscere un oggetto/soggetto in particolare e della capacità di formazione di una memoria delle principali caratteristiche di quell'oggetto e dell'oggetto nel suo complesso

*Complementary behavioural and neural investigation of social preferences in young animals reveals an interesting interplay between two processes: a predisposition to approach objects with certain characteristics and the formation of an integrated memory of the constituent elements of a single object (Johan J. Bolhuis and Robert C. Honey, 1998)*

In secondo luogo, l'imprinting integra in maniera vincolante anche gli effetti che i processi appena menzionati comportano e cioè un dimensionamento e un'influenza sulle caratteristiche dell'ambiente, nel senso che, se ad una predisposizione biologica segue una rilevante influenza dell'esperienza per la formazione di una memoria, che è già un *sinolo* di espressione dei geni e influenza dell'ambiente, a

ciò segue lo sviluppo di un pattern comportamentale che coinvolge sia il soggetto comportamentale in cui si è costruita l'impronta mnemonica sia quello che ne è l'oggetto, costruendo di conseguenza un tratto della nicchia ecologica degli animali coinvolti.

Proprio a questo punto, sembrano calzanti le parole del celebre genetista Richard Lewontin che afferma proprio come non ci sia alcun organismo senza un ambiente e alcun ambiente senza un organismo, in quanto gli organismi determinano quali elementi del mondo esterno vadano a costituire il loro ambiente e quali rapporti tra quegli elementi siano rilevanti per loro, costruendo attivamente il mondo che li circonda, *grazie alla modulazione delle proprietà statistiche delle condizioni esterne a mano a mano che queste condizioni entrano a fare parte dell'ambiente dell'organismo (Lewontin, 1983b)*, e questo mentre l'ambiente li influenza e li costruisce a sua volta.

Il vincolo epigenetico è ciò che permette l'interazione a esiti relativamente invariati tra gli stimoli ambientali, che costituiscono epigeneticamente un modello neuronale, probabilmente predisposto grezzamente su base genetica nell'embrione, generando uno specifico comportamento istintivo, mentre allo stesso tempo quello che fa l'organismo, in relazione al suo comportamento, alla organizzazione della sua morfologia e fisiologia, aiuta a produrre un ambiente: gli organismi [...] costruiscono i loro ambienti a partire da pezzi e pezzetti di mondo fisico e biologico e lo fanno mediante le loro attività. (Lewontin, 1993)

Il vincolo epigenetico in questo senso può essere anche compreso attraverso il concetto di intreccio generativo (*generative entrenchment* (Wimsatt, 1985)), per cui negli stati precoci dello sviluppo l'acquisizione di informazioni, di pezzi di ambiente, direbbe Lewontin, si intreccia profondamente con la struttura organica dell'individuo e tale tratto ambientale diventa una risorsa affidabile di informazione.

## **11. CONCLUSIONE**

All'iniziale interpretazione geneticamente determinata del processo di apprendimento correlato all'imprinting si è sostituita una epigeneticamente regolata: la memoria, la capacità di riconoscimento del soggetto parentale, che l'imprinting imprime nell'animale non è semplicemente il risultato dell'apertura da parte dell'ambiente di un pacchetto di informazione contenuto bell'e pronto nel codice genetico che è poi in grado di scatenare un comportamento correlato fisso. È senz'altro vero che l'imprinting sia un fenomeno filogenetico e geneticamente regolato, ma innanzitutto il retaggio specie-specifico, cioè il comportamento ereditariamente coordinato, necessita anche di un

apprendistato esperienziale per essere espresso, in secondo luogo le sequenze geniche che lo controllano si attiveranno o meno, dando vita a sinaptogenesi costituenti la morfologia del SNC, in relazione alla quantità ed eterogeneità degli stimoli esterni.

Alla luce dei comuni aspetti ravvisati tra i meccanismi che sottendono l'imprinting e lo sviluppo della funzione visiva (o del canto degli uccelli) possiamo dire che alcuni fondamentali comportamenti parentali e sessuali degli individui non sono funzioni innate nel senso di manifestate senza un contatto con l'esperienza, nè sono acquisite senza presentare componenti aprioristiche, piuttosto sono il risultato della *storia* degli organismi che procede e agisce sulle e, anzi, con i retaggi genetici e filogenetici propri della specie, dimensionandoli e declinandoli lungo il percorso di sviluppo alla luce dell'ambiente da essi esperito.

La dimensione storica presenta una criticità che non collima con l'interpretazione oppositiva e complementare del vivente che prevede una reciproca esclusione dei comportamenti innati e acquisiti e una loro proporzionalità inversa, per la quale quanto più una specie presenta un kit di comportamenti innati, minori saranno quelli acquisiti e viceversa e in cui l'imprinting può essere considerato un istinto imperfetto (non essendo né un pattern di comportamento innato rilasciato da stimoli veramente scarsi, né un pattern acquisito necessitato da configurazioni di stimoli appropriati con i tratti caratteristici).

La dimensione storica non è nemmeno consistente con un'interpretazione dell'innato e dell'acquisito intesi rispettivamente come precedente all'esperienza e conseguente ad un processo di apprendimento. Ci troviamo invece di fronte ad una dimensione storica che, non agendo in tutte le specie allo stesso modo, presenta il rapporto tra pattern comportamentali innati e acquisiti come di proporzionalità diretta e di potenza: le specie con il patrimonio genetico meno complesso nelle modalità di espressione, necessitano meno di contributi esperienziali e presentano individui evoluti in modo da essere determinati in maniera più diretta e determinata dai geni, mentre quelle, come i primati superiori e quella umana, con una complessa determinazione genetica all'indeterminazione, si formano in maniera integrata influenzati da diversi fattori, in ogni fase dello sviluppo, generando un proprio e specifico Umwelt, un peculiare universo con singolarità percettive e cognitive<sup>76</sup>. Più alta è dunque la collocazione dell'individuo nelle linee di discendenza filogenetica, più complesso sarà il

---

<sup>76</sup> Secondo il biologo tedesco, pioniere etologo ed ecologo Jacob Von Uexküll, il mondo esterno agli organismi di una specie non è formato da un'unica entità oggettiva riconosciuta tale e nello stesso modo da tutti gli esseri viventi, ma consiste invece in una realtà conosciuta da ciascuna specie secondo la modalità che le è propria e che, prima di tutto, è funzione della percezione sensoriale che ne hanno gli organismi di quella specie. Tale conoscenza è funzione cioè dell'azione di filtro selettivo svolta dai recettori sensoriali.

patrimonio ereditario e più incisivo sarà il contributo dell'esperienza nello sviluppo delle sue risorse cognitive e comportamentali e delle diverse funzioni percettive, mnestiche e logiche, conducendo ad esiti di sviluppo differenti per ogni individuo della stessa specie.

Pertanto se anche non si possa pretendere di trovare un modello di sviluppo del comportamento che valga per tutte le specie e un'analisi di questo tipo debba necessariamente essere in grado di descrivere modalità differenti di influenze sul comportamento sviluppato, si può dire che in tutte le specie animali tra innato e acquisito esista un processo di dimensionamento tale per cui esiste un rapporto di potenza.

L'imprinting, fenomeno che per eccellenza sintetizza in sé la *stretta alleanza tra geni e ambiente* (Ridley, 2005) è presente solo in specie che manifestano pattern comportamentali ecologicamente, interattivamente più complessi. Le sue peculiari caratteristiche di occorrenza, fasi sensibili e persistenza del comportamento appreso, lasciano presupporre, oltre a questo rapporto storico-dimensionale tra innato e acquisito, anche un altro aspetto fondamentale riguardo l'ontogenesi dei comportamenti istintivi e specie-specifici: negli animali come uccelli, nei mammiferi e nell'uomo, le fasi sensibili comportano processi d'interazione tra geni e ambiente altamente critiche e vincolanti. Il vincolo qui è inteso come percorso preferenziale nell'ontogenesi dell'individuo, che convoglia in un esito di sviluppo più o meno prestabilito la presenza relativamente determinante di fattori di diverso livello, genetico, epigenetico, ambientale, etc.

L'imprinting può essere definito come un vincolo epigenetico in quanto ci permette di comprendere che lo sviluppo presuppone l'uso di predisposizioni genetiche più o meno comuni attivate in maniera differenziale da segnali ambientali piuttosto invariati, generando effetti comportamentali stabili e specie-specifici, come l'attaccamento parentale o le preferenze nell'accoppiamento, che si configurano come cardini della relativa plasticità comportamentale. Detto in altre parole sembra esistere un programma di sviluppo su base genetica che spesso fornisce regole generali, ma in tale plasticità la presenza di fasi sensibili, attraverso l'interazione tra geni e ambiente genera configurazioni oltremodo vincolanti, limitando le fluttuazioni e la variabilità per garantire la sopravvivenza e la conservazione delle specie.

Un quadro di questo tipo può essere ben rappresentato proponendo l'immagine di un vincolo che limita il processo di dimensionamento all'interno del complesso di auto-eco-organizzazioni compenetranti: detto in parole povere se l'organismo, concepito qui come auto-organizzazione, riceve un'impronta da parte dell'ambiente che configura il suo comportamento sociale, allo stesso tempo l'ambiente, l'eco-organizzazione, risente degli effetti di tale comportamento; ad esempio l'imprinting

del pulcino sulla madre determina il suo attaccamento ad essa e successivamente le sue scelte sessuali, relazioni fondamentali e costruttive della nicchia di tali animali.

La disamina storico-epistemologica sull'imprinting ci porta a modificare quindi anche la concezione stessa di ambiente: la Sintesi Moderna è in gran parte una teoria riguardo la competizione tra adulti per il successo riproduttivo e riguardo il cambiamento delle frequenze alleliche all'interno di una specie, in cui l'ambiente è più una sorta di scenografia o forse di Giardino dell'Eden<sup>77</sup> dal quale si può uscire vittoriosi (e dunque con un sufficiente numero di corteggiamenti/accoppiamenti coronati da successo per trasmettere il numero maggiore di geni possibile) o perdenti (inadatti e privi o scarsi di prole). L'ambiente neodarwiniano è uno scenario che, certo, presenta caratteristiche e proprietà, climi, altri esseri viventi e risorse più o meno opportuni allo sviluppo, ma che manca di fornire la risorsa della variazione, una buona fetta della biodiversità esistente e di essere inoltre esso stesso trasformato. La visione tendenzialmente riduzionista del neodarwinismo non si è espressa solo attraverso il determinismo genetico e l'idea che l'individuo fosse alla mercé delle regole di funzionamento dei geni, ma anche appunto attraverso una concezione dell'ambiente come mondo esterno, ugualmente dotato di proprie leggi, con il quale noi in quanto individui ci confrontiamo, ma che non influenziamo. Ora, possiamo pertanto guardare a una teoria della formazione dell'organismo e del suo possibile cambiamento all'interno di una teoria dei processi di sviluppo che dia opportuno ruolo all'ambiente, in cui la condotta degli organismi stessi emerga come fenomeno altamente critico: proprio come non c'è alcun organismo senza un ambiente, non c'è alcun ambiente senza un organismo ed essi si costruiscono vicendevolmente attraverso una dialettica tra vincoli e possibilità di cui il comportamento ne è sia l'esito, sia la sua condizione di possibilità, così l'adattamento emerge dall'interazioni delle parti di quel complesso durante il suo sviluppo e la sua evoluzione.

---

<sup>77</sup> Nella mitologia cristiana e anche sumera il Giardino dell'Eden è quella zona, generalmente in pianura, dove Dio creò tutti gli esseri viventi e per ultimo l'uomo. Utilizzo questa metafora per rimarcare il fatto che l'ambiente neodarwiniano è simile ad un giardino nel quale gli esseri viventi sono creati da forze piuttosto indipendenti da quelle presenti nell'ambiente in cui essi vivono, nel caso della teologia cristiana da Dio, mentre nel caso dell'evoluzione neodarwinista dalla selezione naturale, che più che una forza costruttiva, è "vaghiativa".

## BIBLIOGRAFIA

- BATESON P.P.G., (1966) *The characteristics and context of imprinting*. Biol. Rev. 41, 177-220.
- (1979) *How do sensitive periods arise and what are they for?* Anim. Behav. 27, 470-486.
- (1990) *Is imprinting such a special case?* Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, 329, 125-131.
- (1991) *Are there principles in behavioural development?* In: Bateson, P.P. G. (Ed.), *The development and integration of behaviour*. Cambridge University.
- (2000). *What must be know in order to understand imprinting?* In C. Heyes and L. Huber L., eds. *The Evolution of Cognition*, pp. 85-102. Cambridge, Mass: The MIT Press.
- BISHOF H-J., *Environmental influences on early development: a comparison of imprinting and cortical plasticity* in BATESON P.P.G., KLOPFER P.H.. *Mechanisms in Perspectives in ethology*, (c1985), New York ; London : Plenum press.
- BATESON P.P.G. et TEN CATE C., (1988) *Sexual selection: the evolution of conspicuous characteristics in birds by means of imprinting*. Evolution, 42(6), 1355-1358.
- BOLHUIS, J. J. et HONEY, R. C., (1998) *Imprinting, learning, and development: from behaviour to brain and back*. Trends in Neurosciences, 21, 306–311.
- BUIATTI, M., (2008) *Oltre la Sintesi Moderna: la soluzione delle antinomie della Biologia del Ventesimo Secolo*, Humana.Mente. N° 6.
- CANGUILLHEM G. et al. (c2006), *Dallo sviluppo all'evoluzione nel 19. secolo*. (ed e trad Enrico Castelli Gattinara; introd. Elena Gagliasso Luoni; postfaz. Michele Cammelli). Milano : Mimesis.
- CELLUCCI, C., (2008) *Perchè ancora la filosofia*, Roma: Biblioteca di cultura moderna, Editori Laterza.
- CERUTI M., (1989) *La danza che crea: evoluzione e cognizione nell'epistemologia genetica*, (pref. Francisco Varela), Milano : Feltrinelli.
- CONTINENZA, B., CORDESCHI, R., GAGLIASSO, E., LUDOVICO, A., (1984) *Evoluzione e modelli : il concetto di adattamento nelle teorie dei sistemi biologici, culturali e artificiali*; (Pref. di Vittorio Somenzi) Roma : Editori riuniti.
- CONTINENZA, B., GAGLIASSO LUONI, E. (1966) *Giochi aperti in biologia : una riflessione critica su adattamento, struttura, specie*, Milano : F. Angeli.
- CONTINENZA B., SOMENZI V., (1979), *L'etologia*, Loescher, Torino.
- CORBELLINI, G., (1997) *Le grammatiche del vivente, storia della biologia molecolare*, (Pref.

Alberto Mantovani), Laterza, Roma.

CRONIN, H. (1991). *The ant and the peacock: Altruism and sexual selection from Darwin to today*. Cambridge: Cambridge University Press.

CROGNIER E., (2005) *Culture universals and gene*, Human evolution, Vol. 20 - n.1, 1-18. DE

CRESCENZO, G., (1975) *L'etologia e l'uomo*, - Firenze : La nuova Italia.

DOBZHANSKY, T., (c1937) *Genetics and the origin of species*, New York : Columbia University Press.

- (1969) *Le domande supreme della biologia* - Bari : De Donato, (Trad. di Enrica Cambieri).

- (1965) *L'evoluzione della specie umana* - (Trad di Luciana Pecchioli) - Torino, G. Einaudi.

DUCHESNEAU F., (2005) *Epigenetics and integrative models of development*, Montreal. EIBL-

EIBESFELDT, I., (1976) *I fondamenti dell'etologia : il comportamento degli animali e dell'uomo*, Milano : Adelphi.

FABRICIUS E. (1951b) *Some experiments on imprinting phenomena in ducks*, Proc. Xth Int. Orn. Cong, 375-379.

FOX KELLER E., (2001) *Il secolo del gene*. (Trad. Sylvie Coyaud) Milano : Garzanti.

GAGLIASSO LUONI E. (2001) *Verso un'epistemologia di un mondo vivente, evoluzione e biodiversità tra legge e narrazione*, (pref. Marcello Buiatti) Milano, Guerini Studio. GILBERT, S.,

EPEL, D., (2008) *Ecological Developmental Biology: Integrating Epigenetics, Medicine, and Evolution*.

GOTTLIEB, G. (1961) *Developmental age as a baseline for determination of the critical period in imprinting*. J Comp Physiol Psychol 54: 422-427. - (1961) *The following-response and imprinting in wild and domestic ducklings of the same species*. (Anas platyrhynchos). Behaviour, 18, 205-28.

GOULD S.J., (2003) *La struttura della teoria dell'evoluzione*, (ed. it. Telmo Pievani, trad. Giorgio Arduino) Torino : Codice.

GOULD S.J, LEWONTIN R.C., (1979) *The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: a Critique of the Adaptationist Program*, Proc. R. Soc. Lond: B 205, 581-598.

GRAY P.H., (1961) *The releasers of imprinting: differential reactions to color as a function of maturation*, Journal of Comparative and Physiological Psychology, Vol.54, No. 5, 597-601.

GRIZMEK, B., (c1977) *Grzimek's encyclopedia of ethology*; (Edito da Klaus Immelmann. and George M. Narita.) New York : van Nostrand reinhold C.

NISBET, A., (1976) *Konrad Lorenz*, Dent, London.

- HARVEY R. J. Et al., (1998) *Expression of the GABA(A) receptor gamma 4-subunit gene: anatomical distribution of the corresponding mRNA in the domestic chick forebrain and the effect of imprinting training*. Institut für Zellbiochemie und klinische Neurobiologie, Universitäts-Krankenhaus Eppendorf, Universität Hamburg, Germany.
- HEBB, D. O., (1949) *The Organization of Behavior*. Wiley, New York.
- HESS, E.H., (1958) *Imprinting in animals*.
- HESS, E.H and RAMSEY A.O. (1954) *The critical age for imprinting in Mallard Condor*.
- HORN G. (1981) *Neural mechanisms of learning: An analysis of imprinting in the domestic chick*. Proc. R. Soc. Lond. 213: 101-137.
- HORN G., ROSE S., BATESON P.P.G (1973) Experience and plasticity in the central nervous system. Science 181:506-514.
- HUBEL D.H., WIESEL T.N (1962) *Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex*. J. Physiol. (Lond.) 160: 106-154.
- HUEY, R.B et al., (2003) *Behavioral Drive versus Behavioral Inertia in Evolution: A Null Model Approach*, The American Naturalist, vol. 161, no. 3.
- HUXLEY, J., (1963) *Evolution : the modern synthesis - 2. ed.* - London : G. Allen & Unwin.
- IMMELMANN, K., (1965) *Australian finches in bush and aviary*. Sydney: Angus & Robertson.
- (1988) *Introduzione all'etologia*, Torino : Bollati Boringhieri.
  - (1966) *Zur Irreversibilität der Prägung*, - (1969). *Über den Einfluss frühkindlicher Erfahrungen auf die geschlechtliche Objektfixierung bei Estrildiden*. Z. Tierpsychol. 26, 677-691.
- JABLONKA, E., LAMB M., (2006) *Evoluzione in quattro dimensioni*, (Trad. di Nicoletta Colombi, Pref. Di Marcello Buiatti) Torino: Utet Librerie, Frontiere.
- JAYNES J., (1955) *Imprinting: the interaction of learned and innate behaviour in the critical period*, Yale University.
- KLINGHAMMER, E. and HESS, E.H., (1964) *Imprinting in an altricial bird: the blond ring dove (streptopelia risoria)*, Science, Oct 9;146:265-6.
- KLOPFER P.H. et HAILMAN J.P (1964b) *Perceptual preferences and imprinting in chicks.*, Science, 145, 1333-4.
- KOVACH J.K. (1964) *Effects of autonomic drugs on imprinting*.
- KRIPKE S., (1999) *Nome e necessità*, Bollati Boringhieri, Torino.
- LAMARCK, J.B., (1979) *Filosofia zoologica*, (Intr, trad e commento di Giulio Barsanti) Firenze : La



Nuova Italia.

LESTER, B.M. et al., (2011) *Behavioural epigenetics*, Ann.N.Y. Acad. Sci. New York.

LEWONTIN R.C., (1993) *Biologia come ideologia: la dottrina del DNA*, Torino : Bollati Boringhieri.

LEWONTIN R.C., (1998) *Gene, organismo e ambiente : i rapporti causa-effetto in biologia* (Trad. Bruno Tortorella) Roma : Laterza.

LORENZ K. (1937) *The companion in the bird's world*, Auk, 54: 245-273.

- (1971) *Evoluzione e modificazione del comportamento*, prefazione di Mario Zanforlin, (Trad. di Sandro Stratta e Riccardo Valla) Torino : P. Boringhieri.

- *L'etologia : fondamenti e metodi* – (1980) Torino : Bollati Boringhieri.

MAINARDI D., (1992) *Dizionario di etologia*, Giulio Einaudi Editore s.p.a. Torino.

MANNING H., DAWKINS S., (2003) *Il comportamento animale* (Trad. Blum I.c.) Bollati Boringhieri, Torino.

MARCHESINI R., *Intelligenze plurime*, Alberto Perdisa Editore, 2008.

MATURANA H.R., FRANCISCO J.V., (1985) *Autopoiesi e cognizione: la realizzazione del vivente*, (Pref. Giorgio De Michelis. Trad. Alessandra Stragapede) Venezia : Marsilio.

MAYR E., (1990) *Storia del pensiero biologico*, Bollati Boringhieri, Torino.

MORGAN H.D. et al., (2005) *Epigenetic reprogramming in mammals*, Human Molecular genetics, Vol. 14, Review Issue 1, R47-R58.

PAYNE R., et al., (2000) *Imprinting and the origin of parasite–host species associations in brood-parasitic indigobirds, *Vidua chalybeata**, Animal Behavior, Vol.59, Issue 1, January, 69-81.

PIEVANI, T., (2005) *Introduzione alla filosofia della biologia*, Biblioteca di Cultura Moderna, Laterza.

PINEL, J.P. (2007) *Psicobiologia*, (Trad. Di Pellegrino G., Farnè A., Spinoglio C.) Il mulino Robin Worters, A. D. B. Clarke) Oxford : Pergamon Press.

PIGLIUCCI M., (2007) *Do we need an extended evolutionary synthesis?* DOI: 10.1111/j.1558-5646.2007.00246.x.

SALZEN E.A (1962) *Imprinting and fear*, Symp. Zool. Soc. London. 8, 199-217.

SOLOKOV E.N., *Perception and conditioned reflex*, (Trad di Stefan W. Waydenfeld; Editori Scientifici)

SCHNEIRLA T.C., (1959) *An evolutionary and developmental theory of biphasic processes underlying approach and withdrawal*. In M.R. Jones (ed.), *Nebraska symposium on motivation*, 1-42.

Lincoln : University Nebraska Press.

- (1965) *Aspects of stimulation and organization in approach/withdrawal processes underlying vertebrate behavioural development*. In D.S. Lehrman, R.A. Hinde & E. Shaw.(eds.) *Advances in the study of behavior*, New York : Acad. Press, 1-74.
- SMITH F.V. (1962) *Perceptual aspect of imprinting*, Symp. Zool. Soc. Lond. 8, 171-91.
- SPALDING, D. A. (1872). *On instinct*. Nature, 6, 485-486.
- RIDLEY M., (2005) *Il gene agile*, Adelphi, Biblioteca scientifica.
- THORPE W.H (1956) *Learning and instinct in animals*, London : Methuen and Co.
- (1958) *The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the Chaffinch *Fringilla coelebs**. Ibis, Vol 100, 535-57.
- TODD, P.M., MILLER, G.F., (1993) *Parental Guidance Suggested: How Parental Imprinting Evolves Through Sexual Selection as an Adaptive Learning Mechanism*, *Adaptative Behaviour*, June 2: 5-47.
- WADDINGTON C.H., (1979) *Evoluzione di un evoluzionista*, a cura di Franco Voltaggio.
- WEAVER, I.C. et al. (2004) *Epigenetic programming by maternal behavior*. Nat. Neurosci. 7, 847–854.
- WEISMANN, A., (1891) *On Heredity*. Claredon Press, Oxford.
- WEST-EBERHARD M.J., (2003) *Developmental plasticity and evolution*, Oxford University Press, New York.
- WIESEL T.N., HUBEL D.H. (1965) *Comparison of the effects of unilateral and bilateral eye closure on cortical unit responses in kittens*. J Neurophysiol. 28: 1029-1040.
- WIMSATT, W.C., (1985) *Developmental constraints, generative entrenchment, and innate-acquired distinction*, in W. Bechtel, ed., (1986) *Integrating Scientific Disciplines*, Dordrecht: Martinus Nijhoff, pp. 185-208, Copyright.