

Grazie Brontosauero!

Per Stephen Jay Gould

a cura di

Francesca Civile, Brunella Danesi, Anna Maria Rossi



Edizioni ETS

Gli equilibri punteggiati messi alla prova

Marco Ferraguti

Parlare di equilibri punteggiati significa qualcosa di più che parlare di un'idea che ha agitato le acque dell'evoluzionismo negli anni '70 del secolo scorso. All'origine, alle vicende successive, alle reazioni a volte furibonde che hanno accolto la proposta, si intrecciarono discussioni sulla tecnica di comunicazione, il linguaggio, il peso dell'ideologia sulle scienze naturali, ed altro, che poco hanno a che fare con lo stile della scienza al quale siamo abituati. Tali complicati intrecci si sono in parte generati da soli, a causa della complessa materia coinvolta, ma in parte sono anche stati abilmente alimentati dai proponenti originari dell'idea, e in particolare da S. J. Gould, un maestro indiscusso della comunicazione scientifica. In questo articolo cercherò di spiegare l'origine dell'idea e la sua rivoluzionarietà, ma soprattutto mi concentrerò sulle validazioni del modello nei 40 anni successivi alla sua proposta originale.

L'origine degli equilibri punteggiati va fatta risalire alla richiesta da parte del paleontologo Tom Schopf di contribuire con un capitolo a un libro collettaneo, *Models in Paleobiology*, sulla speciazione vista con gli occhi dei paleontologi (Eldredge, 2008). La proposta fu fatta a due giovani e brillanti paleontologi degli invertebrati dell'*American Museum of Natural History*, Niles Eldredge e Stephen Jay Gould. Il soggetto non era banale: mentre zoologi, botanici e genetisti avevano pian piano costruito, nel corso del '900, una solida teoria della speciazione, i paleontologi non si erano, apparentemente, interrogati più di un tanto sul modello di resti fossili che ci si doveva attendere in conseguenza di tali eventi, anche a causa della limitata risoluzione offerta dai resti fossili. Il modello di speciazione più consolidato, a quei tempi, era sicuramente quello della speciazione allopatrica, formulato da Ernst Mayr a partire dagli anni '40 e sviluppato e arricchito, prevalentemente dallo stesso autore, fino a culminare nella pubblicazione di uno dei grandi classici dell'evoluzionismo novecentesco, *Animal*

Species and Evolution (1963). Secondo il modello allopatico, un numero più o meno elevato di individui di una specie resta isolato dai propri conspecifici per l'intervento di fattori geografici, andando incontro ad un destino genetico diverso per via della casualità di alcuni cambiamenti genetici, e subendo, sempre a causa della separazione geografica, pressioni diverse da parte della selezione naturale. Se tale processo dura per un tempo sufficiente, la divergenza genetica può diventare tale da causare, come sottoprodotto, isolamento riproduttivo, e dunque la nascita di una nuova specie. Senza entrare troppo in profondità in questo argomento complesso, è possibile dire che all'interno del modello allopatico vi sono due "sottomodelli" diversi, in base alla taglia della popolazione che resta isolata dalla specie madre. In uno di essi la specie originaria viene suddivisa in due parti molto numerose, come può essere avvenuto con il sollevamento dell'Istmo di Panama, e la formazione di coppie di specie caraibiche e pacifiche di ricci (*Diadema*) e di gamberetti (*Alpheus*). Nell'altro modello, un piccolo numero di migranti può superare una barriera geografica (mare, catena montuosa, ...) ed insediarsi a "colonizzare" una nuova area. Ovviamente, in quest'ultimo caso, chiamato speciazione *peripatrica*, entrano in gioco, come fattori importanti di cambiamento, fenomeni di campionamento casuale determinati dalla deriva genetica. In questo piccolo gruppo di fondatori isolato – detto *isolato periferico* – il cambiamento può camminare molto velocemente. Secondo il parere di Ernst Mayr, la speciazione peripatrica è di gran lunga il modello preponderante della speciazione fra gli animali.

Niles Eldredge, un paleontologo da anni impegnato a scoprire i modelli di cambiamento nei trilobiti americani, e Stephen Jay Gould, che studiava fossili recenti di specie ancora esistenti della chiocciola terrestre *Cerion* a Bahamas, si misero assieme per scrivere il capitolo citato, e come punto di partenza tentarono di rispondere ad una domanda in apparenza semplice: "Se le idee di Mayr sulla speciazione sono corrette, e la speciazione peripatrica è dominante, allora quale distribuzione di fossili si deve aspettare un paleontologo?". Dalla risposta a questa domanda nasce l'uragano mediatico degli equilibri punteggiati. Se infatti – è come si dicessero i due paleontologi – i primi e fondamentali eventi della speciazione avvengono nell'isolato periferico, e non all'interno dell'areale della specie originaria, allora

come posso pretendere di trovare i famosi “fossili di transizione”? Troverò invece, andando in profondità, e cioè indietro nel tempo, prima una specie, poi, improvvisamente, un'altra (Fig. 1).

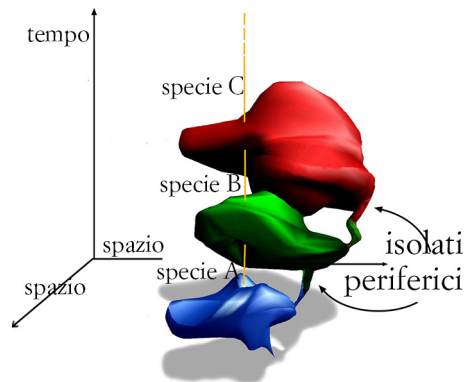
I fossili di transizione si troveranno invece, in numero molto ridotto, nelle piccole zone isolate in cui risiedono gli isolati periferici, nei quali, come si sa, l'evoluzione cammina molto velocemente, dunque saranno improbabili da trovare in uno scavo paleontologico. Questa conclusione, di per sé abbastanza semplice e logica, aveva il torto di andare contro la spiegazione darwiniana, accettata da tutti gli evolucionisti: l'evoluzione è un fenomeno graduale e nel complesso regolare, che non è documentato dai fossili solo perché essi non ci sono stati conservati.

[...] considero la documentazione geologica naturale come una storia del mondo conservata imperfettamente e scritta in un dialetto che cambia; una storia di cui possediamo soltanto l'ultimo volume relativo a due o tre paesi. Di questo volume solo un breve capitolo ogni tanto è stato conservato e, di ogni pagina, solo qualche riga qua e là. (Darwin, 1859, trad. it, p. 330).

Dunque, abbiamo una prima discrepanza con la tradizione darwiniana più ortodossa (1).

Eldredge e Gould partono dai dati, e cioè dai resti fossili disponibili (o *non* disponibili), per formulare il loro modello degli equilibri punteggiati che poggia su due punti fondamentali: l'assenza, già menzionata, delle *forme intermedie* dalla documentazione fossile, e la stasi, ossia la mancanza di cambiamento (più precisamente: l'oscillare dei caratteri attorno ad un valore medio più o meno stabile), per lunghi

Fig. 1 Variazione nel tempo degli areali di tre specie cronologicamente successive. In ogni specie si formano continuamente isolati periferici, che tuttavia, nelle quasi totalità, vanno estinti. Qui ho rappresentato solo due ipotetici isolati periferici che, coronati da successo, hanno generato nuove specie. Fra A e B vi è un'interruzione, dovuta all'estinzione di A, che viene, dopo un po' di tempo, sostituita da B. B e C, invece, entrano in simpatria e competono, fino all'estinzione di B. La linea verticale rappresenta il lavoro di scavo di un ipotetico paleontologo. Da Ferraguti, 2006.



periodi di tempo. E dunque, nelle parole di Eldredge e Gould:

La storia della vita è rappresentata da un'immagine di *equilibri punteggiati* in maniera più adeguata di quanto non sia rappresentata dall'idea del gradualismo filetico. La storia dell'evoluzione non è la storia di un dispiegamento lento e solenne, bensì la storia di una serie di equilibri omeostatici, che solo "raramente" (ma in realtà con una certa frequenza, data la vastità del tempo a disposizione) sono perturbati da eventi di speciazione rapidi ed episodici. (Eldredge e Gould, 1972, trad. it, p. 221).

Le reazioni di una parte dell'*establishment* alla proposta, di per sé abbastanza semplice ed accettabile, di Eldredge e Gould furono furibonde (*Punctuated Equilibria: where is the evidence?* titolava uno degli oppositori, sulla prestigiosa SYSTEMATIC ZOOLOGY): i due paleontologi furono accusati di ogni sorta di nefandezze, dal tentativo di resuscitare teorie dell'evoluzione per salti, sepolte da decenni, all'essere schierati "da una certa parte politica". Le ragioni di tali reazioni esagerate sono molteplici: da un lato l'aver attaccato al cuore la metafora darwiniana dei libri, e attraverso di essa l'idea di un'evoluzione graduale (fig. 2), la cui documentazione ci manca solo a causa dell'im-

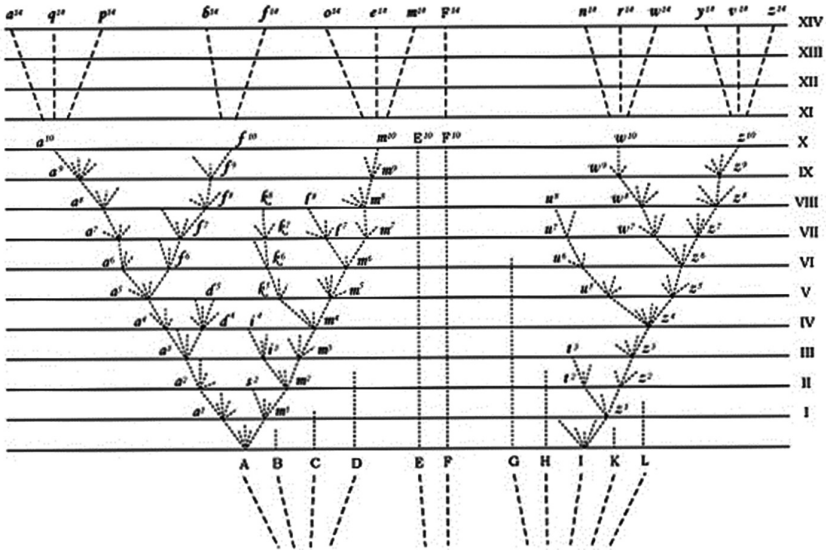


Fig. 2 L'unica, classica, figura del Capitolo IV dell'*Origine* mostra la "forma" dell'evoluzione nel tempo come l'aveva in mente Darwin.

perfezione dei resti fossili, e dall'altro il fatto che i due paleontologi fin da subito si misero a cavalcare la tigre, sottolineando in ogni possibile occasione gli aspetti più alternativi del loro modello. In particolare S. J. Gould si divertì in più di un caso a giocare al gatto e al topo con l'idea principe di Darwin, la selezione naturale. Da un lato egli afferma la sua importanza nel determinare la storia della vita sulla Terra, ma dall'altra invita a riflettere che, se la maggior parte delle specie nasce a partire da un piccolo nucleo di fondatori, derivato "a caso" da una grande popolazione originaria, allora il punto di partenza di un evento di speciazione è determinato più dal caso che dalla selezione, e i geni fanno i "registratori di cassa" a conti fatti, mentre le cause innescanti sono ecologiche.

L'evoluzione graduale (o per meglio dire "gradualista") viene dagli equilibri punteggiati incarnata nel gradualismo filetico, il grande bersaglio iniziale di Eldredge e Gould, che ne danno, nel loro articolo originale (1972), una versione un po' caricaturale:

In una prospettiva darwiniana, la paleontologia ha formulato il suo quadro per l'origine dei nuovi *taxa*. Questo quadro, sebbene raramente articolato, è familiare a tutti noi. È il "gradualismo filetico" ed identifica i seguenti punti fondamentali: 1) nuove specie nascono dalla trasformazione di una popolazione ancestrale nei suoi discendenti modificati; 2) la trasformazione è lenta e graduale; 3) la trasformazione coinvolge un gran numero di individui, in genere l'intera popolazione ancestrale; 4) la trasformazione avviene in larga parte dell'areale di distribuzione di una specie.

Ma nel grande fervore di ricerche che seguirono, prove a favore di trasformazioni lente e graduali di intere popolazioni si sono accumulate, e Eldredge e Gould (1993) addolciscono le loro posizioni:

Come tutte le maggiori teorie delle scienze naturali, e la stessa selezione naturale, gli equilibri punteggiati sono un'affermazione sulla frequenza, non sull'esclusività. Il gradualismo filetico è stato ben documentato in tutti i *taxa*, dai microfossili ai mammiferi. L'equilibrio punteggiato sicuramente esiste in abbondanza, ma la validazione dell'ipotesi generale richiede una frequenza relativa sufficientemente elevata. (Fig. 3, 4)

Descritto il quadro storico nel quale gli equilibri si sono affermati e sviluppati, proviamo a seguire la stessa strada che storicamente ha seguito il dibattito, e iniziamo con la domanda di fondo: gli equilibri punteggiati sono *corroborati* o no? E cominciano subito le difficoltà:

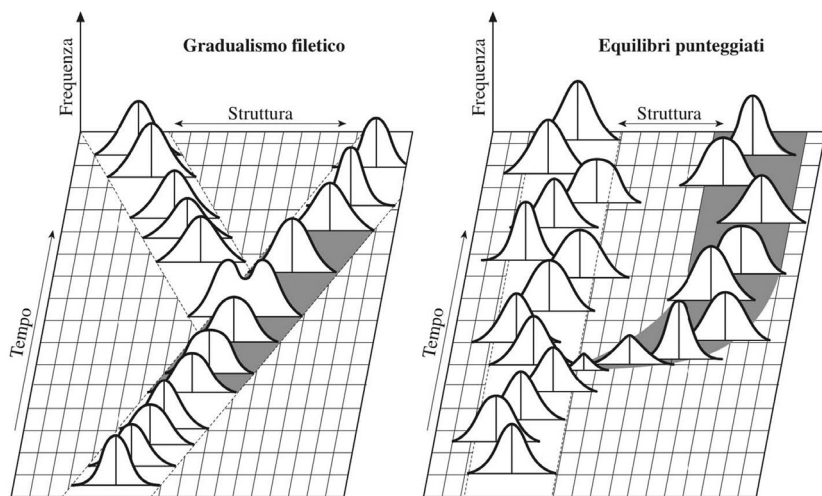
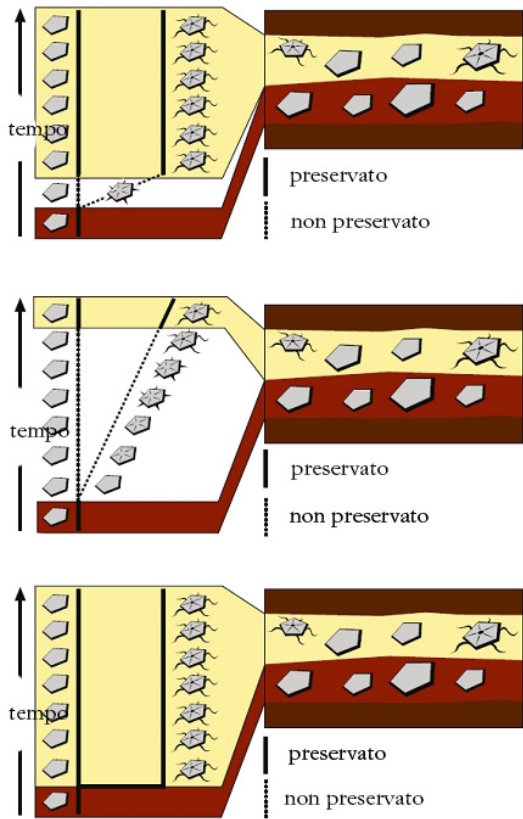


Fig. 3 Rappresentazione delle due vedute concorrenti del gradualismo filetico (a sinistra) e degli equilibri punteggiati (a destra) secondo Elisabeth Vrba (da Ferraguti & Castellacci, 2011, p. 266).

si potrebbe facilmente rispondere che se è “vero” il modello peripatrico, e questo nessuno ne dubita, lo sono *di necessità* anche gli equilibri punteggiati. Ma il punto è che il lavoro richiesto è più complesso: si tratta di usare delle prove raccolte “qui e ora” per formulare il modello peripatrico, e con esse leggere prove (i fossili) che vengono dal lontano passato. Dunque: per dimostrare la veridicità degli equilibri punteggiati bisogna *a)* trovare prove fossili che il modello peripatrico si è effettivamente svolto come suggerito da tutti gli studi dei naturalisti sugli animali “attuali”, e quindi dimostrare *b)* che gli eventi di speciazione sono rapidi ed episodici, *c)* che la maggior parte del cambiamento nella storia di una specie è concentrata attorno alla speciazione, e quindi *d)* che la maggior parte della durata in vita di una specie viene trascorsa in stasi.

a) Un lavoro brillante di meta-analisi è stato svolto da Vrba e Degusta (2004), passando in rassegna tutta la documentazione fossile disponibile di tutti i grandi mammiferi africani dei passati 10 milioni di anni; essi hanno studiato la variazione del numero di siti con resti di ogni specie nel tempo. I risultati mostrano che in media le specie di

Fig. 4 Tre scenari evolutivi plausibili (a sinistra) che spiegano resti paleontologici simili (a destra): a) la specie derivata diverge dall'antenato in un modo compatibile con gli equilibri punteggiati; b) la specie derivata diverge dall'antenato in un modo molto graduale, ma le forma intermedie non hanno lasciato resti fossili; c) la specie derivata diverge dall'antenato per macromutazione. Da Thanukos, 2008.



mammiferi si sono realmente originate in popolazioni relativamente piccole, che poi si sono rapidamente espanse per raggiungere un'abbondanza "all'equilibrio" di lungo termine circa un milione di anni dopo la loro origine.

b) La letteratura su eventi di speciazione rapidi, che spesso danno luogo a spettacolari radiazioni adattative, in questi ultimi anni si è assai arricchita di studi che hanno indagato sul ritmo di speciazione in gruppi tanto diversi quanto drosofile, grilli o pesci, usando metodi molecolari. Ma quanto rapidi dovrebbero essere i periodi di speciazione – e quindi di cambiamento – per rispondere alle richieste degli equilibri punteggiati? Scrive Gould (2002, p. 768):

Poiché il tempo di gestazione di un essere umano rappresenta l'1-2% di una vita ordinaria, forse potremmo consentire lo stesso arco di tempo generale alla speciazione puntuazionale rispetto alla stasi successiva. Con una durata media di 4 milioni di anni, l'uno per cento consente 40.000 anni per l'evento di speciazione [...]

Ma la vita delle specie ha una durata variabile a seconda dei gruppi, dai 25 milioni di anni delle diatomee ai 5 milioni di anni dei rettili, al milione di anni dei roditori, dunque quella percentuale può significare lassi di tempo assai diversi. Tuttavia, se confrontiamo questi tempi con i tempi straordinariamente brevi scoperti per le splendide radiazioni adattative, ad esempio, dei pesci ciclidi del Lago Victoria (circa 500 specie in un periodo di tempo sicuramente più breve di 41.000, forse 14.000, anni), è facile vedere come, lungi dal resuscitare i fantasmi di una speciazione istantanea, i tempi noti oggi per quegli eventi siano più che sufficienti.

c) La valutazione di quanta parte del cambiamento avvenga all'atto della speciazione segue una logica stringente. Si sono domandati i ricercatori: supponendo che il cambiamento nel tempo abbia una componente dovuta alla speciazione e una dovuta al cambiamento "gradualistico" nel tempo, che avviene indipendentemente dagli eventi di speciazione, allora non sarà possibile scorporare l'una dall'altra queste due componenti del cambiamento? L'aspetto interessante di questo approccio è che può essere applicato allo studio della speciazione di animali attuali, scavalcando quindi tutti i problemi posti dallo studio dei fossili. Il primo tentativo risale al 1990 (Mindell *et al.*): essi hanno scelto un gruppo di generi di lucertole sceloporine, un gruppo monofiletico, recente (miocene), con tempi di generazione simili, habitat (desertico) simile, e simili tassi di estinzione, ma numero di specie assai diverso (da 2 a 65) da un genere all'altro, e hanno scoperto che due specie prese a caso all'interno di un genere molto ricco di specie hanno fra loro una distanza genetica (misurata su un campione di 20-30 isoenzimi) molto maggiore che non due specie appartenenti ad un genere più povero. Un contributo importante degli eventi di speciazione al differenziamento genetico sembra essere una spiegazione ragionevole.

Ricklefs (2004) ha indagato la medesima situazione usando però caratteri morfologici di 1.018 specie di passeriformi (il 17.8% di un totale

di 5.712) appartenenti a 103 (il 97.2% di un totale di 106) taxa supra-generici. Egli ha studiato la varianza morfologica generale e quella della taglia dei becchi (un carattere ecologico essenziale per un uccello) su un gruppo diverso, e ha concluso che:

I risultati mostrano chiaramente che il numero di specie esercita una forte influenza sulla varianza morfologica [...] E quindi l'evoluzione morfologica negli uccelli sembra essere associata alla cladogenesi [la formazione di nuove specie, n.d.r.]. Una sfida importante per gli ecologi e i biologi evolucionisti sarà capire come la suddivisione delle linee evolutive promuova la diversificazione morfologica.

L'importante meta-analisi di Pagel *et al.* (2004) analizza 100 sequenze geniche pubblicate da altri autori, scelte fra quelle che comprendono un gruppo di specie ben caratterizzato e delimitato. Hanno costruito i 100 alberi filogenetici (!) diversi e, in maniera analoga al lavoro di Mindell, ma stavolta lavorando direttamente sul DNA, hanno formulato un'equazione che riguarda il calcolo della lunghezza dei rami degli alberi, (X), a partire dalla radice fino alle specie attuali:

$$X = n \beta + g$$

Dove n è il numero dei nodi lungo il cammino, β è il contributo genetico delle punteggiature (eventi di speciazione) per ogni nodo, e g è il contributo dell'evoluzione graduale al cammino lungo ogni ramo. Entrambi i parametri sono misurati in sostituzioni nucleotidiche attese per sito. Una volta stimato il valore di β dalla relazione fra X e n in ogni albero usando metodi statistici, gli autori concludono di aver "trovato una relazione significativa fra numero di nodi e lunghezza del cammino (e cioè un valore di $\beta > 0$) nel $46.7 \pm 4.5\%$ (\pm SE)" degli alberi analizzati (fig. 5).

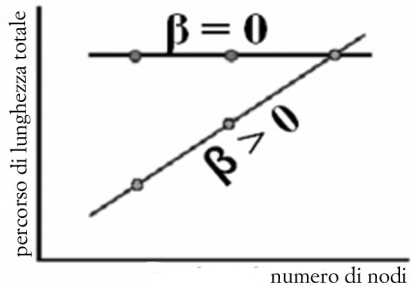


Fig. 5. Se non vi è alcuna relazione fra numero di nodi e lunghezza del cammino (e dunque la distanza fra le specie sarà determinata solo dal tempo intercorso dall'antenato comune) sarà valida la curva in alto. In caso contrario, quella in basso. (da Pagel *et al.*, 2004).

d) Non si deve mai dimenticare che il concetto di stasi (una parola inventata da S. J. Gould, come ci spiega Eldredge, 2008) è stato formulato da paleontologi, e dunque sta nell'ambito della morfologia (giusto per fare un esempio: la paleontologia non riesce a discriminare nei resti fossili, una dall'altra, le specie gemelle, cioè quelle specie che sono differenziate geneticamente ma non morfologicamente). E qui c'è uno dei molti punti di inciampo che costellano la storia degli equilibri punteggiati. Infatti, se *stasis is data* fu uno dei primi motti proclamati dai sostenitori, è anche vero che tali dati sono stati pubblicati abbastanza raramente. Dunque, la stasi è un fenomeno raro? No, rispondono i sostenitori: è logico che un paleontologo, nel suo lavoro quotidiano, vada in cerca più di prove di cambiamento che non di stabilità. E così Eldredge e Gould ebbero gioco facile a dire che le prove della stasi esistono, eccome, ma sono sepolte nei cassetti dei musei! Dopo l'esplosione delle polemiche sugli equilibri punteggiati, naturalmente, ci fu uno scatenarsi di attività di ricerca, e di pubblicazioni, sull'argomento, e dopo qualche anno iniziarono i lavori di rassegna. Dando ragione ad una profezia gouldiana:

È difficile quantificare termini come *basso* e *predominante*; una stima, del 90% a occhio e croce è sufficiente a scagionarmi dall'accusa di definire la mia tesi in termini tali da facilitarle la vittoria? Se Dio apparisse e ci informasse che il 48,647 % degli eventi evolutivi significativi è avvenuto per equilibri punteggiati, ne sarei poco (solo poco) più che semisoddisfatto, ma avere mezza ragione è una benedizione in un mondo complesso. (Gould, 1982).

Uno studio di Erwin e Anstey (1995), basato sulla letteratura dei 22 anni precedenti e concernente 58 linee evolutive, identificò un 31% di esempi di gradualismo, 21% di gradualismo più stasi e 48% di punteggiature più stasi. Uno studio più recente (Hunt, 2007), basato sull'analisi di più di 250 sequenze fossili prese dalla letteratura, di forme così diverse fra loro come foraminiferi bentonici, ostracodi, molluschi e mammiferi, ha rivelato che in esse l'evoluzione direzionale (= gradualismo filetico, vedi Fig. 2) era rara (circa il 5% delle sequenze), mentre il restante 95% era suddiviso fra cammino casuale e stasi.

Dunque, la stasi è ormai una presenza accertata nella paleontologia, e proprio per ciò si fa inquietante la domanda "se le variazioni genetiche avvengono con una certa regolarità all'interno delle popolazioni

naturali, e questo nessuno lo mette in dubbio, allora perché tali variazioni non si riflettono sulle *forme* dei viventi?”. Nell’articolo citato, Pagel *et al.* (2006) scrivono “non abbiamo trovato la controparte molecolare dei periodi di stasi notati per i caratteri morfologici”. Se ci avviciniamo all’evoluzione con la visione un po’ semplicistica che ha dominato l’evoluzionismo nella seconda metà del Novecento, questo dato è sorprendente. Se invece consideriamo che ciò su cui i paleontologi hanno fondato il concetto di stasi (e su cui Darwin ha basato la splendida costruzione dell’*Origine*) è ciò che si vede, la morfologia, mentre l’evoluzione molecolare (ignota a Darwin e difficile da studiare per i paleontologi) potrebbe seguire strade e logiche diverse, allora forse questo è semplicemente un caso di *disaccoppiamento* fra evoluzione molecolare ed evoluzione morfologica.

Nel 1986 Gould e Eldredge scrissero un articolo nel quale parafrasavano un’idea ottocentesca del grande zoologo Agassiz, e cioè che le reazioni ad ogni nuova teoria attraversano, nel tempo, tre stadi: primo “è tutto sbagliato”, secondo “va contro l’ordine costituito”, e infine, terzo, “l’avevamo già detto noi”. Nell’articolo essi sostenevano che gli equilibri punteggiati fossero arrivati allo stadio tre. Ernst Mayr scriveva nel 1982, in pieno stadio uno:

C’è un particolare aspetto che differenzia in modo fondamentale Gould ed Eldredge da Mayr: essi affermano che gli equilibri intermittenti sono prodotti da discontinuità di dimensioni tali da corrispondere ai mostri di belle speranze [...] la produzione di nuove specie o di *taxa* superiori in un’unica tappa mediante un singolo individuo (trad. it, p. 565).

Quindici anni dopo il medesimo autore afferma:

[...] [nel] mio articolo del 1954 sulla speciazione ho suggerito che in una popolazione fondatare isolata potesse accadere una notevole trasformazione ecologica, seguita da una ristrutturazione genetica, e che questo potesse essere il punto di partenza per una nuova progenie. È tuttavia assai improbabile che una popolazione così limitata sia stata conservata fra i resti fossili. Questa teoria della speciazione geografica è stata usata e sviluppata da Eldredge e Gould (1972) nella loro teoria dell’equilibrio punteggiato (Mayr, 1997, trad. it, p. 58).

Verrebbe da dar ragione a Stephen Gould e Niles Eldredge: lo stadio tre è stato raggiunto (2)!

Note

(1) È appena il caso di notare che sia la spiegazione darwiniana che quella degli equilibri punteggiati si appoggiano su assenze: per Darwin i fossili delle forme di transizione ci dovrebbero essere ma non ci sono stati conservati, per Eldredge e Gould i fossili di transizione sono pochi e delocalizzati, perciò non li troviamo. Dunque, per Darwin le forme intermedie dovevano esserci in gran numero, e la loro assenza era fortuita, mentre per gli equilibri punteggiati l'assenza è dovuta a effettiva improbabilità; inoltre, quest'ultima teoria poggia sulla montagna di prove raccolte da Mayr e da altri a favore della speciazione peripatrica.

(2) Ringrazio Telmo Pievani e la redazione di NATURALMENTE per i preziosi consigli, che hanno molto migliorato il mio testo.

Riferimenti bibliografici

- Darwin C., *On the Origin of Species*, Murray, London, 1859. Trad. it. *L'Origine delle Specie*, Zanichelli, Bologna, 1864
- Eldredge N., *The Early Evolution of Punctuated Equilibria*, in *EVO. EDU. OUTREACH*, 1, (2008), pp. 107-113
- Eldredge N., Gould S. J., *Punctuated Equilibria: an alternative to phyletic gradualism*. In *Models in Paleobiology* (a cura di T. Schopf), pp. 82-115. Trad. it. *Gli equilibri punteggiati: un'alternativa al gradualismo filetico*. In N. Eldredge *Strutture del tempo*, Hopefulmonster, Firenze, 1991, pp. 219-268
- Erwin D. H., Anstey R. L., *Speciation in the fossil record*. In *New approaches to speciation in the fossil record* (a cura di D. H. Erwin, R. Anstey), Columbia University Press, New York, 1995, pp. 11-38
- Ferraguti M., *Gli equilibri punteggiati: inerzia delle specie?* In *Le virtù dell'inerzia* (a cura di Antonio Sparzani e Giuliano Boccali), Bollati Boringhieri, Torino, 2006, pp. 145-197
- Gould S. J., *The Meaning of Punctuated Equilibrium and Its Role in Validating a Hierarchical Approach to Macroevolution*, In *Perspectives on Evolution* (a cura di R. Milkman), Sinauer Associates, Sunderland (Mass.), 1982, pp. 83-104. Trad. it. *Gli equilibri punteggiati convalidano un approccio gerarchico alla macroevoluzione*, in *SCIENTIA*, 118 (1983), pp. 159-63
- Gould S. J., *The structure of evolutionary theory*, Harvard University Press, Harvard, 2002. Trad. it. *La struttura della teoria dell'evoluzione*, Codice, Torino, 2003.
- Gould S. J., Eldredge N., *Punctuated Equilibrium at the third stage*, in *SYST. ZOOL.*, 35 (1986), pp. 143-148;

- Gould S. J., Eldredge N., *Punctuated equilibrium comes of age*, in NATURE, 366 (1993), pp. 223-227
- Hunt G., *The relative importance of directional change, random walks, and stasis in the evolution of fossil lineages*, in PNAS, 104 (2007), pp. 18404-18408
- E. Mayr, *Animal species and evolution*, Harvard University Press, Harvard, 1963. Trad. It: *Le specie animali e l'evoluzione*, Einaudi, Torino, 1970
- Mayr E., *The growth of Biological thought. Diversity, evolution and inheritance*, Harvard University Press, Harvard, 1982. Trad. it. *Storia del pensiero biologico. Diversità, evoluzione, eredità*, Bollati Boringhieri, Torino, 1990
- Mayr E., *This is Biology. The science of the living world*, Harvard University Press, Harvard, 1997. Trad. it. *Il modello biologico*. McGraw-Hill Italia, Milano, 1998
- Mindell D. P., Sites J. W., Graur D., *Mode of allozyme evolution: increased genetic distance associated with speciation events*, in J. EVOL. BIOL., 3 (1990), pp. 125-131
- Pagel M., Venditti C., Meade A., *Large punctuational contribution of speciation to evolutionary divergence at the molecular level*, in SCIENCE, 314 (2004), pp. 119-121
- Ricklefs R., *Cladogenesis and morphological diversification in passerine birds*, in NATURE, 430 (2004), pp. 338-341
- Thanukos A., *Views from Understanding Evolution: Parsimonious Explanations for Punctuated Patterns*, in EVO. EDU. OUTREACH, 1 (2008), pp.138-146
- Vrba E., DeGusta D., *Do species populations really start small? New perspectives from the Late Neogene fossil record of African mammals*, in PHIL. TRANS. R. SOC. LOND. B, 359 (2004), pp. 285-293