

# Controvérsias evolutivas III. Gradualismo e equilíbrio pontuado

# AULA 26

## Metas da aula

Definir gradualismo e equilíbrio pontuado e oferecer os argumentos que apóiam cada hipótese.

# objetivos

Esperamos que, após o estudo do conteúdo desta aula, você seja capaz de:

- Apresentar os conceitos de evolução gradual e equilíbrio pontuado.
- Distinguir as duas hipóteses e relacionar seus principais defensores.

## Pré-requisitos

Para acompanhar esta aula, é importante que você tenha claros os conceitos de micro e macroevolução (Aula 1, Evolução), da Teoria Evolutiva de Darwin e da Teoria Sintética da Evolução, apresentados, respectivamente, nas Aulas 3 e 4 desta disciplina.

## INTRODUÇÃO

### EQUILÍBRIO PONTUADO

É um padrão observado em muitas linhagens no registro fóssil, no qual um longo período de estase é quebrado por um curto período de mudanças rápidas. Em alguns casos, as modificações rápidas estão associadas a eventos de especiação.

### GRADUALISMO

É a proposição de que grandes alterações em caracteres fenotípicos evoluíram por meio de diversos estados intermediários ligeiramente diferentes.

Nesta aula, você vai ser apresentado as hipóteses rivais dos processos de especiação micro e macroevolutivo, que têm sido popularmente conhecidas por **GRADUALISMO** e **EQUILÍBRIO PONTUADO**. Os gradualistas esperariam que uma espécie acumulasse modificações estruturais mesmo em um ambiente mais ou menos estável, enquanto que os pontualistas esperariam que uma espécie permanecesse em equilíbrio estrutural, a menos que o ambiente mudasse significativamente. Central às duas visões está o fato de que o ambiente, embora estável em ampla escala por períodos razoáveis de tempo, oscila continuamente e, portanto, pressiona sem parar cada indivíduo.

## O DESENVOLVIMENTO DAS IDÉIAS EVOLUTIVAS

O livro de **Charles Darwin**, *On the origin of species by means of natural selection*, esgotou-se em um único dia ao ser publicado em novembro de 1859. O fervor criado pela Teoria da Evolução de Darwin continua até o presente, tendo afetado não apenas a Biologia como também os fundamentos filosóficos da sociedade ocidental.



Figura 26.1: Darwin em três fases de sua vida: moço, meia-idade e idoso.

Um ponto importante da Teoria de Darwin é a convicção de que a evolução prossegue através da acumulação de pequenas modificações hereditárias e não de grandes mudanças bruscas, e de que as forças seletivas atuam no indivíduo. Além disso, foi de Darwin a argumentação de que a evolução acontece sem um plano: os traços hereditários são acumulados ao acaso e a seleção natural age segundo as condições ambientais predominantes.

Por certo, Darwin não estava a par dos mecanismos de herança genética, uma vez que o trabalho de Gregor Mendel não foi anunciado até 1866 e não recebeu ampla divulgação até início do século XX. No entanto, Darwin percebeu que, de alguma maneira, mudanças discretas ou mutações que afetam a morfologia e outros aspectos da biologia de um animal, como seu comportamento, ocorriam nos indivíduos e eram herdadas.

Darwin imaginou que a variação dentro de uma espécie proporcionava o arcabouço sobre o qual a seleção podia operar para produzir novas espécies. A evolução foi vista como progredindo não apenas através da eliminação de caracteres desnecessários, mas também pela seleção de variações acumuladas ao acaso (aparecimento de novos caracteres por mutação ou recombinação). Novos atributos não surgiam da necessidade, como postulado por Lamarck, mas sim por meio da atuação contínua da seleção natural sobre o acúmulo de variações nos indivíduos de uma espécie.

Embora o volumoso trabalho de Darwin tenha levado à rápida aceitação científica da evolução, sua teoria da seleção natural encontrou resistência. Foi apenas na década de 1930 do século XX que as evidências acumuladas, especialmente no recém-desenvolvido campo da Genética de Populações, levaram a comunidade científica a dar suporte à seleção natural. A fusão da teoria da seleção de Darwin com a teoria genética é conhecida como Teoria Sintética da Evolução, nome criado por **JULIAN HUXLEY** no livro *Evolution: the modern synthesis*.

Muitos livros apresentaram dados de que mutações pontuais e recombinação genética são a fonte de variação, e de que a evolução (mudanças na frequência gênica) geralmente prossegue em passos curtos, como resultado da seleção natural agindo na variação genética. Tais processos eram considerados suficientes para explicar a origem das espécies se atuassem por tempo prolongado. Esta concepção do processo evolutivo é atualmente denominada microevolução.



**SIR. JULIAN  
SORELL HUXLEY  
(1887 – 1975)**

Biólogo britânico, autor de livros sobre ciências, irmão do escritor Aldous Huxley e neto de outro biólogo, T. H. Huxley. Foi o primeiro Diretor Geral da Unesco e fundador da WWF (*World Wildlife Fund*). Escreveu livros de cunho popular, entre eles: *Essays of a biologist* e *Evolution: the modern synthesis*. Recebeu o título de cavalheiro da monarquia, *Sir*, em 1958.



Lembrou-se da diferença entre micro e macroevolução? Vimos, na Aula 1 desta disciplina, que microevolução resulta do acúmulo de pequenas alterações nas freqüências dos genes em determinada população e seus efeitos na forma, ou fenótipo, dos organismos que constituem esta população ou espécie. Outra definição seria a que se refere a qualquer mudança evolutiva abaixo do nível específico. Já a macroevolução decorre de grandes mudanças, e é usada em referência a qualquer mudança evolutiva no ou acima dele de espécie.

A hipótese (gradualismo) de que a evolução prossegue através da acumulação lenta de pequenas mutações genéticas e/ou recombinação gênica tem sido contestada por vários biólogos que argumentam que a especiação observada no registro fóssil não parece ser gradual, e que novas espécies podem aparecer repentinamente. Dando suporte a este ponto de vista, está o fato de que as modificações graduais ou a transição de uma espécie para outra em geral faltam no registro fóssil. Existe com frequência uma lacuna entre formas reconhecidamente aparentadas, porém distintas.

Com efeito, nos raros casos em que uma espécie é representada por uma longa seqüência de fósseis, suas características, quase sempre, mostram variação, mas não uma mudança direcional, como esperada, se a seleção natural estivesse operando. Mais do que progredir através do acúmulo constante de pequenas modificações na estrutura, na fisiologia e no comportamento, a evolução parece alternar-se entre períodos de rápida modificação e períodos nos quais pouca ou nenhuma mudança ocorre (**ESTASE**).

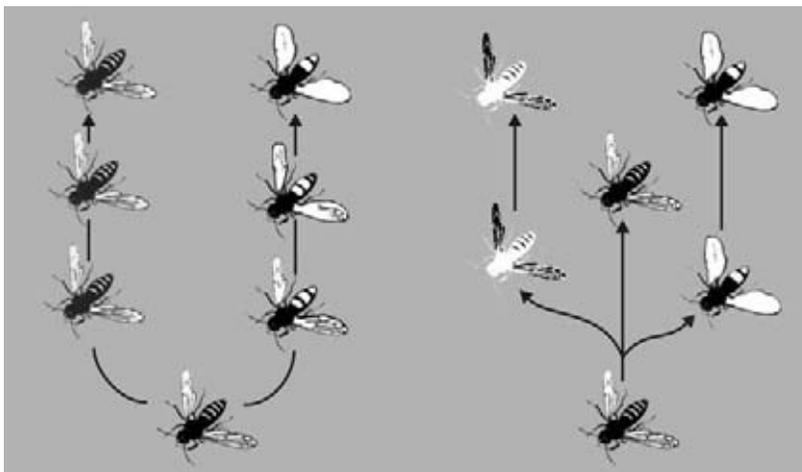
O equilíbrio pontuado explicaria a existência de espécies reconhecíveis ao longo do tempo. Se espécies aparecem repentinamente através de súbitos ajustes estruturais genéticos, e então permanecem em equilíbrio estável até a próxima pontuação; então, essas espécies representam entidades distintas com estruturas e períodos de existência definidos.

Esta controvérsia entre as duas hipóteses está ilustrada na **Figura 26.2**. Durante o processo de especiação, uma nova espécie diverge como uma pequena população isolada da sua espécie parental. De acordo com o modelo gradualista, as espécies descendentes de um ancestral comum, assim que adquirem adaptações únicas, divergem mais e mais em sua morfologia. Os proponentes do modelo do equilíbrio pontuado

#### ESTASE

Estase é definida aqui como um longo período sem modificações evolutivas.

acreditam que uma nova espécie se altera muito quando se separa de sua linhagem parental e, depois, se modifica minimamente para o resto de sua existência.



**Figura 26.2:** Ilustração dos resultados da evolução por ambas as hipóteses, gradualismo e equilíbrio pontuado.

## GRADUALISMO

Um dos mais difíceis assuntos da Biologia Evolutiva, ainda um tema polêmico, é o fato de Darwin ter estado ou não certo quando argumentou que a evolução se processa por pequenas mudanças sucessivas. O principal problema reside no fato de que vários táxons superiores (por exemplo: o filo animal, ordens de insetos e de mamíferos) serem muito diferentes e não estarem conectados por estados intermediários.

O termo *gradualismo* tem sido utilizado em dois sentidos distintos. O primeiro é o sentido que o próprio Darwin originou: a evolução acontece de forma gradual. Assim, a diferença entre organismos evoluiu por meio de formas intermediárias que atuaram como inúmeras pequenas etapas entre um organismo e outro. O oposto de evolução gradual é evolução em saltos ou **SALTACIONISMO** (grandes diferenças evoluíram por saltos, sem intermediários entre os estados ancestrais e os descendentes). Darwin foi obrigado a postular que as formas intermediárias haviam sido extintas e a admitir que o registro fóssil fosse extremamente incompleto, visto que se desconheciam (e permanecem desta forma até o presente) formas intermediárias para diversos organismos vivos e linhagens fósseis.

### SALTACIONISMO

É a crença de que a mudança evolutiva resulta da origem repentina de um novo tipo de indivíduo que se torna genitor de um novo tipo de organismo. A palavra *saltation*, em inglês, pode ser interpretada como ‘pulo’, uma alteração mutacional, geralmente de grande magnitude, em um ou mais caracteres fenotípicos. Saltacionismo NÃO é, absolutamente, sinônimo de equilíbrio pontuado!

A gradualidade da evolução darwiniana tem pouca relação com a velocidade ou o ritmo da evolução; é um modo de alteração que depende do fenômeno populacional. A gradualidade diz respeito às mudanças nos organismos, provavelmente genéticas, entre duas gerações consecutivas (essas alterações estariam dentro da faixa de variação normal observada nas populações modernas). As alterações morfológicas podem surgir geologicamente de forma rápida, ainda que gradual.

O segundo sentido de "gradualismo" é o de que as velocidades evolutivas são geologicamente lentas, constantes e comumente **ORTOGENÉTICAS**. O oposto seria a evolução quântica (alterações morfológicas rápidas em uma escala geológica). Este segundo sentido é equivalente ao **GRADUALISMO FILÉTICO** denominado por N. Eldredge e S. Gould (ELDREDGE & GOULD, 1972). Esta não é a maneira como Darwin utilizou o termo gradualismo, embora alguns evolucionistas pós-Darwin o tenham feito.

#### ORTOGÊNESE

É a hipótese contraditória de que trajetórias lineares em evolução são causadas por um princípio finalista intrínseco. Captou? Em outras palavras, a evolução seria direcionada...

#### GRADUALISMO FILÉTICO

É um modelo de evolução no qual as alterações nos caracteres ocorrem de forma lenta, constante, gradual e sem qualquer associação com especiação. Foi proposto pelos cientistas que descreveram a hipótese do equilíbrio pontuado.



Charles Darwin não era um gradualista filético! Eldredge e Gould, em seu primeiro artigo (1972), descreveram o conceito de gradualismo filético (GF) para contrastá-lo com a hipótese do equilíbrio pontuado. Eles definiram gradualismo filético de acordo com os seguintes preceitos:

- (1) Novas espécies surgem pela transformação de uma população ancestral em seus descendentes modificados.
- (2) A transformação é uniforme e lenta.
- (3) A transformação envolve um grande número de indivíduos, normalmente toda a população ancestral.
- (4) A transformação ocorre sobre grande parte ou toda a ocorrência geográfica da espécie ancestral.

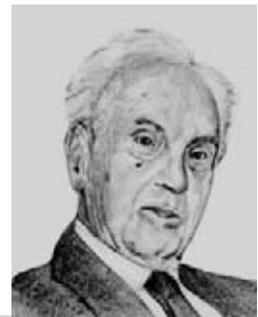
Essas afirmações implicam várias conseqüências, duas das quais são especialmente importantes para paleontologistas: (1) idealmente, o registro fóssil para a origem de uma nova espécie deve consistir em uma longa seqüência contínua de formas intermediárias ligando os ancestrais com seus descendentes; (2) quebras morfológicas em uma dada seqüência filética devem ser devidas a imperfeições no registro fóssil (ELDREDGE e GOULD 1972).

Darwin não acreditava que a especiação era uniforme (preceito #2 do GF), já que descrevia a seleção natural como "intermitente" e "irregular" e também enfatizava que a história evolutiva de uma espécie é caracterizada por estase pontuada com mudança. A evolução, para Darwin, não seguia continuamente, visto que cada espécie permanecia inalterada por longos períodos. Da mesma forma, ele não pensava que a especiação envolvia toda a população (preceito #3 do GF) em ampla ocorrência geográfica (preceito #4 do GF), pois dizia: "somente em poucos habitantes da mesma região". Assim, Darwin não é o pai do GF. De fato, a visão evolutiva de Darwin é totalmente oposta ao GF, já que ele não acreditava nas duas conseqüências do gradualismo filético listadas por Eldredge e Gould.

É certo que Darwin pensa que a evolução a partir de ancestrais comuns produziria uma seqüência gradual de formas intermediárias. Em contraste, não acreditava que o registro fóssil "deve consistir em uma longa seqüência contínua de formas intermediárias ligando os ancestrais com seus descendentes", como Eldredge e Gould falsamente pretenderam na conseqüência #1 do GF. Darwin escreveu enfaticamente e com notada frustração que "nós não temos o direito de esperar encontrar, em nossas formações geológicas, um

número infinito destas sutilmente distintas formas transicionais, as quais, em nossa teoria, conectaram todas as espécies passadas e presentes do mesmo grupo em uma longa e ramificada cadeia da vida. Nós deveríamos apenas procurar por poucos laços e, desta forma, certamente os acharemos – alguns mais distantemente, outros mais proximamente relacionados; e esses laços poderiam ser classificados, por muitos paleontologistas, como espécies distintas.” (Darwin, 1872; *On the origin of species*, capítulo 10: *On the imperfection of the geological record*).

O primeiro sentido lida com a maneira como a evolução ocorre, o segundo trata do ritmo do processo evolutivo. Esta diferença foi apontada por diversos cientistas proeminentes. O trabalho de **ERNST MAYR** no processo de especiação peripátrica serviu de base para a formulação da hipótese do equilíbrio pontuado. Em seu livro *Um argumento extenso* (*One long argument*) de 1997, Mayr afirma: “entender a independência da gradualidade e da velocidade evolutiva é importante para avaliar a hipótese do equilíbrio pontuado”.



**ERNST MAYR (1904 – )**

É um dos destacados biólogos evolutivos do século XX. Seu trabalho contribuiu para a revolução conceitual que teve como consequência a síntese da genética mendeliana e da evolução darwiniana. Mayr postulou o mais utilizado conceito de espécie (veja a Aula 22, Especiação). Sua teoria de especiação peripátrica tornou-se amplamente aceita como um dos modos padrões de especiação e é a base do equilíbrio pontuado. Além disto, seus escritos refletem não somente excelência técnica em assuntos biológicos, mas também amplo e profundo conhecimento dos assuntos filosóficos envolvidos.

Especiação peripátrica (*peri* = perto, *patric* = lugar; uma pequena população isolada no limite de uma população maior); especiação alopátrica por peripatria ou “efeito fundador” ocorre quando há formação de uma colônia periférica a partir da população original, por dispersão e, após várias gerações, isolamento reprodutivo. É comum em eventos de colonização de ilhas a partir do continente.

Neste caso, a diferenciação se dá mais acentuadamente na colônia-filha, com menor número de indivíduos. Segundo Mayr, a evolução em uma espécie de ampla distribuição é provavelmente um processo lento, porque o conjunto gênico co-adaptado resiste à mudança e porque o fluxo gênico (migração) entre as suas populações se opõe à divergência.

Os argumentos utilizados pelos gradualistas contemporâneos em defesa desta hipótese são baseados:

1. na real existência, para alguns taxa, de intermediários entre espécies atuais e extintas;
2. em considerações funcionais a respeito da intrincada e harmoniosa construção dos organismos. Darwin acreditava que se um caráter evolui, a seleção natural deve causar alterações compensatórias nos caracteres com funções interativas, equilibrando o dano da mutação;
3. nos efeitos adaptativos das mutações. Muitas mutações discretas (por exemplo, cor do olho ou forma de asa em *Drosophila*) apresentam efeitos pleiotrópicos diversos (no exemplo de



## EQUILÍBRIO PONTUADO

Em 1972, **NILES ELDRIDGE** e **STEPHEN JAY GOULD** publicaram sua hipótese do equilíbrio pontuado ou intermitente. Eles observaram que, na história de muitas linhagens fósseis, períodos longos, sem alterações – chamados estase – eram quebrados por curtos momentos de modificações rápidas, que não podiam ser observadas nos fósseis devido à sua velocidade, e que estes períodos menores estavam associados a eventos de especiação. Eles excederam tais observações, inferindo que a maior parte das alterações morfológicas ocorreu durante eventos de especiação.



**STEPHEN JAY GOULD**  
(1941 – 2002)

Foi, provavelmente, o biólogo mais famoso do último quarto do século XX. Por mais de 30 anos, Gould trabalhou em Harvard como professor de Geologia, Biologia, Zoologia, Paleontologia e História da Ciência, bem como curador da seção de paleontologia de invertebrados do Museu de Zoologia Comparativa (*Museum of Comparative Zoology*) dessa instituição. A forma como se impôs na cultura popular é surpreendente. Gould deu sua maior contribuição à Ciência sendo o principal orador a favor da teoria evolutiva; seus trabalhos populares estão distribuídos por mais de vinte livros publicados durante sua carreira. Há inúmeros registros de entrevistas suas em vídeo, e é impressionante a série de mais de 300 ensaios na *Natural History Magazine*, que publicou todos os meses, desde os anos setenta até pouco antes de falecer, em 2002. Suas afirmações muitas vezes lhe renderam inimigos, como, por exemplo, quando afirmou que: “Os humanos não são o resultado final de um previsível progresso evolutivo, ao contrário, são um adendo cósmico e fortuito, um minúsculo gravetinho da gigantesca árvore da vida que, caso nascesse de novo da mesma semente, certamente não faria brotar de novo este graveto” (*Humans are not the end result of predictable evolutionary progress, but rather a fortuitous cosmic afterthought, a tiny little twig on the enormously arborescent bush of life, which if replanted from seed, would almost surely not grow this twig again*).



**NILES ELDRIDGE**  
(1944 – )

Conhecido biólogo evolucionista e paleontólogo, autor de dezenas de livros para crianças, adultos, estudantes, cientistas e o público em geral. Os assuntos sobre os quais escreve variam de trilobitas (uma classe antiga de artrópodos) a padrões de extinção; de evolução a biodiversidade. Em seu curso de graduação, Niles inicialmente estudava latim, quando conheceu uma monitora de Antropologia (que veio a se tornar sua esposa) e mudou de curso. Atualmente é o curador de paleontologia de invertebrados do Museu Americano de História Natural (*American Museum of Natural History*). Durante seu doutoramento na Universidade de Columbia, ele e Gould fizeram as descobertas que culminaram com a publicação do artigo sobre o equilíbrio pontuado. Certa vez, afirmou que: “Não é tão duro quando você é apaixonadamente interessado por alguma coisa (*If you are passionately interested in something, it's not hard*)”.

#### ANAGENÉTICA

Diz-se de uma mudança evolutiva ocorrendo dentro de uma espécie, entre eventos de especiação; mudanças em uma espécie ao longo do tempo. É geralmente aplicada a fósseis.

#### CLADOGENÉTICA

Diz-se de mudanças evolutivas que ocorrem durante os eventos de especiação. Cladogênese significa divisão de uma espécie em duas (do grego, *origem do ramo*; expressão que seria sinônimo de especiação). Assim como anagenética, é geralmente aplicada a fósseis.

Outra extrapolação derivada por Eldredge e Gould foi afirmarem que a maioria das espécies não se modificou muito durante a maior parte de suas vidas (diversos milhões de anos) e que quando houve modificações evolutivas, boa parte era **CLADOGENÉTICA** (ocorrendo durante eventos de especiação) em vez de **ANAGENÉTICA** (ocorrendo dentro de uma espécie).

As afirmações de Eldredge e Gould contradizem o gradualismo darwiniano, iniciando uma controvérsia que persiste até hoje. Seu efeito positivo foi o revigoramento da Paleontologia (lembre-se de que ambos possuem esta formação científica!), demonstrando que essa área de estudos revela padrões não previstos por processos microevolutivos, e que tinha contribuições singulares a fazer. Seu efeito negativo foi o exagero de diferenças entre os neontólogos e os paleontólogos, inibindo sua comunicação.

A hipótese do equilíbrio pontuado (EP) equipa os paleontólogos com uma explicação para os padrões que eles encontram no registro fóssil. Esse padrão inclui o característico surgimento abrupto de novas espécies, a relativa estabilidade da morfologia em espécies amplamente disseminadas, a distribuição de formas transicionais (quando estas são encontradas), as diferenças aparentes na morfologia entre espécies ancestral e filha, além do padrão de extinção das espécies.

As características principais do EP são:

- A Paleontologia deve se basear na Neontologia (estudo de espécies viventes ou recentemente extintas).
- A maior parte dos eventos de especiação ocorre por cladogênese.
- A maior parte dos eventos de especiação ocorre por especiação peripátrica.
- Espécies amplamente distribuídas modificam-se lentamente durante seu tempo de existência;
- As espécies-filhas desenvolvem-se em região geograficamente limitada.
- As espécies-filhas desenvolvem-se em limitada extensão estratigráfica, que é pequena em relação ao tempo total de existência da espécie ancestral;
- A amostragem do registro fóssil revela determinado padrão de estase para a maioria das espécies. O aparecimento repentino de novas espécies derivadas é consequência de sucessão ecológica e dispersão;

- As mudanças adaptativas nas linhagens ocorrem, na maior parte das vezes, durante períodos de especiação.
- As tendências adaptativas acontecem através de um mecanismo de seleção de espécies.

O EP depende do estudo de espécies modernas para seus princípios; isso ocorre porque o registro fóssil é incompleto. Essa imperfeição tem muitos fatores contribuintes. Os processos geológicos podem causar confusão ou erro, já que a velocidade de deposição de sedimentos pode variar, a erosão pode provocar o desaparecimento de algumas camadas, a compressão pode transformar os fósseis em um lixo irreconhecível, e vários outros motivos pelos quais um determinado registro fóssil acabe tornando-se o equivalente a um livro parcialmente queimado, totalmente desencadernado, do qual algumas páginas foram possivelmente embaralhadas e poucas permaneceram nas posições corretas. Além da Geologia, existe a Tafonomia – estudo de como os organismos tornam-se preservados como fósseis. Aqui, outros fatores importantes estão envolvidos. As partes duras dos organismos fossilizam preferencialmente. As condições sob as quais até mesmo essas partes se fossilizam são bastante especiais. Tudo isso resulta em uma distribuição fortemente distorcida sobre as partes dos organismos que são fossilizadas e afeta o reconhecimento das características morfológicas que estarão disponíveis para uso na classificação das paleoespécies (espécies derivadas do estudo de fósseis).

A questão geográfica entra nisso como consequência do fato de as linhagens atuais ocuparem nichos ecológicos que estão ligados a certas características geográficas de fossilização. Esses estudos indicam a importância da consideração das interações entre as espécies e as condições geográficas nas predições da distribuição e abundância de espécimes transicionais. Ainda que Eldredge e Gould reconheçam que os processos geológicos contribuem para a existência de "lacunas" no registro fóssil, afirmam que o EP é notadamente a causa mais importante a ser considerada.



### ATIVIDADE 2

Qual a importância do registro fóssil na construção das hipóteses sobre a origem da diversidade de espécies?

---

---

---

---

---

### RESPOSTA

*Todas as hipóteses sobre a origem da diversidade das espécies foram formuladas principalmente com dados de morfologia e divergem quanto à forma como analisam o acúmulo de mutações. O registro fóssil é a única maneira de acessar a morfologia das espécies que viveram no passado. Apesar disto, deve-se tomar muito cuidado com as conclusões derivadas do estudo de fósseis devido às dificuldades geológicas e tafonômicas da sua preservação.*

## EQUILÍBRIO PONTUADO: A HIPÓTESE E SEUS CRÍTICOS

A Teoria Sintética da Evolução possui menos componentes propensos a má interpretação e crítica do que a hipótese do equilíbrio pontuado. Em alguns casos, afirmações dos próprios autores, Niles Eldredge e Stephen Jay Gould, podem suscitar desconfianças e agirem como opositoras de si mesmas.

O modelo pontuado de Eldredge e Gould foi muito publicado, mas, ironicamente, enquanto a hipótese foi desenvolvida especificamente para justificar a ausência de variedades transicionais entre as espécies, seu maior efeito parece ter sido o de haver chamado mais atenção para as lacunas no registro fóssil. Quando Eldredge aventou a questão com um grupo de escritores científicos, há alguns anos, suas conclusões foram amplamente reproduzidas e chegaram inclusive à primeira página do jornal inglês *The Guardian Weekly*; todavia, foi a ausência de formas transicionais que chamaram atenção, em particular do repórter, que intitulou o artigo de “Missing believed non-existent” (Ausência, acreditada como não-existente).

**RICHARDS DAWKINS** foi apelidado de “o menino mau do evolucionismo” devido ao seu espírito combativo em defesa do darwinismo. Valeu-se de sua inteligência e objetividade brilhantes para defender a Teoria da Evolução de Darwin e explicar as controvérsias criadas pelos criacionistas e pelos defensores de outras teorias evolutivas.

No seu livro *O relojoeiro cego*, Richard Dawkins disserta sobre o equilíbrio pontuado:

“Esta nova hipótese –equilíbrio pontuado – é a proposta feita pelos cientistas para lidar com o embaraço provocado pelo registro fóssil, de um modo geral, que se mostra na atualidade da mesma forma como foi encontrado em 1859, mesmo tendo-se em vista as “caçadas” intermitentes que lhe são feitas pelos especialistas. O que precisa ser dito agora, alto e bom som, é a verdade: que a teoria do equilíbrio pontuado reside solidamente dentro da síntese neodarwiniana. Sempre residiu. Levará tempo para corrigir o dano causado pela retórica excessiva, mas ele será corrigido” (DAWKINS, 1986).

## CONCLUSÃO

As três hipóteses sobre a origem da diversidade das espécies, gradualismo, saltacionismo e equilíbrio pontuado, foram formuladas sobretudo com dados de morfologia e divergem principalmente quanto à forma como vêm o acúmulo de mutações (a velocidade evolutiva). Elas são utilizadas para explicar a diversidade da vida nos vários níveis hierárquicos, de espécies a filos e reinos.

A teoria do saltacionismo, que tem sido desacreditada pela nova Genética Molecular, estabelece que os **BURACOS FENOTÍPICOS** existam porque os intermediários nunca existiram, já que as espécies se originariam por meio de alterações drásticas (macromutações) que alterariam, e muito, o fenótipo gerando novas espécies.



**RICHARDS DAWKINS  
(1941– )**

Foi aluno do New College, Oxford, e é um dos mais importantes pensadores da biologia evolucionista moderna. É formado em Zoologia. Nasceu e foi criado na África, em uma das mais impressionantes paisagens da terra. Dawkins foi para a Inglaterra em 1949, estudou biologia na Universidade de Oxford e graduou-se em 1962, onde ele permaneceu para realizar seu doutoramento orientado pelo eminente etólogo (biólogo que explora e explica a natureza do comportamento animal) dinamarquês Niko Tinbergen. Após breve período (1967-1969) na Universidade da Califórnia, em Berkeley, Dawkins retornou a sua instituição de origem, o New College, onde finalmente tornou-se membro permanente (ele ainda ensina lá).

### BURACOS FENOTÍPICOS

São uma grande descontinuidade de fenótipos em alguns grupos de animais; é a nomenclatura referente à falta de intermediários fenotípicos. Como exemplo, temos a ausência destes intermediários entre as baleias e os demais mamíferos, ou entre as plantas vasculares e as briófitas. Outro exemplo, paleontológico, é que não foi encontrado até hoje qualquer fóssil que representasse o ancestral comum das linhagens de humanos, gorilas e chimpanzés: o famoso “Elo perdido”.



### ATIVIDADE 3

Compare saltacionismo com equilíbrio pontuado.

---

---

---

---

---

### RESPOSTA

*Embora Eldredge e Gould não tenham especificado um mecanismo genético para o equilíbrio pontuado (EP), ele definitivamente não é uma teoria saltacional de evolução. O EP não requer mutações em grande escala, como o saltacionismo.*

Outros consideram que o acúmulo de mutações é gradual, gerando vários fenótipos intermediários. No entanto, esses intermediários nunca serão descobertos porque o registro fóssil é muito incompleto. Gradualistas e idealizadores do equilíbrio pontuado utilizam este argumento, mas divergem quanto às taxas de evolução, ou seja, a velocidade com que ocorre a diversificação de espécies. Veja o resumo das principais diferenças no Quadro 26.1.

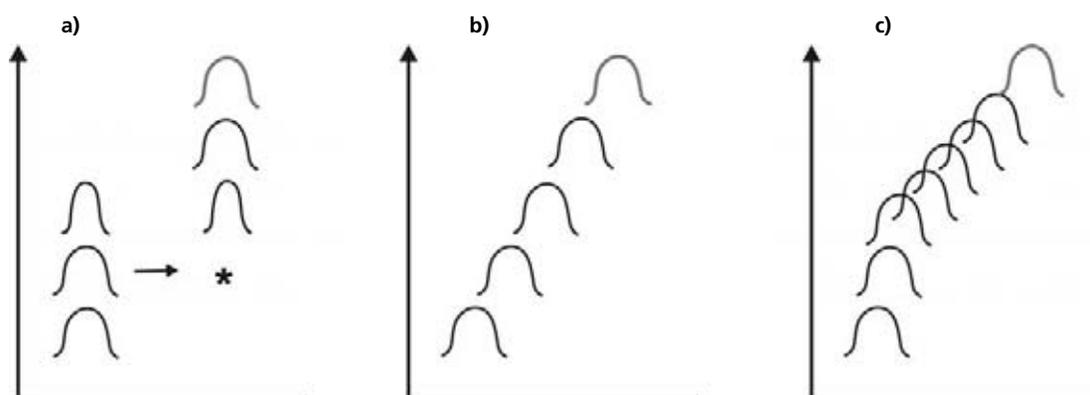
Quadro 26.1: Gradualismo x equilíbrio pontuado

#### Gradualismo darwiniano

- A unidade de **seleção** é o INDIVÍDUO.
- Novas espécies surgem pela transformação da população ancestral em seus descendentes modificados.
- A transformação envolve apenas alguns membros da população ancestral.
- A transformação é lenta e contínua (gradual).
- As espécies evoluem como resultado da competição pelo alimento e privilégio reprodutivo de seus membros bem-sucedidos contra rivais.
- O registro fóssil que descreve as origens de novas espécies deveria incluir formas intermediárias, ligando o ancestral e os descendentes.
- As quebras na seqüência filética são devidas a imperfeições no registro fóssil.

#### Equilíbrio pontuado

- A unidade de **seleção** é a ESPÉCIE.
- A Paleontologia deve se utilizar também da Neontologia.
- A maior parte da especiação se dá por cladogênese e via especiação peripátrica.
- As espécies de grande distribuição geralmente mudam lentamente durante seu tempo de existência.
- As espécies derivadas geralmente aparecem em uma região geograficamente limitada e/ou em uma extensão estratigráfica restrita.
- A amostragem do registro fóssil revela um padrão de estase para a maioria das espécies, com aparecimento repentino de novas espécies derivadas como consequência de sucessão ecológica e dispersão.
- As mudanças adaptativas nas linhagens ocorrem, na maior parte das vezes, durante períodos de especiação.
- As tendências adaptativas se dão através de mecanismos de seleção de espécies.



**Figura 26.3:** Comparação gráfica das três hipóteses que consideram lacunas nas linhagens fósseis (morfologia) ao longo do tempo. (a) Saltacionismo ou macromutação: uma única mudança (representada por um asterisco) em um único indivíduo altera a morfologia dos fósseis descontinuamente. Seus descendentes variam em torno da nova morfologia e substituem a forma ancestral; (b) gradualismo darwiniano: os caracteres mudam continuamente e todas as formas intermediárias deveriam deixar registro fóssil; (c) equilíbrio pontuado: a média de um caráter quantitativo se altera gradualmente, mas de forma tão rápida que os estágios intermediários podem não ser recuperados nos registros fósseis.

Em recente revisão de diversos artigos científicos, para testar a hipótese evolutiva mais adequada à realidade, concluiu-se que: 1) as evidências paleontológicas esmagadoramente sustentam a visão de que a especiação é algumas vezes gradual e outras vezes pontuada; e 2) um quarto dos estudos informou um terceiro padrão, misturando gradualismo e estase. Esses resultados sugerem novos caminhos para a pesquisa, pois é possível que diferentes tipos de organismos exibam diferentes padrões de mudança.

## RESUMO

As teorias rivais dos processos de especiação micro e macroevolutivo têm sido popularmente conhecidas por gradualismo darwiniano e equilíbrio pontuado. Os gradualistas esperariam que uma espécie acumulasse modificações estruturais mesmo em um ambiente mais ou menos estável, enquanto que os pontualistas esperariam que uma espécie permanecesse em equilíbrio estrutural, a menos que o ambiente mudasse significativamente.

## ATIVIDADE FINAL

Observe as **Figuras 26.2 e 26.3**. Ambas são esquemas que ilustram diferenças entre as teorias evolutivas. Proponha uma ilustração ou uma analogia (como a que é apresentada na auto-avaliação) que contraponha os princípios do gradualismo darwiniano com o equilíbrio pontuado.

---

---

---

---

---

---

---

### RESPOSTA COMENTADA

*Esta é uma atividade aberta, não há uma resposta. No entanto, será muito produtivo para a disciplina se você enviar sua proposta ao seu tutor a distância. Solte sua imaginação!*

## AUTO-AVALIAÇÃO

Esta aula é repleta de história sobre o desenvolvimento e as críticas em relação às hipóteses sobre a origem da diversidade das espécies. Você não precisa decorar nada; basta lembrar que as principais hipóteses apresentam explicações diferentes para o mesmo evento. É análogo ao caso de dois alpinistas que foram escalar a mesma montanha. Um tomou um caminho íngreme e repleto de escadas com escarpas e platôs, enquanto o outro foi por uma trilha sinuosa, suavemente ascendente. Ambos chegaram ao cume da montanha, embora cada um defendesse ter utilizado o caminho mais apropriado! É importante que você saiba as diferenças relevantes entre o gradualismo darwiniano e o equilíbrio pontuado. Revise os principais conceitos no **Quadro 26.1**.

## INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, você vai conhecer exemplos de estudos nas áreas de Genética Ecológica e co-evolução. Vamos analisar, também, a importância da evolução dos sistemas de reprodução e, principalmente, do surgimento da troca de material genético por meio de reprodução sexuada.