

Uma revisão dos atavismos em vertebrados

A revision of atavisms in vertebrates

César Jaeger Drehmer¹
cjaeger@terra.com.br

Resumo

Este trabalho apresenta uma síntese sobre o estudo dos atavismos, destacando os três tipos – espontâneo, experimental e tático – e os critérios básicos para reconhecimento dos mesmos. São apresentados vários casos de atavismos em distintos grupos de vertebrados: casos de atavismos experimentais de formação de dígitos-extra em roedores caviomorfos e de fíbulas completas em aves, e de formação de dentes a partir do epitélio de aves em combinação com mesênquima de roedores; vários exemplos de atavismos espontâneos como o aparecimento de membros locomotores posteriores em cetáceos e serpentes, o reaparecimento de dígitos-extra em cavalos, a ocorrência de molares mandibulares em felídeos, e de músculos da cintura pélvica de passeriformes; atavismos táticos são discutidos à luz de filogenias robustas para os grupos (peixes ciclídeos, passeriformes, pinipédios focídeos, serpentes fósseis, crocodilianos gavialíneos) e considerados como consequência natural da incorporação definitiva dos atavismos espontâneos aos distintos táxons. A irreversibilidade da evolução, ou lei de Dollo, surge como uma discussão teórica importante e subjacente, permitindo uma visão crítica sobre o papel dos atavismos na evolução dos vertebrados. A importância dos mecanismos de regulação gênica, como dos genes *Hox*, o uso dos atavismos na busca de critérios de estabelecimento de homologias, e a possível relação dos atavismos com fenômenos macroevolutivos também são apresentados, assim como todo o criticismo é analisado e discutido.

Palavras-chave: vertebrados, atavismos experimentais, atavismos espontâneos, atavismos táticos, irreversibilidade da evolução.

Abstract

This work deals on a synthesis of the atavisms, on its three main kinds: spontaneous, experimental and taxic, and the basics criteria to recognize them. Many cases on several vertebrates groups are presented: experimental atavisms in the formation of extra-digits in caviomorph rodents and complete fibulae in Aves, and the induction of avian oral epithelium combined with rodent mesenchyme to form teeth; spontaneous atavisms like the occurrence of complete hindlimb in cetaceans and snakes, the extra-digits in horses, the occurrence of mandibular molars in felids and hip muscles in passerine birds; taxic atavisms are discussed in the light of robust phylogenies to each group in question (cichlid fishes, passeriformes birds, pinniped phocids, fossil snakes and gavialine crocodilians) and regarded as a natural consequence of the incorporation of spontaneous atavisms to the taxa. The irreversibility of evolution, or Dollo's law, arises as an important and underlying theoretical issue, allowing a critical revision about the role of the atavisms in the vertebrate evolution. The importance

¹ Universidade Federal de Pelotas, Instituto de Biologia, Departamento de Zoologia e Genética, Campus Universitário s/n°, Caixa Postal 354, CEP 96010-900, Pelotas, RS, Brasil.

of genic regulation mechanisms, as the function of *Hox* genes, the atavisms being useful in searching criteria to establish homologies, and their possible relationship to macroevolutionary phenomena are presented, as well as the criticism is analyzed and discussed too.

Key words: vertebrates, experimental atavisms, spontaneous atavisms, taxic atavisms, irreversibility of evolution.

Dados históricos e conceituação

Atavismos (do latim *atavus* que significa avô do avô do avô) são por definição uma característica que esteve presente em linhagens/ancestrais mais distantes e que aparece em baixa frequência em membros individuais de uma população, usualmente em um ou poucos indivíduos (Hall, 2003).

Termos como “reaparecimento”, “resurgimento”, “reversão” ou ainda “retrogressão” estão associados aos atavismos e podem ser considerados nomes distintos para uma mesma categoria específica de fenômenos evolutivos. Esta profusão de nomes advém das distintas formas como lidavam com o tema os naturalistas dos séculos passados. Darwin esteve intrigado com o reaparecimento de características ancestrais e, em mais de uma oportunidade, reportou-se a elas traçando um paralelo com a embriologia:

pela doutrina da reversão (atavismo) ... o embrião se torna ainda mais maravilhoso, pois, além da mudança visível que sofre, devemos acreditar que ele é repleto de características invisíveis ... afastadas do tempo presente por centenas, ou mesmo milhares de gerações; e esses caracteres, tal como os escritos com tinta invisível num papel, jazem prontos para se desenvolver, toda a vez que a organização for perturbada por certas condições conhecidas e desconhecidas (Darwin *in* Gould, 1982).

Nota-se que ao substituir-se a metáfora de “escritos com tinta invisível num papel” por “mensagens codificadas numa molécula de DNA”, sua frase se torna extremamente atual. Também no *Origem das Espécies* aparece uma discussão breve no capítulo V (Leis da Variação). Apresentando exemplos so-

bre a coloração de pombos e cavalos domésticos, Darwin concluiu:

creio que a hipótese mais provável para explicar o reaparecimento desses caracteres antigos é que cada geração que se sucede conserva aquela tendência de ostentar as características há muito perdidas, e que esta tendência às vezes se manifesta, devido a causa que ignoramos (Darwin, 1985, p. 157).

Implícito nas palavras de Darwin está um ponto importante a ser considerado quando se tenta compreender a importância dos atavismos: a necessidade de se compreender também os mecanismos ontogenéticos e suas variações.

Igualmente importante é compreender que a capacidade de reaver estruturas fenotipicamente já perdidas demonstra o imenso potencial contido no genoma e a capacidade latente de reativar certas porções deste, associada às mudanças no desenvolvimento, provavelmente como uma resposta pronta e rápida para um meio ambiente também em mudança.

A base teórica que suscitou o estudo mais aprofundado dos casos de atavismos é a conhecida “lei de Dollo”. Louis Antoine Marie Joseph Dollo (1857-1931) foi um naturalista belga que se dedicou, entre outras coisas, à Paleontologia, como por exemplo, o estudo de dinossauros hadrossaurídeos e estabeleceu que “estruturas complexas, uma vez perdidas dificilmente são readquiridas em sua forma original” (Futuyma, 1997), lei essa também conhecida como lei da “irreversibilidade da evolução”. Bull e Charnov (1985) consideraram os trabalhos de Abel e o de Meyrick (publicados respectivamente em 1911 e 1884) tão importantes para o estabelecimento da lei quanto o de Dollo, a ponto de denominá-la coletivamente como “Dollo’s/Abel’s/

Meyrick’s law” (Bull e Charnov, 1985, p. 1153), expondo os motivos históricos para tal. De fato foi Abel quem cunhou o termo “lei de Dollo” explicitando-a na sentença: “um órgão que foi perdido no curso da filogenia nunca reaparecerá na sua forma original, embora ele possa ser substituído por uma estrutura anatômica similar e funcional, mas não homóloga” (*in* Wederlin, 1987, p. 264). Como bem salientou Wederlin (1987), a lei de Dollo não é de fato uma lei, mas uma regra, e como toda regra é baseada em probabilidades, e, portanto passível de exceções. Gould (1970) apresentou uma importante colaboração revisionista acerca das idéias evolucionárias de Dollo, analisando o contexto histórico (político, cultural e social) em que ele viveu, e quais as principais influências em sua obra.

Uma base concreta para o reconhecimento e o estudo dos atavismos constitui-se de três pontos principais:

- a necessidade de uma compreensão clara da filogenia do grupo em questão (Stiassny, 1992);
- compreender os mecanismos ontogênicos subjacentes a formação dos atavismos (Hall, 1984) e
- compreender o significado evolutivo dos atavismos.

Hall (1984) estabeleceu quatro critérios básicos para o reconhecimento de um atavismo e eles são adicionados ao que se refere como base concreta e sólida:

- persistência da característica na vida adulta;
- ausência desta característica nos pais ou em ancestrais recentes;
- sua presença em somente um ou poucos indivíduos dentro de uma população e
- sua semelhança ou identidade com o mesmo caráter possuído por todos os membros da população ancestral.

Como corolário é possível distinguir os atavismos em três categorias distintas (Stiassny, 1992):

- atavismo espontâneo – aquele que ocorre esporadicamente em alguns indivíduos de uma determinada população;
- atavismo experimental – aquele que decorre de uma manipulação humana sem envolver nenhuma mutação apenas aumento de frequência gênica e
- atavismo tático - quando uma reversão evolutiva (reversão filogenética de um caráter – uma homoplasia no jargão da Sistemática Filogenética) atinge todo um táxon (todos indivíduos) e permanece fixo desde então.

O advento da Sistemática Filogenética e suas práticas universais, consagradas nos dias atuais, foram de grande importância para configurar os cenários genealógicos necessários. Bejder e Hall (2002) afirmam que há a necessidade de uma filogenia robusta para inferir a direção e a seqüência das mudanças evolutivas (a polarização dos caracteres). Uma filogenia robusta consiste de um cladograma construído sobre uma base ampla de caracteres (se possível morfológicos, moleculares, paleontológicos, comportamentais, ecológicos), ou seja, filogenias de “evidência total”. Stiassny (1992) demonstrou a existência de atavismos táticos em peixes ciclídeos africanos e para tal utilizou filogenias amplamente aceitas para o grupo (Stiassny, 1991). Wyss (1988) demonstrou a importância dos atavismos táticos na evolução da subfamília Phocinae (Phocidae), embora esse cenário somente surja quando se decide *a priori* que os Pinnipedia são um grupo monofilético em que os otarídeos são basais e os focídeos são mais derivados (Berta e Wyss, 1994; Drehmer, 2000).

Atavismos experimentais

Os atavismos experimentais são os mais amplamente criticados, pois se sabe que a interferência humana é decisiva para o reaparecimento de uma

característica ancestral. No exemplo mais conhecido e talvez um dos mais intrigantes da literatura científica Kollar e Fisher (1980) conseguiram a formação de dentes a partir do epitélio de pintos (*Gallus gallus*) conjugados com mesênquima dos arcos branquiais de camundongos. Estes experimentos demonstraram de forma cabal a capacidade latente de formação de tecido dentário (esmalte e dentina) a partir do genoma das aves, embora elas já não o façam há mais de 60 milhões de anos (o mesênquima das aves perdeu a capacidade de formar dentina, mas seu epitélio, um indutor necessário à formação desta, não perdeu essa capacidade indutora) Este trabalho motivou Gould (1982) a escrever um dos seus mais célebres ensaios de divulgação e que acabou se tornando título de um de seus livros “*Hen’s teeth and horse’s toes*”. Nele, Gould concluiu sobre a importância dos atavismos, destacando que os mesmos são informativos acerca da potencialidade das pequenas mudanças genéticas gerando grandes mudanças evolutivas.

Marshall *et al.* (1994) apresentaram uma extensa crítica aos experimentos de Kollar e Fisher, argumentando sobre a incapacidade de outros investigadores em reproduzir o mesmo experimento de obtenção de tecido dentário, ou da possibilidade do mesênquima dos roedores estarem contaminados com seu próprio epitélio, e serem os responsáveis pela formação do tecido dentário. Line (2003) cita, entretanto, que a lâmina dentária está presente nas fases iniciais do desenvolvimento embrionário das aves.

Anteriormente (Hampé, 1960) um naturalista francês já havia também induzido experimentalmente a formação de fíbula completas em aves. Sabidamente a fíbula das aves é um osso reduzido, pois ela “interrompe” seu desenvolvimento devido à dominância (em termos espaciais e temporais) exercida pela tíbia. O autor colocou um pedaço de mica entre esses dois ossos, no estágio inicial do desenvolvimento de pintos, de forma que ambos se de-

envolveram isoladamente, e a fíbula formou-se completa atingindo inclusive a formação dos ossos tarsais, lembrando em muito a aparência dos membros locomotores posteriores de aves ancestrais como o *Archaeopteryx* Meyer, 1861. Marshall *et al.* (1994) colocaram em dúvida estes experimentos argumentando que eles apenas produziram um alongamento da fíbula, sem a formação atavística da exata estrutura óssea de *Archaeopteryx*.

Sabe-se que a manipulação humana confere a direcionalidade necessária e fundamental para o aumento da frequência gênica requerida através de sucessivas gerações. Mas uma importante lição pode ser tomada, em que pese a limitação dos atavismos experimentais: é impossível negar o fato de que uma “capacidade latente” ou “informações quiescentes” ou ainda “um potencial genético” existe, pronto para ser ativado. Por outro lado, a crítica recorrente aos atavismos experimentais é válida: esta situação de manipulação humana teria a mesma resposta em condições naturais? Quais condições ou fatores (ecológicos, ontogenéticos) desencadeariam o acionamento de um programa genético/ontogenético desativado?

Outro exemplo clássico de manipulação experimental advém dos trabalhos do ilustre geneticista Sewall Wright (1934a, 1934b, 1935), que induziu a formação de dígitos extra em roedores caviídeos, *Cavia porcellus* (Linnaeus, 1758). Indivíduos heterozigotos para o gene recessivo Px podem apresentar os dígitos I e V na pata posterior (ausentes nos indivíduos “normais”, os homozigotos dominantes), ou ainda o dígito I na pata anterior (normalmente ausente). Já os homozigotos para o Px podem apresentar até mesmo 12 dígitos produzindo um fenótipo teratogênico e letal. Interessante notar que os heterozigotos são indivíduos viáveis e o fenótipo pode ser mantido sob seleção em populações inter cruzantes, estabelecendo uma nova variante morfológica. É possível especular que todos os grupos de tetrápodos que apresentam

redução no número de dígitos possam trazer latente a potencialidade para o reestabelecimento do número canônico de cinco dígitos (Gould, 1993), uma vez que este número total de cinco parece ser o limite máximo de dígitos, desde os primórdios da evolução dos tetrápodos, embora os primeiros tetrápodos do Devoniano Superior, como o *Ichthyostega* Save-Soderbergh, 1932 e o *Acanthostega* Jarvik, 1952, atingissem respectivamente sete e oito dígitos (Coates e Clack, 1990).

Atavismos espontâneos

Os casos de atavismos espontâneos aparecem na literatura científica, tanto de vertebrados como de invertebrados, sendo os primeiros os mais amplamente divulgados pela literatura popular. Na Mastozoologia são famosos os membros posteriores dos cetáceos, os dígitos-extra dos cavalos, os dentes extranumerários dos lincês; na ornitologia o reaparecimento de determinados músculos da cintura pélvica e membro locomotor posterior e na ictiologia o reaparecimento de certas séries de escamas dérmicas.

Em certas ocasiões os casos de atavismos espontâneos beiram ao imaginário e até mesmo ao anedotário, mas nem por isso deixam de ter um fundamento científico. Conhecidos são os “*jackalopes*” ou *Leporis cornuti* que fazem a fama da cidade de Douglas, Wyoming, EUA. Uma estátua de uma lebre com chifres que decora a rua principal da cidade, a celebração do dia anual do “*jackalope*” e o autotítulo de “*Jackalope Capital of the World*”, surgiram de uma combinação de uma brincadeira de um taxidermista no início do século XX, com a possibilidade da exploração comercial desta brincadeira. Anedotas à parte, Hall (1984) especula que o mito pode ter surgido de uma situação patológica, embora não seja capaz de relacioná-lo com nenhum caso concreto de atavismo. O autor citou a descrição de um indivíduo da espécie *Sylvilagus floridanus* (Allen, 1890) com oito “chifres”, alguns alcançando

73 mm de comprimento e 25 mm de diâmetro basal, localizados justamente à altura dos ossos frontais, posteriormente às órbitas, justamente a região onde se desenvolvem os chifres verdadeiros dos cervídeos e os cornos dos bovídeos. Entretanto ficou constatado que estas estruturas são de origem patológica, causadas por um tipo de papilomavírus (também causam tumores em coelhos domésticos), que provoca a formação dessas “verrugas” (tumores benignos) que, caso se desenvolvam em excesso, podem assumir o aspecto de um “chifre” (Simberloff, 1987). Hall (1984) sustenta que nenhuma evidência filogenética ou fóssil indica que os lagomorfos possam ter tido estruturas semelhantes a chifres em seu passado evolutivo, portanto a hipótese dos atavismos não se sustenta.

Mais consistentes e estudadas são as ocorrências esporádicas de membros locomotores posteriores em cetáceos. Sabidamente os cetáceos recentes descendem de ancestrais com patas posteriores amplamente desenvolvidas (e com cascos nas extremidades dos dígitos, inclusive). O mais provável desses ancestrais são os mesoniquídeos (Szalay, 1969). Entretanto evidências mais atuais sugerem uma origem dentro dos artiodáctilos, principalmente devido à morfologia de uma articulação tarsal, típica para os artiodáctilos e para os cetáceos mais primitivos – os arqueocetos protocetídeos, e ausente nos mesoniquídeos (Gingerich *et al.*, 2001; Thewissen e Bajpai, 2001). Análises filogenéticas recentes incluem ambos os grupos num clado único denominado Cetartiodactyla (Lusseau, 2003).

Independente de qual seja o grupo-irmão dos cetáceos, o fato de que eles descendem de ancestrais com membros locomotores completos é incontestável. Gêneros de arqueocetos do Terciário mostram uma seqüência filogenética extremamente precisa desde a locomoção quadrúpede em *Pakicetus*, passando pelo “*pelvic paddling*” em *Ambulocetus*, a redução dos membros posteriores em conjunto com a formação de

uma cauda ondulatória em *Rodhocetus*, chegando a redução extrema das patas posteriores como em *Basilosaurus* Harlan, 1834 – especula-se que a provável função de membros tão reduzidos pudesse ser de uma espécie de “guia copulatório”, embora como afirma Gould (1997, p. 439) “não precisamos justificar a existência de uma estrutura inventando alguma suposta função darwiniana. Todos os corpos possuem características vestigiais de pouca ou nenhuma utilidade”. Na condição recente os membros posteriores são vestigiais e inseridos na musculatura corporal associado à oscilação caudal (Bejder e Hall, 2002). Gould (1997) afirma ainda que a seqüência de transições na evolução dos cetáceos mostrando a redução paulatina dos membros posteriores é tão bem documentada que deixa sem nenhum argumento até mesmo o mais ferrenho dos criacionistas.

Andrews (1921) descreveu uma fêmea jubarte [*Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781)] adulta com membros posteriores atingindo 12,7 cm de comprimento. A análise osteológica revelou a presença de dois elementos ósseos (tíbia e metatarsal) e dois cartilagosos (fêmur e tarsal); na mesma oportunidade citou a ocorrência de elementos ósseos nas patas posteriores de outras espécies como *Phocaena phocaena* (Linnaeus, 1758), *Phocoenoides dalli* (True, 1885) e *Lagenorhynchus acutus* (Gray, 1828). Berzin (*in* Hall, 1984) citou um caso semelhante para o cachalote *Physeter catodon* Linnaeus, 1758, onde o membro posterior alcançava 15 cm de comprimento, estando 6 cm na parte externa da parede corporal, e ainda um outro indivíduo, da mesma espécie, cuja pata alcançava 34 cm.

Bejder e Hall (2002) demonstraram o mecanismo ontogenético/genético subjacente à não formação do membro posterior em cetáceos. Tanto nestes, quanto em outros tetrápodos ápodos (serpentes e algumas espécies de lagartos) a perda dos membros locomotores resulta de uma suspensão do desenvolvimento no estágio de broto, como re-

sultado da inabilidade de manter interações teciduais indutivas necessárias. De uma forma geral o alongamento corporal (comum a todos os grupos supracitados), tanto do corpo como um todo quanto de uma parte dele, verificado no aumento do número de vértebras, por exemplo, parece ser o responsável por desencadear a supressão dos membros locomotores, associado ao aumento da extensão da expressão dos genes HoxC-6 e HoxC-8, tanto na região anterior quanto posterior, pois a expressão desses genes é inibidora da formação dos membros locomotores. A manutenção desses genes no genoma de cetáceos e outros grupos de tetrápodos ápodos se deve ao fato deles estarem envolvidos na formação de outras estruturas como mandíbulas, maxilares, dentes e genitália, caracterizando sua ação pleiotrópica. Dessa forma as manifestações atavísticas são facilmente compreendidas uma vez que a manutenção desses genes é importante no desenvolvimento embrionário e, conseqüentemente, vital à formação de estruturas como as citadas. Estes autores demonstraram que a ausência das patas, além de ser posterior ao alongamento corporal, se dá pela suspensão ou interrupção no desenvolvimento do broto do membro, e não pela ausência de iniciação na formação deste, ou ainda por regressão de um membro já plenamente formado. De uma forma geral, e não apenas nos casos de atavismos, sabe-se que grandes câmbios em nível macroevolutivo, como por exemplo, o estabelecimento de novos planos corporais (*bauplans*) (Gerhart e Kirschner, 1997), requerem mudanças relativamente simples em nível de genes reguladores o que torna as possibilidades de ocorrência de atavismos um processo relativamente simples em nível genético, sem a necessidade de se recorrer ao surgimento de novos genes estruturais ou de imaginar que grandes mutações os atingissem. Bastante conhecidos na literatura são os casos de atavismos envolvendo a formação de dígitos extra nos cavalos (*Equus* Linnaeus, 1758) recentes que,

sabidamente, retém apenas o dígito central (III) em cada pata. A ortogênese (a tendência direcional da evolução como uma linha reta levando, neste caso, a redução no número de dedos, aumento da altura da coroa dentária e aumento de tamanho absoluto, traçando uma linha reta que vai do *Hyracotherium* Owen, 1840 ao *Equus* recente) na evolução dos cavalos parece ser uma interpretação distorcida da realidade, embora amplamente divulgada e popularizada pela zoologia.

Hall (1984) demonstrou que embora os dígitos II e IV estejam presentes nos cavalos adultos eles não são funcionais e, novamente aqui a questão ontogenética é crucial: no estágio em que embriões possuem não mais do que 10 mm de comprimento, os metacarpais II, III e IV são de mesmo comprimento, embora a metade proximal do II e do IV seja mais delgada que a do III. Ao estágio embrionário de 20 mm, o metacarpal III é duas vezes mais longo do que largo, mostrando que desde cedo no desenvolvimento embrionário o dígito III possui uma taxa de crescimento diferenciado, e assim o faz, obliterando o crescimento dos dígitos II e IV. Situação semelhante também é extrapolada para os tarsais e metatarsais. Hall (1984) afirma que é importante distinguir casos de polidactilia de origem patológica (quando o dígito III se subdivide em dois ou mais dígitos) dos casos de atavismo, quando os dígitos extra surgem dos primórdios embrionários dos dígitos II e IV. Rensch (*in* Hall, 1984) postulou que o crescimento acelerado do dígito III é controlado por um gene que não age sobre os dígitos II e IV e que a “competition for enough organic material” (Hall, 1984, p. 97) poderia retardar o crescimento dos dígitos laterais. Os casos de atavismos seriam compreensíveis se uma mutação atingisse o gene que controla o crescimento do dígito III permitindo aos outros dois dígitos crescerem normalmente. Pode-se supor ainda, a partir do que se sabe hoje sobre a regulação gênica, que basta o acionamento da expressão de certos genes de “topo

de cadeia” altamente conservados na evolução dos vertebrados, e em última análise de todo o Reino Animal, e operantes em processos básicos do desenvolvimento, para que se desencadeie a formação de estruturas complexas (como uma pata, um olho, ou como no caso dos cavalos, apenas alguns dígitos). Esta hierarquia e conservação de genes têm sido amplamente demonstradas tanto em estudos de invertebrados como de vertebrados (revisões em Gerhart e Kirschner, 1997; Wolpert *et al.*, 1998; Gilbert, 2000; Gehring, 2001). Outra especulação interessante é de que os processos heterocrônicos possam estar envolvidos na evolução dos equídeos. No caso dos dígitos, podem-se supor processos como o pré-deslocamento que se caracteriza pelo início mais cedo do desenvolvimento de determinada estrutura (nesse caso o dígito III) na relação ancestral-descendente ou, alternativamente, um atraso no início do desenvolvimento morfológico de determinadas estruturas (pós-deslocamento), nesse caso os dígitos II e IV (Mc Namara, 1986). Estes fatores parecem ser muitos mais “conseqüências” do que “causas”; é difícil imaginar a evolução gênica totalmente à parte deste processo cronológico.

Talvez o caso mais espetacular de atavismo espontâneo conhecido seja o do reaparecimento do metaconídeo-taloniídeo do primeiro molar inferior (M1) e do segundo molar (M2) inferior na mandíbula dos linces [*Lynx lynx* Linnaeus, 1758] europeus. Com freqüências variáveis de acordo com a região considerada (na Noruega 8,7% dos espécimes os possuem), Wederlin (1987) analisou a questão sob um ponto de vista filogenético, demonstrando que a ocorrência destas estruturas não se trata de uma simples retenção plesiomórfica, mas de um caso concreto de atavismo, remontando ao Mioceno, quando os felídeos (*Pseudaelurus* Gervais, 1848-1852) possuíam essas estruturas. Para o autor esse exemplo falseia definitivamente a lei da “irreversibilidade da evolução”.

Considerando um outro grupo de vertebrados, as Aves, Raikow (1975) demonstrou a ocorrência atávica de certos músculos em espécies de Passeriformes. Normalmente a ordem se caracteriza pela ausência de dois músculos da pata posterior – músculo *iliofemoralis externus* (Mie) e músculo *caudiofemoralis pars iliofemoralis* (Mcpi). O primeiro foi encontrado na perna esquerda de *Acridotheres tristis* (Sturnidae) procedente do Havai. Por sua descrição o músculo corresponde, em morfologia e em posição, ao Mie de outras aves, não-passeriformes, e, examinando outros seis espécimes da mesma espécie ele foi incapaz de encontrar tal músculo (infelizmente seu espécime com a condição atávica não possuía mais a pata direita). Quanto ao segundo músculo, ele foi encontrado na perna esquerda de um espécime de *Passerella iliaca* (Fringilidae), que não o possuía na perna direita. Embora esse músculo fosse um pouco mais delgado do que a sua condição normal em aves não-passeriformes, seu local de origem e inserção atestam sua homologia. Em suas especulações evolutivas o autor ponderou que os passeriformes são as aves mais derivadas, e que a probabilidade do ressurgimento atávico de uma estrutura perdida ao longo da evolução, não pode ser descartada. Raikow (1975) apresentou um possível mecanismo ontogenético de reaparecimento destes músculos baseado na embriologia do galo doméstico estudado por Romer, espécie na qual estão normalmente presentes o Mie e o Mcpi. A partir de uma massa dorsal mesenquimal embrionária situada sobre a cabeça do fêmur, ocorre a divisão dessa massa em um componente profundo e outro superficial. O componente profundo, por sua vez, subdivide-se dando origem ao músculo *iliotrocanthericus* e *iliofemoralis externus*. Os passeriformes, que na condição normal não possuem o Mie, partem de uma situação de incapacidade de subdivisão do componente profundo. Quando esse músculo surge na condição atávica, está implícito que, a informação genética

“ordenando” a subdivisão da massa profunda foi ativada, levando à formação do Mie.

Com relação ao Mcpi, cuja origem embriológica é muito semelhante à descrita para o Mie, o autor considera que o fato de esse músculo ser reduzido quando na condição atávica, pode ser um indício de que a sua perda evolutiva nos passeriformes pode ter partido de uma condição de subdivisão do componente profundo com posterior redução progressiva através das sucessivas gerações, e não da incapacidade do componente profundo de se subdividir. (embora ambos fatores não sejam mutuamente excludentes). O autor concluiu que “a ocorrência de músculos ancestrais como anomalias no desenvolvimento podem ocorrer devido à reativação de um mecanismo genético que foi suprimido ... consistindo de um complexo de genes pleiotrópicos agindo em seqüência temporal” (Raikow, 1975, p. 516).

Recentemente Drehmer *et al.* (2004) apresentaram casos de ocorrência de um sexto dente pós-canino inferior em *Otaria byronia* (de Blainville, 1820), o leão marinho sul-americano, que em sua fórmula dentária normal apresenta tão somente cinco pós-caninos inferiores (como de resto todos os demais gêneros de otarídeos e pinipédios em geral). De um total de 516 espécimes analisados somente em quatro indivíduos foi encontrado este dente extra-numerário, em ambos os lados. Em suas especulações filogenéticas e evolutivas os autores consideraram o caso como um atavismo (espontâneo) possivelmente anterior à divergência *Pinipedimorpha* / *Pinnipedia*, mais especificamente no gênero fóssil *Pteronarcotus* do Mioceno Inferior, que apresentava em sua fórmula dentária indubitáveis seis pós-caninos inferiores, caracterizando um lapso de tempo em torno de 18 milhões de anos. Segundo esses autores quatro indivíduos (0.77% dos indivíduos) possuem essa condição, caracterizando a baixa frequência na população como critério para considerar este caso como um atavismo. Tam-

bém especularam que a ocorrência do M2 superior (totalizando seis pós-caninos superiores) nesta mesma espécie pode ser interpretada como um atavismo táxico, em nível do clado *Phocarcotos/Otaria*, quando se considera uma filogenia adequada para a família Otariidae (Berta e Deméré, 1986).

Atavismos táxicos

Exemplos de atavismos táxicos na herpetologia incluem as serpentes fósseis com membros locomotores posteriores, e também a evolução dos crocodilianos gavialíneos tem fornecido ótimos exemplos; na mastozoologia um caso de retrogressão massiva de caracteres advém do estudo de pinipédios focídeos; na ictiologia o estudo de ciclídeos apresentou outro excelente exemplo de atavismo táxico.

Sem dúvida os atavismos mais estudados e divulgados, desde o advento da Sistemática Filogenética, são os táxicos, ou seja, aqueles que correspondem a caracteres que ocorrem normalmente em todos os indivíduos de um determinado táxon e que evoluíram a partir de uma condição derivada (apomórfica) que retornou à condição primitiva (plesiomórfica). Stiassny (1992, p. 260) afirmou que a ocorrência de atavismos espontâneos e a reversão filogenética de caráter são manifestações do mesmo fenômeno. Essa autora apresentou exemplos em peixes da família Cichlidae, analisando um clado africano (*Lamprologinae*) cuja monofilia é amplamente suportada (Stiassny, 1991). Quatro estruturas - foramina neurocraniais da linha lateral, seções do músculo *transversus ventralis* do aparato branquial, padrões de denticulação dos rastros branquiais, o sistema ligamentar semicircular no aparato branquial ventral – podem ser encontrados em seu estado plesiomórfico em diferentes níveis dentro da filogenia utilizada, não como meras retenções de estados primitivos, mas como reversões amplamente distribuídas em diversos táxons. A autora argumentou favoravelmente à ampla e freqüente ocorrência de ata-

vismos táxicos, criticando autores que consideram as reversões evolutivas como “ruído” na análise filogenética, e preconizou que à medida que se sofisticam os métodos de análise filogenética e se incrementa o conhecimento preciso acerca das inter-relações entre grupos (espécies ou outros níveis taxonômicos), maior será a compreensão sobre a importância dos atavismos táxicos, uma vez que os grupos podem evoluir utilizando-se de uma ampla “reserva” de morfologias plesiomórficas, as quais podem ser reexpressas em diferentes níveis. Numa elegante referência ao polêmico trabalho de Goldschmidt (1943) a autora concluiu sua análise afirmando que os atavismos táxicos são uma potencial fonte geradora de “monstros promissores” aguardando estudos que desvendem seus mecanismos.

Wyss (1988) apresentou talvez o caso mais impressionante de uma “massiva reversão evolutiva de caracteres” (Stiassny, 1992) associada a uma origem dos Phocinae, dentro dos Phocidae. Partindo de um tema amplamente disputado sobre a monofilia ou não-monofilia dos Pinnipedia, e aceitando-se a monofilia (Berta e Wyss, 1994; Árnason e Widegren, 1986; Jong, 1986) o autor relacionou nove inequívocas reversões em nível da sub-família Phocinae, retrocedendo à Pinnipedia, ou até mesmo a Carnivora (os Pinnipedia são derivados de carnívoros arctóideos - ver Tedford, 1976): presença de forame entepicondilar no úmero, morfologia e tamanho dos metacarpais I e II, morfologia da falange intermediária do dígito V da mão, morfologia das articulações entre metacarpais e falanges, tamanho das garras dos membros anteriores, formato dos dentes incisivos superiores em corte, nível de desenvolvimento da crista supinadora e da crista delto-peitoral, ambas do úmero e ainda o nível de desenvolvimento da fossa pós-tibial. Outros quatro caracteres (margem posterior do metatarsal III, tamanho das garras posteriores, morfologia dos pré-maxilares e número de dentes incisivos) foram também considerados reversões

evolutivas, porém em nível menos generalizado – a família Phocidae.

O autor considerou a ampla ocorrência de reversões evolutivas filogenéticas (= atavismos táxicos, embora ele não tenha utilizado o termo) como um amplo processo de retrogressão evolutiva conduzindo a evolução dos Phocinae, considerando esta sub-família como uma oportunidade rara de estudo de extensivas reversões de caracteres.

Dois espécies de répteis descritos para o Cretáceo têm sido incluídas entre as serpentes mais antigas que se conhece e ambas – *Haasiophis terrasanctus* e *Pachyrhachis problematicus* – possuem membros locomotores posteriores plenamente formados. Greene e Cundall (2000) propuseram duas hipóteses alternativas para a origem dos membros locomotores: considerando uma filogenia adequada que inclua desde as serpentes mais primitivas até as mais avançadas, uma dessas hipóteses argumenta que é possível que os membros locomotores tenham sido perdidos na base do grupo, posteriormente à divergência com os Lacertilia, e tenham sido readquiridos em nível do clado que inclui as duas espécies fósseis citadas. Essa reaquisição pode ter sido por uma nova estrutura que se formou (uma pata não homóloga a dos demais tetrápodos, uma estrutura neomorfa) e, alternativamente, embora os autores não tenham se referido ao fenômeno, um atavismo táxico pode estar envolvido, uma vez que a estrutura anatômica dessas patas posteriores se assemelha em muito com a dos demais tetrápodos (estão presentes um fêmur, uma tíbia, uma fíbula, tarsais e artelhos). Supor que sejam estruturas não homólogas é pouco parcimonioso e uma desconsideração à importância dos atavismos táxicos como fontes geradoras de caminhos evolutivos alternativos, e igualmente um argumento falho em não levar em conta o que já se conhece acerca da atuação dos genes reguladores “mestres” e as dramáticas mudanças em nível fenotípico que podem ser geradas a partir de pequenas mutações nos mesmos (como no caso dos genes homeóticos);

formar uma “nova pata” implica em refazer e reorganizar toda a informação genética para tal, sendo muito mais “fácil” reutilizar, reaproveitar as instruções que já estão prontas, e que apenas não estão sendo expressas: “eles podem ser ‘homólogos latentes’, se os genes que regulam o desenvolvimento dos membros locomotores (tais como os genes *hox*) persistirem nestes ancestrais desprovidos de patas” (Greene e Cundall, 2000, p. 941).

Shubin *et al.* (1995) analisando a variação na morfologia dos membros anteriores e posteriores (carpais e tarsais) de uma população de salamandras *Taricha granulosa* Gray, 1850, encontraram cinco padrões anômalos, dos quais dois correspondiam a reversões filogenéticas, atribuída por eles a anfíbios temnospônidos do Paleozóico, um lapso de tempo de mais de 300 milhões de anos. Suas conclusões concordam com as observações de Stiassny (1992) e Mc Cune (1990) acerca da natureza integradora do desenvolvimento, suas restrições na formação de novos fenótipos, e das potencialidades latentes, assegurando que tanto o surgimento da novidade evolutiva quanto a restauração de estados ancestrais (= atavismos táxicos) reflete a ação de restritores do *design*, que não só estabeleceram limites, mas também ensejaram novas oportunidades durante a diversificação morfológica e filética dos urodelos.

Outros casos de atavismos táxicos são conhecidos na literatura, no que diz respeito a vertebrados. Raikow *et al.* (1979) registraram a ocorrência do músculo *iliofemoralis externus* em representantes de três famílias de passeriformes endêmicas do continente oceânico – Ptilonorhynchidae, Callaeidae e Paradisaidae. Gatesy *et al.* (2003) demonstraram a ampla ocorrência de atavismos táxicos (16 caracteres incluindo características cranianas e mandibulares, do aparelho hióide, de osteodermas e de costelas, do esqueleto dos membros anteriores e da cintura pélvica) na evolução da subfamília Gaviolinae, baseados numa ampla filogenia de crocodilianos, incluindo espécies

recentes e fósseis e atribuíram essas reversões a sistemas morfogênicos conservados e que são reativados milhões de anos depois. Berg (1983) apresentou um caso de coloração aberrante na plumagem de *Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758 (Aves, Sturnidae) argumentando como possível explicação um caso de atavismo, generalizando suas conclusões para outras aves paleárticas com cores distintas do padrão da espécie. Gochfeld *et al.* (1982) igualmente apresentaram um caso de coloração aberrante em *Nycticorax nycticorax*, um ardeídeo neotropical, e propuseram o mesmo tipo de explicação, baseada em atavismos.

A irreversibilidade da evolução

Dollo (*in* Gould, 1970, p. 196) declarou sobre a irreversibilidade da evolução: “um organismo nunca retorna exatamente a um estado anterior, mesmo se ele encontra as condições de existência idênticas àquelas em que viveu no passado. Mas, pelo passado ser indestrutível (o princípio da irrevocabilidade do passado), ele sempre manterá algum traço dos estágios intermediários pelos quais passou”.

No exemplo clássico sabe-se que os mamíferos (como todos os demais tetrápodos) descendem de peixes; por mais que eles adquiriram hábitos de peixes – viver nas águas – e possuam características análogas, jamais retornarão a ser o que eram seus ancestrais, ou seja, uma baleia jamais voltará a ser um peixe. Gould (1970) demonstrou com muita clareza que Dollo pregava que somente as reversões completas e de estruturas complexas, jamais podem ocorrer. Obviamente que os termos “completo” e “complexo” são relativos e podem adquirir significados distintos de acordo com o contexto. Se um atavismo (re) produz ou não (completamente) uma estrutura complexa é uma questão aberta e longe de qualquer consenso. Para Wederlin (1987) o M2 inferior dos lincês é um exemplo perfeito de reversão completa de uma es-

trutura complexa (embora ele não use estes termos). Line (2003) demonstrou que no caso específico de variações dentárias numéricas em mamíferos, a estrutura genética subjacente ao desenvolvimento dentário pode sofrer câmbios importantes durante a ontogenia e que essas mudanças estariam relacionadas com eventos macroevolutivos, tão comuns e tão importantes na evolução dos diferentes grupos de mamíferos. Dentro desse contexto as alterações dentárias atavísticas espontâneas de mamíferos aqui relatadas ganham um significado mais amplo e digno de maior atenção.

Bull e Charnov (1985) apresentaram uma abordagem não-convencional sobre a questão da irreversibilidade da evolução, apresentando exemplos de sistemas genéticos (partenogênese, poliploidia, cromossomos sexuais heteromórficos, hermafroditismo *versus* gonocorismo, entre outros), onde propuseram explicações do porquê a transição para o estado ancestral é improvável, ao invés de inferirem a irreversibilidade a partir de comparações filogenéticas. Como exemplo, no caso dos cromossomos X e Y, os autores ponderam que, a partir de um estágio inicial de homomorfismo cromossômico, pequenas alterações começaram a se acumular levando a plena diferenciação entre ambos (o Y é reduzido em relação ao X e possui muita heterocromatina). Embora fosse possível que ambos os sexos evoluíssem de volta para o homomorfismo, sendo ambos XX ou YY, é justamente esse acúmulo de diferenças que previne a volta a condição homomórfica (caracterizando a irreversibilidade), associado à inviabilidade de possíveis indivíduos YY, e à esterilidade de machos XX, como de fato já foi observado em muitos grupos, como nas drosófilas e em mamíferos.

Bull e Charnov (1985) também apresentaram uma importante colaboração de caráter epistemológico (inevitável nesse tipo de discussão). Ao tratar da questão da irreversibilidade é preciso definir, *a priori*, o que os autores chamaram de “**nível fenotípico definido**”,

e então, desconsiderar outros níveis. Como exemplo eles sugerem uma situação em que a capacidade de digerir celulose é o fenótipo definido; se houver a perda dessa capacidade, dois caminhos futuros são possíveis, o reversível - sua reobtenção - e o irreversível - não reobtenção. Para alguns estudiosos, entretanto, só haverá evolução reversível se, ao readquirir a capacidade de digerir celulose, for constatado que esse processo de digestão readquirido tiver, rigorosamente, as mesmas bases enzimáticas (envolvendo todos os processos bioquímicos subjacentes) do processo anterior à perda. Nesse conceito está implícito que o “nível fenotípico definido” é o próprio processo enzimático e não a capacidade de digerir a celulose, por si. Os autores concluíram que a questão permanece em aberto, ou seja, em que nível (ou níveis) é mais adequado analisar e discutir a irreversibilidade. Wederlin (1987) argumenta que a frase que estabeleceu definitivamente a lei da irreversibilidade (ver página 73) é, no sentido poperiano, uma afirmação que não pode ser falseada e, portanto, sem nenhum valor científico. O autor se justifica dizendo que a tentativa de se descobrir se uma estrutura readquirida (no caso dos segundos molares inferiores dos lincês) é rigorosamente igual à do ancestral, há a necessidade de se identificar exatamente a seqüência de genes envolvidos na formação das duas estruturas. Como a maioria das filogenias utiliza grupos fósseis para comparação e análise de um possível caso de atavismo, o autor concluiu que é impossível falsear a lei de Dollo, devido à inacessibilidade do genótipo dos fósseis (Wederlin, 1987, p. 264). Dessa forma, seguindo o critério de Bull e Charnov (1985) o nível fenotípico definido para o caso do M2 inferior dos lincês, é tão somente a presença do dente, respeitando sua posição na série dentária e sua morfologia. Marshall *et al.* (1994) apresentaram dados que sugerem tempos entre 0,5 a seis milhões de anos como um prazo razoável para a reativação de genes

“silenciados” ou programas de desenvolvimento “perdidos”. Os autores argumentaram que acima de 10 milhões de anos de não expressão é praticamente impossível que um gene ou uma via ontogenética se mantenham íntegros, a não ser que suas funções sejam mantidas por outros restritores seletivos, como no exemplo dos membros locomotores de cetáceos e serpentes (Bejder e Hall, 2002): a reversão de estruturas há tempo perdidas ocorre, evidentemente pela ação de genes cooptados que continuam a sobreviver com outras funções. Os autores também criticaram duramente os experimentos com formação de dentes a partir do epitélio das aves, citando uma série de outros experimentos com resultados em desacordo, argumentando que existe uma probabilidade próxima de zero de reexpressar genes silenciados há mais de 70 milhões de anos, mesmo em grupos de evolução genômica lenta. Uma colaboração importante apresentada foi a sugestão de um mecanismo do tipo “liga-e-desliga”, sobretudo em grupos experimentando um processo de rápida expansão e radiação adaptativa. Esse tipo de explicação aproxima-se muito mais do que se conhece acerca dos mecanismos de ativação dos genes reguladores, ou seja, o “ligar” de um gene de topo de cadeia na hierarquia regulatória pode ter conseqüências dramáticas em nível fenotípico, levando à formação de estruturas complexas, como no caso dos atavismos (dentes, patas, dígitos, músculos, etc.).

Lee e Shine (1998) utilizaram uma ampla e robusta filogenia de répteis (répteis *sensu* Gauthier *et al.*, 1988) e demonstraram que a transição da oviparidade para a viviparidade ocorreu pelo menos 35 vezes, de forma independente, e que cinco possíveis casos de reversão (da viviparidade para a oviparidade) podem ter ocorrido. Os autores extrapolaram suas conclusões comparando-as com outros grupos taxonômicos como peixes elasmobrânquios e poliquetos.

Os autores não trabalharam sobre o conceito de “fenótipo definido” (Bull

e Charnov, 1985), mas está implícito em sua metodologia que as condições “ovíparo” e “vivíparo” independem dos processos envolvidos na construção (e reconstrução) destes. Quanto à polêmica da irreversibilidade eles foram categóricos em afirmar que existe um fraco suporte teórico para uma idéia amplamente aceita de que répteis vivíparos não podem dar origem a formas ovíparas.

Simpson (1953) dedicou tão somente três páginas de sua grande obra para discutir a questão da irreversibilidade da evolução. Ele foi crítico e extremamente inflexível afirmando que as chances de que reversões extensas e complexas aconteçam são ínfimas, senão praticamente impossíveis.

Provavelmente, seu ceticismo adviesse do pouco conhecimento que se tinha à sua época sobre a ativação de genes seletores e suas implicações para o acionamento de rotas morfogenéticas que levam à formação de estruturas complexas. Surpreendente em sua crítica é que ele não apresenta nem discute um único exemplo de atavismo, nem sequer se refere ao termo ao longo de todo seu famoso livro.

Macbeth (1980) apresentou uma posição conciliatória argumentando que nenhuma posição radical pode ser assumida quanto à irreversibilidade da evolução. Ele criticou os evolucionistas que tomam-na como um dogma (como Simpson e Laurent) e também aqueles que propuseram possíveis casos de atavismos sem uma base concreta e sólida para tal (como Wright e Lande).

É muito pouco provável que estruturas (no caso dos molares dos lincos) ou processos fisiológicos (no caso da transição viviparidade/oviparidade) rigorosamente iguais em ancestrais e descendentes, separadas por um lapso de tempo em que elas não aparecem, sejam novidades evolutivas (neomorfas) no sentido de que a informação básica para sua formação tenha sido completamente perdida e “reconstruída” pela ação da seleção natural (ou de qualquer outro agente); isso fere o princípio da

parcimônia que, associada às já referidas e amplamente comprovadas “potencialidades latentes” dos atavismos experimentais e os conhecidos mecanismos de regulação gênica, seja de fato o mecanismo que leva à formação de estruturas atávicas. Isso encontra respaldo nas palavras de Hall (2003): “a existência de atavismos significa que as reversões não requerem a re-evolução das bases do desenvolvimento para produzir esta estrutura”. Tampouco em nível genético parece haver a necessidade da re-evolução.

Recentemente Seravin (2001) demonstrou que todos os seres vivos seguem um princípio de evolução morfológica contra-direcional, em que os organismos podem evoluir por gradação ou degradação, o que caracteriza a capacidade de evoluir por processos progressivos e regressivos ou uma combinação de ambos, e que essa combinação seria responsável, inclusive, pelo surgimento de grupos em nível de ordem, classe e filo, ou seja, com atuação direta em fenômenos macroevolutivos. O autor sugeriu que a “lei da irreversibilidade da evolução” seja substituída por uma lei de maior escopo e mais acurada, denominada “lei da não identidade de transformação de estruturas similares”, aplicando-a a protozoários, e generalizando suas conclusões para outros grupos de organismos eucarióticos onde se incluem os vertebrados.

Importância dos atavismos na biologia comparada

Outros desdobramentos importantes do estudo dos atavismos (de qualquer tipo) advêm de dois exemplos da literatura em vertebrados. Reilly e Lauder (1988) registraram a ocorrência atávica espontânea de determinados arcos branquiais (epibranquiais) na fase embrionária de determinados indivíduos de uma população da salamandra *Notophthalmus viridescens* Rafinesque, 1829. Essa estrutura atávica permitiu aos autores estabelecer a homologia correta entre

os elementos dos arcos branquiais dos peixes com os dos demais vertebrados, concluindo que a transição da água para a terra firme na evolução dos vertebrados foi extremamente conservadora quanto à manutenção da mesma estrutura de arcos branquiais, com pequenas diferenças óbvias, de caráter adaptativo.

A questão das homologias e como acessá-las é extremamente debatida dentro da biologia comparada. Como afirmou Hall (2003), “a homologia é o fundamento hierárquico de toda a biologia. Conscientemente ou não, nós invocamos a homologia quando comparamos duas ou mais unidades biológicas, sejam estas unidades, genes, células, tecidos, órgãos, estruturas, comportamentos ou indivíduos”.

Na distinção entre homologias e homoplasias é importante definir precisamente o que são rudimentos, vestígios e atavismos. Hall (2003) apresentou um exemplo didático onde coloca que a ocorrência de um broto do membro posterior em um embrião de cetáceo é um rudimento (por definição esse é sempre uma característica embrionária), enquanto que os resquícios ósseos de cintura pélvica em um cetáceo adulto são vestígios (esses, por sua vez, sempre uma característica de estágios adultos). É justamente na quebra dessa “relação harmônica” entre rudimentos/vestígios que surge um atavismo. Por quebra entende-se um processo complexo de alguma alteração importante a nível genético (genes *Hox*, por exemplo) e em nível ontogenético (o desvio por uma rota alternativa no desenvolvimento).

Mc Cune (1990) trabalhando com uma seqüência estratigráfica correspondendo a formação de um lago no Jurássico, demonstrou que a ocorrência de padrões anômalos na série de escamas da crista dorsal de peixes semionotídeos (algumas dessas anomalias interpretadas como atavismos e outras como novidades evolutivas) ocorreram com maior frequência em períodos iniciais da história da formação e ocupação deste lago por parte das populações, e que após este

período de “colonização” a ocorrência dessas anomalias diminuiu drasticamente; a autora atribuiu como possíveis causas o estresse ambiental, a hibridização e um relaxamento na seleção natural como fatores desencadeadores da ocorrência de anomalias na fase inicial de expansão e colonização, dando destaque para a atuação da seleção natural, com base em experimentos de introdução de espécies exóticas de peixes. Nesse mesmo trabalho, a autora apresentou uma outra importante contribuição no que diz respeito à natureza integrada do sistema epigenético. A ocorrência de escamas anômalas como novidade evolutiva e como atavismos **num mesmo indivíduo**, durante a fase de colonização do lago levou-a a concluir que “o fato de atavismos co-ocorrerem com novidades em *Semionotus* sugere que, pelo menos neste caso, tanto as reversões (*throwbacks*) quanto as novidades evolutivas são geradas pela interrupção/distúrbio do mesmo programa de desenvolvimento” (Mc Cune, 1990, p. 80).

Crítica e contra-crítica aos atavismos

Levinton (1986) argumentou que o estudo dos atavismos é interessante, mas que uma indução experimental apenas recria o que a natureza já havia criado no passado e que nenhuma força criativa está envolvida no processo. Rachootin e Thompson (1981) ponderaram que num sistema epigenético ‘maduro’ uma alteração atavística espontânea (*an atavistic slip*) é de pequena importância e de pouco significado evolutivo, embora Riedl (1977) considere-os responsáveis, junto com outros tantos fenômenos, pelos eventos macroevolutivos. Stiasny (1992, 2002) rechaçou essas críticas argumentando que embora os atavismos espontâneos e os experimentais sejam raros e de pequeno significado evolutivo, o mesmo não pode ser dito dos atavismos táxicos, de considerável importância neste contexto.

Como pode um atavismo espontâneo converter-se em táxico? Em nível es-

peculativo pode-se supor que os atavismos são incorporados aos táxicos com os processos de canalização e assimilação genética durante o desenvolvimento (Waddington, 1975). A heterorrese responderia pela fixação (em nível fenotípico) da característica, como uma via alternativa na ontogenia do grupo em questão, sob a ação de um agente como a própria seleção natural. Foi recentemente demonstrado que a proteína Hsp90 (membro de uma família multigênica bastante conservada entre invertebrados e vertebrados, que confere proteção contra os choques de calor e outros agentes físicos e químicos capazes de desestabilizar a conformação tridimensional das proteínas celulares) age permanentemente como tamponadora da possibilidade de grandes variações fenotípicas, impedindo o surgimento de grandes variantes morfológicas; quando sua ação é bloqueada, surgem variantes morfológicas muito distintas do padrão, sendo que essas variantes, sob seleção, podem ter expressão fenotípica continuada e independente, mesmo quando a ação da Hsp90 é restaurada (Rutherford e Lindquist, 1998). Embora estes experimentos tenham sido realizados em *Drosophila* fica implícita a possibilidade de que um mecanismo semelhante possa atuar em vertebrados e, quem sabe, terem participação decisiva em eventos macroevolutivos, podendo haver uma estreita relação entre a ação de proteínas como a Hsp90 e a transformação dos atavismos espontâneos em táxicos, tal qual o processo de canalização proposto por Waddington.

Por fim, todo atavismo (espontâneo e experimental) que ocorre parece indicar um caminho evolutivo alternativo, que não precisa obrigatoriamente ser seguido (e de fato parece não ser na maioria das vezes), mas no caso dos táxicos eles podem ser a chave que abre uma nova porta evolutiva, mesmo que esse caminho seja um velho conhecido na história filogenética do grupo. Por definição “criatividade” envolve o ato de criar, mas reaproveitar o que já existiu e cuja “instrução” para a sua

formação ainda existe, também é uma solução criativa e talvez, menos onerosa. Em termos adaptativos pode-se dizer que novos problemas podem ser resolvidos com antigas soluções.

Agradecimentos

Agradeço de forma especial a minha orientadora no curso de doutorado, Dra. M. E. Fabián, que me proporcionou a liberdade e o apoio necessário à elaboração deste texto. Ao prof. J. O. Meneghetti que me incentivou na publicação deste artigo. Aos Drs. J. Ferigolo, V. L. S. Valente-Gaiesky e C. B. Fialho pelos comentários e críticas que enriqueceram este trabalho. Um agradecimento especial à Dra. M. Stiassny, Dr. B. K. Hall e Dr. J. Gatesy por cederem manuscritos ainda não publicados à época, e à D. Janiger que forneceu importante bibliografia por correio eletrônico. Ao Depto. de Zoologia e Genética/UFPEL por ter me cedido a licença e o recurso necessários para me dedicar a este trabalho. A meus filhos, Verônica e Frederico, pois são meu “porto seguro”, onde eu encontro paz, harmonia e energia para seguir trabalhando - a distância que nos separa é física, pois nossos corações estão mais próximos do que pensamos!

Referências

ANDREWS, R.C. 1921. A remarkable case of external hindlimb in a humpback whale. *Am. Mus. Nov.*, **9**:1-6.

ÁRNASON, U. e WIDEGREN, B. 1986. Pinniped phylogeny enlightened by molecular hybridizations using highly repetitive DNA. *Mol. Biol. Evol.*, **3**(4):356-365.

BEJDER, L. e HALL, B.K. 2002. Limbs in whales and limblessness in other vertebrates: mechanisms of evolutionary and developmental transformation and loss. *Evo. Dev.*, **4**(6):445-458.

BERG, A.B. VAN DEN. 1983. Atavism in starling and other Palearctic birds. *Dutch Birding*, **5**(1):26-27.

BERTA, A. e DEMÉRÉ, T.A. 1986. *Callorhinus gilmorei* n. sp., (Carnivora, Otariidae) from the San Diego Formation (Blancan) and its implications for otariid phylogeny. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.*, **21**(7):111-126.

BERTA, A. e WYSS, A. 1994. Pinniped Phylogeny. In: A. BERTA e T.A. DEMÉRÉ (eds.), Contributions in marine mammal paleontology

honoring Frank C. Whitmore, Jr. *Proc. San Diego Soc. Nat. Hist.*, **29**:33-56.

BULL, J.J. e CHARNOV, E.L. 1985. On irreversible evolution. *Evolution*, **39**(5):1149-1155.

COATES, M.I. e CLACK, J.A. 1990. Polydactyly in the earliest known tetrapod limbs. *Nature*, **347**:66-69.

DARWIN, C.R. 1985. *Origem das espécies*. Itatiaia, 366 p.

DREHMER, C.J. 2000. Pinnipedia Illiger, 1811: uma abordagem histórica sobre classificação, evolução e paleontologia. *Acta Geol. Leopold.*, **XXIII**(50):91-105.

DREHMER, C.J.; FABIÁN, M.E. e MENEGHETTI, J.O. 2004. Dental anomalies in the Atlantic population of South American sea lion, *Otaria byronia* (Pinnipedia, Otariidae): evolutionary implications and ecological approach. *LAJAM*, **3**(1):7-18.

FUTUYMA, D.J. 1997. *Biologia Evolutiva*. 2ª ed., Sociedade Brasileira de Genética, xiv + 631 p.

GATESY, J.; AMATO, G.; NOVELL, M.; DESALLE, R. e HAYASHI, C. 2003. Combined Support for Wholesale Taxic Atavism in Galvaline Crocodylians. *Syst. Biol.*, **52**(3):403-422.

GAUTHIER, J.; KLUGE, A.J. e ROWE, T. 1988. Amniote phylogeny and the importance of the fossils. *Cladistics*, **4**:105-209.

GEHRING, W.J. 2001. The genetic control of eye development and its implications for the evolution of the various eye-types. *Zoology*, **104**:171-183.

GERHART, J. e KIRSCHNER, M. 1997. *Cells, Embryos and Evolution*. Malden, Blackwell Science.

GILBERT, S.F. 2000. *Developmental Biology*. 6ª ed., Sunderland, Sinauer Associates, 749 p.

GINGERICH, P.D.; HAQ, M.; ZALMOUT, I.S.; KHAN, I.H. e MALKANI, M.S. 2001. Origin of whales from early artiodactyls: hands and feet of Eocene Protocetida from Pakistan. *Science*, **293**:2239-2243.

GOCHFELD, M; BUCKLEY, P.A. e BUCKLEY, F.G. 1982. Plumage ‘atavism’ in a black-crowned night heron *Nycticorax nycticorax*. *Bull. Brit. Orn. Cl.*, **102**(3): 92-94.

GOLDSCHMIDT, R. 1943. *La base material de la evolución*. Espasa-Calpe, 364 p.

GOULD, S.J. 1970. Dollo on Dollo’s Law: Irreversibility and the status of evolutionary laws. *J. Hist. Biol.*, **3**:189-212.

GOULD, S.J. 1982. *A galinha e seus dentes*. Paz e Terra, 404 p.

GOULD, S.J. 1993. *Dedo mindinho e seus vizinhos*. Companhia das Letras, 492 p.

GOULD, S.J. 1997. *Dinossauro no Palheiro*. Companhia das Letras, 567 p.

GOULD, S.J. 2001. *Lance de dados – A idéia de Evolução de Platão a Darwin*. Record, 332 p.

GREENE, H.W. e CUNDALL, D. 2000. Limbless tetrapods and snakes with legs. *Science*, **287**: 1939-1941.

HALL, B.K. 1984. Developmental mechanisms underlying the formation of atavisms. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, **59**:89-124.

HALL, B.K. 2003. Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, **78**:409-433.

HAMPE, A. 1960. La compétition entre les éléments osseux du zeugopode de Poulet. *J. Embryol. Exp. Morphol.*, **8**:241-245.

JONG, W.W. de. 1986. Protein sequence evidence for the monophyly of the carnivore families Procyonidae and Mustelidae. *Mol. Biol. Evol.*, **3**:276-281.

KOLLAR, E.J. e FISHER, C. 1980. Tooth induction in chick epithelium: expression of quiescent genes for enamel synthesis. *Science*, **207**:993-995.

LEE, M.S.Y. e SHINE, R. 1998. Reptilian Viviparity and Dollo’s law. *Evolution*, **52**(2):1441-1450.

LEVINTON, J.S. 1986. Developmental constraints and evolutionary saltations: a discussion and critique. In: J.P. GUSTAFSON; G.L. STEBBINS e F.J. AYALA (eds.), *Genetics, development and evolution*. New York, Plenum, p. 253-288.

LINE, S.R.P. 2003. Variation of tooth number in mammalian dentition: connecting genetics, development, and evolution. *Evol. Dev.*, **5**(3):295-304.

LUSSEAU, D. 2003. The emergence of cetaceans: phylogenetic analysis of male social behavior supports the Cetardiodactyla clade. *J. Evol. Biol.*, **16**:531-535.

MACBETH, N. 1980. Reflections on Irreversibility. *Syst. Zool.*, **29**(4):402-404.

Mc CUNE, A.R. 1990. Evolutionary novelty and atavism in the *Semionotus* complex: relaxed selection during colonization of an expanding lake. *Evolution*, **44**:71-85.

Mc NAMARA, K.J. 1986. A guide to the nomenclature of heterocrony. *J. Paleont.*, **60**(1):4-13.

MARSHALL, C.R.; RAFF, E.C. e RAFF, R.A. 1994. Dollo’s Law and the death and resurrection of genes. *Proc. Natl Acad. Sci. U.S.A.*, **91**:12283-12287.

RACHOOTIN, S. e THOMSON, K.S. 1981. Epigenetics, paleontology and evolution. In: G.G.E. SCUDDER e J.L. REVEAL (eds.), *Proceedings of the Second International Congress of Systematics and Evolutionary Biology*. Pittsburgh, Hunt Institute for Botanical Documentation/Carnegie-Mellon University, p. 181-194.

RAIKOW, R.J. 1975. The evolutionary reappearance of ancestral muscles as developmental anomalies in two species of birds. *Condor*, **77**:514-517.

RAIKOW, R. J.; BORECKY, S.R. e BERMAN, S.L. 1979. The evolutionary re-establishment of a lost ancestral muscle in the bowbird assemblage. *Condor*, **81**:203-206.

RIEDL, R. 1977. A Systems-Analytical Approach to Macro-evolutionary Phenomena. *Q. Rev. Biol.*, **52**(4):351-370.

REILLY, S.M. e LAUDER, G.V. 1988. Atavisms and the homology of hyobranchial elements in lower vertebrates. *J. Morphol.*, **195**:237-246.

RUTHERFORD, S.L. e LINDQUIST, S. 1998. Hsp90 as a capacitor for morphological evolution. *Nature*, **396**:336-342.

- SERAVIN, L.N. 2001. The principle of counter-directional morphological evolution and its significance for construction the megasystems of protists and other eukaryotes. *Protistology*, **2**(1):6-14.
- SHUBIN, N.; WAKE, D.B. e CRAWFORD, A.J. 1995. Morphological variation in the limbs of *Taricha granulosa* (Caudata: Salamandridae): Evolutionary and phylogenetic implications. *Evolution*, **49**:874-884.
- SIMBERLOFF, D.S. 1987. A Funny Thing Happened on the Way to the Taxidermist. *Nat. Hist. Mag.*, **8**:50-55.
- SIMPSON, G.G. 1953. *The major features of evolution*. Columbia University Press.
- STIASSNY, M.L.J. 1991. Phylogenetic intrarelationships of the family Cichlidae: an overview. In: M.H.A. KEENLEYSIDE (ed.), *Cichlid fishes. Behaviour, ecology and evolution*. Chapman & Hall, p. 1-35.
- STIASSNY, M.L.J. 1992. Atavisms, phylogenetic character reversals, and the origin of evolutionary novelties. *Neth. J. Zool.*, **42**:260-276.
- STIASSNY, M.L.J. 2002. Atavisms. In: B.K. HALL e W.M. OLSEN (eds.), *Key Concepts and Approaches in Evolutionary Developmental Biology*. Harvard University Press, p. 10-14.
- SZALAY, F. 1969. The Hapalodectinae and a phylogeny of the Mesonychidae (Mammalia, Condylarthra). *Am. Mus. Novit.*, **2361**:1-26.
- TEDFORD, R.H. 1976. Relationships of Pinipeds to other Carnivores (Mammalia). *Syst. Zool.*, **25**(4):363-374.
- THEWISSEN, J.G.M. e BAJPAI, S. 2001. Whale origins as a poster child for macroevolution. *BioScience*, **51**:1037-1049.
- WADDINGTON, C.H. 1975. *The evolution of an evolutionist*. Cornell University, xii + 328 p.
- WEDERLIN, L. 1987. Supernumerary teeth in *Lynx lynx* and the irreversibility of evolution. *J. Zool.*, **211**:259-266.
- WOLPERT, L.; BEDDINGTON, R.; BROCKES, J.; JESSEL, T.; LAWRENCE, P. e MEYEROWITZ, E. 1998. *Principles of Development*. Oxford, Current Biology Ltd., 484 p.
- WRIGHT, S. 1934a. An analysis of variability in number of digits in an inbred strain of guinea pigs. *Genetics*, **19**:506-536.
- WRIGHT, S. 1934b. The results of crosses between inbred strains of guinea pigs, differing in number of digits. *Genetics*, **19**:537-551.
- WRIGHT, S. 1935. A mutation of the guinea pig, tending to restore the pentadactyl foot when heterozygous, producing a monstrosity when homozygous. *Genetics*, **20**:84-107.
- WYSS, A.R. 1988. On "retrogression" in the evolution of the Phocinae and phylogenetic affinities of the Monk seals. *Am. Mus. Novitates*, **2924**:1-38.

Submitted on: 2006/05/17

Accepted on: 2006/09/11