

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**O equilíbrio pontuado de Eldredge e Gould e suas implicações para a
Síntese Moderna: 1972-1993**

Gabriel Vanzo Rodrigues

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada.

Ribeirão Preto – SP

2022

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**O equilíbrio pontuado de Eldredge e Gould e suas implicações para a
Síntese Moderna: 1972-1993**

Gabriel Vanzo Rodrigues

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada.

Orientadora: Lilian Al-Chueyr Pereira Martins

Ribeirão Preto – SP

2022

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

FICHA CATALOGRÁFICA

Rodrigues, Gabriel Vanzo

O equilíbrio pontuado de Eldredge e Gould e suas implicações para a Síntese Moderna: 1972-1993. Ribeirão Preto, 2022.

109 p.: il.; 30 cm

Dissertação de Mestrado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto – USP. Área de concentração: Biologia Comparada.

Orientadora: Martins, Lilian Al-Chueyr Pereira.

1. História da evolução. 2. História da paleontologia. 3. Seleção natural. 4. Especiação alopátrica. 5. Estase.

FOLHA DE APROVAÇÃO

Nome: RODRIGUES, Gabriel Vanzo

Título: O equilíbrio pontuado de Eldredge e Gould e suas implicações para a Síntese Moderna:
1972-1993

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da
Universidade de São Paulo, como parte das
exigências para obtenção do título de Mestre em
Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação
em Biologia Comparada.

Aprovado em: ____/____/____

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

“Descobri que minha obsessão por cada coisa em seu lugar, cada assunto em seu tempo, cada palavra em seu estilo, não era o prêmio merecido de uma mente em ordem, mas, pelo contrário, todo um sistema de simulação inventado por mim para ocultar a desordem da minha natureza.”

Gabriel García Márquez

Dedico este trabalho à minha avó, Gemma, e à minha madrinha, Ozáira.

Serei eternamente grato aos cientistas e profissionais da saúde que possibilitaram que permanecêssemos juntos, mesmo após a pandemia da covid-19.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à Prof. Dra. Lilian Al-Chueyr Pereira Martins, por toda orientação, amizade, por seus ensinamentos e por seu rigor metodológico. Obrigado por sua gentileza desde o primeiro contato, por me receber em seu laboratório, pela dedicação à nossa colaboração, por confiar em mim e em minhas propostas e pelo incentivo à minha carreira acadêmica. Sua paixão pela história da ciência motivou em mim o interesse em ingressar e permanecer nessa área tão rica e fascinante.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de fomento, que possibilitou a minha dedicação a esta pesquisa. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

À Universidade de São Paulo, à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, ao Departamento de Biologia e ao Programa de Pós-graduação em Biologia Comparada, por todo o suporte durante meu mestrado e por todos os recursos que tornaram possíveis o desenvolvimento dessa pesquisa. Agradeço, particularmente, à secretária da pós-graduação, Vera Cassia Cicilini de Lucca, por sua atenção, ajuda e disponibilidade.

Aos meus colegas, membros do Laboratório de História e Teoria da Biologia e do Grupo de História e Teoria da Biologia, pelas discussões que tanto contribuíram para minha formação profissional e pessoal, principalmente a Fernanda, Pedro, William e Tatiane, pelo acolhimento e pela amizade ao longo desses três anos.

Ao Prof. Dr. Aldo Mellender de Araújo, por contribuir com seus ensinamentos e reflexões, pelas sugestões, pela vasta bibliografia que me apresentou e por sempre estar disposto a colaborar com minha pesquisa.

A todos meus amigos que colaboraram para que eu me mantivesse mentalmente saudável durante o período de pandemia, especialmente às minhas amigas Narla S., Laura C., Laura O. e Ingrid B., pela amizade e cumplicidade, por ouvirem meus desabafos e por estarem presentes nos momentos alegres e tristes durante estes anos de pesquisa.

Ao meu tio, Germano, por me ajudar nas mudanças que fiz em Ribeirão Preto.

Ao meu irmão, Bruno e à minha cunhada, Ana Paula, por serem, acima de tudo, grandes amigos, e à minha pequena irmã, Maria Júlia, por sua doçura.

À minha avó, Gemma, por ter me acolhido em sua casa durante parte dessa pesquisa.

Ao João Henrique, pela parceria, pelos conselhos e por estar ao meu lado durante a época de isolamento social, dentre outros momentos tão difíceis. Seu companheirismo e ajuda foram essenciais para a elaboração dessa dissertação.

Aos meus filhos caninos, Mel, Gaia e Luke, por todo amor, e por me proporcionarem alívio, conforto e diversão em momentos de ansiedade e esgotamento.

À minha mãe, Graziela e ao meu pai, Joél, por todo amor, carinho, incentivo e suporte desde sempre. Obrigado por estarem sempre dispostos a me apoiar em minhas escolhas, e me ajudarem quando preciso. Sem vocês, essa jornada não teria sido possível.

A todos que contribuíram, direta ou indiretamente, tanto para a realização deste trabalho como para a construção de quem sou hoje: **meus mais sinceros agradecimentos.**

RODRIGUES, Gabriel Vanzo. **O equilíbrio pontuado de Eldredge e Gould e suas implicações para a Síntese Moderna: 1972-1993**. 2022. 109f. Dissertação (Mestrado em Biologia Comparada). Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto – Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2022.

RESUMO

No início da década de 1970, quando a Síntese Moderna estava sofrendo críticas, os paleontólogos Niles Eldredge e Stephen Jay Gould (1941-2002), procurando explicar os padrões observados no registro fóssil, propuseram o equilíbrio pontuado. Esta hipótese admite que as espécies permanecem morfológicamente estáveis por longos períodos, seguidos por rápidos períodos geológicos de mudanças evolutivas. O objetivo geral desta dissertação é analisar as contribuições de Eldredge e Gould, no período compreendido entre os anos de 1972 e 1993, e identificar suas implicações para a Síntese Moderna. A pesquisa procurará esclarecer quais foram as principais ideias dos dois paleontólogos, delineando o contexto científico da época; se houve mudanças significativas em suas concepções; quais os pontos de aproximação e distanciamento em relação à teoria de Charles Robert Darwin (1809-1882); quais os pontos de aproximação e distanciamento em relação à Síntese Moderna e como a proposta foi recebida pela comunidade científica da época. Esta dissertação compreende uma introdução e cinco capítulos. O Capítulo 1 trata das concepções de Darwin na sexta edição do *Origin of species*, particularmente a respeito da seleção natural e suas relações com o registro geológico. O Capítulo 2 discute sobre o contexto científico da época em que Eldredge e Gould propuseram o equilíbrio pontuado. O Capítulo 3 apresenta Gould e Eldredge ao leitor, o desenvolvimento da proposta da do equilíbrio pontuado e em que evidências eles se basearam. O Capítulo 4 discute a recepção que o equilíbrio pontuado teve por parte da comunidade científica. O Capítulo 5 retoma as questões que nortearam esta pesquisa, procurando respondê-las, e apresenta algumas considerações sobre o que foi discutido nos capítulos anteriores. A análise desenvolvida levou à conclusão de que não houve mudanças significativas nas concepções dos autores no período estudado. Eles apenas foram tornando a proposta mais elegante e oferecendo mais evidências que a fundamentassem, sempre levando em conta as evidências contrárias. O equilíbrio pontuado pode ser visto como uma complementação à teoria de Darwin, se considerarmos essa um amplo programa de pesquisa em aberto. Por outro lado, ela não negava o gradualismo admitido pela Síntese, nem a especiação simpátrica, apenas trazia uma outra possibilidade que envolvia a especiação alopátrica e a estase. As críticas ao equilíbrio pontuado vieram principalmente dos geneticistas e biólogos evolutivos relacionados à Síntese.

Palavras-chave: História da evolução; História da paleontologia; Seleção natural; Especiação alopátrica; Estase.

RODRIGUES, Gabriel Vanzo. **Eldredge and Gould's punctuated equilibria and its implications to the Modern Synthesis: 1972-1993**. 2022. 109f. Dissertação (Mestrado em Biologia Comparada). Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto – Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2022.

ABSTRACT

In the early 1970s, when the Modern Synthesis was under criticism, palaeontologists Niles Eldredge and Stephen Jay Gould (1941-2002), seeking to explain patterns observed in the fossil record, proposed the punctuated equilibria. This hypothesis assumes that species remain morphologically stable for long periods, followed by rapid geological periods of evolutionary change. This dissertation analyses the contributions of Eldredge and Gould between 1972 and 1993, trying to identify their implications for the Modern Synthesis. The research will seek to clarify the context of that time; whether there were significant changes in their conceptions; what are the points of approach and distance concerning Charles Robert Darwin's (1809-1882) theory; what are the facts of bearing length with the Modern Synthesis, and how the scientific community received it. This dissertation comprises an introduction and five chapters. Chapter 1 presents Darwin's views on the *Origin of species*, particularly regarding natural selection and its relationship to the geological record. Chapter 2 discusses the scientific context of when Eldredge and Gould proposed punctuated equilibria. Chapter 3 introduces Gould and Eldredge to the reader, offering an overview of the punctuated equilibria proposal, development and its foundations. Chapter 4 discusses the reception of punctuated equilibria by the scientific community. Chapter 5 takes up the questions that guided this research, seeks to answer them, and presents some considerations about the previous chapter's subject. The analysis concluded that there were no significant changes in the authors' conceptions during the studied period. Only they made the proposal more elegant and offered more evidence to support it, always considering the contrary evidence. Punctuated equilibria can be seen as a complement to Darwin's theory, if we think of this as a broad open research program. On the other hand, it did not deny the gradualism admitted by the Synthesis, nor sympatric speciation; it only brought up another possibility that involved allopatric speciation and stasis. Criticism of the punctuated equilibria came mainly from geneticists and evolutionary biologists related to the Synthesis.

Keywords: History of evolution; History of palaeontology; Natural selection; Allopatric speciation; Stasis.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.	Charles Robert Darwin	17
Figura 2.	Folha de rosto do <i>Origin of species</i> (1859)	18
Figura 3.	Folha de rosto do <i>Origin of species</i> (1872)	19
Figura 4.	Julian Huxley	28
Figura 5.	George Gaylord Simpson	40
Figura 6.	Evolução quântica	41
Figura 7.	Especiação (divisão de linhagens) e evolução filética	42
Figura 8.	Ernst Walter Mayr	46
Figura 9.	Especiação alopátrica	47
Figura 10.	<i>Poecilozonites bermudensis zonatus</i>	52
Figura 11.	Filogenia de <i>P. bermudensis</i>	53
Figura 12.	Fóssil de <i>Eldredgeops rana</i>	54
Figura 13.	Olhos de fóssil de <i>Eldredgeops rana</i>	55
Figura 14.	Filogenia de <i>Phacops rana</i>	56
Figura 15.	Modelo de “árvore da vida” no gradualismo filético	62
Figura 16.	Modelo de especiação segundo o equilíbrio pontuado	63
Figura 17.	Especiação geográfica segundo o gradualismo filético	65
Figura 18.	Modelos de especiação no gradualismo e equilíbrio pontuado	75

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	12
CAPÍTULO 1 – DARWIN, SELEÇÃO NATURAL E REGISTRO O GEOLÓGICO ...	16
1.1 A SELEÇÃO NATURAL	16
1.2 A ESCASSEZ DE FORMAS INTERMEDIÁRIAS NO REGISTRO FÓSSIL	24
1.3 AS ESPÉCIES PODEM PERMANECER INALTERADAS	27
1.4 OUTROS ASPECTOS DA TEORIA DE DARWIN	29
1.5 ALGUMAS CONSIDERAÇÕES	30
CAPÍTULO 2 – O CONTEXTO CIENTÍFICO EM QUE OCORREU A PROPOSTA DO EQUILÍBRIO PONTUADO	32
2.1 ANTECEDENTES HISTÓRICOS	32
2.2 A SÍNTESE MODERNA	34
2.3 CRÍTICAS À SÍNTESE MODERNA	37
2.4 A PALEONTOLOGIA NO PERÍODO DA SÍNTESE	39
2.5 A ESPECIAÇÃO ALOPÁTRICA	45
2.6 ALGUMAS CONSIDERAÇÕES	49
CAPÍTULO 3 – O EQUILÍBRIO PONTUADO	51
3.1 INTRODUÇÃO	51
3.2 O DESENVOLVIMENTO DE UMA IDEIA	57
3.3 ALGUMAS CONSIDERAÇÕES	72
CAPÍTULO 4 – A RECEPÇÃO DO EQUILÍBRIO PONTUADO	76
4.1 REAÇÕES DA COMUNIDADE CIENTÍFICA NA DÉCADA DE 1970	76
4.2 REAÇÕES DA COMUNIDADE CIENTÍFICA NA DÉCADA DE 1980	78
4.3 REAÇÕES POSTERIORES	85
4.4 ALGUMAS CONSIDERAÇÕES	89
CAPÍTULO 5 – CONSIDERAÇÕES FINAIS	91
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	96

INTRODUÇÃO

A presente dissertação resulta de uma pesquisa na linha História, Filosofia e Ensino de Biologia Comparada, tratando particularmente da História da Evolução, no período que se seguiu ao movimento ocorrido na biologia conhecido como Síntese Moderna. Os personagens centrais são os paleontólogos norte-americanos Stephen Jay Gould (1949-2002) e Niles Eldredge, que propuseram o equilíbrio pontuado no início da década de 1970.

A evolução é um assunto que me interessa há bastante tempo. A escolha do tema se deveu ao interesse despertado enquanto eu desenvolvía meu trabalho de conclusão de curso (Rodrigues, 2018; Rodrigues, Silvério & Toni, 2019). Ao tomar contato com a história da evolução, esse interesse cresceu, o que levou à escolha do tema desta dissertação. A partir de um levantamento bibliográfico, inclusive na *Current bibliography* (CB)¹ da revista *Isis* nas duas últimas décadas, percebi que o tema escolhido ainda tinha aspectos a serem explorados. Portanto, esperamos que a pesquisa desenvolvida traga alguma contribuição para a historiografia da história da evolução

Como se sabe, Charles Robert Darwin (1809-1882) apresentou suas concepções a respeito do processo evolutivo no livro *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life* (1859) e nas edições subsequentes. Nessa obra, ele defendeu que a evolução ocorre principalmente de modo gradual, pelo acúmulo de variações muito leves que acontecem ao acaso, sobre as quais age a seleção natural – que ele considerava ser o principal, mas não exclusivo, meio de modificação das espécies (Darwin, 1872, p. 421). Embora ele admitisse a existência de variações bruscas, chamadas de *sports*, não as considerou relevantes para o processo evolutivo (Darwin, 1868, p. 213; Martins, 2006, p. 264). Porém, no final do século XIX, alguns paleontólogos, como Alpheus Hyatt (1838-1902), Edward Drinker Cope (1840-1897) e Alpheus Spring Packard Jr. (1839-1905), por exemplo, admitiam que a seleção natural não explicava as evidências apresentadas pelo registro fóssil e restringiram seu papel no processo evolutivo, propondo outras explicações.

Anos mais tarde, já no século XX, a partir da década de 1940, com o desenvolvimento da genética, da teoria da seleção natural e, conseqüentemente, da fusão da nova genética com a teoria da seleção natural, quando os biólogos evolutivos trabalhavam no arcabouço da Síntese

¹ Esta bibliografia apresenta os trabalhos voltados à história da ciência em centenas de revistas especializadas a cada ano.

Moderna, eles passaram a admitir o gradualismo do processo evolutivo, dentre outros aspectos. Porém, no início da década de 1970, Eldredge e Gould voltaram sua atenção para o registro fóssil. Para eles, os padrões observados não refletiam a mudança gradual admitida pela Síntese e a seleção natural atuava de modo diferente do que se havia pensado (Santos, 2015, p. 29). Nesse sentido, propuseram o equilíbrio pontuado (Eldredge & Gould, 1972).

Para explicar os padrões observados no registro fóssil, Eldredge e Gould consideraram que as espécies permanecem morfológicamente estáveis por longos períodos, seguidos por rápidos períodos geológicos de mudanças evolutivas (Eldredge & Gould, 1972). Gould e Eldredge mencionaram que as lacunas no registro fóssil, que os paleontólogos ainda apontavam recorrentemente como um problema para a noção de gradualismo descrito por Darwin, talvez fossem o resultado de um modelo de especiação alopátrica (*Ibid.*, p. 82).

Na época em que apresentaram essas ideias, eles foram criticados por alguns de seus colegas, mas também receberam o apoio de outros que submeteram o equilíbrio pontuado a testes. As críticas incluíam a exclusão do gradualismo, a impossibilidade de testar a proposta do equilíbrio pontuado, entre outras. Anos mais tarde, os dois paleontólogos criticaram a Síntese Moderna considerando-a “inacabada” e que carecia de uma expansão, principalmente no que dizia respeito à importância dada à atuação da seleção natural (Eldredge, 1985; Gould, 2002; Santos, 2015, p. 29).

O objetivo geral desta pesquisa consiste em analisar as contribuições de Gould e Eldredge referentes ao equilíbrio pontuado, no período compreendido entre os anos de 1972 e 1993, e identificar suas implicações para a Síntese Moderna. Nesse sentido, procurou-se responder às seguintes questões:

- a) Quais são as principais ideias de Eldredge e Gould referentes ao equilíbrio pontuado e quais suas implicações para a Síntese Moderna? Qual foi a contribuição de cada um deles?
- b) Em que evidências eles se basearam para propor essa hipótese?
- c) Houve mudanças nas ideias de Eldredge e Gould entre 1972 e 1993? Em caso positivo, quais foram elas?
- d) Quais são os pontos de aproximação e distanciamento entre as propostas de Eldredge e Gould e a teoria original de Darwin?
- e) Quais são os pontos de aproximação e distanciamento entre a proposta de Eldredge e Gould e a Síntese Moderna?
- f) Qual era o contexto científico da época? Como a comunidade científica recebeu a proposta de Eldredge e Gould?

O objetivo de pesquisas como a que foi desenvolvida é investigar a origem e fundamentação de conhecimentos sobre o processo evolutivo, revisitando propostas antigas. Estudos históricos e epistemológicos deste tipo contribuem para a compreensão da natureza e do processo de construção do pensamento científico e para o esclarecimento conceitual das bases da Biologia.

A metodologia nesta pesquisa utilizou por um lado, uma abordagem histórica e, por outro lado, uma análise metodológica.

A abordagem histórica consiste no estudo de obras originais (artigos, livros e correspondência) dos cientistas e do contexto científico, político e social de sua época. Além das fontes primárias, foram consultadas fontes secundárias, isto é, artigos e livros de historiadores da ciência que tratam dos assuntos, problemas ou do período em questão. Esse estudo conduz a uma compreensão tão próxima quanto possível da linguagem, problemática, pressupostos, métodos e conhecimentos gerais da época abordada, de forma a adquirir uma visão semelhante à dos próprios pesquisadores dessa época. Desse modo, evita-se uma interpretação deturpada dos textos antigos. É necessário se distanciar particularmente dos anacronismos, como relacionar conceitos antigos com os atuais – mesmo se forem representados pelas mesmas palavras – e confundir a fundamentação apresentada na época com a aceita atualmente. É importante evitar o erro historiográfico que consiste em procurar e valorizar no passado apenas aquilo que se aceita atualmente, desprezando aquilo que é rejeitado pela ciência atual (historiografia *Whig*). É impossível eliminar totalmente a influência de nossas concepções atuais, mas deve-se evitar, tanto quanto possível, observar o passado tendo em mente as concepções do presente.

Como fontes primárias, utilizamos artigos e livros de Gould e Eldredge, individualmente ou em coautoria, como, por exemplo, Eldredge & Gould (1972), Gould & Eldredge (1977; 1993), Eldredge (1971; 1985) e Gould (1969; 2002), entre outros, e de outros autores, como Simpson (1944; 1953), Mayr (1954; 1963), Stanley (1975), Maynard Smith (1983; 1984) e Dawkins (1986). Como fontes secundárias, utilizamos livros, como Mayr (1982), Smocovitis (1996), Allmon, Kelley & Ross (2009) e Sepkoski (2009; 2012), e teses, como Santos (2015). Também foram utilizados diversos artigos, como Smocovitis (1992), Sepkoski (2019) e Martins (2006), entre outros.

O uso da análise metodológica significa que o estudo não se restringiu à mera descrição do passado, mas procurou discutir aquela ciência com os recursos filosóficos e metodológicos adequados. Por meio desta abordagem, pode-se responder a questões do tipo: se a teoria estava claramente formulada, se era coerente, se estava bem fundamentada em observações e

experimentos, se era testável, se dispunha de bons argumentos, se havia alternativas viáveis etc. Para isso é necessário um conhecimento histórico adequado, bem como um treino em filosofia e metodologia da pesquisa em história da ciência.

Esta dissertação está dividida nesta Introdução e cinco capítulos. O Capítulo 1 trata das concepções de Darwin na sexta edição do *Origin of species*, particularmente a respeito da seleção natural e suas relações com o registo geológico. O Capítulo 2 discute sobre o contexto científico da época em que Gould e Eldredge propuseram o equilíbrio pontuado. O Capítulo 3 apresenta Gould e Eldredge ao leitor, o desenvolvimento da proposta do equilíbrio pontuado e em que evidências eles se basearam. O Capítulo 4 discute a recepção que o equilíbrio pontuado teve por parte da comunidade científica. O Capítulo 5 retoma as questões que nortearam esta pesquisa procurando respondê-las e apresenta algumas considerações sobre o que foi discutido nos capítulos anteriores.

CAPÍTULO 1

DARWIN, SELEÇÃO NATURAL E O REGISTRO GEOLÓGICO

Neste capítulo, discutiremos, de modo geral, a respeito das ideias do naturalista britânico Charles Robert Darwin (1809-1882) presentes no *Origin of species*. Particularmente, abordaremos sua visão sobre a seleção natural e o gradualismo do processo evolutivo. Além disso, trataremos das evidências que ele apresentou em relação ao registro fóssil e como ele procurou responder às críticas referentes a esses aspectos.

1.1 A SELEÇÃO NATURAL

Darwin (Figura 1) apresentou sua teoria conhecida como “teoria da descendência com modificação” nas várias edições do *Origin of species* (Figuras 2 e 3). Ela envolvia vários aspectos – um deles era a lentidão e o gradualismo do processo evolutivo. Dentre os meios de modificação das espécies sugeridos por Darwin, a seleção natural seria o principal, mas não o único (Darwin, 1872, p. 421).

Para uma melhor compreensão da seleção natural, Darwin fez uma analogia da ação da seleção na natureza com o trabalho do criador de animais ou plantas ornamentais – a seleção artificial. No primeiro capítulo do livro, ao falar a respeito da variação no estado doméstico, Darwin escreveu: “como regra geral, não se pode duvidar que a seleção contínua de variações leves, seja nas folhas, nas flores ou nos frutos, produzirá variedades diferentes entre si, sobretudo nesses caracteres” (Darwin, 1872, p. 24). No trecho abaixo reproduzido, percebe-se que Darwin caracterizou o processo de seleção – ainda artificial – como sendo lento e gradual:

O homem preserva e cria a partir de um indivíduo com alguns ligeiros desvios de estrutura, ou toma mais cuidado do que o usual em acasalar seus melhores animais, e assim melhorá-los, e então os animais melhorados espalham-se com lentidão pela vizinhança. [...] Quando forem mais aperfeiçoados por meio do mesmo processo lento e gradual, irão difundir-se e passarão a ser reconhecidos como algo distinto e valorizado, e deverão receber, pela primeira vez, um nome relativo à sua origem. [...] A probabilidade de que algum tipo de registro tenha sido preservado das mudanças lentas e imperceptíveis ocorridas ao longo do tempo será ínfima. (Darwin, 1872, p. 29).

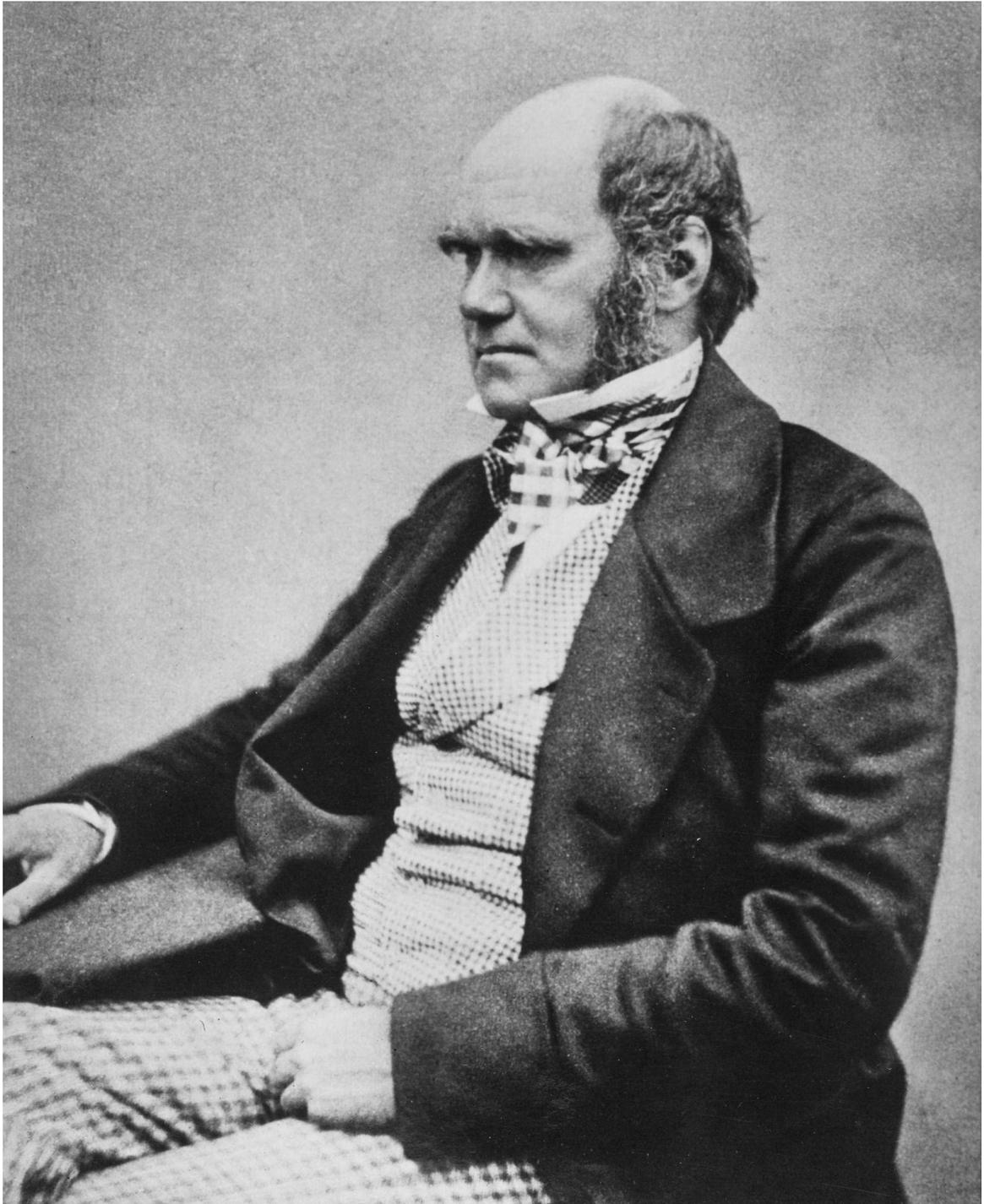


Figura 1. Charles Robert Darwin, provavelmente em 1854.

Fonte: DARWIN, Francis. (Ed.). *The life and letters of Charles Darwin, including an autobiographical chapter. 1: Fontispiece.* London: John Murray, 1887. Disponível em: WYHE, John van. (Ed.). *The complete work of Charles Darwin online.* 2002. (<http://darwin-online.org.uk/>). Acesso em: 10/09/2022.

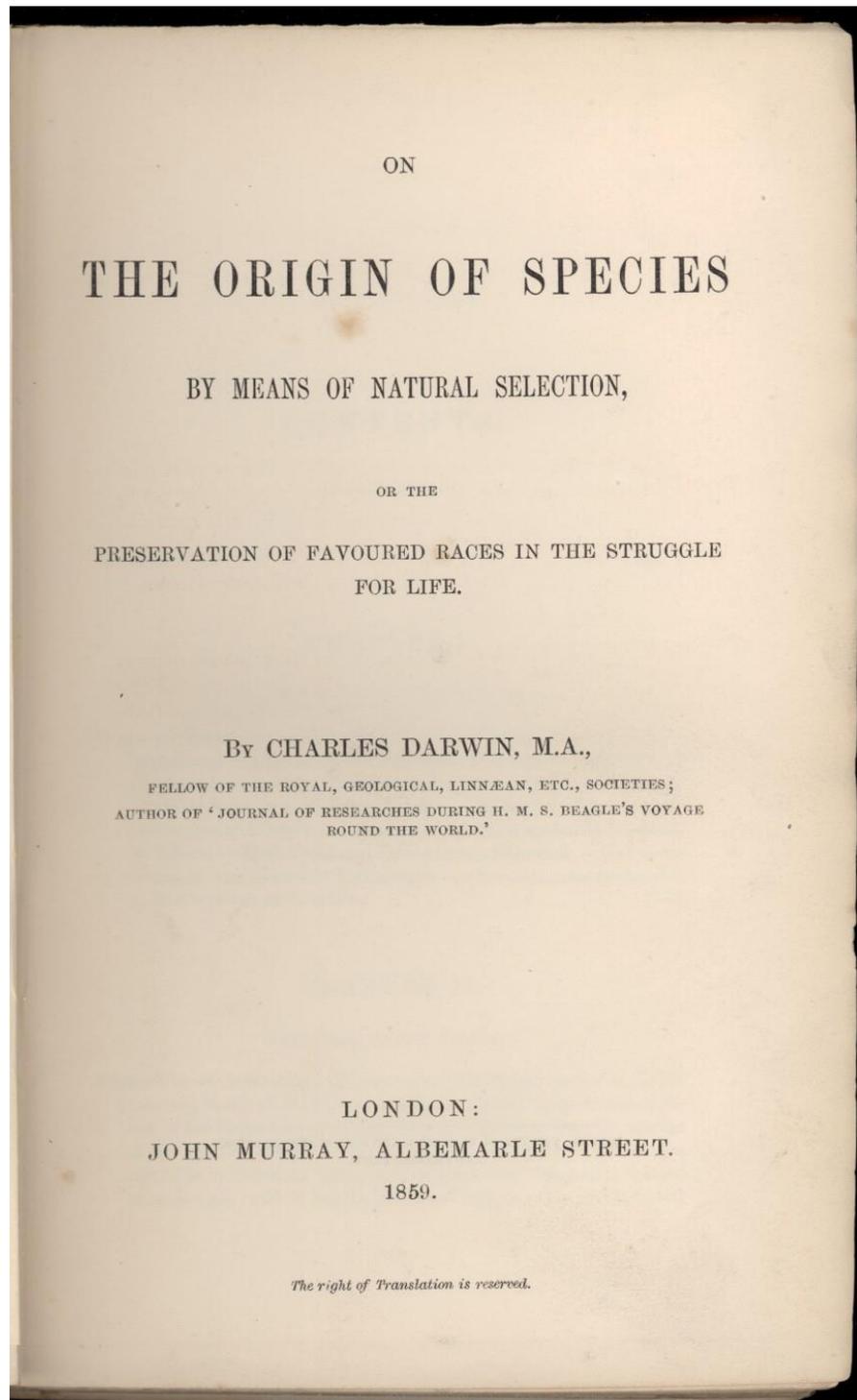


Figura 2. Folha de rosto da primeira edição do *Origin of species*.

Fonte: DARWIN, Charles Robert. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray, 1859. Disponível em:

WYHE, John van. (Ed.). *The complete work of Charles Darwin online*. 2002.

(<http://darwin-online.org.uk/>). Acesso em: 10/09/2022.

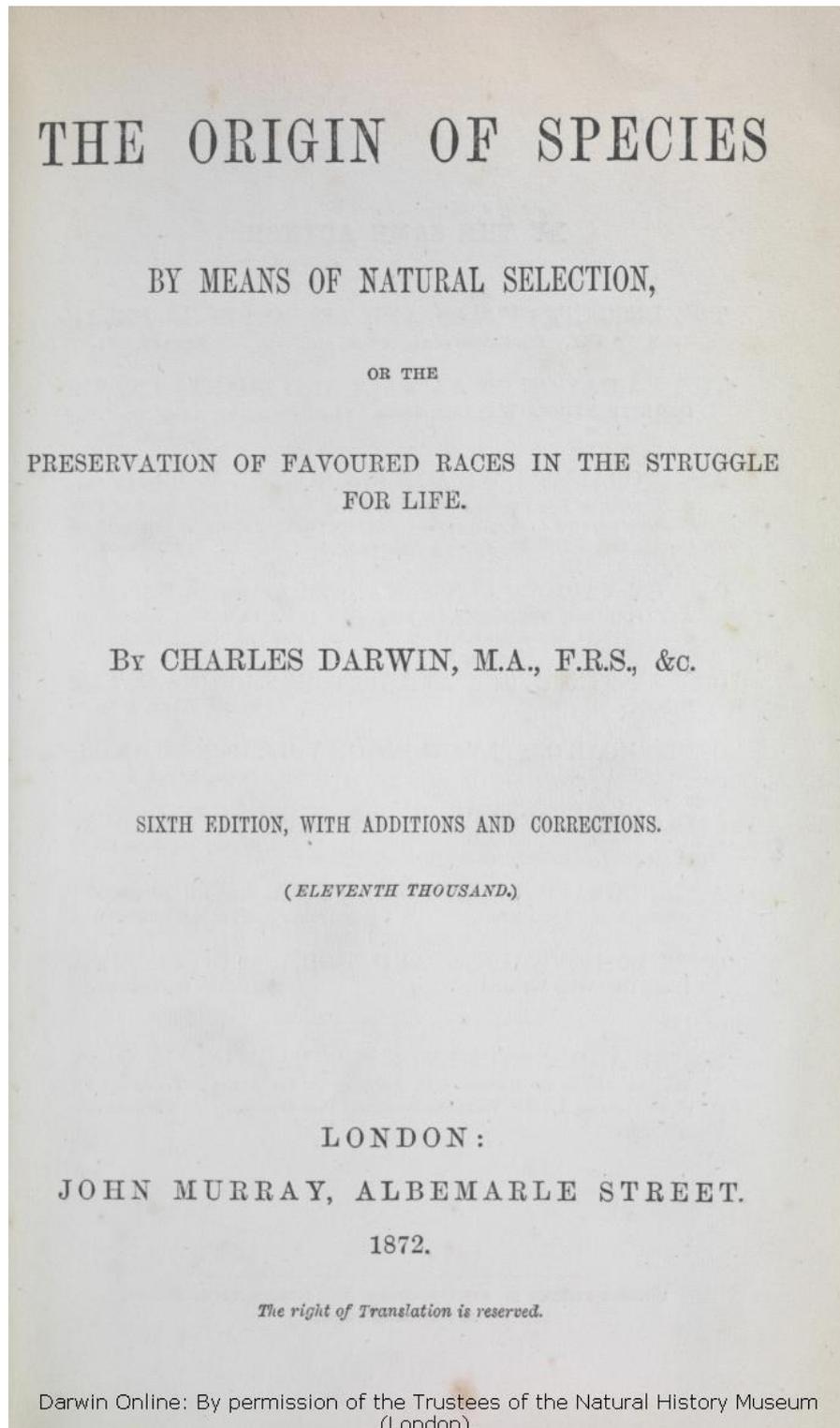


Figura 3. Folha de rosto da sexta edição do *Origin of species*.

Fonte: DARWIN, Charles Robert. *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 6th edition. London: John Murray, 1872.

Disponível em: WYHE, John van. (Ed.). *The complete work of Charles Darwin online*. 2002.

(<http://darwin-online.org.uk/>). Acesso em: 10/09/2022.

No decorrer do *Origin of species*, em vários momentos, Darwin mencionou que o surgimento de novas espécies ocorre de forma muito lenta. Ele comentou: “Temos todos os motivos para acreditar que o processo de manufatura de novas espécies seja lento” (Darwin, 1872, p. 45). Este princípio foi posteriormente retomado pela Síntese Moderna, no século XX.

Apoiado em suas observações referentes à seleção artificial, Darwin fez uma analogia com a seleção natural, colocando sua ideia de que ambas ocorrem por um processo cumulativo. No segundo capítulo, ele escreveu sobre pequenas diferenças que aparecem em filhos dos mesmos pais:

Essas diferenças individuais são da maior importância para nós, pois quase sempre são herdadas e devem ser familiares a qualquer um; e, desta maneira, fornecem material para que a seleção natural atue e acumule como o homem acumula em qualquer que seja a direção. (Darwin, 1872, p. 34).

Darwin considerou que as espécies surgem inicialmente como variedades de outra espécie que vão se distanciando pelo princípio da divergência de caracteres (Darwin, 1872, pp. 86-87). Para ele, não havia necessidade de isolamento geográfico no início do processo de modificação; bastava que a área fosse grande. Ele acrescentou que havia uma dificuldade em diferenciar espécie de variedade. Além disso, não seria possível precisar em anos o tempo em que as modificações ocorreram.

Conforme Darwin (1872), a seleção natural age sobre variações leves que ocorrem ao acaso e são transmitidas aos descendentes. Nem todo o indivíduo que nasce consegue sobreviver e deixar descendentes. Há uma luta pela existência e os indivíduos que tiverem alguma leve vantagem em relação a seus semelhantes têm uma maior chance de sobreviver e deixar descendentes. As variações úteis são transmitidas aos descendentes, o que leva a uma modificação lenta e gradual da população (Martins, 2006, pp. 263-264).

Darwin explicou: “Eu chamei este princípio por meio do qual a variação leve, se útil, é preservada, de Seleção Natural, para expressar sua relação com o poder humano da seleção” (Darwin, 1872, p. 49). A luta pela existência², termo cunhado por Herbert Spencer (1820-1903), poderia ser aplicado no sentido amplo e metafórico, levando em conta as relações mútuas de dependência entre os seres organizados, incluindo não apenas a vida do indivíduo, mas também o sucesso em deixar descendentes (Carmo, 2006, p. 41).

² A luta pela existência poderia ocorrer entre indivíduos de uma mesma espécie, indivíduos de espécies diferentes e entre as espécies e o ambiente (Darwin, 1872, p. 33).

A seleção natural estaria agindo continuamente sobre as variações leves. Assim, não poderia produzir modificações grandes ou súbitas. Ela só atuaria lentamente, por meio de passos pequenos:

A seleção natural todo dia e a toda hora faz um escrutínio, em todo o mundo, das menores variações, rejeitando as que são ruins, preservando e acrescentando as que são boas [...]. Não vemos nenhuma dessas mudanças lentas em progresso, até que a mão do tempo deixe marcada a longa passagem das eras, e, mesmo assim, a nossa visão sobre as eras geológicas é tão imperfeita que vemos apenas que as formas de vida são agora diferentes do que foram outrora. (Darwin, 1872, pp. 65-66).

Darwin enfatizou essas ideias ao longo de toda sua obra:

A seleção natural pode agir somente pela preservação e acúmulo de modificações infinitamente pequenas que são herdadas, cada uma útil para o ser preservado; e como a geologia moderna praticamente banuiu algumas visões como a escavação de grandes vales por um único dilúvio, a seleção natural bane a crença da criação contínua de novos seres orgânicos ou de qualquer mudança grande e repentina em sua estrutura. (Darwin, 1872, pp. 95-96).

Segundo Darwin, a seleção natural pode levar muito tempo para modificar algum órgão ou estrutura:

Qualquer parte ou órgão que se tenha desenvolvido de uma forma ou dimensão extraordinária, em comparação com a mesma parte ou órgão em uma espécie do mesmo gênero, deve ter passado por um número extraordinário de modificações, desde o período em que a espécie se ramificou do progenitor comum do gênero. (Darwin, 1872, p. 153).

Para ele, “a seleção natural é um processo lento, e as mesmas condições favoráveis devem perdurar por muito tempo para que seja produzido um efeito marcante” (Darwin, 1872, p. 180). Em diversos momentos do *Origin*, ele salientou que “a variação é um processo lento, longo e contínuo” (*Ibid.*, p. 169, por exemplo).

Darwin esclareceu que gêneros e classes diferentes de espécies não sofrem modificações no mesmo ritmo ou grau. O processo de modificação afeta poucas espécies simultaneamente. E acrescentou:

Se tais variações ou diferenças individuais que possam surgir se acumularem por meio da seleção natural em maior ou menor grau, causando maior ou menor aumento de

modificação permanente, dependerá de várias contingências complexas – das variações serem de natureza benéfica, da liberdade de cruzamento, da mudança lenta das condições físicas da região, da imigração de novos colonos e da natureza de outros habitantes com as quais as espécies em variação entram em competição. Assim, não é que uma nova espécie deva conservar a forma idêntica por tempo mais longo do que outras; ou, se mudar, deva mudar em grau menor. (Darwin, 1872, p. 291).

Darwin citou o cânone *Natura non facit saltum*, utilizado por diversas áreas do conhecimento, como matemática e economia, e fez uma relação com a seleção natural:

Segundo a teoria da seleção natural, podemos entender com clareza o significado do velho cânone da história natural *Natura non facit saltum*. Tal cânone não é de todo correto se considerarmos apenas os habitantes atuais do mundo; porém se incluirmos todos os das épocas passadas, conhecidas e desconhecidas, o princípio mostra-se rigorosamente verdadeiro. (Darwin, 1872, p. 166).

Na época em que Darwin propôs sua teoria, ou mesmo posteriormente, nem todos os naturalistas que admitiam a evolução biológica aceitavam que o processo evolutivo ocorresse somente de forma lenta e gradual. Thomas Henry Huxley (1825-1895), o *bulldog* de Darwin, considerava que Darwin deveria ter prestado mais atenção nas variações saltacionais. Alguns dias antes da publicação do *Origin*, Huxley escreveu uma carta para Darwin, em que dizia:

As únicas objeções que me ocorreram são 1ª que você se sobrecarregou com uma dificuldade desnecessária ao adotar ‘*Natura non facit saltum*’ tão sem restrições. Eu acredito que ela faz, sim, pequenos saltos [...]. (Carta de T. H. Huxley para Darwin, 23 de novembro de 1859). (Burkhardt, & Smith., 1985).

Vários anos após a morte de Darwin, em carta dirigida ao naturalista inglês William Bateson (1861-1926), Huxley comentou:

Vejo que você está inclinado a defender a possibilidade de consideráveis ‘saltus’ por parte da Dama Natureza em suas variações. Eu sempre tive a mesma visão, para o desgosto do Sr. Darwin, e costumávamos debater isso com frequência. (Carta de T. H. Huxley para Bateson, 20 de fevereiro de 1894). (Blinderman & Joyce, 1998).

Na década de 1860, foram encontrados casos de aparecimento súbito de variedades em vegetais, por Dominique Alexandre Godron (1807-1880) e Heinrich Hoffmann (1809-1894)³ e por Thomas Meehan (1826-1901) (Stubbe, 1972, pp. 191; 224; Martins, 1999, p. 69). Mais

³ Por exemplo, em *Papaver rhoeas* e *Centaurus cyanus*.

tarde, Hugo de Vries (1848-1935), Sergei Ivanovich Korschinsky (1861-1900) ou mesmo Bateson descreveram casos de variações bruscas e atentaram para a sua relevância no processo evolutivo (Stubbe, 1972, p. 225).

É importante mencionar que embora Darwin considerasse que as variações ocorriam principalmente de maneira lenta e gradual, não negava a existência de variações bruscas no homem, animais ou plantas cultivadas – chamadas de *sports*. Estas ocorreriam mais raramente, tendo pouca relevância para o processo evolutivo (Martins, 2006, p. 264). Ele discutiu mais detalhadamente sobre elas na obra *The variation of animals and plants under domestication* (Darwin, 1868, p. 213).

No capítulo final da sexta edição do *Origin of species*, ele comentou:

Há alguns que ainda pensam que as espécies de repente deram origem, de maneira inexplicável, a formas novas e totalmente diferentes. Mas, como tentei demonstrar, há evidências de peso que podem ser colocadas contra a admissão de modificações grandes e abruptas. Sob o ponto de vista científico, e caminhando em direção a maiores investigações, há pouca vantagem em acreditar que novas formas se desenvolvem de maneira súbita e inexplicável, originárias de formas antigas completamente diferentes, e continuar com a antiga crença na criação das espécies a partir da poeira da terra. [...] Algumas vezes os resíduos fósseis tendem a preencher grandes intervalos entre ordens existentes. (Darwin, 1872, pp. 548-549).

Ele atribuía muitos dos casos apresentados à seleção artificial. Em suas palavras:

Não podemos supor que todas as variedades foram, de súbito, produzidas com tamanha perfeição e utilidade como as vemos hoje. A chave é a capacidade do homem de fazer a seleção cumulativa: a natureza nos dá variações sucessivas e o homem as acumula em certas direções que lhe são úteis. (Darwin, 1872, p. 22).

Por outro lado, embora considerasse que a seleção natural fosse o principal meio de modificação das espécies, Darwin apontou outros, como a seleção sexual e a herança de caracteres adquiridos, deixando em aberto outras possibilidades (Martins, 2006, p. 264). Assim, havia casos no processo evolutivo que não eram explicados pela seleção natural.

Darwin se deparou com vários críticos à sua teoria, como Louis Agassiz⁴ (1807-1873) e St. George Jackson Mivart⁵ (1827-1900). Ambos consideravam que havia casos que não eram

⁴ Ver, por exemplo, sua resenha crítica do *Origin of species* em Agassiz, 1860.

⁵ Sobre as críticas de Mivart à proposta de Darwin, ver, por exemplo, Regner, 2006.

explicados pela seleção natural como os estágios incipientes das estruturas úteis ou a escassez de formas intermediárias no registro fóssil.

Ao se referir à posição de Mivart e outros naturalistas em relação ao surgimento de espécies de maneira súbita, Darwin assim se expressou:

Assim para que uma espécie nova surja de repente pelo modo suposto pelo Sr. Mivart, é necessário acreditar, contradizendo toda a analogia, que um imenso número de indivíduos mudados de maneira fantástica tenha aparecido simultaneamente em alguma região. Tal dificuldade, como no caso da seleção inconsciente feita pelo homem, é evitada na teoria da evolução gradual, pela preservação de grande número de indivíduos que variaram mais ou menos em qualquer direção favorável e a destruição de um grande número de outros que variaram de maneira oposta. Não há dúvida de que muitas espécies se desenvolveram de uma forma de extrema gradação. [...] Em um grande número de espécies intimamente relacionadas ou representativas [...] podem ser encontradas numerosas gradações sutis que se interligam a estruturas com diferenças amplas. Grandes grupos de fato só são compreensíveis a partir do princípio de que as espécies se desenvolveram por meio de passos gradativos. [...] Podemos sustentar que algumas [espécies] se desenvolveram de maneira diferente e abrupta. Contudo, só devemos admitir essa possibilidade se tivermos uma evidência forte. (Darwin, 1872, p. 202).

1.2 A ESCASSEZ DE FORMAS INTERMEDIÁRIAS NO REGISTRO FÓSSIL

Como se sabe, a escassez de formas intermediárias no registro fóssil foi um ponto que recebeu muitas críticas daqueles que eram contrários à transmutação das espécies, mesmo antes de Darwin⁶. Darwin procurou explicar, respondendo a essas críticas:

Uma classe de fatos como o surgimento repentino de uma forma de vida nova e distinta em nossas formações geológicas leva a crer, à primeira vista, em um desenvolvimento abrupto. Entretanto, o valor de uma evidência como essa depende inteiramente da exatidão do registro geológico em relação aos períodos da história do mundo. Se o registro for tão fragmentado como afirmam vários geólogos, não há nada de estranho no surgimento de novas formas que parecem ter-se desenvolvido de modo tão súbito. A menos que admitamos que as transformações sejam tão prodigiosas como as que faz crer o Sr. Mivart, como o desenvolvimento súbito das asas dos pássaros ou dos morcegos, ou a conversão repentina de um hipário⁷ em um cavalo, a crença em modificações abruptas dificilmente poderá ser esclarecida dada a deficiência de conexão dos elos em nossas formações geológicas. (Darwin, 1872, p. 203).

⁶ Como Georges Cuvier (1769-1832), por exemplo.

⁷ Grupo extinto de equinos, semelhantes aos cavalos contemporâneos.

Na quinta edição do *Origin*, Darwin explicou que, como as espécies próximas descendem de um progenitor comum, durante o processo de modificação ocorre sua adaptação às condições de vida na própria região. Nesse processo, uma delas pode suplantar e exterminar o progenitor e as formas intermediárias. As formas intermediárias teriam duração curta e, durante processos posteriores de modificação pela seleção natural, seriam suplantadas pelas formas com que se relacionavam. Provavelmente, em determinados momentos, houve formas intermediárias, mas a seleção natural poderia tê-las eliminado, bem como as formas parentais (Darwin, 1869, p. 208; Almeida Filho, 2008).

Segundo Darwin, as espécies demoram muito tempo para se adaptar e estariam restritas geograficamente nesse período, mas quando bem adaptadas, se espalham rapidamente e de forma extensa por todo o mundo. E, por isso – mas não apenas –, é difícil encontrar formas intermediárias no registro geológico.

Outra hipótese apresentada por Darwin para a escassez ou ausência de formas intermediárias seria que a maior parte dos continentes anteriormente teria sido constituída por ilhas separadas. Nessas ilhas poderiam ter sido formadas espécies distintas, sem a possibilidade da existência de variedades intermediárias em zonas intermediárias (Darwin, 1872, p. 135).

Do ponto de vista empirista, que era a concepção de ciência aceita na época, Darwin deveria fornecer fatos, evidências empíricas que corroborassem sua teoria.

Ele reconhecia que a ausência de formas intermediárias constituía o principal problema para sua teoria. No capítulo 6, ele indagou:

Por que se as espécies descendem de outras espécies por gradações precisas, não vemos, por toda parte, inúmeras formas transitórias? [...] E ao invés disso as espécies são, como nós as vemos, tão bem definidas? Tanto seus pais quanto todas as variedades de transição, em geral, foram exterminados pelo próprio processo de formação e aperfeiçoamento da nova forma. Mas, como por meio desta teoria devem ter existido muitas formas de transição, por que é que não as encontramos sobre a crosta da Terra? (Darwin, 1872, pp. 133-134).

Nesse sentido, Darwin procurou apresentar algumas hipóteses. Atribuiu a ausência de formas intermediárias, principalmente, à imperfeição do registro geológico:

O número de variedades intermediárias que deve ter existido pode ter sido imenso. Por que então as formações geológicas e suas camadas não estão repletas desses elos intermediários? A geologia com certeza não revela essa cadeia orgânica de gradação sutil, e essa talvez seja a objeção mais óbvia e séria que pode ser usada contra a minha

teoria. Acredito que a explicação para isso repousa na extrema imperfeição dos registros geológicos. (Darwin, 1872, pp. 264-265).

Além disso, Darwin escreveu que as coleções paleontológicas também eram imperfeitas, e que a superfície da Terra precisava ser mais explorada nesse sentido. Segundo ele, “todos são unânimes em aceitar que nossas coleções são imperfeitas. [...] Apenas uma pequena parte da superfície da Terra foi geologicamente explorada e, mesmo assim, sem a atenção devida, como provam as feitas a cada ano na Europa” (Darwin, 1872, p. 270).

Acrescentou outros fatores que contribuíam para a escassez de formas intermediárias no registro fóssil, como as dificuldades inerentes à fossilização, a imprecisão da deposição das camadas sedimentares e as ações químicas e atmosféricas que sofrem, os lugares de difícil preservação, como orlas, e grandes depósitos que foram inteiramente destruídos:

O acúmulo dos sedimentos deve ter ocorrido [...] nas profundezas dos oceanos, onde [...] não deveria haver muitas formas de vida, como se observa atualmente, e a massa ao ser elevada apresenta um registro imperfeito dos organismos que devem ter existido na vizinhança durante o acúmulo. (Darwin, 1872, p. 290-291).

Com relação ao aparecimento súbito de grupos de espécies próximas nos mais profundos estratos fossilíferos conhecidos, Darwin argumentou que ainda havia muito a ser encontrado sobre as camadas geológicas e que pairavam muitas dúvidas sobre a sua datação (Darwin, 1872, p. 282).

No ver de Darwin, apesar de serem encontradas muitas ligações entre as espécies atuais e as que existiram outrora nas formações geológicas, não se podia encontrar muitas formas puras em transição que fossem capazes de reuni-las em um só todo. A maneira súbita pela qual os muitos grupos de espécies surgiram pela primeira vez nas formações europeias e a quase total ausência de formações ricas em fósseis abaixo dos estratos do Cambriano teria levado paleontólogos, como Georges Cuvier (1769-1832), Agassiz, Joachim Barrande (1799-1883), Camille Pictet (1864-1893), Hugh Falconer (1808-1865) e Edward Forbes (1815-1854), e geólogos, como Charles Lyell (1797-1875), Roderick Murchison (1792-1871) e Adam Sedgwick (1785-1873), a acreditarem na fixidez das espécies (Darwin, 1872, p. 289). Em outra passagem, Darwin escreveu:

A imperfeição do registro geológico resulta em grande parte de uma causa mais importante do que qualquer das antes mencionadas; ou seja, de que várias formações foram sendo separadas entre si durante vastos intervalos de tempo. Essa doutrina vem

sendo admitida com ênfase por muitos geólogos e paleontólogos que, como E. Forbes, não acreditam na transformação das espécies. Ao observarmos as formações representadas em tabelas ou descritas em textos, ou quando as acompanhamos na natureza, é difícil deixar de acreditar que elas tenham sido formadas de maneira íntima e consecutiva. Mas sabemos, por exemplo, a partir do grande trabalho do Sr. R. Murchison na Rússia, que nesse país são imensos os espaços vazios entre as formações superpostas. (Darwin, 1872, pp. 271-272).

Darwin, então, concluiu:

Se, então, o registro geológico é imperfeito, como muitos acreditam, pelo menos se pode afirmar que não é possível provar o quanto é perfeito, as principais objeções à teoria da seleção natural diminuem muito ou mesmo desaparecem. (Darwin, 1872, p. 315).

Ele ainda considerou que a dificuldade para encontrar formas intermediárias poderia estar relacionada, inclusive, com os longos períodos em que as espécies poderiam permanecer inalteradas:

Embora cada espécie deva ter passado por numerosos estágios de transição, é provável que os períodos durante os quais cada uma sofreu modificações, embora muitos e longos medidos em anos, tenham sido curtos em comparação com os períodos durante os quais cada uma permaneceu em uma condição inalterada. Essas causas, tomadas em conjunto, explicarão em grande parte por que – embora encontremos muitos elos – não encontramos variedades intermináveis, conectando todas as formas extintas e existentes pelos mais sutis passos graduados. (Darwin, 1972, p. 313).

1.3 AS ESPÉCIES PODEM PERMANECER INALTERADAS

Apesar das informações levantadas anteriormente, a partir da quarta edição do *Origin* (1866), em alguns momentos, Darwin explicou que as formas podem permanecer inalteradas por longos períodos, e que as modificações nem sempre são contínuas. Podemos perceber essas ideias nesta parte sobre as batalhas de luta pela sobrevivência, em que Darwin escreveu:

A longo prazo, [...] as forças estão tão bem equilibradas que a face da natureza permanece uniforme por longos períodos, embora com certeza baste uma causa insignificante para propiciar a vitória de um ser orgânico sobre outro. (Darwin, 1872, p. 57).

No capítulo 6, entre as páginas 116 e 117 do *Origin* (1859), Darwin introduziu um diagrama (Figura 4), a única ilustração presente na obra, procurando mostrar a relação entre ancestrais e descendentes.

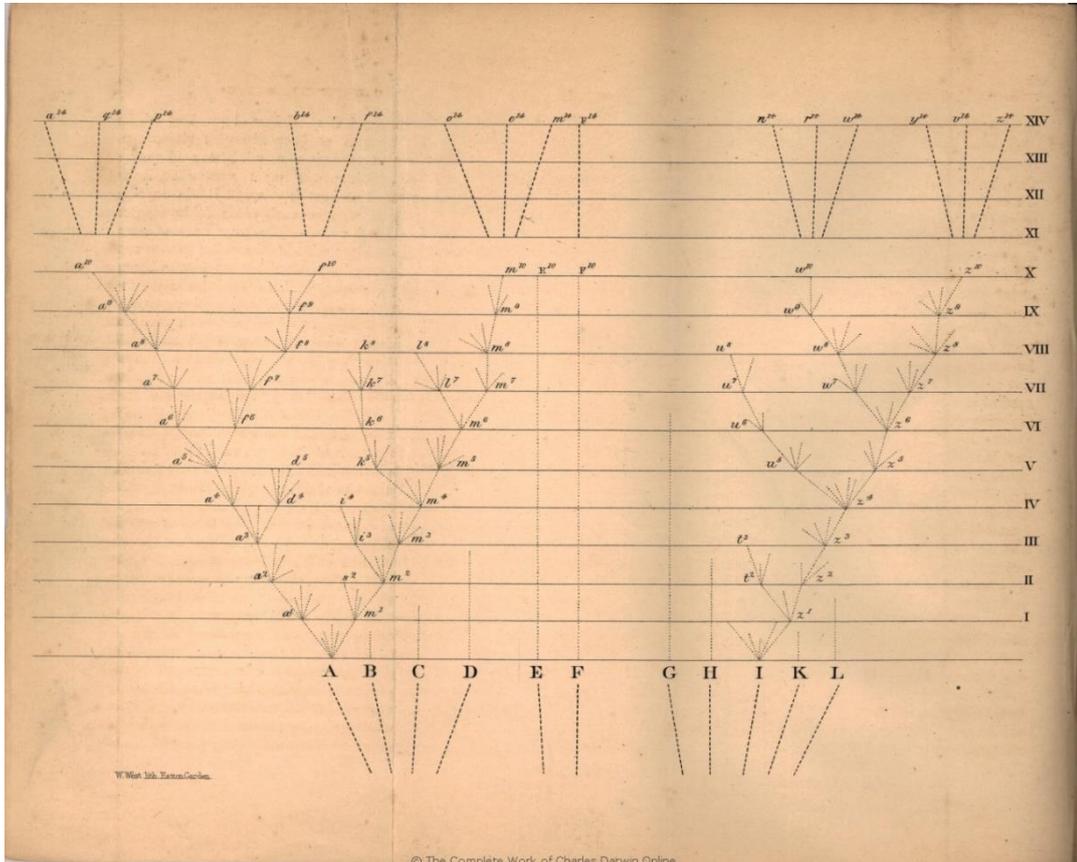


Figura 4. Diagrama litográfico das gerações, desenhado por William West.

Fonte: DARWIN, Charles Robert. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Pp. 116-117. London: John Murray, 1859.

Disponível em: WYHE, John van. (Ed.). *The complete work of Charles Darwin online*. 2002.

(<http://darwin-online.org.uk/>). Acesso em: 10/09/2022.

A respeito do diagrama, ele enfatizou:

Contudo, devo frisar aqui que não suponho que o processo aconteça com a regularidade com que está representado no diagrama, embora nele esteja de certa forma irregular, e tampouco que seja contínuo; é muito mais provável que cada forma permaneça inalterada por longos períodos e que em seguida sofra modificações. (Darwin, 1872, p. 91)

Em outros momentos, Darwin supôs que as espécies devem permanecer inalteradas por um longo período:

Uma consideração muito importante [...] é que o período durante o qual cada espécie sofreu modificação, embora longo quando medido em anos, foi provavelmente curto em comparação com aquele em que permaneceu sem sofrer qualquer mudança. (Darwin, 1872, p. 279).

No capítulo final do *Origin*, (“Recapitulação e conclusão”), Darwin acrescentou:

Muitas espécies uma vez formadas nunca passaram por qualquer outra alteração, e se tornam extintas sem deixar descendentes modificados; e os períodos durante os quais as espécies passam por modificações, embora longos quando medidos em anos, foram curtos em comparação com os períodos durante os quais conservavam a mesma forma. (Darwin, 1872, pp. 408-409).

1.4 OUTROS ASPECTOS DA TEORIA DE DARWIN

Podemos também levar em conta as considerações que Darwin fez a respeito do papel da migração e do endemismo para explicar a incompletude do registro fóssil e responder a algumas objeções. Sobre formas diferentes serem encontradas no mesmo registro geológico, ele escreveu:

Quando duas formações foram depositadas em duas regiões durante períodos muito próximos, mas não exatamente iguais, se supõe que fosse encontrada em ambas a mesma sucessão usual em formas de vida [...]. Mas as espécies não coincidiram exatamente, porque estiveram um pouco mais de tempo em uma região do que em outra para modificação, extinção e migração. (Darwin, 1872, p. 300).

Para Darwin, as espécies se modificariam, inicialmente, no mesmo local de suas espécies-origem e, posteriormente, migrariam e poderiam explorar novos habitats. A concepção de Darwin em relação à formação das espécies poderia ser enquadrada parcialmente no que, anos mais tarde, a biologia reconheceria como especiação simpátrica⁸.

⁸ Na especiação simpátrica, termo introduzido no início do século XX, diferentes espécies surgem de uma população ancestral no mesmo espaço onde coabitam, através do processo de acasalamento seletivo (Andrade, 2010, pp. 9-10). Entretanto, existem estudiosos que discordam que Darwin relacionava estritamente o princípio da divergência de caracteres com a especiação simpátrica (Mallet, 2008, p. 8).

Ainda assim, ele atentou para a importância das barreiras para a migração. Em seu ver:

As barreiras desempenham um papel importante na migração, como faz o tempo no tocante ao lento processo da modificação através da seleção natural. Espécies extensamente difundidas, com abundância de indivíduos que já triunfaram sobre muitos competidores em seu próprio território amplo, terão melhor oportunidade de ocupar novos lugares quando se espalham em novas regiões. Em seu novo habitat serão expostas a novas condições e com frequência irão passar por maiores modificações e aperfeiçoamentos, e assim irão tornar-se ainda mais vitoriosas e produzirão grupos de descendentes modificados. (Darwin, 1872, p. 319).

Sobre as modificações que as espécies podem sofrer ao chegar em uma ilha, de acordo com o ambiente dessa ilha, Darwin atribuiu à seleção natural e à adaptação as causas das modificações. Sobre isso, ele explicou:

Quando em épocas passadas um imigrante se estabeleceu pela primeira vez em uma das ilhas, ou quando em seguida se espalhou de uma para outra, sem dúvida teria sido exposto a condições diferentes nas ilhas diferentes, porque teria que competir com um conjunto diferente de organismos. (Darwin, 1872, pp. 355-356).

Assim, Darwin explicou por que as espécies das ilhas, em grande proporção, são endêmicas e peculiares, e após a modificação, aparentam ter sofrido mudanças abruptas no registro fóssil. No último capítulo do *Origin*, ele escreveu:

As variedades locais não se espalham por outras regiões ainda mais distantes até que se tenham modificado e aperfeiçoado de forma considerável; e quando se tenham espalhado, e são descobertas em uma formação geológica, parecem que, de repente, foram criadas ali e serão simplesmente classificadas como espécies novas. (Darwin, 1872, p. 409).

1.4 ALGUMAS CONSIDERAÇÕES

Neste capítulo, foi possível ter uma ideia de como Darwin via o processo evolutivo em relação ao gradualismo, mostrando algumas particularidades que, de um modo geral, não são mencionadas na historiografia e nem consideradas no período da Síntese Moderna conforme veremos no próximo capítulo – como, por exemplo, a ideia de que as espécies poderiam passar por longos tempos sem modificações.

Embora Darwin atribuísse à seleção natural o papel principal da transmutação das espécies, não descartou outros mecanismos. Por outro lado, Darwin reconheceu a dificuldade de fornecer explicações quando outros estudiosos da época questionaram a respeito das lacunas do registro fóssil, atribuindo essa como a maior objeção à sua teoria. Segundo eles, o gradualismo da seleção natural não era documentado pelas evidências paleontológicas. Darwin respondeu a essas questões argumentando que o registro fóssil era imperfeito, que as coleções paleontológicas ainda eram escassas e, ainda, comentando as dificuldades do processo de fossilização. Contudo, algumas explicações de Darwin para as lacunas no registro fóssil não foram acompanhadas por evidências empíricas, o que do ponto do empirismo aceito na época, era problemático.

CAPÍTULO 2

O CONTEXTO CIENTÍFICO EM QUE OCORREU A PROPOSTA DO EQUILÍBRIO PONTUADO

Neste capítulo, trataremos principalmente da situação científica no período em que Stephen Jay Gould (1941-2002) e Niles Eldredge propuseram o equilíbrio pontuado, quando estava ocorrendo o movimento conhecido como Síntese Moderna. Abordaremos a visão que, de um modo geral, era aceita sobre vários elementos do processo evolutivo, incluindo a especiação. Contudo, em alguns momentos voltaremos no tempo para recuperar alguns aspectos importantes.

2.1 ANTECEDENTES HISTÓRICOS

Como vimos no capítulo anterior, a proposta de Charles Robert Darwin (1809-1882) acarretou mudanças no estudo dos seres vivos. Na ocasião, houve aqueles que não a aceitaram em sua totalidade, como Louis Rodolphe Agassiz (1807-1873) (Donda, 2022) ou George Jackson Mivart (1827-1900) (Regner, 2006), por exemplo, e aqueles que faziam parte do círculo de Darwin e, após sua morte, rejeitaram alguns dos aspectos da sua teoria, introduzindo novas ideias. Esse segundo caso, sugere a existência de um amplo programa de pesquisa darwiniano (Kitcher, 1985; Lennox, 1992; Martins, 2006, pp. 265-266; Martins, 2019).

Um dos aspectos da teoria de Darwin que mais sofreu críticas foi a seleção natural, para ele, “o principal, mas não exclusivo meio de modificação das espécies” (Darwin, 1872, p. 421). Essas críticas vieram em grande parte de paleontólogos, como dois alunos de Agassiz em Harvard, Edward Drinker Cope (1840-1897) e Alpheus Hyatt (1838-1902), entre outros, como Alpheus Spring Packard Jr. (1839-1905), por exemplo. Para eles, as evidências encontradas no registro fóssil não eram compatíveis com a ação da seleção natural e o gradualismo, já que havia uma ausência de formas intermediárias em longos períodos geológicos. Darwin procurou responder a essa questão, como vimos no capítulo anterior.

Ernst Walter Mayr (1904-2005) considerou que, após a morte de Darwin, os biólogos evolutivos seguiam duas tradições de pesquisa⁹, a saber: a experimentalista e a naturalista. Essa divisão estava relacionada aos métodos, abordagens e perguntas que norteavam suas pesquisas, no que dizia respeito a aspectos referentes à evolução como variação e herança (Mayr, 1982, p. 540).

Os naturalistas estudavam os fenômenos evolutivos na natureza relacionados à diversidade, particularmente as influências ambientais, preocupando-se, portanto, com as causas remotas. Dentre os naturalistas dessa época, Mayr menciona, além do próprio Darwin, Alfred Russel Wallace (1823-1913), Lionel Walter Rothschild (1868-1937), Heinrich Ernst Karl Jordan (1861-1959) e Edward Bagnall Poulton (1856-1943) (Mayr, 1982).

Já a tradição de pesquisa experimentalista investigava resultados de cruzamentos experimentais, processos fisiológicos e de divisão celular, por exemplo. Logo, seu interesse estava voltado para as causas próximas. Dentre os experimentalistas desse período, incluem-se William Bateson (1861-1926), Hugo de Vries (1848-1935), Wilhelm Johannsen (1857-1927) e Thomas Hunt Morgan (1866-1945) (Mayr, 1982, p. 540).

Segundo Mayr, nesse período, “paleontólogos, taxonomistas, naturalistas e geneticistas falavam línguas diferentes e achavam cada vez mais difícil se comunicar uns com os outros” (Mayr, 1982, p. 540). No que pese às dificuldades de aplicar rótulos aos cientistas (ver, por exemplo, Martins, 1995), é importante mencionar que havia várias divergências entre os biólogos evolutivos.

As divergências se acentuaram no final do século XIX¹⁰ e início do século XX durante o período em que alguns estudiosos consideraram como tendo ocorrido o “eclipse do darwinismo”¹¹, um período em que o papel da seleção natural foi minimizado. Entre alguns dos

⁹ Mayr empregou o termo no sentido adotado pelo filósofo da ciência Larry Laudan (1941-2022). Suas ideias serão apresentadas nas páginas seguintes.

¹⁰ De acordo com o entomólogo Vernon Myman Lyman Kellogg (1867-1937), no final do século XIX, os pontos de divergência sobre a interpretação do processo evolutivo aumentaram (Kellogg, 1907). Dentre eles, estavam: A herança é *soft* ou *hard*? Os principais fatores na evolução são mutações, seleção, influência do meio ou tendências intrínsecas? A evolução é gradual ou saltacional? (Mayr, 1982, p. 541).

¹¹ Esse termo foi, inicialmente, utilizado pelo ictiólogo David Starr Jordan (1851-1931), em 1925, para caracterizar o período em que o darwinismo e a influência ambiental na evolução estavam em relativo declínio em relação aos interesses dos biólogos (ver Largent, 2009, p. 5). Posteriormente, foi utilizado por Julian Sorell Huxley (1887-1975), no *Evolution: the modern synthesis* (1942) (ver Bowler, 1983). Entretanto, alguns estudiosos discutem a respeito de como os acontecimentos desse período foram posteriormente resgatados pelo grupo de estudiosos que concebeu a Síntese Moderna (ver Araújo & Araújo, 2017, por exemplo).

motivos desse movimento, está a emergência do grupo de pesquisadores experimentalistas, mais novo em relação à tradição naturalista. Em estudos com cruzamentos experimentais, se depararam com resultados conforme os padrões encontrados por Gregor Mendel (1822-1884) em *Pisum*. Nos cruzamentos experimentais, os chamados mendelianos trabalhavam com características que eram herdadas principalmente de forma descontínua, o que tornava o papel da seleção natural não tão proeminente como nos casos em que as características eram herdadas de modo contínuo, como o peso, estatura e outras, com as quais o grupo dos biometricistas trabalhava (Ver, por exemplo, Martins, 2005; 2007a). Vale lembrar que, dentre os mendelianos, havia aqueles que se dedicaram a essa linha experimental, como Bateson, cujos experimentos embora atribuísssem à seleção natural um papel menos proeminente, não negavam sua existência (Martins, 1999; 2006, p. 270).

2.2 A SÍNTESE MODERNA

De acordo com Mayr, as discordâncias entre os biólogos evolutivos perduraram até meados da década de 1930. Entre 1936 e 1947, mais precisamente, ocorreu o movimento da Síntese Evolutiva Moderna¹², referida assim por Julian Sorell Huxley (1887-1975) (Figura 4). Em vários encontros, eles chegaram a um consenso sobre alguns pontos: o processo evolutivo é principalmente gradual, e ocorre pela ação da seleção natural sobre a mudança na frequência dos genes e recombinação; a espécie consiste em agregados populacionais isolados em termos reprodutivos; há um efeito dos fatores ecológicos (nicho, ocupação, competição na diversidade) sobre os táxons mais elevados (Mayr, 1982, p. 567). Mas, principalmente, a negação da herança de caracteres adquiridos, do saltacionismo, do essencialismo e de teorias autogenéticas (*Ibid.*, p. 570). Por outro lado, atribuiu-se pouca importância à macroevolução¹³.

¹² Vassiliki Betty Smocovitis estende o período até 1960 (Smocovitis, 1996, pp. 21-22).

¹³ Enquanto a microevolução se refere às variações intraespecíficas, a macroevolução diz respeito às variações interespecíficas ou acima do nível hierárquico de espécie. A macroevolução foi proposta, inicialmente, por evolucionistas que não consideravam que a seleção natural pudesse explicar a diversidade de formas na Terra. Entretanto, alguns proponentes da Síntese, como Dobzhanski (1937), por exemplo, desacreditavam que houvesse mecanismos “macroevolutivos”, mas que as mudanças interespecíficas eram resultado da microevolução em uma longa escala de tempo.

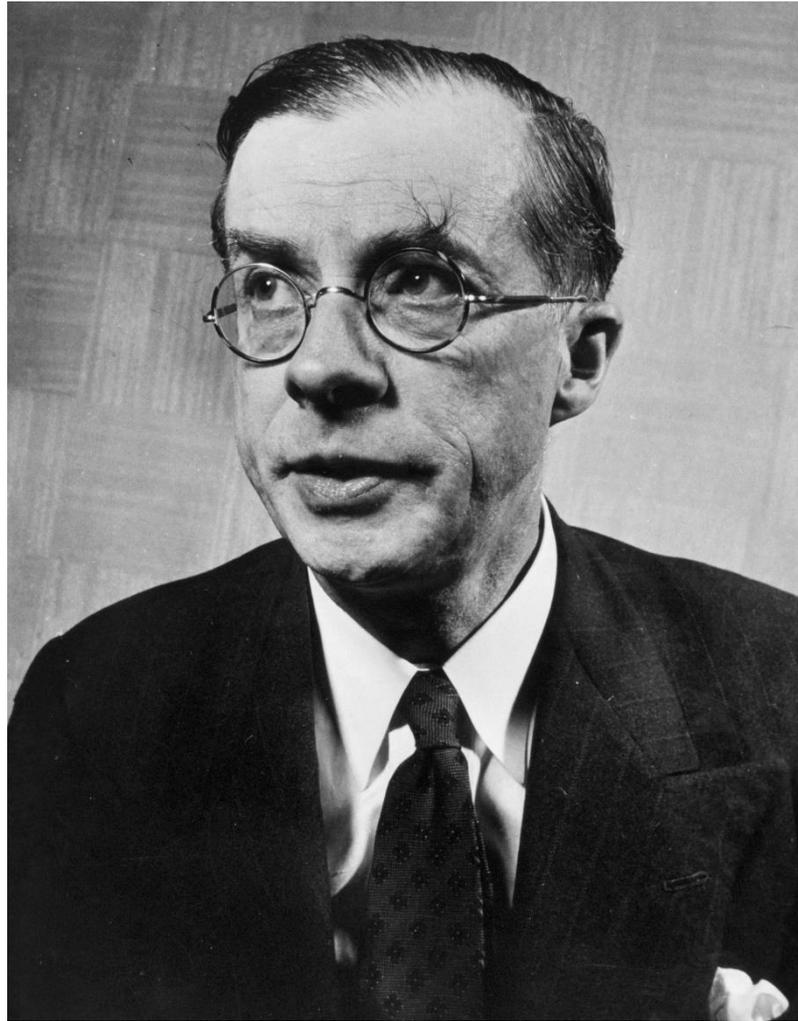


Figura 4. Julian Huxley, em 1964.

Fonte: Wikimedia Commons. Dutch National Archives, The Hague, Fotocollectie Algemeen Nederlands Persbureau (ANEFO), 1945-1989. Disponível em: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Julian_Huxley_1964.jpg. Acesso em 10/09/2022.

Na visão de Mayr, a Síntese Moderna não constituiu em uma revolução científica, ou seja, uma quebra de paradigma no sentido kuhniano, mas em um “amadurecimento da teoria de evolução Darwin” (Mayr, 1982, p. 569). Em suas palavras:

A síntese evolutiva estabeleceu numerosos argumentos e abriu caminho para a discussão de problemas inteiramente novos. Foi claramente o evento mais decisivo na história da biologia evolutiva desde a publicação do *Origin of species* em 1859. No entanto, historiadores e filósofos da ciência ficaram intrigados sobre como exatamente a síntese se encaixa na teoria do avanço científico. Evidentemente, não foi uma revolução, uma vez que foi claramente apenas o amadurecimento final da teoria da evolução de Darwin. (Mayr, 1982, p. 569)

A última frase de Mayr na citação acima reproduzida nos parece inadequada, já que a Síntese incluiu aspectos da teoria de Darwin, mas excluiu a herança de caracteres adquiridos, a hipótese da pangênese, dentre outros. Adicionou, ainda, elementos da genética mendeliana, da genética de populações, além de alguns aspectos ecológicos.

Mayr indagou se o movimento mereceria ser chamado de “Síntese” – para ele, sim – e apresentou, então, a posição do filósofo da ciência Larry Laudan (1941-2022) sobre as tradições de pesquisa. Segundo Laudan, pode ocorrer que duas ou mais tradições de pesquisa, em vez de se eliminarem, amalgamem-se, produzindo uma síntese (Laudan, 1977, p. 103; Mayr, 1982, pp. 569-570).

Mayr considerou “arquitetos da Síntese” os cientistas que, por meio de suas contribuições, procuraram relacionar os vários campos da biologia. Ele se referiu, particularmente, a seis deles: Theodosius Hryhorovych Dobzhansky (1937); Julian Sorell Huxley (1942); Ernst Walter Mayr (1942); George Gaylord Simpson (1944; 1953); Bernhard Rensch (1947) e George Ledyard Stebbins (1950) (Mayr, 1982, p. 568). Mencionou também outros evolucionistas provenientes de vários países, que auxiliaram nessa tarefa¹⁴. Em suas palavras:

Todos eles tinham uma coisa em comum: reconhecer a falta de comunicação entre as várias escolas evolutivas e tentar supri-la, conciliando a abordagem de frequência gênica de T. H. Morgan, R. A. Fisher e outros com o pensamento populacional dos naturalistas. (Mayr, 1982, p. 568).

Os “arquitetos” da Síntese procuraram promover o diálogo entre várias disciplinas como a genética, ecologia, sistemática, zoologia, anatomia e paleontologia, o que consistiu, de acordo com Joe Cain, em uma “cooperação institucionalizada” (Cain, 1993, p. 2; Sepkoski, 2012, p. 34).

Para Gould (1980a; 1982a; 1983a; 1983b; 2002, pp. 518-543), a Síntese Moderna pode ser dividida em duas fases. Na primeira, houve a fusão das ideias de Mendel e Darwin, por meio dos trabalhos de Ronald Aylmer Fisher (1890-1962), John Burdon Sanderson Haldane (1892-1964) e Sewall Green Wright (1889-1988) nas décadas de 1930 e 1940. A segunda, a partir do final de 1950 até 1960, se caracterizou pela reunião de subdisciplinas tradicionais sob um guarda-chuva construído durante a primeira fase.

¹⁴ Por exemplo, Sergei Chetverikov (1880-1959), John Burdon Sanderson Haldane (1892-1964), Cyril Dean Darlington (1903-1981), Edmund Brisco "Henry" Ford (1901-1988), Alfred Henry Sturtevant (1891-1970), Sewall Green Wright (1889-1988), entre outros (Mayr, 1982, p. 568).

Conforme Vassiliki Betty Smocovitis, o movimento que buscou a unificação da biologia estava estreitamente relacionado com o movimento de unificação da ciência promovido pelos positivistas lógicos do Círculo de Viena, entre as décadas de 1920 e 1930 (Smocovitis, 1992, pp. 8-9).

2.3 CRÍTICAS À SÍNTESE MODERNA

Contudo, nem todos os biólogos evolucionistas participaram do movimento. Na década de 1930 e início da década de 1940, o geneticista Richard Benedict Goldschmidt (1878-1958), por exemplo, se opôs ao gradualismo admitido pela Síntese. Ele considerava que grandes efeitos fenotípicos ocorreriam abruptamente, devido a rearranjos nos cromossomos (mutações sistêmicas), ou por meio de mutações em genes importantes para o desenvolvimento¹⁵ (Goldschmidt, 1933; 1940). Assim, ocorreria o surgimento de novas espécies. Para Goldschmidt, a seleção natural agiria apenas no nível da microevolução, em que as variedades mais bem adaptadas sobreviveriam. Entretanto, foi criticado por seus colegas adeptos da Síntese e considerado um “herege” (Dietrich, 2003, p. 68). Como vimos anteriormente, a Síntese dava pouca importância à chamada macroevolução.

Gould (1980a; 1982a; 1983a; 1983b; 2002, pp. 518-543) caracterizou o final dos anos 1950 como um período de “enrijecimento da Síntese”¹⁶. Em seu ver, “arquitetos” como Dobzhansky, Simpson e Mayr enrijeceram suas explicações em torno apenas de fenômenos adaptacionistas e selecionistas, suprimindo até mesmo suas próprias propostas que diziam respeito a outros fatores, que não fossem adaptacionistas e selecionistas¹⁷. Em suas palavras:

Se a Síntese tivesse mantido o pluralismo de seus primeiros anos, a teoria neutra de Kimura teria sido bem recebida desde o início [...] – embora a afirmação de Kimura pudesse ser vista como surpreendente à luz das preferências adaptacionistas. Mas quando a Síntese enrijeceu e o próprio adaptacionismo tornou-se o principal critério de aceitabilidade, a teoria de Kimura pareceu além dos limites para muitos evolucionistas. (Gould, 2002, p. 521).

¹⁵ Esta hipótese foi denominada por Goldschmidt de *hopeful monsters*.

¹⁶ *Synthesis as hardening*.

¹⁷ Gould comparou obras anteriores e posteriores de Dobzhansky (1937; 1941; 1951), Simpson (1944; 1953) e Mayr (1942; 1963).

Segundo Smocovitis, no *Symposium of the Society for the Study of Experimental Biology*, em Oxford, as dificuldades se tornaram aparentes. Na ocasião, o embriologista Conrad Hal Waddington (1905-1975) considerou que embora a Síntese tivesse sido bem-sucedida em áreas como a genética matemática das populações, ela tinha deixado de lado outras como a embriologia, a pedra fundamental da biologia no século XIX (Santos, 2015, p. 27). Para Santos, “a não inclusão desta e de outras áreas constituiu um problema que foi percebido pelos historiadores da ciência” (*Ibid.*). Mayr, entretanto, justificou essa ausência como sendo uma opção dos embriologistas em não participar da Síntese (Smocovitis, 1996, p. 22; Santos, 2015, p. 27; Mayr, 1991, p. 8)¹⁸. Vale ressaltar que Goldschmidt tentou fazer uma ponte entre a evolução, a genética e o desenvolvimento. Contudo, muitos evolucionistas, incluindo Mayr, não levaram em conta suas propostas.

De acordo com Smocovitis, “no início da década de 1960, a crença na seleção culminou em doutrinas pan-selecionistas mais extremas” (1992, p. 40).

Na década de 1970, ocorreram vários debates entre os evolucionistas sobre os mecanismos evolutivos, os problemas ainda não resolvidos e a autenticidade da ocorrência de uma “Síntese”, de fato, entre as disciplinas biológicas (Smocovitis, 1996, p. 37).

Na década de 1980, havia quem adotasse um posicionamento anti-Síntese, quem defendesse a Síntese, e outros que procuravam posições conciliatórias (Smocovitis, 1996, pp. 37-38; Santos, 2015, p. 28). Esta década foi marcada pela presença de publicações que criticavam a Síntese Moderna, considerando-a incompleta, mal dirigida e errada, já que tinha deixado de lado disciplinas importantes como a embriologia, por exemplo (Santos, 2015, p. 133). Foi justamente nesse contexto que alguns pesquisadores, como Eldredge, Gould e Richard Lewontin (1929-2021), dentre outros, reivindicaram uma expansão da Síntese. Eles solicitaram o reconhecimento do papel de outros mecanismos evolutivos, além da seleção natural (Weber, 2011, pp. 76-77; Santos, 2015, p. 290).

No final da década de 1980, William Ball Provine (1942-2015) comentou sobre as dificuldades em definir exatamente a Síntese. Estava claro que algumas questões teóricas haviam sido eliminadas como: “lamarckismo”¹⁹, saltacionismo, evolução dirigida, causas

¹⁸ Existem, contudo outras interpretações historiográficas a respeito. Por exemplo, Araújo & Araújo (2015), discutem a respeito de explicações alternativas a essa de Mayr.

¹⁹ Aqui o autor está utilizando o termo como sinônimo de herança de caracteres adquiridos. Apesar de ser um termo utilizado com frequência, é considerado inadequado em termos históricos, uma vez que não é uma ideia original de Jean-Baptiste de Lamarck (1744-1819) (Martins, 2007b, p. 217).

teológicas, entre outras (Santos, 2015, p. 28). Sugeriu, então, que o que ocorreu foi uma “construção” e não uma síntese (Provine, 1988, p. 61; Araújo, 2006, p. 7).

Anos mais tarde, os historiadores e os biólogos evolutivos foram levados a repensar a Síntese. Isso transparece, por exemplo, nos trabalhos de Maynard Smith & Szthmary (1995), Jablonka & Lamb (1995), Schlichting & Pigliucci (1998), Gould (2002), Love (2003) e Kirschner & Gerhart (2005), que discutem se de fato ocorreu uma síntese, e West-Eberhard (2003), Jablonka & Lamb (2005) e Pigliucci & Müller (2010) cujos trabalhos propõem uma Síntese Estendida (Smocovitis, 1996; Santos, 2015, p. 26).

Segundo Santos, embora a Síntese tivesse congregado campos divergentes, houve importantes áreas da pesquisa biológica que foram desconsideradas, tais como biologia do desenvolvimento, que era vista apenas como um leitor de genes, e a ecologia, que foi incluída somente num sentido descritivo pela genética de população (2015, p. 29).

2.4. A PALEONTOLOGIA DURANTE O PERÍODO DA SÍNTESE

As explicações para a ausência de formas intermediárias no registro geológico e a imperfeição das coleções paleontológicas de Darwin continuavam sendo admitidas pela maior parte dos adeptos da Síntese Moderna. O registro fóssil "deploravelmente inadequado" foi utilizado mais uma vez para reforçar uma perspectiva evolutiva que favorecia uma mudança lenta e gradual, com espaço suficiente para "saltos quânticos evolutivos" (Smocovitis, 1992, p. 31). Por outro lado, Sepkoski afirma que “Mayr foi rápido em apontar a incompletude do registro fóssil como um impedimento para estabelecer generalizações paleontológicas” (Sepkoski, 2012, p. 23).

Julian Huxley manifestou sua opinião sobre o papel da paleontologia na Síntese:

A paleontologia é de tal natureza que seus dados por si só não podem lançar nenhuma luz sobre a genética ou a seleção [...]. Tudo o que a paleontologia pode fazer [...] é afirmar que, no que diz respeito ao tipo de organismos que estuda, os métodos evolutivos sugeridos por geneticistas e evolucionistas não devem contradizer seus dados. (Huxley, 1942, p. 38).

Considerado um dos “arquitetos” da Síntese (Figura 5), o paleontólogo George Gaylord Simpson (1902-1984) contribuiu principalmente com duas obras (Simpson, 1944; Simpson, 1953) que podem ser relacionadas diretamente ao movimento.

Em *Tempo and mode in evolution* (1944), Simpson considerou que, no âmbito populacional, o registro fóssil estava de acordo com a perspectiva de Darwin e que as modificações poderiam ser explicadas por meio de modelos de genética populacional.

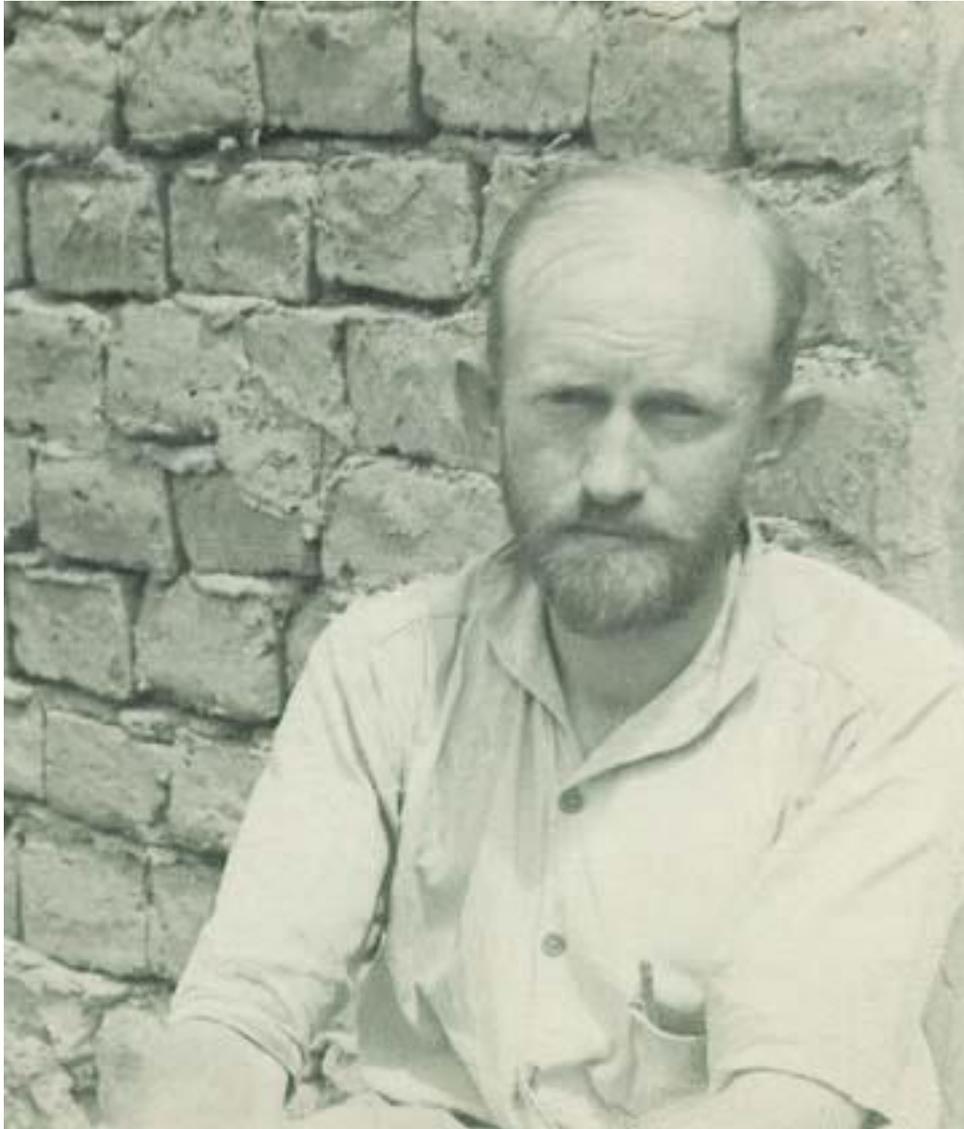


Figura 5. George Gaylord Simpson, entre 1933 e 1934.

Fonte: Wikimedia Commons. LAPORTE, Léo F. *George Gaylord Simpson: paleontologist and evolutionist*. New York: Columbia University Press, 2000. Disponível em: “George Gaylord Simpson: paleontologist & evolutionist, 1902-1984”. University of California, Santa Cruz. (<https://people.ucsc.edu/~laporte/simpson/Index.html>). Acesso em: 10/09/2022

Segundo ele, algumas linhagens evolutivas mudavam rapidamente (taquitéticas), outras vagarosamente (braditéticas), enquanto a maior parte delas exibia uma taxa intermediária

(horotéticas). Adicionalmente, no decorrer do processo evolutivo, a linha filética podia tanto acelerar como desacelerar sua taxa. Ele chamou de evolução quântica²⁰ “a mudança relativamente rápida de uma população biótica em desequilíbrio para um equilíbrio distintamente diferente de uma condição ancestral” (Simpson, 1944, p. 206).

A evolução quântica podia ser dividida em três fases (Figura 6): uma fase inadaptativa, onde o grupo perderia o equilíbrio adaptativo dos seus ancestrais; uma fase pré-adaptativa, onde, sob uma grande pressão seletiva, o grupo se moveria em direção a um novo equilíbrio; e uma fase adaptativa, onde o novo equilíbrio seria alcançado (Simpson, 1944, p. 207).

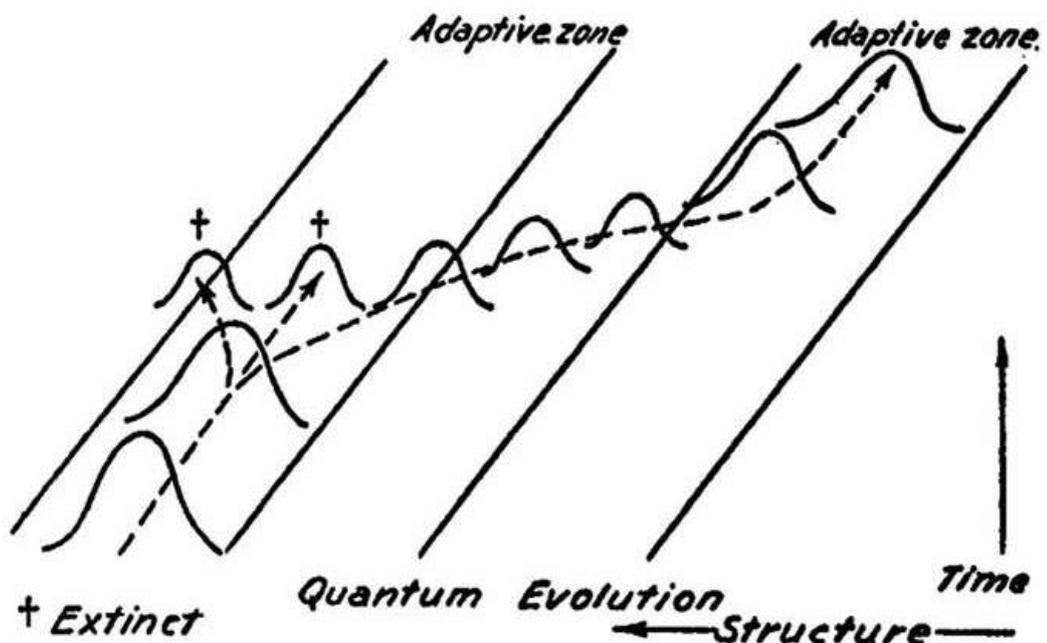


Figura 6. Esquema representando a evolução quântica, segundo Simpson.

Fonte: SIMPSON, George Gaylord. *Tempo and mode in evolution*. P. 198. New York: Columbia University Press, 1944.

Conforme Cain, para Simpson, esse processo seria mais provável de ocorrer em porções isoladas e periféricas de uma população e adquiriria características inadaptativas como resultado da fixação aleatória de alelos via deriva (Cain, 1989, pp. 84-85). Adicionalmente, a deriva seria importante na fase pré-adaptativa, pois proporcionaria um meio para fixar a

²⁰ *Quantum evolution*.

diversidade de pequenas populações, facilitando assim a sobrevivência do grupo, caso existissem as devidas pré-adaptações (*Ibid.*, p. 87).

Embora não negasse que pudessem ocorrer em outras situações, Simpson admitia que os tipos mais radicais de evolução quântica provavelmente se iniciavam com a fixação aleatória de mutações inadaptativas em populações muito pequenas e isoladas (Simpson, 1944, p. 211).

Além da evolução quântica, ele sugeriu que a evolução de um “filo”²¹ poderia ocorrer de outros dois modos: por especiação, que ele considerou ser o mais comum, e por evolução filética²² (Simpson, 1944, pp. 201-206) (Figura 7). Simpson ainda ponderou que esses dois modos pudessem ocorrer simultaneamente.

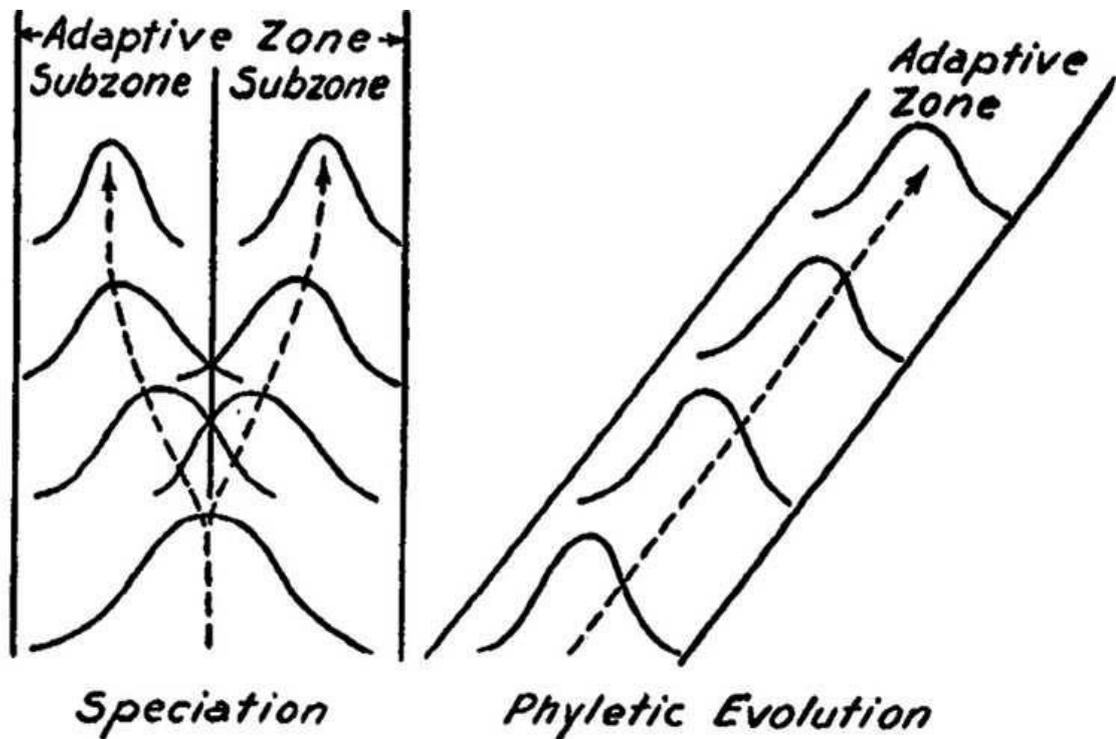


Figura 7. Esquema de Simpson representando a diferença entre a especiação (divisão de linhagens) e a evolução filética, outros possíveis modos alternativos à evolução quântica.

Fonte: SIMPSON, George Gaylord. *Tempo and mode in evolution*. P. 198. New York: Columbia University Press, 1944.

²¹ Simpson se referiu a um “grupo” de seres vivos, sem designação hierárquica específica.

²² Podemos considerar que Simpson estava se referindo ao processo de anagênese, ou gradualismo filético.

Entre a publicação de *Tempo and mode in evolution* e o final da década de 1940, as ideias de Simpson foram, de um modo geral, bem recebidas pelos paleontólogos, principalmente no que dizia respeito à evolução quântica. Como exemplo, temos Glenn Lowell Jepsen (1945), Alfred Sherwood Romer (1949), Bryan Patterson (1949) e Thomas Stanley Westoll (1949), embora suas propostas também tenham sofrido críticas, como de Delbert Dwight Davis (1949) (Cain, 1989, pp. 139-144).

Segundo Simpson, “a evolução quântica foi talvez o resultado mais importante de minha investigação, mas ao mesmo tempo o mais controverso e hipotético” (Simpson, 1944, p. 206). Desta forma, ele acreditava ter resolvido o problema das mudanças abruptas na morfologia, documentadas pela ausência de formas transicionais no registro fóssil.

Em diversas obras (Simpson, 1949, p. 235; 1953, p. 350; 1964, p. 211), Simpson admitiu a existência de uma grande aceleração da mudança evolutiva em uma linha filética (Mayr, 1982, pp. 619-610).

Em *Major features of evolution* (1953), Simpson mudou de ideia em relação a algumas de suas posições. A evolução quântica foi retomada brevemente e considerada não um modo exclusivo de evolução, mas um tipo de evolução filética acelerada²³. Em suas palavras:

A evolução quântica, portanto, não é um tipo diferente de evolução da evolução filética, ou mesmo um elemento distintamente diferente do padrão filogenético total. É um caso especial, mais ou menos extremo e limitante de evolução filética. (Simpson, 1953, p. 389).

Ele ainda minimizou o papel da deriva, ao escrever que ela “certamente não está envolvida em todas ou na maioria das origens de categorias superiores, mesmo de categorias muito altas, como classes ou filos” (Simpson, 1953, p. 355). A hipótese da fase inadaptativa, então, não coube mais nas explicações da evolução quântica, uma vez que ela operaria no sentido de uma manutenção contínua da adaptação:

Na verdade, a mudança relativamente rápida em tal mudança é mais rigidamente adaptativa do que as fases mais lentas de mudança filética, pois a direção e a taxa de mudança resultam da forte pressão de seleção, uma vez que o limiar é ultrapassado. (Simpson, 1953, p. 391).

²³ Essa mudança de ideia foi uma das reações que Gould analisou quando se referiu ao “enrijecimento da Síntese”. Ele criticou o ponto de vista posterior de Simpson de que toda mudança deveria ter uma explicação adaptacionista (Gould, 1983a, p. 75; 2002, pp. 528-531).

Para alguns autores (Gould, 1980a; Mayr, 1982; Maynard Smith, 1984; Sepkoski, 2019), o papel de Simpson na Síntese foi relevante para a paleontologia. Entretanto, as ideias de Simpson eram, em grande parte, de conciliação com o arcabouço da Síntese. Segundo John Maynard Smith (1920-2004):

O paleontólogo G. G. Simpson foi um dos principais arquitetos da 'síntese moderna' que surgiu na década de 1940, mas seu papel foi mostrar que os fatos da paleontologia eram consistentes com os mecanismos de seleção natural e especiação geográfica propostos pelos neontólogos (termo usado por paleontólogos para descrever o resto de nós), em vez de propor novos mecanismos próprios. Desde aquela época, a atitude dos geneticistas populacionais para com qualquer paleontólogo precipitado o suficiente para oferecer uma contribuição à teoria da evolução é dizer-lhe para ir embora e encontrar outro fóssil, e não incomodar os adultos. (Maynard Smith, 1984, p. 401).

A respeito das contribuições positivas para a Síntese, Sepkoski assim se posicionou:

Se Simpson pode ser creditado com uma única grande conquista em sintetizar paleontologia com genética e biologia populacional, foi ao aplicar uma medida de rigor quantitativo à paleontologia, de modo que os membros da disciplina pudessem falar a mesma “linguagem” que outros biólogos evolucionistas. (Sepkoski, 2019, p. 692-693).

Sobre a abordagem quantitativa de Simpson, Gould comentou:

Esse uso de informações quantitativas proporcionou o segundo maior afastamento de Simpson das práticas paleontológicas tradicionais. [...] Simpson introduziu um novo estilo de quantificação desenhando modelos (frequentemente por analogia) da demografia e da genética populacional e aplicando-os a padrões de diversidade em larga escala na história da vida. (Gould, 1980a, pp. 158-159).

Sepkoski acrescentou que Simpson foi responsável por trazer a atenção dos outros “arquitetos” da Síntese para a paleontologia:

Os paleontólogos simplesmente não tinham como traduzir seus dados em termos que os biólogos populacionais e os geneticistas gostassem e pudessem usar – e até Simpson entrar em cena, eles permaneceram praticamente invisíveis para os adeptos da Síntese. (Sepkoski, 2012, p. 21).

Embora Simpson tenha sido creditado por aproximar a paleontologia à biologia populacional, e mesmo contribuído para uma nova maneira de abordar questões evolutivas na paleontologia, diversos paleontólogos da geração que se seguiu criticaram algumas de suas

ideias, como Gould, Eldredge, Steven M. Stanley, David M. Raup (1933-2015) e Thomas Joseph Morton Schopf (1939-1984) (Sepkoski, 2019, pp. 689-690). A mudança de ideias entre as obras de 1944 e 1953, por exemplo, fez com que alguns estudiosos questionassem a autenticidade das contribuições de Simpson na Síntese, após a década de 1940. Nas palavras de Sepkoski:

Apesar de cortejar mais abertamente a participação paleontológica no projeto sintético, Mayr, Dobzhansky e outros biólogos foram muito específicos sobre os tipos de informação que a paleontologia poderia fornecer e tiveram o cuidado de circunscrever essa contribuição dentro dos limites do que estava surgindo como a estrutura neodarwiniana da síntese moderna. (Sepkoski, 2012, p. 22).

2.5 A ESPECIAÇÃO ALOPÁTRICA

Como vimos no capítulo anterior, Darwin acreditava que a seleção natural agia sobre as pequenas variações, selecionando aquelas que fossem úteis e conferissem maior vantagem na luta pela existência. As espécies incipientes surgiriam, inicialmente, a partir de uma outra espécie como variedades dela. Pelo princípio da divergência de caracteres, iriam se afastando cada vez mais até constituírem novas espécies, que poderiam suplantar a espécie que as originou ou mesmo a espécie que foi formada juntamente na luta pela existência (Darwin, 1872, p. 86-87). Poulton chamou esse processo de produção de novas espécies de “especiação simpátrica”²⁴ (das palavras gregas *sym*, que significa “mesmo”, “junto”, e *patra*, que significa “pátria”, “país de origem”), enquanto a especiação que ocorresse em espaços geográficos isolados foi denominada “especiação assimpátrica” (Poulton, 1904, p. 22)²⁵.

Algumas décadas depois, Mayr (1942, pp. 148-149) (Figura 8) chamou a especiação assimpátrica de “especiação alopátrica” (do grego *allos*, que significa “outro”, “diferente”). Segundo ele, “*uma população, geograficamente isolada de sua espécie parental, adquire durante esse período de isolamento caracteres que promovem ou garantem o isolamento reprodutivo quando as barreiras externas se rompem*” (Mayr, 1942, p. 155; itálicos do autor).

²⁴ Entretanto, existem estudiosos que discordam que Darwin relacionava estritamente o princípio da divergência de caracteres com a especiação simpátrica (ver Mallet, 2008, p. 8).

²⁵ Embora em sua época não se houvesse noção sobre esses termos, podemos dizer que Wallace considerava mais amplamente os efeitos do isolamento do que Darwin, aproximando-se ao que posteriormente ficou conhecido como alopatria e parapatria (ver Wallace, 1865; 1889, pp. 145-150).



Figura 8. Ernst Walter Mayr, em 1994.

Fonte: Wikimedia Commons. MEYER, Axel. On the importance of being Ernst Mayr. *PLoS Biology*, **3** (5), p. 750, 2005.

Em suas investigações, Mayr (1942; 1947; 1954; 1963), encontrou que o modo mais comum e recorrente de especiação era o alopátrico (Figura 9), diferentemente do que se admitia antes²⁶. Ele escreveu:

Indivíduos únicos são, pelo menos nas espécies que se reproduzem sexualmente, raramente os ancestrais imediatos de espécies completamente novas. A especiação não é, em geral, um processo tão cataclísmico. Agora está se tornando mais certo a cada nova investigação que as espécies descendem de grupos de indivíduos que se separam dos outros membros da espécie, por meio de barreiras físicas ou biológicas, e divergem durante esse período de isolamento. O conceito de população isolada como espécie incipiente é da maior importância para o problema da especiação. (Mayr, 1942, p. 33).

²⁶ Embora o isolamento geográfico fosse considerado desde Darwin, ele não era tido como essencial para a especiação.

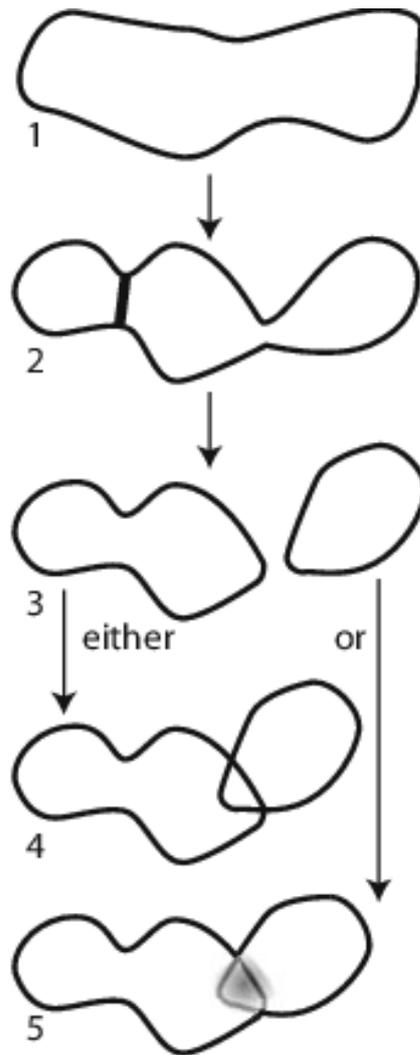


Figura 9. Esquema mostrando os estágios da especiação alopátrica, de acordo com Mayr. No estágio 3, está indicado que pode acontecer tanto o que está representado na esquerda ou na direita.

Fonte: MAYR, Ernst Walter. *Systematics and the origin of species*. P. 160. Cambridge, USA: Columbia University Press, 1942.

Mayr concordava com Wright (1951) que “uma estrutura em boa escala de isolamento patrial sem diferenças ambientais marcantes apresenta a condição mais favorável para a transformação como uma única espécie” (Mayr, 1954, p. 175). Além disso, o autor também acreditava que a especiação por isolamento geográfico seria a melhor alternativa para a ocorrência da macroevolução, em detrimento de outras explicações propostas anteriormente (*Ibid.*).

Em suas palavras:

Dois tipos de explicação para a evolução rápida já foram dados anteriormente, uma genética e outra ecológica, mas ambas não são convincentes. As interpretações genéticas anteriores são baseadas na ocorrência de macromutações (“mutações sistêmicas”) ou em avalanches mutacionais. Qualquer tipo de evento teria chances extremamente pequenas de sucesso em uma população que faça parte de um sistema conectado de populações com fluxo gênico inalterado. Igualmente improvável é uma explicação ecológica baseada exclusivamente em uma mudança cataclísmica de fatores seletivos. A construção de montanhas, mudanças nos cinturões climáticos e eventos semelhantes são muito lentos para explicar a “evolução quântica”. A reorganização genética de populações isoladas periféricamente, por outro lado, permite mudanças evolutivas que são muitas vezes mais rápidas do que as mudanças dentro de populações que fazem parte de um sistema contínuo. Aqui, então, está um mecanismo que permitiria o rápido surgimento de novidades macroevolutivas sem qualquer conflito com os fatos observados da genética. (Mayr, 1954, p. 176).

Posteriormente, ele comentou que, desta maneira, haveria falta de documentação no registro fóssil:

Populações isoladas periféricamente em rápida evolução podem ser o local de origem de muitas novidades evolutivas. Seu isolamento e tamanho comparativamente pequeno podem explicar fenômenos de rápida evolução e falta de documentação no registro fóssil, até então intrigante para o paleontólogo. (Mayr, 1954, p. 179).

A respeito da especiação simpátrica, Mayr escreveu:

A discussão da especiação ecológica simpátrica nos permite concluir que a hipótese não é nem necessária e nem sustentada por fatos irrefutáveis. Ela ignora o fato de que a especiação é um problema de populações, não de indivíduos, e minimiza as dificuldades levantadas pela dispersão e recombinação de genes durante a reprodução sexuada. [...] O componente essencial da especiação, o da repadronização genética das populações, só pode ocorrer se essas populações estiverem temporariamente protegidas do influxo perturbador de genes estranhos. Isso pode ser feito melhor por fatores extrínsecos, ou seja, isolamento espacial. Parece que tal isolamento espacial é sempre mantido por barreiras geográficas. (Mayr, 1963, p. 480).

Anos mais tarde, Mayr comentou sobre como chegou à concepção da especiação alopátrica. Em suas palavras:

A principal novidade de minha teoria foi a afirmação de que a mudança evolutiva mais rápida não ocorre em espécies populosas e generalizadas, como afirma a maioria dos geneticistas, mas em pequenas populações fundadoras. Essa conclusão foi baseada em

observações empíricas reunidas durante meus estudos sobre a especiação de pássaros insulares na região da Nova Guiné e no Pacífico. Eu descobri repetidas vezes que a população mais aberrante de uma espécie – muitas vezes tendo alcançado o posto de espécie, e ocasionalmente classificada até mesmo como um gênero separado – ocorria em uma localização periférica, na verdade geralmente na localização periférica mais isolada. Vivendo em um ambiente físico e biótico totalmente diferente, essa população teria oportunidades únicas de entrar em novos nichos e selecionar novos caminhos adaptativos. Como indiquei em outro lugar (Mayr, 1982), minha conclusão foi que uma reorganização drástica do *pool* genético é muito mais facilmente realizada em uma pequena população de fundadores do que em qualquer outro tipo de população. Na verdade, não fui capaz de encontrar qualquer evidência da ocorrência de uma drástica aceleração evolutiva e reconstrução genética em espécies populosas generalizadas. (Mayr, 1989, p. 140).

Na década de 1970, Eldredge e Gould, quando propuseram a teoria do equilíbrio pontuado, consideraram que a especiação alopátrica era a forma de especiação mais recorrente (Eldredge & Gould, 1972). Por meio dela, eles procuraram explicar as lacunas no registro fóssil.

2.6 ALGUMAS CONSIDERAÇÕES

A escassez de formas intermediárias no registro fóssil, considerada por Darwin como sendo a maior objeção ao gradualismo do processo evolutivo e à ação da seleção natural, permaneceu sendo considerada por diversos paleontólogos após sua morte. Anos mais tarde, quando os biólogos estavam trabalhando na Síntese Moderna, admitiu-se o gradualismo do processo evolutivo como um de seus principais pressupostos. Entretanto, pouco se acrescentou em relação à explicação para a ausência de formas transicionais no registro fóssil. Continuou-se aceitando algumas explicações dadas por Darwin, sem que se buscasse outras.

O paleontólogo G. G. Simpson, considerado um dos “arquitetos” da Síntese, propôs que as taxas de especiação das espécies podiam variar, oferecendo algumas explicações, como a evolução quântica, por exemplo. Entretanto, ao longo dos anos, minimizou os processos que não diziam respeito ao programa adaptacionista da Síntese, desconsiderando a evolução quântica, que não mais esteve presente em suas publicações posteriores.

A respeito do processo de origem de novas espécies, Mayr (1942) sugeriu que ela se daria, principalmente, por meio do isolamento geográfico, diferente do que se admitia anteriormente. Para ele, essa seria a principal explicação para a ocorrência da macroevolução, um processo importante, que havia tido pouca importância para a Síntese, e reivindicado por estudiosos que não consideravam que apenas a microevolução e a seleção natural explicassem

a diversidade da vida. Mayr considerou, inclusive, que esse modelo poderia explicar o fenômeno de especiação “rápida” e a falta de formas intermediárias no registro fóssil.

CAPÍTULO 3

O EQUILÍBRIO PONTUADO

Iniciaremos o presente capítulo apresentando rapidamente ao leitor os personagens centrais desta dissertação, os paleontólogos Stephen Jay Gould (1941-2002) e Niles Eldredge, procurando relatar como se deu o início de sua parceria. A seguir, oferecemos uma visão de suas ideias acerca do equilíbrio pontuado, desde sua proposta na década de 1970 até a década de 1990, procurando detectar se houve mudanças em seus pensamentos. A apresentação dessa proposta ocorreu justamente em um período de críticas à Síntese Moderna (ver Capítulo 2 desta dissertação).

3.1 INTRODUÇÃO

Stephen Jay Gould graduou-se em Geologia e Filosofia pelo *Antioch College*, em Ohio, em 1963. Durante um curto período, estagiou na Universidade de Leeds, no Reino Unido. Desenvolveu seu doutorado sob orientação de Norman Dennis Newell²⁷ (1909-2005), na Universidade de Columbia, concluído em 1967. Em sua tese, Gould discutiu sobre a diversidade de fósseis dos caracóis terrestres durante os últimos 300.000 anos do Pleistoceno, nas Bermudas (*Poecilozonites*), com base em dados de geografia e estratigrafia. Ao longo de suas investigações sobre a evolução desses caracóis pulmonados, Gould não encontrou evidência de qualquer divergência gradual entre as populações de *Poecilozonites bermudensis zonatus* (Verrill, 1902) (Figura 10), que apresentavam características distintas entre si e ocupavam áreas diferentes (Figura 11), mesmo se sabendo, por meio de dados ontogenéticos, que estavam relacionados entre si.

²⁷ Newell graduou-se em Geologia na Universidade de Yale. Concluiu seu doutorado na Universidade do Kansas, em 1931, tendo como mentores Charles Schuchert (1858-1942) e Carl Owen Dunbar (1911-1979). Atuou como professor de geologia na Universidade de Colúmbia. Foi também curador de paleontologia de invertebrados do *American Museum of Natural History*, em Nova York. Desde sua infância teve interesse pelos fósseis e foi apoiado pelo seu pai, que o levava para conhecer os depósitos fossilíferos localizados no Kansas, Colorado. Foi orientador tanto de Gould como de Eldredge (Rigby, 2006).



Figura 10. Amostra de conchas do grupo de caracóis que Gould pesquisou em seu doutorado, *Poecilozonites bermudensis zonatus* (Verrill, 1902).

Fonte: Wikimedia Commons. Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden. Disponível em: <https://bioportal.naturalis.nl/specimen/RMNH.MOL.278805>. Acesso em: 10/09/2022.

Logo após ter defendido sua tese, foi contratado pela Universidade de Harvard, onde trabalhou até 2002, ano em que faleceu em decorrência de um câncer. Dedicou-se também à biologia evolutiva do desenvolvimento e à história da ciência, entre outros assuntos. Deixou muitas publicações, incluindo livros e artigos como, por exemplo, *Ontogeny and phylogeny* (1977a), *Ever since Darwin* (1977b), *The panda's thumb* (1980b), *The mismeasure of man* (1981a), *The structure of evolutionary theory* (2002) e *Punctuated equilibrium* (2007). Ao longo de sua carreira, recebeu vários prêmios e os títulos de *Alexander Agassiz, Professor of Zoology* e curador de paleontologia de invertebrados do Museu de Zoologia Comparada. Postumamente, recebeu a *Darwin-Wallace Medal* oferecida pela *Linnean Society of London*.

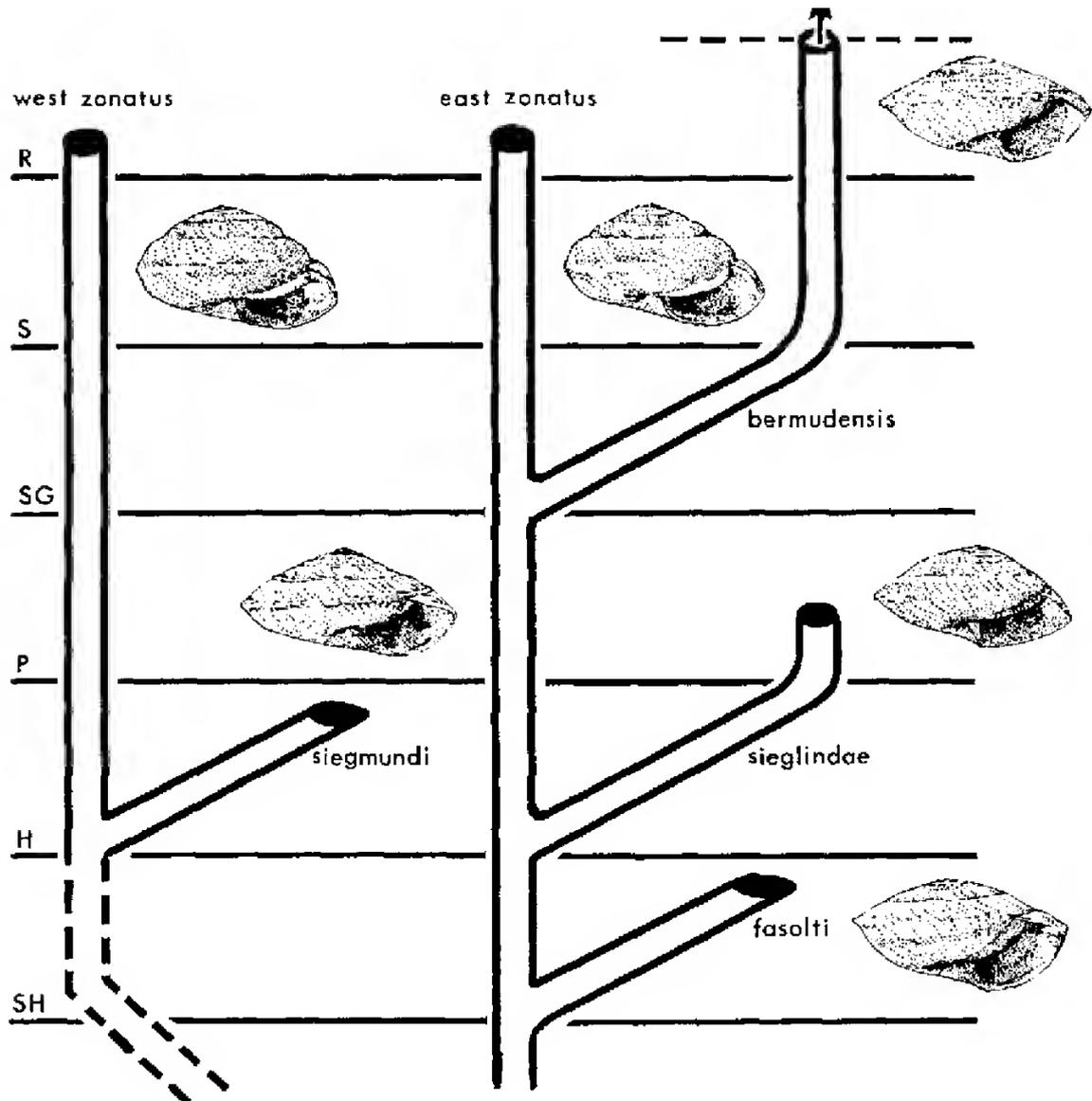


Figura 11. Reconstrução da história filogenética de *P. bermudensis*, resultado da pesquisa de doutorado de Gould. (Para mais explicações, ver Gould, 1969, figura 20, e Eldredge & Gould, 1972, p. 102.)

Fonte: GOULD, Stephen Jay. An evolutionary microcosm: Pleistocene and recent history of the land snail *P. (Poecilozonites)* in Bermuda. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **138**: 407–532, 1969. Disponível em: ELDREDGE, Niles; GOULD, Stephen Jay. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. P. 102, in: SCHOPF, Thomas Joseph Morton. (Ed.). *Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper & Co, 1972.

Niles Eldredge ingressou inicialmente no curso de Latim na Universidade de Colúmbia. Contudo, antes de concluí-lo, mudou para o curso de Geologia na mesma universidade, onde graduou-se no *Columbia College*, em 1965, e obteve o título de doutorado, em 1969, também sob a orientação de Newell. Prosseguiu com o trabalho no *American Museum of Natural History* como curador da paleontologia de invertebrados, tendo se aposentado recentemente.

Em sua tese de doutorado, Eldredge tratou da evolução dos trilobitas da ordem Phacopida no Paleozóico Médio. Durante suas investigações, ele observou que os trilobitas pareciam não evoluir de maneira lenta e gradual como se esperava (Eldredge, 1971; 2008, p. 108). Em contrapartida, constatou que algumas características, como as lentes dos olhos de *Phacops rana* (Green, 1832) – atualmente, *Eldredgeops rana* (Figura 12 e 13) – sofreram modificações abruptas após permanecerem inalteradas por milhões de anos (Figura 14).

Eldredge deixou mais de uma centena e meia de publicações lidando com evolução, paleontologia, biodiversidade e suas relações, entre outros temas, dentre as quais podemos mencionar *Phylogenetic analysis and palaeontology* (1979), *The monkey business* (1982), *Unfinished synthesis* (1985) e *Why we do it* (2004), por exemplo.



Figura 12. Fóssil do trilobita *Eldredgeops rana*, da coleção de Dave Mielke, em Paulding, Ohio.

Fonte: Wikimedia Commons. Fotografia registrada por James St. John. Disponível em: (<https://www.flickr.com/photos/jsjgeology/48336069947/>). Acesso em 10/09/2022



Figura 13. Olhos de fóssil de *Eldredgeops rana*. Podemos perceber as sequências de lentes nos olhos do trilobita, uma das características observadas por Eldredge, que sofriam divergências abruptas conforme a área geográfica no registro fóssil. Na parte superior da imagem, notamos algumas distorções, pela fossilização sob as rochas.

Fonte: Wikimedia Commons. Fotografia registrada por RealGatba. Disponível em: (https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Eldredgeops_eye.jpg). Acesso em 10/09/2022.

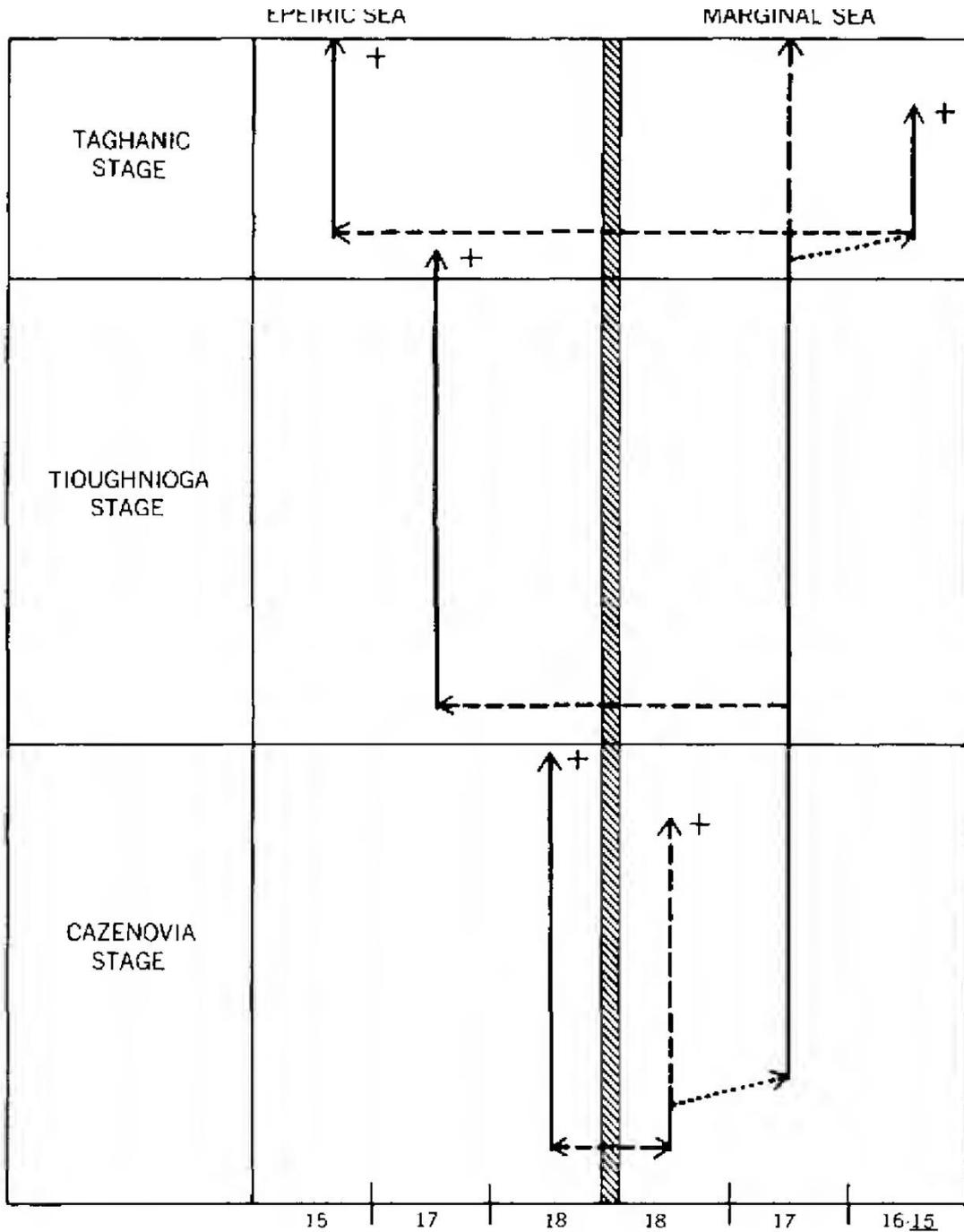


Figura 14. Em sua tese de doutorado, Eldredge pesquisou a filogenia hipotética de *Phacops rana*, no Devoniano Médio, na América do Norte. Seus estudos indicaram o aparecimento de novos estados de caracteres por meio de isolados periféricos. (Para mais explicações, ver Eldredge, 1971, p. 166 e Eldredge & Gould, 1972, p. 107.)

Fonte: ELDREDGE, Niles. The allopatric model and phylogeny in Paleozoic invertebrates. *Evolution*, 25, p. 166, 1971.

No final da década de 1980, Gould comentou sobre o contexto em que o equilíbrio pontuado foi desenvolvido. Ele explicou que ele e Eldredge eram pós-graduandos no *American Museum of Natural History* e, em meados dos anos 1960, a paleontologia estava passando por mudanças. O foco dos estudos, que inicialmente estava na geologia e indústria do petróleo, estava mudando para os problemas biológicos da evolução. A paleobiologia se consolidou como uma área de estudo que procurava resolver questões relacionadas às extinções em massa, à história inicial da diversificação da vida na Terra e aos padrões de especiação. Antes desse movimento, os poucos paleontólogos tinham treinamento na biologia ou conhecimento biológico. Newell foi um desses paleontólogos da velha guarda que adotou um viés mais biológico, o que se refletiu em seus orientandos – dentre eles, Gould e Eldredge. Gould explicou qual havia sido sua motivação para estudar com Newell:

Niles e eu fomos estudar com Newell porque estávamos principalmente interessados na evolução – uma direção que era, na época, ainda uma raridade na paleontologia. Começamos nossa vida profissional com o compromisso de nos engajar no estudo empírico da evolução, conforme ilustrado pelo registro fóssil. Ambos estávamos interessados em pesquisas quantitativas em pequena escala sobre espécies e linhagens (uma preocupação fomentada por nosso outro conselheiro, John Imbrie, que nos ensinou análise estatística multivariada). (Gould, 1989, p. 118).

De acordo com Gould, naquela época, de um modo geral, os paleontólogos aceitavam que a evolução era gradual e que as formas intermediárias eram escassas devido à imperfeição do registro fóssil – de modo análogo a Darwin, sem fazer muitos questionamentos (Gould, 1989, p. 118). Pelo contrário, Eldredge e ele tinham bastante interesse em evolução e estavam a par dos conhecimentos relacionados à Síntese Moderna. Gould conhecia as ideias de Charles Lyell (1797-1875) e se interessava pela filosofia da ciência, incluindo as ideias de Karl Raimund Popper (1902-1994), Thomas Samuel Kuhn (1922-1996), Norwood Russell Hanson (1924-1967) e Paul Karl Feyerabend (1924-1994).

3.2 O DESENVOLVIMENTO DE UMA IDEIA

Como mencionamos na seção anterior, em sua pesquisa de doutorado, ao estudar a filogenia dos caracóis *Poecilozonites*, Gould (1969) não se deparou com as evidências do gradualismo admitido pela Síntese Moderna. Por outro lado, ele estava consciente das

dificuldades em se obter um modelo satisfatório que contemplasse processos que ocorrem durante milênios, a partir do estudo de populações vivas (Gould, 1969, p. 410).

Gould acreditava que a especiação alopátrica, conforme proposta por Ernst Walter Mayr (1904-2005) (ver Capítulo 2, seção 5 desta dissertação), oferecia uma explicação mais satisfatória para a evolução de alguns grupos de caracóis. Em suas palavras, “como seria de se esperar sob as noções atuais de especiação geográfica, a origem de uma ramificação pedomórfica ocorre invariavelmente na periferia da faixa conhecida de sua forma parental” (Gould, 1969, p. 478).

O paleontólogo Richard K. Bambach (2009, pp. 72-74) acredita que a pesquisa que Gould desenvolveu em seu doutorado preparou o terreno para a visão que ele teria posteriormente a respeito das mudanças morfológicas rápidas em eventos de ramificação, e que estariam presentes em artigos posteriores de Eldredge (1971) e de ambos, em coautoria (Eldredge & Gould, 1972, por exemplo) (Bambach, 2009, p. 3).

Eldredge havia encontrado em suas investigações com *Phacops rana* do Devoniano Médio, na América do Norte, o aparecimento de novos estados de caracteres em isolados periféricos (Eldredge, 1971). Ele comentou que o modelo de evolução gradual, embora presente no pensamento evolutivo, não estava de acordo com as descobertas científicas mais recentes. Em suas palavras:

No nível de espécies, (...) tal visão gradualista da origem de novos táxons está, pelo menos em um sentido, claramente em desacordo com as visões atualmente aceitas de especiação derivadas de estudos recentes da biota. Por um lado, embora não se possa negar que uma mudança progressiva gradual e estritamente filética em uma linhagem eventualmente levou a populações de indivíduos suficientemente distintos fenotipicamente (e provavelmente genotipicamente) a garantir o reconhecimento de uma “nova” espécie, um modelo que permitiria a divisão única ou múltipla da linhagem em novas espécies durante o mesmo período de tempo é a mais satisfatória para a explicação da diversidade da vida desde o Cambriano. Apenas por motivos probabilísticos, podemos concluir que a esmagadora maioria das espécies de metazoários que apareceram na superfície da Terra surgiu por meio de algum processo de divisão de linhagens. (Eldredge, 1971, p. 156).

Eldredge retomou então a questão da descontinuidade do registro fóssil, que já vinha sendo discutida desde Darwin. Embora desde aquela época algumas evidências paleontológicas haviam sido encontradas, inclusive sequências de linhagens evolutivas quase contínuas, a descontinuidade ainda estava presente em diversos casos. Ele deu como exemplo o trilobita

ordoviciano *Cryptolithus lorettensis* (Whittington, 1941) e seu possível descendente *Cryptolithus bellulus* (Ulrich, 1879) (Edredge, 1971, p. 158). Em suas palavras:

Um aspecto particularmente interessante das linhagens descontínuas ocorre como regra geral no registro fóssil de organismos que habitam os mares epeíricos²⁸. Nesse caso, uma dada espécie A, que pode ser bastante abundante e conhecida em uma grande área geográfica, está confinada a um ou mais corpos de estratos rochosos em toda a sua distribuição geográfica. Uma espécie B muito semelhante, obviamente intimamente relacionada à espécie A e muito provavelmente descendente dela, é encontrada em todas ou algumas das áreas estratigraficamente acima da espécie A. Não há intermediários: as descontinuidades podem não ocorrer, mas frequentemente ocorrem, nos limites litológicos. (Edredge, 1971, p. 158).

Após discutir sobre os quatro modelos de especiação disponíveis – a saber: (1) modelo saltacional; (2) modelo filético; (3) modelo de divergência morfológica gradual; e (4) modelo alopátrico, em que a mudança ocorre de forma relativamente rápida em locais periféricos isolados –, ele apontou diversos problemas em relação aos modelos 1, 2 e 3 e sugeriu que o modelo 4, que vinha ganhando aceitação nas discussões, substituísse os modelos 2 e 3 (Eldredge, 1971, pp. 156-157).

A seu ver, o modelo filético era pouco observado na natureza. Naquele momento, para explicar o fato de que as espécies pudessem permanecer durante muito tempo sem sofrer mudanças, Eldredge recorreu à seleção estabilizadora. É importante mencionar que a ideia de seleção estabilizadora aparecia em publicações do biólogo soviético evolutivo Ivan Ivanovich Schmalhausen (1884-1963), na década de 1940²⁹.

Eldredge explicou as razões que o levaram a optar pelo modelo alopátrico:

Em termos de características morfológicas específicas da espécie que servem para distinguir quaisquer duas espécies de linhagem ancestral-descendente, a maioria das mudanças evolutivas ocorre alopatricamente. Embora a seleção linear (mudança morfológica gradual) possa ocorrer dentro de qualquer espécie ao longo do tempo, tal mudança não necessariamente envolve características morfológicas específicas da espécie em que as duas espécies diferem, na maioria das vezes. Uma exceção importante a essa generalização ocorre quando uma espécie descendente se torna simpátrica com sua espécie ancestral. (Eldredge, 1971, pp. 161-162).

²⁸ Relativos aos mares de águas rasas.

²⁹ Ver a respeito das contribuições de Schmalhausen em geral e de suas concepções sobre a seleção estabilizadora em Santos, 2015, pp. 66-74.

No mesmo ano (1971), Thomas James Morton Schopf³⁰ (1939-1984) estava organizando o encontro anual da *American Geological Society*, no qual discutiu sobre as relações da paleologia com as outras áreas da biologia, como morfologia e fisiologia. Ele, então, convidou Gould para submeter um trabalho para apresentação naquele evento. Gould, por sua vez, convidou seu colega de pesquisa, Eldredge, que ele considerava ser um grande novo pensador. Nessa época, Eldredge já havia publicado seu artigo na revista *Evolution* (Eldredge, 1971)³¹. Eles apresentaram um trabalho em coautoria com as concepções do que viria a ser chamado de equilíbrio pontuado. Gould – que apresentou o trabalho na conferência – aparece como primeiro autor, e Eldredge, segundo (Sepkoski, 2009, pp. 303-304).

No ano seguinte, Eldredge e Gould publicaram, em coautoria, o capítulo intitulado “Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism”, em *Models in paleobiology*, editado por Schopf. Na ocasião, a ordem de autoria foi invertida, tendo Eldredge alegado, anos mais tarde, que escreveu o rascunho do artigo, enquanto Gould atribuiu a ele um título (Eldredge, 2013, p. 12). Neste trabalho, onde propuseram o equilíbrio pontuado, os autores fizeram uma revisão sobre o assunto e procuraram apresentar várias evidências que corroborassem a sua visão. Antes de introduzir sua teoria, entretanto, eles fizeram uma crítica ao gradualismo filético e à visão indutivista da ciência. Eles assim se expressaram:

Para nos livrarmos desse dilema [o círculo vicioso que a visão indutivista impõe], devemos apresentar uma teoria mais adequada: ela não surgirá de fatos coletados da maneira antiga. A paleontologia apoiou o criacionismo³² em um conforto contínuo, mas a imposição do darwinismo forçou uma nova, e certamente mais adequada, interpretação dos velhos fatos. A ciência progride mais pela introdução de novas visões de mundo do que pelo acúmulo constante de informações. [...] Uma ideia inadequada tem guiado nossos pensamentos sobre especiação por 100 anos. Consideramos que sua influência foi ainda mais tenaz porque os paleontólogos, ao afirmar que veem objetivamente, não reconheceram sua influência norteadora. Afirmamos que uma noção desenvolvida diferentemente, a teoria da especiação alopátrica, fornece um quadro mais satisfatório para a ordenação de dados paleontológicos. (Eldredge & Gould, 1972, p. 86).

³⁰ Schopf deixou contribuições bem diversificadas: desenvolveu investigações empíricas em conodontes e briozoários; publicou um livro sobre paleoceanografia; estudou a fossilização de invertebrados modernos e escreveu sobre história da ciência (Gould, 1984, p. 280).

³¹ Anos mais tarde, em uma entrevista, Eldredge comentou que seu primeiro artigo de 1971 “afundou sem deixar vestígios” (Sepkoski, 2012, p. 157).

³² É possível que Eldredge e Gould estivessem se referindo às ideias de paleontólogos teístas como Louis Rodolphe Agassiz (1807-1873), e seus orientados Edward Drinker Cope (1840-1897) e Alpheus Hyatt (1838-1902). Todos eles também passaram pela Universidade de Harvard.

A seguir, eles retomaram as ideias de Darwin em relação ao gradualismo, à lentidão do processo evolutivo, ao papel da seleção natural e ao problema da escassez de formas intermediárias no registro fóssil. Sugeriram que a visão de Darwin sobre a especiação como uma cadeia longa e graduada de formas intermediárias refletia a mesma expectativa da evolução filética atual, o que constituía em um problema (Eldredge & Gould, 1972, pp. 87-89).

No entendimento de Eldredge e Gould, o gradualismo filético (Figura 15), aceito na paleontologia na época, seguia a perspectiva de Darwin. Tratava-se da busca pelas formas intermediárias. Se elas não apareciam, isso era explicado pela imperfeição do registro geológico. Um exemplo apresentado pelos autores foi o estudo de Neef (1970)³³, que indicava um “aparente salto na linhagem de *Pellicaria*”, um grupo de caracóis do Plio-Pleistoceno. Neef considerava que a descontinuidade das formas no registro se dava por um período de não deposição. Contudo, ponderou “a possibilidade de os saltos aparentes serem devidos à migração de formas avançadas de pequenas populações semi-isoladas [... e de que] a deposição ter sido contínua não pode ser totalmente excluída” (Neef, 1970, p. 454 *apud* Eldredge & Gould, 1972, p. 90).

³³ Na versão do artigo de Eldredge e Gould (1972) que pudemos obter, não constam as referências completas utilizadas, mas apenas no corpo do texto. Portanto, não pudemos ter acesso ao trabalho mencionado pelos autores.

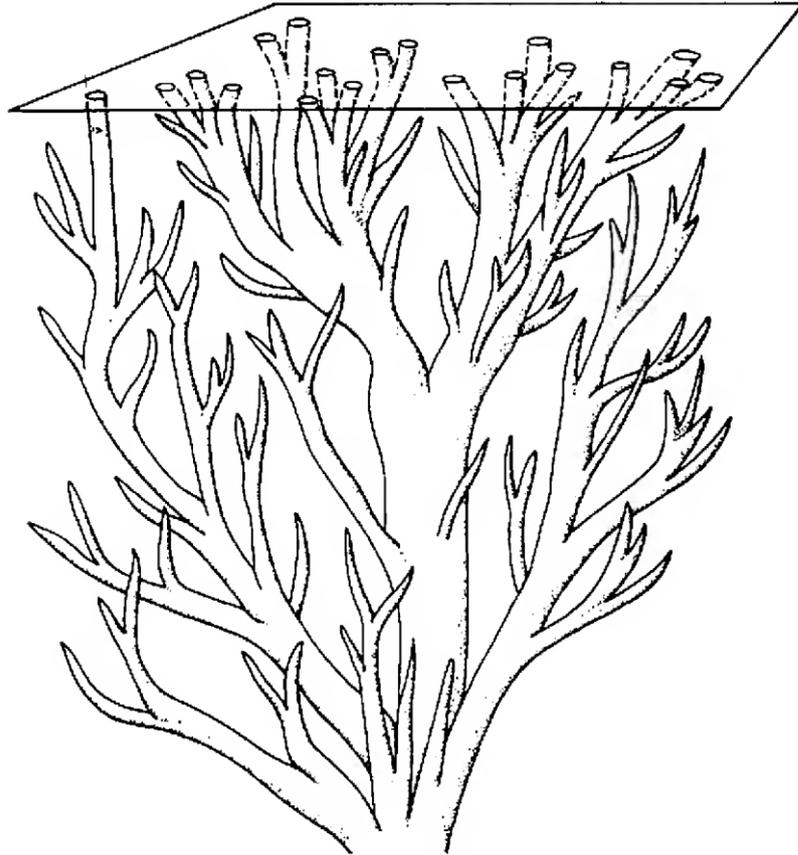


Figura 15. A “árvore da vida”, segundo Eldredge & Gould, 1972, p. 109, vista sob a perspectiva do gradualismo filético.

Fonte: ELDREDGE, Niles; GOULD, Stephen Jay. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. P. 109, in: SCHOPF, Thomas Joseph Morton. (Ed.). *Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper & Co, 1972.

Nesse sentido, Eldredge e Gould propuseram a teoria do equilíbrio pontuado. Ela implicava que “a história de uma linhagem inclui longos períodos de estabilidade morfológica, pontuados aqui e ali por eventos rápidos de especiação em subpopulações isoladas” (Eldredge & Gould, 1972, p. 112) (Figura 16). As lacunas do registro fóssil seriam, portanto, retrato de um processo esperado, e não falta de evidências devido à imperfeição do registro.

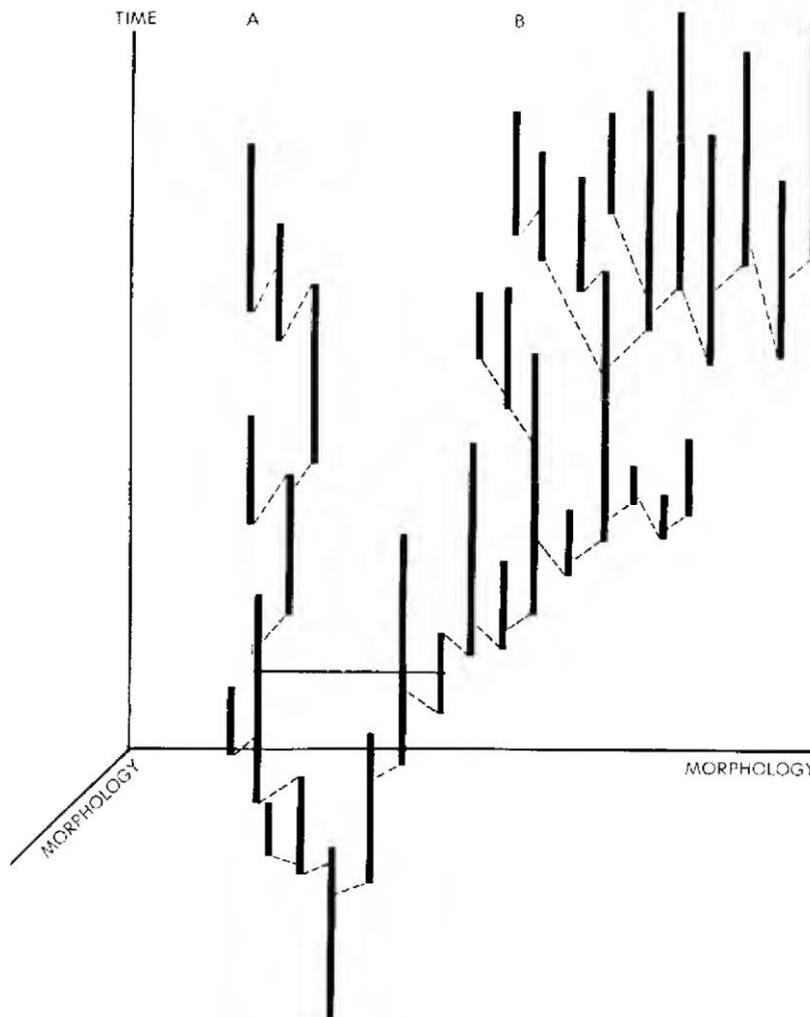


Figura 16. Esquema tridimensional do modelo de especiação ao longo do tempo segundo o equilíbrio pontuado, proposto por Eldredge & Gould, 1972, p. 113.

Fonte: ELDREDGE, Niles; GOULD, Stephen Jay. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. P. 113, *in*: SCHOPF, Thomas Joseph Morton. (Ed.). *Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper & Co, 1972.

No ver de Eldredge e Gould, a especiação alopátrica explicaria melhor o surgimento de novas espécies em detrimento da simpátrica e deveria ser considerada mais seriamente. Eles explicaram:

Novas espécies podem surgir apenas quando uma pequena população local fica isolada na margem da faixa geográfica de sua espécie original. Essas populações locais são

denominadas *isolados periféricos*³⁴. Um isolado periférico se desenvolve em uma nova espécie se *mecanismos de isolamento* evoluírem, o que evitará a reinicialização do fluxo gênico se a nova forma reencontrar seus ancestrais em algum momento futuro. Como consequência da teoria alopátrica, as novas espécies fósseis não se originam no local onde seus ancestrais viveram. É extremamente improvável que sejamos capazes de rastrear a divisão gradual de uma linhagem meramente seguindo uma certa espécie por uma coluna de rocha local. (Eldredge & Gould, 1972, p. 94; itálicos dos autores).

Eles consideraram que a maior parte das divergências morfológicas de uma espécie descendente ocorre bem no início de sua diferenciação, quando a população é pequena e está se ajustando às condições locais. Após esse ajuste, seria improvável que uma espécie descendente mostrasse uma mudança gradual e progressiva em relação à espécie parental. Assim, não se deve encontrar uma divergência gradual entre duas espécies em uma relação ancestral-descendente. A maioria das mudanças evolutivas na morfologia ocorre em um período curto em relação à duração total das espécies. Depois que o descendente se estabelecer como uma espécie completa, haverá pouca mudança evolutiva, até as duas espécies se tornarem simpátricas pela primeira vez (Eldredge & Gould, 1972, p. 95). Assim, de acordo com essa visão, a ausência de formas intermediárias no registro fóssil, em muitos casos, não se deve à sua incompletude.

Contudo, a comunidade científica, incluindo a paleontologia, desconsiderava que o gradualismo filético ocorresse raramente. Porém, para Gould, ele era insuficiente para explicar a origem da diversidade, sendo a especiação um processo principalmente ecológico e geográfico (Eldredge & Gould, 1972, p. 97). Em suas palavras:

A maioria dos paleontólogos, é claro, está ciente dessa teoria, mas a influência do gradualismo filético permanece tão forte que as discussões sobre a especiação geográfica são quase sempre lançadas sob sua luz: a especiação geográfica é vista como a transformação lenta e constante de duas linhagens separadas – i.e., como *dois* casos de gradualismo filético. (Eldredge & Gould, 1972, p. 94; itálicos dos autores).

Eles ainda comentam que, embora a especiação geográfica esteja na mente de alguns biólogos e paleontólogos, ela ainda era admitida sob a luz do gradualismo filético (Figura 17).

³⁴ Para os autores, a especiação ocorre em isolados periféricos porque apenas a separação geográfica da espécie parental pode reduzir o fluxo gênico o suficiente para permitir que a diferenciação local prossiga para a especiação completa (Eldredge & Gould, 1972, p. 112).

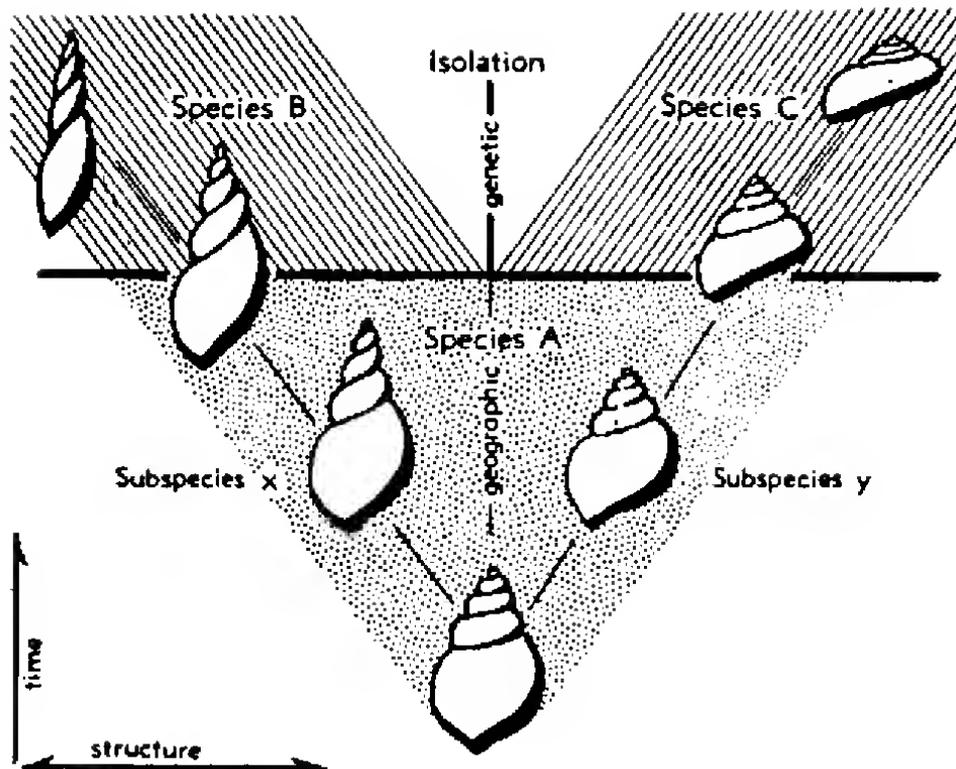


Figura 17. Especiação geográfica, admitida sob a luz do gradualismo filético, por Moore, Lalicker & Fisher (Figura 1-15), presente em Eldredge & Gould, 1972, p. 95.

Fonte: MOORE, Raymond Cecil; LALICKER, Cecil Gordon; FISCHER, Alfred G. *Invertebrate fossils*. New York: McGraw-Hill Science, Engineering & Mathematics, 1952. Disponível em: ELDREDGE, Niles; GOULD, Stephen Jay. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. P. 95, in: SCHOPF, Thomas Joseph Morton. (Ed.). *Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper & Co, 1972.

Os autores apresentaram vários exemplos que corroboravam o equilíbrio pontuado, tanto encontrados por outros autores como por eles próprios. Dentre eles, estão os cavalos, o equinoide cretáceo *Micraster*, a ostra jurássica *Gryphaea* e os dados encontrados por Gould e Eldredge em suas teses.

Ao concluir o capítulo, Eldredge e Gould explicitaram sua posição em relação à especiação:

A norma para uma espécie ou, por extensão, uma comunidade é a estabilidade. A especiação é um evento raro e difícil que pontua um sistema em equilíbrio homeostático. O fato de um evento tão incomum ter produzido um conjunto tão maravilhoso de formas vivas e fósseis só pode dar força a uma velha ideia: a paleontologia lida com um

fenômeno que pertence somente a ela entre as ciências evolutivas e que ilumina todas as suas conclusões – o tempo. (Eldredge & Gould, 1972, p. 115).

Em uma comunicação pessoal³⁵, Eldredge discutiu a respeito da contribuição de cada um dos autores no primeiro artigo do equilíbrio pontuado (1972). Segundo ele, a combinação de estase com alopatria foi feita inicialmente em sua tese de doutorado (1969) e no artigo de 1971. Posteriormente, em co-autoria com Gould, escreveram o artigo de 1972. Considerou que Gould foi importante para colocar o modelo em um “contexto maior” (Eldredge, comunicação pessoal, 10/12/2021).

Como vimos no capítulo anterior, Darwin não negava que as espécies passassem por períodos de estabilidade (ver Capítulo 1, seção 3). Por outro lado, no período que antecedeu à Síntese Moderna, havia estudiosos que chamaram a atenção para evidências favoráveis à descontinuidade, como William Bateson (1861-1926). No entanto, muitos deles se consideravam darwinistas e não negavam a existência de variações contínuas e a ação da seleção natural (ver, por exemplo, Nordmann, 1992 e Martins, 2006). Como vimos no Capítulo 2, seção 3 desta dissertação, Richard Benedict Goldschmidt (1878-1958) defendeu que espécies poderiam surgir abruptamente, por meio de processos macroevolutivos (Goldschmidt, 1933; 1940), sem rejeitar outros mecanismos admitidos no período da Síntese. Para Gould, supor que a evolução pudesse ocorrer de um modo mais abrupto não implicava na negação de toda a teoria de Darwin (Gould, 1977c, p. 24).

Gould e Eldredge discordaram da posição adotada por George Gaylord Simpson (1902-1984) em *Tempo and mode in evolution* (1944), onde ele procurou utilizar a paleontologia para esclarecer a teoria evolutiva. Como vimos no Capítulo 3, seção 4, Simpson é considerado por trazer importantes contribuições relacionadas à Síntese Moderna. Gould e Eldredge assim se expressaram:

O *tempo* pode ser observado e medido; o modo deve ser inferido, geralmente a partir de distribuições empíricas. Essas inferências, se tiverem que ser feitas de maneira adequada, requerem uma amostra aleatória – ou pelo menos uma amostra não irremediavelmente enviesada por suposições a priori sobre as taxas de evolução. Os paleontólogos nunca conseguiram sequer abordar uma amostra tão aleatória. Nosso **modelo** de equilíbrio pontuado é uma **hipótese** sobre o modo. Afirmamos que a especiação [...] é mais importante do que a evolução filética como um modo de mudança evolutiva. Uma distribuição imparcial do *tempo* deve ser alcançada para testar esta hipótese rigorosamente. (Gould & Eldredge, 1977, pp. 115-116; ênfase nossa).

³⁵ A comunicação com Eldredge ocorreu via *e-mail*, nos dias 31 de maio, 01 de junho, 07 de dezembro, 10 de dezembro e 15 de dezembro de 2021.

Aqui, é interessante notar um cuidado em termos metodológicos quando os autores se referem ao “modelo” do equilíbrio pontuado como uma “hipótese”.

Retomando as ideias de publicações anteriores, os autores voltaram a lamentar que os paleontólogos, até então, vinham buscando no registro fóssil evidências de mudança lenta, constante e gradual como a única representação verdadeira da evolução, ignorando as quebras morfológicas na estratigrafia. Eles explicaram:

Consideramos que a maioria das mudanças evolutivas está concentrada em eventos rápidos (frequentemente instantâneos, em termos geológicos), de especiação em populações pequenas e isoladas periféricamente. Nosso **modelo** de equilíbrio pontuado funciona igualmente bem para especiação simpátrica quando [...] espécies filhas devem surgir de um pequeno subgrupo da população parental [...]. A norma para uma espécie durante o apogeu de sua existência como uma grande população é estase morfológica, pequena flutuação não direcional na forma ou mudança direcional, pequena ou nenhuma relação com as vias de alteração nas espécies filhas subsequentes. Em seções estratigráficas locais, não esperamos [encontrar] nenhuma transição lenta e constante, mas uma ruptura com a substituição essencialmente súbita de ancestrais por descendentes: essa ruptura pode registrar a extinção ou emigração de uma espécie parental e a imigração de um descendente bem-sucedido que evoluiu rapidamente em outro lugar em uma pequena população isolada periféricamente³⁶. (Gould & Eldredge, 1977, pp. 116-117; ênfase nossa).

No trecho acima reproduzido, Gould e Eldredge se referiram ao equilíbrio pontuado como um “modelo”, que além de explicar a especiação alopátrica, serviria também para explicar a especiação simpátrica.

Eles estavam conscientes de que sua proposta implicaria em mudanças na forma de pensar e investigar a evolução (Gould & Eldredge, 1977, pp. 115-116). Ao seu ver, a adoção do gradualismo, embora não conduzisse necessariamente ao erro, podia fazer com que se ignorasse evidências importantes. Além disso, como vimos no Capítulo 1, seção 3 desta dissertação, até mesmo Darwin, a partir da quarta edição do *Origin* (1866), reconheceu que as espécies podem passar por longos períodos sem modificação.

Diante de várias críticas que discutiremos no próximo capítulo, Gould e Eldredge propuseram que sua teoria fosse analisada à luz da genética molecular e bioquímica. Dedicaram uma parte do artigo para discutir a respeito de estudos moleculares que traziam evidências favoráveis ou contrárias à sua proposta, e comentaram: “estamos satisfeitos que algumas

³⁶ Para os autores, “números pequenos e evolução rápida impossibilitam a preservação de eventos de especiação no registro fóssil; em qualquer caso, a especiação não ocorre em seções locais habitadas por ancestrais abundantes” (Gould & Eldredge, 1977, p. 117).

evidências moleculares recentes, baseadas em alterações gênicas regulatórias em vez de estruturais, apoiam o nosso modelo” (Gould & Eldredge, 1977, p. 138). Eles. Então, lançaram um desafio:

Portanto, desafiamos a suposição central que garantiu a admissão da paleontologia na síntese moderna da teoria evolutiva (Simpson 1944 e 1953): a mudança na frequência dos genes dentro das populações é o bloco de construção dos principais eventos evolutivos. [...] Recusamo-nos a designar com um novo nome esse fenômeno de macroevolução por sucesso diferencial de eventos de especiação porque o consideramos muito fundamentalmente consistente com o darwinismo básico. Ele não representa um afastamento dos mecanismos darwinianos, mas apenas o modo de operação anteriormente não reconhecido para a seleção natural em níveis hierárquicos mais elevados do que a população local. (Gould & Eldredge, 1977, p. 139).

Em comunicação pessoal, Eldredge afirmou que o artigo de 1977 foi, em grande parte, trabalho de Gould (Eldredge, comunicação pessoal, 10/12/2021).

Alguns anos mais tarde, em outro artigo, Gould assim se posicionou sobre a Síntese:

A síntese moderna tirou a maior parte de suas conclusões diretamente de estudos de populações locais e suas adaptações imediatas. Em seguida, extrapolou o mecanismo postulado dessas adaptações – substituição alélica gradual – para abranger todos os eventos de grande escala. A síntese está agora desmoronando em ambos os lados desse argumento. Muitos evolucionistas agora duvidam do controle exclusivo da seleção sobre a mudança genética nas populações locais. Além disso, mesmo que as populações locais se alterem conforme a síntese sustenta, agora duvidamos que o mesmo estilo de mudança controle os eventos nos dois níveis mais elevados: especiação e padrões de macroevolução. (Gould, 1980c, p. 121).

Gould mencionou que a Síntese Moderna tinha se comprometido com a especiação simpátrica e colocou em dúvida a excessiva importância por ela atribuída à adaptação. Ele considerava que, na especiação alopátrica, uma população pequena sofre muito mais influência da deriva do que da adaptação. Considerou que as micromutações, poderiam ocorrer também de forma mais rápida, contrastando com a lentidão e o gradualismo admitidos pela Síntese (Gould, 1980c, p. 121).

Enfatizou mais uma vez que a evolução se concentra em eventos de especiação e que a especiação bem-sucedida “é um evento raro que pontua a estase de grandes populações que não se alteram de maneira fundamental durante os milhões de anos de sua duração” (Gould, 1980c, p. 125). Defendeu que toda macroevolução provém da cladogênese, e que a anagênese nada mais é do que cladogênese acumulada, filtrada pela força dirigente da seleção de espécies,

concordando com as ideias de Steven M. Stanley (1975; Gould, 1980c, p. 126). Para Gould, o foco da Síntese Moderna na seleção natural fez com que todos os atributos morfológicos fossem interpretados por meio da adaptação, o que produziu efeitos infelizes na biologia. Porém, com os estudos que traziam evidências de que várias substituições alélicas não sofrem influência da seleção e nem têm relação direta com a adaptação³⁷, essa ideia estava mudando (Gould, 1980c, p. 128).

No início da década de 1980, Gould discutiu sobre a evolução como fato e teoria, retomando o equilíbrio pontuado, conforme Eldredge e ele tinham proposto (Gould, 1981b). Ele assim se expressou:

Eu me incluo entre os evolucionistas que defendem um *tempo* de mudança espasmódico, ou episódico, em vez de um *tempo* suavemente gradual. Em 1972, meu colega Niles Eldredge e eu desenvolvemos a teoria do equilíbrio pontuado. Argumentamos que dois fatos notáveis do registro fóssil – origem geologicamente “repentina” de novas espécies e falha em mudar depois disso (estase) – refletem as previsões da teoria da evolução, não as imperfeições do registro fóssil. (Gould, 1981b, p. 36).

E continuou:

Na maioria das teorias, pequenas populações isoladas são a fonte de novas espécies, e o processo de especiação leva milhares ou dezenas de milhares de anos. Essa duração de tempo, tão longa quando comparada com nossas vidas, é um microssegundo geológico. Representa muito menos de 1 por cento do tempo médio de vida de uma espécie de invertebrado fóssil – mais de dez milhões de anos. Por outro lado, não se espera que as espécies grandes, disseminadas e bem estabelecidas mudem muito. Acreditamos que a inércia de grandes populações explica a estase da maioria das espécies fósseis ao longo de milhões de anos. Propusemos a **teoria** do equilíbrio pontuado em grande parte para fornecer uma explicação diferente para os padrões no registro fóssil. Defendemos que as trajetórias não podem ser atribuídas à transformação gradual dentro das linhagens, mas devem surgir do sucesso [...] de certos tipos de espécies. Consideramos que uma trajetória é mais como subir um lance de escadas (pontuado e estase) do que rolar em um plano inclinado. (Gould, 1981b, p. 36; ênfase nossa).

Na citação acima, provavelmente sentindo uma maior segurança, Gould, ao se referir à proposta de Eldredge e dele, utilizou o termo “teoria”.

³⁷ É possível que Gould estivesse se referindo tanto à proposta do relógio molecular, de Allan Charles Wilson (1934-1991) e Vincent Matthew Sarich (1934-2012) (Sarich & Wilson, 1967; Wilson & Sarich, 1969), como também à teoria neutralista, de Motoo Kimura (1924-1994) (Kimura, 1968).

No ano seguinte, em outro artigo, Gould (1982b) apresentou o equilíbrio pontuado como uma explicação diferente para a evolução. Ele esclareceu que não acreditava que aquele fosse o único modo de especiação, embora fosse o modo predominante de mudança evolutiva. O gradualismo filético clássico podia ocorrer – e provavelmente ocorria –, porém, sua ocorrência seria relativamente baixa (Gould 1982b, p. 137).

No final da década de 1980, após revisitar a publicação conjunta (Eldredge & Gould, 1972), Gould fez algumas considerações. Em primeiro lugar, mencionou que ele e Eldredge trataram de maneira vaga a homeostase como causa do equilíbrio, pois como adaptacionistas comprometidos, não tiveram uma visão mais abrangente do assunto (Gould, 1989, p. 114). Eles ainda não tinham atentado para a importância do fenômeno mais tarde chamado de seleção de espécies (*Ibid.*, pp. 111-112). Além disso, tinham explorado pouco os aspectos do equilíbrio pontuado que se tornaram posteriormente mais interessantes, os quais ele desenvolve em seguida no artigo (*Ibid.*, 1989, p. 121).

Mencionou também que a estase foi o fenômeno do equilíbrio pontuado mais observado, tendo sido amplamente testada (Gould, 1989, p. 123). Alguns cientistas admitiram que a estase poderia ser mantida pelo processo de seleção estabilizadora (Charlesworth, Lande & Slatkin, 1982; Levinton, 1983; Lande, 1985). Gould considerou que a seleção estabilizadora podia existir, mas em um tempo muito menor do que os enormes períodos geológicos de estase das espécies. Ele exemplificou com grupos que permaneceram inalterados por períodos glaciais e interglaciais. Não pensava que a estase ocorresse apenas por conveniência, devido a adaptação das espécies às condições ambientais. Na verdade, segundo ele, a estase seria uma característica inata dos organismos e das populações. Acrescentou que pouco se sabia sobre a mecânica do desenvolvimento, tanto no nível molecular como no nível histológico (Gould, 1989, p. 124).

Mais uma vez, Gould fez questão de frisar que a teoria do equilíbrio pontuado – a origem instantânea das espécies em termos geológicos – não era incompatível nem com a teoria de Darwin e nem com a Síntese Moderna. Entretanto, a frequência da ocorrência das estases e pontuações suscitava uma revisão dos mecanismos da macroevolução admitidos pela Síntese (Gould, 1989, p. 125). Por outro lado, a seleção de genes, organismos, populações e espécies não invalidava as ideias de Darwin, apenas as expandia (Gould, 1989, p. 127).

Após apontar algumas críticas que haviam sido feitas ao equilíbrio pontuado e testes em resposta a elas – que discutiremos no próximo capítulo –, Gould se mostrou simpático à hipótese de que “a frequência relativa de equilíbrio pontuado é alta e uma grande porcentagem de seus casos requer interpretações não ortodoxas para a estase e seleção de níveis superiores” (Gould, 1989, p. 133).

Dois anos depois, no início da década de 1990, com relação aos créditos da teoria do equilíbrio pontuado, Gould afirmou que Eldredge foi quem contribuiu com a maior parte das ideias, e que ele, Gould, foi o criador da expressão “equilíbrio pontuado” e redigiu a maior parte do artigo principal, de 1972 (Gould, 1991, p. 14). Ele comentou que ambos procuraram oferecer uma saída para o argumento da imperfeição do registro fóssil de Darwin. Gould afirmou:

Em outras palavras, o equilíbrio pontuado – e não o gradualismo – é a tradução geológica esperada para a explicação padrão da especiação na teoria da evolução. As espécies surgem em um momento geológico – a pontuação (lenta para nossos padrões, abrupta para os do planeta). Eles então persistem como populações grandes e estáveis em relógios geológicos substanciais, geralmente mudando pouco (isso se mudarem) e de uma forma sem rumo em relação a uma média inalterada – o equilíbrio. (Gould, 1991, p. 16).

Além desse aspecto, ele retomou outros que haviam sido mencionados em artigos anteriores como, por exemplo, que o equilíbrio pontuado não negava a existência do gradualismo. Mencionou também estudos que corroboravam sua proposta, como o desenvolvido por Jackson & Cheetham (1990)³⁸.

Ao discutir sobre o que eles chamaram de “maioridade” do equilíbrio pontuado, Gould e Eldredge caracterizaram-no como um “complemento do gradualismo filético”. Em suas palavras:

As intensas controvérsias que permearam a juventude do equilíbrio pontuado auxiliaram o amadurecimento de uma extensão útil da teoria da evolução. Como um **complemento** ao gradualismo filético, suas implicações mais importantes permanecem o reconhecimento da estase como um padrão significativo e predominante na história das espécies, e a reformulação da macroevolução como o sucesso diferencial de certas espécies (e seus descendentes) dentro dos clados. (Gould & Eldredge, 1993, p. 224; ênfase nossa).

No decorrer do artigo, os autores revisitaram pontos importantes da teoria e suas implicações em relação aos estudos evolutivos. A estase, antes vista como falha de registro, passou a ser um importante dado paleontológico. A ausência de transições, antes pouco discutida pelos paleontólogos, vista como falhas no registro fóssil e um problema, passou a ser vista como evidência e a ser investigada, após a ideia de estase como um componente natural

³⁸ Nesse estudo, foram analisadas oito espécies em três gêneros de briozoários – organismos que sofrem grandes variações não genéticas por influências ambientais, como a temperatura. Eles confirmaram que nenhuma espécie críptica foi encontrada, sendo todas as morfoespécies boas espécies biológicas.

no processo evolutivo ser trazida pela teoria do equilíbrio pontuado (Gould & Eldredge, 1993, pp. 223-224). A Síntese Moderna, que considerava que o surgimento das espécies acontecia principalmente pelo acúmulo de mudanças dentro da população (90% dos casos), como micromutações, e muito pouco por especiação (10%), também passou a levar em conta a macroevolução (Gould & Eldredge, 1993, p. 224).

Além disso, mudou-se a visão sobre os “fósseis vivos”. Antes pensava-se que eles sofriam mudanças mínimas por terem atingido uma adaptação ótima. Com o equilíbrio pontuado, passou-se a considerar que eles estavam passando por um longo período de estase. Para corroborar seus argumentos, os autores mencionaram estudos com linhagens de moluscos, briozoários, trilobitas, braquiópodes, graptólitos, besouros, mamíferos do período Quaternário e cavalos. Segundo eles, “há um número crescente de relatórios documentando uma frequência relativa avassaladora (muitas vezes uma exclusividade) de equilíbrio pontuado em grupos inteiros ou faunas” (Gould & Eldredge, 1993, p. 226). Acrescentaram que espécies viventes também poderiam ser testadas em relação ao equilíbrio pontuado:

Modos evolutivos distintos produzem padrões díspares como resultados. O equilíbrio pontuado pode, portanto, ser testado no estudo das distribuições morfológicas e taxonômicas dos organismos, incluindo faunas vivas. (Gould & Eldredge, 1993, p. 226).

Nesse sentido, eles deram exemplos de estudos de padrões cladísticos em peixes e répteis.

Os autores também voltaram a fazer referência às ideias de Kuhn (1970). Finalizaram o artigo mencionando as dificuldades da teoria. Dentre elas, destacaram as dificuldades semânticas e a superação da ideia de que a teoria do equilíbrio pontuado era uma teoria saltacional (Gould & Eldredge, 1993 pp. 226-227).

3.3 ALGUMAS CONSIDERAÇÕES

Vimos que o gradualismo filético adotado posteriormente no século XX pela Síntese Moderna seguia os moldes de Darwin. Contudo, o próprio Darwin, considerava também que as espécies podiam passar por longos períodos sem modificações. O problema é que a Síntese Moderna não se atentou para esse segundo aspecto. Nesse sentido, Eldredge comentou, em um primeiro momento, que o modelo filético era pouco observado na natureza. Para explicar por que as espécies passavam um longo tempo sem se modificar, ele e Gould recorreram à seleção

estabilizadora, proposta por Schmalhausen, e ao modelo de especiação alopátrica (Eldredge, 1971; Gould, 1980c, p. 121), que já havia sido considerado por Mayr (1942; 1947; 1954; 1963).

A partir de 1972, Gould e Eldredge em várias publicações, tanto individuais como em coautoria, apresentaram suas concepções sobre o equilíbrio pontuado, defendendo que as discontinuidades e rupturas no registro fóssil se harmonizavam com a ideia de especiação alopátrica em pequenas populações isoladas, embora houvesse casos em que o gradualismo filético, admitido pela Síntese, se aplicasse. Em vários momentos, os autores discutiram sobre aspectos epistemológicos, como a dificuldade em romper com teorias antigas, que muitas vezes impedem ver outras possibilidades, seguindo a ideia de Kuhn (1970), de que geralmente o cientista não é crítico em relação ao paradigma em que está trabalhando. Isso se aplicaria à visão adotada por Darwin que perdurou até a Síntese Moderna aprioristicamente, ignorando outras possíveis explicações. Na década de 1980, enfatizaram que o equilíbrio pontuado não era o único meio de especiação e que o gradualismo filético ocorria. Além disso, que o equilíbrio pontuado não conflitava nem com a proposta de Darwin, nem com os pressupostos da Síntese Moderna – apenas os expandia.

Para reforçar seus argumentos, Eldredge e Gould mencionaram cientistas que admitiam a descontinuidade das variações, tanto coetâneos de Darwin, como Thomas Henry Huxley (1825-1895), como posteriores, como Bateson, Hugo Marie De Vries (1848-1935) e Goldschmidt. Eldredge e Gould apresentaram várias evidências da descontinuidade do registro fóssil que corroboravam o equilíbrio pontuado como, por exemplo, o aparente salto na linhagem *Pellicaria* (Neef, 1970), cavalos, equinoide cretáceo, *Micraster* e a ostra jurássica *Gryphaea*, além de seus próprios estudos. Referiram-se aos estudos Kellogg & Hays (1975), Reymont (1974), Henry & Clarkson (1975), Fortey (1974), Robinson (1975), Johnson (1975), Ager (1973, 1976) MacGillivray (1968) e Jackson & Cheetham (1990), entre outros. Além disso, mencionaram estudos que indicavam que várias substituições alélicas não sofriam influência da seleção e nem se relacionavam diretamente com a adaptação, conforme admitia a Síntese Moderna. Reconheceram também a existência de casos que não corroboravam o equilíbrio pontuado como os foraminíferos *Lepidolina multiseptata* (Deprat, 1912) (Ozawa, 1975), que consideraram um caso de gradualismo totalmente satisfatório (Gould & Eldredge, 1977, p. 129).

No final da década de 1980, Gould fez uma reflexão sobre a recepção do equilíbrio pontuado no meio científico. Comentou sobre alguns pontos importantes que ele e Eldredge poderiam ter tratado melhor, como a questão da homeostase como causa do equilíbrio, a seleção das espécies e outros aspectos. Corrigiu também um equívoco que a “seleção de espécies” (de Stanley, 1975; Gould & Eldredge, 1977) era realmente uma afirmação sobre a classificação de

espécies e deu mais esclarecimentos sobre a estase das espécies. Enfatizou que, na época, o debate sobre o *tempo* e o modo na evolução ainda permanecia em aberto, assim como sobre o equilíbrio pontuado.

Na década de 1990, Gould e Eldredge reforçaram que sua proposta oferecia interpretação para origem geologicamente instantânea e a estabilidade subsequente, de milhões de anos, de morfoespécies paleontológicas. Além disso, explicaram que o equilíbrio pontuado era um complemento do gradualismo filético, embora acreditassem que fosse o modo predominante de origem de novas espécies.

Ao longo dos anos, entre as décadas de 1970 e 1990, embora o equilíbrio pontuado tenha sofrido pequenas alterações, não detectamos grandes modificações em relação à proposta inicial. Nas décadas seguintes, os autores escreveram algumas revisões a respeito, como Gould (2002), e Eldredge (2013; 2015). Entretanto, pouco se acrescentou à teoria. Nessas obras, os autores se propuseram a escrever sobre o desenvolvimento das ideias e discutir a respeito do seu impacto na biologia evolutiva. Por delimitação do período nesse trabalho e para um maior distanciamento, a análise dessas obras posteriores à década 1990 não foram inclusas nesta dissertação.

David Sepkoski (2012) comentou que tanto a expressão *punctuated equilibrium* como a expressão *punctuated equilibria* estão presentes nas obras a respeito do equilíbrio pontuado:

Existe uma discussão se a teoria é apropriadamente chamada de “equilibrium” ou “equilibria”. Em sua carreira posterior, Gould optou pelo “equilibrium”, o que sem dúvida explica sua popularidade. No entanto, Eldredge sempre sustentou que o “equilibria” é mais adequado, uma vez que a teoria descreve vários períodos de estase pontuados por uma evolução rápida. (Sepkoski, 2012, p. 143).

Em 2013, Eldredge publicou um artigo contendo uma esquema diferenciando o equilíbrio pontuado do gradualismo (Figura 18).

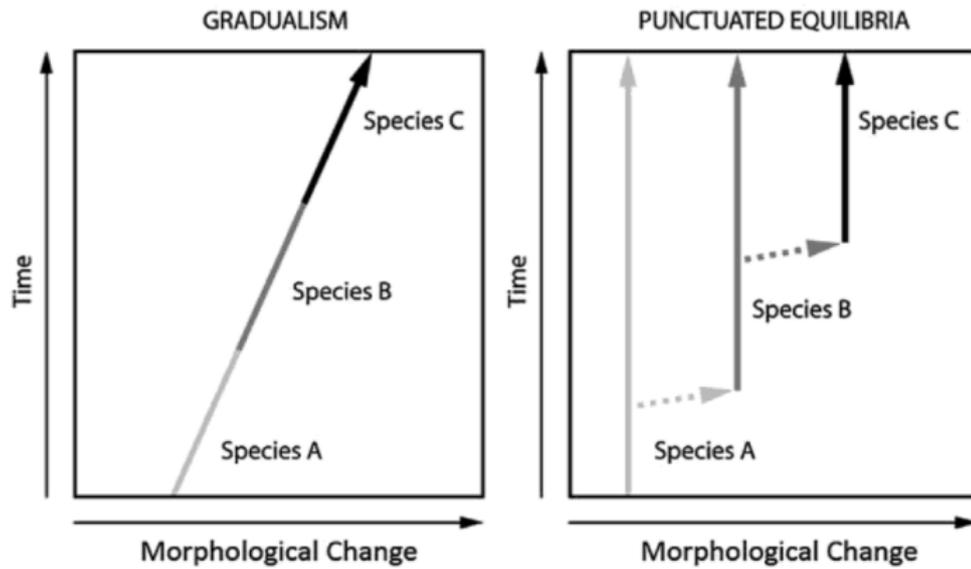


Figura 18. Esquema de diferenciação entre o gradualismo e o equilíbrio pontuado, segundo Eldredge (2013, p. 13).

Fonte: ELDREDGE, Niles. Stephen J. Gould in the 1960s and 1970s, and the origin of “punctuated equilibria”. Pp: 3–19, in: DANIELI, Gian Antonio; MINELLI, Alessandro; PIEVANI, Telmo. (Eds.). *Stephen J. Gould: the scientific legacy*. Milano: Springer, 2013.

As críticas que eles receberam serão tratadas no próximo capítulo.

CAPÍTULO 4

A RECEPÇÃO DA TEORIA DO EQUILÍBRIO PONTUADO

No capítulo anterior, procuramos dar uma ideia de como o equilíbrio pontuado foi concebido durante três décadas por Stephen Jay Gould (1941-2002) e Niles Eldredge. Contudo, a história da ciência mostra que, geralmente, novas ideias não são aceitas de imediato, ou mesmo que existe uma dificuldade no abandono de antigas teorias. Assim, deixamos este capítulo para apresentar as diversas críticas recebidas no decorrer do tempo, ou o eventual apoio à proposta dos dois paleontólogos. Iremos nos concentrar na reação da comunidade científica em alguns momentos que consideramos relevantes. A seguir, em uma abordagem diacrônica, consideraremos as posições de diversos autores nos anos 2000.

4.1 REAÇÕES DA COMUNIDADE CIENTÍFICA NA DÉCADA DE 1970

No período que se seguiu à publicação de Gould e Eldredge (1972), surgiram críticas. Algumas delas foram comentadas pelos dois paleontólogos posteriormente (Gould & Eldredge, 1977; 1993; Gould, 1977c, 1980c; 1981b; 1982b; 1989; 1991; 2002; 2007; Eldredge, 1985; 2008; 2013; 2015, entre outras).

Uma dessas críticas foi que o equilíbrio pontuado excluía o gradualismo filético (Harper, 1975; Lespbrance & Bertrand, 1976). Gould e Eldredge responderam que nunca tinham afirmado que o gradualismo não poderia ocorrer. Acrescentaram que a maior dificuldade do gradualismo era constituir um dogma restritivo, pois excluía *a priori* os dados que poderiam refutá-lo. A estase era ignorada como “sem dados”, enquanto rupturas no registro eram tratadas como “dados imperfeitos” (Gould & Eldredge, 1977, p. 133).

Outra crítica foi que os dois paleontólogos teriam renunciado totalmente à testagem ao supostamente afirmarem que o equilíbrio pontuado era uma verdade necessária. George Hodge Scott (1976), por exemplo, os acusou de terem rejeitado o gradualismo “sem a verificação das evidências estratigráficas”. Gould e Eldredge negaram a acusação, explicando que tinham se apoiado na afirmação geral sobre a ciência de que a observação pode não ser neutra, e geralmente é guiada por alguma teoria (Hanson, 1969; Kuhn, 1970). Isso não constituía uma negação da possibilidade de testagem, mas indicava que, para refutar uma teoria, os dados

deveriam ser reunidos à luz de uma teoria alternativa. Sua proposta foi feita no sentido de submetê-la ao teste, não para evitá-lo (Eldredge e Gould, 1977, pp. 98-108). Para os autores, se a maioria dos paleontólogos considerasse o modelo não testável, a extensa literatura sobre testes explícitos e putativos não estaria disponível, como, por exemplo, o trabalho de John Granville Johnson (1975, p. 648), sobre a dedução de três previsões de seu modelo e seu teste no registro estratigráfico. Além disso, comentaram que “o modelo do equilíbrio pontuado é eminentemente testável” (Gould & Eldredge, 1977, p. 120) e que isso podia ser feito de duas formas: (1) Examinando casos particulares com características ótimas³⁹; e (2) Elaborando testes mais gerais com base em características quantificáveis de clados ou comunidades inteiras (*Ibid.*).

Três anos após a primeira publicação que tratava diretamente do equilíbrio pontuado, Steven M. Stanley – que foi orientando de Gould – propôs uma série de testes paleontológicos para examinar as taxas evolutivas (ver Stanley, 1975, pp. 646-648), sobre os quais Gould e Eldredge, também comentaram. Dos quatro testes, três deles apoiavam o modelo do equilíbrio pontuado.

As investigações feitas por Stanley levaram-no a concluir que “a mudança evolutiva tende a se concentrar em eventos de especiação” (Stanley, 1975, p. 648). O processo de especiação é amplamente aleatório, influenciado principalmente pela deriva, por isolamentos acidentais e pelo efeito fundador (*Ibid.*, pp. 648-650). Stanley deu crédito a Ernst Walter Mayr (1904-2005) por ter tido ideias semelhantes (Mayr, 1963, p. 148), comparado a natureza aleatória da especiação com a da mutação.

Segundo Stanley, as ideias do equilíbrio pontuado não eram totalmente novas, pois já haviam aparecido nas propostas de pesquisadores soviéticos. Em suas palavras:

Trabalhadores soviéticos (Ruzhentsev 1964, Nevesskaya 1967, Oveharenko 1969) propuseram que não devemos esperar encontrar documentação generalizada de mudança gradual no registro fóssil. Em vez disso, eles alegaram, a mudança tende a se concentrar em eventos de especiação, enquanto as espécies evoluem muito pouco depois de se estabelecerem. Essas idéias, desde então, foram enunciadas por trabalhadores americanos (Eldredge 1971, Eldredge & Gould 1972). (Stanley, 1975, p. 646).

Em relação aos casos em que o equilíbrio pontuado foi refutado, Gould e Eldredge comentaram:

³⁹ Para testes satisfatórios, dever-se-ia utilizar linhagens em nível de espécie bem preservadas ao longo de toda a extensão de uma ampla gama geográfica e temporal (ver Eldredge 1974, p. 479). Os casos imperfeitos também poderiam fornecer dados úteis (Gould & Eldredge, 1977, p. 120).

Entre os poucos casos de impugnação de nosso modelo potencialmente válidos, encontramos apenas um (os foraminíferos de Ozawa⁴⁰) que atende a todos os critérios para um teste adequado – boa cobertura geográfica, longa sequência de amostras bem espaçadas, definição inequívoca de taxa e testes biométricos adequados em grandes amostras. Dois outros (os radiolários de Kellogg⁴¹ e os mamíferos de Gingerich⁴²) são de particular interesse porque incluem um grande conjunto de amostras tratadas biometricamente. (Gould & Eldredge, 1977, p. 125).

Contudo, houve autores como Alan Walker (1976), por exemplo, que viram o modelo do equilíbrio pontuado com “bons olhos”, ao considerar sua capacidade preditiva. Em suas palavras:

Usando o modelo gradualista ao máximo, seria possível, dada a enormidade do tempo geológico, derivar praticamente qualquer espécie moderna de praticamente qualquer fóssil. Usando o modelo de equilíbrio pontuado, devemos ser capazes de observar a estase em cada espécie registrada e desenvolver nossos esquemas filogenéticos de acordo. (Walker 1976, p. 67).

4.2 REAÇÕES DA COMUNIDADE CIENTÍFICA NA DÉCADA DE 1980

John Maynard Smith (1920-2004), biólogo evolutivo e geneticista – que teve como orientador John Burdon Sanderson Haldane (1892-1964), um dos contribuintes da Síntese Moderna –, discutiu sobre alguns aspectos do equilíbrio pontuado. Para ele, a ideia que teria surgido a partir das contribuições de Mayr (1942, 1963), se “radicalizado” em Eldredge & Gould (1972):

Formulações posteriores da teoria assumiram uma posição mais radical, argumentando que a macroevolução pode ser “desacoplada” da microevolução, que os “monstros esperançosos” imaginados por Goldschmidt desempenharam um papel crítico, e que a seleção de espécies, em vez da seleção no nível individual, é a principal força motriz da macroevolução. (Maynard Smith, 1983, p. 12).

Aqui, é importante ressaltarmos alguns pontos: (1) Mayr já considerava a micro e a macroevolução dois processos distintos; (2) Embora Gould tenha comentado sobre alguns

⁴⁰ Ozawa, 1975.

⁴¹ Kellogg & Hays, 1975.

⁴² Gingerich, 1976.

elementos da ideia dos “monstros esperançosos”⁴³ em algumas de suas publicações sobre o equilíbrio pontuado, ele não reivindicou a aceitação dessa proposta de Goldschmidt; e (3) Não acreditamos que a ideia tenha se tornado “radical” com Eldredge e Gould, apenas que, conforme observaram em seus estudos, o aparecimento das formas no registro fóssil se harmonizava com o modelo de especiação alopátrica de Mayr. Assim, apresentaram sua hipótese.

Maynard Smith comentou que Eldredge e Gould, diversas vezes, enfatizaram que o principal ponto de sua teoria era a estase morfológica. Acrescentou que a estase foi a ideia que teve mais aceitação por parte do meio acadêmico, se comparada ao restante da teoria. A seu ver, a estase parecia ser um fenômeno real, porém a dificuldade estava relacionada à natureza das mudanças e quando elas ocorrem (Maynard Smith, 1983, p. 11). Nas palavras de Maynard Smith:

Ainda que a substituição repentina de uma forma por outra em um determinado lugar possa significar nada mais do que a evolução da nova forma em outro lugar, não prova por si só que a nova forma evoluiu repentinamente, no momento da especiação. (Maynard Smith, 1983, pp. 11-12).

A seguir, comentou sobre as divergências entre a interpretação de geneticistas e paleontólogos⁴⁴:

A resolução mais simples dessa controvérsia é observar que uma mudança ocorrendo ao longo de vários milhares de gerações seria muito lenta para um geneticista, mas quase instantânea para um paleontólogo. [...] Jones (1981, p. 428) observou que “a pontuação de um homem é o gradualismo de outro”. Há, no entanto, desacordo real entre os vários intérpretes da teoria do equilíbrio pontuado. Os geneticistas populacionais podem explicar o padrão de evolução na medida em que é pontuável, dizendo que na maioria das vezes a seleção está se estabilizando, levando à estase e, ocasionalmente, se direcionando, levando à mudança punctuacional. A visão alternativa é que o fracasso de uma espécie em mudar ao longo de milhões de anos deve ser explicado de alguma outra maneira – geralmente por “restrições de desenvolvimento” ou pela incapacidade de grandes populações de evoluir; escapar dessas limitações leva a uma explosão de evolução rápida. (Maynard Smith, 1983, p. 12).

E acrescentou:

A seleção direcional agindo sobre a variabilidade genética de um tipo convencional é capaz de produzir mudanças a uma taxa que pareceria virtualmente instantânea no

⁴³ Comentamos a respeito desse modelo no Capítulo 2, seção 3 desta dissertação.

⁴⁴ É importante lembrar que Maynard Smith era um geneticista.

registro fóssil. Existe, no entanto, uma questão de como a variabilidade observada nas taxas de evolução deve ser explicada. A variação na taxa pode simplesmente refletir a variação na intensidade da seleção direcional; a mudança de pontuação ocorre quando uma população cruza um limiar seletivo. Alternativamente, a variação na taxa pode ser causada por restrições de desenvolvimento de um tipo descontínuo, decorrentes de bifurcações no desenvolvimento ou de mudanças nos sistemas de regulação gênica. (Maynard Smith, 1983, pp. 22-23).

Mais tarde, Maynard Smith admitiu que a evolução morfológica ocorre em taxas diferentes em momentos diferentes, mas que não havia evidências suficientes de que a mudança rápida estivesse necessariamente associada à divisão de linhagens (Maynard Smith, 1984, p. 401). Ele ainda considerou que o fenômeno da estase carecia de explicação (*Ibid.*).

Apesar dessas observações, Gould mostrou sua gratidão a Maynard Smith e outros colegas pela atenção e cuidado com o equilíbrio pontuado, mesmo nas críticas. Em suas palavras:

Somos muito gratos pela atenção séria e cuidadosa, muitas vezes bastante crítica, que muitos de nossos mais respeitados colegas têm concedido ao equilíbrio pontuado porque o reconhecem como uma hipótese distinta e testável sobre algumas das questões mais importantes da teoria macroevolutiva (Maynard Smith, 1983, 1984; Rhodes, 1983; Turner, 1986; Mahé e Devillers, 1981; Huxley, 1982; Newman, Cohen & Kipnis, 1985; Milligan, 1986). A principal razão para “todo o alvoroço”⁴⁵, frente a Dawkins (1985), é que o equilíbrio pontuado tem algo novo, interessante e viável, a dizer sobre a história da vida. (Gould, 1989, p. 120).

Pode-se dizer que a posição do etólogo e biólogo evolutivo britânico Clinton Richard Dawkins foi conciliatória. Ele considerava que o equilíbrio pontuado constituía uma vertente do gradualismo, e não uma oposição a ele, já que não era uma teoria saltacionista, e essas sim se opunham ao gradualismo⁴⁶ (Dawkins, 1986, p. 241). Para Dawkins, a contribuição de Eldredge e Gould foi relevante para a compreensão da evolução, embora tenha produzido controvérsias exageradas (*Ibid.*, p. 236). Comentou ainda que o equilíbrio pontuado não constituiu uma proposta revolucionária, nem que afrontasse o neodarwinismo⁴⁷ (*Ibid.*).

⁴⁵ *What was all the fuss about?* (1985) foi uma resenha crítica feita por Dawkins sobre a teoria do equilíbrio pontuado.

⁴⁶ Para Dawkins, todo não-saltacionista era um gradualista. Contudo, ele discutiu a respeito do problema das diferentes interpretações que o termo “gradualismo” pode ter.

⁴⁷ Muitos autores utilizam o termo “neodarwinismo” para se referir à Síntese Moderna. Contudo, existem críticas quanto a essa utilização.

No final dos 1980, Gould se referiu às principais críticas que vinham sendo feitas ao equilíbrio pontuado, a saber: (1) O equilíbrio pontuado é falso ou vazio em princípio e lógica (Gingerich, 1984). A estase é, na verdade, o gradualismo com taxa zero; (2) O equilíbrio pontuado não pode ser testado devido à natureza do registro fóssil⁴⁸ (Levinton, 1983; Turner, 1986); (3) O equilíbrio pontuado é testável, mas sem fundamentação⁴⁹. Em relação à testagem do equilíbrio pontuado, ele explicou:

Como exemplo das principais diferenças alcançadas entre formas corretas e equivocadas de amostragem, dois estudos contrastantes foram apresentados na North American Paleontological Convention, Boulder, Colorado, 1986. A. Barnovsky⁵⁰ calculou a frequência relativa de equilíbrio pontuado vs. transformação anagenética para mamíferos do Pleistoceno com base exclusivamente em relatórios previamente publicados na literatura. [...] D. Prothero⁵¹ relatou em um estudo de campo sobre as linhagens de mamíferos encontradas em rochas datadas do Oligoceno de Big Badlands, South Dakota, que todas as linhagens permaneceram em estase e todas as novas formas entraram no registro bruscamente. Ele não encontrou nenhum caso de anagênese gradual. Claro que as diferenças podem ser reais. Talvez o Pleistoceno tenha testemunhado uma frequência muito maior de gradualismo. (Gould, 1989, pp. 132).

Gould ainda considerou que a documentação dos estudos que citou anteriormente pode ter sido enviesada:

Suspeito que o resultado de Barnovsky registre o viés da literatura. As pessoas tendem a publicar apenas sobre linhagens “interessantes” que estão mudando. Portanto, os trabalhos publicados têm um viés poderoso em direção ao gradualismo, (assim como a análise mendeliana clássica apenas identificou genes variáveis). Mas Prothero estudou todas as linhagens por um tempo e [em um mesmo] lugar, sem preconceito sobre seus modos ou tempo – e todas as suas linhagens corresponderam às previsões do equilíbrio pontuado. Estou muito feliz que esta mensagem sobre esquemas de amostragem serem adequados para o estudo de frequências relativas pareça estar sendo transmitida. (Gould, 1989, pp. 132).

Mayr comentou que, no início da Síntese Moderna, os geneticistas tinham se concentrado apenas nas flutuações gênicas da genética populacional. Em suas palavras:

⁴⁸ Gould reconheceu que nem todo isolamento periférico produz uma nova espécie.

⁴⁹ Gould explicou que a história natural difere da física por não ser exata, com experimentos cruciais refutando as “leis” da natureza, que devem ser universalmente aplicáveis. Reafirmou que ele e Eldredge nunca advogaram a exclusividade do equilíbrio pontuado como a única forma de origem e modificação das espécies.

⁵⁰ Gould se referiu aqui a Anthony David Barnosky, geólogo e biólogo.

⁵¹ Donald Ross Prothero é geólogo e paleontólogo.

Os geneticistas descreveram a evolução simplesmente como uma mudança nas frequências de genes nas populações, ignorando totalmente o fato de que a evolução consiste em dois fenômenos simultâneos, mas bastante separados, de adaptação e diversificação. Este último é devido a um processo de multiplicação de espécies⁵², um processo quase totalmente ignorado nos escritos de Fisher, Haldane, Wright e outros importantes geneticistas evolucionistas. (Mayr, 1989, p. 138).

Entretanto, em seu ver, “a aceitação do gradualismo filético não requer a aceitação de uma taxa constante de mudança evolutiva. Na verdade, a taxa pode acelerar ou retardar, mas a mudança leva inexoravelmente à transformação constante de uma linhagem” (Mayr, 1989 p. 138). Esse pensamento de Mayr se assemelha ao de Dawkins, como mostramos anteriormente.

Mayr valorizou a contribuição de Gould e Eldredge para a biologia evolutiva, pois mesmo caso não se aceitasse inteiramente sua proposta, eles chamaram a atenção para aspectos da evolução que ainda não tinham sido considerados:

A negligência generalizada do papel da especiação na macroevolução continuou até que Eldredge & Gould (1972) propuseram sua teoria do equilíbrio pontuado. Quer se aceite essa teoria, a rejeite ou a modifique muito, não pode haver dúvida de que ela teve um grande impacto na paleontologia e na biologia evolutiva. [...] Tradicionalmente, a evolução era vista como um fenômeno de fase única de mudança gradual, embora às vezes mais lentamente, às vezes mais rapidamente. Agora a evolução é vista como uma alternância entre eventos de especiação durante os quais a principal mudança evolutiva (particularmente morfológica) ocorreu em períodos de estase prolongada. (Mayr, 1989, p. 139).

Contudo, no ver de Mayr, o equilíbrio pontuado não foi uma proposta nova, conforme outros estudiosos já haviam mencionado.

Embora tenha dedicado uma parte do *Origin* para discutir a evolução geográfica, de acordo com Mayr (1989, p. 139), Darwin dedicou-se principalmente à especiação simpátrica⁵³:

Desde então, tornou-se evidente através de estudos históricos que era mais o termo “equilíbrio pontuado” que era novo do que o conceito. Um papel para as populações periféricas na especiação já foi postulado por Buch (1825) e totalmente substanciado por Darwin para os pássaros zombeteiros de Galápagos. Infelizmente, na época em que

⁵² Mayr considerava que a especiação podia ocorrer em dois níveis: o primeiro, nos demes das populações, a nível de espécie. O segundo, ocorre de forma majoritariamente peripátrica, com a maior chance de que ocorra a extinção, porém, algumas vezes produzindo novidades evolutivas (Mayr, 1989, p. 137-138).

⁵³ Como mencionamos no Capítulo 2, seção 6, essa interpretação não é consenso entre os estudiosos de Darwin.

Darwin publicou o *Origin* (1859), ele havia adotado a especiação simpátrica. (Mayr, 1989, p. 139).

. Além disso, as ideias do equilíbrio pontuado permeavam as concepções dos paleontólogos há muito tempo (ver Bernard, 1895, por exemplo). No entanto, os estudos de Fisher (1930), Wright (1931, 1932) e Dobzhansky (1937, 1951), minimizaram o papel da especiação alopátrica, situação que permaneceu até a proposta de Eldredge e Gould (Mayr, 1989, pp. 139-140).

Mayr alegou ter sido o primeiro autor a desenvolver um modelo detalhado da conexão entre especiação, taxas evolutivas e macroevolução (Mayr, 1954). Considerou curioso que sua teoria havia sido completamente ignorada pelos paleontólogos até ser trazida à luz por Eldredge & Gould (Mayr, 1989, p. 140). Explicou que quase duas décadas antes da proposta do equilíbrio pontuado, ele já estava ciente das consequências da especiação alopátrica:

Em 1954, eu já estava totalmente ciente das consequências macroevolutivas de minha teoria, dizendo que “populações isoladas periféricamente em rápida evolução podem ser o lugar de origem de muitas novidades evolutivas. Seu isolamento e tamanho comparativamente pequeno podem explicar fenômenos de evolução rápida e falta de documentação no registro fóssil, até então intrigante para o paleontólogo”⁵⁴. Mais tarde, complementei minha teoria apontando que a especiação peripátrica pode ocorrer não apenas nas populações fundadoras, mas também em qualquer população que passa por um gargalo severo. (Mayr, 1989, p. 140).

Em suas palavras, “a proposta de Eldredge e Gould era essencialmente minha teoria de 1954, exceto por uma ênfase muito mais forte na estase; na verdade, uma crença de que nenhuma mudança evolutiva adicional ocorreria depois que o processo de especiação fosse concluído” (Mayr, 1989, p. 141). Entretanto, precisamos considerar que Eldredge e Gould trouxeram um vasto conjunto de estudos que evidenciaram suas ideias.

Mayr não entendia por que a teoria do equilíbrio pontuado tinha sofrido um ataque tão grande por parte dos biólogos. Para ele, “uma modesta teoria do punctuacionismo⁵⁵ é tão fortemente apoiada por fatos e se encaixa, de modo geral, tão bem na estrutura conceitual do darwinismo, que nos surpreendemos com a hostilidade com que foi atacada” (Mayr, 1989, p. 141). E acrescentou:

⁵⁴ Mayr, 1954, p. 179.

⁵⁵ Neste artigo, Mayr se refere às ideias do equilíbrio pontuado como *punctuationism*.

Uma linhagem evolutiva pode continuar a variar geneticamente sem passar por qualquer reconstrução importante. Alternativamente, uma linhagem estável pode continuar a enviar populações fundadoras, algumas das quais, por meio da especiação peripátrica, podem se tornar espécies filhas mais ou menos distintas. (Mayr, 1989, pp. 141-142).

Porém, Mayr criticou Gould por utilizar de forma equivocada a teoria de mutações sistêmicas de Goldschmidt, sugerindo que o punctuacionismo tinha alguma relação com aquelas ideias, o que causou uma confusão em relação a conceitos do equilíbrio pontuado (Mayr, 1989, p. 143). Ele comentou sobre algumas causas possíveis da polêmica:

A polêmica que se seguiu à proposta dessa teoria revelou que existem consideráveis dificuldades conceituais e evidenciais em fundamentar ou refutar essa teoria. Em primeiro lugar, a natureza do registro fóssil torna extremamente difícil, senão impossível, obter evidências irrefutáveis para a estase ou para uma especiação de um intervalo de tempo muito curto. Em segundo lugar, ao longo da controvérsia, encontramos consideráveis imprecisões e equívocos terminológicos, como, por exemplo, no que diz respeito ao significado de palavras como gradual, estase, especiação e seleção de espécies. Uma análise cuidadosa dos termos mais frequentemente usados na controvérsia do punctuacionismo é, portanto, indispensável. (Mayr, 1989, p. 144).

Por outro lado, sobre a estase, Mayr escreveu:

De todas as afirmações feitas na teoria do punctuacionismo de Eldredge & Gould, a que encontrou a maior oposição foi a de “estase pronunciada como o destino usual da maioria das espécies”, após ter completado a fase de origem. No entanto, foi exatamente essa afirmação que os autores designaram como sua contribuição mais importante. (Mayr, 1989, p. 145).

A afirmação de que a estase tenha sofrido a maior oposição na teoria do equilíbrio pontuado é intrigante, pois, de acordo com os estudos apresentados por Gould, Eldredge e outros pesquisadores, foi onde a maior gama de evidências foi encontrada. É possível que essa oposição tenha se dado entre os geneticistas, que poderiam considerar maior uniformidade nas taxas evolutivas. Entretanto, entre os paleontólogos, a estase era vista com grande aceitação. Gould também comentou que a estase foi o fenômeno mais observado do equilíbrio pontuado (Gould, 1989, p. 123).

Para Mayr, a melhor posição a ser adotada em relação à proposta de Eldredge e Gould seria de conciliação:

O melhor que se pode fazer nessas circunstâncias é adotar uma posição intermediária, admitindo a ocorrência de alguma especiação filética gradual, mas apontando também para o número inesperadamente grande de casos em que as espécies fósseis não mostraram nenhuma mudança morfológica ao longo de muitos milhões de anos. (Mayr, 1989, p. 145).

4.3 REAÇÕES POSTERIORES

Richard Lewontin (1929-2021) – que foi orientado por Theodosius Hryhorovych Dobzhansky (1900-1975), um dos arquitetos da Síntese Moderna – e Richard Levins (1930-2016) consideravam que nenhum dos argumentos de Gould sobre a complexidade da evolução invalidava as ideias de Darwin e que não se estava diante de um novo paradigma, mas de uma ciência normal perfeitamente respeitável que adicionava riqueza ao esquema original de Darwin (Lewontin & Lewis, 2009, p. 202).

Dana H. Geary (2009), paleontóloga, comentou que os criacionistas distorceram a teoria do equilíbrio pontuado e a interpretaram de acordo com seus próprios interesses. Movimentos criacionistas induziram que o debate entre o gradualismo e o equilíbrio pontuado estava gerando uma “crise” à teoria evolutiva (Kelley, 2009, pp. 171-188).

Embora muitos estudos empíricos tivessem abordado o equilíbrio pontuado e o gradualismo, ainda não havia sido feita uma revisão crítica abrangente a respeito (Geary, 2009, p. 128). Outros pesquisadores, como Jeremy Bradford Cook Jackson e Alan Herbert Cheetham (1999), também acreditavam que “os relatórios de especiação gradual ou pontuada não foram submetidos a uma avaliação crítica consistentemente rigorosa, apesar das grandes diferenças na qualidade das evidências disponíveis” (Jackson & Cheetham, 1999, apud Geary, 2009, p. 129).

Geary apresentou uma série de trabalhos⁵⁶ que mostram uma predominância de estase e mudanças rápidas, indicando que o padrão do equilíbrio pontuado é dominante em relação ao gradualismo (Geary, 2009, pp. 130-131). Contudo, ainda se faziam necessários mais esclarecimentos. Nas palavras de Geary:

⁵⁶ Dentre eles, estão Gould (1992, 2002), Prothero (1992), Stanley (1992), Jackson & Cheetham (1990, 1994, 1999), Benton & Pearson (2001), Barnosky (1987), Hunt (2007), Hallam (1978); Kelley (1983, 1984); Cheetham (1986; 1987), Cheetham & Hayek (1988), Cheetham, Jackson & Hayek (1983), Stanley & Yang (1987); Prothero & Heaton (1996), Eldredge (1971), Pandolfi & Burke (1989), Lieberman, Brett & Eldredge (1995), Brett & Baird (1995), Geary (1990; 1992; 1995) e Geary *et al.* (2002).

Embora a realidade do padrão seja reconhecida, as causas das pontuações e estase não são bem compreendidas. No entanto, isso não é uma falha do equilíbrio pontuado. [...] Embora o padrão do equilíbrio pontuado por si só sirva para individualizar as espécies no tempo geológico, acho que nossa visão mutante das causas das pontuações e da estase torna essa individuação mais descritiva e menos causal do que era há trinta anos. [...] A maioria concordaria, entretanto, que Steve⁵⁷ e Niles tiveram sucesso em trazer uma abordagem hierárquica para a mesa, a linguagem e o pensamento de biólogos evolucionistas e paleontólogos, e que não há dúvida de que este é um importante legado de equilíbrio pontuado. (Geary, 2009, p. 137-138).

E continuou:

Em seus artigos, Steve e Niles sempre foram diretos e honestos sobre as limitações do registro fóssil, mas também claros e enérgicos ao defender um papel para a paleontologia na formulação de nossos pensamentos sobre a especiação. [...] Outra parte importante do legado do equilíbrio pontuado é o diálogo que ela fomentou entre biólogos evolucionistas e paleontólogos. [...] Steve não poderia e não alegava ter inventado a ideia de transformações rápidas, mas certamente a extensa discussão e debate sobre o equilíbrio pontuado ajudou a colocar essa noção no léxico popular. (Geary, 2009, p. 139).

Bruce Smith Lieberman, outro paleontólogo, professor do Departamento de Geologia na Universidade de Kansas – orientado por Gould na graduação e Eldredge no doutorado –, chegou à conclusão de que “a estase é provavelmente a regra, embora também haja exceções. Mesmo em linhagens estáveis a oscilação ocorre” (Lieberman, 2009, p. 230). Ele se referiu a trabalhos que traziam evidências favoráveis à estase morfológica, como por exemplo, o de Stanley & Yang (1987). E comentou:

Apesar de todos esses dados mostrando estase, alguns biólogos evolucionistas continuam a concordar com uma visão das espécies como evanescentes⁵⁸, onde a morfologia das espécies está continuamente mudando. Isso mostra novamente como Eldredge e Gould (1972) estavam corretos quando argumentaram que a perspectiva e o treinamento influenciam parcialmente os padrões que os cientistas veem. (Lieberman, 2009, p. 231).

Ele também considerou que a proposta de Eldredge e Gould constituiu “um dos avanços teóricos mais inovadores na biologia evolutiva durante os últimos trinta anos” (Lieberman, 2009, p. 238).

⁵⁷ “Steve” é a forma como algumas pessoas se referem carinhosamente a Gould.

⁵⁸ Efêmeras.

De acordo com Donald Ross Prothero, geólogo e paleontólogo, o modelo do equilíbrio pontuado tem ampla aceitação entre os paleontólogos, embora os não-paleontólogos ainda não tenham compreendido isso (Prothero, 2009, p. 1). Ele também relata suas memórias de quando o artigo de 1972 foi publicado:

Uma vez que o “equilíbrio pontuado” se tornou um assunto quente, ele dominou os periódicos e os debates científicos. Lembro-me vividamente das sessões em cada reunião profissional durante os anos 1970 como lutas arrasadoras entre os gradualistas da velha guarda e os “jovens” liderados por Gould, Eldredge e Steve Stanley. Gould e Eldredge (1977) responderam efetivamente à maioria das primeiras críticas ao “equilíbrio pontuado”. Em meados da década de 1980, surgiu um consenso dentro da comunidade paleontológica de que quase todos os metazoários (vertebrados e invertebrados, marinhos e terrestres) mostram estase e especiação pontuada através de milhões de anos de tempo geológico e estratos, com apenas pequenos exemplos possíveis de mudança anagenética gradual no tamanho (Geary 2009; Princehouse 2009; Hallam 2009; Jablonski 2000). Essa tem sido a visão aceita pelos paleontólogos há mais de 20 anos. (Prothero, 2009, p. 4).

O equilíbrio pontuado provocou discussões sobre a causa da estase, inclusive descartando a seleção estabilizadora neste processo (Prothero, 2009, p. 4; Lieberman, 2009, p. 234). Explicações como as restrições do desenvolvimento e a organização populacional em demes⁵⁹ ganharam espaço, entre outras (Lieberman, 2009, p. 235-236).

Prothero também considerou que, embora o equilíbrio pontuado seja um assunto mal resolvido para os neontólogos⁶⁰, entre os paleontólogos ele é considerado praticamente um consenso. Entretanto, uma ponte entre as ideias desses dois grupos se faz necessária. Em suas palavras:

Há anos, tanto os paleontólogos quanto os neontólogos têm se esforçado para encontrar (sem sucesso, em minha opinião) uma boa explicação para o motivo pelo qual virtualmente todos os organismos são estáticos ao longo de milhões de anos, apesar das enormes diferenças em seu regime adaptativo. As adaptações graduais de moscas-das-frutas e tentilhões de Galápagos podem ser bons exemplos de mudança microevolutiva de curto prazo, mas eles simplesmente não abordam o que o registro fóssil tem mostrado por mais de um século. Isso só se tornou aparente quando Gould, Eldredge, Stanley e outros começaram a falar sobre seleção de espécies, desacoplamento da microevolução e macroevolução e a importância do pensamento hierárquico na biologia evolutiva. Muitos neontólogos parecem manter uma atitude implacavelmente reducionista sem

⁵⁹ Um “deme” consiste em um pequeno grupo de organismos que se cruzam localmente, dentro de uma população maior.

⁶⁰ Esta é uma denominação dos paleontólogos para os não-paleontólogos.

razão aparente. Enquanto isso, a expansão hierárquica da teoria da evolução tem desfrutado de amplo apoio entre filósofos e paleontólogos. Assim, mais de 35 anos após o artigo original de 1972, temos um tipo diferente de fenômeno de “duas culturas” de pessoas com mentalidades diferentes falando umas sobre as outras. Os paleontólogos concordam há décadas que a mensagem predominante do registro fóssil é a estagnação, apesar das grandes mudanças no meio ambiente. (Prothero, 2009, p. 4).

David Sepkoski comentou que, na ocasião da proposta do equilíbrio pontuado (Gould & Eldredge, 1972), havia um consenso entre os paleontólogos de que se tratava de uma teoria com falhas, mas provocativa. Grande parte deles considerou que o texto era elegante. A opinião dividiu-se: alguns se converteram, outros não viram mérito na proposta, mas a maior parte adiou o julgamento (Sepkoski, 2009, p. 306).

De acordo com ele, nos primeiros anos de vida, o equilíbrio pontuado “atraiu relativamente pouca atenção” (Sepkoski, 2009, p. 306). Contudo, cinco anos depois (Gould & Eldredge, 1977), a situação se modificou em termos da clareza e fundamentação da teoria, em relação ao artigo anterior. Nas palavras de Sepkoski:

Em primeiro lugar, mais do que até mesmo o artigo original, o novo manuscrito tornou o punctuacionismo o centro de uma reconceitualização filosófica da mudança evolutiva. Aqui, os autores foram mais explícitos sobre a natureza exata da reconfiguração conceitual que sua teoria trouxe para a macroevolução – em particular, adaptando a formulação de Steven Stanley da assincronia da micro e macroevolução publicada um ano antes. O artigo também deu a Gould e Eldredge a chance de abordar algumas das críticas que haviam sido feitas à sua teoria e de esclarecer o que realmente pretendiam dizer em seu primeiro artigo. Aqui, os autores rejeitaram as acusações de que foram motivados por um desdém a priori do gradualismo e que assumiram uma “atitude derrotista” em relação à testabilidade de alegações macroevolucionárias usando o registro fóssil. Eles também apresentaram uma quantidade significativa de evidências empíricas para provar⁶¹ a teoria, considerando uma amostra mais ampla de taxa do que no ensaio de 1972 e respondendo com desafios empíricos às suas conclusões anteriores. (Sepkoski, 2009, pp. 306-307).

Na opinião de Sepkoski, embora o artigo de 1977 não tivesse obtido alto impacto, este veio a ocorrer com a publicação de Gould (1980c), em que ele fez críticas mais acentuadas à Síntese Moderna.

Sepkoski considerou que “o equilíbrio pontuado é uma das contribuições mais importantes para a teoria evolucionista recente, tanto do ponto de vista conceitual quanto

⁶¹ Vários filósofos da ciência contemporâneos teriam críticas a esse termo.

sociológico” (Sepkoski, 2012, p. 143). No entanto, considera que um debate importante se refere a até que ponto a teoria do equilíbrio pontuado foi um conhecimento novo para a teoria evolutiva, o que outros autores também tinham indagado:

Há uma questão final a fazer que pesa sobre a historiografia do equilíbrio pontuado: em que medida a teoria era genuinamente original? Como Gould e Eldredge alegaram com frequência, o equilíbrio pontuado deve uma parte substancial às teorias biológicas anteriores. Os mais frequentemente citados são o trabalho de Ernst Mayr sobre isolamento periférico e especiação alopátrica, e a teoria brevemente sustentada de G. G. Simpson da “evolução quântica” [...]. Mayr compreendeu a especiação alopátrica, e Simpson reconheceu que as taxas evolutivas podem variar muito, mas ninguém combinou esses insights para oferecer uma explicação do estado real do registro fóssil – uma solução para o dilema de Darwin. Além disso, nem Mayr e nem Simpson enfatizaram a estase, que Eldredge e Gould têm consistentemente apontado como o elemento mais importante e “radical” da teoria. (Sepkoski, 2012, p. 182).

Gerd B. Müller, zoólogo e biólogo evolutivo com publicações em genética e um dos proponentes da Síntese Estendida, comentou:

[A teoria do equilíbrio pontuado] provocou um debate feroz e duradouro sobre a relação entre os mecanismos microevolutivos de variação e os padrões macroevolutivos de especiação, mas apesar da quantidade de dados favoráveis ao punctuacionismo, ele ainda é uma exceção e não a regra. (Müller, 2013, p. 91).

4.4 ALGUMAS CONSIDERAÇÕES

Inicialmente, em 1972, a proposta do equilíbrio pontuado não teve muita repercussão fora da paleontologia, tendo sido analisada majoritariamente por paleontólogos. Dentre eles, a maioria reconheceu que suas ideias eram procedentes com o que encontravam no registro fóssil. Entretanto, não podemos considerar um consenso. Diversos paleontólogos fizeram algumas críticas, como, por exemplo, que eles estavam desconsiderando o gradualismo filético, além da ausência de testes. Posteriormente, os autores discutiram diversos estudos que testaram a hipótese e a corroboravam, como Stanley (1975), ou contestavam o equilíbrio pontuado, como Ozawa (1975). Além disso, afirmaram nunca terem desconsiderado que o gradualismo ocorresse.

Nos anos 1980, as ideias de Eldredge e Gould parecem ter sido difundidas entre os biólogos. Diversos estudiosos comentaram sua teoria, dentre eles Maynard Smith, Mayr e

Dawkins. A maior parte deles reconheceu que a estase era um fenômeno observado e que a taxa evolutiva variava, podendo aumentar ou diminuir sua velocidade ao longo da vida de uma espécie. Entretanto, nem todos consideraram que havia evidências que a especiação alopátrica poderia acarretar modificações abruptas no tempo geológico.

Por outro lado, alguns acreditavam que o equilíbrio pontuado não ia contra o que se aceitava na Síntese e não julgavam que ele contradizia o gradualismo. Houve quem questionou se equilíbrio pontuado trouxe contribuições novas para a biologia evolutiva. Mayr, inclusive, disse acreditar que a teoria de Eldredge e Gould era o seu modelo de especiação alopátrica de 1954, com uma ênfase maior na estase. A maioria desses estudiosos, embora fizesse considerações à teoria, concordava que a discussão acerca dela contribuiu positivamente para o debate de algumas questões evolutivas. Algo que podemos perceber foi que houve uma divergência a respeito da aceitação entre paleontólogos e geneticistas, que pode ter se dado devido ao treinamento que grande parte dos últimos teve na genética populacional, que focava seus estudos em processos microevolutivos.

Mais recentemente, diversos pesquisadores, principalmente paleontólogos, valorizam o equilíbrio pontuado e suas contribuições, algo que também foi percebido por alguns historiadores da ciência.

CAPÍTULO 5

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste capítulo, procuraremos responder às perguntas que nortearam a presente pesquisa, cujo objetivo foi analisar as contribuições de Stephen Jay Gould (1941-2002) e Niles Eldredge referentes ao equilíbrio pontuado, no período compreendido entre os anos de 1971 e 1993, e identificar suas implicações para a Síntese Moderna. Em seguida, iremos apresentar algumas considerações e indagações que surgiram durante o estudo.

Reproduziremos abaixo as perguntas que nortearam esta pesquisa:

- a) Quais são as principais ideias de Eldredge e Gould referentes ao equilíbrio pontuado e quais suas implicações para o processo evolutivo? Qual foi a contribuição de cada um deles?
- b) Em que evidências eles se basearam para propor essa hipótese?
- c) Houve mudanças nas ideias de Eldredge e Gould entre 1971 e 1993? Em caso positivo, quais foram elas?
- d) Quais são os pontos de aproximação e distanciamento entre as propostas de Eldredge e Gould e a teoria original de Charles Robert Darwin (1809-1882)?
- e) Quais são os pontos de aproximação e distanciamento entre a proposta de Eldredge e Gould e a Síntese Moderna?
- f) Qual era o contexto científico da época? Como a comunidade científica da época recebeu a proposta de Eldredge e Gould?

O equilíbrio pontuado, proposto por Eldredge e Gould, em 1972, ocorreu por ocasião da Síntese Moderna, que é descrita como um movimento na biologia evolutiva que procurou construir pontes entre diversas subáreas da biologia. A Síntese envolveu a aceitação de alguns pontos, assim como a exclusão de outros. No primeiro caso, que o processo evolutivo é principalmente gradual, e ocorre pela ação da seleção natural sobre a mudança na frequência dos genes e recombinação; que uma espécie consiste em agregados populacionais isolados em termos reprodutivos; que há um efeito dos fatores ecológicos (nicho, ocupação, competição na diversidade) sobre os táxons mais elevados, por exemplo. No segundo, o abandono da evolução saltacional e da herança de caracteres adquiridos, por exemplo. Ernst Walter Mayr (1904-2005)

considerou que a Síntese ocorreu entre 1936 e 1947. Vassiliki Betty Smocovitis considera um período mais longo – até 1960. O equilíbrio pontuado foi proposto no início na década de 1970, quando a Síntese estava começando a receber algumas críticas que, como vimos, até então não eram voltadas para aspectos paleontológicos.

Como se sabe, alguns dos aspectos aceitos pela Síntese eram o gradualismo do processo evolutivo e a seleção natural, que agiria sobre as leves variações que ocorriam ao acaso, que faziam parte da proposta de Darwin. Porém, um dos problemas em relação à seleção natural e ao gradualismo eram as evidências que apareciam no registro fóssil: as formas transicionais eram escassas. No século XIX, o próprio Darwin considerou este um problema para sua teoria, o qual procurou responder. Para ele, algumas formas intermediárias teriam sido suplantadas no processo; os registros geológicos eram imperfeitos; as coleções paleontológicas eram incompletas, só uma pequena parte da superfície terrestre tinha sido explorada, além das dificuldades inerentes à fossilização. Ao se deparar com as evidências encontradas no registro geológico, diversos paleontólogos, como Edward Drinker Cope (1840-1897), Alpheus Hyatt (1838-1902) e Alpheus Spring Packard Jr. (1839-1905), no final do século XIX, após a morte de Darwin, viram que elas não corroboravam o gradualismo do processo evolutivo e conseqüentemente, a ação da seleção natural. Na ocasião, eles, então, propuseram outras explicações.

Um dos pontos importantes em relação à proposta de Darwin, que não foi levado em conta pela Síntese, foi que ele considerava que as espécies poderiam permanecer inalteradas por longos períodos, como vimos no Capítulo 1, seção 3 desta dissertação.

Gould e Eldredge fizeram seu doutorado sob a orientação do paleontólogo Norman Denis Newell (1909-2005), que adotava um viés evolutivo nos estudos paleontológicos, o que não era comum na época. Gould estudou fósseis de caracóis terrestres do gênero *Poecilozonites*, nas Bermudas, do ponto de vista geográfico e estratigráfico. Eldredge, por sua vez, estudou a evolução de trilobitas da ordem Phacopida, nos Estados Unidos. Os dois investigadores não identificaram o gradualismo nas filogenias desses organismos. A maior parte dos paleontólogos na época aceitava que a evolução era gradual e que a escassez de formas intermediárias era decorrente da imperfeição do registro geológico.

Eldredge e Gould apresentaram suas ideias como uma hipótese sobre o “modo” da evolução e que podem ser assim resumidas:

A norma para uma espécie ou, por extensão, uma comunidade é a estabilidade. A especiação é um evento raro e difícil que pontua um sistema em equilíbrio homeostático.

O fato de um evento tão incomum ter produzido um conjunto tão maravilhoso de formas vivas e fósseis só pode dar força a uma velha ideia: a paleontologia lida com um fenômeno que pertence a ela somente entre as ciências evolutivas e que ilumina todas as suas conclusões – o tempo. (Eldredge & Gould, 1972, p. 115).

Além de se basearem nos resultados das próprias investigações, Gould e Eldredge se basearam em outros estudos, como dos cavalos, do equinoide cretáceo *Micraster* e a ostra jurássica *Gryphaea*, feitos por outros autores. Eles comentaram:

Consideramos que a maioria das mudanças evolutivas está concentrada em eventos rápidos (frequentemente instantâneos, em termos geológicos), de especiação em populações pequenas e isoladas periféricamente. Nosso modelo de equilíbrio pontuado funciona igualmente bem para especiação simpátrica quando [...] espécies filhas devem surgir de um pequeno subgrupo da população parental. (Gould & Eldredge, 1977, pp. 116-117).

Eles criticaram a Síntese Moderna por ter se comprometido com a especiação simpátrica, sem considerar outras possibilidades. Já o tempo de mudanças seria espasmódico ou episódico (Gould, 1981b, p. 36), em vez de gradual, como se considerava na Síntese. Nas palavras de Gould sobre a proposta de Eldredge e dele:

Propusemos a teoria do equilíbrio pontuado em grande parte para fornecer uma explicação diferente para os padrões no registro fóssil. Defendemos que as trajetórias não podem ser atribuídas à transformação gradual dentro das linhagens, mas devem surgir do sucesso [...] de certos tipos de espécies. Consideramos que uma trajetória é mais como subir um lance de escadas (pontuado e estase) do que rolar em um plano inclinado. (Gould, 1981b, p. 36).

É importante mencionar que, à medida em que o tempo foi passando e mais evidências favoráveis foram trazidas, Gould e Eldredge passavam a se referir à sua proposta de modo diferente: inicialmente como hipótese, depois como um modelo – por meio do qual era possível fazer previsões – e finalmente, como teoria.

A análise desenvolvida não detectou mudanças significativas durante o desenvolvimento do equilíbrio pontuado, exceto que a proposta foi adquirindo uma versão mais elegante e fundamentada no decorrer do tempo. Foram corrigidos alguns equívocos como o esclarecimento de que a seleção de espécies (de Stanley, 1975; Gould & Eldredge, 1977) era realmente uma afirmação sobre a classificação das espécies.

O equilíbrio pontuado não desconsiderava o gradualismo e nem a seleção natural, que fazem parte da proposta original de Darwin; apenas sugeria uma explicação para a escassez de formas intermediárias no registro fóssil – um problema que já vinha sendo discutido há muito tempo. A crítica de Gould e Eldredge à Síntese foi o fato de ela desconsiderar outros tipos de explicação para as lacunas do registro geológico, considerando apenas sua imperfeição. Em relação à proposta de Darwin, o equilíbrio pontuado foi complementar, se considerarmos que Darwin admitia a existência de longos períodos em que as formas poderiam permanecer sem alterações. Adicionalmente, que sua proposta constituía num amplo programa de pesquisa aberto a novas contribuições, inclusive em relação ao registro geológico.

Em relação a qual teria sido a contribuição de cada um deles, no início dos anos 1990, Gould afirmou que Eldredge foi o primeiro autor do capítulo que eles escreveram (Eldredge & Gould, 1972), mas que ele, Gould, foi o criador da expressão “equilíbrio pontuado”. Anos mais tarde, em 2021, Eldredge explicou que o equilíbrio pontuado envolvia estase e especiação alopátrica, conforme consta em sua tese e em seu artigo de 1971. A questão foi retomada por ele e Gould, no artigo de 1972. Gould adicionou ideias sobre diversificação na macroevolução e ele sobre padrões evolutivos, além de confirmar que a expressão “equilíbrio pontuado” foi ideia Gould. Eldredge comentou que no trabalho em coautoria (Gould & Eldredge, 1977), a contribuição maior foi de Gould (Eldredge, comunicação pessoal, 10/12/2021).

Como vimos no Capítulo 4 desta dissertação, as críticas ao equilíbrio pontuado, recebidas na década de 1970, foram que a proposta excluía o gradualismo filético do processo evolutivo e que seus proponentes tinham se recusado a testá-la. Na década de 1980, elas se voltaram para a estase, que era interpretada de modo diferente pelos geneticistas e paleontólogos e que carecia de mais explicações. Alguns, como Clinton Richard Dawkins, consideraram que o equilíbrio pontuado era uma vertente do gradualismo e não afrontava o neodarwinismo. Outros, no entanto, consideraram que ele era falso e não podia ser testado, ou, ainda, que era desprovido de fundamentação. Mayr valorizou a proposta dos dois paleontólogos, considerando que eles chamaram a atenção para aspectos do processo evolutivo que ainda não haviam sido considerados. Por outro lado, criticou Gould por utilizar, de forma equivocada, a teoria de mutações sistêmicas de Richard Benedict Goldschmidt (1878-1958), sugerindo que o punctuacionismo tinha alguma relação com as ideias de Goldschmidt, o que causou uma confusão conceitual em relação equilíbrio pontuado.

Posteriormente, nos anos 2000, Richard Lewontin (1929-2021), que foi orientado por Theodosius Hryhorovych Dobzhansky (1900-1975), considerou que nenhum dos argumentos de Gould sobre a complexidade da evolução invalidava as ideias de Darwin e que não se estava

diante de novos paradigmas, mas de uma ciência normal perfeitamente respeitável que enriquecia o esquema original. Adicionalmente, a teoria teve apoio de vários paleontólogos como Dana H. Geary, Bruce Smith Lieberman e Donald Ross Prothero. De acordo com Prothero, “embora o equilíbrio pontuado seja um assunto mal resolvido para os neontólogos⁶², entre os paleontólogos, ele é considerado praticamente um consenso” (Prothero, 2009, p. 1).

Assim, pode-se dizer que a maior parte do apoio recebido foi da parte dos próprios paleontólogos. Isso nos leva a pensar se a Síntese foi bem-sucedida em construir uma ponte com a paleontologia, por meio de Simpson. Mais ainda, se existe uma comunicação de paleontólogos com os proponentes da Síntese Evolutiva Estendida, já que, com base na afirmação do biólogo evolutivo Gerd Müller “apesar da quantidade de dados favoráveis ao punctuacionismo, ele ainda é uma exceção e não a regra” (Müller, 2013, p. 91). Já a posição de Eldredge é diferente: “ninguém contesta a especiação alopátrica. A estase é aceita por quase todos os paleobiólogos e por muitos – se não todos – os biólogos evolutivos” (Eldredge, comunicação pessoal, 10/12/2021).

Algumas indagações surgiram a partir desta pesquisa:

1. Se Mayr (1989) comentou sobre a especiação alopátrica ter sido ideia original sua e que estava em harmonia com o equilíbrio pontuado, por que ele não se manifestou anteriormente a respeito ou mesmo defendeu as relações existentes entre ambas?
2. A Síntese Moderna fez, efetivamente, uma ponte com a paleontologia?
3. Há paleontólogos participando da chamada Síntese Evolutiva Estendida? Existe uma comunicação entre essas partes?

Questões como essas podem ser exploradas em estudos futuros.

⁶² Os não-paleontólogos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGASSIZ, Louis. Critical review of *Origin of species*. *American Journal of Science*, **30**: 154, 1860.
- AGER, Derek Victor. *The nature of the stratigraphical record*. New York: John Wiley & Sons, 1973.
- AGER, Derek Victor. The nature of the fossil record. *Proceedings of the Geologists' Association*, **87** (2): 131–159, 1976.
- ALMEIDA FILHO, Enézio Eugenio de. *A natureza das críticas de Mivart ao papel da seleção natural de Darwin na origem das espécies: uma reconsideração histórica da controvérsia*. Dissertação (Mestrado em História da Ciência). Pontifícia Universidade Católica, São Paulo, 2008.
- ANDRADE, Elizabeth Machado Baptestini. *Especiação sem barreiras e padrões de diversidade*. Tese (Doutorado em Física). Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Física Gleb Wataghin, Campinas, 2010.
- ARAÚJO, Aldo Mellender de. Síntese evolutiva, constrição ou redução de teorias: há espaço para outros enfoques? *Filosofia e História da Biologia*, **1**: 5–19, 2006.
- ARAÚJO, Leonardo Augusto Luvison; ARAÚJO, Aldo Mellender de. Por que o desenvolvimento ontogenético foi tratado como uma “caixa preta” na síntese moderna da evolução? *Principia*, **19** (2): 263–279, 2015.
- ARAÚJO, Leonardo Augusto Luvison; ARAÚJO, Aldo Mellender de. Quando a história é escrita pelos vencedores: a interpretação do eclipse do darwinismo pelos arquitetos da Síntese Evolutiva. *Filosofia e História da Biologia*, São Paulo, **12** (2): 275–287, 2017.
- BAMBACH, Richard K. Diversity in fossil record and Stephen Jay Gould's evolving view of the history of life. Pp. 69–126, in: ALLMON, Warren D.; KELLEY, Patricia H.; ROSS, Robert. (Eds.). *Stephen Jay Gould: reflections on his view of life*. Oxford: Oxford University Press, 2009.
- BARNOSKY, Anthony David. Punctuated equilibrium and phyletic gradualism: some facts from the Quaternary mammalian record. Pp. 109–147, in: GENOWAYS, Hugh H. (Ed.). *Current Mammalogy*. New York: Springer, 1987.
- BENTON, Michael James; PEARSON, Paul Nicholas. Speciation in the fossil record. *Trends in Ecology and Evolution*, **16** (7): 405–411, 2001.
- BERNARD, Félix. *Éléments de paléontologie*. Paris: J.-B. Baillière, 1895.
- BLINDERMAN, Charles & JOYCE, David. (Eds.). *The Huxley file*. Worcester: Clark University, 1998. Disponível em: <https://mathcs.clarku.edu/huxley/letters/94.html>. Acesso em 22/08/2022.

- BRETT, Carlton E.; BAIRD, Gordon C. Coordinated stasis and evolutionary ecology of Silurian to Middle Devonian faunas in the Appalachian Basin. Pp. 285–317, in: ERWIN, Douglas H.; ANSTEY, Robert L. (Eds.). *New approaches to speciation in the fossil record*. New York: Columbia University Press, 1995.
- BOWLER, Peter J. *The eclipse of Darwinism: anti-Darwinian evolution theories in the decades around 1900*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1983.
- BUCH, Christian Leopold von. *Physicalische Beschreibung der Canarischen Inseln*. Berlin: Königlichen Akademie der Wissenschaften, 1825.
- BURKHARDT, Frederick & SMITH, Sydney. (Eds.) *The correspondence of Charles Darwin*. 7. Cambridge: Cambridge University Press. 1985. Disponível em: *Darwin Correspondence Project*, “Letter no. 2544,” (<https://www.darwinproject.ac.uk/letter/?docId=letters/DCP-LETT-2544.xml>). Acesso em 28/08/2022.
- CAIN, Joe. Moving beyond consistency: the historical significance of Simpson’s *Tempo and mode in evolution*. Unpublished Master thesis. University of Maryland College Park, 1989.
- CAIN, Joe. Common problems and cooperative solutions: organizational activity in evolutionary studies, 1936–1947. *Isis*, **84** (1): 1–25, 1993.
- CARMO, Viviane Arruda do. Concepções evolutivas de Charles Darwin no *Origin of species* e de Alfred Russel Wallace em *Darwinism*. Dissertação (Mestrado em História da Ciência). Pontifícia Universidade Católica, São Paulo, 2006.
- CHARLESWORTH, Brian; LANDE, Russell; SLATKIN, Montgomery. A neo-Darwinian commentary on macroevolution. *Evolution*, **36** (3): 474–498, 1982.
- CHEETHAM, Alan Herbert. Tempo of evolution in a Neogene bryozoan: rates of morphologic change within and across species boundaries. *Paleobiology*, **12** (2): 190–202, 1986.
- CHEETHAM, Alan Herbert. Tempo of evolution in a Neogene bryozoan: are trends in single morphologic characters misleading? *Paleobiology*, **13** (3): 286–296, 1987.
- CHEETHAM, Alan Herbert; HAYEK, Lee-Ann Collins. Phylogeny reconstruction in the Neogene bryozoan *Metrarabdotos*: a paleontologic evaluation of methodology. *Historical Biology*, **1** (1): 65–84, 1988.
- CHEETHAM, Alan Herbert; JACKSON, Jeremy Bradford Cook; HAYEK, Lee-Ann Collins. Quantitative genetics of bryozoan phenotypic evolution. I. Rate tests for random change versus selection in differentiation of living species. *Evolution*, **47** (5): 1526–1538, 1993.
- DARWIN, Charles Robert. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray, 1859.

- DARWIN, Charles Robert. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 4th ed. London: John Murray, 1866.
- DARWIN, Charles Robert. *The variation of animals and plants under domestication*. London: John Murray, 1868.
- DARWIN, Charles Robert. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 5th ed. London: John Murray, 1869.
- DARWIN, Charles Robert. *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 6th ed. London: John Murray, 1872.
- DAVIS, Delbert Dwight. Comparative anatomy and the evolution of vertebrates. Pp: 64–89, in: JEPSEN, Glenn Lowell; MAYR, Ernst; SIMPSON, George Gaylord. (Eds.). *Genetics, paleontology, and evolution*. Princeton University Press, 1949.
- DAWKINS, Richard. What was all the fuss about? *Nature*, **316** (6030): 683–684, 1985.
- DAWKINS, Richard. *The blind watchmaker*. New York: W. W. Norton & Co., 1986.
- DIETRICH, Michael R. Richard Goldschmidt: hopeful monsters and other ‘heresies’. *Nature Reviews Genetics*, **4**: 68–74, 2003.
- DOBZHANSKY, Theodosius Hryhorovych. *Genetics and the origin of species*. New York: Columbia University Press, 1937.
- DOBZHANSKY, Theodosius Hryhorovych. *Genetics and the origin of species*. New York: 2nd ed. Columbia University Press, 1941
- DOBZHANSKY, Theodosius Hryhorovych. *Genetics and the origin of species*. New York: 3rd ed. Columbia University Press, 1951.
- DONDA, Pedrita Fernanda. As espécies sob a perspectiva de Louis Agassiz: 1857-1874. *Filosofia e História da Biologia*, **17** (1): 73–91, 2022.
- ELDREDGE, Niles. Geographic variation and evolution in *Phacops rana* (Green, 1832) and *Phacops iowensis* Delo, 1935, in the Middle Devonian of North America. PhD Thesis, Columbia University, 1969.
- ELDREDGE, Niles. The allopatric model and phylogeny in Paleozoic invertebrates. *Evolution*, **25**: 156–167, 1971.
- ELDREDGE, Niles. Testing evolutionary hypotheses in paleontology: a comment on Makurath and Anderson (1973). *Evolution*, **28** (3): 478–481, 1974.
- ELDREDGE, Niles. *The monkey business: a scientist looks at creationism*. New York: Washington Square Press, 1982.

- ELDREDGE, Niles. *Unfinished Synthesis: biological hierarchies and modern evolutionary thought*. Oxford: Oxford University Press, 1985.
- ELDREDGE, Niles. *Why we do it: rethinking sex and the selfish gene*. New York: W. W. Norton & Company, 2004.
- ELDREDGE, Niles. The early “evolution” of “punctuated equilibria”. *Evolution: Education and Outreach*, **1** (2): 107–113, 2008.
- ELDREDGE, Niles. Stephen J. Gould in the 1960s and 1970s, and the origin of “punctuated equilibria”. Pp: 3–19, *in*: DANIELI, Gian Antonio; MINELLI, Alessandro; PIEVANI, Telmo. (Eds.). *Stephen J. Gould: the scientific legacy*. Milano: Springer, 2013.
- ELDREDGE, Niles. *Eternal ephemera: adaptation and the origin of species, from the nineteenth century, through punctuated equilibria and beyond*. New York: Columbia University Press, 2015.
- ELDREDGE, Niles; CRACRAFT, Joel. *Phylogenetic analysis and paleontology*. New York: Columbia University Press, 1979.
- ELDREDGE, Niles; GOULD, Stephen Jay. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. Pp. 82–115, *in*: SCHOPF, Thomas Joseph Morton. (Ed.). *Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper & Co, 1972.
- FISHER, Ronald Aylmer. *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press, 1930.
- FORTEY, Richard Alan. The Ordovician trilobites of Spitsbergen I: Olenidae. *Norsk Polarinst Skrift*, **160**: 1–80, 1974.
- GEARY, Dana H. Patterns of evolutionary tempo and mode in the radiation of *Melanopsis* (Gastropoda; Melanopsidae). *Paleobiology*, **16** (4): 492–511, 1990.
- GEARY, Dana H. An unusual pattern of divergence between two fossil gastropods: ecophenotypy, dimorphism, or hybridization? *Paleobiology*, **18** (1): 93–109, 1992.
- GEARY, Dana H. The importance of gradual change in species-level transitions. Pp. 67–86, *in*: ERWIN, Douglas H.; ANSTEY, Robert L. (Eds.). *New approaches to speciation in the fossil record*. New York: Columbia University Press, 1995.
- GEARY, Dana H. The legacy of punctuated equilibrium. Pp. 127–145, *in*: ALLMON, Warren D.; KELLEY, Patricia H.; ROSS, Robert. (Eds.). *Stephen Jay Gould: reflections on his view of life*. Oxford: Oxford University Press, 2009.
- GEARY, Dana H.; STALEY, Andrew W.; MÜLLER, Pal; MAGYAR, Imre. Iterative changes in Lake Pannon *Melanopsis* reflect a recurrent theme in gastropod morphological evolution. *Paleobiology*, **28** (2): 208–221, 2002.
- GINGERICH, Philip Dean. Paleontology and phylogeny: patterns of evolution at the species level in early Tertiary mammals. *American Journal of Science*, **276** (1): 1–28, 1976.

- GINGERICH, Philip Dean. Punctuated equilibria—where is the evidence? *Systematic Zoology*, **33** (3): 335–338, 1984.
- GOLDSCHMIDT, Richard Benedict. Some aspects of evolution. *Science*, **78** (2033): 539–547, 1933.
- GOLDSCHMIDT, Richard Benedict. *The material basis of evolution*. New Haven: Yale University Press, 1940.
- GOULD, Stephen Jay. An evolutionary microcosm: Pleistocene and recent history of the land snail *P. (Poecilozonites)* in Bermuda. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **138**: 407–532, 1969.
- GOULD, Stephen Jay. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, US: Belknap Press of Harvard University Press, 1977a.
- GOULD, Stephen Jay. *Ever since Darwin: reflections in natural history*. New York: W.W. Norton & Company, 1977b.
- GOULD, Stephen Jay. The return of hopeful monsters. *Natural History*, **86** (June/July): 22–30, 1977c.
- GOULD, Stephen Jay. G. G. Simpson, paleontology, and the Modern Synthesis. Pp. 153–172, in: MAYR, Ernst; PROVINE, William Ball. (Eds.). *The Evolutionary Synthesis*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1980a.
- GOULD, Stephen Jay. *The panda's thumb: more reflections in natural history*. New York: W.W. Norton & Company, 1980b.
- GOULD, Stephen Jay. Is a new general theory of evolution emerging? *Paleobiology*, **6** (1): 119–130, 1980c.
- GOULD, Stephen Jay. *The mismeasure of man*. New York: W.W. Norton & Company, 1981a.
- GOULD, Stephen Jay. Evolution as fact and theory. *Discovery*, **2** (May): 34–37, 1981b.
- GOULD, Stephen Jay. Introduction to Th. Dobzhansky, "Genetics and the origin of species". Pp. xvii–xli, in: ELDREDGE, Niles; GOULD, Stephen Jay. (Eds.). *The Columbia classics in evolution series*. New York: Columbia University Press, 1982a.
- GOULD, Stephen Jay. Punctuated equilibrium – a different way of seeing. *New Scientist*, **94** (April 15): 137–139, 1982b.
- GOULD, Stephen Jay. The hardening of the Modern Synthesis. Pp. 71–93, in: GRENE, Marjorie. (Ed.). *Dimensions of Darwinism*. Cambridge: Cambridge University Press, 1983a.

- GOULD, Stephen Jay. Irrelevance, submission, and partnership: the changing role of paleontology in Darwin's three centennials, and a modest proposal for macroevolution. Pp. 347–366, in: BENDALL, Derek S. (Ed.). *Evolution from molecules to men*. Cambridge: Cambridge University Press, 1983b.
- GOULD, Stephen Jay. The life and work of T. J. M. Schopf. *Paleobiology*, **10** (2): 280–285, 1984.
- GOULD, Stephen Jay. Punctuated equilibrium in fact and theory. *Journal of Social and Biological Structures*, **12**: 117–136, 1989.
- GOULD, Stephen Jay. What is a species? *Discover*, **13** (12): 40–44, 1992.
- GOULD, Stephen Jay. Opus 200. *Natural History*, **100** (8): 12–18, 1991.
- GOULD, Stephen Jay. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2002.
- GOULD, Stephen Jay. *Punctuated equilibrium*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2007.
- GOULD, Stephen Jay; ELDREDGE, Niles. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, **3**: 115–151, 1977.
- GOULD, Stephen Jay; ELDREDGE, Niles. Punctuated equilibrium comes of age. *Nature*, **366** (6452): 223–227, 1993.
- HALLAM, Anthony. How rare is phyletic gradualism and what is its evolutionary significance? Evidence from Jurassic bivalves. *Paleobiology*, **4** (1): 16–25, 1978.
- HALLAM, Anthony. The problem of punctuational speciation and trends in the fossil record. Pp. 423–432, in: SEPKOSKI, David; RUSE, Michael. (Eds.). *The paleobiological revolution*. Chicago: University of Chicago Press, 2009.
- HARPER, Charles W. Jr. Origin of species in geologic time: alternatives to the Eldredge-Gould model. *Science*, **190** (4209): 47–48, 1975.
- HANSON, Norwood Russell. *Perception and discovery: an introduction to scientific inquiry*. San Francisco: Freeman, Cooper and Co., 1969.
- HENRY, Jean-Louis; CLARKSON, Euan N. K. Enrollment and coaptations in some species of the Ordovician trilobite genus *Placoparia*. *Fossils and Strata*, **4**: 87–95, 1975.
- HUNT, Gene. The relative importance of directional change, random walks, and stasis in the evolution of fossil lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104** (47): 18404–18408, 2007.
- HUXLEY, Andrew. Address of the President Sir Andrew Huxley at the anniversary meeting, 30 November 1981. *Proceedings of the Royal Society of London*, **214** (1195), 137–152, 1982.

- HUXLEY, Julian. *Evolution: the Modern Synthesis*. London: George Allen & Unwin, 1942.
- JABLONKA, Eva; LAMB, Marion J. *Epigenetic inheritance and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 1995.
- JABLONKA, Eva; LAMB, Marion J. *Evolution in four dimensions. Genetic, epigenetic, behavioral and symbolic variation in the history of life*. Cambridge: The MIT. Press, 2005.
- JABLONSKI, David. Micro-and macroevolution: scale and hierarchy in evolutionary biology and paleobiology. *Paleobiology*, **26** (S4): 15–52, 2000.
- JACKSON, Jeremy Bradford Cook; CHEETHAM, Alan Herbert. Evolutionary significance of morphospecies: a test with cheilostome Bryozoa. *Science*, **248** (4955): 579–583, 1990.
- JACKSON, Jeremy Bradford Cook; CHEETHAM, Alan Herbert. Phylogeny reconstruction and the tempo of speciation in cheilostome Bryozoa. *Paleobiology*, **20** (4), 407–423, 1994.
- JACKSON, Jeremy Bradford Cook; CHEETHAM, Alan Herbert. Tempo and mode of speciation in the sea. *Trends in Ecology & Evolution*, **14** (2): 72–77, 1999.
- JEPSEN, Glenn Lowell. Critical review of *Tempo and mode in evolution*. *American Midland Naturalist*, **35**: 538–541, 1945.
- JOHNSON, John Granville. Allopatric speciation in fossil brachiopods. *Journal of Paleontology*, **49** (4): 646–661, 1975.
- JONES, John Steve. An uncensored page of fossil history. *Nature*, **293** (5832): 427–428, 1981.
- KELLEY, Patricia H. The role of within-species differentiation in macroevolution of Chesapeake Group bivalves. *Paleobiology*, **9** (3): 261–268, 1983.
- KELLEY, Patricia H. Multivariate analysis of evolutionary patterns of seven Miocene Chesapeake Group mollusks. *Journal of Paleontology*, **58** (5): 1235–1250, 1984.
- KELLEY, Patricia H. Stephen Jay Gould's winnowing fork: science, religion, and creationism. Pp. 171-188, in: ALLMON, Warren D.; KELLEY, Patricia H.; ROSS, Robert. (Eds.). *Stephen Jay Gould: reflections on his view of life*. Oxford: Oxford University Press, 2009.
- KELLOGG, Vernon Myman Lyman. *Darwinism today: a discussion of present-day scientific criticism of the Darwinian selection theories*. New York: Henry Holt, 1907.
- KELLOGG, David E. & HAYS, James D. Microevolutionary patterns in Late Cenozoic Radiolaria. *Paleobiology*, **1**: 150–160, 1975.

- KIMURA, Motoo. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, **217** (5129): 624–626, 1968.
- KIRSCHNER, Marc Wallace; GERHART, John C. *The plausibility of life: resolving Darwin's dilemma*. New Haven: Yale University Press, 2005.
- KITCHER, Philip. Darwin's achievement. Pp. 123–185, in: RESCHER, Nicholas. (Ed.). *Reason and rationality in natural science*. Nanham: University Press of America, 1985.
- KUHN, Thomas. Samuel. *The structure of scientific revolutions*. 2nd ed. Chicago: University of Chicago Press, 1970.
- LANDE, Russell. Expected time for random genetic drift of a population between stable phenotypic states. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **82** (22): 7641–7645, 1985.
- LAPORTE, Léo F. *George Gaylord Simpson: paleontologist and evolutionist*. New York: Columbia University Press, 2000.
- LARGENT, Mark A. The so-called eclipse of Darwinism. Descended from Darwin: insights into the history of evolutionary studies, 1900–1970. *American Philosophical Society*, **99** (1): 3–21, 2009.
- LAUDAN, Larry. *Progress and its problems: toward a theory of scientific growth*. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, 1977.
- LENNOX, James G. Philosophy of biology. Pp. 269–309, in: SALMON Merrile H.; EARMAN, John; GLYMOUR, Clark; LENNOX, James G; MACHAMER, Peter; McGUIRE, James Edward; NORTON, John D.; SALMON, Wesley Charles; SCHAFFNER, Kenneth Francis. (Eds.). *Introduction of philosophy of science*. Englewood Cliffs: Prentice Hall, 1992.
- LESPÉRANCE, Pierre J.; BERTRAND, Rudolf. Population systematics of the Middle and Upper Ordovician trilobite *Cyrtolithus* from the St. Lawrence lowlands and adjacent areas of Quebec. *Journal of Paleontology*, **50** (4): 598–613, 1976.
- LEVINTON, Jeffrey S. Stasis in progress: the empirical basis of macroevolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **14**: 103–137, 1983.
- LEWONTIN, Richard Charles; LEVINS, Richard. Stephen Jay Gould—What does it mean to be a radical? Pp. 199–205, in: ALLMON, Warren D.; KELLEY, Patricia H.; ROSS, Robert. (Eds.). *Stephen Jay Gould: reflections on his view of life*. Oxford: Oxford University Press, 2009.
- LIEBERMAN, Bruce Smith; BRETT, Carlton E.; ELDREDGE, Niles. A study of stasis and change in two species lineages from the Middle Devonian of New York State. *Paleobiology*, **21** (1): 15–27, 1995.

- LIEBERMAN, Bruce Smith. Stephen Jay Gould's evolving, hierarchical thoughts on stasis. Pp. 227–242, in: ALLMON, Warren D.; KELLEY, Patricia H.; ROSS, Robert. (Eds.). *Stephen Jay Gould: reflections on his view of life*. Oxford: Oxford University Press, 2009.
- LOVE, Alan C. Evolutionary morphology, innovation and the synthesis of evolutionary and development biology. *Biology and Philosophy*, **18**: 309–345, 2003.
- MacGILLAVRY, Henry James. Modes of evolution mainly among marine invertebrates. *Bijdragen tot de Dierkunde*, **38** (1): 69–74, 1968.
- MAHÉ, Joël; DEVILLERS, Charles. Stabilité de l'espèce et évolution: la théorie de l'équilibre intermittent («Punctuated equilibrium»). *Geobios*, **14** (4): 477–491, 1981.
- MALLET, James. Mayr's view of Darwin: was Darwin wrong about speciation? *Biological Journal of the Linnean Society*, **95**: 3–16, 2008.
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. Lamarck e o vitalismo francês. *Perspicillum*, **9**: 25–68, 1995.
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. William Bateson: da evolução à genética. *Episteme. Filosofia e História da Ciência em Revista*, (8): 67–88, janeiro/junho, 1999.
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. La controversia mendeliano-biometricista: un estudio de caso. Pp. 501–508, in: FAAS, Horacio; SAAL, Aarón; VELASCO, Marisa. (Eds.). *Epistemología e Historia de la Ciencia. Selección de Trabajos de las XV Jornadas*. Facultad de Filosofía y Humanidades. Córdoba: Universidad Nacional de Córdoba, 2005.
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. *Materials for the study of variation* de William Bateson: um ataque ao Darwinismo? Pp. 259–282, in: MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira; REGNER, Anna Carolina Krebs Pereira; LORENZANO, Pablo. (Eds.). *Ciências da vida: Estudos históricos e filosóficos*. Campinas: AFHIC (Associação de História e Filosofia do Cone Sul), 2006.
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. Weldon, Pearson, Bateson e a controvérsia mendeliano-biometricista: uma disputa entre evolucionistas. *Filosofia Unisinos*, **8** (2): 170–190, 2007a.
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. *A teoria da progressão dos animais de Lamarck*. Rio de Janeiro: Booklink/FAPESP, 2007b.
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. Darwin e os darwinistas. *Revista USP*, **123**: 119–130, 2019.
- MAYNARD SMITH, John. The genetics of stasis and punctuations. *Annual Review of Genetics*, **17** (1): 11–25, 1983.
- MAYNARD SMITH, John. Palaeontology at the high table. *Nature*, **309**: 401–402, 1984.

- MAYNARD SMITH, John; SZTHMARY, Eörs. *The major transitions in evolution*. Oxford: W. H. Freeman, 1995.
- MAYR, Ernst Walter. *Systematics and the origin of species*. New York: Columbia University Press, 1942.
- MAYR, Ernst Walter. Ecological factors in speciation. *Evolution*, **1** (December): 263–288, 1947.
- MAYR, Ernst Walter. Change of genetic environment and evolution, *in*: HUXLEY, Julian, HARDY, Alister Clavering and FORD, Edmund Brisco. (Eds.). *Evolution as a process*. London: Allen and Unwin, 1954.
- MAYR, Ernst Walter. *Animal species and evolution*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1963.
- MAYR, Ernst Walter. *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1982.
- MAYR, Ernst Walter. Speciation evolution or punctuated equilibria. *Journal of Social and Biological Structures*, **12** (2–3): 137–158, 1989.
- MAYR, Ernst Walter. An overview of current evolutionary biology. Pp. 1–14, *in*: WARREN, Leonard; KOPROWSKI, Hilary. (Eds.). *New perspectives on evolution*. New York: Wiley Liss, 1991.
- MEYER, Axel. On the importance of being Ernst Mayr. *PLoS Biology*, **3** (5): 750–752, 2005.
- MILLIGAN, Brook G. Punctuated evolution induced by ecological change. *The American Naturalist*, **127** (4): 522–532, 1986.
- MÜLLER, Gerd B. Beyond spandrels: Stephen J. Gould, evo-devo, and the extended synthesis. Pp. 85–99, *in*: DANIELI, Gian Antonio; MINELLI, Alessandro; PIEVANI, Telmo. (Eds.). *Stephen J. Gould: the scientific legacy*. Dordrecht: Springer, 2013.
- NEEF, G. Notes on the subgenus *Pellicaria*. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **13**: 436–476, 1970.
- NEWMAN, Charles Michael; COHEN, Joel Ephraim; KIPNIS, Claude. Neo-darwinian evolution implies punctuated equilibria. *Nature*, **315** (6018): 400–401, 1985.
- NEVESSKAYA, Lidiya A. Problems of species differentiation in light of paleontological data. *Journal of Paleontology*, **1**: 1–17, 1967.
- NORDMANN, Alfred. Darwinians at war Bateson's place in histories of Darwinism. *Synthese*, **91** (1): 53–72, 1992.
- OVCHARENKO, Valeriya N. Transitional forms and species differentiation of brachiopods. *Journal of Paleontology*, **3**: 57–63, 1969.

- OZAWA, Tomowo. Evolution of *Lepidolina murltiseptata* (Permian foraminifer) in East Asia. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyūsyū University. Series D, Geology*, **23** (2): 117–164, 1975.
- PANDOLFI, John M.; BURKE, Collette Dick. Shape analysis of two sympatric coral species: implications for taxonomy and evolution. *Lethaia*, **22** (2): 183–193, 1989.
- PATTERSON, Bryan. Rates of evolution in Taeniodonts. Pp: 243–278, in: JEPSEN, Glenn Lowell; MAYR, Ernst; SIMPSON, George Gaylord. (Eds.). *Genetics, paleontology, and evolution*. Princeton: Princeton University Press, 1949.
- PIGLIUCCI, Massimo; MÜLLER, Gerd B. (Eds.). *Evolution, the extended synthesis*. Cambridge, MA: The MIT Press, 2010.
- POULTON, Edward Bagnall. What is a species? *Proceedings of the Entomological Society of London*, **115**: 77–115, 1904.
- PRINCEHOUSE, Patricia. Punctuated equilibrium and speciation: what does it mean to be a Darwinian? Pp. 149–175, in: SEPKOSKI, David; RUSE, Michael. (Eds.). *The paleobiological revolution*. Chicago: University of Chicago Press, 2009.
- PROVINE, William Ball. Progress in evolution and meaning in life. Pp. 49–74, in: NITECKI, Matthew H. (Ed.). *Evolutionary progress*. Chicago: University of Chicago Press, 1988.
- PROTHERO, Donald Ross. Punctuated equilibrium at twenty: a paleontological perspective. *Skeptic*, **1**: 38–47, 1992.
- PROTHERO, Donald Ross.; HEATON, Timothy H. Faunal stability during the early Oligocene climatic crash. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **127** (1–4): 257–283, 1996.
- PROTHERO, Donald. Stephen Jay Gould: did he bring paleontology to the "high table"? *Philosophy & Theory in Biology*, **1**, 2009.
- REGNER, Anna Carolina Krebs Pereira. A polêmica Darwin versus Mivart: uma lição para refutar objeções. *Filosofia e História da Biologia*, **1**: 55–89, 2006.
- RENSCH, Bernhard. *Neuere Probleme der Abstammungslehre*. Stuttgart: Enke, 1947.
- REYMENT, Richard Arthur. Analysis of a generic level transition in Cretaceous ammonites. *Evolution*, **28** (4): 665–676, 1974.
- RHODES, Frank Harold Trevor. Gradualism, punctuated equilibrium and the origin of species. *Nature*, **305** (5932): 269–272, 1983.
- RIGBY, J. Keith. Memorial to Norman Denis Newell. *Memorials*, **35** (May): 13–16, 2006.
- ROBINSON, Richard A. Species diversity among agnostoid trilobites. *Fossils and Strata*. **4**: 219–226, 1975.

- RODRIGUES, Gabriel Vanzo. *O enfoque evolutivo como eixo integrador em uma proposta didática para o ensino da diversidade de seres vivos*. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas). Universidade Federal de Santa Catarina, Santa Catarina, 2018.
- RODRIGUES, Gabriel Vanzo; SILVÉRIO, Lúcio Ely Ribeiro; TONI, Daniela Cristina de. O enfoque evolutivo como eixo integrador em uma proposta didática para o ensino da diversidade dos seres vivos. *História da Ciência e Ensino: Construindo interfaces*, **20** (Especial): 623–631, 2019.
- ROMER, Alfred Sherwood. Time series and trends in animal evolution. Pp. 103–120, in: JEPSEN, Glenn Lowell; MAYR, Ernst; SIMPSON, George Gaylord. (Eds.). *Genetics, paleontology, and evolution*. Princeton: Princeton University Press, 1949.
- RUZHENTSEV, V. Ye. The problem of transition in paleontology. *International Geology Review*, **6** (12): 2204–2213, 1964.
- SANTOS, Cíntia Graziela. *Da teoria sintética da evolução à síntese estendida: o papel da plasticidade fenotípica*. Tese (Doutorado em Biologia Comparada). Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Ribeirão Preto, 2015.
- SARICH, Vincent Matthew; WILSON, Allan Charles. Rates of albumin evolution in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **58**: 142–148, 1967.
- SCHLICHTING, Carl D.; PIGLIUCCI, Massimo. *Phenotypic evolution, a reaction norm perspective*. Sunderland: Sinauer, 1998.
- SCOTT, George Hodge. Foraminiferal biostratigraphy and evolutionary models. *Systematic Zoology*, **25**: 78–80, 1976.
- SEPKOSKI, David. “Radical” or “conservative”? The origin and early reception of punctuated equilibrium. Pp.: 301–325, in: SEPKOSKI, David; RUSE, Michael. (Eds.). *The paleobiological revolution*. Chicago: University of Chicago Press, 2009.
- SEPKOSKI, David. *Rereading the fossil record: the growth of Paleobiology as an evolutionary discipline*. Chicago: University of Chicago Press, 2012.
- SEPKOSKI, David. The unfinished Synthesis?: Paleontology and evolutionary biology in the 20th century. *Journal of the History of Biology*, **52**: 687–703, 2019.
- SIMPSON, George Gaylord. *Tempo and mode in evolution*. New York: Columbia University Press, 1944.
- SIMPSON, George Gaylord. *The meaning of evolution*. New Haven: Yale University Press, 1949.
- SIMPSON, George Gaylord. *The major features of evolution*. New York: Columbia University Press, 1953.
- SIMPSON, George Gaylord. *This view of life*. New York: Harcourt, Brace & World, 1964.

- SMOCOVITIS, Vassiliki Betty. Unifying biology: the evolutionary synthesis and evolutionary biology. *Journal of the History of Biology*, **25** (1): 1–65, 1992.
- SMOCOVITIS, Vassiliki Betty. *Unifying biology*. Princeton: Princeton University Press, 1996.
- STANLEY, Steven M. A theory of evolution above the species level. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **72** (2): 646–650, 1975.
- STANLEY, Steven M. The empirical case for the punctuational model of evolution. Pp. 85–102, in: SOMIT, Albert; PETERSON, Steven. (Eds.). *The dynamics of evolution: the punctuated equilibrium debate in the natural and social sciences*. Ithaca: Cornell University Press, 1992.
- STANLEY, Steven M.; YANG, Xiangning. Approximate evolutionary stasis for bivalve morphology over millions of years: a multivariate, multilineage study. *Paleobiology*, **13** (2): 113–139, 1987.
- STEBBINS, George Ledyard. *Variation and evolution in plants*. New York: Columbia University Press, 1950.
- STUBBE, Hans. *History of genetics: from prehistoric times to the rediscovery of Mendel's laws*. 2nd ed. Translated by T. R. Waters. Cambridge, MA: MIT Press, 1972.
- TURNER, John R. G. Darwinian theory of punctuational change. Pp. 183–207, in: RAUP, David M.; JABLONSKI, David. (Eds.). *Patterns and processes in the history of life*. Berlin: Springer-Verlag, 1986.
- WALKER, Alan. Splitting times among hominoid deduced from the fossil record. Pp 63–77, in: GOODMAN, Morris, TASHIAN, Richard E. & TASHIAN, Jeanne H. (Eds.). *Molecular Anthropology*. New York: Plenum, 1976.
- WALLACE, Alfred Russel. On the phenomena of variation and geographic distribution as illustrated by the Papilionidae of the Malayan Region. *Transactions of the Linnean Society*, **25**: 1–71, 1865.
- WALLACE, Alfred Russel. *Darwinism: an exposition of the theory of natural selection*. London: Macmillan, 1889.
- WEBER, Bruce H. Extending and expanding the Darwinian synthesis: the role of complex systems dynamics. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, **42**: 75–81, 2011.
- WEST-EBERHARD, Mary Jane. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2003.
- WESTOLL, Thomas Stanley. On the evolution of the Dipnoi. Pp. 121–184, in: JEPSEN, Gleen Lowell; MAYR, Ernst & SIMPSON, George Gaylord. (Eds.). *Genetics, paleontology, and evolution*. Princeton: Princeton University Press, 1949.

WILSON, Allan Charles; SARICH, Vincent Matthew. A molecular time scale for human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **63**: 1088–1093, 1969.

WRIGHT, Sewall Green. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, **16** (2): 97, 1931.

WRIGHT, Sewall Green. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. Pp: 356–366, *in*: JONES, Donald Forsha. (Ed.). *Proceedings of the Sixth International Congress on Genetics*. Ithaca, 1932.

WRIGHT, Sewall Green. The genetical structure of species. *Annals of Eugenics*, **15**: 323–354, 1951.

WYHE, John van. (Ed.). *The complete work of Charles Darwin online*. (<http://darwin-online.org.uk/>). Acesso em: 28/08/2022.