

# **L'autonomia della biologia**

## **secondo Ernst Mayr e Mario Ageno**

di Clara Frontali

[clara.frontali@inwind.it](mailto:clara.frontali@inwind.it)

### **Introduzione**

Sulla questione della riducibilità o meno della biologia alla fisica (al suo sistema di concetti ed alle leggi che ne risultano) sono stati spesi fiumi di inchiostro, tanto che darne un quadro sia pur riassuntivo esula dalle dimensioni di un articolo. Anche se può apparire datata, la questione – lungi dall'essere risolta – riemerge di quando in quando. Posizioni radicalmente riduzioniste, viste anche come unica alternativa ad un inaccettabile vitalismo, vengono ancora oggi sostenute da fisici autorevoli [1], mentre le crescenti potenzialità di calcolo hanno alimentato la speranza in modellizzazioni e teorie predittive in campo biologico (vedasi ad esempio referenza 2). In tempi recenti l'applicazione dei metodi della meccanica statistica a comportamenti collettivi di insiemi di organismi viventi, come stormi di uccelli o sciame di insetti [3,4], ha fatto seguito ad un approccio innovativo [5] che – rinunciando esplicitamente alla possibilità di predizioni 'ab initio' – si propone di identificare classi di comportamenti, suscettibili di predizioni probabilistiche, che possono accomunare il mondo della biologia a quello della fisica.

Vorrei qui ripercorrere il contributo di due Autori le cui trattazioni sull'autonomia della biologia – tuttora valide – possono essere utilmente accostate in un quadro che riconosce la presenza di due dimensioni indipendenti nell'insieme di discipline comunemente raggruppate sotto il nome di biologia, e la non riducibilità alla fisica della dimensione 'storica'. (Nelle considerazioni che derivano dalla sovrapposizione delle visioni dei due Autori eviterò di proposito l'uso del termine 'complessità', termine che ha implicazioni diverse nelle due dimensioni).

### **Ageno e le 'aree di indifferenza'**

L'esigenza di una integrazione tra campi diversi del sapere scientifico in un unico quadro concettuale fu lo stimolo che portò il fisico Mario Ageno (1915-1992) a dedicarsi alla biofisica, non solo che con attività sperimentali, ma soprattutto con un approccio speculativo che traccia la via per uscire dalle ristrettezze dell'annosa diatriba tra vitalismo e riduzionismo. E' quest'ultimo approccio che vorrei tentare di delineare, rifacendomi ai testi in cui è esposto estesamente [6-8] ed avvalendomi anche, in un caso, di un testo riassuntivo inedito.

Il discorso prende le mosse da una valutazione dell'elevatissimo numero di cambiamenti biologicamente significativi che possono avvenire nella molecola di DNA che costituisce il patrimonio genetico di un organismo senza che le proprietà fisiche della molecola ne risultino sostanzialmente alterate. Data la struttura combinatoria del genoma, osserva Ageno, tale numero

aumenta esponenzialmente all'aumentare delle dimensioni del genoma. Già per un batterio come *Escherichia coli* (il cui patrimonio genetico ammonta a  $4,6 \cdot 10^6$  coppie di basi, per un totale di circa 4000 geni), la stima – peraltro grossolana – fornita da Ageno conduce ad un numero strabiliante: ( $10^{1200}$ ). Ma, al di là di tale valutazione, vale la seguente affermazione generale [6, pag. 411]:

*‘Il numero dei genotipi diversi che si possono generare risulta [...] assolutamente sproporzionato rispetto al numero di esemplari che può essere presente in qualunque popolazione naturale.’*

E' su questa estrema varietà di entità biologicamente distinguibili ma fisicamente equivalenti che opera la selezione naturale. Le conseguenze che derivano da queste considerazioni sono assai rilevanti. Ecco come vengono presentate ne 'I punti cardinali' ([6], pagg. 217-219, sottolineature nel testo):

*‘Abbiamo appena visto che esistono situazioni oggettive completamente definite in cui non si ha un piccolo numero di possibili vie alternative, tutte aventi probabilità quantitativamente significative, ma si ha invece a che fare con un numero fantasticamente elevato di possibilità alternative, tutte reali ed immanenti, e tutte pressoché equivalenti dal punto di vista della probabilità. [...]*

*In un caso del genere il concetto stesso di probabilità perde senso. Supponiamo infatti che la teoria ci fornisca una probabilità dell'ordine di  $10^{-1200}$  per la comparsa di una determinata alternativa in una popolazione batterica. Se la popolazione comprende in totale, per esempio,  $10^{30}$  individui [...] a che cosa ci può servire mai quel dato? Non possiamo confermarlo sperimentalmente rilevando la frequenza con cui quell'alternativa effettivamente si presenta. E non possiamo neppure servirci di quel dato per fare una qualche previsione sul comportamento futuro del sistema che interessa. Al limite dunque, quando il numero delle alternative diventa fantasticamente elevato e tutte sono tra loro pressoché equivalenti, perdono senso le stesse leggi fondamentali su cui si basa, nel caso dei sistemi più semplici, il calcolo delle probabilità delle diverse vie evolutive. L'idea stessa di legge fisica entra in crisi<sup>1</sup> ... Al campo fenomenico in cui tutto ciò avviene appartiene in particolare il mondo della vita. [...]*

*Si prospetta così una possibile teoria generale in cui non ci sia più alcuna separazione o contrapposizione tra mondo fisico e mondo della vita. [...] Occorre subito osservare che, malgrado ogni possibile apparenza in contrario, non siamo affatto di fronte ad una*

---

<sup>1</sup> Questa conclusione è ribadita in [8], pag. 42: *‘Il concetto stesso di probabilità perde senso quale strumento capace di fornire indicazioni sul futuro comportamento del sistema. Il concetto stesso di legge fisica perde senso come strumento di determinazione univoca di probabilità evanescenti. Ciò che viene in luce è un aspetto del mondo della vita che non viola nessuna delle leggi della fisica e della chimica, ma che tali leggi non sono più in grado di dominare’*

*fisicalizzazione della biologia. Di fatto, ciò a cui portano le considerazioni precedenti è proprio il contrario: la fondazione, chiara e definitiva, dell'autonomia della biologia come scienza, nel momento stesso in cui si chiarisce il modo in cui il propriamente “biologico” emerge dal sottofondo chimico-fisico che realizza il macchinismo del vivente.*

Tutto ciò non impedisce la formulazione di teorie di tipo biologico: teorie che, anche se non sono predittive, riescono a organizzare un complesso di fatti particolari che spesso trovano una logica unicamente sulla base delle loro concatenazioni storiche. Per Ageno, alle origini di questa ‘storicità’ ci sono sempre scelte tra alternative fisicamente indifferenti. Ed è entro questa ‘indifferenza fisica’ che trova spazio il ‘biologico’ per svilupparsi.

La seconda tappa del cammino percorso da Ageno passa per una nuova definizione del vivente come appartenente alla grande categoria di quelli che chiama – con una particolare accezione del termine – ‘sistemi coerenti’. A differenza dai ‘sistemi legati’ (come un atomo, una molecola o una galassia), le cui parti sono tenute insieme da un’energia di legame, nei sistemi coerenti quest’ultima svolge un ruolo del tutto marginale, come ad esempio nel caso di un anello di fumo o di un ciclone. Ciò che li definisce, e li delimita nel tempo e nello spazio, è essenzialmente l’ordine, la ‘coerenza’ dei processi interni in cui sono coinvolte le subunità che lo costituiscono.

L’esistenza di un organismo vivente risulta dipendere criticamente dalle seguenti condizioni: un rigoroso ordine dei processi interni; una riserva interna di energia in forma pregiata (per la maggior parte dei viventi in forma chimica) che è ‘*il corrispettivo e la garanzia*’ di quell’ordine; riserva che viene continuamente erosa da processi dissipativi e ricostituita continuamente con apporto dall’esterno. Così, dopo aver affermato che ‘*I viventi altro non sono che sistemi chimici coerenti dotati di programma*’ (definizione che li distingue sia da sistemi coerenti meccanici, come le macchine costruite dall’uomo, sia da sistemi chimici auto-organizzati non dotati di programma come quelli trattati da Belusov e Zhabotinski ), Ageno passa ad importanti considerazioni, espone estesamente nei volumi citati [6-8], ma qui riprese per brevità dal testo (inedito) della conferenza da lui tenuta in occasione del 25° anniversario dalla fondazione della Società Italiana di Biofisica e Biologia Molecolare (Martina Franca, 12-14 Ottobre 1988).

*‘Passiamo ora ad osservare che più sistemi coerenti possono sempre, mediante uno scambio tra loro di segnali convenienti, realizzare una coerenza più vasta, mettendo tra loro in fase, per così dire, i processi interni di ciascun sistema con quelli di tutti gli altri. Si forma allora, quando questo avviene, un nuovo sistema coerente ad un livello gerarchicamente più elevato. Basta, a*

*questo scopo, che i sistemi componenti possano scambiarsi dei messaggi atti a regolare e accordare tra loro i relativi processi interni.*

*Si passa così ad esempio da organismi unicellulari a organismi pluricellulari, o da individui isolati a società organizzate. Si pensi ad esempio al complesso sistema di segnali che vige presso certe società di insetti, organizzate in caste in base ad una specializzazione morfologica e funzionale. Questo tipo di specializzazione cede progressivamente il passo lungo la via evolutiva ad una specializzazione comportamentale (ad esempio nelle società di mammiferi) mentre si moltiplicano e si perfezionano le tecniche per lo scambio dei segnali. [...]*

*Si va così formando un patrimonio sociale che viene trasmesso da una generazione alla successiva e che consiste in un particolare modo adattativo di conoscere, cioè di descrivere e interpretare, l'ambiente e la società stessa. Accanto all'evoluzione biologica fa la sua comparsa un nuovo processo evolutivo, per il quale si apre un nuovo spazio di indifferenza biologica, costituito da un numero praticamente illimitato di comportamenti diversi a priori possibili'*

Vorrei qui mettere l'accento sulla struttura a livelli gerarchici inclusivi delineata da Ageno, e soprattutto sulla visione secondo cui il passaggio da un livello al successivo si verifica quando – mediante uno scambio di 'segnali' (messaggi o interazioni) – più elementi di un livello 'mettono in fase' i propri processi interni generando comportamenti ordinati che definiscono gli elementi del livello superiore.

La moderna 'biologia sintetica' ha recentemente registrato successi nel determinare (cioè progettare e realizzare) comportamenti collettivi in popolazioni batteriche tramite l'accoppiamento in controreazione di segnali di attivazione/disattivazione della trascrizione genica (cfr. ad esempio [9]). Ma la selezione naturale opera su di un vastissimo spettro di possibilità (ciascuna a 'probabilità evanescente') così che il tipo e l'organizzazione dei particolari segnali che verranno storicamente ad instaurarsi non sono deducibili da regole pre-determinate al livello precedente: quest'ultimo resta indifferente rispetto alle scelte comportamentali che avranno successo, e che a loro volta condizioneranno scelte successive. Si realizza così ad ogni passaggio un progressivo affrancamento dal determinismo fisico-chimico prima, biologico (genetico<sup>2</sup>) poi.

---

<sup>2</sup> Un esempio di affrancamento dal determinismo genetico è offerto [10] dalle specie di api eu-sociali, che formano colonie di diverse migliaia di individui capaci di sofisticate modalità di comunicazione, e caratterizzate da specializzazione morfologica a seconda dei ruoli svolti nella divisione del lavoro. Specie eu-sociali si sono evolute indipendentemente almeno due volte a partire da antenati solitari, e sono dotate – rispetto a specie di api che vivono in piccole colonie o come individui singoli – di una maggior flessibilità nella regolazione dell'espressione genica.

## Le due biologie di Ernst Mayr

Nel corso della sua lunga vita, il biologo naturalista Ernst Mayr (1904-2004) si è a più riprese dedicato ad analizzare le basi teoriche della biologia. Nel suo ultimo libro (il 25° da lui pubblicato) “What makes biology unique. Considerations on the autonomy of a scientific discipline” [11] le posizioni da lui assunte nel tempo, ‘maturate’ e talvolta riviste, vengono esposte in modo completo (non senza spunti polemici). Tra i molti suoi contributi alla filosofia della biologia, mi soffermo qui sulle sue considerazioni volte a dimostrarne l’autonomia dalla fisica.

Partendo da una distinzione tra ‘scienze naturali’ e ‘scienze storiche’ (sono ‘storiche’ scienze umanistiche, come linguistica, filologia o antropologia, ma anche la geologia e la cosmologia), ovvero tra insiemi disciplinari che differiscono sia per il quadro concettuale che per l’approccio metodologico, Mayr riconosce l’esistenza di due campi fondamentalmente diversi entro il perimetro della disciplina comunemente indicata come biologia: il campo della ‘biologia funzionale’ e quello della ‘biologia evolutiva’: il primo (lo studio dei processi fisiologici) ricadente nel dominio delle scienze naturali come la chimica o la fisica; più affine alle scienze storiche il secondo.

*‘La biologia si compone in realtà di due settori alquanto diversi: la biologia meccanicista (o funzionale) e la biologia storica. La biologia funzionale si occupa degli aspetti fisiologici delle attività espletate dagli organismi viventi, in particolar modo di tutti i processi cellulari, inclusi quelli del genoma. Si tratta di processi funzionali che, in definitiva, si possono spiegare in termini puramente meccanicistici con la chimica e la fisica.*

*L’altro settore è la cosiddetta biologia storica. Non è necessario possedere nozioni di storia per spiegare un processo puramente funzionale; invece la conoscenza storica è indispensabile per spiegare tutti gli aspetti del mondo vivente che coinvolgono la dimensione del tempo storico: in altre parole, come oggi sappiamo, tutto ciò che ha a che fare con l’evoluzione. Questa è appunto la biologia evolutiva’* [11, pp.24-25]

Il campo della biologia funzionale è considerato da Mayr ‘meccanicistico’ in quanto – come avviene nel campo della chimica e della fisica – i comportamenti di insieme che si svolgono in un sistema biologico (cellula, organismo, insieme di organismi sociali...), e ne permettono le funzioni, possono essere interpretati in base alla conoscenza delle proprietà delle unità costituenti il sistema nonché delle interazioni che possono aver luogo tra tali unità (*‘...le interazioni tra le componenti devono essere prese in considerazione alla stessa stregua delle proprietà delle componenti isolate’*, [11, p. 36]).

Ciò implica – osserva Mayr – una ‘classificazione non ambigua’, sia delle unità costituenti che del tipo di interazioni, classificazione che necessariamente trascuri variazioni inessenziali. I membri di ogni classe vengono quindi considerati identici, costanti e chiaramente separati dai membri di ogni altra classe. Questa riduzione ad ‘essenze’ delimitate e fisse (‘essenzialismo’) caratterizza, secondo Mayr, l’approccio metodologico delle scienze naturali.

*‘Fin dai tempi dei Pitagorici e di Platone, per spiegare l’eterogeneità del mondo vivente si ricorreva a un concetto tradizionale che postulava l’esistenza di un ridotto numero di generi naturali, eide, o essenze, nettamente distinti e immutabili. Questa corrente di pensiero fu chiamata tipologia o essenzialismo. La varietà apparentemente infinita di fenomeni, si diceva, era composta in realtà da un numero limitato di specie naturali (‘essenze’ o ‘tipi’), ciascuna delle quali formava una classe. I membri di ogni classe, inoltre erano ritenuti identici tra loro, immutabili e nettamente distinti dai membri di ogni altra classe. La variazione, perciò, era ritenuta inessenziale e accidentale’ [11, p.27]*

Questo modo di pensare per ‘tipi’ – continua Mayr – non è però applicabile alla biologia evolutiva, che trova proprio nella variabilità tra individui (e di generazione in generazione) la ricchezza di alternative su cui opera la selezione naturale. E’ questa una caratteristica propria del mondo vivente tale da richiedere un approccio nuovo ed autonomo.

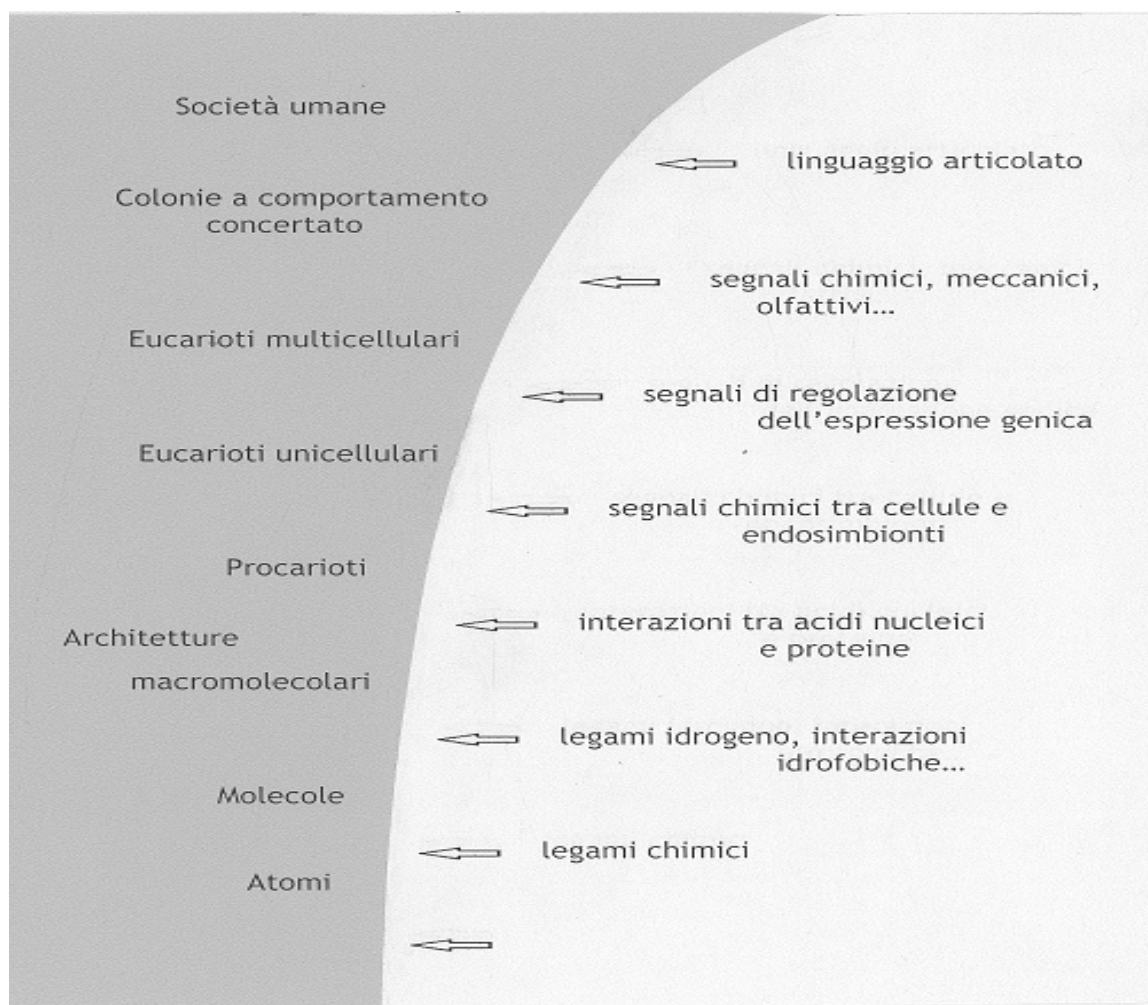
*‘L’idea che il mondo del vivente sia un insieme di popolazioni senza posa variabili, che sfumano l’una nell’altra da una generazione a quella successiva, dà luogo a una visione del mondo completamente diversa da quella propria dei tipologi’ [11, p.31]*

Secondo Mayr, non c’è da meravigliarsi, dunque, se nella biologia evolutiva – a causa del ruolo svolto dal caso e del carattere di unicità che caratterizza molti dei fenomeni in essa considerati – si possono formulare teorie non basate su leggi, ma piuttosto sull’introduzione di concetti quali selezione naturale, filogenesi, eterozigosi, *imprinting*, dominanza, per fare solo pochi esempi.

Un secondo aspetto della biologia che non trova corrispondenza nel mondo inanimato, ma che riguarda tanto il campo della biologia funzionale quanto quello della biologia evolutiva, è la presenza di un programma contenente ‘un’informazione codificata e preorganizzata che controlla un processo (o comportamento’ [11, p.56]. Ciò introduce quello che Mayr chiama ‘la duplice causalità’, che costituisce ‘una linea di demarcazione netta tra il mondo inanimato e quello vivente’ [11, p.92], dato che i processi che si svolgono in ogni organismo vivente ubbidiscono sia alle leggi della chimica e della fisica, sia ad un programma genetico che si è formato storicamente.

## Due visioni che si completano a vicenda

Dovrebbe a questo punto risultare chiaro ciò che accomuna i due pensatori. In un tentativo di renderlo più esplicito provo a proporre – applicando un po' grossolanamente quanto suggerito da Ageno – una rappresentazione grafica semplificata, puramente indicativa. Essa infatti andrebbe arricchita infittendo i livelli (rappresentati nel grafico come piani orizzontali), ad esempio esplicitando la comparsa di molecole auto-replicanti, oppure l'avvento della sessualità. Né sono indicati tratti verticali che indichino i passaggi da un livello all'altro. Si noti che da uno stesso piano potranno diramarsi più assi verticali – sempre più numerosi man mano che si sale di livello – a seconda del tipo di segnali (motori, come nel caso della danza delle api, piuttosto che olfattivi, chemiotattici, o altro) che potranno instaurare nuovi insiemi coordinati.



Nota: con 'Architetture macromolecolari' è qui indicata una categoria che va dai lipopolisaccaridi e dalle macromolecole informative a strutture quali membrane, vescicole, capsidi ecc.

Come già osservato, ad ogni passaggio si ha un aumento della flessibilità comportamentale – rappresentata qualitativamente nello schema dall'estensione della zona grigia – mentre si riduce la nostra possibilità di predizione, sia deterministica che probabilistica.

A partire da che punto, procedendo verso l'alto, si passa dal mondo fisico-chimico al 'propriamente biologico'? Con tutta evidenza non si tratta di una separazione netta, ma piuttosto di uno sfumare dell'uno nell'altro con l'aumentare del numero delle scelte che lasciano indifferente il livello precedente<sup>3</sup>. Cominceremo a parlare di evoluzione (includendovi l'evoluzione prebiotica) da quando questo numero diviene molto elevato rispetto al numero degli elementi coinvolti.

Occorre chiarire subito che la rappresentazione proposta non ha niente a che fare con la visione teleologica che – assumendo una direzionalità nell'evoluzione – pone la specie umana a coronamento del mondo vivente. Notiamo incidentalmente che diversi passaggi (ad es. da procariote a eucariote, da organismo unicellulare a organismo pluricellulare, da individuo isolato a società di individui) coincidono con alcune di quelle che Maynard-Smith e Szatamary [12] hanno definito 'grandi transizioni'. Ora, è pur vero che tali transizioni sono avvenute in tempi successivi (né evidentemente avrebbero potuto avvenire in un diverso ordine), ma va riaffermato che esse non sono passi obbligati dell'evoluzione: i batteri attuali ne hanno fatto a meno e – avendo percorso un tempo evolutivo (misurato in numero di generazioni) enormemente più lungo di quello percorso ad esempio dai mammiferi – si presentano oggi con un macchinismo biochimico estremamente sofisticato e perfezionato. Il loro successo evolutivo li ha portati a costituire più del 50% di tutta la materia vivente sul nostro pianeta. Del resto, esempi di transizioni verso il basso, con perdita di funzioni, si trovano frequentemente in organismi divenuti parassiti obbligati.

Quello che voglio sottolineare è come le due dimensioni, orizzontale e verticale, del grafico proposto corrispondano bene alle 'due biologie' di Mayr: la biologia funzionale si sviluppa in orizzontale, quando ad un determinato livello sia possibile un approccio 'tipologico' (non applicabile, ricordiamo, alla biologia evolutiva), cioè sia possibile ragionare per classi distinte, trascurando variazioni inessenziali all'interno di ogni classe – e ciò sia per quanto riguarda le unità che le interazioni o segnali che esse si scambiano. Divengono allora possibili modellizzazioni che, tuttavia, non necessariamente si rifanno ai concetti della fisica: vi sono casi in cui ciò avviene, come ad esempio nel caso di 'pattern' (quali striature e macchie pigmentate di manti felini o di ali di farfalla) generati da dinamiche di reazione/diffusione trattabili anche con simulazioni al computer, ed altri in cui previsioni

---

<sup>3</sup> A livello di struttura atomica, anche per un atomo di Carbonio asimmetrico è indifferente se l'attività ottica della molecola in cui è inserito è destrorotatoria o levorotatoria, ma le scelte possibili sono solo due. A parità di struttura molecolare, le permutazioni nell'ordine dei nucleotidi lungo una molecola di acido nucleico sono, viceversa, in numero esorbitante.



statistiche quantitativamente verificabili sono invece basate su concetti propri della biologia (come i concetti di eterozigosi/omozigosi e di dominanza/recessività nel caso dell'eredità mendeliana). In questa seconda fattispecie si può ottenere una riduzione ad un livello inferiore, ma senza arrivare ai livelli chimico-fisici.

Prendendo in esame come esempio il caso della fotosintesi dobbiamo riconoscere che, mentre è possibile interpretare la funzione clorofilliana a livello quantico, quello che non possiamo fare è dimostrare che la via che ha condotto alla comparsa dei (diversi) sistemi fotosintetici attuali fosse l'unica possibile, già implicita e pre-determinata ai livelli precedenti.

La biologia evolutiva, che si sviluppa lungo l'asse verticale del grafico, sfugge infatti ad ogni possibilità di riduzione e di previsione in quanto dettata da contingenza. Con questo termine intendo sia la dipendenza da una particolare combinazione di eventi precedenti (che possono essersi storicamente accumulati nel genoma anche senza immediate conseguenze fenotipiche che aumentino la 'fitness'[13]), sia – e principalmente – quello sfumare del concetto di probabilità che (come chiaramente espresso da Ageno) si verifica quando la limitata numerosità delle popolazioni di organismi viventi impedisce loro di esplorare tutta la grandissima varietà di possibili vie evolutive che si aprono ad ogni livello nella sostanziale indifferenza degli elementi del livello precedente.

---

## Bibliografia

- 1) S. Weinberg, *'To explain the world: the discovery of modern science'*. Harper, New York, 2015, pp. 267-268.
- 2) G. Ciccotti, *'Il computer, macchina dei sogni della Fisica Teorica'* [http://fiscamente.net/SCI\\_SOC/index-1086.htm](http://fiscamente.net/SCI_SOC/index-1086.htm)
- 3) A. Attanasi, A. Cavagna, L. Del Castello, I. Giardina *et al.* *'Information transfer and behavioural inertia in starling flocks'*, Nature Phys. **10**, 691-696 (2014)
- 4) Id. *'Collective behavior without collective order in wild swarms of midges'*, Phys. Rev. Letters, **113**, 238102, 2014.
- 5) G. Parisi, *'Fisica e biologia'*, [http://fiscamente.net/SCI\\_FIL/index-1907.htm](http://fiscamente.net/SCI_FIL/index-1907.htm) ; *'Complexity in Biology: the Point of View of a Physicist'*, <http://arxiv.org/pdf/cond-mat/9412018.pdf>
- 6) M. Ageno, *'Le radici della biologia'*, Feltrinelli, Milano, 1986
- 7) M. Ageno, *'I punti cardinali: dal mondo della fisica al mondo della vita'*, Milano, Sperling e Kupfer, 1992
- 8) M. Ageno, *'Che cos'è la vita: in occasione del cinquantesimo anniversario di 'What is life' di Erwin Schrödinger'*. Roma, Lombardo, 1994
- 9) Y. Chen *et al.*, *'Emergent genetic oscillations in a synthetic microbial consortium'*, Science **349**, 986-989.

- 10) K. M. Kapheim *et al.*, ‘*Genomic signature of evolutionary transitions from solitary to group living*’, *Science*, **348**, 1139-1143, 2015
- 11) E. Mayr, ‘*L’unicità della biologia. Sull’autonomia di una disciplina scientifica*’, Raffaello Cortina Editore, Milano, 2005. Titolo originale: ‘*What makes biology unique. Considerations on the autonomy of a scientific discipline*’, 2004
- 12) J. Maynard-Smith, E. Szatamary, ‘*The Major Transitions in Evolution*’, Oxford Univ. Press, Oxford, U.K. (1995)
- 13) Z. D. Blount, C. Z. Borland, R. E. Lenski ‘*Historical contingency and the evolution of a key innovation in an experimental population of Escherichia coli*’, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **105**, 7899-7906, 2008.