



# A ESTRUTURA DO TEMPO: A INFLUÊNCIA DE S. J. GOULD NA TEORIA EVOLUTIVA

Victor Cezar Soficier Badaró

Doutor em Geociências pela Universidade de São Paulo (USP)

[vcsbadaro@gmail.com](mailto:vcsbadaro@gmail.com)

## Resumo

Stephen Jay Gould foi um paleontólogo, teórico evolutivo e um dos escritores de ciência mais populares do século XX. Sua maior contribuição foi a teoria dos equilíbrios pontuados, desenvolvida com Niles Eldredge, que trata da intermitência da evolução quando vista através do tempo geológico. Todavia, ele também é conhecido por introduzir o tema da contingência na interpretação da história da vida. Embora tais noções tenham sido integradas ao pensamento evolutivo, alguns de seus aspectos mais importantes tendem a permanecer obscuros fora dos círculos paleobiológicos. Este artigo aborda, da perspectiva gouldiana, as principais implicações teóricas dos equilíbrios pontuados: a revisão epistemológica da paleontologia, uma possível ontologia para aquilo que chamamos de espécie, e as fundações de uma teoria hierárquica na qual a contingência desempenha o derradeiro papel modelador.

**Palavras-chave:** Stephen Jay Gould. Macroevolução. Equilíbrios pontuados. Estase. Extinção em massa.

## Abstract

Stephen Jay Gould was a paleontologist, evolutionary theorist, and one of the most popular science writers of the 20th century. His main contribution is the theory of punctuated equilibria, co-authored with Niles Eldredge, which deals with the intermittence of evolution as seen through geological time. However, he is also known for introducing the theme of contingency in the interpretation of life's history. Although such notions have been integrated into evolutionary thought, some of their most important implications tend to remain obscured outside paleobiological circles. This paper discuss, from the Gouldian perspective, the main theoretical implications of punctuated equilibria: the epistemological revision of paleontology, a possible ontology for what we call species, and the basis for a hierarchical theory in which contingency represents the ultimate shaping role.

**Keywords:** Stephen Jay Gould. Macroevolution. Punctuated equilibria. Stasis. Mass extinction.

## 1 Introdução

(...) A paleontologia lida com um fenômeno que pertence apenas a ela dentre todas as ciências evolutivas e que ilumina todas as suas conclusões – o tempo.  
Eldredge & Gould (1972, p. 115)

Hierarquias e contínuos são, decerto, construções mentais que criamos para ajudar nossos miseravelmente inadequados intelectos em um mundo complexo – mas nós as empregamos para tatear verdades sobre a realidade.  
Gould & Calloway (1980, p. 395-6)

Stephen Jay Gould (1941-2002) foi um dos mais conhecidos teóricos da biologia evolutiva, não apenas por suas contribuições diretas à área, mas sobretudo por seu papel como escritor de ciência, o qual permitiu que muitos dos debates científicos presenciados ou participados por ele fluíssem para além dos círculos acadêmicos. E sendo ele um paleontólogo, a inovação de suas proposições adveio justamente da perspectiva proporcionada pelos fósseis – os objetos que nos permitem vislumbrar, tão diretamente quanto possível, as profundezas da história.

A maior contribuição de Gould foi a teoria dos equilíbrios pontuados (EPs), desenvolvida em colaboração com Niles Eldredge, que revelou como a mudança evolutiva tende a ocorrer rápida e intermitentemente ao longo dos milhões de anos do tempo geológico, e não de forma lenta e contínua. De qualquer forma, outras ideias de Gould também acabaram incorporadas ao pensamento evolutivo.

Com diferentes colaboradores, ele repensou o conceito de adaptação, propondo o termo “enjunta” para se referir àquela característica que representa

um efeito colateral do próprio desenvolvimento do organismo, e não o resultado de um processo adaptativo (GOULD & LEWONTIN, 1979); e também o termo “exaptação” (substituto do teleológico “pré-adaptação”) para a característica cuja função atual difere daquela para a qual ela originalmente se desenvolveu (GOULD & VRBA, 1982). Gould também introduziu, ou ao menos enfatizou, o papel da contingência na evolução, que nos obriga a ver a história da vida como apenas uma dentre inúmeras possibilidades concebíveis, e não o resultado previsível de quaisquer leis ou princípios biológicos (GOULD, 1989; GOULD, 1996).<sup>1</sup>

Embora estes temas tenham sido incorporados ao pensamento evolutivo, alguns de seus aspectos permanecem pouco discutidos ou mesmo obscuros fora dos círculos paleobiológicos, sobretudo aqueles relacionados à evolução intermitente e à contingência. Este artigo trata justamente destas últimas, a partir da (mas não restritos à) perspectiva gouldiana: as implicações epistemológicas e ontológicas da teoria dos EPs e, fundamentada nelas, a noção de uma teoria hierárquica na qual a contingência representa o derradeiro fator evolutivo.

## 2 Os gradualismos de Darwin e sua herança

A teoria dos EPs é provavelmente uma das ideias mais mal compreendidas da biologia evolutiva. Não raramente, ela foi e ainda é confundida como uma invalidação, ainda que parcial, da teoria darwiniana (para uma seleção de

1 Para uma visão geral sobre as ideias de Gould, veja Badaró (2018).

equívocos perpetrados tanto por fontes científicas quanto jornalísticas, veja Gould [2002, p. 990-9]). Mas para usar as palavras dos próprios autores: “É uma teoria a respeito da especiação e de seu desenrolar no registro fóssil” (GOULD & ELDREDGE, 1977, p. 121). Trata-se da interpretação do registro fóssil como documento evolutivo válido, fundamentada justamente nos princípios darwinianos, e não proposições sobre o processo evolutivo sendo acelerado por fatores intrínsecos (*e.g.*, através do aumento da frequência de mutações genéticas) ou extrínsecos (*e.g.*, por meio da intensificação do processo de seleção natural) – algo que, como uma teoria baseada exclusivamente nos fósseis, ela jamais poderia fazer.

Mas antes de discutir os pormenores da teoria é necessário caracterizar a visão que Darwin tinha do processo evolutivo quando extrapolado para o tempo geológico e demonstrar como esta visão foi herdada pela teoria evolutiva moderna, pois é esta concepção, denominada de “gradualismo filético” por Eldredge & Gould (1972), que seria reformada pelos EPs.

Em *Origin of species*, Darwin (1859, p. 84) vê a evolução como um processo perene:

Pode-se dizer que a seleção natural escrutina diariamente e a cada hora, em todo o mundo, cada variação, até mesmo a menor; rejeitando aquela que é ruim, preservando e adicionando aquela que é boa [...].

Na extrapolação temporal do processo, a evolução é então vista como essencialmente ininterrupta e extremamente lenta, produzindo uma infinidade de formas intermediárias. De fato, Darwin considerava o próprio conceito de espécie algo arbitrário, pois representaria um retrato temporalmente limitado da

evolução contínua de uma linhagem. Não é possível definir se a concepção de espécie de Darwin decorre de sua visão gradualista ou se é esta que decorre daquela. No entanto, o primeiro caso parece mais provável, uma vez que Darwin tivera contato direto com a estabilidade das espécies em sua revisão taxonômica dos cirrípedes fósseis (1851; 1854), quando atestou que algumas espécies ocorriam basicamente inalteradas ao longo de diversos estratos geológicos, algo que, ainda que não pudesse ser mensurado de forma objetiva à época, representava um período de tempo consideravelmente longo. Mas aparentemente ele estivera comprometido demais com sua visão estritamente gradualista para perceber que seu próprio estudo empírico representava um obstáculo a ela – embora não à sua teoria como um todo. Darwin viria a acrescentar uma breve menção a possibilidade de estabilidade evolutiva na quarta edição de *Origin*, mas sem alterar a estrutura lógica de seu argumento e, ainda que com ambiguidade, considerando-a uma exceção:

Mas eu devo observar aqui que não suponho que o processo sempre ocorra tão regularmente como representado no diagrama [...] ou que ele ocorra continuamente; é muito mais provável que cada forma permaneça inalterada por longos períodos, e então passe novamente por modificação (DARWIN, 1866, p. 132).

Assim, ele precisou reconhecer a ausência de formas intermediárias entre as espécies fósseis como um dos principais argumentos contra a sua teoria, mas propôs que isto seria uma limitação de um registro fóssil demasiadamente imperfeito e incapaz de registrar tais transições<sup>2</sup>.

2 Darwin estende o argumento para solucionar um segundo problema que, embora relacionado, é essencialmente diferente do primeiro: a ausência de todos os estágios intermediários entre grandes transições evolutivas, como, por exemplo, entre os mamíferos terrestres e as

O gradualismo darwiniano se revela então duplo: um gradualismo estrutural, segundo o qual estruturas complexas precisam ser construídas a partir de estruturas mais simples, e um gradualismo temporal, que estabelece que essa construção é inerentemente lenta. Mas enquanto o primeiro representa um pressuposto metafísico, necessário para a inferência de um processo histórico por trás das similaridades entre diferentes organismos que teriam evoluído de um único ancestral comum, o segundo consiste numa mera hipótese sobre o ritmo da mudança evolutiva. De qualquer forma, ambos resistiriam à posterior reformulação do pensamento darwiniano

A teoria evolutiva moderna emerge na primeira metade do século XX, a partir da integração da lógica darwiniana (de adaptação gerada por seleção natural) com a genética mendeliana e da articulação dos conhecimentos biológicos disponíveis à época, talvez com as obras mais representativas da consolidação deste período sendo *Genetics and the origin of species*, de Theodosius Dobzhansky (1937), *Systematics and the origin of species*, de Ernst Mayr (1942), e *Tempo and mode in evolution*, a contribuição paleontológica de George G. Simpson (1944).

Apesar de Darwin ter conseguido estabelecer a evolução como fato científico, a aceitação da seleção natural como seu principal mecanismo não foi automática. Apenas após décadas de embates com teorias alternativas de menor ou maior influência – em especial o lamarckismo da escola francesa, com Le

---

baleias. Para estes casos, o argumento permanece perfeitamente válido, pois (1) nem todos os organismos viveram em ambientes suscetíveis à fossilização, (2) nem todas as espécies têm populações grandes o suficiente para garantir sua representação no registro fóssil e, ainda que ambas as coisas tenham acontecido, (3) as rochas portadoras de tais fósseis podem permanecer desconhecidas ou terem sido completamente obliteradas com o passar do tempo.

Dantec (1899), e o influente saltacionismo de De Vries (1901) – prevaleceria uma teoria não-teleológica, centrada na lógica darwiniana.

De qualquer forma, os autores da síntese teórica moderna ainda assumiram um certo pluralismo, cogitando descontinuidades entre os processos capazes de gerar pequenas variações entre indivíduos da mesma espécie (microevolução) e aqueles de origem de novas espécies, gêneros ou categorias taxonômicas superiores (macroevolução). Essa pluralidade atingiu seu ápice na ideia da evolução quântica de Simpson (1944), que em sua primeira versão postulava que pequenas populações, pouco numerosas para deixar fósseis e nas quais processos de deriva genética poderiam ser acelerados, passariam por períodos de evolução não-adaptativa em que características neutras ou mesmo negativas poderiam surgir e, a partir daí, servir de base para modificações posteriores, permitindo que os organismos se adaptassem a um modo de vida radicalmente diferente do anterior – portanto, uma ideia que se compromete com o gradualismo temporal às custas da suspensão temporária da própria lógica darwiniana.

Após esta fase, a teoria passou pelo que Gould (2002) chamou de “endurecimento”, caracterizado pela supressão da pluralidade inicial e pelo comprometimento com uma noção adaptacionista atrelada ao gradualismo temporal, com a eliminação de qualquer pluralismo das edições posteriores dos três livros de Dobzhansky, Mayr & Simpson. Gould (2002) discute em detalhe essa mudança, considerando-a como consequência direta do estabelecimento da visão adaptacionista, mas suspeito que um fator da política da ciência pode ter desempenhado um papel importante, senão fundamental.

Ideias saltacionistas e não-adaptacionistas, baseadas no pressuposto de mudanças evolutivas radicais de uma geração para outra, não estavam na ordem do dia, mas encontravam um proeminente defensor no meio acadêmico americano. Enquanto a síntese moderna estava sendo construída, um tipo de saltacionismo era desenvolvido por Richard Goldschmidt, prestigiado embriologista e geneticista que articulava uma nova teoria evolutiva em seu livro *The material basis of evolution* (1940), escrito a partir de palestras conferidas na Universidade de Yale no ano anterior. Goldschmidt (1940, p. 206) postulava que a macroevolução não poderia ser simplesmente uma extrapolação da microevolução:

A mudança de espécie para espécie não é uma mudança envolvendo mais e mais mudanças adicionais atomísticas, mas uma mudança completa do padrão primário ou do sistema de reação para um novo padrão, que posteriormente poderá produzir de novo variação intra-específica por micromutação. [...] Eu enfatizo novamente que este ponto de vista [...] será compreendido apenas após terem sido descartados os excessos da teoria do gene atomístico [...].

Seria possível argumentar que àquela altura ideias saltacionistas eram prontamente desconsideradas nos debates acadêmicos. Mas tanto Dobzhansky quanto Mayr registraram seu incomodo com a teoria de Goldschmidt e de fato trabalharam para refutá-la publicamente, um direta, outro indiretamente. Resenhando *The material basis of evolution* para a revista *Science*, Dobzhansky (1940, p. 358) reconhece o amplo conhecimento do autor e a importância dos temas tratados por ele, e também seu mérito de propor a única teoria evolutiva pós-século

XIX, mas conclui que “a simplicidade da teoria de Goldschmidt é aquela equivalente a crer em milagres”. Por sua vez, Mayr (1980, p. 420-1) admite:

Ainda que pessoalmente eu me desse muito bem com Goldschmidt, eu estava completamente furioso com seu livro, e muito do meu primeiro rascunho de *Systematics and the origin of species* foi escrito em reação zangada à total negligência de Goldschmidt à tamanha esmagadora e convincente evidência.

No auge da consolidação dos novos paradigmas, Mayr (1963, p. 586) então se coloca como porta-voz dos teóricos evolutivos e declara:

Os proponentes da teoria sintética mantêm que toda a evolução é devida à acumulação de pequenas mudanças genéticas, guiadas pela seleção natural, e que a evolução transespecífica é nada mais que a extrapolação e magnificação desses eventos que acontecem dentro de populações e espécies.

O gradualismo estrutural de Darwin prevalecera, mas trouxera consigo o gradualismo temporal estrito como sua consequência inexorável, agora fundamentado na concepção gradual-adaptacionista. Isso prolongou a aparente validade do argumento de Darwin sobre a imperfeição do registro fóssil e impediu que qualquer evidência em contrário fosse perceptível sob o antigo, mas rejuvenescido, paradigma.

### **3 Equilíbrios pontuados como revisão da epistemologia paleontológica**

O fato de que muitas espécies permaneceram inalteradas por longos intervalos de tempo nunca foi completamente desconhecido pelos paleontólogos.

O próprio uso de fósseis para estabelecer correlações temporais entre estratos geológicos distantes, prática que data do início do século XIX, é fundamentado na identificação de espécies que viveram por um certo período de tempo e que, justamente por não terem se modificado ao longo de sua história, podem ser facilmente reconhecidas. Gould (1987, p. 14) chamou esta noção da estabilidade temporal das espécies, desde sempre consciente ou inconscientemente enraizada na mente dos paleontólogos, de “o segredo comercial da paleontologia”. No entanto, este fato permaneceu negligenciado do ponto de vista evolutivo até o desenvolvimento da teoria dos EPs no início da década de 1970.

A base empírica da teoria, exposta em Eldredge (1971)<sup>3</sup> e ampliada em Eldredge & Gould (1972), é a observação de que, nas linhagens fósseis, as espécies permanecem milhões de anos morfológicamente estáveis, sem apresentar qualquer variação considerável, e que a mudança evolutiva se dá de forma tão rápida (em termos de tempo geológico, para o qual um milhão de anos é senão um instante nos 4,5 bilhões de anos de história do planeta) que as formas intermediárias entre a espécie ancestral e sua descendente raramente são preservadas. Assim, as espécies permaneceriam quase inalteradas durante a maior parte de sua história (o equilíbrio, ou a estase), enquanto a mudança evolutiva ocorreria durante períodos relativamente curtos (a pontuação).

Quanto à sua base interpretativa, Eldredge (1971) e Eldredge & Gould (1972) argumentam que a ausência de formas intermediárias e o súbito aparecimento das novas espécies são justamente os resultados da origem de uma nova

---

3 O mecanismo e a argumentação básica da teoria foram expostos primeiramente em Eldredge (1971), mas ela não seria completamente articulada e nomeada até a publicação de 1972.

espécie ocorrendo de acordo com o modelo de especiação alopátrica de Mayr (1942; 1963), no qual uma nova espécie se desenvolve à margem de sua população central, de forma geograficamente isolada, onde qualquer inovação evolutiva pode se espalhar de forma relativamente rápida. Uma vez que a evolução acontece à margem da principal população da espécie, em um grupo pequeno e isolado, é improvável que os escassos indivíduos portadores de características intermediárias (cuja existência é uma prerrogativa da teoria<sup>4</sup>) sejam capturados por processos sedimentares capazes de preservá-los como fósseis.

Assim, se para Darwin a espécie representaria uma mera definição subjetiva, os EPs mostram que, da perspectiva paleontológica, o período de transição da espécie ancestral para a descendente é tão efêmero, e o período de estabilidade subsequente tão duradouro, que há pouco ou nenhum problema para reconhecê-las no registro fóssil. Cabe esclarecer que Eldredge & Gould (1972) assumem o conceito biológico de espécie de Dobzhansky (1937) e Mayr (1942), para o qual a espécie corresponde ao conjunto de populações potencialmente intercruzáveis e reprodutivamente isolados de populações aparentadas, e também assumem que a espécie paleontológica pode equivaler a espécie biológica, so-

---

4 Este é um ponto negligenciado até mesmo pelo grande Ernst Mayr, que aceita o registro pontuado como verdadeiro, mas categoriza a interpretação de Eldredge e Gould como saltacionista, uma vez que eles “mantêm que os equilíbrios pontuados são produzidos por descontinuidades tão grandes que elas correspondem aos monstros promissores de Goldschmidt” (MAYR, 1982, p. 617). Embora não seja possível descartar uma má interpretação de Eldredge & Gould (1972) por parte de Mayr, ao citar diretamente Gould (1977a), em trecho em que este está apenas caracterizando a visão de Goldschmidt, Mayr demonstra que tomou como representativa dos EPs a noção (não diretamente relacionada) de que mudanças evolutivas também podem ser causadas por alterações no ritmo de desenvolvimento embriológico, que é o tema deste ensaio de Gould e do seu principal tratado técnico até então (GOULD, 1977b).

bretudo à luz dos EPs. E apesar do conceito de espécie ter sido aprimorado desde então, as bases de Dobzhansky & Mayr permanecem (veja ELLIS, 2011), sustentando as inferências de Eldredge & Gould.

Embora os EPs sejam coerentes com nosso conhecimento sobre a genética e a ecologia de populações, há uma inconsistência lógica na proposição de que a maior parte da mudança evolutiva ocorre em eventos de especiação geográfica. Populações pequenas e isoladas necessariamente apresentam uma menor variabilidade genética – o material bruto sobre o qual a seleção natural incide – e são naturalmente suscetíveis a processos estocásticos capazes de reduzir ainda mais essa variedade ou mesmo de extinguir as populações. Logo, seria esperado que a maior parte das inovações evolutivas surgisse, por pura probabilidade, na população central, onde há a manifestação mais completa da variação genética da espécie.

A solução para este paradoxo foi proposta por Futuyma (1987), e considerada definitiva por Gould (2002) e Eldredge (2015). Futuyma argumenta que, embora as mutações sejam mais frequentes nas populações centrais mais numerosas, a ausência de isolamento reprodutivo e os processos de extinção e de intercruzamento entre subpopulações tornam qualquer mudança evolutiva instável e efêmera temporalmente, sendo extremamente improvável sua incorporação ao registro fóssil; é apenas o isolamento geográfico, associado à especiação alopátrica, que “permite que as mudanças morfológicas se tornem permanentes o suficiente numa população para posteriormente se disseminarem e serem incorporadas ao registro fóssil” (FUTUYMA, 1987, p. 470). Em outras palavras,

apenas uma subpopulação pequena e isolada seria capaz de permitir o desenvolvimento de um número mínimo de indivíduos que pudesse então disseminar esta nova característica e estabelecer definitivamente a nova espécie.

Como o próprio subtítulo do artigo de 1972 indica, os EPs consistem numa alternativa ao gradualismo filético, e não na sua invalidação. Apesar de Gould e Eldredge (1977, p. 116) considerarem que “a especiação seja ordens de magnitude mais importante do que a evolução filética como um modo de mudança evolutiva”, eles insistem que esta é meramente uma hipótese a ser testada. Todavia, o modelo pontuado de fato explica melhor a evolução de organismos cuja reprodução se dá de forma principal ou exclusivamente sexuada, para os quais o modelo alopátrico foi pensado. E também é a melhor explicação para o aumento da diversidade biológica, uma vez que a mudança filética, se não fosse seguida por especiação, manteria sempre o mesmo número de espécies, com a espécie ancestral sofrendo uma pseudoextinção ao se transformar na espécie descendente.

É provavelmente impossível estabelecer uma prevalência entre os casos pontuados e graduais no registro fóssil, já que nem todas as linhagens fósseis se encontram suficientemente bem preservadas para permitir que as reconheçamos, com segurança, como representativa de um destes padrões. Porém, algumas evidências sugerem a predominância do modelo pontuado. Poder-se-ia argumentar que os exemplos citados a favor dos EPs por Eldredge & Gould (1972) são exceções, espécies cujas características genéticas e/ou ecológicas as tornaram mais suscetíveis ao padrão pontuado em detrimento do gradual. Mas

praticamente toda a fauna contemporânea dos invertebrados de Eldredge (1971) demonstra o padrão de estase seguida por especiação rápida, incluindo animais de diversos grupos taxonômicos e com variados modos de vida (MORRIS *et al.*, 1995). Também seria possível supor que o modelo pontuado estaria restrito a certos momentos da história de uma linhagem, mas isto não é corroborado por diversas espécies de briozoários fósseis da República Dominicana, que demonstram o padrão pontuado de forma consistente por aproximadamente 15 milhões de anos (CHEETHAM *et al.*, 1994).

O aspecto realmente inovador da teoria dos EPs está na constatação do fenômeno da estase evolutiva e, a partir dela, na demonstração de que o gradualismo temporal condicionava toda e qualquer ausência de intermediários a ser interpretada como vício de preservação de um registro fóssil imperfeito. Quando finalmente considerado como mera hipótese a respeito do tempo da mudança evolutiva, este gradualismo colapsou, sem comprometer as fundações da teoria darwiniana.

Mas se por um lado a teoria dos EPs revisou a epistemologia paleontológica ao demonstrar que a ausência de formas intermediárias era real, e não mero artefato de preservação, por outro a estase evolutiva invocou a necessidade de repensar o status ontológico da espécie e, conseqüentemente, a possível independência entre fenômenos micro e macroevolutivos.

#### 4 Estase evolutiva e a natureza das espécies

Enquanto o modelo pontuado pode ser explicado pela extrapolação da especiação alopátrica para as profundezas do tempo geológico, a origem do fenômeno da estase se mostrou uma questão muito mais desafiadora e ainda não plenamente compreendida.

No artigo de 1972, Eldredge & Gould argumentam que uma espécie corresponde a um sistema homeostático cuja estabilidade decorre dos fatores genéticos e ecológicos que determinam a dinâmica das populações. De certa forma, isto corresponde à inversão do argumento de Dobzhansky & Mayr para a definição de espécies. Enquanto estes extraem dos processos genéticos e ecológicos a justificativa para ver as espécies como categorias válidas, Eldredge & Gould veem o reconhecimento de espécies no registro fóssil como a validação da extrapolação temporal dos mesmos processos.

A migração entre indivíduos de diferentes subpopulações funcionaria como um amortecedor evolutivo, com o constante fluxo genético impedindo que qualquer uma delas se tornasse reprodutivamente isolada e que, a longo prazo, uma história evolutiva independente levasse à emergência de uma nova espécie. Ao mesmo tempo, os organismos estariam limitados ao potencial plástico inerente ao seu plano corpóreo, uma vez que certos padrões organizacionais podem ser mais propensos a alterações do que outros<sup>5</sup>. Essa explicação,

---

5 Por exemplo: a despeito de invertebrados e vertebrados compartilharem os mesmos genes responsáveis pela sequência do desenvolvimento embriológico (AVEROF, 1997), o corpo segmentado dos artrópodes, com um sistema relativamente mais simples de integração entre as partes, é mais suscetível a permanecer funcional após duplicação de seguimentos (veja

desde o início favorecida por Gould (*e.g.*, 1980), foi um dos pontos mais criticados da teoria dos EPs, com a proposta de Futuyma (1987) emergindo na tentativa de solucionar este problema (e colateralmente solucionando outro).

Em sua obra definitiva, Gould (2002) reconhece que este mecanismo pode ser aplicável apenas à evolução acima do nível de espécie, mas, com base na proposta de Wake *et al.* (1983) sobre plasticidade intrínseca, mantém que o potencial plástico do próprio indivíduo pode ser responsável pela estase:

as espécies não mudam [...] porque elas geralmente podem se acomodar à alteração ambiental através da exploração da plasticidade (comportamental e de desenvolvimento) inerente ao seu sistema genético e ontogenético (GOULD, 2002, p. 878).

Isso não é apenas uma elucubração teórica coerente; como Gould observa, certas espécies de anfíbios têm o potencial de se adaptar à alimentação de presas estáticas, embora geralmente o reconhecimento de possíveis presas seja baseado em movimento, e os próprios humanos têm o potencial de desenvolver pulmões maiores quando expostos a ambientes de altitude onde o ar é rarefeito. O potencial plástico dos indivíduos seria então suficiente para permitir sua aclimação a um certo número de mudanças ambientais, agindo como um amortecedor de pressões seletivas.

Se por um lado estes fatores intrínsecos parecem limitados para explicar a origem da estase, duas explicações, baseadas em dois mecanismos extrínsecos diferentes, têm o potencial de fazê-lo. A primeira se baseia nas ideias de Schma-

---

LEITE & MCGREGOR, 2016), algo raro nos vertebrados, cujos membros duplicados tendem a perder sua simetria e funcionalidade.

lhausen (1949), integradas à teoria evolutiva quando de sua síntese na década de 1950, que vê a estabilidade como resultado do próprio mecanismo da seleção natural: se o ambiente em que uma espécie vive (e isto inclui as outras espécies com as quais ela interage) não passa por mudanças substanciais, ocorre então uma seleção estabilizadora, que mantém a média da população dentro de certos parâmetros durante longos períodos; quando e se uma mudança ambiental ocorre, a seleção se desestabiliza e causa o deslocamento da morfologia da espécie para uma nova e mais eficiente configuração. A segunda explicação foi desenvolvida pelo próprio Eldredge (1995), que a batizou de “rastreamento de habitat”. Eldredge argumenta que os organismos não permanecem estáticos enquanto o ambiente ao seu redor se modifica, mas migram em busca de ambientes adequados, uma vez que mesmo grandes mudanças climáticas tendem a fazer uma redistribuição geográfica dos habitats, e não os eliminar. Isto vale também para as plantas, cujas populações podem migrar através das gerações, com as sementes se desenvolvendo em áreas que agora são mais propícias que aquelas da geração anterior.

Logo, tanto a seleção estabilizadora quanto o rastreamento de habitat podem explicar o fenômeno da estase de forma lógica e coerente com o núcleo do pensamento darwiniano. De fato, mesmo o rastreamento de habitat é darwinianamente ortodoxo, embora sua articulação só tenha sido motivada pela instabilidade teórica causada pela descoberta da estase.

Na década seguinte à publicação dos EPs, Gould (1980) manteria o argumento sobre causas intrínsecas, mas agora fundamentado na ideia de uma ho-

meostase imposta pelos limites do próprio desenvolvimento ontogenético dos organismos, que determinaria que mudanças morfológicas maiores, capazes de alterar significativamente o plano corpóreo, seriam praticamente inviáveis por influenciarem negativamente a integração entre diferentes partes do corpo.

Mas enquanto Eldredge (2015) viria a assumir o rastreamento de habitat como a principal, senão única, causa da estase, Gould (2002) por fim assumiria um ponto de vista plural, argumentando que todos esses fatores (e alguns outros) poderiam ser responsáveis por diferentes casos de estase e sustentando que uma homeostase causada por fatores ontogenéticos ainda não poderia ser descartada, apesar de sua difícil comprovação empírica.

Independente das causas do fenômeno, a estase parece sugerir a existência de características emergentes – ou aptidões emergentes, nos termos de Gould (2002) – que indicariam a espécie como uma entidade evolutiva relativamente autônoma. Isto é uma implicação lógica da estase, como notado por Eldredge & Gould (1972): afinal, se na maior parte de sua existência as espécies pouco variam e essa variação não é direcional, e também não tem relação com as mudanças que se condensam nos breves eventos de especiação, estes eventos não são guiados por nenhuma tendência evolutiva, por nenhum vetor persistente; embora tendências evolutivas não deixem de existir, elas se tornam próprias do nível de espécie, e são reconhecidas através da maior diversificação de certo grupos de espécies aparentadas. Nas palavras de Gould (2002, p. 240), “tendências representam o fenômeno primário da evolução nos níveis mais altos e nas escalas de tempo mais longas”.

Uma discussão detalhada sobre individualidade evolutiva foi oferecida por Hull (1980), que conclui que, para que uma suposta entidade evolutiva seja considerada autônoma, ela deve interagir diretamente com pressões seletivas e, como resultado dessa interação, produzir um número menor ou maior de entidades semelhantes a ela. Assim, o critério definitivo para reconhecer a individualidade evolutiva da espécie seria a verificação de uma característica que influenciasse positiva ou negativamente o seu potencial de gerar novas espécies, a despeito da influência desta característica na sobrevivência e na reprodução dos organismos quanto indivíduos.

Para usar o exemplo hipotético perfeito (veja GOULD, 2002, p. 656-67): uma espécie marinha cuja forma adulta vivesse permanentemente fixa ao substrato, em um ambiente ideal, mas cuja forma larval fosse livre e tivesse a tendência a se dispersar para longe deste ambiente, com apenas algumas larvas tendo sucesso ao encontrar ambientes similares distantes, onde a nova população poderia seguir seu próprio caminho evolutivo e, por fim, ser o berço de uma nova espécie. Um caso empírico definitivo nunca foi relatado, embora Gould (2002) discuta um potencial exemplo que, contudo, ainda pode ser interpretado como resultado do sucesso de características dos organismos individuais.

Como Eldredge (2015) revela, este é um problema no qual ele, Gould e Vrba sempre discordaram nos detalhes. Os três reconhecem que a “seleção de espécies” precisa ser diferenciada da mera “ordenação de espécies” (ver VRBA & GOULD, 1986), quando o sucesso de um determinado grupo de espécies se deve a adaptações próprias dos organismos. Porém, Eldredge considera que a

ausência de exemplos concretos, persistente após décadas de procura, evidencia a inexistência do fenômeno, enquanto Vrba concorda com Gould e não vê motivos para descartar a hipótese da seleção de espécies.

Até o momento, as questões sobre a causa da estase e a possível seleção de espécies permanecem insolúveis. E isto se deve em grande parte à dificuldade que a biologia evolutiva compartilha com todas as ciências históricas: a limitação de julgar a validade de narrativas e explicações de eventos históricos – inerentemente irreduzíveis e, portanto, incompatíveis às metodologias das ciências experimentais – com base em sua coerência lógica e adequação com os poucos princípios gerais conhecidos.

## 5 A tripartição do tempo evolutivo

Embora sejam os EPs que fundamentem, através da estase, uma teoria hierárquica ampla, à época de sua publicação já sabíamos que certos níveis dos sistemas biológicos passavam por processos evolutivos próprios. Poucos anos antes, Kimura (1968) e King & Jukes (1969) chegaram independentemente à conclusão de que a evolução se dava de forma neutra ao nível molecular, uma vez que a grande variação na sequência de aminoácidos de algumas enzimas indicava que os genes a partir dos quais eram transcritas sofriam mutações que,

embora frequentes, não comprometiam sua funcionalidade<sup>6</sup>. A partir dessa noção, Kimura (1983) elaboraria sua célebre teoria neutra da evolução molecular.

De qualquer forma, apenas Eldredge & Salthe (1984) desenvolveriam uma teoria propriamente hierárquica. Estes autores utilizaram tanto critérios genealógicos quanto ecológicos para, com base no critério de individualidade evolutiva de Hull (1980), reconhecer seis níveis com processos evolutivos próprios: enzimas, células, organismos, populações, ecossistemas e regiões bióticas (para detalhes, veja ELDREDGE, 1985; 2016).

Na visão de Gould (2002, p. 677), esta proposta é importante sobretudo porque permite identificar problemas que permaneceriam ocultos na perspectiva reducionista, centrada nos genes e no gradual-adaptacionismo, e também porque demonstra que a “[s]eleção em um nível pode ampliar, contrariar ou ser apenas ortogonal à seleção em qualquer nível adjacente”. Para Gould, porém, a derradeira estrutura hierárquica do fenômeno evolutivo não está condicionada à organização dos sistemas biológicos em si, mas ao tempo, e se relaciona aos EPs e às extinções em massa.

Desde o início do século XIX sabemos que espécies não apenas se extinguiram, mas que faunas inteiras desapareceram de forma mais ou menos simultânea (d’ORBIGNY, 1851). Embora originalmente atribuídas a catástrofes, extinções em massa passariam a ser interpretadas como graduais ainda em tempos pré-darwinianos (RUDWICK, 2008). Com o advento e a hegemonia da teoria

---

6 A evolução molecular é neutra no sentido de que grande parte das mutações são preservadas, mas aquelas negativas evidentemente são eliminadas.

darwiniana, a visão gradual-adaptacionista sobre a origem de espécies também condicionaria nossa visão sobre as extinções.

Assim, as grandes mudanças de faunas, como aquela dos dinossauros da Era Mesozoica pelos mamíferos da Era Cenozoica, eram vistas como consequências da inferioridade adaptativa dos derrotados (veja, por exemplo, FENTON & FENTON, 1989) – apesar de há tempos sabermos que dinossauros e mamíferos conviveram durante toda a Era Mesozoica e que nossos ancestrais nunca representaram qualquer ameaça ao reinado dos grandes répteis.

Hipóteses sobre causas catastróficas para as extinções em massa nunca deixaram de ser propostas (*e.g.*, RUSSEL & TUCKER, 1971), mas só passariam a ser seriamente debatidas após a publicação de Alvarez *et al.* (1980). Estes autores identificaram estratos geológicos do final da Era Mesozoica que estavam enriquecidos em irídio, um elemento raro na crosta terrestre, mas abundante em meteoritos, o que os levou à hipótese de que a extinção do final desta era, que incluiu os dinossauros, teria sido causada por um enorme impacto de asteroide. Com a identificação de camadas semelhantes em outras partes do mundo e com a descoberta de uma enorme cratera em meio a depósitos cretácicos no Golfo do México, a hipótese do impacto foi confirmada, embora seu papel como principal agente da extinção permaneça discutível (HALLAM & WIGNALL, 1997; WIGNAIL, 2009).

A “hipótese de Alvarez”, como ficou conhecida, abriu definitivamente a janela para uma visão catastrófica das causas de extinções em massa, culminando na proposta de Raup & Sepkoski (1984; 1986) de que elas ocorrem em inter-

valos de 26 milhões de anos, como revelado pelo registro fóssil de invertebrados marinhos. Essa periodicidade estaria condicionada a causas cósmicas, como a aproximação da Terra a regiões mais exteriores do sistema solar nas quais impactos com asteroides seriam não apenas prováveis, mas inevitáveis.

É a partir desta ideia que Gould tenta solucionar o que para ele é o maior paradoxo da teoria evolutiva: a ausência de qualquer tendência ao progresso na história da vida. Afinal, se a evolução é um processo de mera melhora adaptativa, por que não encontramos uma progressão de organismos cada vez mais bem adaptados? Por que, durante diversos capítulos da história da Terra, organismos que permaneceram por dezenas de milhões de anos à margem do teatro evolutivo passariam a ocupar o centro do palco?

Para Gould (1985), a evolução se desenrola de forma mais ou menos independente em três escalas – ou, em seus termos, camadas – do tempo. A primeira consiste no tempo ecológico, onde as adaptações são construídas a partir da seleção natural por meio de sua atuação nos indivíduos, alterando as gerações ao longo de centenas ou de alguns milhares de anos. O segundo é o tempo geológico “comum”, medido de vários milhares até alguns milhões de anos, no qual a evolução é intermitente e os resultados dos processos da primeira camada podem ou não ser preservados, dependendo da tendência evolutiva de cada linhagem. E o terceiro representa o tempo entre as extinções periódicas, onde os resultados dos processos de ambas as camadas inferiores podem ser anulados por eventos que são essencialmente aleatórios.

Para compreender a proposta de Gould (1985) é preciso retornar a um dos principais exemplos empíricos discutidos por ele. Gould & Calloway (1980) discutem como a hegemonia atual dos bivalves sobre os braquiópodes, dois grandes grupos de invertebrados marinhos, não se deu através de competição, mas foi consequência da extinção do fim da Era Paleozoica. Braquiópodes e bivalves rivalizaram em diversidade durante toda esta era, mas com a extinção em massa, que impactou severamente ambos os grupos, os bivalves tiveram uma recuperação mais rápida e, após terem ocupado a maior parte dos habitats marinhos, os braquiópodes jamais retomaram a diversidade anterior.

É possível que os bivalves tenham um plano corporal de maior potencial plástico, que possibilitou que voltassem a ocupar os habitats antes dos braquiópodes. Mas ainda que este seja o caso, esse potencial não teria conferido qualquer vantagem aos bivalves durante os 200 milhões de anos em que competiram com os braquiópodes nos mares paleozoicos.

O poder explicativo da visão hierárquica de Gould permanece inquestionável. Afinal, os principais exemplos são bem documentados e amplamente conhecidos: após a extinção do fim da Era Paleozoica, não apenas os braquiópodes, mas outros invertebrados marinhos outrora bem-sucedidos acabaram substituídos por grupos que nunca demonstraram qualquer superioridade competitiva; e com a extinção do final da Era Mesozoica, terminava o reinado de 150 milhões de anos dos dinossauros (e de outros répteis nos mares e nos céus) e os mamíferos finalmente puderam se desenvolver.

Se por um lado as extinções periódicas são indicadas por dados incontesteáveis, por outro a maioria delas nunca foi acompanhada por grandes mudanças de faunas. E, talvez mais importante, hoje sabemos que as extinções que marcaram o fim das eras Paleozoica e Mesozoica podem ter sido causadas por enormes erupções vulcânicas que, embora intermitentes, duraram por um ou mais milhões de anos (eventos ainda assim catastróficos, considerando sua brevidade no tempo geológico).

Em sua obra definitiva, Gould (2002) reconhece estes problemas, mas mantém sua visão hierárquica ao observar que eventos periódicos podem ter ciclos relativamente mais curtos e ainda assim disruptivos, como aqueles dos ciclos glaciais. Assim, ele conclui que fenômenos periódicos e contingentes não estão confinados a uma escala de dezenas de milhões de anos, embora ainda operando numa escala de tempo superior e predominando sobre a evolução do tempo geológico “comum”.

De qualquer forma, a contingência ganharia cada vez mais importância em seu pensamento. Em sua principal defesa do tema, Gould (1989) veria a contingência como intrínseca à própria história da vida, não ligada apenas à loteria das extinções em massa. E, a partir disso, Gould (1996) argumentaria que ela se revela um fator ainda mais definitivo quando percebemos que aquilo que geralmente encaramos como sinal de sucesso evolutivo – organismos maiores e estruturalmente mais complexos, por exemplo – não representa sequer uma tendência, mas apenas um pequeno desvio de uma história que há mais de três bilhões de anos é dominada por bactérias.

Por fim, Gould (2001; 2002) veria a contingência não apenas como um fator indispensável para a interpretação da história da vida, mas como fundamento metodológico da própria biologia evolutiva, a qual, embora tenha seus aspectos nomotéticos, permanece e permanecerá intrinsecamente ideográfica.

## 6 Conclusão

Eu tenho relutado em admitir [...], mas se a caracterização de Mayr da teoria sintética é precisa, então essa teoria, como proposição geral, está efetivamente morta, apesar de sua persistência como ortodoxia de livro-texto.  
(GOULD, 1980, p. 120)

Esta frase é ocasionalmente citada como sinal do exagero retórico de Gould quanto ao significado dos EPs e de seus desdobramentos para a teoria evolutiva. Mas sob o devido contexto, no contraste com o gradual-adaptacionismo da década de 1950, ela se revela como crítica ao paradigma que resiste à expansão.

Algumas das ideias de Gould permearam o pensamento evolutivo de tal forma que sua autoria sequer precisa ser indicada, como se há muito fizessem parte do conhecimento comum da área. Assim, torna-se instintivo e quase inevitável focar naquelas ideias cujas extrapolações se revelaram equivocadas ou que permanecem à margem do nosso conhecimento atual. A evolução é intermitente no tempo geológico – mas não sabemos se isto representa uma descontinuidade entre processos que se desenrolam de forma heterógena em diferentes escalas do tempo; a estase é um fenômeno empírico – embora sua causa permaneça in-

determinada; as extinções em massa de fato reconfiguram o cenário evolutivo – porém, aquelas periódicas não desempenharam o papel disruptivo que Gould inferiu a partir das maiores extinções.

Para onde quer que avance nosso conhecimento sobre estas questões, talvez a derradeira contribuição de Gould tenha sido apontar para o único lugar que pode nos oferecer algumas respostas: o registro fóssil – testemunha e guardião do tempo.

## Referências

ALVAREZ, L. W.; ALVAREZ, W.; ASARO, F. & MICHEL, H. V. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science*, v. 208, n. 4448, p. 1095-108, jun. 1980.

AVEROF, M. Arthropod evolution: same hox genes, different body plans. *Current Biology*, v. 7, n. 10, p. 634-6, out. 1997.

BADARÓ, V. C. S. Stephen Jay Gould e sua visão da Vida. In: ZABINI, C. (Org.) *Tempo profundo*. Campinas, Unicamp, 2018, p. 6-8.

CHEETHAM, A. H.; JACKSON, J. B. C. & HAYEK, L. A. C. Quantitative genetics of Bryozoan phenotypic evolution. II. Analysis of selection and random change in fossil species using reconstructed genetic parameters. *Evolution*, v. 48, n. 2, p. 360-75, abr. 1994.

DARWIN, C. R. *A monograph on the fossil Lepadidae, or, Pedunculated cirripedes of Great Britain*. London: Palaeontographical Society, 1851.

DARWIN, C. R. *A monograph on the fossil Balanidae and Verrucidae of Great Britain*. London: Palaeontographical Society, 1854.

DARWIN, C. R. *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, C. R. *On the origin of species by means of natural selection, or The preservation of favoured races in the struggle for life*. 4<sup>a</sup> ed. London: John Murray, 1866.

D'ORBIGNY, A. M. *Cours élémentaire de paléontologie et de géologie stratigraphiques*. Tomo 2. Paris: Victor Masson, 1851.

DE VRIES, H. *Die Mutationstheorie: Versuche und Beobachtungen über die Entstehung von Arten im Pflanzenreich*. Leipzig: Verlag von Veit & Comp., 1901.

DOBZHANSKI, T. Catastrophism versus Evolutionism. *Science*, v. 92, n. 2390, p. 356-8, out. 1940.

ELDREDGE, N. *Unfinished synthesis: biological hierarchies and modern evolutionary thought*. Oxford: Oxford University Press, 1985.

ELDREDGE, N. *Reinventing Darwin: the great debate at the high table of evolutionary theory*. New York: Wiley Publishers, 1995.

ELDREDGE, N. *Eternal ephemera: adaptation and the origin of species from the nineteenth century through punctuated equilibria and beyond*. New York: Columbia University Press, 2015.

ELDREDGE, N. Introduction: the checkered career of hierarchical thinking in evolutionary biology. In: ELDREDGE, N.; PIEVANI, T.; SERRELLI, E. & TEMKIN, I. (Eds.). *Evolutionary theory: a hierarchical perspective*. Chicago: University of Chicago Press, 2016, p. 1-16.

ELDREDGE, N. & GOULD, S. J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. *In: SCHOPF, T. J. M. (Ed.). Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper & Co., 1972, p. 82-115.

ELDREDGE, N. & SALTHER, S. N. Hierarchy and evolution. *In: DAWKINS, R. & RIDLEY, M. (Eds.). Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. Vol. 1. Oxford: Oxford University Press, 1984, p. 182-206.

ELLIS, M. W. The problem with the species problem. *History and Philosophy of the Life Sciences*, v. 33, n. 3, p. 343-64, 2011.

FENTON, C. L. & FENTON, M. A. 1989. *The fossil book: a record of prehistoric life*. New York: Doubleday, 1989.

FUTUYMA, D. J. On the role of species in anagenesis. *American Naturalist*, v. 130, p. 465-73, set. 1987.

GOLDSCHMIDT, R. G. *The material basis of evolution*. New Jersey: Pageant Books, 1940.

GOULD, S. J. The return of hopeful monsters. *Natural History*, v. 86, n. 6, p. 22-30, jun./jul. 1977a.

GOULD, S. J. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge: Belknap/Harvard Press, 1977b.

GOULD, S. J. Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology*, v. 6, n. 1, p. 119-30, inverno 1980.

GOULD, S. J. The paradox of the first tier: an agenda for paleobiology. *Paleobiology*, v. 11, n. 1, p. 2-12, inverno 1985.

GOULD, S. J. Evolution's erratic pace. *Natural History*, v. 86, n. 5, p. 12-6, mai. 1987.

GOULD, S. J. *Wonderful life: the Burgess Shale and the nature of history*. New York: W.W. Norton & Company, 1989.

GOULD, S. J. *Full house: the spread of excellence from Plato to Darwin*. New York: Harmony Books, 1996.

GOULD, S. J. Contingency. *In*: BRIGGS, D. E. & CROWTHER, P. R. (Eds.). *Palaeobiology II*. Malden: Blackwell, 2001, p. 195-8.

GOULD, S. J. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: Belknap Press, 2002.

GOULD, S. J. & CALLOWAY, C. B. Clams and brachiopods – ships that pass in the night. *Paleobiology*, v. 6, p. 383-96, outono 1980.

GOULD, S. J. & ELDREDGE, N. Punctuated equilibrium: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, v. 3, n. 2, p. 115-51, primavera 1977.

HALLAM, A. & WIGNALL, P. B. *Mass extinctions and their aftermath*. Oxford: Oxford University Press, 1997.

HULL, D. L. Individuality and selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 11, p. 311-32, nov. 1980.

KIMURA, M. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, v. 217, p. 624-6, fev. 1968.

KIMURA, M. *The neutral theory of molecular evolution*. New York: Cambridge University Press, 1983.

KING, J. L. & JUKES, T. H. Non-Darwinian evolution. *Science*, v. 164, n. 3881, p. 788-98, mai. 1969.

LE DANTEC, F. *Lamarckiens et darwiniens: discussion de quelques théories sur la formation des espèces*. Paris: Félix Alcan, 1899.

LEITE, D. J. & MCGREGOR, A. P. Arthropod evolution and development: recent insights from chelicerates and myriapods. *Current Opinion in Genetics and Development*, v. 39, p. 93-100, ago. 2016.

MAYR, E. *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. New York: Columbia University Press, 1942.

MAYR, E. *Animal species and evolution*. Cambridge: Belknap Press, 1963.

MAYR, E. How I became a Darwinian. In: MAYR, E. & PROVINE, W.B. (Eds.) *The evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology*. Cambridge: Harvard University Press, 1980, p. 413-23.

MAYR, E. *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge: Belknap Press, 1982.

MORRIS, P. J.; IVANY, L. C.; SCHOPF, K. M. & BRETT, C. E. The challenge of paleoecological stasis: reassessing sources of evolutionary stability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 92, p. 11269-73, nov. 1995.

RAUP, D.M. & SEPKOSKI, JR., J. J. Periodicity of extinctions in the geologic past. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 81, p. 801-5, fev. 1984.

RAUP, D. M. & SEPKOSKI JR., J. J. Periodic extinction of families and genera. *Science*, v. 231, p. 833-6, fev. 1986.

RUDWICK, M. J. S. *Worlds before Adam: the reconstruction of geohistory in the age of reform*. Chicago: University of Chicago Press, 2008.

RUSSELL, D. & TUCKER, W. Supernovae and the extinction of the dinosaurs. *Nature*, v. 229, p. 553-4, fev. 1971.

SCHMALHAUSEN, I. I. *Factors of evolution: the theory of stabilizing selection*. Tradução: Isadore Dordick. Edição: Theodosius Dobzhansky. Philadelphia, Blakiston, 1949.

SIMPSON, G. G. *Tempo and mode in evolution*. New York: Columbia University Press, 1944.

VRBA, E. S. & GOULD, S. J. The hierarchical expansion of sorting and selection: sorting and selection cannot be equated. *Paleobiology*, v. 12, n. 2, p. 217-28, primavera 1986.

WIGNALL, P. B. Mass extinctions. In: RUSE, M. & TRAVIS, J. (Eds.). *Evolution: the first four billion years*. Cambridge: Belknap Press, 2009, p. 715-20.



Esta obra está licenciada sob a licença [Creative Commons Atribuição – Não Comercial 4.0 Internacional](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/).