



# FILOSOFIA DEL LINGUAGGIO: prospettive di ricerca

Numero Quarto – Febbraio 2008

**Daniele Romano**

daniele-romano@email.it

**Si può parlare di linguaggio del biologico?**

<http://www.humana-mente.it>

## SI PUÒ PARLARE DI LINGUAGGIO DEL BIOLOGICO?

DANIELE ROMANO

La diversa matrice sperimentale e teorica dei vari livelli di analisi della biologia crea, talvolta, degli iati esplicativi. La genetica molecolare, in particolare, è una scienza largamente autonoma con un raggio di applicazione ristretto, ma i suoi risultati sono fondanti per ogni analisi di livello superiore. In questo passaggio, le *modalità* di riferirsi al gene, ma anche di intervenire su di esso, perdono contatto con la natura chimica e meccanica della struttura del DNA, limitando la possibilità di fare riferimento ad esse. Parallelamente, diviene possibile valutare il ruolo svolto da ogni gene in un contesto organico e temporale più ampio, attribuendo loro 'proprietà macroscopiche' che chiariscono il suo ruolo nello sviluppo degli organismi e nel processo di ereditarietà. Concetti come l'informazione genetica, il ruolo attivo e talvolta intenzionale del gene nello sviluppo degli organismi, la sostanziale omologia fra la lettura del DNA e l'implementazione informatica di istruzioni, sono esempi di tali riletture che, oltre l'aspetto divulgativo, hanno saputo influenzare la riflessione scientifica e filosofica nella ridefinizione teorica dei processi biologici. Inoltre, analisi di questo genere non riescono e non possono prendere in considerazione le macro-funzioni del gene e la sua natura chimica e meccanica nella stessa analisi e spesso sfociano in una riflessione metaforica.

Strettamente legate agli studi sull'informazione genetica, e parallelamente alle grandi scoperte sul genoma, sono emerse alcune riflessioni tese a identificare i caratteri costitutivi di un linguaggio biologico elementare<sup>1</sup> che *rafforzerebbe* la costruzione teorica di un ruolo informativo ed attivo del DNA nello sviluppo degli organismi. Gli elementi portanti di questa teoria sono la presenza di un alfabeto e la corrispondenza determinata fra le combinazioni delle lettere e gli amminoacidi utilizzati nella sintesi delle proteine, che evidenzerebbero un contenuto 'semantico' dei geni, ed una intenzionalità caratteristica delle informazioni trasmesse. Qui di seguito si intende prendere in esame alcuni aspetti fondanti di questa teoria per mostrare come tale metafora risulti inadeguata e fuorviante.

## 1. Gli elementi costitutivi.

A partire dalla metà del ventesimo secolo, i risultati della ricerca biologica evidenziarono il ruolo svolto dalle proteine nello sviluppo, sia in qualità di elementi costitutivi dell'organismo, sia come regolatori a livello cellulare dell'attivazione genica. In breve venne mostrato come tutti i processi cellulari fossero condizionati, e talvolta attivati, da proteine. Il ruolo teorico indiscusso svolto dal *dogma centrale*<sup>2</sup>, parallelamente, evidenziava come la sintesi delle proteine fosse strettamente legata all'espressione genica. Lo schema riassuntivo di Watson indicava come unidirezionale, deterministico e causale l'insieme di processi che dal DNA portano alla sintesi delle proteine. Per conseguenza, i geni contenuti nel DNA di un organismo, da sempre studiati come fattori causali dello sviluppo dei caratteri fenotipici, venivano ora ad essere legittimati come causa assoluta di tutti i processi cellulari e di sviluppo dell'organismo.

È questo un ruolo molto più vasto di quanto la genetica classica avesse fino ad allora attribuito ai geni, inglobando alla risultanza dei caratteri fenotipici il mistero delle regole di sviluppo, stadio dopo stadio, degli organismi. Il dogma centrale della genetica formulato da Watson<sup>3</sup>, che riassume in maniera univoca i processi che regolano la corrispondenza biunivoca ed unidirezionale fra genoma e caratteri fenotipici di un organismo, riesce ad interpretare tutte le successive scoperte della genetica, compresa la sintesi delle proteine che regolano lo sviluppo di un organismo. Questo passaggio risulta importante per lo sviluppo di teorie deterministiche che porteranno al concetto di informazione genetica: il gene diviene agente causale delle regole di sviluppo degli organismi.

Il processo di sintesi di una proteina viene illustrato come risultante da una serie di processi che si susseguono in maniera coerente e consequenziale. Tali processi elaborano l'informazione contenuta nei geni e la traducono in una successione di amminoacidi, ovvero nella proteina corrispondente<sup>4</sup>. Possiamo considerare un filamento di DNA, semplificando le sue caratteristiche ai fini della discussione,

come un successione di unità di base, i nucleotidi, catalogabili in quattro tipologie differenti: adenina, citosina, guanina e timina (A, C, G, T) disposte casualmente in una sequenza lineare, senza alcun vincolo di successione. A livelli macroscopici o comunque rappresentativi, una stringa di DNA può essere descritta come una successione lineare di basi, rappresentate da lettere, la cui successione determina, in maniera inequivocabile, la sintesi delle proteine.

Per queste sue caratteristiche, il DNA è stato interpretato come un linguaggio composto da quattro diverse lettere, le cui combinazioni producono messaggi in grado di specificare composizione e struttura delle proteine. In questa ottica un gene coincide con una particolare sequenza di DNA in grado di 'codificare' per una proteina che viene elaborata ed interpretata conformemente ad una serie di strutture e regole, delle quali solo attraverso le attuali conoscenze è possibile fornire una spiegazione meccanicista. Negli anni settanta, tuttavia, la metafora di un linguaggio, successivamente definito anche come codice, avviava all'impossibilità di rendere conto della totalità di questi processi.

Dal punto di vista della struttura chimica del DNA, non esiste nessuna caratteristica che, data la presenza di una particolare base nucleotidica, condizioni la presenza della base successiva, ragione per cui si afferma che il potenziale espressivo del DNA è massimo rispetto al proprio linguaggio. La successione di amminoacidi in una proteina è strettamente vincolata alla successione delle basi nucleotidiche presenti in un particolare frammento di DNA<sup>5</sup>.

Una proteina è una lunga sequenza di unità fondamentali chiamate amminoacidi, di cui esistono venti tipi differenti. In linea di massima, le proprietà dei singoli amminoacidi e le proprietà che derivano dalla loro interazione determinano forma e funzione della proteina. Anche gli amminoacidi vengono spesso rappresentati come l'alfabeto di un linguaggio alla base della sintesi delle proteine. Tale processo, nonostante la sua stretta connotazione biochimica, viene definito come 'processo di traduzione', per evidenziare il passaggio da un linguaggio ad un altro. La sequenza nucleotidica è letta per triplette di basi, e ad ogni tripletta corrisponde un solo amminoacido. Dal momento che le triplette possibili, ottenute combinando le quattro basi, sono 64, più di una tripletta può

codificare per lo stesso amminoacido. Per questa ragione si dice che il linguaggio genetico è degenerato, ovvero ridondante<sup>6</sup>.

Nel compartimento nucleare l'informazione genetica è trascritta dal DNA in RNA e trasmessa alle strutture addette alla sintesi di proteine, presenti nel secondo compartimento. L'RNA ha una struttura molecolare simile a quella del DNA, anche se le basi dei due filamenti non si corrispondono esattamente: alla timina del DNA corrisponde l'uracile nell'RNA.

Il processo di sintesi delle proteine è operato invece da particolari strutture macromolecolari, i ribosomi, nei quali avviene l'associazione fra triplette ed amminoacidi. Questi ultimi verranno disposti secondo lo stesso ordine delle triplette corrispondenti del filamento di RNA e uniti fra loro fino ad ottenere la proteina richiesta. In questo passaggio dai filamenti di RNA alle proteine si parla di traduzione, a sottolineare che in gioco sono chiamate due tipologie di strutture non confrontabili dal punto di vista fisico-chimico. L'espressione "processo di traduzione" deve essere inteso nel senso più stretto del termine, intendendo un passaggio radicale fra due linguaggi fisici differenti: si passa da un alfabeto costituito di quattro basi nucleotidiche ad un alfabeto composto da venti amminoacidi. È difficile interpretare le modalità che abbiano permesso lo sviluppo di processi che permettessero una associazione così rigida fra triplette ed amminoacidi; ad ogni modo questa corrispondenza risulta essere una costante sia nel confronto fra i vari organismi, sia nella storia evolutiva delle specie. Nell'analisi della rigorosa corrispondenza messa in evidenza dal dogma centrale fra i geni e le proteine e, entrando nei dettagli, fra le triplette di nucleotidi ed amminoacidi, è importante notare come il processo di sintesi delle proteine 'trasmetta' un preciso ordine<sup>7</sup> fra strutture fisiche diverse<sup>8</sup>.

## **2. La componente semantica.**

I meccanismi biochimici che permettono il riconoscimento delle triplette e la successiva associazione del corrispondente amminoacido sono stati individuati in un secondo momento e riguardo tali processi restano aperte alcune domande. In

particolare, nonostante tali associazioni risultino una regolarità non confutata - costante in tutte le specie e in ogni momento dello sviluppo - non è stata determinata alcuna condizione materiale necessaria per cui le strutture biologiche abbiano sviluppato, nel corso della propria evoluzione, tale determinazione. Fra i molti misteri sulle prime manifestazioni del DNA, si ignora con quale modalità gli organismi abbiano delineato e conservato tali associazioni al punto che nessun cambiamento evolutivo intacchi o condizioni tale processo.

Nell'ordine che il DNA riesce ad imporre nella sintesi delle proteine e nel successivo sviluppo degli organismi, lontani dalla necessità biologica e lontani dal caso, al DNA si è guardato come portatore di un messaggio che l'organismo doveva interpretare. I primi accenni della teoria di un'informazione contenuta nel DNA e trasmessa all'organismo si trovano già nel lavoro di Watson che ha conosciuto uno sviluppo incredibile, rafforzato dalla similitudine fra 'programma genetico' ed 'informatica' operata da Jacob negli anni '70, e successivamente dall'adattamento delle teorie dell'informazione alla biologia negli anni '90. Tale sviluppo storico non è oggetto di questa analisi, preme comunque evidenziare qui come l'ipotesi di un linguaggio del DNA abbia costantemente accompagnato la ricerca biologica degli ultimi 50 anni. Pur senza tener conto storicamente di tale sviluppo, è comunque possibile, ora, individuare gli elementi costitutivi di questa ipotesi.

Il DNA avrebbe un proprio alfabeto, costituito dalle quattro differenti tipologie di basi nucleiche, le quali, combinate in triplette, hanno un significato determinato. Il significato di ogni tripletta è un amminoacido, più triplette possono codificare per un amminoacido, ma ognuna ne determina uno e uno solo. Esistono inoltre triplette che determinano l'inizio e la fine della futura sequenza di amminoacidi, ovvero l'inizio e la conclusione della lettura del DNA, necessaria per la sintesi della proteina. Queste triplette determinano gli estremi di un gene. Un gene sarebbe pertanto un messaggio complesso formato dalla sequenza di 'parole' elementari: le triplette. L'organismo ha il compito di leggere ed interpretare (tradurre) il messaggio del DNA per creare le proteine, ovvero delle strutture biologiche in cui nulla della struttura del DNA può essere riconosciuta, se non l'ordine trasmesso.

Altre caratteristiche della struttura e delle funzioni del DNA hanno ampliato tale visione, fino ad attribuire all'informazione del DNA una proprietà intenzionale. In altre parole, il DNA non verrebbe letto dall'organismo secondo le proprie 'esigenze', ma esso stesso imporrebbe la propria informazione, agendo direttamente sullo sviluppo degli organismi. Tale credenza si è sviluppata lentamente, sia attribuendo al DNA ogni informazione necessaria per lo sviluppo, sia osservando il suo processo di replicazione e di trasmissione ereditaria. Attraverso ciò, il DNA è diventato agente unico di tutti i processi evolutivi e di sviluppo, causa deterministica di ogni aspetto del vivente. Anche per chiarire questo aspetto è necessario fare riferimento alla prima formulazione di Watson.

L'altra proprietà messa in evidenza dal dogma centrale era la capacità del DNA di replicare se stesso, in modo da garantire, durante i processi di divisione cellulare, la trasmissione inalterata dello stesso contenuto genico della cellula madre ad entrambe le cellule figlie. Il DNA è una doppia elica, costituita da due successioni di basi nucleotidiche fra loro complementari, secondo una rigida corrispondenza biunivoca fra le basi. Durante il processo di replicazione del DNA, i due filamenti si separano per fungere entrambi da 'stampo' per la sintesi di un nuovo filamento complementare. In questa maniera a processo ultimato si ottengono due copie identiche dello stesso materiale genetico<sup>9</sup>. Parallelamente, il processo di trasmissione ereditaria trasmette e conserva il materiale genetico degli organismi fino alle generazioni successive.

Tale struttura ha messo in evidenza la capacità del DNA di conservare la propria struttura e di trasmettere le proprie informazioni alle generazioni successive. Al DNA venivano attribuite peculiarità di organismi superiori, come la conservazione di se stesso, una particolare capacità di organizzazione - soprattutto una propria intenzionalità - espressa attraverso un proprio linguaggio. Tali sfumature toccarono l'apice in testi scientifico-divulgativi, come *il Gene egoista* di Dawkins e sono tuttora alla base della comunicazione scientifica della genetica.

### **3. Critica ad una teoria del linguaggio biologico**

Le ricerche della genetica molecolare, della biologia cellulare e dello sviluppo, non hanno mai fatto oggetto di analisi la possibilità di un linguaggio del DNA, ma hanno reso propri alcuni termini della teoria dell'informazione genetica. Ad esempio, l'associazione fra un gene ed una proteina viene identificata attraverso l'espressione 'il gene X codifica per ...', locuzione che ancora evidenzia un'azione causativa e deterministica del gene e l'idea di una informazione che deve essere interpretata. D'altro canto, la sperimentazione è rimasta indipendente da questa rielaborazione. In altri campi, al contrario, la metafora dell'informazione genetica ha trovato terreno più fertile. Non solo nella fase divulgativa, ma anche nel tentativo di creare una teoria più generale dell'azione genetica, nonché nel contributo di diversi filosofi della biologia. Bisogna inoltre tenere presente che molti studi informatici legati allo sviluppo biologico basano le proprie ricerche sull'idea di un contenuto informativo del DNA. Al giorno d'oggi tuttavia resta una interpretazione parziale e fuorviante della realtà dei processi biologici che dal DNA portano allo sviluppo dell'organismo.

In primo luogo, bisogna prendere in considerazione il fatto che il DNA non sia coinvolto direttamente nel processo di sintesi delle proteine. La sua conservazione è fondamentale per la corretta trasmissione del materiale genetico da una generazione all'altra. La caratteristica fondamentale degli organismi eucarioti è proprio quella di essere dotati di due compartimenti intracellulari sufficienti a separare sia spazialmente che temporalmente i processi di decodifica dell'informazione contenuta nel DNA ed il processo di sintesi delle proteine<sup>10</sup>.

Molti sono gli aspetti relativi ai processi di sintesi proteica che ai tempi della formulazione del dogma centrale non erano stati ancora approfonditi. Non solo il processo di traduzione, ma anche tante rielaborazioni a cui l'RNA viene sottoposto fra la sua genesi ed il momento in cui raggiunge i ribosomi, che - sebbene note - non erano ancora state comprese in termini chimici. Un caso esemplare è il fenomeno dello *splicing*, in cui vengono eliminati gli *introni* dal neotrascritto di RNA. L'idea che alcuni segmenti venissero interpretati come non-senso, mentre altri segmenti fossero conservati come significativi, contribuiva senz'altro a

fomentare l'opinione secondo cui quanto contenuto nel DNA e trasmesso dall'RNA ai ribosomi fosse portatore di un significato intrinseco nella stessa struttura<sup>11</sup>. Inoltre, il DNA non ha nessun ruolo attivo nelle fasi di espressione genica e non è capace di conservare se stesso al di fuori dell'attività delle proteine che proteggono la sua struttura. La lettura, la trascrizione del DNA, la disgiunzione e la ricongiunzione dei due filamenti, le diverse 'riparazioni' a cui è sottoposto, sono tutti processi gestiti e regolati da proteine in cui il DNA ha un ruolo passivo. Nei processi di duplicazione intervengono poi strutture cellulari, come la membrana e i microtubuli, dei quali né la composizione né le funzionalità dipendono in alcun modo da una qualche informazione contenuta nel DNA.

La possibilità che il contesto cellulare fosse in grado di assemblare catene di amminoacidi seguendo istruzioni contenute nella sequenza di basi nucleotidiche sembrava comunque implicare la trasmissione di significato o, come diventerà presto consuetudine dire, di informazione, fra i due sistemi distinti<sup>12</sup>.

Bisogna tener presente che in questo stesso periodo, sebbene antecedente per formulazione ma già parzialmente confutata dai nuovi studi, l'espressione "un gene, un enzima" manteneva tutto il suo vigore. Questa concezione aveva due risvolti teorici essenziali: da una parte la perfetta corrispondenza fra gene e proteina - da cui nessun ricercatore riusciva - e riesce tuttora a prescindere in qualsiasi studio debba affrontare; dall'altra, il fatto che il gene venisse interpretato ancora come l'unico fattore causale della produzione delle proteine all'interno della cellula, mentre venivano completamente ignorati tutti gli altri processi cellulari. Nel 1970, ad esempio, il dizionario di biologia edito da Garzanti, definisce ancora i geni come corpuscoli microscopici situati nei cromosomi dai quali dipendono tutti i caratteri degli organismi. Indipendentemente dalla loro descrizione fisica, è evidente come i geni fossero considerati concretamente 'agenti' nel contesto cellulare. L'idea che un qualcosa dovesse comunque essere trasmesso si impose, a mio avviso, come il miglior modo di unificare concettualmente entità che sono fisicamente distanti come il gene e la proteina e che non interagiscono in maniera diretta. L'idea che ad essere trasmessa fosse una sorta di informazione conciliava non solo questa difficoltà, ma anche quelle

legate alla presenza di linguaggi fisici radicalmente differenti, sfruttando i successi che la teoria informatica riscuoteva in quegli anni in diversi settori. L'introduzione di un linguaggio a tratti teleonomico nella caratterizzazione dei processi, condizionò l'interpretazione di tutti i processi che vedevano coinvolto il genoma, attribuendogli molte peculiarità che le tecniche di quel periodo non permettevano di individuare, ed in particolare un ruolo attivo nella regolazione dei vari processi<sup>13</sup>.

Nel ventennio a seguire, i rapidi progressi della biologia molecolare avevano messo in luce la maggior parte dei meccanismi che dal DNA portano alla sintesi delle proteine, ma l'immagine di un'informazione, contenuta nei geni ed espressa con un linguaggio proprio nella costituzione del prodotto proteico, continuava a rafforzarsi. Il grande merito di questa 'metafora' è stato quello di conservare una visione di insieme molto robusta dei processi cellulari, mentre la considerazione dei dettagli dei singoli meccanismi risultava sempre meno efficace e difficilmente integrabile nel contesto man mano che ci si allontanava dal singolo processo<sup>14</sup>. Sebbene si ponesse come una metafora efficace, non si è comunque dimostrata in grado di integrare i successivi risultati ottenuti dalla biologia molecolare e dalla biologia dello sviluppo. Questa teoria, infatti, ha presto perso la sua componente metaforica<sup>15</sup> ponendosi come rigida interpretazione dei processi di sintesi delle proteine, prima, e successivamente dell'intero processo di sviluppo dell'organismo.

Focalizzando l'attenzione su questo secondo aspetto, l'idea di un'informazione rigidamente interpretata dal contesto cellulare e dall'organismo ha completamente distolto l'attenzione dal ruolo svolto dai fattori non genetici dello sviluppo, disconoscendo le nuove scoperte riguardanti il ruolo dei fattori extra-genetici in questo contesto teorico<sup>16</sup>. Per le stesse basi di questa teoria, parlare di informazione a riguardo dei processi di sviluppo, conferisce, consciamente o inconsciamente, un ruolo causale prioritario all'aspetto genetico, proprio perché su questo aspetto la teoria è stata formulata<sup>17</sup>. Quando, al contrario, si tenta di tradurre gli altri fattori negli stessi termini, il loro potenziale esplicativo perde efficacia, in quanto troppo distanti da questo livello di spiegazione.

Nell'ultimo decennio la possibilità di una continua conciliazione fra ricerca e dati sperimentali da una parte e la teoria dell'informazione dall'altra, si è resa maggiormente impraticabile. In questo periodo, lo studio dei sistemi di eredità epigenetici, che per il momento possiamo definire semplicemente come tutti quei sistemi di eredità non direttamente genetici, è diventato pregnante per la stessa comprensione delle strategie di sviluppo adottate dall'organismo, al fine di avviare una nuova ridefinizione teorica in grado di renderne conto attribuendo a tali sistemi una pari dignità rispetto al materiale genetico, diversi autori spingono ora verso un ripensamento sia di alcuni concetti che della terminologia della materia.

Daniele Romano

[daniele-romano@email.it](mailto:daniele-romano@email.it)

## Note

1. Non legato allo sviluppo del linguaggio umano, né sul piano dello sviluppo, né sul piano evolutivo.
2. Watson, 1968. Il *dogma centrale* riassume in un breve schema le funzioni del DNA.
3. Watson delinea la catena di processi che portano alla sintesi di una proteina nella maniera seguente: *gene (o filamento di DNA) → filamento di RNA → Proteina*, dove ogni anello è causativo ed ogni azione unidirezionale.
4. La prima descrizione esauriente è di Watson (1953, 1968).
5. Si veda Graham (2002); Morante (1998).
6. Si veda Sterelny (1999).
7. 'Ordine' è inteso come risultante di una informazione trasmessa.
8. Si veda Graham (2002).
9. Si veda Watson (1953b, 1968).
10. Si veda Moss (2004).
11. Si veda Keller (2000); Sterelny (1999).
12. Si veda Graham (2002).
13. Si veda Blute (2004). "*Viewing the genome with its protein packaging as a brain gets rid of Gods and ghosts while plausibly integrating machine and information-based views. While the 'wetware' of brains and genomes are very different, many fundamental principles of how they*

*function are similar. Eukaryotic cells are compound entities in which case the nuclear genome might best be thought of more as a government than simply as a brain."*

14. Si veda Godfrey-Smith (2000b).
15. Si veda Griffiths (2001).
16. Si veda Keller (1999).
17. Si veda Oyama (2001); Griffiths (2001).

## Bibliografia

- Andreassen Robin, Aukerman Milo, (2002), *"The human genome project: a reply to Rosenberg"*, in *"Biology and Philosophy, 17"*, pp. 673-678.
- Bateson William, (1906), *"The Progress of Genetic Research"*, "Third Conference on Hybridization and Plant Breeding", p. 90, Londra.
- Bechtel William, Abrahamsen Adele (2005), *"Explanation: a mechanist alternative"*, in *"Studies in History and Philosophy of Science Part C, 36 issue 2"*, pp. 421-441.
- Bednar James, (1997), *"Environmental versus genetic factors in development"*, online in *"Tilt Aftereffects in a Self-Organizing Model of the Primary Visual Cortex"* (<http://nn.cs.utexas.edu/web-pubs/bednar.thesis>).
- Beldade Patricia, Koops Kees, Brakefield Paul, (2002), *"Developmental constraints versus flexibility in morphological evolution"*, in *"Nature, 416"*, pp. 844-846.
- Beurton Peter, Falk Raphael, Rheinberger Hans-Jorg, (2000), *"The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives"*, Cambridge University Press.
- Blute M. , (2004), *"If the genome isn't a God-like ghost in the machine, then what is it?"*, in *"Biology and Philosophy, 19"*, pp. 1-7.
- Bogen Jim, (2005), *"Regularities and causality; generalizations and causal explanations"*, in *"Studies in History and Philosophy of Science Part C, 36 issue 2"*, pp. 397-420.
- Boncinelli Edoardo, (2001), *"Biologia dello Sviluppo"*, Carocci Editore.

- Boniolo Giovanni, (2003), *"Biology without Information"*, in *"History and Philosophy of the Life Science, 25"*, pp. 257-275.
- Bradie Michael, (1999), *"Science and Metaphor"*, in *"Biology and Philosophy, 14"*, pp. 159-166.
- Burian Richard, (1985), *"On Conceptual Change in Biology: the Case of the Gene"*, in *"Evolution at a Crossroads"* MIT Press.
- Cooper Gregory, (1996), *"Theoretical Modeling and Biological Laws"*, in *"Philosophy of Science, 63"* pp. S28-S35
- Dawkins Richard, (1976), *"The Selfish Gene"*, Oxford University Press; Tr. It. *"Il gene egoista"*, oscar saggi mondadori.
- Dawkins Richard, (2004), *"Extended Phenotype – But Not Too Extended. A Reply to Laland, Turner and Jablonka"*, in *"Biology and Philosophy, 19"*, pp. 377-396.
- Delehanty Megan, (2004), *"Emergent properties and the context objection to reduction"*, in *"Biology and Philosophy, in advance 2004"*.
- Dewey Gregory, Galas David, (2001), *"Dynamic models of gene expression and classification"*, in *"Funct Integr Genomics, 1"*, pp. 269-278.
- Dunn L. C. , (1965), *"A Short History of Genetics"*, McGraw Hill; tr. It. *"Breve storia della genetica"*, Istituto editoriale internazionale.
- Frost-Arnold Greg, (2004), *"How to be an anti-reductionist about developmental biology: Response to Laubichler and Wagner."*, in *"Biology and Philosophy, 19"*, pp. 75-91.
- Gannett Lisa, (1999), *"What's in a Cause? The Pragmatic Dimension of Genetic Explanations"*, in *"Biology and Philosophy, 14"*, pp. 349-374.
- Gelbart William, (1998), *"Data bases in genomic research"*, in *"Science, 282"*, p. 660.
- Giere Ronald, (2004), *"How Models Are Used to Represent Reality"*, in *"Philosophy of Science, 71"*, pp. 742-752.
- Gilbert Scott F., (1985), *"Developmental Biology"*, Sunderland, Massachusetts; tr. It. *"Biologia dello sviluppo"*, Zanichelli.
- Gilbert Scott F., (1987), *"The Embryological Origins of the Gene Theory"*, online in *"Zygote"* (<http://zygote.swarthmore.edu>).

- Gilbert Scott F., Jorgensen Erik, (1998), "Wormwholes: A Commentary on K. F. Schaffner "Genes, Behavior and Developmental Emergentism"", in "Philosophy of Science, 65", pp. 259-266.
- Glennan Stuart, (1996), "Mechanisms and the Nature of Causation", in "Erkenntnis, 44", pp. 49-71.
- Godfrey-Smith Peter, (2000a), "Information, Arbitrariness, and Selection: Comments on Maynard Smith", in "Philosophy of Science, 67", pp. 202-207.
- Godfrey-Smith Peter, (2000b), "On the Teoretical Role of "Genetic Coding", in "Philosophy of Science, 67", pp.26-44.
- Godfrey-Smith Peter, (2000c), "The Replicator in Retrospect", in "biology and Philosophy, 15", pp. 403-423.
- Graham Gordon, (2002), "Genes. A philosophical inquiry", Routledge, Taylor and Francis Group.
- Griffiths Paul E., Gray Russell, (1997), "Replicator II – Judgement Day", in "Biology and Philosophy, 12", pp.471-492.
- Griffiths Paul E., Knight Robin, (1998), "What is the Developmentalist Challenge?", in "Philosophy of Science, 65", pp. 253-258.
- Griffiths Paul E., (2001), "Genetic Information: A Metaphor In Search of a Theory", in "Philosophy of Science, 68", pp. 349-412.
- Griffiths Paul E., (2002a), "The philosophy of Molecular and Developmental Biology", in "Blackwell's Guide to Philosophy of Science", Edited by Peter Machamer, Blackwell Publishing.
- Griffiths Paul E., (2002b), "Lost: One Gene Concept. Reward to Finder", in Biology and Philosophy, 17", pp- 271-283.
- Grinnell Frederick, (2000), "Philosophy of Biology and the Human Genome Project", in "Biology and Philosophy, 15", pp. 595-601.
- Hall Brian, (2003), "Unlocking the Black Box between Genotype and Phenotype: Cell Condensations as Morphogenetic (modular) Units", in "Biology and Philosophy, 18", pp.219-247.
- Hull David, (1974), "Philosophy of Biological Science" , Englewood Cliffs.

- Jablonka Eva, Lamb Marion, (1998), *"Bridges between Development and Evolution"*, in "Biology and Philosophy, 13", pp. 119-124.
- Jablonka Eva, (2001), *"The Systems of Inheritance"*, in "Cycles of Contingency, by Oyama, Griffiths and Gray", pp. 99-116.
- Jablonka Eva, (2004), *"From Replicators to Heritably Varying Phenotypic Traits: The Extended Phenotype Revisited"*, in "Biology and Philosophy, 19", pp. 353-375.
- Jablonka Eva, (2004), *"Genes as followers in evolution – a post-synthesis synthesis?"*, in "Biology and Philosophy, in advance 2004".
- Jacob François, Monod Jacques, (1961), *"Genetic Regulatory Mechanisms in the Syntesis of Proteins"*, in "Journal of Molecular Biology, 3", pp. 318-356.
- Jacob François, (1973), *"Logic of Life: A History of Heredity"*, N.Y. Pantheon.
- Johannsen Wilhelm, 1909, *"Elemente der Exacten Erblchkeitslehre"*, tr. It. Online in "Sistema Naturae" (<http://www.biologiateorica.it>).
- Kaplan Jonathan Mickael, Pigliucci Massimo (2001), *"Genes 'for' Phenotypes: A Modern History View"*, in "Biology and Philosophy, 16", pp.189-213.
- Keller Evelyn Fox, (1998), *"Structures of Heredity"*, in "Biology and Philosophy, 13" pp. 113-118.
- Keller Evelyn Fox, (1999a), *"Understanding Development"*, in "Biology and Philosophy, 14" pp. 321-330.
- Keller Evelyn Fox, (1999b), *"Elusive Locus of Control in Biological Development: Genetic Versus Developmental Programs"*, in "Journal of Experimental Zoology, 285" pp. 283-290.
- Keller Evelyn Fox, (2000), *"The Century of the Gene"*, Harvard University Press; tr. It. *"Il secolo del Gene"*, Garzanti, 2001.
- Keller Evelyn Fox, (2001), *"Beyond the Gene but Beneath the Skin"*, in "Cycles of Contingency, by Oyama, Griffiths and Gray", pp. 299-312.
- Kitcher Philip, (1999), *"The Hegemony of Molecular Biology"*, in "Biology of Science, 14", pp. 195-210.
- Lachapelle Jean, (1997), *"Explanation, Causation, and Evolution"*, in "Biology and Philosophy, 12" pp. 243-257.

- Lange Marc, (2004), *"The Autonomy of Functional Biology: A Reply to Rosenberg"*, in *"Biology and Philosophy, 19"* pp. 93-109.
- Laubichler Manfred, Wagner Günter (2001), *"How Molecular is Molecular Developmental Biology? A Reply to Alex Rosenberg's Reductionism Redux: Computing the Embryo"*, in *"Biology and Philosophy, 16"*, pp. 53-68.
- Lewontin Richard, (1992), *"Il sogno del genoma umano"*, in *"Lewontin, Il sogno del genoma umano e altre illusioni della scienza, Laterza 2000.*
- Lewontin Richard, (2001), *"Gene, Organism and Environment: A New Introduction"*, in *"Cycles of Contingency, by Oyama, Griffiths and Gray"*, pp. 55-58.
- Lewontin Richard, (2001b), *"Gene, Organism and Environment"*, in *"Cycles of Contingency, by Oyama, Griffiths and Gray"*, pp. 59-66.
- Love Alan, (2003), *"Evolutionary Morphology, Innovation, and the Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology"*, in *"Biology and Philosophy, 18"*, pp. 309-345.
- MacLaurin James, (1998), *"Reinventing Molecular Weismannism: Information in Evolution"*, in *"Biology and Philosophy, 13"*, pp. 37-59.
- Mahner Martin, (2001), *"Genetics and Reductionism: Unveiling Mechanism Without Metaphysics"*, in *"Biology and Philosophy, 16"*, pp. 395-403.
- Martinez Arias Alfonso, Stewart Alison, (2002), *"Molecular Principles of Animal Development"*, Oxford Press.
- Maynard Smith John, (2000), *"The Concept of Information in Biology"*, in *"Philosophy of Science, 67"*, pp. 177-194.
- Maynard Smith John, (2000b), *"Reply to Commentaries"*, in *"Philosophy of Science, 67"*, pp.214-218
- Moore John, (1957), *"Heredity and Development"*, Oxford University Press.
- Morange Michel, (1998), *"La Part des Gènes"*, Editions Odile Jacob; tr. In. *"The Misunderstood Gene"*, Harvard University Press.
- Morgan Thomas Hunt, (1910), *"Sex Limited inheritance in Drosophila"*, in *"Science, 32"*, pp. 120-122.

- Moss Lenny, (2001), *"Deconstructing the Gene and Reconstructing Molecular Gene Concept and Its Context"*, in *"Cycles of Contingency, by Oyama, Griffiths and Gray"*, pp. 85-98.
- Moss Lenny, (2004), *"What Genes Can't Do"*, MIT Press.
- Nanay Bence, (2002), *"The Return of the Replicators: What is Philosophically Significant in a General Account of Replication and Selection?"*, in *"Biology and Philosophy, 17"*, pp. 109-121.
- Neumann-Held Eva, (2001), *"Let's Talk about Genes: The Process Molecular Gene Concept and Its Context"*, in *"Cycles of Contingency, by Oyama, Griffiths and Gray"*, pp. 69-84.
- Pievani Telmo, (2005), *"Introduzione alla filosofia della biologia"*, Laterza Editori.
- Portin Petter, (1993), *"The Origin, Development and Present Status of the Concept of the Gene: A Short Historical Account of the Discoveries"*, Bentham Science Publishers.
- Rosenberg Alex, (1997), *"Reductionism Redux: Computing the Embryo"*, in *"biology and Philosophy, 12"*, pp. 445-470.
- Rosenberg Alex, (2001), *"Careless Reading About the Human Genome Project"*, in *"Biology and Philosophy, 16"*, pp. 281-284.
- Rosenberg Alex, (2002), *"How is Biological Explanation possible?"* online in *"Duke University"* (<http://www.duke.edu>).
- Ruse Michael, (1973), *"The Philosophy of Biology"*, London, Hutchinson & Co. ; Tr. It. *"Filosofia della biologia"*, Il Mulino (1976).
- Salmon Wesley, (1984), *"Scientific Explanation and the Causal Structure of the World"*, Princeton University Press.
- Salmon Wesley, (1990), *"Propensities: Statistical causality vs. aleatory causality"*, in *"Topoi, 9"*
- Salmon Wesley, (1990b), *"Scientific explanation: causation and unification"*, in Salmon 1998.
- Salmon Wesley, (1998), *"Causality and Explanation"*, Oxford University Press.
- Sarkar Sahotra, (2000), *"Information in Genetics and Developmental Biology: Comments on Maynard Smith"*, in *"Philosophy of Science, 67"*, pp. 208-213.

- Sesardic Neven, (2003), *"Heritability and In direct Causation"*, in "Philosophy of Science, 70", pp. 1002-1014.
- Singer M., Berg P., (1991), *"Genes and Genomes: A Changing Perspective"*, University Science Book.
- States David, Kafatos Fotis, *"A turning Point in the History of Developmental Genetics"*, online in "European Molecular Biology Laboratory" (<http://www.embl-heidelberg.de>).
- Stegmann Ulrich, (2004), *"The arbitrariness of the genetic code"*, in "Biology and Philosophy, 19", pp. 205-222.
- Sterelny Kim, Griffiths Paul E., (1999), *"Sex and Death. An introduction to Philosophy of Biology"*, The University of Chicaho Press.
- Sterelny Kim, (2000), *"The "genetic Program" Program: A Commentary on Maynard Smith on Information in Biology"*, in "Philosophy of Science, 67", pp. 195-201.
- Vance Russell, (1996), *"Heroic Antireductionism and Genetics: A Tale of One Science"*, in "Philosophy of Science, 63", pp. S36-S45.
- Wagner Andreas, (1999), *"Causality in Complex Systems"*, in "Biology and Philosophy, 14", pp. 83-101.
- Watson James, (1968), *"The Double Helix"*, Atheneum, New York; tr. It. *"La doppia elica: trent'anni dopo"*, Garzanti.
- Watson James, Crick Francis, (1953a), *"A Structure for Deoxyribose nucleid acid"*, in "Nature, 171", pp. 737-738.
- Watson James, Crick Francis, (1953b), *"A Genetical Implcation of the Structure of Deocyriboncleic Acid"*, in "Nature, 171", pp. 964-967.
- Wimsatt William, (1998), *"Simple Systems and Phylogenetic Diversity"*, in "Philosophy of Science, 65", pp. 267-275.