



**Museu de Zoologia
Universidade de São Paulo**

História Genealógica do Conceito de Homologia: Uma Análise Filomemética

Igor Amaral Conte Lofredo Mourão

**São Paulo
2016**

IGOR AMARAL CONTE LOFREDO MOURÃO

**HISTÓRIA GENEALÓGICA DO CONCEITO DE HOMOLOGIA:
Uma Análise Filomemética**

Vol. 1

Dissertação de Mestrado apresentada ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo para a obtenção do título de Mestre em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade. sob a orientação do Prof. Dr. Mário César Cardoso de Pinna.

São Paulo

2016

Advertência

Não autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico.

Notice

I do not authorize the reproduction and dissemination of this work in part or entirely by any means electronic or conventional.

FICHA CATALOGRÁFICA

Mourão, Igor Amaral Conte Lofredo

História genealógica do conceito de homologia: uma análise filomemética / Igor Amaral Conti Lofredo Mourão; orientador Mario César Cardoso de Pinna. – São Paulo, SP: 2016.

203 fls.

Dissertação de Mestrado – Programa de Pós-graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 2016.

1. História Genealógica – Homologia. 2. Homologia - Conceito 3. Filomemética. I. de Pinna, Mario César Cardoso. II. Título.

Banca examinadora

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento:

Prof. Dr. Mario César Cardoso de Pinna (Orientador)

Julgamento: _____ Assinatura: _____

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Mário de Pinna, por toda orientação dentro e fora do Museu. Obrigado por demonstrar-se, além de um orientador, um amigo.

Agradeço à minha família pelo suporte de todo tipo durante todo o processo.

À minha namorada por, além do suporte mencionado acima, toda a ajuda e incentivo.

Aos meus colegas do Laboratório de Ictiologia do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, principalmente Murilo Pestana, pelas ajudas com a análise, e a Priscila Camelier por conversas sobre o tema.

Aos meus colegas do Laboratório de Malacologia do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

Aos professores do Laboratório de Ictiologia, principalmente o Prof. Dr. Aléssio Datovo, pelas conversas durante os almoços.

Aos funcionários do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Aos órgãos de fomento à pesquisa – CAPES/CNPq - pela concessão da bolsa de mestrado que possibilitou a execução desse projeto.

Ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo pela logística.

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho aos curiosos.

In Memoriam Lilian Andrade

“Oh good friends we have

Oh good friends we lost

Along the way...” – Bob Marley

The fact ov it iz, the theories ov all kind work well, except in praktiss.

- Josh Billings (in Nelson's *Nullis in Verba*)

RESUMO

O conceito de homologia – “similaridade entre partes com ancestralidade comum” – é um dos mais importantes conceitos dentro da biologia evolutiva. Desde a sua origem, muitas definições propostas diferem na definição e na aplicação. A presente dissertação tem como objetivo reconstruir a história da homologia para esclarecer teoricamente os debates modernos. Após esta historiografia, foi feita uma análise filomemética dos principais autores que discutiram o conceito de homologia, iniciando em R. Owen. Autores são tratados como terminais, com 41 taxa e 62 caracteres meméticos. Os resultados permitem a reconstrução dos clados de autores largamente refletida em suas linhagens teóricas e ideias específicas. A hipótese de parentesco guia e esclarece algumas controvérsias atuais, servindo de base para uma análise histórica do conceito sob uma perspectiva biológica. Conclusões suportam a ideia de que o conceito de homologia é equivalente a sinapomorfia. Uma nova visão na relação entre ausências, homoplasia e homologia é proposta. Uma revisão da semântica e da nomenclatura de homologia conclui que a divisão entre homologia primária e secundária é a melhor alternativa para expressar a relação interdependente de conjectura e legitimação de homólogos. Uma crítica à análise filomemética de conceitos é apresentada.

ABSTRACT

The idea of homology – “similarity between parts due to common ancestry” – is one of the most important concepts in evolutionary biology. Since its origin, many definitions were proposed that differ both in concept and application. The main goal of this dissertation is to reconstruct the history of the concept of homology in an attempt to guide and interpret modern debates. Subsequent to the historiography section, a phylomemetic analysis is made of the most important authors on the subject of homology concept, starting with R. Owen. Authors are treated as terminals, with 41 taxa and 62 memetic characters. Results permit the reconstruction of clades of authors largely reflective of their theoretical lineages and specific ideas. The hypothesis of relationships guides and clarifies some current controversies, serving as a baseline for a historical analysis of the concept within an evolutionary background. Conclusions support the view that the concept of homology is equivalent to synapomorphy. A new look into the relation among absence characters, homoplasy and homology is proposed. A review of semantics and nomenclature of homology concludes that the split between primary and secondary homology is the best alternative to express the interdependent relation of conjecture and legitimation of homologs. A criticism to conceptual phylomemetic analysis is also presented.

Lista de Figuras e Tabelas

Figura 1. Arbor Scientiae (Raimundo Lúlio, 1295). Imagem retirada da internet.	09
Figura 2. Imagem usada por Pierre Belon (1555) comparando os ossos de um homem com os ossos de um pássaro. Imagem retirada da internet.....	10
Figura 3. Estudo de anatomia comparada realizado por Leonardo Da Vinci por volta de 1510. b) Desenho de Leonardo Da Vinci comprando o esqueleto humano com o esqueleto de um equino. Imagem retirada da internet.....	11
Figura 4. Desenho de Leonardo da Vinci comparando dois esqueletos de crânio. Imagem retirada da internet.....	11
Figura 5. Figura usada por Owen em seu livro <i>On the Nature of Limbs</i> (1849). Imagem retirada da internet	12
Figura 6. Tabela desenvolvida por Gengenbaur (1898) para os diferentes usos do conceito de homologia. Imagem tirada de Osborn (1902)	18
Figura 7. Tabela feita por Osborn (1902: 261) para separar os conceitos de variação análoga, paralelismo, convergência e homoplasia. Imagem retirada de Osborn (1902)	22
Figura 8. Representação do conceito de homologia de Boyden (1943). Imagem retirada de Boyden (1943)	23
Figura 9. Tabela desenvolvida por Roth (1989) para representar duas visões diferentes do conceito de homologia. Imagem retirada de Roth (1989)	46
Figura 10. Stemma de línguas de Collin & Schlyter (1827). Imagem retirada de van Wyhe (2005)	60
Figura 11. Representação arborícola de Schleicher 1863. Imagem retirada de van Wyhe (2005)	61
Figura 1. Árvore filogenética com a raiz representada pela letra A.....	68
Figura 2. Árvore filogenética com nós representados pela letra B	68
Figura 3. Árvore filogenética indicando uma politomia	68
Figura 4. Árvore filogenética com os ramos representados pela letra D	68
Figura 5. Árvore filogenética com os terminais representados pela letra C	68
Figura 6. I- Grupo monofilético; II- grupo parafilético; e, III- grupo polifilético. Imagem modificada da internet	71

Figura 7. Árvore de consenso da análise filomemética do conceito de homologia.	108
Figura 19. Representação da mudança de um caráter ancestral (plesiomórfico) para um estado derivado ((sin)apomórfico). Imagem modificada da internet	126
Figura 20. Representação de uma nova análise de estado plesiomórfico. Imagem modificada da internet	127
Figura 21. Representação de um cladograma não-enraizado. Imagem modificada da internet	129
Figura 22. Representação filogenética: a) sem homoplasias; b) com reversão. Imagem retirada de Brower & DePinna (2013).....	129
Figura 23. Representação filogenética com perdas primárias (F-H) e ausências complementares (A-B). Imagem modificada de Brower & DePinna (2013)....	130
Figura 24. Representação filogenética com ausências complementares (A-B), perdas primárias (F-G) e reversão (H). Imagem modificada de Brower & DePinna (2013)	131
Figura 25. Representação filogenética com ausências complementares (A-B), perdas primárias (E-F), reversão (G) e perdas secundárias (H). Imagem modificada de Brower & DePinna (2013).....	132

SUMÁRIO

<u>I-INTRODUÇÃO</u>	1
<u>Capítulo 1 - Homologia e História</u>	1
<u>A Homologia e seu desenvolvimento ao longo da história</u>	1
<u>Análise Histórica do Conceito de Homologia</u>	2
<u>Grécia Antiga</u>	2
<u>Domínio e Queda do Império Romano e Idade Média</u>	6
<u>Renascença</u>	10
<u>Século XVIII</u>	12
<u>Século XIX</u>	13
<u>Richard Owen</u>	14
<u>Charles Darwin (1859)</u>	15
<u>Thomas Huxley</u>	16
<u>Edwin Ray Lankester</u>	17
<u>St-Mivart</u>	19
<u>Charles Darwin (1876)</u>	19
<u>Século XX</u>	20
<u>Henry Fairfield Osborn</u>	21
<u>Alan Boyden</u>	22
<u>Taxonomia evolutiva</u>	24
<u>Taxonomia numérica</u>	25
<u>Willi Hennig e a Sistemática Filogenética</u>	25
<u>Adolf Remane</u>	27
<u>Sokal & Sneath</u>	29
<u>Nicholas Jardine</u>	29
<u>Walter Fitch</u>	31
<u>Gavin De Beer</u>	32

<u>Michael Ghiselin</u>	32
<u>Joel Cracraft</u>	35
<u>Walter Bock</u>	36
<u>E. O. Wiley</u>	37
<u>Norman Platnick</u>	38
<u>Rupert Riedl</u>	39
<u>Steve Farris</u>	40
<u>Colin Patterson</u>	41
<u>Leigh van Valen</u>	43
<u>Peter Ax</u>	43
<u>Kevin de Queiroz</u>	44
<u>Kluge & Strauss</u>	45
<u>Oliver Rieppel</u>	45
<u>V. Louise Roth</u>	46
<u>G. Wagner</u>	47
<u>Nelson & Platnick</u>	49
<u>Mario de Pinna</u>	49
<u>George Lauder</u>	51
<u>Gareth Nelson</u>	51
<u>Brower & Schawaroch</u>	52
<u>Shubin <i>et al.</i></u>	52
<u>Carine & Scotland</u>	54
<u>Nixon & Carpenter</u>	55
<u>Williams & Ebach</u>	56
<u>Brower & de Pinna</u>	57
<u>Capítulo 2 - Memética</u>	60
<u>Introdução à Memética</u>	60
<u>O que é um meme?</u>	61
<u>Representação Semântica do meme</u>	62
<u>Como o meme pode ser quantificado?</u>	64
<u>Análises Filomeméticas</u>	65

<u>II. MATERIAL E MÉTODOS</u>	67
<u>Como os grupos foram formados</u>	67
<u>Enraizamento</u>	67
<u>Como são feitas as análises filomeméticas em comparação com as filogenéticas</u>	67
<u>Metodologia Filogenética e Filomemética</u>	67
<u>Cladogramas</u>	68
<u>Raiz</u>	68
<u>Nós</u>	69
<u>Ramos</u>	69
<u>Terminais</u>	60
<u>Grupos Monofiléticos</u>	70
<u>Grupos Para- e Polifiléticos</u>	71
<u>Matrizes e Análises do Cladograma</u>	72
<u>Caráter vs. Estado de Caráter</u>	72
<u>Construção da matriz</u>	74
<u>Materiais Utilizados</u>	75
<u>Análise filomemética do conceito de homologia</u> ... Erro! Indicador não definido.	
<u>Autores</u>	75
<u>Caracteres</u>	84
<u>Metodologia da Análise</u>	108
<u>III. RESULTADOS</u>	108
<u>Resultado 1</u>	108
<u>Resultado 2</u>	108
<u>Análise da árvore filomemética</u>	108
<u>IV. DISCUSSÃO</u>	110
<u>Memética e evolução cultural?</u>	114

<u>História do conceito de homologia</u>	114
<u>Entendendo a sistemática filogenética</u>	116
<u>Não-homologia</u>	118
<u>Homologia em dois passos</u>	120
<u>Homologia em três passos</u>	121
<u>Homologia como sinapomorfia</u>	121
<u>Sinapomorfia é equivalente à homologia secundária?</u>	124
<u>A problemática do enraizamento</u>	126
<u>Ausências</u>	128
<u>Homoplasias</u>	131
<u>Classificação “taxonômica” dos autores</u>	132
<u>1.0 Escola Biológica</u>	133
<u>2.0 Escola Idealista</u>	134
<u>3.0 Escola Fenética</u>	134
<u>4.0 Escola Evolutiva</u>	134
<u>5.0 Escola Cladista</u>	135
<u>5.1 Escola Cladista-Filogenética</u>	135
<u>5.2 Escola Cladista pós-Hennig A</u>	136
<u>5.3IV) Escola Cladista pós-Hennig B</u>	136
<u>Crítica à análise filomemética de ideias, conceitos e teorias</u>	137
<u>Uma nova velha abordagem para o conceito de homologia</u>	138
<u>V. CONCLUSÃO</u>	144
<u>REFERÊNCIAS</u>	145
<u>ANEXOS</u>	170

Capítulo 1 - Homologia e História

A Homologia e seu desenvolvimento ao longo da história

No cerne de todo estudo comparativo, e. g. biologia comparada, encontra-se o conceito de homologia. Homologia é uma palavra com raiz grega que, pode-se dizer ser, a junção de outras duas “*homo*” que significa “igual”; e “*logos*” que significa “estudo” ou “discurso”. Assim, homologia trata do estudo do igual, isto é, o estudo de partes similares. O conceito de homologia, em sua forma clássica, pode ser aplicado não só à biologia, mas também a outras áreas do conhecimento: filosofia, matemática, geometria, linguística, e assim por diante (Voigt, 1973). Nas ciências biológicas, Richard Owen (1843) foi o primeiro a descrever o conceito de homologia, definindo-o como “similaridade entre partes”, e separando-o de analogia, “pelo menos na língua inglesa” (Panchen, 1988), porém a aplicação das ideias do conceito é utilizada desde Aristóteles (Russell, 1916). Outros filósofos antigos provavelmente usaram o conceito de homologia ao trabalhar com biologia comparada como Alcmaeon, Empédocles e Hipócrates (Russell, 1916) e, até mesmo, Leonardo Da Vinci (Nordenskiöld, 1935).

O termo “homologia” teve sua origem nomenclatural na geometria (Tait, 1928). Tait por “falta de distinção” faz a separação entre o termo original – homologia posicional – e a homologia como é conhecida na biologia, ou seja, a proposta por Owen – a ideia de “similaridade entre partes”. Por sua importância e aplicação na biologia, o conceito de homologia tornou-se alvo de muitas análises e discussões ao longo de toda a história. A partir de Darwin (1859) o conceito de homologia vem sendo usado sob uma perspectiva evolutiva i.e. “similaridade entre partes com ancestralidade comum”. Sua importância encontra-se desde a taxonomia e filogenia até as atuais biologia molecular e biologia do desenvolvimento (Brigandt & Griffiths, 2007) e ciências culturais (Tëmkin, 2016).

A seguir, será feita uma análise histórica seguindo a cronologia dos conceitos e aplicações de homologia através de períodos históricos – desde a Grécia Antiga até o período atual. As épocas serão separadas e analisadas de forma conectiva.

Análise Histórica do Conceito de Homologia

Grécia Antiga

O conceito de homologia surgiu na Grécia Antiga, não nas ciências biológicas, mas na matemática, especificamente na geometria (Spemann, 1915; Tait, 1928). Ângulos geométricos eram considerados homólogos se similares entre si e essa ideia influenciou a cunhagem do termo na biologia no século XIX, onde Owen (1843) se baseou na geometria para desenvolver a ideia biológica de homologia.

Os filósofos da Grécia Antiga, além de criarem escolas para trabalhar o filosofar, ou seja, ter a filosofia como um estilo de vida, ocupavam-se com muitas áreas afins do conhecimento: matemática, física, astronomia, biologia, e assim por diante. Isto era possível uma vez que a vida social era diferente e que, não havia muitos conhecimentos concretos antecedentes no qual se apoiar (Marías, 1973). Vale ressaltar que o primeiro filósofo não foi o primeiro produtor de conhecimento e evidentemente recebeu algum tipo de ensinamento de seus antecedentes. Esta “falta de conhecimento” permitiu aos gregos trabalharem nas mais diversas áreas da ciência e desenvolver ideias – mesmo apenas de forma prática i.e. de forma onde há a aplicação de uma ideia sem um conceito base – sobre a relação entre os seres vivos. Esta atuação permitiu Aristóteles, por exemplo, agrupar baleias e golfinhos dentro de mamíferos (Aristóteles, *Historia Animalium*).

A Grécia dominava o mundo ocidental nesta época – denominada “Era Clássica” – e se expandiu rapidamente ao longo do mediterrâneo e na parte sudoeste da Ásia. A Magna Graecia, como era chamada, dominava o sul da Itália, a atual Grécia, a costa oeste da Ásia Menor, as ilhas de Chipre e Creta e a costa leste da Europa banhada pelo mar negro (Nordenskiöld, 1935). Mas os gregos não dominavam só a geopolítica, mas também o conhecimento. Essas ideias, como os trabalhos destes

filósofos, em maioria, estão presente apenas em Doxografias e a análise real torna-se limitada – mas não ausente (Marías, 1973). A seguir, serão analisados os trabalhos de Aristóteles, Alcmaeon, Empédocles e Hipócrates, relatando brevemente suas histórias e a relação de seus trabalhos com a aplicação de uma ideia de homologia. Neste período da história, um conceito de homologia não se fazia necessário, uma vez que sua aplicação já era usada por estes autores e sua semântica não era debatida. Os filósofos tentavam buscar princípios naturais para explicar o mundo e os seres vivos. Ainda que aplicassem o conceito de homologia em seus estudos, estes filósofos não tinham a necessidade da formulação de um conceito para a análise comparativa específica. Essa necessidade, vinda do desenvolvimento da biologia comparada, será analisada nos períodos históricos seguintes.

Em relação aos primeiros estudos sobre anatomia comparada pode-se citar os trabalhos denominados “escritos Hipocráticos”, por volta de 420-370 BCE, que por seu conteúdo variado e estilo de escrita diferente, são associados a diferentes autores. Estes trabalhos apresentavam descrições anatômicas e de procedimentos cirúrgicos com detalhes dos ossos, ligamentos, músculos e dos esqueletos. O primeiro estudo anatômico, não associado com cirurgias ou procedimentos médicos, foi realizado por Alcmaeon de Cróton com animais vertebrados (Blits, 1999).

Alcmaeon nasceu em Cróton – pertencente a Magna Graecia –, provavelmente em 510 BCE e foi discípulo de Pitágoras (Jowett, 1875). Escreveu principalmente sobre a área médica, mas também sobre ciência em geral, sendo o primeiro pitagórico a publicar livros científicos (Zeller, 1958). Com base na dissecação de animais, ele reconheceu o cérebro como órgão principal da vida mental (Zeller, 1958: 53). Segundo Russell (1916: 1) Alcmaeon se dedicou mais a fisiologia do que à anatomia e fez comparações entre animais e plantas. Como aponta Russell, seus trabalhos são alvos de dúvidas sobre sua autoria e a veracidade do uso da dissecação, baseado nos problemas da época de se trabalhar com cadáveres; porém esses relatos estão presentes em doxografias. Apesar de seus trabalhos não conterem nenhuma análise *strictus sensu* da ideia de homologia, este filósofo trabalhou diretamente com a fisiologia comparada de animais e plantas, e o uso da aplicabilidade de “similaridade entre partes” é inegável, como a equivalência entre a puberdade e o florescimento em plantas.

Alcmaeon, ao fazer tal equivalência estava determinando uma “similaridade” entre estes dois acontecimentos de desenvolvimento entre animais e plantas (Blits, 1999). A aplicabilidade do conceito de homologia será, até a cunhagem nas ciências biológicas com Richard Owen, analisada através das propostas dos filósofos em cada época da história. O filósofo seguinte que teve uma aplicabilidade do conceito de homologia foi Empédocles.

Empédocles nasceu em Agrigento (antiga Acragas, Magna Graecia) em 495 BCE. Foi, entre seus contemporâneos, o filósofo que mais desenvolveu ideias evolutivas, algumas até inferindo os elementos da Seleção Natural (Nordenskiöld, 1935; Llorentee-Bousquets, 1995). Empédocles trabalhou em várias áreas da ciência e da filosofia e sua originalidade nas ideias propostas o tornam uma figura referencial para a biologia evolutiva (Osborn, 1905). Aristóteles em seu livro *De Partibus Animalium* (Livro I), aponta algum dos erros de Empédocles como falar que muitos dos caracteres presentes nos animais são, na verdade, “resultados de ocorrências incidentais durante seus desenvolvimentos”, como por exemplo, a coluna vertebral dividida em partes por ter sido quebrada ainda enquanto o feto encontrava-se dentro do ventre de sua mãe. Este filósofo ao falar de partes externas presente nos animais, aves e plantas, relaciona tais partes: “pelo, folhagem e a plumagem dos pássaros são um”. De forma que se conhece os trabalhos de Empédocles apenas por doxografias, há uma incerteza da real intenção deste filósofo em relação à sua interpretação sobre a origem ou a composição desses caracteres. Aristóteles, em seu livro *De Generatione Animalium* (Livro VI), tenta esclarecer esta relação ao fazer uma extensa análise das principais características dos pelos, folhas e penas (ou plumagens), incluindo as ideias propostas por Empédocles. Apesar da afirmação de Empédocles não se encaixar no conceito moderno de homologia – “similaridade entre partes com ancestralidade comum” – essa ideia se encaixa no conceito original proposto por Owen (1843). As ideias propostas por Empédocles foram importantes para o desenvolvimento das ideias de Hipócrates.

Hipócrates viveu entre 460-377 BCE, famoso por ser pioneiro das ciências médicas combinando as teorias de Parmênides e Empédocles (Zeller, 1958). Dentre suas ideias importantes para a ciência biológica, escreveu sobre a produção do sêmen

e o papel de cada reprodutor sobre a prole, e sua teoria sobre a pangênese envolve conceitos de hereditariedade (Papavero & Llorente-Bousquets, 1995). Segundo Russell (1916: 1), Hipócrates escreveu e desenvolveu muitas ideias sobre embriologia comparada, principalmente em seu trabalho intitulado “Sobre o Desenvolvimento da Criança”. Segundo Nordenskiöld (1935) o uso do corpo humano na época deste filósofo era proibido e não há evidências que Hipócrates o tenha feito, descrevendo as características humanas, pois, através de dissecação e vivissecação de outros animais. Apesar de não comparar exatamente a relação fisiológica e anatômica entre humanos e outros animais (Nordenskiöld, 1935), Hipócrates os relacionou e, portanto, aplicou a ideia de “similaridade entre partes”. Sem dúvidas, quem mais aplicou esta ideia foi Aristóteles.

Aristóteles nasceu em 384 BCE, em Estagira (península Calcídica) filho de Nicómaco, então médico e amigo do rei da Macedônia. Aos dezoito anos entrou na escola de Platão, onde permaneceu por dezenove anos. Em 343 BCE, Filipe da Macedônia convidou Aristóteles para cuidar da educação de seu filho: Alexandre, O Grande. Aristóteles faleceu em 322 BCE na ilha de Eubeia (Marías, 1973). Este filósofo foi capaz de prover a primeira classificação animal baseado em critérios pré-determinados. Essas classificações não só usaram elementos do conceito de homologia, mas também nas distinções que ele fez, como em seu famoso caso de separar baleias e golfinhos dos peixes. Em *De Generatione Animalium* (Sobre a geração dos animais), Aristóteles disse:

“Nós encontramos diferenças nos vivíparos também quando comparados um com outros. Alguns produzem seus jovens vivos, não só externamente, mas também internamente, como homens, cavalos, cachorros, e todos aqueles que possuem pelos, e entre animais aquáticos, golfinhos, baleias, e tais cetáceos.” *Book I, Ch. 9*

Para Aristóteles, um dos caracteres que separam baleias e golfinhos de peixes é a ausência de brânquias, como na citação: “Tais então são os caracteres que distinguem peixes dos outros animais. Mas golfinhos e baleias e todos outros cetáceos não possuem brânquias [...]” (Aristóteles, *De Partibus Animalium*, Book IV, Ch. XIII).

Este filósofo desenvolveu um dos maiores avanços já feitos nas ciências naturais, identificando e classificando diversos tipos de seres vivos e organizando-os através de um sistema classificativo pioneiro, que foi seguido e reproduzido por centenas de anos (Nordenskiöld, 1935). Como qualquer outro tipo de classificação, a feita por Aristóteles separava os diferentes e agrupava os similares. O agrupamento de seres que compartilhavam características similares era feito por Aristóteles através das “similaridade entre partes” – homologia.

A seguir, veremos o domínio e a queda do Império Romano além do extenso período negro da Idade Média.

Domínio e Queda do Império Romano e Idade Média

Após o reinado intelectual da Grécia, o império romano tornou-se o centro geopolítico no mundo antes do início da era comum. O filósofo romano que mais contribuiu para as ciências naturais foi Lucrecio. Lucrecio (99-55 aec) expôs, através de seu poema *De Rerum Natura* (Sobre a Natureza das Coisas), ideias bem parecidas com as de Empédocles tanto sobre a origem da vida e seus mecanismos em bases naturais (Osborn, 1905). Não é de se admirar que este filósofo também aplicou, em suas ideias, o conceito de “similaridade entre partes”. Lucrecio, no primeiro livro do poema, propõe que nada pode nascer do nada e ao nada retornar. Para isto, os seres e as coisas, mantêm, de alguma forma, algo de imutável:

Ora, é impossível que se passe com os elementos qualquer coisa de semelhante; é efetivamente necessário que subsista alguma coisa de imutável, para que todas as coisas não voltem inteiramente ao nada: tudo aquilo que, mudando-se, sai de seus limites causa a morte do que foi anteriormente [...] São os mesmos os elementos que formam o céu, o mar, as terras, os rios, o Sol, e os que formam as searas, as árvores, e os animais: mas em cada que se movem dispostos de modo diferente.

Para Lucrecio, “qualquer coisa de semelhante” era relacionado à qualidade dos elementos. Diferentes elementos não podem formar a mesma coisa e, por isso, “são os

mesmos elementos que formam o céu, o mar [...]”. A partir desta conclusão de Lucrécio, é possível relacionar “similaridade entre partes”.

Outra ideia que este filósofo ataca é a homeomeria proposta por Anaxágoras – que propõe que as coisas são formadas de partículas menores, e assim por diante, e que essas partículas são heterogêneas – Lucrécio diz:

Primeiro, aquilo a que chama homeomeria das coisas é que, por exemplo, os ossos sejam constituídos por pequeníssimos, diminutos ossos, que as vísceras se formem de vísceras diminutas, pequeníssimas [...] Resta aqui uma leve possibilidade de fuga, e é o que faz Anaxágoras, dizendo que tudo existe misturado e escondido em tudo, mas que só nos aparece o corpo cujos elementos se encontrem em maior número, colocados mais à frente, e com mais eficiência. Isto, porém, está bem longe da verdadeira razão. Se assim fosse, muitas vezes as searas, quando são esmagadas pela terrível força da pedra, mostrariam algum sinal de sangue ou de outras coisas que em nossos corpos se criam.

Lucrécio chega à conclusão de que as coisas não são heterogêneas entre si, ou seja, não possuem partes de outra coisa que não as próprias. Essa visão combinada às suas ideias de hereditariedade e reprodução diferencial (Llorente-Bousquets & Papavero, 1995) dá a Lucrécio uma perspectiva evolutiva, mesmo que não-darwiniana, da “natureza das coisas”. Ao tratar da história natural, Lucrécio se pergunta “Depois, para gerar as coisas tem de haver um modelo; donde tiraram os deuses a primeira ideia de homens, para saberem o que desejavam fazer e o verem claramente no espírito?” Essa menção de Lucrécio a deuses, não impõe uma visão criacionista dos homens (e dos seres vivos), mas sim o ato do ser humano se tornar existente. Em passagens subsequentes, Lucrécio expressa mais sua visão naturalista da origem dos seres: “Mas crescem os variados animais, os de rebanho e as feras, sem que sejam necessários guizos nem as palavras balbuciadas e suaves da ama criadora”. Assim como Empédocles, por não conseguir identificar a origem dos seres vivos, Lucrécio adota uma visão da geração espontânea para o surgimento dos animais menores à partir da Terra; e esta quando jovem junto ao éter poderia ter produzido os animais superiores:

E, mesmo agora, muitos animais saem da terra gerados pelas chuvas e pelo cálido vapor do Sol; não há, pois, que estranhar que muitos mais e muito maiores tenham nascido quando estavam em plena juventude a Terra e o éter [...] Foi então que a terra produziu primeiro as gerações mortais, visto que havia no ar em grande quantidade calor e umidade.

Apesar de sua importância, as obras de Lucrecio e de outros filósofos importantes foram proibidas de serem ensinadas e propagadas. Estas obras, por muitas vezes foram destruídas – e por um acaso a de Lucrecio não foi por completo – devido ao domínio anti-científico durante a Idade Média (cf. Hitchens, 2007).

Após o início da Era Comum, o mundo presenciou a Idade Média ou Idade das Trevas, que foi a época mais pobre em termos de produção científica. Porém, houve autores que não só, produziram ciência como abordaram o conceito e a aplicação de homologia.

Durante o Império Romano, o conhecimento grego foi herdado e preservado à sua maneira (Papavero & Llorente-Bousquets, 1995). Após a queda do império romano do ocidente (476 aec), começa um período de praticamente mil anos denominado Idade Média. Este período é bem conhecido por ataques bárbaros – muitos com bases religiosas – e uma diminuição drástica da produção artística e científica (a volta próspera da arte e da ciência deu-se apenas com o Renascimento) (Hitchens, 2007). Nordenskiöld (1935) cita que o pensamento que determinou a queda da produção científica se deu devido à corrupção da moral, porém, este autor argumenta que a corrupção é um sintoma e não uma causa da decadência da cultura. As causas, segundo Nordenskiöld, são mais gerais, como exemplo a mudança do conceito comum de vida nas sociedades. De qualquer forma, a ciência teve uma redução grande e isso afetou o desenvolvimento e a produção em muitas áreas, marcando esse período como uma “parte negra” do conhecimento.

Apesar de ter tido produção científica durante a idade média, pouco se sabe sobre esse período ainda mais em questões do desenvolvimento do conceito

específicos, como o de homologia. Nesta época, o mundo intelectual foi marcado pelos trabalhos feitos pelos árabes (Osborn, 1905).

Um dos autores na transição do período clássico ao período da Idade Média foi Galen. Segundo Nordenskiöld (1935) Galen – Claudius Galenus, após ir para Roma – nasceu em 131 e seus trabalhos envolveram filosofia, matemática, gramática e leis, dos quais muitos estão perdidos. Galen trabalhou em cima de investigações anatômicas onde se dedicou “especialmente aos símios, que considerava particularmente adequado como material para investigação da anatomia humana”. Dedicou o início do seu trabalho para a mão humana, segundo este autor o órgão mais útil dentre todos. Porém, não trabalhava com a dissecação de corpos humanos, tarefa quase impossível nessa época, e, por isso, o fez através dos símios. Galen claramente usou a ideia de “similaridade entre partes” para descrever a anatomia humana, da mesma forma que Hipócrates fez.

Da época científica obscura da Idade Média, não há nenhum escrito biológico específico. Segundo Nordenskiöld (1935) o trabalho sobre animais – *Physiologus* – que é largamente citado em trabalhos sobre a história da zoologia, não pode ser remetido à essa época. Este tratado, que é uma coleção de histórias relatando o mundo animal, é remetido ao período clássico, e, portanto, anterior a Idade Média, conhecido pela produção de trabalhos deste tipo. Isto se deu pelo fato de que muitas religiões lutavam entre si e todas contra a produção da ciência. Em 632, após a morte de Maomé, a religião que ele havia fundado já havia se espalhado e, nesse momento, os árabes começaram a dominar grande parte do Oriente, norte da África e alguns países da Europa. Os árabes estavam estrategicamente localizados, e assim receberam heranças de conhecimentos gregos e hindus e a utilizaram à sua maneira (Nordenskiöld, 1935). Durante 813 e 833 todo o trabalho de Aristóteles foi traduzido para o árabe (Osborn, 1905), o que permitiu grande incorporação de suas ideias nos trabalhos deles.

Em 1295, Raimundo Lúlio (Ramon Llull – 1232 – 1315) filósofo e teólogo catalão, com obras em árabe e latim, desenvolveu um sistema de classificação botânica denominada *arbor scientiae* (fig. 1, anexo). É passível de se pensar que, no período em

que vivia, Lúlio foi capaz de desenvolver uma ideia de classificação ramificativa (i.e. não-linear) para representar o reino vegetal. Essa classificação, baseada na organização desses seres, reflete e resulta de uma comparação entre eles. A aplicação da ideia de “similaridade entre partes”, portanto, esteve presente para classificação e comparação dos seres vivos na Idade Média.

Após a Idade Média, iniciou-se o Renascimento, período que trouxe de volta a curiosidade científica dentre os indivíduos da sociedade e que permitiu o avanço da ciência, bem como da aplicação da ideia de homologia.

Renascença

No renascimento, muitos artistas e pintores conheciam e se aventuravam no mundo anatômico, principalmente aqueles que trabalhavam com mecânica, uma vez que estes também estudavam anatomia, prática comum à época (Nordenskiöld, 1935). Um exemplo clássico desse cenário é o artista Leonardo Da Vinci (1452-1519). Da Vinci é muitas vezes reconhecido como uma das pessoas mais inteligentes e influentes de toda a história, uma vez que abrangeu várias áreas do conhecimento, muitas das vezes tornando-as interdisciplinares e tentando resolver os problemas cotidianos (cf. Gelb, 2009). Filho ilegítimo do tabelião Piero Da Vinci, estudou anatomia com Andrea Del Verrocchio, que fazia seus alunos estudarem os corpos e músculos para poderem representá-los em ação (Hall, 1962) e que segundo Nordenskiöld (1935: 99) “não só estudou anatomia humana; ele também comparou órgãos similares em diferentes criaturas vivas; ele investigou sensações ópticas”. Assim como Xenófanes, considerou os fósseis como restos animais. Da Vinci teve a oportunidade de estudar os fósseis ao encontrá-los no alto de montanhas da Itália e perguntou-se diversas vezes sobre muitas teorias impostas para explicá-los, principalmente as da bíblia.

Ainda assim, o primeiro uso clássico do conceito de homologia é atribuído a Pierre Belon (1555) em seu livro *L'Histoire de la nature des oyseaux*. Belon comparou o esqueleto humano com o de um pássaro (fig. 2, anexo). Esta figura é representada em muitos trabalhos científicos sobre, no mínimo em partes, a história do conceito de homologia, sendo considerada a representação canônica da homologia e que expressa

bem o que o termo representa. A ideia de “similaridade entre partes” não está expressa somente na organização da disposição dos esqueletos – do homem e do pássaro – feita por Belon, mas também em seu texto. Para representar as semelhanças entre os dois esqueletos, Belon nomeou e numerou os órgãos similares (órgãos homólogos) dos dois esqueletos, de forma que é possível identificar os mesmos ossos em cada um. Uma imagem (fig. 3, anexo) desenhada por Leonardo Da Vinci também expõe o conceito de “similaridade entre partes” do esqueleto humano (fig. 3a, anexo), assim como o comparando com outros vertebrados (fig. 3b, anexo). Outra imagem feita por Da Vinci, demonstra a comparação de dois crânios – um humano e um outro primata (fig. 4, anexo). Em seu trabalho escrito *On the Proportion and on the Movements of the Human*, Da Vinci escreveu sobre as proporções do corpo humano, comparando tanto seu desenvolvimento quanto o tamanho das partes do corpo. Porém é na parte de seu trabalho *Anatomy, Zoology and Physiology* que Da Vinci faz um estudo de “zoologia e anatomia comparada” – conforme o título desta parte específica. Segundo este autor seu livro contém “a descrição do homem, que inclui tais criaturas como são de quase a mesma espécie como símios, macacos e similares, que são muitos”, além de leões e seus similares (panteras, gatos selvagens, tigres, leopardos, lobos, lince, gatos espanhóis, gatos comuns), cavalos e seus similares (mula, burro; com dentes incisores em cima e abaixo) e touros e seus similares com cornos sem incisores de cima como búfalos, gamo, cabra selvagem, javali, antílope-cabra e girafas. Uma citação que deixa claro o uso da ideia de “similaridade entre partes” é:

“Uma segunda demonstração inserida entre anatomia e [o tratado sobre] os seres vivos. Você encontrará aqui para uma comparação, as pernas de um sapo, que possui grande semelhança com as pernas de um homem, tanto nos ossos quanto em músculos. Então, em continuação, as pernas traseiras de uma lebre, que é muito similar, com músculos fortes ativos, pois elas não são oneradas com gordura”.

Da Vinci sabia que os órgãos e os sentidos são alvos de pressões ambientais naturais como expresso na frase a seguir: “Eu disse que a visão é exercitada por todos os animais, por meio da luz; e se alguém alegar contra a visão dos animais noturnos,

eu devo dizer que isso, de uma mesma forma, está sujeito às mesmas leis naturais” (Richter, 1880). As comparações feitas e as imagens demonstrando a ideia de “similaridade entre partes” foi tão comum para a representação desta ideia que até mesmo Richard Owen usou na capa do seu livro *On the Nature of Limbs* (1849) (fig. 5, anexo) uma figura similar à usada por Pierre Belon (fig. 2, anexo) e Leonardo Da Vinci (Fig. 3a,b e Fig. 4; anexo). Este tipo de imagem demonstra a comparação anatômica de órgãos homólogos.

Após o período Renascentista, deu-se início a Era do Descobrimento, marcada principalmente pelas grandes navegações dos países europeus (Portugal, Espanha e Holanda) para as Índias Orientais e para a América. A partir dessas grandes navegações, animais e plantas de outros lugares eram levados aos países navegantes e podiam ser comparados com os animais e plantas nativos. Esse período, conhecido como *Columbian Exchange*, foi expresso tanto em arte quanto em documentos científicos (Nunn & Qian, 2010).

Século XVIII

Nessa época, os animais eram classificados e ordenados em sistemas lineares (e.g. *Scalae Natura*), onde usavam características superficiais de similaridade (Rieppel, 1988). Segundo este autor, “peixes voadores eram classificados como formas intermediárias entre peixes livre natantes e aves, em ambas visões de Benoît de Maillet (1749) e Charles Bonnet (1764). Este último disse que “o que as asas estão para os pássaros, as nadadeiras estão para os peixes”. Uma afirmação extrema baseada na ideia de “similaridade entre partes”.

No início do século, em 1707, nasceu Carollus von Linné – Lineu – que criou um novo sistema de classificação para os seres vivos. Mais tarde, em 1735, Lineu publicou “*Systema Naturae*”, onde desenvolveu a ideia de classificação binomial para os seres vivos, mais tarde ampliados em seu *Princípios da Nomenclatura* (1751). Seu método classificativo consiste em um nome composto de duas palavras latinizadas – e, portanto, fixas – para cada espécie (Dickinson, 1967). Esse sistema de classificação permitiu um grande avanço para as ciências naturais, pois além de dar um nome fixo e

universal para cada espécie, proporciona um agrupamento dos seres vivos em um sistema hierárquico. Tal hierarquia agrupa os seres conforme suas semelhanças e.g. mamíferos. Essa organização permitiu a Lineu classificar o homem dentro de primatas, ao lado de outros símios. O sistema de classificação binomial já havia sido usado antes pelos irmãos Johann e Gaspard Bauhin. Os irmãos Bauhin, ambos botânicos, trabalharam e classificaram diversas plantas da Suíça (Nordenskiöld, 1935). Em 1619, Johann publicou *Historia Plantarum Universalis: nova, et absolutissima, cum consensu et dissensu circa eas*, uma enciclopédia notável sobre a diversidade e a classificação das plantas.

Mais uma vez, é importante destacar que não é apenas no uso claro e na discussão direta do conceito de homologia que devemos nos deter. Todo o uso de um sistema comparativo e classificatório, passa diretamente pela aplicação do conceito de homologia mesmo que de forma inconsciente em seu sentido sintático. Assim, com o encerramento período renascentista e o século XVIII, dá-se início a uma revolução científica com um aumento de observações objetivas, estratégias experimentais e publicações de resultados. A partir do século XIX, e principalmente XX, a ciência como um todo cresceu.

Século XIX

Após o florescimento da anatomia comparada e da embriologia, fez-se necessária a criação de um termo que classificaria as similaridades entre partes. Porém, este termo não poderia ser aplicado tanto à similaridade de função quanto à similaridade de “tipo”. Geoffroy St-Hilaire (1830) definiu similaridade essencial. – i.e. de “tipo” – como *analogia*. Suas visões evolutivas foram confrontadas por George Cuvier, criacionista que defendia a ideia de que as espécies eram criadas separadamente e os fósseis eram tentativas de criação anteriores onde deus teria feito uma catástrofe para abrir espaço a uma nova criação (Rieppel, 1994). O debate entre St-Hilaire e Cuvier foi o começo da separação entre a fisiologia e a anatomia comparada (Tait, 1928: 151), uma vez que cada área possuía “suas próprias técnicas

por seus próprios motivos particulares”. O uso de diferentes termos para representar similaridade, fez com que Owen propusesse uma definição para cada conceito.

Richard Owen

Na comunidade científica pairava uma necessidade de separar e conceituar as similaridades funcionais e de tipo. O primeiro a fazer isso, de forma contundente, foi Richard Owen (1843; 1866). Ele separou estas duas ideias em analogia e homologia, respectivamente. Por sua publicação ser antes de Darwin e, principalmente, por ser criacionista, Owen não insere nenhuma perspectiva evolutiva para seu conceito de “similaridade entre partes”.

Segundo Panchen (1994) Owen adicionou, em seu livro de 1848 *On the archetype*, uma nota “repleta de ironia” a Hugh Strickland. Strickland (1846: 356) creditou a separação dos conceitos de homologia (denominada *affinity*) e analogia a William Sharp Macleay (1821):

Zoólogos há muito tempo estão cientes que certos conjuntos de caracteres produzirem um método arbitrário ou artificial se empregados para classificação, enquanto outros parecem atribuí-los a um sistema natural, mas a questão foi envolvida obscuramente até a época de Macleay, que foi o primeiro a nos dar uma clara definição sobre a distinção entre AFINIDADE e ANALOGIA. (Panchen, 1994).

“Assim”, conclui Panchen, “ao menos em inglês, a distinção entre afinidade (reconhecida por homologia) e paralelismo (reconhecido por analogia) foi feita primeiramente por Macleay ... ”.

Owen (1843) definiu partes homólogas como “o mesmo órgão em diferentes animais sob cada variedade de forma e função”. Além disso, dividiu o conceito de homologia em três: Homologia Especial, Homologia Geral e Homologia Serial. Esta divisão se fez necessária uma vez que a aplicação da ideia de “similaridade entre partes” era amplamente aplicável em diferentes tipos de análise – e.g. em diferentes

organismos, no mesmo organismo ou referente ao tipo. Referente às análises, Owen definiu os conceitos de homologia como:

- *Homologia especial* é a “correspondência entre uma parte ou órgão, determinado por sua correspondente posição e afinidade, com uma parte ou órgão em diferente animal; a determinação de tal homologia indica que esses animais são construídos sob um tipo comum”.

- *Homologia geral* é “uma relação superior de homologia ... na qual a parte ou série de partes suporta o tipo geral ou fundamental ... Assim quando o processo basilar do osso occipital humano é determinado o “centro” ou “corpo” da última vértebra cranial”.

- *Homologia Serial* tem como exemplo “... o fêmur, embora repetindo em seu segmento o úmero no mais avançado segmento, não é seu homônimo – não adequadamente, portanto, seu homólogo”.

As principais ideias de Owen para o conceito de homologia foram, primeiramente, separar os conceitos de homologia e analogia. Em seu trabalho, este autor não fez qualquer menção de que estes conceitos seriam opostos entre si. Para representar a conexão entre as homologias, Owen utilizou da perspectiva idealista de Platão onde existia um tipo ideal de uma espécie (ou de taxa superiores) do qual a similaridade entre esses órgãos seria proveniente (i.e. Homologia Geral). As homologias especial e serial representariam, respectivamente, a “similaridade entre partes” entre diferentes organismos e no mesmo organismo.

Charles Darwin (1859)

Pouco depois da publicação de Owen, Charles Darwin publicou sua teoria da evolução por seleção natural, onde identificou a existência homologias como uma das evidências corroborativa. Um exemplo dessa relação de homologia e evidência da evolução é a disposição e composição dos ossos de baleias e morcegos, devido à

ancestralidade comum, e não a um padrão tipo ou arquétipo. Com o uso do termo “afinidade”, mais comum na sua época, Darwin disse “os caracteres que naturalistas consideram como amostra de afinidade verdadeira entre duas ou mais espécies são aqueles que foram herdados de um parente comum...” (1859: 420) e “A construção homóloga de todo o quadro nos membros da mesma classe é inteligível, se admitirmos sua descendência de um progenitor comum” (1871: I:31). Uma discussão foi formada por diferentes interpretações da relação feita por Darwin do conceito de homologia como evidência de sua teoria (cf. Nixon & Carpenter, 2011; Brower & de Pinna, 2012). Tais ideias podem ser vistas mesmo antes da publicação de *A Origem das Espécies*, e antes da publicação de Owen, em um manuscrito de 1842, que Darwin reservou apenas para amigos íntimos (e.g. Charles Lyell) e sua mulher, no qual expõe suas ideias evolutivas. Neste manuscrito, Darwin escreveu: “A origem de gêneros e subgêneros, ..., não é difícil sob a noção de sucessão genealógica e de acordo com o que sabemos de gradações similares de afinidade em animais domésticos” (Darwin, 1842, 1909). Após a teoria da evolução ter ganho certa aceitação científica, Owen escreveu: “a mais inteligente ideia de partes homólogas em tais séries é que elas acontecem por herança” (Owen, 1866).

Thomas H. Huxley

Huxley era considerado o bulldog de Darwin. Além de amigo íntimo de Darwin, este autor abraçou a teoria da evolução por seleção natural e foi seu grande defensor, apresentando diretamente a ideia de que homologia é uma evidência da teoria da evolução.

Em seu artigo de 1849, Huxley explica:

“Os órgãos de dois animais ou famílias de animais são homólogos quando suas estruturas são idênticas, ou quando as diferenças entre eles podem ser creditadas pela simples lei do crescimento. Quando dois órgãos diferem significativamente, suas homologias podem ser determinadas de duas formas, sendo 1) identificando o curso de desenvolvimento dos dois até chegarmos em estágios similares no mesmo ponto; ou 2)

identificando entre os dois a série de formas derivadas de outro animal aliado aos dois” (Huxley, 1849: 425).

Apesar de parecer uma visão evolutiva para afinidade (e o conceito de homologia, ver abaixo), Huxley é conhecido por não ter tido uma visão evolutiva antes de conhecer o trabalho de Darwin (Desmond & Moore, 2009). Ao final do artigo, Huxley (1849: 429) conclui

“[...] os vários órgãos são homólogos e as famílias tem uma afinidade real uma com as outras e devem formar um grupo”. Por afinidade real Huxley entende uma relação de homologia: “Mas para demonstrar que uma afinidade real existe entre diferentes classes de animais, isso não é suficiente apenas ao ponto de que certas similaridades e analogias existem entre elas, é preciso demonstrar que elas são construídas sob o mesmo tipo anatômico, que, de fato, seus órgãos são homólogos” (1849: 425).

Indiretamente, Huxley está formando grupo com base no conceito de homologia – ideia presente na metodologia filogenética.

De fato, afinidade, termo como era aplicado nessa época, só vai ter uma perspectiva evolutiva com Darwin: “A afinidade real de todos os seres orgânicos é devido à herança ou descendência comum” (Darwin, 1859: 479). Huxley parece ter chegado bem perto de ter percebido uma perspectiva evolutiva, mas não o fez. Darwin e Huxley só se conheceram pessoalmente em 1853 (Desmond & Moore, 2009), apesar de trocarem cartas anteriormente. De qualquer modo é praticamente impossível que Darwin o tenha apresentado suas ideias evolutivas – escritas em manuscritos não publicados em 1842 e 1844.

Edwin Ray Lankester

Logo após a publicação de *A Origem das Espécies*, Lankester (1870) dividiu o conceito de homologia em homogenia e homoplasia. Essa divisão foi feita com base na ideia evolutiva de ancestralidade comum; a terminologia “homogenia” para designar

homologia (com ancestralidade comum), não foi amplamente aceita e usada, mas a definição de Lankester forneceu o padrão moderno para o conceito de homologia (Jardine, 1967). Para Lankester, homogenias são estruturas “geneticamente relacionadas, na medida em que elas tem um único representante de ancestralidade comum” (1870: 36) e homoplasias são estruturas

“Quando forças idênticas ou similares, ou ambientes, atuam sobre duas ou mais partes de um organismo que são iguais ou parecidas, as modificações resultantes serão iguais ou parecidas. Assim, se, ao invés de partes similares no mesmo organismo, nós supuséssemos a mesma força agindo sobre partes de dois organismos, onde tais partes são iguais ou parecidas [...] os resultados serão iguais ou parecidos [...] Eu proponho chamar, para este tipo de similaridade, homoplasia” [traduzido e modificado pelo autor, (1870: 39)].

Lankester claramente separa o conceito de analogia das duas ideias diferentes dentro do conceito de homologia: homogenia (com descendência comum) e homoplasia (sem descendência comum). Após o trabalho de Lankester, a aplicação do termo homologia na análise evolutiva tornou-se essencial e alvo de grande debate, apesar da discussão sobre o termo homologia ter seu começo na própria inclusão da ideia de ancestralidade comum.

A divisão feita por Lankester é a primeira dividindo homologia em duas partes sob perspectivas diferentes: a homologia proposta por Owen sem a perspectiva evolutiva i.e. com origens independentes (*Homoplasia* para Lankester); e a ideia de homologia, antes proposta indiretamente por Darwin (1859), é diretamente firmada por Lankester (1870) sob a perspectiva evolutiva. As principais ideias de Lankester para o conceito de homologia foram a sua divisão e a proposta de uma nova nomenclatura para tais divisões. É possível ver em Lankester também um abandono, pela primeira vez, da ideia de homologia serial.

O trabalho de Lankester influenciou muitos outros autores. Karl Gegenbaur, anatomista alemão indicou que a anatomia comparada é uma evidência da teoria evolutiva, desenvolveu uma tabela com os diferentes usos do conceito de homologia

até então (Osborn, 1902). A ideia expressa por Gegenbaur (1898) de “Homotypy”, que é a ideia de homologia serial para órgãos opostos (fig. 6, anexo), é defendida por Montgomery (1902, ver a seguir) como a ideia completa de homologia serial.

St-Mivart

Uma resposta ao trabalho de Lankester foi dada por St. Mivart na mesma edição da revista (St-Mivart, 1870), porém St. Mivart tenta dar um suporte não evolutivo para o conceito de homologia e seu trabalho não teve grandes consequências a longo prazo. Ao contrário de Lankester, St. Mivart propõe que os conceitos de Owen devem ser mantidos, tanto de homologia quanto de analogia, porém destrincha 25 categorias dentro desses dois conceitos. Mivart foi um autor conhecido por fazer diversas críticas à ideia evolutiva de Darwin, com base na perspectiva criacionista e baseando-se nas ideias de Owen.

Charles Darwin (1876)

Em 1876, Darwin publicou a sexta edição de *A Origem das Espécies* com algumas modificações e, por isso, está separado em uma nova seção.

Darwin (1876) modificou a parte introdutória sobre outros autores que o precederam, de alguma forma, na ideia de evolução; essa alteração teve início a partir da segunda edição (1860). Nesta sexta edição, Darwin acrescentou os termos propostos por Lankester (1870) – homogenia e homoplasia – fazendo referência ao “notável trabalho” e, assim como na primeira edição, utiliza o conceito de homologia serial (Darwin, 1876: 438). Um fato importante desta edição é o insight sobre a ideia de parcimônia, ideia que mais tarde iria ser inserida na metodologia filogenética (ver Farris). Segundo Darwin (1876: 117) “[a] seleção natural está continuamente tentando economizar cada parte de sua organização”, citando algumas analogias no caso de cirrípedes.

Muitos trabalhos propostos a partir do final do século XIX trouxeram avanços no entendimento do conceito de homologia. De acordo com Spermann (1915) o

conceito de homologia, no século XIX, teria três linhas condutoras diferentes: idealística, histórica e causal-analítica. A primeira representa a ideia canônica de Owen, onde as características “gerais” representavam o “ideal” i.e o “arquétipo” – representados por (Camper, Goethe, Geoffroy de St. Hilaire, and Owen). A segunda representa a biologia comparada e a filogenia, representados por Darwin, Haeckel, Gegenbaur e Muller. A terceira é representada pela morfologia causal e *Entwicklungsmechanik*. Laubichler (2000: 2;778) argumenta que todos os conceitos até o século XX se encaixam nessas três categorias e que, às vezes, alguns podem ser uma combinação delas. Ainda segundo Laubichler o período histórico seguinte da biologia comparada adicionou duas dimensões temporais a essa discussão: uma ontogenética e outra filogenética.

Desta forma, encerra-se o século XIX e tem-se início do século XX. Neste período o conceito de homologia torna-se mais amplo e passível de debates. É neste século que a maioria das propostas sobre o conceito de homologia foram feitas, reflexo do desenvolvimento das metodologias evolutivas, assim como o próprio estabelecimento da teoria da evolução.

Século XX

O início século XX foi marcado por grandes descobertas científicas como as de Albert Einstein (1915) da teoria da relatividade geral, Wegener (1915; 1966) com a proposta da deriva continental, Edwin Hubble (1924) com a descoberta de que a Via Láctea é apenas uma de várias galáxias, George Lemaître (1927), com a teoria do BigBang e (1929) com a hipótese de expansão dos universos, além de muitos outros avanços, como, mais especificamente na biologia, a descoberta do DNA como estrutura helicoidal (Crick & Watson, 1953), a genética de populações (Hamilton, 1964), e a redescoberta das leis de Mendel, feita concomitantemente por Hugo de Vries, Carl Correns (e provavelmente Tschermak) em 1900, entre muitas outras. Esses e outros avanços científicos influenciaram o entendimento mais profundo do processo evolutivo. Com esse novo contexto, o embasamento evolutivo nas definições de homologia foi solidificado (Jardine, 1967). Estas definições não discutiam diretamente

se os caracteres eram hereditários entre espécies sucessivas ou não, uma vez que a ideia de hereditariedade ainda era recente no início do século XX. Alguns autores (e.g. Schindewolf, 1937; 1950; Kälin, 1941, 1945; Naef, 1926, 1927; Zangerl, 1948; Mottier, 1903; Tsou, 1914) relacionavam a homologia com uma explicação idealista, mesmo no final do século XX (e.g. Sattler, 1984), apesar da ideia de hereditariedade estar presente no final do século XIX (Tait, 1928). Essa definição de Haeckel é muito similar à de Gegenbaur (1870: 80): “Homologia Especial é a relação entre dois órgãos que tiveram uma origem evolutiva comum e que, como um corolário, surgiram de um mesmo rudimento embrionário (Anlage)”, como utilizaram o conceito de homologia sob a perspectiva evolutiva Huxley (1880), Hubretch (1897), Kingsley (1899), Osborn (1902, 1905), Taylor & Bonney (1905), Browne (1908).

As maiores discussões dessa época focaram na confusão entre os termos homologia e analogia – talvez herdada de G. St-Hilaire (1818) –, e sobre as ideias de identidade e similaridade – de partes ou órgãos. Durante todo o século XX, a aplicação do conceito de homologia estava estabilizada nos estudos de anatomia comparada (Szarski, 1949), cromossômicos (Cooper & Brink, 1937), matemáticos (Steenrod, 1943; Etkin & Livingston, 1947), além de análises sobre o próprio conceito de homologia (Tait, 1928; Moment, 1945; Haas & Simpson, 1946; Boyden; 1935; 1942; 1943; 1945; Jardine, 1967; 1969; Jardine & Jardine, 1970; Patterson, 1980; Sattler, 1984; de Pinna, 1991; Brower & Schawaroch, 1994). Adiante, serão analisadas algumas contribuições diretamente relacionadas ao o conceito de homologia, assim como as diferentes propostas e discussões realizadas.

Henry F. Osborn

Em 1902, Henry Osborn discute a proposta de Huxley (1880) sobre a origem dos mamíferos a partir de anfíbios primitivos, defendida por Hubretch (1897) e Kingsley (1899), apoiados com base em dados das membranas fetais e homologia do osso quadrado, respectivamente. Huxley defendia sua argumentação baseado na ideia de que o par de côndilos dos mamíferos era derivado de estrutura similar dos anfíbios. Entretanto, Osborn propôs que os côndilos occipitais dos mamíferos surgiam na

verdade dos ossos equivalentes nos répteis. Obviamente, independente da veracidade das propostas específicas, o uso do conceito de homologia sob a perspectiva evolutiva de Darwin estava sendo empregado pelos autores da época.

Osborn introduziu a ideia de homologia latente (ou potencial), baseado no trabalho de Lankester (1870). Para Osborn, homologias latentes são “casos de evolução independente de órgãos aparentemente homólogos”. Porém, Osborn parece ter confundido os conceitos de homologia, homogenia e homoplasia. Ele mesmo admite o fato, após fazer uma citação do trabalho de Lankester, afirmando: “Isso indica que subsequentes autores, eu próprio incluído, têm feito mal uso do termo “homoplasia”, confundindo-o com “paralelismo” e “convergência” que, como podemos ver, podem afetar absolutamente estruturas não-homólogas.

Ao separar paralelismo e convergência de homoplasia, Osborn apresenta uma tabela (fig. 7, anexo) onde encaixa essas ideias dentro do conceito de analogia. Em seguida, Osborn expande o que seria homoplasia: “homoplasia deveria ser confinada a estruturas nas quais existe um elemento de homologia” (Osborn, 1902: 265). Em uma cuidadosa análise comparativa da evolução dos dentes nos mamíferos, Osborn chega à conclusão que “ nós podemos dizer que ao menos nos dentes a *homoplasia envolve leis de homologia latente ou potente*” [grifo do autor], uma vez que, segundo ele, as cúspides homoplásticas não surgem da seleção de variações fortuitas”. Para Hall (2007: 457) a homologia latente (ou potente) “fornece um exemplo seguinte de estruturas homoplásticas surgindo de bases de desenvolvimento estabelecidas cedo na evolução e pode sustentar os conceitos de pré-adaptação ou exaptação”.

Osborn teve como ideia principal sobre homologia a sua categorização de homoplasia, paralelismo e convergência como subparte do conceito de analogia, além da proposta de novas terminologias para representar homologia. Estas ideias estavam sendo discutidas por outros autores (e.g. Montgomery, 1902).

Thomas Montgomery (1902: 208) em seu artigo *On phylogenetic classification* oferece um capítulo dedicado apenas aos tipos de homologia. Após descrever os três tipos propostos por Owen, Montgomery propõe que a *homologia serial* deveria chamar-se *Homotypy* e que o termo “homólogo” deveria ser empregado apenas a partes em diferentes espécies. Propõe ainda que após a “teoria da descendência” (i.e.

teoria da evolução) e o abandono das ideias de “plano” ou “tipo” (i.e. arquétipo), órgãos ou partes homólogas passaram a ser definidos por relações de descendência genética. Seu ponto de vista pode ser interpretado como similar ao de Lankester, porém Montgomery mantém o uso do termo homologia para a homogenia proposta por Lankester e propõe a alteração dos outros tipos de homologia. “Sob a ideia de homologia”, diz Montgomery (1902: 209), “nós devemos entender “homophyly”, e restringir no que se entender por “homologia” à ideia de “Homologia Especial”.

Alan Boyden

Alan Boyden, zoólogo estadunidense, foi um dos autores que mais debateram o conceito de homologia até meados do século XX. Em seu artigo de 1935, apresenta a ideia de que apesar da importância do conceito de homologia para a taxonomia, seu significado estava sendo depreciado por alguns autores por ser supostamente ambíguo e de difícil delimitação. Boyden diz que a principal definição, até o ano da publicação de seu trabalho, era de Dendy (1916), onde homologia é “identidade estrutural essencial devido a ancestralidade comum”; a palavra “descendência”, neste sentido, explicita uma perspectiva genética. A seguir, Boyden faz uma longa análise de como a genética suporta a homologia, sugerindo critérios necessários para seu teste i.e. reconhecer órgãos homólogos. Segundo Jardine (1967) muitos autores deram crédito à genética devido ao aumento de prestígio da área naquela época (i.e. a genética clássica), mas a definição, em termos de ancestralidade comum, “tem permanecido ortodoxa”.

Ainda em meados do século XX, Boyden (1943) faz uma análise, celebrando os 100 anos da publicação de Owen, sobre os conceitos de homologia e analogia e apresenta uma relação das definições feitas (fig. 8, anexo). Ele cita que apesar de 100 anos de história, os zoólogos ainda usam erroneamente os dois conceitos, algumas das vezes confundindo as definições entre si. Boyden tenta ainda desmistificar as inter-relações dos conceitos de analogia e homologia e das diferentes ideias dentro da homologia. O autor propõe que os conceitos de homologia e analogia de Owen ainda são adequados para o uso de sua época. Boyden é o primeiro autor a criticar

diretamente o conceito de homologia serial (Boyden, 1943), ao afirmar que este “não tem um suporte de relações genéticas”.

Uma discussão indireta de que Boyden participa é a introdução da relação entre os conceitos de ontogenia e homologia. O processo ontogenético – i.e. ontogenia – é a história de vida de um indivíduo, tanto embrionária quanto pós-natal. Segundo Gould (1977: 71-72) “a reinterpretação das leis de Von Baer como critério para reconhecimento de homologia evolutiva deve classificar como a primeira afirmação da relação entre embriologia e evolução de Darwin”. As leis de Karl Von Baer, citadas por Gould, são 4: os caracteres gerais de um grande grupo de animais aparecem primeiro em sua embriologia; caracteres menos gerais se desenvolvem dos mais gerais; cada embrião de uma dada espécie, em vez de passar através de estágios de outros animais, se distanciam deles; o embrião de um higher animal nunca é igual ao adulto de um lower animal, mas apenas ao seu embrião (Von Baer, 1828: 224; Gould, 1977). Boyden (1935) faz uma longa relação das interações dos genes e dos órgãos homólogos, incluindo uma discussão sobre seu efeito durante o desenvolvimento do indivíduo i.e. ontogenia. De fato, Boyden não faz nenhuma relação direta entre homologia e ontogenia, mas a sua ideia está presente.

Além dessas discussões sobre a definição e o conceito de homologia, a ciência evolutiva estava discutindo também a metodologia para reconstruir a história evolutiva dos seres vivos e escolas de diferentes metodologias (viz. escola evolutiva, taxonomia numérica e sistemática filogenética) A seguir será apresentado um resumo de cada escola com ênfase em suas consequências para a discussão do conceito de homologia.

Taxonomistas Evolutivos

Neste período histórico do desenvolvimento da sistemática, a primeira escola a se delimitar foi a autointitulada evolutiva (1936 – 1947), defendida principalmente por Julian Huxley, Theodosius Dobzhansky, G. G. Simpson e Ernst Mayr. Os taxonomistas evolutivos não criaram nenhum método próprio de classificação dos seres vivos. Apesar de manterem o sistema de classificação criado por Lineu, o consideravam limitado (Wheeler, 2012). Eles utilizavam a morfologia como critério de

reconstrução da história evolutiva, com alta dose de intuição ao estabelecer parentesco entre os grupos. O método logo se mostrou ineficiente para classificar e organizar os seres vivos, uma vez que sua subjetividade inerente resultava em conclusões diferentes de cada autor para o mesmo problema, sem um critério objetivo de resolução. Os taxonomistas evolutivos certamente utilizavam conceitos de homologia, uma vez que o teste de homologia era considerado a base da filogenia (Hubbs, 1944). Nesta época, os pesquisadores começavam a usar caracteres fisiológicos e não só morfológicos para a análise da história evolutiva e assim o conceito de homologia tornou-se limitado, uma vez que estava restrito em teoria apenas a estruturas morfológicas.

Taxonomistas Numéricos

Para tentar diminuir a arbitrariedade do método classificatório, organizou-se a escola fenética, ou taxonomia numérica, em meados da década de 1950. Os participantes dessa escola eram céticos com relação à viabilidade de se reconstruir a história evolutiva dos seres vivos. Assim, propunham que classificações realistas apenas poderiam ser implementadas através de uma quantificação "neutra" das semelhanças e diferenças, analisadas por métodos matemáticos supostamente objetivos. Semelhanças, neste caso, eram tratadas como indiferentes com relação a seu valor como evidência de ancestralidade comum. Os mais ativos dessa escola foram Sokal, Sneath e Rohlf. A tradição fenética surgiu contemporaneamente aos primeiros computadores de grande capacidade, uma vez que necessitavam de um sistema deste tipo para as análises de dados (Wheeler, 2012). A escola fenética representou uma força poderosa na sistemática da época, mas apenas por um curto período.

Willi Hennig e a Sistemática Filogenética

A sistemática filogenética, ou cladística, teve seu início efetivo após a tradução, para o inglês do trabalho de Hennig, em 1966. A metodologia proposta tornou-se rapidamente a mais utilizada, em comparação com a taxonomia numérica, por ser não

somente mais eficiente, como também consistente com os resultados do processo evolutivo.

Esta escola usa, como forma principal de análise, o conceito de monofiletismo (i.e. grupos naturais). Os grupos naturais, que anteriormente eram representados tanto pelos grupos monofiléticos como parafiléticos, são agora restritos aos grupos estritamente monofiléticos no sentido Hennigiano, evidenciados por sinapomorfias. Os resultados são expressos em forma de cladogramas, que são representações gráficas no qual cada clado, ou ramo, representa uma linhagem evolutiva.

Um dos conceitos mais importantes da metodologia proposta por Hennig é a sinapomorfia. Para Hennig, sinapomorfia é a condição que diagnostica grupos monofiléticos, que são aqueles cujos elementos são mais próximos entre si que a quaisquer outros fora do grupo (Hennig, 1965).

Hennig não faz nenhuma menção direta entre a equivalência dos conceitos de homologia e sinapomorfia, embora isso possa ser inferido em algumas passagens (cf. Brower & de Pinna, 2012) mas apenas de forma parcial pois para Hennig, uma sinapomorfia é uma homologia, mas nem toda homologia é uma sinapomorfia.

Hennig afirma que uma ausência pode ser um caráter e, portanto, evidência de um grupo monofilético i.e. uma homologia. Hennig, portanto, adota a conexão de homologia com ancestralidade comum. Se um órgão é compartilhado por duas ou mais espécies, mas ausente no ancestral comum, então trata-se de uma homoplasia. Assim, homoplasias só são inferidas após a análise filogenética – i.e. a leitura do cladograma. Esta ideia está relacionada diretamente com o Princípio Auxiliar de Hennig, que diz “sempre assumo homologia na ausência de evidência contrária” (Hennig, 1950; 1966).

Além dos conceitos de apomorfia e plesiomorfia (e seus derivados), Hennig propôs o conceito de *semaforonte*. O semaforonte é um indivíduo em um dado momento temporal infinitesimalmente curto (Hennig, 1950). Assim, um semaforonte não é um animal ou uma espécie (ou um táxon), mas sim uma parte de seu ciclo de vida. Para Hennig (1950: 9), não é possível especificar o semaforonte como uma entidade útil para uma sistematização (Rieppel, 2003). Desta forma, não é possível relacionar homólogos de dois ou mais semaforonte. Apesar de Havstad *et al.* (2015) ter proposta uma visão semaforônica de homologia.

Ao propor uma nova metodologia, Hennig discutiu diretamente ou indiretamente algumas ideias do conceito de homologia. Suas principais contribuições ao assunto foram considerar a sinapomorfia como condição para formar grupos monofiléticos e as ausências como homologias.

Adolf Remane

Por ser conterrâneo e contemporâneo de Hennig, Remane compartilha de muitas ideias do pai da sistemática filogenética. Focou seu trabalho no “sistema natural” (Remane, 1952; Richter, 2016). O arcabouço estrutural de seu trabalho é todo baseado no conceito de homologia, que considerava a ideia central do sistema natural. Remane achava que o sistema natural formava a base da filogenética e não o contrário (Richter, 2016: 68). Apesar de todas as suas críticas à sistemática filogenética, não era contra esta metodologia.

Remane se posicionou contra a ideia de homologia serial, não ofereceu uma definição para o conceito de homologia (de Pinna, 1991) e rejeitava a perspectiva evolutiva (Richter, 2016). Assim como os outros autores até agora, Remane via a homologia como essencialmente baseada na ideia de similaridade (Laubichler, 2000).

Sua principal contribuição para o tema foi a formulação de critérios para o reconhecimento de homologias: três principais e três auxiliares. Esses critérios eram a base para a identificação de homologias específicas e foram debatidos ao longo da história.

Os três principais critérios de Remane são:

- **O critério posicional:** “Homologia pode ser reconhecida por posição similar em sistemas de caracteres comparáveis” (Remane, 1952: 33; retirado de Williams & Ebach, 2007).
- **O critério estrutural:** “Estruturas similares podem ser homologadas, sem referência a posição similar, quando elas concordam em características especiais numerosas. A

certeza aumenta com o grau de complicação e a concordância nas estruturas comparadas (Remane, 1952: 46; retirado de Williams & Ebach, 2007).

- **O critério transicional (Stetigkeitskriterium):** “Mesmo estruturas não-similares de diferentes posições podem ser consideradas homólogas se formas transicionais entre elas podem ser evidenciadas [...] As formas transicionais podem ser retiradas da ontogenia da estrutura ou podem ser sistematicamente verdadeiras formas intermediárias” (Remane, 1952: 49; retirado de Williams & Ebach, 2007).

Os três critérios auxiliares de Remane são:

- **O critério conjuncional geral:** “Mesmo estruturas simples podem ser consideradas homólogas quando elas ocorrem em um grande número de espécies adjacentes” (Remane, 1952: 64; retirado de Williams & Ebach, 2007).
- **O critério de conjunção especial:** “A probabilidade da homologia de estruturas simples aumenta com a presença de outros similares, com a mesma distribuição entre espécies mais semelhantes” (Remane, 1952: 64; retirado de Williams & Ebach, 2007).
- **O critério conjuncional negativo:** “A probabilidade de homologia de caracteres diminui com a frequência de ocorrência de tais caracteres entre espécies que são certamente não aparentadas (Remane, 1952: 64; retirado de Williams & Ebach, 2007).

Os critérios propostos por Remane são utilizados por outros autores tanto para caracteres morfológicos (e.g. Coddington, 1989) como para comportamentais (e.g. Wenzel, 1992).

Sneath e Sokal (1963; 1973) são os pais da escola fenética. A metodologia usada, como já citado acima, não tinha nenhuma referência à ancestralidade comum e, portanto, qualquer tipo de semelhança era usado para agrupar diferentes espécies em um táxon. Nesta metodologia, os caracteres recebem peso a priori, o que muda a topologia e direciona o resultado final. Por isso, sofreu diversos ataques (e.g. Watanabe, 1969; críticas e discussões ver Sneath, 1971), principalmente após a consolidação das ideias de Hennig em 1966.

Sneath & Sokal (1973) cunharam o termo “homologia operacional”. Para eles, caracteres são operacionalmente homólogos quando são muito similares de forma geral e particular (Cracraft, 1967).

Nicholas Jardine

Jardine apresenta uma visão matemática do conceito de homologia (1967), juntamente com interessantes discussões sobre o tema.

Segundo Jardine (1967) muitos autores citaram o fato da homologia ser um “círculo vicioso e a objeção parece ser bem-fundamentada”. Essa ideia significa que para uma parte ou órgão X em um organismo ser homóloga à parte Y em outro organismo, precisa ser evidenciado que ambos derivam da parte Z em um ancestral comum. A confusão se instala no momento em que a “homologia, em si, é percebida identificando as partes X e Y com a parte Z”. Jardine continua discutindo o assunto “A objeção não é apenas essa, desde que a série de fósseis é incompleta, a homologia só pode ser inferida indiretamente”. Ao final, Jardine propõe um método distinto para os dois tipos de relação de partes similares:

- i. Correspondência em posição; isto é, homologia com respeito a alguns conjuntos de relações espaciais. Homologias que satisfazem a hipótese evolutiva podem ser chamados de *homologias filogenéticas*.
- ii. Similaridade em forma, estrutura ou aparência; isto é, semelhança com respeito a alguns conjuntos de atributos.

Em seu artigo de 1969, Jardine volta à discussão da definição de homologia e seu aspecto lógico circular:

Muitos autores têm demonstrado que definir homologia entre partes de organismos em termos de derivação de um ancestral comum é inadequado, em parte porque tal definição é logicamente circular, e em parte porque isto não está relacionado com o modo que homologias são, em prática, estabelecidas. (1969: 327)

Para resolver essa questão, faz a distinção entre dois tipos de homologia: *homologia topográfica* e *homologia filogenética*, sendo que este último “tem que ser considerado como um caso especial” do primeiro (Jardine, 1969: 329). Jardine começa a discussão definindo o conceito de homologia topográfica, onde há certas condições que uma correspondência em posição relativa precisa preencher. Após discutir essas condições, Jardine explica que “cada homologia topográfica é uma correspondência em posição relativa com respeito a alguma seleção de partes e relações espaciais” e a posição relativa se tornou um critério para a inferência de homólogos: “um critério básico de homologia é a correspondência de posição relativa; isto é, a correspondência de posição relativa é uma condição necessária para partes serem homólogas” (Jardine, 1969: 357).

Encontrar as partes homólogas, para Jardine, compreende duas etapas, que chamou de: classificação primária e classificação secundária:

“O processo de encontrar homologias, isto é, identificar partes de entidades complexas que correspondem com respeito a um conjunto de relações, pode ser chamado de classificação primária. Taxonomia, o processo de agrupar conjuntos de entidades complexas com base em suas semelhanças, pode ser chamado de classificação secundária”. (1969: 357).

Esta dicotomia fez com que no artigo de 1970, Jardine propusesse duas etapas como critérios do conceito de homologia, que chamou de componentes observacionais

e teóricos (Jardine, 1970). Tais etapas compreendem a origem e a legitimação de uma hipótese de homologia, que depois foram propostas por diferentes autores sob diferentes terminologias (cf. de Pinna, 1991).

Desta forma, Jardine apresenta diferentes discussões para o conceito de homologia e tenta apresentar soluções para algumas delas. Tais soluções foram diretamente debatidas por outros autores (e.g. a origem e legitimação de homologias); ideias não tão originais também foram debatidas de forma periférica (e.g. critério para hipótese de homologia).

Walter Fitch

Recentemente, a biologia começou a crescer em uma nova área: a biologia molecular. Segundo Morange & Cobb (2000) a biologia molecular consiste em todas as técnicas e descobertas que fizeram possível estender as análises moleculares aos processos biológicos mais fundamentais.

Por ser uma área que trabalha com moléculas e não com estruturas morfológicas, a biologia molecular foi, por muito tempo, uma área isolada da biologia. Recentemente, estudos moleculares e morfológicos têm sido integrados não só em sistemática e análise filogenética, mas também no estudo da evolução do desenvolvimento.

Em 1970, Fitch achou necessário uma análise do conceito de homologia dentro do âmbito molecular. Em seu artigo, propôs os diferentes conceitos de homologia (especial e serial) com diferentes terminologias, para aplicá-los nesta área.

Fitch, então, cunhou os termos ortologia e paralogia para representarem, respectivamente, os conceitos de homologia especial e serial. Entretanto, essas novas terminologias não tiveram espaço dentro das análises comparativas de dados morfológicos e permaneceram apenas na biologia molecular.

Para determinar se duas sequências moleculares são homólogas (i.e. ortólogas), Fitch apresenta um modelo de comparação de sequência para testar se elas possuem entre si um ancestral comum. Além de evidenciar a ideia de ancestralidade dentro das ciências moleculares, este é o critério para formulação de hipóteses de homologia. Este

modelo usa uma ou mais sequências ancestrais – por seleção randômica – e sobre elas é aplicada a seleção natural (Fitch, 1970).

O trabalho de Fitch propõe uma nova roupagem para o conceito de homologia, incluindo-o em uma área diferente da que existia antes. Isto evidencia o alto alcance da aplicação do conceito de homologia e sua imensa importância na biologia.

Gavin DeBeer

Em 1971, Gavin de Beer trouxe de volta a discussão da problemática da relação entre homologia e desenvolvimento – noção que foi parcialmente eclipsada pelo trabalho de Hennig (1950; 1966).

DeBeer começa seu trabalho criticando o conceito de homologia serial, por não se tratar de similaridade em diferentes organismos devido à ancestralidade comum (DeBeer, 1971). Ao discutir a relação dos genes e das características morfológicas – homólogas – DeBeer afirma que as linhagens genéticas não são o único fator que pode caracterizar homologia. Para este autor, nem a correspondência entre estágios de desenvolvimento (i.e. ontogenia) pode garantir a homologia de órgãos adultos e que o processo de indução de organização pode levar a órgãos homólogos. A ideia de indução de organização determina que diferentes processos podem conduzir a estruturas homólogas em indivíduos adultos.

Como resposta a esse tipo de complexidade, Louise Roth introduz o conceito de pirataria genética, que segundo Wagner (1989) possui evidências indiretas a seu favor:

“Genes, previamente não associados com o desenvolvimento de uma estrutura particular, podem ser designados na evolução a controlar um processo de desenvolvimento ao qual não estava relacionado, então essa adaptação inteiramente diferente pode ser responsável pelo surgimento de estruturas em diferentes contextos”.
(Roth, 1988: 7)

Michael Ghiselin

Ghiselin discutiu várias ideias relacionadas ao conceito de homologia. Para este autor, homologias não são “similaridade entre partes”, pois homólogos podem ser similares entre si ou não (Ghiselin, 1966). Para exemplificar esta ideia, Ghiselin (1969) apresenta uma lista com 7 sequências de aminoácidos que variam de A a F, onde A está mais relacionado com B, B com C e assim por diante; tendo que A é mais diferente de F do que de qualquer outra sequência apresentada:

- A Asp-Val-Glu-Met-Ala
- B Asp-Pro-Glu-Met-Ala
- C Asp-Pro-Thr-Met-Ala
- D Gly-Pro-Thr-Met-Ala
- E Gly-Pro-Thr-Tyr-Ala
- F Gly-Pro-Thr-Tyr-Ser

O autor então explica que “similaridade é a relação entre peptídeos como um todo: A é similar a B”. Mas a homologia se refere à “relação entre partes”, assim “Asp in A é homólogo a Asp em B e a Gly em F”. Através desse raciocínio conclui “Homologia é, por definição, correspondência entre partes”. Esta ideia é compartilhada por outros autores (e.g. Bock; Ax), mas rejeitada pela maioria. Uma resposta à essa ideia é apresentada por Gareth Nelson (1970).

Ghiselin também apresenta outras ideias incomuns. Em seu artigo de 1984, ele afirma que homologia e analogia são conceitos contrários e que, portanto, um órgão homólogo não pode ser análogo. Para sustentar essa ideia ele apresenta o clássico exemplo da asa de aves e de morcego, que são homólogas como membro (anterior), mas não como asa. Para ele, ao usar o atributo “asa”, está implícito o voo e este não estava presente no ancestral comum: ““Homologia” é, portanto, uma relação entre partes de um todo, mas “analogia” é a relação entre membros de uma classe”. Segundo este autor, “esforços para definir “analogia” como posseção de função comum não corresponde à maneira no qual o termo é usado na prática atual”. De fato, muito se foi

discutido acerca da confusão entre os conceitos de analogia e homologia (Boyden, 1943; 1969; Bock, 1963; 1969).

Sobre essa controvérsia, Tait (1928) fornece um relato histórico clássico. Para tentar acabar com a confusão da ideia de função no conceito de homologia, Tait a divide em duas outras ideias: Função A, termo usado para representar a atividade exercida por tal órgão ou parte; e Função B, termo usado pelos fisiologistas para representar o “mecanismo fisiológico essencial ou intrínseco de uma parte (ou órgão)”. Para entender melhor essa divisão aplicada aos conceitos de homologia e analogia, deve-se ter em mente que “A definição de analogia de Owen foi assim formulada para não incluir *nenhuma referência formal à estrutura*” (Tait, 1928: 156). Para esclarecer este ponto, consideremos, o seguinte exemplo imaginário: pernas e nadadeiras tem a mesma função: a locomoção. Assim, em uma visão mais detalhada a função da perna pode ser atribuída à ação “andar” e a nadadeira à ação “nadar”. Neste caso, perna e nadadeira têm a mesma função B (locomoção), mas não a mesma função A (andar/nadar). Porém, em uma análise lógica não existe um órgão ou parte que seja homóloga no sentido de Owen, mas não possui a mesma função B – o que vai contra a própria definição de homologia. Desta forma, o conceito de homologia exclui qualquer necessidade de função A, mas não de função B. Segundo Tait, nem Owen nem St-Hilaire perceberam essa divisão do uso da palavra função, usando apenas o conceito A, que é creditado ainda hoje como a definição de analogia i.e. mesma função.

Tait estava errado ao afirmar que órgãos homólogos nunca mudam suas funções intrínsecas (Hubb, 1944). Além disso, a definição de analogia de Owen exclui qualquer necessidade de relação de similaridade de estrutura e demonstra que ainda que muitos autores estivessem num caminho certo para o entendimento separativo dos conceitos de homologia e analogia, outros autores ainda confundiam a definição primária destes conceitos e suas inter-relações. Mais tarde, para tentar esclarecer essas relações, Rieppel (1988: 49) afirma que similaridade é baseada em “relações topológicas (abstraindo de forma e função) de elementos constituintes (abstraídos do desenvolvimento e funcionamento do todo)”.

Joel Cracraft

Cracraft (1967: 355) diz que nenhuma definição de homologia é melhor que outra, desde que sua definição seja correta (i.e. não apresente circularidade) e faz uma crítica à ausência da ideia de similaridade no conceito de homologia.

Cracraft expõe uma ideia diferente sobre a metodologia de formação de grupo de espécies, expressa em Eldredge & Cracraft (1980). Para este autor

“Diferente de taxa supra-específicos, espécies não tem que ser definidas por sinapomorfias, mas por caracteres derivados primitivos (simplesiomorfias). Isto é uma mera reflexão do processo evolutivo: Se aceitarmos uma hipótese de ancestral-descendente, uma espécie ancestral deve compartilhar uma ou mais sinapomorfias com seus descendentes, mas também deve ser plesiomórfica relacionadas a eles em todos outros caracteres fenotípicos; neste caso, a espécie ancestral plesiomórfica será definida pela continuidade reprodutiva postulada e não por sinapomorfias” (Cracraft, 1981: 24).

Esta ideia é ilógica do ponto de vista da sistemática filogenética, uma vez que as espécies ancestrais são hipóteses (Hennig, 1950; 1966). Assim, com todos os terminais (i.e. espécies) dispostos na mesma linha temporal, unidos por relações hipotéticas, classificar as espécies através de simplesiomorfia irá resultar em grupos não-naturais (i.e. grupos não-monofiléticos).

A relação entre os conceitos de homologia, sinapomorfia e simplesiomorfia, neste autor, parece confusa, não só na formação de grupos, mas também por fazer a equivalência entre os conceitos de homologia e sinapomorfia: “homologias podem ser conceptualizadas simplesmente como sinapomorfia, incluindo o conceito de simplesiomorfia”. (Eldredge & Cracraft, 1980: 36).

Sobre o teste de homologia, Cracraft diz que este está relacionado com “a característica de definir conjunto de taxa”. Esta ideia é compatível com a metodologia filogenética, uma vez que grupos monofiléticos são suportados por sinapomorfias.

Walter Bock

Walter Bock apresenta duas ideias para o conceito de homologia: o teste de similaridade; e a frase condicional.

Muito se discutiu sobre os possíveis testes para a inferência de homólogos. Isabel Browne (1908), em seu artigo *The Phylogeny and inter-relationships of the pteridophyta*, observa que apesar da frequência de similaridade de origem e de posição, essas observações não são provas (i.e. evidências) de homologia. Mas o que seria evidências para teste de homologia? De acordo com Sattler (1994: 427) “não há nenhum acordo sobre qual critério e quantos critérios devem ser usados. Entretanto, muitos botânicos e zoólogos tem colocado grande ênfase no critério de posição relativa”. Essas diferentes perspectivas de ver o conceito de homologia começaram a criar uma nova tendência para o próprio conceito. Ainda assim, diversos testes para a hipótese de homologia têm sido apresentados de forma indireta ou direta: ancestralidade comum (Darwin, 1859; 1876; Lankester, 1870; Hennig, 1950; 1966); conhecimento genético (Boyden, 1935; Fitch, 1970); os critérios de Remane (Remane, 1952); correspondência topográfica (Jardine, 1967). Bock (1977), entretanto, apresentou um novo teste: o *teste de similaridade*. O teste de similaridade, como seu nome propõe, busca por similaridades entre partes – a própria base do conceito de homologia. Se dois órgãos se parecem anatomicamente mais do que a um terceiro, então estes órgãos são homólogos (classificação primária de Jardine, 1967). Porém, com o desenvolvimento do conceito de homologia e o crescimento de sua aplicação nos estudos científicos, pode-se concluir que esse teste é muito ingênuo, na medida em que dois órgãos mais similares não necessariamente são homólogos (de Pinna, 1991). Bock pareceu perceber este fato ao dizer que este teste “é um teste pobre, com baixo poder de resolução” (Bock, 1981: 16) Como aponta Cracraft (1981: 26) “similaridade é o fator que nos permite *postular* homologias” e não as testar. Para resolver o problema de como testar a homologia, outros testes foram propostos ao longo da história e serão discutidos no decorrer desta introdução.

A outra ideia apresentada por este autor é a frase condicional ao conceito de homologia (Bock, 1969). Para este autor, hipóteses classificatórias sobre grupos são

testadas por hipóteses de homologias de caracteres, o que dá ao conceito de homologia uma importância grande dentro das análises evolutivas. Porém, muitas dessas análises são confusas (e.g. asas de aves e de morcegos). Para tentar resolver essa questão, Bock diz que é necessário adicionar uma frase condicional ao caráter analisado, sendo que estas “frases condicionais descrevem o que se acredita ser a condição do caráter no ancestral comum”. As frases condicionais descrevem a natureza da homologia e podem ser organizadas dentro de hierarquias (Bock, 1981). Um exemplo de frase condicional seria “as asas de aves e as asas de morcegos são homólogas *como membros anteriores tetrápodes*” (Bock, 1969: 72; meu grifo). Esta ideia recebeu críticas (e.g. Wiley, 1975) e não foi amplamente integrada ao conceito de homologia.

E. O. Wiley

Wiley começa seu artigo de 1975 apresentando o método de falseabilidade proposto por Karl Popper. Após definir um axioma como uma hipótese, Wiley apresenta três axiomas da filogenética: 1) evolução ocorre; 2) existe apenas uma filogenia dos seres vivos que é resultado de descendência genealógica; e, 3) caracteres podem ser passados de uma geração à outra, modificados ou não, através de descendência genealógica. Ao seguir o raciocínio, Wiley afirma que a definição filogenética de homologia – em contraste às definições das escolas fenética, evolutiva e clássica – pode ser considerada mais falseável dentro da lógica de Popper.

A seguir, Wiley apresenta dois tipos de homologia: 1) aquelas que são derivados de um ancestral comum imediato (apomorfia); e, 2) aquelas que são derivados de um ancestral comum não imediato (plesiomorfia). Os caracteres que não são derivados de um ancestral comum são chamados não-homólogos (i.e. homoplasia) (Wiley, 1975).

Para Wiley (1975: 235)

“Uma hipótese de homologia dado em um nível de universalidade contém um *mínimo* de dois estados de caráter, apomórfico e plesiomórfico [...] Se um estado de caráter é apomórfico ou plesiomórfico é relativo dependendo do nível de universalidade da

hipótese filogenética [...] Homologias podem ser testadas apenas ao nível de universalidade nos quais elas podem ser hipotetizada como uma sinapomorfia, pois o melhor teste de homologia é ancestralidade comum”.

Ao final Wiley conclui “homologia é sinapomorfia”. A partir da equivalência desses dois termos, além de criar dois polos em um dos maiores debates dentro do conceito de homologia, criou-se também uma nova reformulação dos próprios conceitos nos autores subsequentes.

Além de equalizar os conceitos de homologia e sinapomorfia, Wiley faz uma crítica à frase condicional proposta por Bock:

“Os termos apomórfico e plesiomórfico (e seus derivados) contém conceitos precisos que são derivações lógicas da definição filogenética de homologia. Desta forma, eles podem ser substituídos pela palavra homologia em estudos sistemáticos. Isso distingue o conceito de homologia usado no estudo de qualquer outro conceito. E também faz a frase condicional de Bock (1969; 1973) desnecessária” Wiley (1975: 242).

Normal Platnick

Platnick, em seu artigo de 1978, faz uma longa defesa das ideias propostas por Bock: “eu concordo com ele que a biologia comparada em geral é dependente da identificação de homologia, que o único teste de homologia é o de similaridade, e que afirmações de homologia precisam sempre incluir uma frase condicional” (Platnick, 1978: 366). Neste mesmo artigo, Platnick se demonstra a favor da equivalência entre os conceitos de sinapomorfia e homologia (com frase condicional).

Platnick (1979) afirma que “grupos baseados em simplesiomorfias são definidos pela ausência de caracteres e são, portanto, artificiais”. Apesar disso, o fato de definir simplesiomorfias como ausência de estado/caráter só faz sentido se for uma ausência complementar i.e. um estado/caráter que existe apenas para complementar o estado derivado. Hennig (1950; 1966) já havia debatido que ausência de um [estado

de] caráter também é um [estado de] caráter (e.g. perdas). Este assunto é debatido com mais detalhes na Discussão do presente trabalho.

Rupert Riedl

Riedl (1975; 1978) tentou explicar o mundo natural através de manifestação de uma “ordem”. Suas explicações trazem o conceito de homologia como base principal de suas ideias e ele introduziu o conceito de *burden*, definido pela identidade de partes ou órgãos homólogos. Laubichler (2000:6) explica que “*Burden* é a medida de graus da integração sistêmica de caracteres específicos dentro de um processo de desenvolvimento. O quão integrado é um caráter dentro do desenvolvimento”. Roth (1991: 172) apresenta uma definição de *burden* um pouco diferente: “é a medida da independência evolutiva funcional e de desenvolvimento sobre outros caracteres”.

Através dessa ideia, Riedl apresenta indícios de uma perspectiva biológica para o conceito de homologia (Roth, 1984), o que o permite agregar ao conceito de homologia o conceito de homologia serial, que denomina como *homonomia*: “*Homonomia* define o estabelecimento de subestruturas padronizadas dentro de um indivíduo” (Riedl, 1977: 353).

A perspectiva biológica para o conceito de homologia não está totalmente presente em Riedl, porém este autor demonstra algumas sugestões que podem ser associadas a esta perspectiva. Segundo Wagner (1989), Riedl deu explicações da conservação de padrões morfológicos com base em restrições de desenvolvimento e função. Para Wagner a primeira elaboração do conceito de homologia, de forma sistemática, foi feita por Riedl (1977):

“Sua teoria consiste essencialmente de duas partes: a) a origem de partes individualizadas do fenótipo é explicada como adaptação à demanda funcional especial. Também a manutenção de padrões morfológicos é explicada por restrições funcionais, ou “*burden*” funcional; b) A segunda parte de sua teoria postula a internalização das restrições funcionais no sistema epigenético. O processo de internalização é suposto de ser causado por seleção para taxa de adaptação e é assumido por levar à uma imitação

de padrões de restrições funcionais pelo sistema de restrições de desenvolvimento. Restrições de desenvolvimento são requeridas para explicar a manutenção de padrões morfológicos em vez de mudança de função”.

O que Riedl propôs é que os processos de formação da morfologia (i.e. padrões genéticos de restrições) moldam a morfologia dos seres vivos e, portanto, as relações de similaridade.

Steve Farris

Farris é um dos arquitetos fundamentais da metodologia cladística e um dos maiores críticos das outras escolas de sistemática. Sua mais emblemática contribuição para a sistemática filogenética foi a discussão da utilização da parcimônia. Esta ideia diz que “hipóteses genealógicas mais parcimoniosas são aquelas que minimizam os requisitos para hipóteses ad hoc de homoplasia”. Como notado por Farris, o conceito auxiliar de Hennig (1966) e a ideia de parcimônia de Wiley (1975) são bem similares às suas propostas (Farris, 1983: 8).

Mais recentemente, publicou artigos onde discute os temas atuais – mesmo com uma origem antiga – do conceito de homologia (Farris, 2012a; Farris, 2012b; Farris, 2013a; Farris, 2013b; Farris, 2014). Farris começa essas discussões criticando a visão de Platnick de que similesiomorfias não são homologias. Segundo Farris, essa ideia veio de Nelson propagada com a ajuda de Patterson (Farris, 2012b). Farris, tem uma posição parecida com a de Hennig (1950; 1966) quando analisa as relações dos conceitos de homologia, sinapomorfia e similesiomorfia.

Em seus artigos subsequentes, continua a disparar críticas a outros autores. Uma dessas críticas se faz pela distinção entre os conceitos de homologia táxica e homologia transformacional de Patterson (Farris, 2013a). Farris diz que a homologia táxica não é nem homologia e nem táxica. Começa a análise renomeando este tipo de homologia para *homologia não-transformacional*, devido ao termo “*taxic*” ter sido usado previamente por Eldredge (1979). Como Owen (1843), definiu homologia como

um conceito transformacional e, portanto, negando a equivalência entre os conceitos de homologia e sinapomorfia – que está diretamente ligada à homologia táxica.

As ideias deste autor serão discutidas ao longo do trabalho. Farris forneceu uma discussão metodológica importante para o conceito de homologia e para a filogenética, entretanto não acrescentou ideias originais ao conceito de homologia.

Colin Patterson

A equivalência entre os conceitos de sinapomorfia e homologia é geralmente associada a este autor, que afirma que a ideia está presente no trabalho de Hennig (1966). Farris (2012a) argumenta que, por Patterson (1982) identificar a homologia como o suporte para grupos monofiléticos, o autor deixa a entender que simplesiomorfia “pode ser um caso de homologia sob os conceitos de Lankester ou de Owen”. Esta afirmação, entretanto, não indica que Patterson considerava a simplesiomorfia como parte do conceito de homologia, mas que a simplesiomorfia é uma sinapomorfia em um nível maior. De fato, não há evidência da relação de simplesiomorfia como parte de homologia nos trabalhos deste autor.

Este autor propõe dois outros testes para inferir homologia, além do teste de similaridade proposto por Bock (1977). Patterson discute os três testes de homologia: similaridade, conjunção e congruência. O critério de similaridade de Patterson tem uma semelhança com o primeiro e o segundo critério principal de Remane (Williams & Ebach, 2007). Entretanto, este teste recebeu críticas (Cracraft, 1981; Stevens, 1984; de Pinna, 1991), uma vez que similaridade é a observação para formular uma hipótese de homologia e não um teste em si. O teste de conjunção – termo cunhado por Patterson (1982) – foi considerado por Rieppel (1988) como um teste poderoso. Este teste nega a possibilidade de homologia entre duas estruturas se elas são encontradas em um mesmo organismo. Para exemplificar este teste, Patterson faz um exercício imaginário com braços em humanos (membro anterior) e asas em aves (membro anterior). Patterson explica que se, hipoteticamente, encontra-se um anjo tanto com braço e asas, então braços e asas não podem ser considerados partes homólogas. de Pinna (1991) faz uma longa discussão deste teste, argumentando, a princípio, que

hipóteses de homologia são feitas através de conjecturas. No caso inicial a conjectura é que braços e asas são partes homólogas. No caso hipotético, outras conjecturas são feitas: que asas em aves e nos anjos são homólogas; e que braços em humanos e anjos são homólogos. Após apresentar três hipóteses filogenéticas para o caso hipotético, mostrando as possíveis relações particulares dos caracteres, de Pinna conclui “[o] procedimento de conjunção não é determinante o suficiente para ser elegível como teste de homologia [...] e a refutação de hipóteses específicas de homologia é determinado por um esquema particular de parentesco” (de Pinna, 1991: 381). O terceiro teste apresentado por Patterson é o teste de congruência. O conjunto de caracteres derivados compartilhados que suportam congruentemente a árvore mais parcimoniosa será provisoriamente aceito como um conjunto de homologia; e aqueles incongruentes como um conjunto de homoplasia (Rieppel, 1992). Segundo de Pinna (1991: 381) o modo de se ver congruência é um reflexo da maneira escolhida para “expressar concordância e discordância entre caracteres”. Parcimônia tem sido o critério selecionado, desde as discussões apresentadas por Farris (Farris, 1982; 1983; de Pinna, 1991). Se o teste de parcimônia não for efetuado corretamente, todo o teste de congruência colapsa (Rieppel, 1992).

Patterson apresentou duas outras ideias dentro do conceito de homologia: Homologia táxica e Homologia transformacional. A homologia transformacional é a ideia de que o mesmo órgão pode estar em diferentes formas em diferentes organismos i.e. um órgão pode mudar sua forma de expressão ao longo do curso evolutivo (e.g. ossículos do ouvido de mamíferos e parte da mandíbula de outros vertebrados (Bock, 1963). Essa diferença fez com que Bock (1963) e Ghiselin (1969) não considerassem homologias como “similares”, pois há uma brutal diferença entre eles. As estruturas homólogas, entretanto, ainda apresentam um aspecto de similaridade, mesmo morfológicamente distintas. A similaridade pode ser vista ainda através do processo ontogenético (de Pinna, 1991) e se encaixa na ideia de homologia transformacional (Patterson, 1982). A homologia táxica se refere a hierarquia. Segundo de Pinna (1991) a homologia táxica está relacionada com “hipótese de monofilia e constitui uma afirmação sobre a generalidade de caracteres ou “similaridade” de atributos”. Porém, para Farris (2013a) este tipo de homologia não se refere nem a hierarquia, nem a

homologia. Farris argumenta que não se refere à hierarquia, uma vez que não concorda com a equivalência entre os termos de homologia e sinapomorfia. Farris, em seguida, renomeia a homologia táxica como “homologia não-transformacional”. Desta forma, concordando com a definição proposta por Owen “mesmo órgão em diferentes animais sob qualquer variedade de forma e função”, Farris explica que a transformação de um (estado de) caráter já estava implícita na definição de Owen e que uma “homologia não-transformacional” vai em uma direção contrária ao conceito de homologia.

Leigh Van Valen

Van Valen apresentou uma nova roupagem ao conceito de homologia: correspondência causada por continuidade de informação (Van Valen, 1982). Para este autor a informação é representada “mais ou menos como o ácido nucleico do genótipo”. Na verdade, mais, explica, pois há informações culturais. Menos, pois órgãos homólogos podem continuar sendo expressados mesmo com uma mudança no loci de tal característica. Van Valen explica que essa perspectiva para o conceito de homologia é aplicável tanto a uma visão não evolutiva (*sensu* Owen) quanto evolutiva (*sensu homogenia*, Lankester, 1870), e também aplicável ao conceito de homologia serial, onde “folhas de uma árvore ou o polegar esquerdo e direito são continuidades de informação”. Após uma longa análise sobre as cúspides dos dentes de mamíferos, Van Valen chega à conclusão de que “homologias históricas não podem ser inferidas de homologias repetitivas” (i.e. homologia serial) e, portanto, não podem representar o conceito de homologia. Esta visão é compartilhada por autores que não concordam – ou concordariam (e.g. Wiley, 1975) – com tal conceito uma vez que excluem a ideia de homologia serial do conceito de homologia. A continuidade de informação de Van Valen foi precursora do conceito biológico de homologia desenvolvida por Wagner (1989).

Peter Ax

Peter Ax foi aluno de Remane em 1961, do qual herdou muitas ideias, assim como de Hennig (Richter, 2016). Em seu livro, entretanto, não faz qualquer menção à importância da homologia na análise filogenética. Ax (1984: 166) diz que “as definições dos termos simplisiomorfia, sinapomorfia e convergência cobrem – em um claro e completo sentido – todos os tipos possíveis de correspondência entre diferentes espécies evolutivas” e deixa claro que correspondência é a melhor definição para a relação entre partes homólogas. Por possuir uma ideia de ancestralidade comum para o conceito de homologia, exclui qualquer ideia de homologia serial.

Sobre o debate de estado/caráter “ausente”, defende que é: “simplesmente impossível de hipotetizar se algo que não existe é homólogo ou não-homólogo”. Para Ax, nenhum termo que expressa similaridade pode ser remetido como antônimo de homologia. O antônimo de homologia é não-homologia (Richter, 2016). Apesar de muitos autores proporem que não-homologia é homoplasia (e.g. Lankester, 1870. Hennig, 1966; Patterson, 1982; Van Valen, 1982).

Uma longa discussão das ideias de Ax, em comparação com as ideias de Remane e Hennig, bem como de discussões atuais, pode ser vista em Richter (2016).

Kevin DeQueiroz

Kevin de Queiroz (1985) faz uma análise da relevância da ontogenia na sistemática, analisando-a sob a perspectiva filogenética. Para isto, de Queiroz discute os conceitos filogenéticos e o conceito de homologia.

Para este autor, a equivalência entre os conceitos de homologia e sinapomorfia é baseada em uma confusão entre os conceitos de ontogenia e filogenia. Para DeQueiroz (1985: 294)

“Homologia descreve uma relação entre morfologias instantâneas” i.e. relação entre os organismos que fazem parte de uma filogenia, mas que não são os taxa em si. Sinapomorfia são os caracteres de grupos monofiléticos, isto é, sinapomorfias são caracteres localizados nos cladogramas onde existem como novidade evolutivas”.

Tal discussão se homologia se refere a organismos ou a clados não é original de DeQueiroz (e.g. Riedl 1979). Uma visão contrária é expressa em Riedl (1979), que defende que o conceito de homologia é a única relação hierárquica, na biologia, que pode ser aplicado não só a organismos, mas também à taxa maiores. Como resposta este problema, Patterson (1982) dividiu o conceito de homologia entre táxica e transformacional.

Kluge & Strauss

Estes autores começam a seção de homologia definindo o papel da homologia na filogenética: “Apenas homologia justifica suposição de ancestralidade comum e relação de grupos irmãos e apenas sinapomorfia é classificada como uma hipótese de homologia” (Kluge & Strauss, 1985: 257-8). Apesar dessa correlação, eles concluem após uma revisão: “Enquanto todas as homologias são sinapomorfias grupo-delimitantes, nem todas sinapomorfias são homologias”, não concordando totalmente com a equivalência entre os conceitos de sinapomorfia e homologia.

Kluge & Strauss reconhecem os dois processos – origem e legitimação – de homologia e os nomeiam, respectivamente, de teste preliminar e teste final. As propostas de cada terminologia para a origem e legitimação de homologia é debatida na discussão deste trabalho.

Oliver Rieppel

Rieppel escreveu artigos e livros que discutem o conceito de homologia (Rieppel, 1980; 1988; 1996; 1992; 1994; 2002; 2005). Em seu artigo de 1980, Rieppel apresenta uma problemática em um caso específico de grandes lagartos, ao fazer uma equivalência indireta entre os conceitos de sinapomorfia e homologia através das ideias de Bock (1969) e Wiley (1975). Neste artigo, Rieppel não discute diretamente as ideias dentro do conceito de homologia. Em seu artigo de 1996, Rieppel afirma que “homologia é sinônimo de sinapomorfia na análise cladística”. Nesse raciocínio,

defende que para testar hipóteses alternativas de homologia, a análise filogenética precisa ser feita i.e. o teste de congruência (Patterson, 1982).

Rieppel (1992) apresenta um corpo histórico sobre o conceito de homologia serial, porém não opina sobre tal conceito, encaminhando o leitor para o artigo de Hubbs (1944). Porém, ao tratar de nadadeiras pélvicas, Rieppel diz que as conjecturas de sua homologia nos teleósteos não podem ser baseadas em uma correlação estrita de sua posição e inervação relativa a homologia serial do segmento corporal (o mesmo parece ser verdade para o côndilo occipital)” e ao final do artigo continua “de fato, a relação dos apêndices pélvicos relativos aos segmentos do corpo é um problema de homologia serial”, demonstrando uma utilidade para este conceito (Rieppel, 2002: 73).

Ao longo dos diversos artigos de Rieppel, ele analisa conceitos periféricos ao conceito de homologia, mas que tangem a sistemática filogenética (e.g. o que é um caráter). Seus trabalhos geralmente analisam ideias e conceitos propostos por outros autores e estes conceitos aplicados à filogenia. Assim, as ideias de Rieppel estão, em sua maioria, expostas em outras seções deste trabalho, nas quais se discute cada ideia.

V. Louise Roth

Devido ao trabalho de Van Valen (1982), Roth (1984) afirma que o conceito de homologia começou a apresentar uma perspectiva biológica. Por esta razão, diz que a definição de “similaridade entre partes com ancestralidade comum” deve ser chamada de conceito filogenético de homologia, como analisado por Bock (1973) e Patterson (1982), que omitem a importância da parte teórica de homologia serial e homologia sexual. Roth analisa o conceito de homologia serial – denominando-o *homologia iterativa*. Sobre os órgãos – ou partes – sexuais em machos e fêmeas, Roth afirma que eles têm uma origem comum (e.g. os sistemas de ductos). Essa visão sexual de homologia, não se encaixa no conceito iterativo (i.e. serial), uma vez que não são padrões repetidos no mesmo organismo. Tampouco, essa ideia se encaixa no conceito atual de homologia (i.e. filogenético) uma vez que está tratando indivíduos da mesma espécie. Como o conceito filogenético de homologia não envolve a homologia iterativa nem homologia sexual, propõe uma nova definição para o conceito de homologia.

Um componente necessário – e como indiretamente define o conceito – para o conceito de homologia é o “*compartilhamento de um desenvolvimento comum*” (Roth, 1984: 17). Os homólogos precisam seguir um processo similar de diferenciação dependente de informações genéticas. Esse é um ponto importante porque a partir dessa perspectiva é possível abranger não só a homologia entre espécies (e.g. ossos do ouvido e partes da mandíbula) e entre sexos (e.g. pênis e clitóris), mas também a homologia serial. Assim, Roth (1991) diz que a homologia é um conceito único, mas que pode ser vista de dois pontos diferentes: na sistemática e com bases biológicas (fig. 9, anexo). Não são dois conceitos diferentes (como propõe Wagner, 1989), mas duas visões diferentes do mesmo conceito. Segundo Roth (1984) “As definições tradicionais de homologia filogenética são acomodadas dentro desta definição de homologia biológica, para quando alguém falar de similaridade entre desenvolvimento, implicar processos que são regulados por uma bateria particular de genes; ou pela descendência de tais genes (que pode incluir genes na reproduzidos filogeneticamente ou genes duplicados dentro de um organismo); ou por genes que sustentam uma relação de grupo-irmão.

G. Wagner

Em 1989, Wagner considera os outros conceitos já propostos incompletos e propôs o conceito biológico de homologia, baseando-o nos trabalhos de Darwin, e definido como “continuidade histórica de descendência de um ancestral comum”. De acordo com Wagner, o conceito histórico exclui o conceito de homologia serial – ideia compartilhada por outros autores (Wiley, 1975; Patterson, 1982; de Pinna, 1991). Após isso, Wagner explica que existem três conceitos de homologia – um original daquele trabalho – baseado em dois tipos de similaridade: filogenética (homologia especial) e serial.

Os outros conceitos propostos, são os idealistas e histórico/filogenético. O conceito idealista é categorizado por causas não-históricas e por um arquétipo (Owen, 1843). O segundo conceito é o histórico, como seu nome já diz baseado em relações históricas/genealógicas entre os seres vivos, do qual se derivou o conceito filogenético.

Antes de apresentar uma definição (ou explicação) do conceito biológico, apresenta as falhas do conceito histórico: falta de continuidade; falta de individualidade; variabilidade de desenvolvimento. A falta de continuidade, explica Wagner, é devida a complexidade da interação de genes que vão formar um órgão. A explicação para essa complexidade viria de efeitos epigenéticos, cujo primeiro a discutir foi DeBeer (1971). Este problema pode ser resolvido segundo a ideia de pirataria genética (Roth, 1984). A falta de individualidade se dá na filogenética onde em cada espécie todos caracteres podem ser reconhecidos individualmente. Um único caráter em duas espécies é apenas significativo se cada elemento – dos dois comparados – possui um desenvolvimento individual. Para explicar exemplos onde isso não acontece, Wagner apresenta diversos caracteres seriais (i.e. homologia serial). A terceira falha do conceito histórico é que caracteres homólogos não compartilham, necessariamente, uma ontogenia sob a perspectiva filogenética.

Wagner cita a ideia de “continuidade de informação” (Van Valen, 1982) como a definição mais próxima do conceito biológico. Ainda assim, apresenta uma definição preliminar: “Estruturas de dois indivíduos, ou do mesmo indivíduo, são homólogas se elas compartilham um conjunto de restrições de desenvolvimento, causada localmente pela ação de mecanismos auto-regulatórios da diferenciação de um órgão” (Wagner, 1989: 62).

Críticas ao conceito biológico de homologia foram feitas, como, por exemplo, em Rieppel (1992: 702-3):

“O conceito biológico de homologia parece redutível ou ao conceito idealístico, ou ao conceito histórico de homologia, dependendo do significado atribuído à noção de “conjunto de restrição de desenvolvimento compartilhado”. Restrições de desenvolvimento “compartilhadas” podem ser entendidas em uma lógica, que é um senso não-histórico ou idealista, devido a independência de tempo das leis da natureza – como de fato Geoffroy Saint-Hilaire percebeu (Rieppel, 1988, 1990; veja também Desmond, 1990). De forma recíproca, restrições de desenvolvimento “compartilhadas” também podem ser explicadas por descendência comum, como foi enfatizado por Darwin, resultando em um conceito histórico de homologia. De fato, processos de

desenvolvimento “compartilhados” podem ser entendidos como a causa de homologia histórica, a causa final da qual é a descendência comum [...] A questão central não respondida por Wagner (1989) relacionada ao problema de distinção, sobre uma base empírica, entre processos de desenvolvimento compartilhado e adquiridos independentemente i.e. a distinção empírica entre homologia e homoplasia.”

Nelson & Platnick

Nelson & Platnick introduzem um conceito novo na metodologia filogenética: three-taxon analysis (3ta). O 3ta é um método de reconstrução filogenética que propõe uma “quebra” de uma matriz completa ao invés de reproduzi-la como um todo. Essa ideia foi criticada por Farris (1997; 2011) para quem essa metodologia contradiz a parcimônia e onde reversões não são caracterizadas como possíveis sinapomorfias, excluindo uma possível relação filogenética. O 3ta, analisa hipóteses de grupo em relação a homologia táxica (Patterson, 1982; Scotland, 2000), onde “a força de uma hipótese de homologia é que o grupo inclusivo é monofilético devido a homologia” (Patterson, 1982: 34). A metodologia foi analisada e soluções para suas falhas foram propostas por (Carine & Scotland, 1999; Scotland, 2010).

Mario de Pinna

de Pinna (1991) revisa o conceito de homologia no paradigma filogenético. Dois assuntos tratados estão nas discussões mais recentes: a equivalência entre sinapomorfia e homologia e a nomenclatura usada para a origem e legitimação de homólogos. Além desses tópicos, de Pinna oferece debates sobre homologia transformacional e táxica, ideias propostas por Patterson (1982); analisa os testes de homologia propostos até aquele momento e discute a noção de homologia em análises morfológicas e moleculares. Ideias periféricas ao conceito de homologia, mas que apresentam áreas de contato com o conceito também foram discutidas.

Jardine (1969) separou o conceito de homologia em duas partes: a origem e a legitimação. Várias nomenclaturas foram propostas para representar os dois processos.

de Pinna (1991) propõe uma nova nomenclatura: *homologia primária*, para representar a origem; e, *homologia secundária*, para representar a legitimação. Segundo o autor, estas nomenclaturas são mais adequadas, porque “ênfatizam que os dois estágios são interdependentes e complementares”. A origem da homologia i.e. homologia primária, é a observação e hipótese de “similaridade entre partes”; a legitimação i.e. homologia secundária, é a corroboração da hipótese através da análise filogenética.

de Pinna revisou e suportou a ideia de equivalência entre os conceitos de sinapomorfia e homologia secundária. Para isso, discutiu algumas críticas à equivalência e.g. similesiomorfia como homologia. Segundo de Pinna, a equivalência entre homologia sinapomorfia requer o entendimento que similesiomorfias são subconjuntos de sinapomorfias i.e. são conceitos relativos (Eldredge & Cracraft, 1980; Patterson, 1982; in de Pinna, 1991) e que toda similesiomorfia é uma sinapomorfia em um nível maior (Rieppel, 1988; in de Pinna, 1991).

A ideia da homologia no cladograma, fez com que Patterson (1982) propusesse dois tipos de homologia: transformacional e táxica. A primeira refere-se à mudança do estado/caráter. A segunda refere-se à homologia na hierarquia. Segundo de Pinna, a homologia transformacional inclui dois componentes: um relacionado a diferentes organismos; e outro referente ao mesmo organismo. O primeiro é uma “forma menos óbvia da homologia táxica”. O segundo é “logicamente equivalente à homologia serial” (de Pinna, 1991: 1). A homologia serial, por si só, não incorpora a ideia de “ancestralidade comum”. Já a homologia táxica – i.e. hierárquica – representa a “similaridade entre partes com ancestralidade comum” e deve ser relacionada ao conceito de sinapomorfia.

O autor discute também os testes para determinar homólogos. Dos três testes presentes naquela época, apenas o teste de congruência é apropriado (de Pinna, 1991). Similaridade, teste proposto por Bock (1977), não pode ser interpretado como uma metodologia para inferir homólogos, uma vez que a “similaridade” é o passo inicial para uma conjectura de homologia. O teste de conjunção (Patterson, 1982) é um indicador de não-homologia (de Pinna, 1991), mas não um teste completo.

Ao final do artigo, de Pinna propõe que a noção de homologia, em análises morfológicas e moleculares, é a basicamente mesma. Além de propor que os termos

utilizados para dados moleculares – ortologia, paralogia e xenologia – não devem ser exclusivos desta área, assim não obliterando artificialmente “universalidade” do conceito nas ciências biológicas.

George Lauder

Lauder (1994) faz uma discussão sobre o papel da função na história da biologia, analisando, portanto, a relação entre os conceitos de homologia e analogia. Sob a perspectiva filogenética, diz que “comportamentos e funções podem ser considerados homólogos” (Lauder, 1994: 157) e que “caracteres de função não são diferentes de qualquer outro atributo que pode contribuir para nosso entendimento de genealogia; funções assim como estruturas podem ser sinapomorfias” (1990: 323).

Sobre homologia serial, Lauder argumenta “uma abordagem filogenética de homologia pode facilmente lidar com a realidade de traços repetidos dentro de um organismo” (Lauder, 1994: 174). Para este autor, a homologia serial nada mais é do que “homologia de um ou mais cursos de desenvolvimento” exemplificando o caso com a vértebra cervical 4 e 5. Por esta razão, Lauder não vê a necessidade da formulação do conceito biológico de espécie de Wagner. Conclui suas ideias dizendo que “funções podem ser consideradas homólogas se elas caracterizam um clado monofilético, natural” i.e. indiretamente fazendo uma relação entre os conceitos de sinapomorfia e homologia.

Gareth Nelson

Gareth Nelson é um dos autores mais importantes na discussão e desenvolvimento da metodologia filogenética e, portanto, para o conceito de homologia. Defende (Nelson, 1994) a equivalência entre os conceitos de homologia e sinapomorfia, pois a homologia “é iluminada, senão revelada, pela análise cladística”. Essa equivalência funciona para qualquer tipo de dado: molecular, morfológico, ecológico e comportamental (Nelson, 1994: 104). Nelson tenta resolver o problema de taxa vs. indivíduo (ver DeQueiroz, acima) argumentando que caráter e

homólogo são relativos ao indivíduo; e sinapomorfia e homologia referem à relação filogenética (i.e. taxa). Nelson & Platnick (1980) fazem uma análise em que relacionam os conceitos de homologia e biogeografia: “na biogeografia cladística, homologias são congruentes distribuições de taxa, como em sistemática as homologias são congruentes caracteres de taxa”.

Nelson discute também a equivalência entre homologia e simplesiomorfia: “essa avaliação, talvez agora obsoleta, parece um mero erro, como cladistas tem reivindicado quando eles indicam que simplesiomorfia, também, é uma sinapomorfia em um nível taxonômico maior” (Nelson, 1994: 114).

Brower & Schawaroch

Brower & Schawaroch fazem uma nova proposta baseada no conceito de homologia primária (sensu de Pinna, 1991), ao propor que este conceito possui duas etapas distintas: a identidade topográfica e a identidade de estado de caráter.

Segundo estes autores, usando a terminologia de Jardine (1969), a identidade topográfica descreve “caracteres que completam o critério de correspondência de posição relativa” (Brower & Schawaroch, 1994: 266). Os autores explicam que todos os caracteres topograficamente idênticos são homologias transformacionais. Os estados de caráter só podem ser hipotetizados após essa comparação ser estabelecida. Assim, a identidade de estado de caráter representa conjecturas de possíveis homologias e somente a filogenia irá evidenciar ou refutar a homologia.

Brower & Schawaroch chamam a atenção para o fato de que estes dois processos – que substituem a homologia primária – não invocam a noção de homologia; esta só está presente na homologia secundária.

Shubin *et al.*

Shubin *et al.* apresentam uma nova ideia para o conceito de homologia: a homologia profunda. Apesar da grande complexidade de interação entre genes e caracteres morfológicos, algumas estruturas genéticas – homólogas – permanecem

inalteradas durante milhões de anos (e.g. tipos de similaridade entre arthropoda e vertebrata que tem mais de 500 milhões de anos) (Shubin *et al.*, 1997); estas estruturas são denominadas de homologia profunda. Definem a ideia como “[o compartilhamento] de aparato regulatório genético que é usado para construir morfológica e filogeneticamente as características animais”. Segundo Scotland (2010) a relação entre os mecanismos de desenvolvimento e tais associações com a homologia se encontra no centro do conceito de deep homology. Scotland faz uma longa revisão do conceito de deep homology em relação ao conceito de homologia, onde genes, mecanismos regulatórios e traços morfológicos, podem produzir 16 diferentes padrões com relação a homologia, analogia, homoplasia, plesiomorfia e homologia com potenciais homólogos e não-homólogos. Scotland (2010: 447) conclui que:

“Com referência a esses exemplos, deep homology pode ser definido como: Estruturas morfológicas análoga, homoplásticas ou homólogas incertas que formações dependem de circuitos regulatório-genético homólogos geralmente no clado filogenético mais inclusivo”. O conceito de deep homology então é independente da estrutura morfológica ser considerada homóloga entre si e só está relacionado com a história compartilhada de sua maquinaria genética.

Os autores, baseado na proposta filogenética atual, afirmam que os apêndices corporais (e.g. apêndices locomotores) de Chordata e Arthropoda não são homólogos, uma vez que taxa intermediários não possuem tais estruturas. Porém, estudos moleculares demonstraram que a maquinaria genética responsável por tais apêndices em arthropoda, vertebrata e outros grupos é similar (Ahlberg & Milner, 1994; Sordino & Duboule, 1996). Eles apresentam dois modelos possíveis para explicar tais similaridades. O primeiro modelo propõe que os genes e/ou os circuitos de genes evoluíram de forma independente (convergência); o segundo modelo propõe que tais genes e/ou circuitos possuem um sistema regulatório ancestral i.e. possuem ancestralidade comum. Apenas a filogenia resultante poderá explicar a relação entre essas similaridades.

Um dos exemplos mais conhecidos do conceito de deep homology é o gene *Pax6*. Este gene se modificou de diferentes formas e seu desenvolvimento específico tem evoluído independentemente em diferentes linhagens por mutação, duplicação gênica (i.e. paralogia) e outros mecanismos (Shubin *et al.*, 2009). Esse gene é um dos responsáveis pela formação do olho, uma cascata de transcrição similar entre vertebrados e invertebrados. Tais processos, que possuem genes homólogos e genes da mesma família, não são geneticamente idênticos. Assim, o fenótipo final pode ser homólogo em um nível genético, mas em sua morfologia e filogenia são convergentes (Wake *et al.*, 2011).

Carine & Scotland

Carine & Scotland (1999) propõem uma nova roupagem para o método de análise 3ta proposto por Nelson & Platnick (1980). Segundo estes autores há uma diferença entre os conceitos de homólogos pareados e proposições de homologia, onde é necessário aplicar uma mudança à metodologia antiga.

Carine & Scotland começam o artigo fazendo uma diferenciação entre “relação complementar” em homólogos e homólogo “pareados”. O primeiro, *sensu* Patterson (1982), descreve uma relação topográfica, no mesmo nível filogenético, que corresponde às estruturas presente ou ausentes. “Por exemplo, a presença ou ausência de carpelo em um nível de espermatófitos constituem uma relação complementar de homologia. Alguns espermatófitos tem um carpelo e em outras este é ausente”. Em contraste, “homólogos pareados são estruturas topograficamente correspondentes presente em diferentes formas em taxa num nível particular” (Carine & Scotland, 1999: 122).

Através dessa separação, Carine & Scotland afirmam que o 3ta necessita de uma revisão, pois “no 3ta publicado, os dois [relação complementar e homólogos pareados] não haviam sido discutidos”. No 3ta um all-zero outgroup deixaria um homólogo – codificado como 0 – não informativo. Para resolver essa situação, eles propõem uma modificação tratando todos os homólogos como potencialmente informativos. Para isso, quando se tratar de homólogos pareados, a matriz deve ser

modificada onde 0 é recodificado como 1 e 1 é recodificado como 2. Assim, um all-zero outgroup não torna nenhum caráter não informativo (Scotland, 1999; Carine & Scotland, 1999).

Kluge & Farris (1999) fazem uma longa crítica à metodologia de 3ta modificado (m3ta) proposta por Carine & Scotland (1999). Segundo Kluge & Farris (1999: 205), ao contrário da parcimônia, esta metodologia falha em refazer grupos que sinapomorfias são reversões e afirmam:

“Neste caso m3ta refaz os grupos particulares em questão, mas do jeito que o faz pode levar à outras dificuldades [...] enquanto isso permite reversões serem tratadas como sinapomorfias, isso também permite simplesiomorfias reais serem tratadas como sinapomorfias”.

O que Kluge & Farris querem dizer é que não é a parte teórica de simplesiomorfia que será confundida com a homologia, mas sim a parte prática i.e. grupos “naturais” serão formados a partir de simplesiomorfia neste tipo de metodologia – o que remete à similaridade geral dos feneticistas (Kluge & Farris, 1999). Desta forma, para Kluge & Farris, a m3ta é um método fenético e não cladístico, onde a homologia táxica é vista como similaridade geral.

Nixon & Carpenter

Nixon & Carpenter discutiram o conceito de homologia através da série de artigos (Nixon & Carpenter, 1993; 1996a; 1996b; 2000; 2011; 2012a; 2012b; 2013).

Segundo estes autores, Darwin não teve qualquer visão do conceito de homologia conectada com a evolução, uma vez que utilizou a definição de homologia proposta por Owen (Nixon & Carpenter, 2011). Algumas propostas alternativas para a visão de Darwin foram dadas (Williams & Ebach, 2012; Brower & de Pinna, 2012). Para Nixon & Carpenter, o conceito de homologia proposto por Lankester (1870) não é igual ao conceito utilizado atualmente. O conceito de homologia proposto por Lankester se dividia em dois: homogenia e homoplasia; e a homologia moderna exclui

o conceito de homoplasia (Nixon & Carpenter, 2011). De fato, o conceito atual de homologia (i.e. similaridade entre partes com ancestralidade comum) não é equivalente ao conceito de homologia de Lankester; mas, sem dúvidas, é equivalente ao conceito de homogenia.

Discutem também sobre a equivalência entre sinapomorfia e homologia. A primeira seção sobre esta discussão, é afirmando que simplesiomorfia também é homologia, visão similar a de Hennig (1950; 1966). Para exemplificar a relação do conceito de homologia com os conceitos de sinapomorfia e simplesiomorfia, Nixon & Carpenter fornecem algumas topologias iguais com diferentes enraizamentos (fig. 1 e 2 em Nixon & Carpenter, 2011). E, a partir delas, concluem: “tais homologias em uma árvore são consideradas como sinapomorfias dependendo da localização da raiz, mas se tais estados de caráter compartilhados de quaisquer dois terminais são considerados homólogos em uma dada árvore/otimização é o mesmo sem importar onde a raiz está localizada (e diferentes árvores implicam diferentes homologias)” (ibid., 2011: 4). Nos artigos seguintes fazem críticas a outros autores, sob o eixo da análise desta equivalência.

Williams & Ebach

Williams & Ebach (2011) fazem uma distinção entre o que é homologia e o que é homólogo, principalmente citando o artigo de Nixon & Carpenter, que fazem o uso da terminologia de homologia como homólogo e vice-versa “tantas vezes que seria muito listá-las”. Estes autores também criticam a terminologia proposta por Nixon & Carpenter, pois tal terminologia “exclui qualquer tipo de relacionamento filogenético, um pilar do pensamento de Hennig” (2011: 4). Para Williams & Ebach (2011: 4), Nixon & Carpenter, ao incluir simplesiomorfia e plesiomorfia como homologia, incluem no conceito de homologia, todo tipo de homólogos, “de novo, um exemplo relacionado em espírito, senão de fato, a similaridade geral de Sneath & Sokal (1973)”.

Claramente para estes autores, nem todos os homólogos (similaridade entre partes) são uma homologia (similaridade entre partes com ancestralidade comum). Parece que, para Williams & Ebach, o termo “homólogo” se encaixa, de certa forma,

como o termo homologia em Lankester, podendo incluir as ideias de homogenia e homoplasia. Isto fica claro na citação a seguir: “Cada ponto de caráter fornece um conjunto de similaridade diferentes [...] com a ausência de similaridade confirmada (sinapomorfia), os homólogos são colocados na árvore ou cladograma como *homoplasias*” (William & Ebach, 2006: 416). A seguir, eles interpretam que homoplasia são derivadas da análise de uma árvore: “homoplasia, então, é artefato e não existe usando a abordagem cladística para representar dados” i.e. não existe na matriz.

Sobre a equivalência entre sinapomorfia e homologia afirmam: “[a] sinapomorfia é melhor interpretada como um ou mais homólogos – homólogo é uma parte” (2012: 1).

Eles discutem ideias periféricas ao conceito de homologia, mais relacionadas com a metodologia filogenética (e.g. o abandono do uso de matriz de dados). Estes autores tentam fazer um esclarecimento do conceito de homologia, principalmente através da separação semântica dos termos homologia e homólogo.

Brower & de Pinna

Um grande debate se criou entre Brower & de Pinna e Nixon & Carpenter. Estes autores diferem em vários aspectos, como: homologia como sinapomorfia; a terminologia para a divisão de homologia; e para a visão tida por Darwin, em suas edições de *A Origem das Espécies*, sobre o conceito de homologia e a perspectiva evolutiva, além da definição do conceito de homologia.

Em seus artigos recentes, Brower & de Pinna, basicamente defendem a equivalência entre os conceitos de homologia e sinapomorfia, a terminologia de homologia “primária e secundária” e uma visão evolutiva de Darwin para o conceito de homologia. Por outro lado, Nixon & Carpenter defendem a diferença entre homologia e sinapomorfia; uma terminologia diferente da proposta por de Pinna (1991); e que Darwin, em *A Origem das Espécies*, não teve uma visão evolutiva, mas sim Oweniana, do conceito de homologia.

A equivalência entre os conceitos de homologia e sinapomorfia tem uma história tão conturbada quanto a do próprio conceito e de Pinna (1991) propõe que esta relação é a contribuição mais relevante das últimas décadas. Esta relação geralmente é apontada a Patterson (1982), mas teve uma origem mais antiga e, possivelmente, independente (e.g. Wiley, 1975, 1976; Bonde, 1977; Platnick and Cameron, 1977; Cracraft, 1978; Nelson, 1978; Patterson, 1978; Gaffney, 1979; Platnick, 1979; Nelson and Platnick, 1981), apesar de alguns autores (e.g. Roth, 1988; Wagner, 1989) afirmarem que essa equivalência, além de ser apenas produtiva para a cladística, restringem o conceito de homologia. Segundo de Pinna (1991) a redução de um conceito não restringe ou causa a perda de sua definição (e.g. redução do conceito de monofilia feita por Hennig, 1965).

O conceito de sinapomorfia é fundamental para a cladística, pois igualando todas as similaridades derivadas com sinapomorfia é possível determinar padrões comuns (de Pinna, 1991) e, a partir disso, a opinião presente em Hennig se torna importante. Uma longa revisão histórica é feita por alguns autores, indicando a opinião Hennig sobre a relação dos conceitos de homologia e sinapomorfia (Brower & de Pinna, 2012; Ebach *et al.* 2013; Farris, 2012a, 2012b, 2013; 2014; Nixon & Carpenter 2011, 2012a, 2012b, 2012c). Hennig não considerava uma equivalência entre os conceitos de homologia e sinapomorfia, pois considerava a sinapomorfia – assim como as plesiomorfias – como parte do conceito de homologia (Hennig, 1965). Para de Pinna (1991: 372) “similaridades simplesiomórficas são obviamente homólogas, pois cada simplesiomorfia é uma sinapomorfia em um nível superior”. Wiley (1975) deixa claro que o conceito de sinapomorfia e simplesiomorfia são conceitos relativos entre si, direcionados à uma análise. Caso o objeto de estudo – a análise em si – mude sua natureza, a relatividade de sinapomorfia e simplesiomorfia também pode mudar. Apesar desta discussão ser antiga, nos últimos anos tem aumentado o número de publicações nessa temática.

Outro debate também protagonizado por Brower & de Pinna e Nixon & Carpenter se dá com o fato de o reconhecimento da homologia como evidência para a teoria da evolução em Charles Darwin.

Nixon & Carpenter (2011: 2) afirmam que “a definição de homologia de Darwin é, claramente, sem conexão com a evolução”. No artigo seguinte, estes autores discutem um caso específico, em que o surgimento de homólogos não está associado à ideia de descendência comum, “claramente indicando que a descendência comum não era então implicado na *construção de homólogos*” (Nixon & Carpenter, 2012b: 1). Os autores continuam a explicar que o fato de Darwin ter adotado a terminologia *homogenia* de Lankester apenas confirma o argumento. Por outro lado, Brower & de Pinna (2012: 2) defendem que Darwin usou uma definição evolutiva para homologia e até mesmo no conceito popular o reconhecimento de partes homólogas é um dos maiores argumentos que Darwin usou para a teoria da evolução, além do uso do termo “afinidade” que possuía um sentido de “similaridade entre partes com ancestralidade comum” na época. Outros autores também discutiram a relação de Darwin com o conceito de homologia. Segundo Jardine (1967: 126) “Darwin considerou a ocorrência de homologia como sendo evidência para sua teoria, e sua interpretação de homologia foi largamente aceita”.

Outra problemática é feita em relação às edições de A Origem das Espécies e da definição de homologia contida neles. Segundo Nixon & Carpenter (2011: 1) “Darwin (1859) explicitamente refere a Owen na definição de homologia no glossário de Origem das Espécies”, e na citação eles citam a sexta edição que é de 1872. Conforme percebido por William & Ebach (2008; 2012) a primeira edição de 1859 não possui glossário, que aparece pela primeira vez na sexta e última edição de 1872. Além disso, tal glossário foi feito por William Sweetland Dallas e não expressa, de fato, as ideias pessoais de Darwin. A definição do conceito de homologia presente no glossário é simplesmente a mesma feita por Owen em 1843 (Brower & de Pinna, 2012).

A definição do conceito de homologia sempre foi alvo de discussão. Desde Owen, muitos autores propuseram novos conceitos e nas análises ainda se encontram novas propostas. Geralmente, as propostas modificam uma pequena parte no conceito de homologia (e.g. a equivalência entre os conceitos de sinapomorfia e homologia), porém há outras que modificam de forma essencial o conceito (e.g. conceito biológico de homologia, Wagner, 1989). Brower & de Pinna (2012: 9) oferecem uma alternativa à definição do conceito de homologia: “Homologia é a relação entre partes de

organismos que fornece evidência para ancestralidade comum [...] Aqueles familiares à filogenética são bem-vindos a abreviar nossa definição substituindo “sinapomorfia” por tudo que segue o verbo “é””.

Capítulo 2 – Memética

Introdução à Memética

Charles Darwin percebeu que a cultura possui um processo evolutivo muito similar ao que propôs para os seres vivos. Em seu livro *A Descendência do Homem* (1871: 59), Darwin disse:

“A formação de diferentes linguagens e de distintas espécies, e as evidências de que ambos tiveram um desenvolvimento através de um processo gradual, é curiosamente a mesma [...] Nós encontramos em linguagens distintas impressionantes homologias devido a descendência comum”.

Nesta época, estudos sobre a história genealógica (“evolutiva”) das línguas já eram feitos há pelo menos meio século. Em 1827, Collin e Schlyter publicaram uma árvore (fig. 10, anexo) que representa a diversificação de línguas suecas (Howe & Windram, 2011). Essas representações eram denominadas “stemma” e eram usadas para demonstrar o processo de diferenciação das línguas através do tempo. Em 1863, Schleicher, após ler os trabalhos de Darwin, publicou uma árvore sobre as línguas indo-germânicas que apresenta uma topologia muito parecida com os cladogramas feitos a partir da metodologia filogenética (fig. 11, anexo) (Wyhe, 2005).

Ainda assim, o estudo da evolução cultural necessitava de uma metodologia científica. Esse panorama começou a mudar após o início da memética, proposta por Dawkins (1976). O início da memética como ciência recebeu muitas críticas (e.g. Jablonka, 2010), dirigidas principalmente à dificuldade em encontrar o meme (i.e. o replicador) e defini-lo. Identificar um meme como replicador permite a aplicação de métodos científicos em informações culturais, como é proposto para a análise da história do conceito de homologia neste trabalho.

O que é um Meme?

As argumentações contra a memética possuem três pilares principais: (a) a problemática de sua definição; (b) a própria existência de uma unidade; e, (c) as analogias meme-gene.

Dawkins (1976: 206) exemplificou memes como “melodias, ideias, slogans, roupas da moda, as maneiras de fazer potes ou de construir arcos”. Entretanto, essa definição sofreu ataque de muitas direções (Lumsden, 1980; Jablonka, 1999; McGrath, 2005; Mesoudi *et al.*, 2006; Wimsatt, 1999; Jablonka & Lamb, 2005) indagando se um meme seria um elemento cultural ou uma informação neural. Para resolver esta questão, Dawkins subsequentemente reformulou o conceito (Dawkins, 1982: 109):

“Um meme deve ser considerado como uma unidade de informação residindo em um cérebro [...] Tem uma estrutura definida, percebida em qualquer meio físico que o cérebro use para guardar informação [...] Eu gostaria de considerar isso como fisicamente residindo no cérebro” ... “Os efeitos fenotípicos de um meme podem ser na forma de palavras, músicas, imagens visuais, estilos de roupas, gestos faciais ou manuais [...]”.

Gatherer (1988) nomeou essas duas definições de *Dawkins A* e *Dawkins B*, respectivamente. Em uma análise superficial é fácil perceber que Dawkins A é o fenótipo de Dawkins B. Neste raciocínio, *meme é a unidade física que reside no cérebro* e o que era entendido como o replicador é, na verdade, o fenótipo do meme. Embora não haja uma definição única de meme, assim como no caso de espécie e de homologia (ver adiante), isto não causa, e nem deve causar, uma negação da memética.

Outra problemática sobre a memética é a unidade de transmissão i.e. o replicador. Se não é possível a identificação de uma unidade física, sua existência torna-se duvidosa. Essa falta de informação pode explicar a caracterização por alguns da memética como “pseudociência” (cf. Bibriesca, 2001). Porém, um jeito de esclarecer a unidade memética e a sua existência é a comparação com ideias.

A analogia de meme com ideias pode ajudar a evidenciar sua existência. De acordo com Dawkins, meme é a unidade física que reside no cérebro e toda sua expressão concreta é o seu fenótipo. Se é possível considerar ideias (i.e. meme, memplex ou complexo de memes) que são transformados em fenótipos (letras e palavras, música e melodias, arcos e botes, peças de xadrez e seus movimentos, e assim em diante), então tem-se a existência lógica de meme. Isto está além de questões metafísicas platônicas, uma vez que os elementos físicos no cérebro, mesmo que não identificados, existem. Desta forma, não é vital a identificação física do meme no cérebro, uma vez que é possível quantificar seus efeitos fenotípicos – a morfologia da expressão memética.

É indubitável a possibilidade de identificar a unidade do meme e isso é uma porta de entrada para novas pesquisas na ciência memética. Porém, desde que não seja atualmente identificado, deve-se aplicar o estudo da memética nas evidências fenotípicas, da mesma forma que o desenvolvimento inicial da genética foi feita na ignorância da base material de sua unidade (genes).

De acordo com Blackmore (2010) “Gould descartou memes como “uma analogia inútil” e Midgley (2000) argumentou que são “metáforas sem sentido”. Como discutido em Blackmore, as analogias podem ser úteis ou não. Porém, isto acontece em qualquer tipo de relação de analogia; se meme fosse equivalente ao gene em todos os sentidos, então o meme poderia simplesmente ser chamado de *gene*.

As similaridades, entretanto, ainda existem: memes e genes são replicadores, evoluem e possuem unidades físicas. A principal analogia que pode ser feita é que a evolução por seleção natural pode ser aplicada a ambos; tanto ao replicador genético quanto a replicador cultural.

Representação Semântica e Memes

Suponha que alguém diga “girafa”. Automaticamente, quem ouviu, imaginará uma girafa. Girafa, entretanto, é apenas uma representação semântica de um animal (i.e. de um pool gênico). Representações semânticas não são os memes em si, mas apenas representações abstratas da informação cultural e, portanto, encaixam-se nos

efeitos fenotípicos. De acordo com Dennett (1995: 354) “memes são primariamente uma classificação *semântica*, não uma classificação sintática que pode ser diretamente observável em “linguagens cerebrais” ou linguagem natural [...] é concebível, mas dificilmente provável e certamente não necessário, que um dia se descubra uma surpreendente identidade entre estruturas cerebrais estocando a mesma informação, permitindo-nos identificar os memes sintaticamente”. O que Dennett está chamando de meme na primeira passagem é a informação cultural (i.e. o fenótipo do meme) e não o meme como unidade física (i.e. o meme).

Nem genes nem memes são informações completas. Um conto de fadas pode ser uma informação cultural expressa em uma ou poucas palavras (e.g. Rapunzel e Cinderela ou Chapeuzinho Vermelho e Os Três Porquinhos). Supondo que se é dito “Rapunzel” ou “Cinderela”, alguém pode lembrar e descrever toda a estória, o que demonstra que uma palavra pode representar um complexo de informação. Mas isso não é o meme em si, da mesma forma que nomear um gene é só uma maneira de representar seu sentido semântico e não a informação do gene em si. O que é uma estória completa? Estórias são informações. Informação é o genótipo do meme. Estórias são interações de memes que produzem uma informação cultural, independentemente de sua complexidade.

Uma rápida consulta na Internet, pode revelar a disseminação de memes em redes sociais. Porém, estas redes tornaram público o sentido Dawkins A como sendo Dawkins B – confusão feita pela maioria dos oponentes em seus ataques à ciência memética (e.g. Jablonka, 2010). É claro que estes memes são, de fato, expressões fenotípicas. Entretanto, a incidência desta conceptualização na população é tão grande que esta definição ainda é usado popularmente. Aqui, o sentido semântico do meme (i.e seu efeito fenotípico) não tem nenhuma interferência contra o sentido sintático real. A palavra “meme” representa, popularmente, o que o conceito significa, e talvez deva ser preservado. Esta preservação deve-se ao fato de que, quando cunhado, o meme tinha como seu significado a sua expressão fenotípica, da mesma forma que homologia não significa “similaridade entre partes *com ancestralidade comum*” originalmente.

Quando Dawkins cunhou o termo meme, ele estava se referindo ao que hoje é o fenótipo do meme. Assim, chamar o fenótipo de “meme” e o genótipo de qualquer outro nome, pode gerar contínuos erros ao separar estes dois conceitos. Desta forma, é preferível denominá-los como “meme” a unidade física; e “informação cultural” os efeitos fenotípicos.

Como o meme pode ser quantificado?

Um meme, como unidade replicadora, não pode ser quantificado. Entretanto, a informação cultural pode. Quantificar memes é dispensável à memética da mesma forma que quantificar o genótipo foi dispensável para toda a genética de populações antes da identificação dos genes. Aqui, não está sendo defendido que memes não devam ser identificados, apenas que não é imprescindível para a análise evolutiva de elementos culturais.

Gatherer (1988) propôs uma hipótese para quantificar o meme e a informação cultural utilizando um exemplo com o nó-Windsor de gravatas. Imagine que exista uma sala com 100 pessoas e apenas uma delas com o nó-Windsor (supondo que apenas essa pessoa saiba fazer o nó). A frequência do meme nesta sala é $1/100$, $p = 0,01$, e a frequência da informação cultural é $1/100$ $p = 0,01$, uma vez que apenas uma pessoa entre 100 realmente ostenta o nó-Windsor. Agora, todas as pessoas presentes na sala apresentam o nó-Windsor e a frequência passa para o meme(p) = 0,01 e informação cultural(p) = 1,00 (a frequência do meme só seria igual se todas as pessoas aprendessem a fazer o nó-Windsor). Gatherer assume que “nós podemos, de forma incorreta, inferir que os outros 99 indivíduos na sala adquiriram o meme Dawkins B [meme] para o nó de gravata, e erroneamente colocar a frequência do meme Dawkins B com o valor $p = 1$ ”. Para descobrir o valor real de p (meme), Gatherer desenvolveu um teste que denominou “um milhão de dólares para a habilidade de dar o nó-Windsor de gravata”. Com esta hipótese é perceptível que existe uma frequência do meme que pode mudar após a aplicação do teste. Assim, existem dois passos para descobrir a frequência de um meme: primeiro, a frequência é inferida como idêntica à da informação cultural; depois, a frequência é testada. O primeiro passo *pode* preceder o

segundo, mas não é obrigatório para a descoberta da frequência da informação cultural. Como uma frequência remete ao meme e outra à informação cultural, então, estas podem ser chamadas, respectivamente, de *frequência cultural* e *frequência memética*. Mesmo com a hipótese da frequência memética, a frequência cultural é a mais significativa, porque representa a frequência real.

Análises filomeméticas

As análises filomeméticas tendem a seguir o mesmo padrão das análises filogenéticas. Porém, os objetos de estudo das duas áreas são diferentes: culturais e biológicos, respectivamente. Essa diferença é capaz de promover uma interpretação e uso dos dados de forma diferentes. Isso é explicado no capítulo III-Material e Métodos.

Com a inserção da filomemética nas análises culturais, alguns estudos já foram propostos para explicar a relação de parentesco destes elementos. Hokky Situngkir apresenta uma série de artigos (Khanafiah & Situngkir, 2004, 2006; Situngkir, 2008a, 2008b, 2008c, 2009) que demonstram não só análises filomeméticas de línguas, batiks, design de celulares, como também como deve-se montar e analisar árvores filomeméticas. Estes autores usam uma metodologia de construção de árvore – UPGMA: Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean – que é sabidamente inadequada para reconstrução filogenética (cf. Farris, 1979). O método de formação de uma árvore filomemética deve ser igual ao de uma árvore filogenética, mudando apenas as interpretações que são fornecidas aos resultados. Marwick (2012) apresenta uma análise filomemética de estátuas budistas tailandesas que segue a metodologia filogenética atual. Este autor apresenta uma interpretação que se utiliza do vocabulário cladístico para explicar seus resultados, demonstrando um resultado que se aproxima da real história temporal das estátuas.

A análise filomemética pode utilizar-se de três elementos culturais diferentes: Línguas; Artefatos Culturais; e, Ideias ou Conceitos. Os dois primeiros tipos concentram todo o estudo filogenético (Steele *et al.*, 2010) e conseguem apresentar resultados tão bons quanto as análises filogenéticas para representar a história

evolutiva das línguas e de artefatos culturais. As análises envolvendo linguagens são mais antigas do que as de artefatos culturais e receberam mais atenção, tanto de historiadores quanto de naturalistas. Cavalli-Sforza (2000) propôs uma análise filogenética de superfamílias de línguas europeias e asiáticas, depois propôs uma correlação entre a árvore filomemética e a árvore genealógicas dos grupos que falam tais línguas. Os artefatos culturais já estudados sob a perspectiva filomemética são diversos tanto em número quanto em origem, como os já citados batiks e design de celulares, como também análises de contos e livros (Tehrani, 2013), em música (Le Bomim *et al.* 2013), sítios arqueológicos (O'Brien *et al.*, 2001, 2002), entre outros, que podem diferir no âmbito do estudo (e.g. estrutural, funcional, mecânico; cf. Temkin, 2016). Apesar da diferença de elementos, ainda não há uma categorização dos diferentes elementos culturais, o que atrapalha o desenvolvimento da análise filomemética (Temkin, 2016). A análise filomemética busca encontrar a relação evolutiva dos elementos culturais, tendo sua importância fixada na história do surgimento e da interconexão entre tais elementos.

Tendo em vista a importância da análise filomemética, uma análise com o conceito de homologia pode ajudar a esclarecer as maiores discussões do conceito. A aplicação da homologia está presente em qualquer tipo de análise comparativa dentro das ciências naturais, pois é a partir deste conceito que é possível inferir o padrão histórico-evolutivo dos caracteres. A partir de uma análise filomemética, é possível determinar as relações entre os conceitos, suas ideias e pensamentos, tentando identificar pontos convergentes e divergentes entre os autores, assim como entre as próprias ideias dentro do conceito. É indubitável a importância de uma estruturação teórica e prática do conceito de homologia, principalmente por sua importância dentro das ciências evolutivas. Esta seção do trabalho tem como objetivo identificar e padronizar o conceito de homologia através do resgate histórico das ideias implementado por uma análise filomemética.

II. MATERIAL E MÉTODOS

Compilação de caracteres

Os caracteres foram determinados por ideias originais propostas dentro do conceito de homologia. Como terminais foram selecionados apenas trabalhos que apresentam propostas (i.e. apomorfias) que impactam diretamente a discussão do conceito de homologia.

Alguns autores discutiram o conceito de homologia em diferentes trabalhos (e.g. Farris). Os terminais que representam estes autores são uma resultante das opiniões expressas nos vários artigos.

Enraizamento

Este trabalho usou como localizador da raiz um grupo-externo todo-zero. Este grupo-externo hipotético polariza cada um dos caracteres de acordo com considerações mais gerais (apresentadas individualmente quando necessário) sobre a distribuição das ideias em um contexto histórico mais amplo (Brower & Schuh, 2009).

Considerações sobre as diferenças e semelhanças entre análises filomeméticas e filogenéticas

Metodologia Filogenética e Filomemética

As análises filogenéticas são representações histórico-evolutivas da relação entre as espécies – viventes ou fósseis. As metodologias de análises evolutivas entre as espécies passaram por um grande desenvolvimento, principalmente a partir da segunda metade do século XX (ver seção “Escolas Metodológicas do Século XX” na introdução deste trabalho). Mais recentemente, com o advento das ciências meméticas, as análises filogenéticas de elementos culturais – i.e. filomemética – estão se tornando

cada vez mais presente nas revistas científicas aplicadas aos estudos de ciências biológicas e outras.

A filomemética é a análise filogenética de elementos culturais (linguagem, artefatos, ideias, entre outros), i.e. memes. A análise filomemética compartilha os mesmos objetivos gerais (elucidação de história) com a filogenética e até o momento segue as mesmas metodologias. Ainda assim, a interpretação das informações resultantes deve ser analisada de acordo com o objeto cultural da análise, ou seja, os conceitos utilizados na filogenética nem sempre terão o mesmo comportamento que na análise filomemética. A seguir, discuto alguns conceitos centrais da análise filogenética sob a perspectiva da análise filomemética.

Cladogramas

A análise filogenética, assim como a análise filomemética, resulta em uma hipótese de relações de parentesco expressa por um cladograma. O cladograma pode ser dividido em: a) raiz; b) nós; c) folhas (ou terminais); e d) ramos (fig. 12-16, anexo).

Raiz

Os cladogramas podem ser classificados em: enraizados e não-enraizados. A raiz nada mais é que o ramo ancestral de uma análise, isto é, ela só existe quando se pode deduzir e impor informação temporal relevante nas variáveis de uma análise (fig. 12, anexo). Segundo Farris (1970) independentemente da localização da raiz, o comprimento de um cladograma é sempre o mesmo. Porém, o comprimento pode mudar de acordo com a inclusão ou não de uma raiz.

De forma geral, o cladograma pode ser enraizado de duas formas: pela inclusão de um outgroup all-zero, ou pela determinação de um táxon como grupo-irmão de todos os outros na análise. Em ambos os casos, o nó que une este terminal ao resto do diagrama é a o nó da raiz. Na análise filomemética, assim como na filogenética, pode haver um dos dois tipos de enraizamento. Curiosamente, as análises filomeméticas

realizadas até o momento não discutem os critérios utilizados para inferir a raiz (e.g. Marwick, 2012).

Nós

Os nós, em um cladograma, localizam as *cladogêneses* i.e. a divisão de um ramo em dois ou mais (fig. 13, anexo). Pode haver o caso em que as relações evolutivas entre os elementos estudados não estão totalmente resolvidas, e, portanto, não há como definir os nós e os ramos no cladograma; neste caso temos uma politomia (fig. 14, anexo). Os nós representam entidades hipotéticas. Na análise filomemética esta interpretação é idêntica, uma vez que todos os elementos analisados estão fixos nos terminais. Desta forma, por ser hipotético, o nó nunca é analisado como uma entidade natural, apenas como uma hipótese de relações resultante da análise.

Ramos

Os ramos representam cada linhagem evolutiva i.e. uma nova linhagem que surge a partir de novas dicotomias – de cada nó (cladogênese) (fig. 15, anexo). Quando não há dado para a resolução do cladograma, um nó pode possuir mais que dois ramos (dicotomia), formando uma politomia (fig. 14, anexo). O ramo, tanto em uma filogenia quanto em uma filomemética, também não é algo real, mas uma representação gráfica que determina de onde surgiu uma linhagem que chegará em um terminal ou outro nó e no decorrer do qual mudanças evolutivas podem se efetuar.

Terminais

Os terminais são os grupos que estão sendo analisados. Os terminais de uma análise filogenética são os elementos biológicos (espécies ou grupos monofiléticos) e numa análise filomemética são os elementos culturais. Os terminais são a maior diferença entre as análises filogenéticas e filomeméticas. Em um cladograma, os terminais estão dispostos na parte superior da árvore. Uma vez que um terminal está

disposto em um mesmo horizonte em relação a outro, a análise não apresenta uma relação temporal entre eles, apenas uma relação de parentesco (fig. 16, anexo). Um exemplo de elemento cultural são os artefatos culturais i.e. cujas características remetem à “forma, dimensão, proporção tanto de propriedades físicas quanto químicas dos materiais” (Temkin, 2016). Os terminais podem ser específicos, e.g. estátuas tailandesas de bronze de budas, ou mais abrangentes e.g. estátuas de bronze ou estátuas tailandesas. Em uma possível hierarquia, estátua, então, seria um táxon superior ao de nível de espécie e quanto mais detalhada o elemento, mais relacionado ao nível de espécie – assim como ocorre com elementos culturais. Um exemplo dessa relação é a análise de celulares Nokia (Khanafiah & Situngkir, 2004), que ao tratar de aparelhos de uma única marca, torna a análise mais simples. Uma análise mais abrangente, com celulares de todas as marcas, poderia produzir um resultado curioso no qual um celular de uma marca ser agrupado em uma outra marca, uma vez que é de conhecimento popular que diferentes produtoras tendem a convergir, copiar ou fraudar fragmentos de tecnologia, mesmo mantendo o padrão único de suas produções (cf. Moorthy & Chennupati, 2013). Estas problemáticas, sob a perspectiva evolutiva, dificultam a interpretação de grupos monofiléticos nas análises filomeméticas, tratados abaixo.

Grupos monofiléticos

Os grupos monofiléticos são reconhecidos, e definidos, por sinapomorfias. Segundo a metodologia filogenética, os grupos monofiléticos são os únicos grupos naturais – ou reais. Hennig (1950; 1966) definiu grupo monofilético como o grupo onde estão presentes “todos os descendentes de um mesmo ancestral comum”. Este é o monofiletismo estrito. Mas a ideia de grupos monofiléticos, em formulações mais vagas, é mais antiga e remonta a Haeckel (1868) (Wheeler, 2012).

Na análise filogenética os grupos naturais podem ser reconhecidos em diferentes hierarquias (e.g. espécies monofiléticas, gêneros monofiléticos, família monofilética). Na análise filomemética esta hierarquia não é bem determinada e conhecida, assim os grupos monofiléticos devem ser interpretados de forma diferente

(Temkin, 2016). Alguns artefatos podem formar um grupo monofilético, por exemplo, mas não será possível correlacioná-los em hierarquias em relação a artefatos de outros estudos. Os trabalhos filomeméticos conseguem formar grupos que condizem com a história real dos elementos (e.g. Marwick, 2012), entretanto análises que seguem outro tipo de metodologia, tendem a agrupar de uma forma mais fenética – apenas por similaridade – perdendo o padrão histórico-evolutivo do elemento cultural analisado (e.g. Khanafiah & Situngkir, 2004). A análise feita por esses dois últimos autores agrupa os elementos analisados através apenas de suas similaridades i.e. das inovações tecnológicas de seus aparelhos celulares. Assim como na análise filogenética, se os elementos culturais forem analisados de acordo com a metodologia cladística, estes serão agrupados de forma mais natural e tenderão a reproduzir os grupos conforme suas histórias. Estes grupos – os grupos monofiléticos – ainda podem ser limitados de acordo com o tipo de caráter usado na análise cultural (Temkin, 2016: 16). De acordo com esse autor, “muitos caracteres podem receber atributos [i.e. caracteres] de múltiplas categorias: por exemplo, uma característica funcional pode ter um significado simbólico”.

Grupos para- e polifiléticos

Segundo Wheeler (2012), Hennig ainda definiu outros dois grupos diferentes: os parafiléticos e os polifiléticos. O primeiro é baseado em similesiomorfias (características primitivas compartilhadas); o segundo é baseado em convergências (fig. 17, anexo).

Os grupos para- e polifiléticos não formam grupos naturais i.e. não apresentam uma relação de parentesco real entre os organismos analisados. Grupos para- e polifiléticos não tem um embasamento evolutivo entre eles, mas servem para determinar grupos criados popularmente (e.g. peixes). Na análise filomemética os grupos para- e polifilético também podem existir sob a perspectiva popular. Os elementos culturais são todos categorizados e agrupados dentro de categorias que compõem o universo cultural conhecido e estes grupos podem se demonstrar monofiléticos ou não. Um exemplo mental é a interpretação de rochas como produção

cultural. Tais rochas possuem ao longo da história diversos usos culturais: como arte (Chippindale & Taçon, 1998), como lança (Wymer, 1992), para comunicação (Diringer, 1953), entre muitas outras funções. Em uma análise cultural, rochas, como matéria prima, formam grupos não-naturais, uma vez que foram usadas independentemente para diversos fins. Apesar de esforços para explicar a metodologia para reconstrução da história evolutiva de elementos culturais, não há ainda uma convergência entre os autores dessa área, o que limita e atrasa a produção do conhecimento da evolução dos elementos culturais.

Matrizes e Análises de Cladograma

Caráter vs. Estado de Caráter

De acordo com a metodologia da sistemática filogenética (Hennig, 1950; 1966), um caráter é uma conjectura de homologia (no sentido evolutivo) e sua consequente confirmação (ou não) é feita através da análise da árvore filogenética. Entretanto, uma das grandes confusões quando se escolhe o caráter para uma análise filogenética é a distinção entre caráter e estado do caráter. Muitos autores defendem a ideia de que não há distinção entre os dois termos (Eldredge & Cracraft, 1980; Platnick, 1989; Wheeler, 2012; Fitzhugh, 2006). Fitzhugh (2006: 266) propõe a mudança da terminologia de caráter para *subjects* e estados de caráter para *subject-predicate*.

Baseado no trabalho de Colless (1985), Fitzhugh apresenta a ideia de que caráter possui diferentes interpretações e usos dos filogeneticistas e, portanto, sua terminologia é mais adequada. Apesar de realmente haver diferentes usos conceituais do termo caráter, a mudança proposta por Fitzhugh (2006) é apenas terminológica, uma vez que há uma padronização do conceito de caráter entre os diferentes estudos. Mudanças terminológicas, sem uma razão clara, podem gerar confusões na interpretação e na teoria do conceito de homologia. Assim, o presente trabalho usa a terminologia “caráter/estado de caráter”.

Talvez a parte mais crítica de uma análise filogenética seja a montagem da matriz i.e. a montagem das transformações dos caracteres em relação aos terminais (=

taxa) analisados. Apesar de haver esforços, segundo Fitzhugh (2006: 261) “duas questões inseparáveis continuam a apresentar problemas [...] a independência do caráter e o tratamento de estados inaplicáveis i.e. o uso de um estado “?””.

Os caracteres multi-estado (que possuem vários estados de caráter) podem ser resolvidos com a redução de tais caracteres em alguns, ou vários, caracteres binários com estados divididos em “ausentes” vs. “presentes” (Pleijel, 1995). Essa metodologia demonstrou-se falha na aplicação em cladogramas (didaticamente explícito em Strong & Lipscomb, 2009) e o uso de estados inaplicáveis (“?” ou “-”) (Meier 1994; Hawkins *et al.* 1997; Lee & Bryant 1999; Strong & Lipscomb 1999; Forey & Kitching 2000; Fitzhugh, 2006). De fato, o uso de divisões binárias “ausente vs presente” traz consigo, implicitamente, o erro da aplicação do conceito de “ausência complementar” no lugar de “ausência” (ver discussão). Segundo Fitzhugh (2006) o uso da codificação ausente/presente “introduz uma errônea interpretação de ausência e o resultado nega a representação apropriada das observações”. Caracteres definidos como “-” representam a falta de informação sobre o caráter no trabalho analisado.

A importância prática do conceito de caráter para a análise filogenética é que tais características são mutuamente exclusivas entre si e, portanto, representam informações independentes sem qualquer ambiguidade. Sereno (2007) apresenta, em seu trabalho, tabelas demonstrando as diferentes conceptualizações para “caráter” nos diversos artigos voltados tanto para a tal discussão quanto para o âmbito filogenético/cladístico. Segundo este autor, caráter é “um padrão nos organismos expresso como uma variável independente” e *statement* é as diversas condições do caráter.

Ainda, a formação teórica de um caráter envolve quatro componentes lógicos: localizador, variável, qualificador e estado do caráter. Assim, dentro desse padrão, e de outros citados acima, a análise filogenética torna-se mais confiável e próxima do processo histórico-natural da evolução.

Construção da matriz

A análise filomemética segue o mesmo padrão de construção da matriz que a análise filogenética. Entretanto, enquanto as entidades biológicas são analisadas segundo sua morfologia – ou composição molecular –, as entidades culturais podem abranger sua morfologia e composição de dois tipos de memes diferentes: os artefatos, que compreendem a maioria dos elementos culturais e.g. livros, línguas, objetos, símbolos, construções, músicas); e, a semiótica, que compreende as ideias ou conceitos que podem ou não estar ligados aos artefatos.

Independente dos elementos analisados – biológico ou cultural – a matriz se comporta e é construída da mesma maneira.

Tabela 1- Representação de uma matriz com caracteres binários biológicos ou culturais

	Táxon 1	Táxon 2	Táxon 3
Caráter A	0	0	1
Caráter B	0	1	1
Caráter C	1	1	1

As árvores resultantes da matriz são, portanto, propostas de parentesco evolutivo para a história de diversificação dos grupos analisados. Para determinar quais árvores estão mais coerentes com os dados, ou seja, as que possuem maior probabilidade de representar a história evolutiva real dos grupos analisados é utilizado o *Princípio da Parcimônia*. Segundo Farris (1983: 8) “as hipóteses genealógicas mais parcimoniosas são aquelas que os requisitos minimizam a hipótese ad hoc de homoplasia”.

A análise filomemética, portanto, importa integralmente a metodologia filogenética, diferindo sobretudo pela interpretação dos resultados.

Materiais Utilizados

Foi realizada uma análise filomemética para determinar a história genealógica do conceito de homologia a partir de Owen (1843). Para isso, usou-se caracteres que representam ideias que permeiam o conceito de homologia; e terminais que representam autores que discutiram e influenciaram o conceito de homologia.

Análise filomemética do conceito de homologia

Autores-terminais

Foram escolhidos os principais autores que contribuíram para o desenvolvimento do conceito de homologia baseado no julgamento do autor deste trabalho. A inclusão de todos os autores que já debateram o conceito de homologia seria praticamente impossível, uma vez que há centenas de autores que, em algum momento, debateram o conceito de homologia em algum nível. A lista de autores segue como a representação da história do conceito de homologia, desde Owen, apresentada na introdução e numerada de (I a XXXIX). A entidade analisada é a publicação específica e não o autor como um todo – salvo exceções indicadas.

A seguir há a lista de autores por ordem cronológica com uma breve descrição de cada um. Após esta descrição, serão apresentados os caracteres usados na matriz para a análise filomemética.

(1843) Richard Owen

Owen pode ser considerado o pai do conceito de homologia. Foi o cunhador deste termo e o primeiro a separar de forma conceitual homologia e analogia.

(1859) Charles Darwin

Darwin é geralmente associado à paternidade da teoria da evolução. Em algumas passagens da primeira edição de *A Origem das Espécies*, Darwin usou o conceito de homologia. No final do seu livro da sexta edição há um glossário feito por William Dallas. Em sua primeira edição, Darwin usou o termo homologia para representar tanto a ideia de “similaridade entre partes” como para a mesma ideia com “ancestralidade comum”. O naturalista inglês pode não ter fixado a ideia de ancestralidade comum ao conceito de homologia, mas, com certeza, vou o primeiro a oferecer tal perspectiva.

(1860) Thomas Huxley

Se Darwin não fez qualquer ligação entre sua teoria da evolução e o conceito de homologia, Huxley o fez. Para este autor, o conceito de homologia era uma evidência da teoria da evolução de Darwin. Neste autor, a homologia se equivale ao conceito de homogenia proposto por Lankester.

(1870) Edwin Ray Lankester

Lankester foi o primeiro autor a fazer uma ligação formal entre o conceito de homologia e a teoria da evolução por seleção natural. Para isso, Lankester dividiu o conceito de homologia em dois outros conceitos: homogenia e homoplasia.

(1870) George St Mivart

St-Mivart era um defensor das ideias de Owen e do idealismo. Na mesma edição da mesma revista do trabalho do Lankester, St-Mivart critica a inclusão da perspectiva evolutiva no conceito de homologia e, ironicamente, divide o conceito de homologia em 25 outros conceitos.

(1876) Darwin

Em 1871 Darwin publicou *A Descendência do Homem*, que aplica a teoria da evolução ao entendimento da história da nossa espécie. Neste trabalho, Darwin introduz o conceito de homoplasia de Lankester, o que significa uma diferença entre a homologia com e sem a perspectiva evolutiva. A divisão feita entre os dois trabalhos de Darwin é baseada na transição de sua interpretação do conceito de homologia e da evolução.

(1902) Henry F. Osborn

Osborn foi um defensor das ideias de Darwin. Porém, para este autor o conceito de homoplasia se encaixaria no conceito de analogia, apesar de ter que conter traços homólogos (em uma visão oweniana). Osborn apresenta uma tabela representando cada a relação de cada conceito. Alguns autores subsequentes fazem uma análise que juntam conceitos não-homólogos (e.g. paralelismo, convergência, analogia, ...) em um mesmo padrão. Essa relação é diferente da de Osborn que considera paralelismo e convergência como subconjuntos do conceito de analogia.

(1935) Alan Boyden

Boyden foi um zoólogo alemão. Em seu artigo de 1935 faz uma análise da diferença entre os conceitos de homologia e analogia. Boyden fez uma crítica às ideias de Bock. Apesar de fazer algumas discussões sobre o conceito de homologia, Boyden não propõe nada original.

(1943) Alan Boyden

Em 1871 Darwin publicou *A Descendência do Homem*, que aplica a teoria da evolução ao entendimento da história da nossa espécie. Neste trabalho, Darwin introduz o conceito de homoplasia de Lankester, o que significa uma diferença entre a homologia com e sem a perspectiva evolutiva. A divisão feita entre os dois trabalhos

de Darwin é baseada na transição de sua interpretação do conceito de homologia e da evolução.

(1952) Adolf Remane

Remane teve uma interessante visão da Sistemática Filogenética de Hennig. Em seu trabalho apresentou três conceitos auxiliares que envolvem a filogenética e homologia.

(1973) Robert Sokal & Peter Sneath

Sneath & Sokal fundaram a escola fenética. Estes autores apresentaram uma nova ideia de classificação dos seres vivos. Além disso, a visão do conceito de homologia dos feneticistas, em geral, não está associada à evolução.

(1967) N. Jardine

Jardine apresentou uma visão matemática para o conceito de homologia e de evolução. Além disso, Jardine propôs duas diferentes classificações para o conceito de homologia.

(1969) N. Jardine

Neste artigo, Jardine propôs uma dicotomia dentro do conceito de homologia baseado na origem e legitimação de partes homólogas.

(1970) Walter Fitch

Fitch cunhou novos termos para o conceito de homologia aplicado às ciências moleculares. Ele redefiniu o conceito de homologia baseado em sua área e o tornou em conceitos independentes. O conceito de paralogia é similar ao conceito de homologia

serial e, portanto, muitos autores o descartam???. Aqui será analisado não só o uso do conceito de paralogia, mas também sua discussão em si. A problemática de separar paralogia e ortologia em caracteres diferentes é que estes se tornariam redundantes com os próprios conceitos de homologia serial e homologia especial, respectivamente.

(1971) Gavin DeBeer

DeBeer tem uma das mais citadas frases dentro do conceito de homologia. Ele apontou que a correspondência entre os primeiros estágios de desenvolvimento não é necessária para os caracteres na fase adulta serem homólogos.

(1975) Edward Wiley

Wiley propôs a equivalência entre os termos homologia e sinapomorfia. Atualmente, este é um dos maiores debates dentro do conceito de homologia protagonizando duas versões de opinião.

(1969) Michael Ghiselin

Ghiselin propõe que órgãos homólogos não são similares, mas correspondentes. Para este autor a diferença destes dois conceitos é que correspondência é uma relação transitiva entre as partes analisadas, similaridade não é. Esta ideia proposta por Ghiselin está expressa no caráter 4 (ver Richard Owen).

(1984) Michael Ghiselin

Em 1984, Ghiselin apresenta algumas discussões que estão ausentes em seu artigo anterior.

(1963) Walter Bock

Bock propôs que a similaridade era o teste para o conceito de homologia. Esta ideia foi reproduzida por Patterson que apresentou mais dois testes. Em 1991, de Pinna defendeu que a similaridade já está implícita na proposição de correspondentes homólogos.

(1969) Walter Bock

Bock reanalisa suas ideias referentes ao conceito de homologia e propõe algumas ideias diferentes do seu artigo anterior. Além disso, apresenta a ideia de frase condicional que explica a condição do caráter no ancestral comum.

(1978-2013) Norman Platnick

Platnick em seu artigo de 2013 faz duas relações zoológicas entre ausências – plesiomórficas – e o conceito de homologia, por isso é um dos autores que é feita uma junção de dois (ou mais) artigos. Estas relações podem ser vistas como uma consequência de sua posição inicial entre a não distinção entre os conceitos de caráter e estado de caráter.

(1979; 1983; 2012a; 2012b; 2013) Farris

Farris é um dos maiores proponentes da metodologia cladística e da teoria da evolução, defendendo o uso da parcimônia. Expôs suas opiniões sobre os debates modernos do conceito de homologia em diferentes artigos. Uma análise pontual dos artigos de Farris não seria informativa e, por isso, é feito um compilado de alguns de seus artigos.

(1981) Joel Cracraft

Cracraft participou de várias discussões dentro do debate de homologia. Defende a ideia de que homologia não está estritamente relacionada com similaridade. Apesar de não ter inserido nada original para o conceito de homologia, fez algumas revisões originais.

(1982) Collin Patterson

Patterson escreveu um interessante artigo em 1982. Para ele, o conceito de homologia e sinapomorfia são equivalentes. Além disso, ele apresentou dois novos testes para o conceito de homologia (viz. Conjunção e Congruência). Patterson também dividiu o conceito de homologia entre *taxic* e *transformational*.

(1994) Leigh Van Valen

Van Valen apresentou uma nova interpretação para o conceito de homologia. Para este autor as partes homólogas são “continuidade de informação”. Essa ideia ajudou a desenvolver o conceito biológico de homologia. Apesar desta ideia ser proposta em seu artigo de 1982, apenas em 1994 que ele faz uma análise formal do conceito de homologia.

(1985) Arnold Kluge & Richard Strauss

Kluge & Strauss tem uma atuação parecida com a de DeQueiroz. Eles discutem a equivalência entre homologia e sinapomorfia, além de falar sobre *taxic* e *transformational homology* e homologia no processo ontogenético.

(1989) Gunther P. Wagner

Wagner propôs um novo conceito de homologia: o conceito biológico. Para ele, este conceito era mais completo e atendia a visão de “continuidade de informação” de Van Valen.

(1991) V. Louise Roth

Roth propõe que o conceito de homologia possui duas visões distintas: uma biológica e outra sistemática. Para isso, apresenta uma tabela para diferenciar o papel teórico dessas duas visões. Roth expõe que a homologia – filogenética – possui algumas deficiências e, portanto, partilhando da proposta de Wagner (1989), ela expõe e defende uma visão biológica do conceito de homologia; mesmo que paralela à definição filogenética.

(1991) Nelson & Platnick

Nelson e Platnick estiveram separadamente envolvidos na discussão do conceito de homologia. Em 1991, juntos eles propõem uma nova forma de analisar os dados: 3-taxon-analysis.

(1991) Mario de Pinna

de Pinna além de defender a equivalência entre os conceitos de homologia e sinapomorfia, discutiu três pontos no seu trabalho: os testes de homologia, homologia primária e secundária e taxic and transformational homology. Nenhum desses três pontos é original de de Pinna, mas sim suas perspectivas no debate.

(1994) Gareth Nelson

Nelson propõe que se uma parte entre dois organismos é homóloga, então os organismos devem ser homólogos como um todo. Além disso, ele faz uma análise de homologia e a sua relação com a sistemática filogenética e o processo ontogenético.

(1996) Andrew Brower & Schawaroch

Brower & Schawaroch propõe que a homologia primária (de Pinna, 1991) compreende na verdade dois processos correlacionados.

(1997) Shubin, Tabin Carroll

Shubin, Tabin & Carroll propõem o conceito de “deep homology” sob uma perspectiva genética dentro da metodologia filogenética.

(1999) Carine & Scotland

Carine & Scotland fazem uma releitura do 3ta proposta por Nelson (aqui neste trabalho com o capítulo de um livro em 1994).

(1999) Arnold Kluge & Steve Farris

Kluge e Farris já haviam debatido sobre o conceito de homologia em artigos independentes. Juntaram-se nesse artigo para debater alguns tópicos do conceito de homologia, principalmente a m3ta proposta por Carine & Scotland.

(1988) Olivier Rieppel

Rieppel escreveu artigos e livros sobre o conceito de homologia, onde debate quase tudo discutido ao longo da história, usando exemplos práticos de alguns grupos de répteis. Rieppel expõe claramente suas opiniões em cada um de seus trabalhos.

(2011) Nixon & Carpenter

Nixon & Carpenter defendem que o conceito de homologia não é equivalente ao de sinapomorfia. Além disso, discutem sobre homoplasia e a metodologia filogenética

criando um dos maiores debates modernos no assunto juntamente com Brower & de Pinna.

(2012) Andrew Brower & Mario de Pinna

Brower & de Pinna já discutiram anteriormente o conceito de homologia separadamente. Porém, começaram a escrever juntos recentemente para rebater ideias propostas por Nixon & Carpenter.

Caracteres

Os caracteres estão ordenados pela numeração sequencial de 0 a 61, de acordo com a matriz usada pelo TnT. Os caracteres estão listados e explicados abaixo, sem ordem cronológica.

Caráter 0. Diferença entre homologia e analogia; presença

- 0. ausência
- 1. presença

Owen foi o primeiro a fazer uma separação entre os conceitos de analogia e homologia. Antes de Owen, alguns autores usavam outros termos para explicar a relação de similaridade entre partes, algumas vezes com ancestralidade comum, como analogia (e.g. St-Hilaire) e afinidade (e.g. Darwin).

Caráter 1. Homologia Serial; presença da ideia

- 0. ausência
- 1. presença

Owen ao definir o conceito de homologia o dividiu em três subconceitos: homologia geral, especial e geral. Esta divisão está caracterizada nos caracteres 2, 3 e 4. Estes tipos possuem diferentes aplicações e a sua importância é devida a sua interpretação nas análises comparativas. A homologia seria foi uma ideia que teve um uso significativo, por comparar órgãos ou partes homólogas dentro de um mesmo indivíduo. Atualmente, este conceito perdeu sua importância uma vez que não tem informação relevante sobre a história evolutiva de partes ou órgãos pela falta de inferência de parentesco entre os diferentes indivíduos.

Caráter 2. Homologia Especial; presença da ideia

- 0. ausência
- 1. presença

O subconceito de homologia especial foi o mais importante dos três tipos de homologia proposto por Owen. É a partir da homologia especial que se tem o uso do conceito de homologia. A homologia especial é a relação de similaridade entre partes em diferentes organismos e hoje é considerado um dos mais importantes “conceitos” dentro das análises comparativas.

Caráter 3. Homologia Geral; presença da ideia

- 0. ausência
- 1. presença

A homologia geral é a relação de similaridade entre partes de um indivíduo com o tipo (i.e. bauplan) do táxon analisado. Assim, seres humanos, por exemplo, possuem partes ou órgãos homólogos gerais com o bauplan dos primatas, dos mamíferos, dos vertebrados e assim por diante. Este conceito não foi amplamente usado, uma vez que a ideia de tipo – ou bauplan – deixou de ser usada dentro da evolução biológica.

Caráter 4. Não-homologia como o sinônimo de analogia; presença da ideia

- 0. ausência
- 1. presença

A ideia de não-homologia é usada como o contrário de homologia. Ao longo da história, não-homologia significou diferentes ideias em diferentes autores. Três ideias principais são listadas como os caracteres 5, 6 e 7. Após a proposta Oweniana da diferenciação dos conceitos de homologia e analogia, alguns autores usaram o conceito de analogia como o contrário de homologia. Atualmente sabe-se que é um erro pela independência entre os próprios conceitos de homologia e analogia.

Caráter 5. Não-homologia como o sinônimo de homoplasia; presença da ideia

- 0. ausência
- 1. presença

Após a introdução do conceito de homoplasia, feita por Lankester (1870), o conceito de não-homologia corretamente foi associado a este conceito, perdendo sua dependência com o conceito de analogia. Atualmente, este é um dos conceitos dentro do debate de homologia, que é comum a maioria dos autores.

Caráter 6. Não-homologia como o sinônimo de homologia serial; presença da ideia

- 0. ausência
- 1. presença

Roth (1984) propôs que o conceito de não-homologia seria o mesmo que homologia serial. Esta relação demonstra uma transição de pensamento sobre a importância da homologia serial dentro das análises evolutivas. Porém, é

intuitivamente ilógico considerar o contrário de homologia como um dos tipos de homologia quais possuem independência entre si.

Caráter 7. Homologia como equivalência de “similaridade entre partes”; presença da ideia

0. ausência

1. presença

Homologia, a partir de Owen, foi caracterizado como “similaridade entre partes”. Porém, alguns autores criticavam esta equivalência ao suportar que nem sempre órgãos ou partes homólogas eram de fato similares (e.g. Ghiselin), mas sim correspondentes entre si. Assim, para este autor, alguns órgãos homólogos podem ou não serem similares entre si, assim como o contrário, e por isso a ideia de correspondência possui melhor utilidade para representar a relação entre os homólogos.

Caráter 8. Tipo ideal; presença da ideia

0. ausência

1. presença

Owen usou o conceito de tipo ideal (i.e. Bauplan) para determinar a origem de homologias gerais. Em contrapartida, Darwin introduziu a ideia de “ancestralidade comum” (caráter 9, ver abaixo). Tais ideias não são antagônicas entre si, uma vez que há autores que não apresentam nem uma e nem outra ideia ou as duas ao mesmo tempo.

Caráter 9. Ancestralidade comum; presença desta ideia no conceito de homologia

0. ausência

1. Presença

A ideia de ancestralidade comum é um dos pilares da teoria da evolução por seleção natural de Darwin. Ao utilizar esta ideia é possível relacionar parentes e a história de homólogos. Ainda assim, essa ideia não exclui por si só a ideia de tipo presente em Owen, uma vez que é possível ter uma ancestralidade comum a partir do bauplan respectivo. A maioria dos autores biológicos, por exemplo, não possui uma visão de tipo e nem de ancestralidade comum, mas de desenvolvimento histórico entre órgãos ou partes homólogas.

Caráter 10. Divisão do conceito de homologia em duas ideias; presença da ideia evolutiva e não-evolutiva

0. ausência

1. presença

Lankester dividiu o conceito de homologia. Ao dividi-lo, Lankester propôs que existem duas ideias para o conceito de homologia: uma evolutiva e outra não-evolutiva. Esta divisão foi precursora da ideia de origem e legitimação do conceito de homologia em Jardine (1969).

Caráter 11. Terminologia diferente; presença de outra terminologia para representar o conceito de homologia

0. ausência

1. presença

Lankester, ao interpretar uma linha evolutiva e outra não-evolutiva não associou o conceito de homologia a evolutiva, mas sim os dois tipos como uma subdivisão do conceito de homologia. Para isso, teve que criar novos termos para representar cada tipo de homologia (especial). Autores subsequentes propuseram novas terminologias.

Caráter 12. Terminologia original para a ideia diferente; presença da ideia

0. ausência

1. presença

Apesar da nova proposta de Lankester, muitos autores continuaram com a terminologia original (i.e. homologia), porém a utilizaram sob a nova definição “evolutiva”. Os dois tipos de uso ainda são feitos por alguns autores em seus próprios trabalhos (e.g. Nixon & Carpenter, 2011; Brower & de Pinna, 2012). Este uso, entretanto, é a mais comum nos trabalhos que fazem uso do conceito de homologia.

Caráter 13. Homoplasia como subparte de analogia; presença da ideia

0. ausência

1. presença

Osborn (1902) propõe que o conceito de homoplasia (Lankester, 1870) era uma subparte do conceito de analogia no sentido Oweniano. Esta confusão se deve ao fato de uma má-interpretação do conceito de analogia, confundindo e misturando-o com o conceito de homologia.

Caráter 14. Conceitos de paralelismo e/ou convergência dentro de analogia; presença

0. ausência

1. presença

Os conceitos de paralelismo, e principalmente o de convergência, tiveram uma origem pré-Owen. Porém, sua posição teórica variou dentre os conceitos de analogia, homologia e homoplasia. Osborn (1902) relacionou estes dois conceitos dentro do

conceito de analogia, entretanto hoje é sabido que estes dois conceitos fazem parte do conceito homoplasia, independente entre si de homologia e analogia.

Caráter 15. Agrupamento apenas por estado derivado (sinapomorfia); presença

- 0. ausência
- 1. presença

Hennig (1966) definiu grupos naturais como os grupos que realmente existem na natureza. Tais grupos são caracterizados por sinapomorfias – que, posteriormente, tornou-se equivalente ao conceito de homologia. Alguns autores, entretanto, seguiram a metodologia Hennigiana ao agrupar somente por sinapomorfia (i.e. homologia) e outros agrupavam de acordo com outros – ou qualquer – tipos de similaridade, como simplesiomorfia e analogia.

Caráter 16. “Ausência de um caráter também é um caráter”; presença da ideia

- 0. ausência
- 1. presença

Um dos debates do conceito de homologia foi debatido através da dualidade se ausência é caracterizada ou não como homologia. Ausência, entretanto, pode ser vista de duas perspectivas diferentes e essa dualidade é discutida no capítulo IV-Discussão do presente trabalho.

Caráter 17. Critérios para a caracterização de similaridade (i.e. homologia)

- 0. ausência
- 1. presença

Com o crescimento da utilização do conceito de homologia, surgiu o debate para caracterizar homólogos. Remane (1952) propôs um critério para tal caracterização e seus critérios são discutidos e mantidos dentro do conceito de homologia até o momento atual.

Caráter 18. Todos os tipos de similaridade (i.e. similaridade geral) como o conceito de homologia; presença da ideia

- 0. ausência
- 1. presença

Esta ideia é presente, principalmente, nos feneticistas. Para eles, todo tipo de similaridade (homologia, homoplasia e analogia) fazem parte do conceito de homologia. Esta ideia foi rapidamente perdida na metodologia filogenética/cladística, uma vez que estes conceitos são independentes entre si. Ainda assim, há autores recentes que fazem um uso similar deste conceito (e.g. Nixon & Carpenter, 2011; cf. Williams & Ebach, 2012).

Caráter 19. Divisão de classificação através do conceito de homologia; presença da ideia;

- 0. ausência
- 1. presença

Jardine (1967) relacionou o conceito de homologia de acordo com sua identificação e classificação taxonômica, chamando estes dois processos de “*primary classification*” e “*secondary classification*”. Este caráter não deve ser confundido com o caráter 20, pois esta divisão se refere à classificação taxonômica enquanto o outro se refere a inferência da árvore evolutiva.

Caráter 20. Divisão do conceito de homologia em dois estágios (origem e legitimação); presença da ideia

0. ausência

1. presença

Jardine (1969) dividiu o conceito de homologia de acordo com a sua origem e sua legitimação, que chamou de caracteres observacionais e teóricos. Esta divisão se refere ao processo de determinar a similaridade entre partes e de relacioná-la com a história evolutiva de tais seres. Posteriormente, outros autores modificaram tal terminologia, porém mantendo a ideia original da divisão.

Caráter 21. Paralogia e/ou ortologia no conceito de homologia em contexto molecular; presença do uso da terminologia

0. ausência

1. presença

Fitch (1970) caracterizou o conceito de homologia dentro das ciências moleculares. Para isso, renomeou e reinterpretou as terminologias vigentes dentro da perspectiva molecular enquadrando o conceito de homologia para esta “nova área”. Neste artigo, Fitch apresenta outras ideias e terminologias, porém estas não são discutidas por autores subsequentes.

Caráter 22. Processo de organização-indução; presença da ideia

0. ausência

1. presença

DeBeer (1971) propôs que o conceito de homologia possui um caráter de organização indutiva para fornecer similaridade entre partes. Tal processo também

permite inferir graus de similaridade i.e. graus de homologia entre os homólogos. Um dos exemplos dado por DeBeer é a coluna espinhal em vertebrados que podem sofrer ou não uma indução para diferenciação, que, independente de possuir uma indução ou não, não perde a homologia nos diferentes vertebrados.

Caráter 23. Sinapomorfia com equivalente homologia; presença da ideia

- 0. ausência
- 1. presença

A equivalência entre os conceitos de homologia e sinapomorfia foi primeiramente proposta por Wiley (1975). Entretanto, este é um dos dois debates mais discutidos dentro do conceito de homologia, majoritariamente no momento atual.

Caráter 24. Uso da parcimônia para análises evolutivas; presença da ideia

- 0. ausência
- 1. presença

O uso da parcimônia é feito a partir de Darwin (1859) maquiado por outros termos. Esta ideia tem um papel fundamental na formulação do conceito de homologia, principalmente na metodologia filogenética, onde as árvores – ou as relações de parentesco entre os seres vivos – mais parcimoniosa é a que deve ser escolhida e interpretada como a real história destes seres, reduzindo assim o número de homoplasias e dando uma importância maior ao conceito de homologia.

Caráter 25. Similaridade como teste para homologia; presença da ideia

- 0. ausência
- 1. presença

Vários testes foram propostos para a inferência de homologias. Tais testes estão separados nos caracteres 25-30. O teste de similaridade é o mais antigo dos testes e diz que homólogos são partes ou órgãos que possuem uma similaridade entre si. Este teste foi discutido e descartado por autores recentes (e.g. de Pinna, 1991).

Caráter 26. Conjunção como teste para homologia; presença da ideia

- 0. ausência
- 1. presença

O teste de conjunção (Patterson, 1982) diz que se duas estruturas são encontradas no mesmo organismo elas não podem ser homólogas entre si. de Pinna (1991) demonstrou que a conjunção é mais efetiva em demonstrar não-homólogos (i.e. homoplasias) do que um teste, de fato, para o conceito de homologia.

Caráter 27. Congruência como teste para homologia; presença da ideia

- 0. ausência
- 1. presença

O teste de congruência (Patterson, 1982) é o mais utilizado para o conceito de homologia e deriva da análise feita para expressar a relação entre os caracteres. Na análise filogenética, a congruência é estritamente relacionada à sua metodologia e à parcimônia.

Caráter 28. Ancestralidade Comum como teste para homologia; presença da ideia

- 0. ausência
- 1. presença

Com exceção do teste de similaridade, o teste de ancestralidade comum é um dos mais antigos. Este teste diz que se dois órgãos ou partes possuem entre si uma ancestralidade comum, então estes são homólogos. Ainda assim, no cenário atual, a única forma de inferir ancestralidade comum entre dois organismos é através da análise filogenética, voltando, pois, ao teste de congruência.

Caráter 29. Ontogenia como teste para homologia; presença da ideia

- 0. ausência
- 1. presença

Alguns autores propõem que o teste para a determinação de homólogos é o desenvolvimento ontogenético. A relação do processo ontogenético e homologia é discutida melhor no caráter 40.

Caráter 30. Informação Genética como teste para homologia; presença da ideia

- 0. ausência
- 1. presença

Outro teste formulado para inferir homólogos, é a informação genética i.e. os genes que codificam tais homólogos. Porém, assim como a ontogenia, é sabido que órgãos homólogos não precisam necessariamente ter a mesma informação genética codificante, uma vez que existe um alto grau de mutações que não perdem ou alteram a característica produzida. Assim, mesmo que não seja possível recuperar um padrão genético entre homólogos é possível inferir a homologia.

Caráter 31. Homologia táxica e transformacional; presença da ideia

- 0. ausência
- 1. presença

Patterson (1982) além de propor os testes (caracteres 25-27) para o conceito de homologia, dividiu os tipos de homologia em táxica (filogenética) e transformacional (transformação de um estado em outro). Este último tipo de homologia (e.g. transformação de um osso do aparelho auditivo de mamíferos proveniente de um osso da articulação da mandíbula de outros tetrápoda) envolve dois tipos de ideia: homologia primária e homologia serial (de Pinna, 1991) e, portanto, não possui um padrão único de discussão. Uma discussão sobre estes dois tipos de homologia foi feita (cf. Farris, 2013).

Caráter 32. Homologia como continuidade de informação; presença da ideia

0. ausência

1. presença

Van Valen propôs que homologia é o mesmo que continuidade de informação. Esta ideia só faz sentido a partir de uma perspectiva biológica do conceito de homologia, apesar de ser independente do mesmo. A ideia de que homologia é continuidade de informação é contrária à metodologia filogenética, pois perde a ideia de ancestralidade comum, sendo representada por uma historicidade do desenvolvimento biológico e não de uma historicidade evolutiva.

Caráter 33. Caracteres plesiomórficos como parte do conceito de homologia; presença da ideia

0. ausência

1. presença

Esta ideia está vinculada ao debate de equivalência entre os conceitos de homologia e sinapomorfia e não pela ideia em si de agrupamento por caracteres plesiomórficos. Ao considerar que homologia é equivalente ao conceito de

sinapomorfia, alguns autores (e.g. Nixon & Carpenter, 2011) defendem a ideia de que simplesiomorfia também devem ser consideradas parte de homologia. Entretanto, essa ideia é logicamente errônea, uma vez que simplesiomorfia e sinapomorfia são conceitos relativos entre si, como discutido durante o presente trabalho.

Caráter 34. Conceito biológico de homologia; presença da ideia

0. ausência

1. presença

Esta ideia é proposta indiretamente por Roth (1984) e diretamente por Wagner (1989). Ela exclui a ideia de ancestralidade comum e, portanto, de uma perspectiva evolutiva estrita. A perspectiva biológica para o conceito de homologia – e de evolução – trabalha com uma historicidade de desenvolvimento entre os caracteres dos indivíduos e não com a relação de compartilhamento de característica entre ancestral-descendente.

Caráter 35. Duas visões de homologia: uma sistemática e outra biológica; presença da ideia

0. ausência

1. presença

Roth (1991) propõe que há dois tipos de homologias: uma sob a perspectiva biológica e outra sob a perspectiva filogenética. Entretanto, tal ideia não faz parte de autores – biológicos – que seguem a mesma linha metodológica de Roth.

Caráter 36. 3-taxon-analysis; presença da ideia

0. ausência

1. presença

Nelson & Platnick (1991) propôs o 3ta como uma alternativa adicional para a metodologia filogenética. Esta metodologia propõe resolver árvores filogenéticas complexas dividindo-a em 3 taxa por vez, ao invés de analisá-la como um todo. Após cada análise, o método reconstrói a árvore como um todo baseado na consistência de cada análise separada. Segundo estes autores o método ainda é aplicável às análises de áreas biogeográficas.

Caráter 37. 3-taxon-analysis modificado; presença da ideia

0. ausência

1. presença

Carine & Scotland (1999) perceberam uma falha no 3ta ao analisar ausências como perdas secundárias e, por isso, propuseram o m3ta. Esta nova análise engloba tais conceitos filogenéticos ausentes nas análises do 3ta, baseando-se na ideia de pares homólogos, que levam em conta caracteres multiestados.

Caráter 38. Homologia primária em duas etapas; presença da ideia

0. ausência

1. presença

Brower & Schawaroch (1996) propõe a origem de homologia (homologia primária *sensu* de Pinna, 1991) em duas etapas; formando assim a homologia em três etapas. Para estes autores, a homologia primária pode ser dividida em: identidade topográfica e identidade de estado de caráter. A primeira trata-se de características comparáveis entre diferentes indivíduos (i.e. similaridade entre partes); só depois dessa etapa é possível identificar estados de caráter que possam ser hipotetizados como homólogos. Estes autores mantêm ainda a homologia secundária (*sensu* de Pinna, 1991) como proposto originalmente.

Caráter 39. Deep Homology; presença da ideia

0. ausência

1. presença

A “homologia profunda” está caracterizada por homólogos que possuem um amplo alcance derivado da conservação de informação genética que determinam o crescimento e diferenciação de estruturas mesmo em espécies distantes. Exemplos de “homologia profunda” seria o gene *pax6* que determina estruturas do olho em diferentes animais (e.g. homem, peixes e moscas) (Carroll, 2005) e também o gene *HoxD* presente em diferentes vertebrados (Shubin *et al.*, 1997).

Caráter 40. Homologia na ontogenia; presença da ideia

Este caráter é fundamentado na ideia de homologias no processo ontogenético. A proposta alternativa trata da informação como o estágio final (fenótipo) presente (ou ausente) em diferentes organismos.

0. ausência

1. presença

Alguns autores (e.g. autores biológicos) defendem que para dois órgãos ou partes serem considerados homólogos, tais órgãos ou partes precisam ter o mesmo desenvolvimento ontogenético. Apesar da ontogenia seguir um mesmo padrão para o desenvolvimento de dois órgãos ou partes homólogas, isso não ocorre necessariamente em um senso estrito e, portanto, é possível ter homólogos sem o exato desenvolvimento ontogenético.

Caráter 41. Frase condicional de Bock; presença da ideia

- 0. ausência
- 1. presença

Bock (1969) propôs que para explicar o homólogo estudado, deve-se adicionar uma argumentação condicional para tal estado/caráter. Um exemplo clássico é a relação entre asas de pássaros e de morcegos. Tais partes não são homólogas como asas, mas são homólogas como membros anteriores. A frase condicional de Bock esclarece com que tipo de relação a análise está tratando: homólogos *como asa ou homólogos como membros superiores*.

Caráter 42. Correspondência 1:1; presença da ideia

- 0. ausência
- 1. presença

Jardine propõe que partes homólogas necessitam ter uma correspondência estrita e não só ser similar entre si. Essa ideia é proveniente da discussão sobre o que pode ser considerado similar ou não. Ghiselin diz que homologia não pode ser similaridade entre partes, uma vez que os homólogos nem sempre são similares entre si.

Caráter 43. Origem: “caracteres observacionais”; presença da terminologia

- 0. ausência
- 1. presença

Diferentes terminologias foram propostas para explicar a origem e legitimação (i.e. os dois passos) do conceito de homologia. Os caracteres 43-53 se referem à estas terminologias. Jardine (1969) propõe que o processo de origem da homologia – i.e. a identificação de similaridade entre partes – deve chamar-se “caracteres

observacionais”, pois é através da observação que é possível inferir a similaridade entre partes de diferentes organismos.

Caráter 44. Origem: “caracteres topográficos”; presença da terminologia

- 0. ausência
- 1. presença

Rieppel (1980) propõe que a origem do processo da inferência de homologia deve ser chamada de “caracteres topográficos”, pois é através da topografia que é possível determinar homólogos.

Caráter 45. Origem: “hipótese de homologia”; presença da terminologia

- 0. ausência
- 1. presença

Nixon & Carpenter (2011) propõe chamar a origem do processo da inferência de homologia como “hipótese de homologia”, pois, segundo estes autores, primeiro faz-se uma hipótese de homologia e após a análise filogenética é possível inferir se tal hipótese é uma homologia ou homoplasia.

Caráter 46. Origem: “homologia primária”; presença da terminologia

- 0. ausência
- 1. presença

de Pinna (1991) propõe que a origem da inferência de homologia deve ser chamada de “homologia primária”, pois através dessa nomenclatura conserva-se o nome ‘homologia’ proposto por Owen.

Caráter 47. Origem: “homologia”; presença da terminologia

0. ausência

1. presença

Diversos autores utilizam o termo *homologia* para se referir à origem do processo de inferência de homologia. Estes autores não discutem uma nomenclatura e conservam o termo proposto por Owen.

Caráter 48. Origem: “teste preliminar”; presença da terminologia

0. ausência

1. presença

Kluge & Strauss (1985) propõem que a origem deve ser referida como “teste preliminar”, uma ideia parecida com a proposta por Nixon & Carpenter (2011).

Caráter 49. Legitimação: “caracteres teóricos”; presença da terminologia

0. ausência

1. presença

Jardine (1969) refere-se ao processo de legitimação da homologia – i.e. o processo após que é determinado a homologia – como “caracteres teóricos” uma vez que já foi possível teorizar (i.e. afirmar) que os similares são homólogos.

Caráter 50. Legitimação: “homologia”; presença da terminologia

0. ausência

1. presença

Assim como há autores que conservam o termo “homologia” para o uso ao se referir à origem da homologia, há autores que conservam o nome para a legitimação da homologia (e.g. Rieppel, 1988) que mudou a nomenclatura proposta anteriormente (cf. Rieppel, 1980).

Caráter 51. Legitimação: “homologia secundária”; presença da terminologia

0. ausência

1. presença

de Pinna (1991) propõe o uso do termo “homologia secundária” para se referir à legitimação do conceito de homologia. Este autor propõe esse termo – assim como em *homologia primária* – conservando a palavra homologia em referência à proposta feita por Owen.

Caráter 52. Legitimação: “homogenia”; presença da terminologia

0. ausência

1. presença

Lankester (1870) dividiu o conceito de homologia em dois outros subconceitos: homogenia e homoplasia. Para este autor, mesmo de forma anacrônica, a origem da homologia – i.e. a inferência de similaridade entre partes – é denominada homologia; a legitimação é o que Lankester chamou de homogenia. Caso a similaridade entre partes não tivesse ancestralidade comum, então seria uma homoplasia.

Caráter 53. Legitimação: “teste final”; presença da terminologia

0. ausência

1. presença

Kluge & Strauss (1985) propuseram que o termo para se referir à origem de homólogos é “teste preliminar” e após a legitimação “teste final”. Entretanto, estes termos parecem ser melhor aplicáveis ao processo de inferência de homólogos e não à homologia em si.

Caráter 54. Concepção Metafísica; presença da perspectiva

0. ausência

1. presença

Apesar de não ter autores metafísicos *stricto sensu* nesse trabalho, alguns possuem ainda uma perspectiva metafísica atrelada às suas ideias. Os demais caracteres restantes da matriz são todos voltados às perspectivas dos autores. Esse caráter é importante na matriz pois diverge as diferentes perspectivas que influenciam a visão e interpretação do conceito de homologia

Caráter 55. Concepção Natural; presença da perspectiva

0. ausência

1. presença

Uma das concepções que surgiu com uma nova perspectiva foi a natural. A concepção natural tem uma visão “física” do mundo e dos seres. Para estes autores, todo ser vivo e todo elemento que compõe o universo é natural i.e. não possui nenhuma relação ou origem metafísica. Todas as escolas – com exceção da idealística – relacionadas abaixo (caracteres 57-61) possuem uma concepção natural das coisas.

Caráter 56. Idealística; presença da perspectiva

0. ausência

1. presença

A escola Idealista é uma escola de transição entre os pensamentos metafísico e natural. Os autores que a compõem possuem tanto pensamentos metafísicos quanto pensamentos naturais, como é o caso de Richard Owen. A origem dos seres vivos, para este autor, era metafísica; porém, a relação que estes seres possuem com a natureza é algo natural.

Caráter 57. Fenética; presença da perspectiva

- 0. ausência
- 1. presença

A escola fenética possui, em geral, um pensamento totalmente natural. Porém, a sua metodologia para explicar a história evolutiva dos seres vivos não condizia com a história real dos mesmos. Um dos exemplos clássicos de crítica à escola fenética é a relação de parentesco por qualquer tipo de similaridade, excluindo totalmente a ideia de ancestralidade comum. Para estes autores, os seres vivos que possuíam características similares – herdáveis ou não – eram agrupados e eram considerados como evolutivamente próximos entre si.

Caráter 58. Evolutiva; presença da perspectiva

- 0. ausência
- 1. presença

A escola evolutiva se baseia na evolução por seleção natural como proposta por Charles Darwin. Os autores que a compõem não possuíam um método de análise evolutiva sofisticado, mas tinham um pensamento muito mais “evolutivo” do que os feneticistas, ou seja, os autores não agrupavam seres baseado em qualquer tipo de similaridade, mas baseado nas homologias, como pode ser observado nos trabalhos de Darwin.

Caráter 59. Cladística/Filogenética; presença da perspectiva

- 0. ausência
- 1. presença

A escola filogenética propõe a metodologia que é usada hoje nas análises evolutivas de elementos biológicos e culturais. Tendo em vista as propostas feitas por Willi Hennig, os filogenéticos – ou cladístas – baseiam as inferências da história evolutiva dos seres vivos no conceito de homologia. É a partir deste momento que este conceito se consolida como um dos mais importantes dentro da evolução.

Caráter 60. Biológica; presença da perspectiva

- 0. ausência
- 1. presença

Os autores biológicos propõem uma visão diferente dos filogenéticos para interpretar a história evolutiva dos seres vivos. Para estes autores, as características não são herdáveis entre si por ancestralidade, mas por historicidade do desenvolvimento biológico de tais características; por continuidade de informação. Entretanto, esta perda da ideia de “ancestralidade comum” é o suficiente para excluir estes autores da escola em vigência atualmente (i.e. filogenética).

Caráter 61. Molecular; presença da perspectiva

- 0. ausência
- 1. presença

Este último caráter é necessário para esta análise, uma vez que há – pelo menos um – autor dentro da perspectiva molecular. A perspectiva molecular foi uma

linhagem que se separou das análises comparativas clássicas que são baseadas em características morfológicas dos elementos analisados. Para os autores moleculares, os elementos a nível molecular trazem uma perspectiva melhor da história evolutiva dos seres vivos. Diversas análises dentro dessa linhagem já foram feitas, inclusive reinterpretando o conhecimento científico sobre a história evolutiva dos seres vivos, assim como já foram feitas análises que englobam tanto caracteres morfológicos quanto moleculares.

Ao ver a lista de caracteres utilizada neste trabalho, é possível perceber que alguns outros não são usados (e.g. homologia como evidência da evolução). Estes caracteres não possuem uma longa discussão ou aplicação entre os autores analisados. A homologia como evidência da evolução, apesar de tema de discussão pontual entre autores recentes, não faria sentido, uma vez que todos os autores quais integram a perspectiva evolutiva em seus estudos consideram esta ideia – mesmo não a discutindo. Autores que não integram a perspectiva evolutiva a negam. Assim, tais caracteres seriam redundantes na matriz e causariam pesos extras desnecessários.

Ainda assim, em uma análise que englobe todos os autores que já discutiram o conceito de homologia, é possível aumentar e incluir os caracteres analisados. Este tipo de análise não é o objetivo deste trabalho.

Metodologia da análise

As matrizes foram feitas através do Notepad++ para utilização no programa Tree new Technology (TnT) (Goloboff *et al.* 2003, 2008). Foi feita uma busca de novas tecnologias através do menu “Analyze -> New Traditional Search” do TnT, com espaço de memória máximo (i.e. 99999), random seed = 0, com a caixa “collapse tree after the search” marcada, e o comprimento mínimo de árvores determinado como 50, ou seja, o *best score* precisou ser atingido 50 vezes. A análise contou com 62 caracteres neomórficos e 41 taxa terminais, definidos como autores.

III- RESULTADOS

Resultado 1)

A análise filomemética do conceito de homologia

Foram encontradas 20 (vinte) árvores igualmente mais parcimoniosas com número de passos = 146. O resultado apresentado expressa a árvore de consenso destas 20 árvores, ou seja, a concordância cladística de todas topológicas encontradas (fig. 18).

Resultado 2)

Análise da árvore filomemética

O presente estudo apresenta uma análise filomemética do conceito de homologia. A análise incluiu representantes – autores – que discutiram e influenciaram o desenvolvimento do conceito de homologia. Como explicado no Material e Métodos, os terminais foram cuidadosamente selecionados para representar autores de forma a incluir uma diversidade de ideias que representam e caracterizam os conceitos de homologia já propostos. A delimitação tanto de ideias quanto de autores é frágil, uma vez que não há análises filomeméticas anteriores que abrangem ideias, teoria e conceitos, apenas elementos culturais com propriedades físicas que são mais fáceis de delimitar caracteres. A falta de um grupo-externo e de uma raiz bem consolidada pode levar à problemas de polarização e pode mudar a topologia apresentada. Infelizmente não há estudos prévios para comparar o resultado encontrado.

Este trabalho não se propõe a delimitar uma topologia que reflète todo o desenvolvimento do conceito de homologia. Vários autores não compuseram tal análise, uma vez que seria, praticamente, impossível incluir todo e qualquer autor que

já discutiu, em qualquer nível, o conceito de homologia. A proposta feita é apresentar uma análise de autores mais proeminentes do conceito de homologia.

O grupo mais basal não é composto por Owen, como poderia ser esperado cronologicamente, por ter dado início ao conceito de homologia, mas sim por um clado monofilético caracterizado, principalmente, pela visão biológica do conceito de homologia e continuidade de informação, contendo Roth (1984) e Roth (1991) sendo grupo irmão de Wagner (1989) e Van Valen (1994). O clado (Roth (1984) + Roth (1991) + Wagner (1989) + VanValen (1994) se encontra na base do cladograma, sendo mais basal do que Owen – quem, de fato, cunhou o conceito de homologia. Isso não quer dizer que, historicamente, Roth (1984) veio antes de Owen (1843), mas que as ideias propostas por este clado são mais basais (ou, primitivas). O cladograma aqui proposto não é a união de indivíduos como um todo, mas uma representação de um conjunto – limitado – de ideias i.e. apenas o que se refere ao conceito de homologia, mesmo com ideias paralelas que permeiam a interação deste conceito com outras ideias, conceitos e teorias. Os terminais, então, em uma análise filomemética de conceitos se referem a conjuntos de ideias – limitados ou não – que interagem entre si com outros conjuntos de ideias. O que está sendo chamado de Owen, Roth, ..., é, na verdade, o conjunto de ideias referentes a estes autores sobre o conceito de homologia. Ideias, entretanto, são atemporais, ao contrário de entidades biológicas. Uma espécie (ou qualquer outra entidade biológica) acontece em um determinado espaço-tempo. Ideias surgem em um determinado espaço-tempo, porém, a partir deste momento, estão livres para serem perpetuadas através de inúmeras gerações, inclusive por processos de transferência horizontal. Por serem atemporais, ideias complexas surgem – e ressurgem – a todo momento em ambientes complexos, assim como ideias complexas surgem em ambientes simples. Desta forma, essa independência de um conjunto de ideias permite a esses taxa serem independentes de cronologicidade em relação à outras entidades comparativas não-biológicas. Cronologicidade, entretanto, não significa que um autor não possa mudar de ideia ao longo de sua história, mas que independente de qual seja a sua ideia, esta não está ligada necessariamente à fatores de tempo. Isto, de forma alguma, torna tal análise não-evolutiva ou até mesmo fenética. O conceito de homologia, de fato, surge com Richard Owen, porém, a ideia e a aplicação

do conceito de homologia são anteriores a Owen. Aqui neste trabalho não foi escolhido a utilização de tais autores pré-Owen, uma vez que a análise se propõe a analisar um período específico – após o início do conceito. Uma razão para explicar a posição de tal clado como sendo anterior ao próprio Owen é o processo xenológico. Xenologia – termo cunhado por Fitch (1970) – é o conceito que representa homólogos resultantes de transferência horizontal.

Este clado é sustentado por quatro sinapomorfias (caracteres 29, 31, 32 e 60 – todos 0 -> 1), sendo todos – exceto o caráter 31 – sinapomorfias exclusivas. O clado Roth (1984) + Roth (1991) é sustentado pelo caráter 40 (0 -> 1) e Roth (1991) pela autapomorfia do caráter 11 (0 -> 1). Wagner (1989) e Van Valen (1994) se sustentam como um grupo pelo caráter 2 e possuem os caracteres 7 e 9 + 14 como autapomorfias, respectivamente. Principalmente, o clado total (i.e. Roth (1984) e Roth (1991) + Wagner (1989) e Van Valen (1994) se encontra mais basal pela ausência – historicamente uma perda – da perspectiva evolutiva.

O clado seguinte é caracterizado por uma politomia entre três cladoss sustentados por duas sinapomorfias (caracteres 7 e 19). O caráter 7 (“similaridade entre partes”) é o que segura realmente este clado e é um dos caracteres mais importantes na discussão do conceito de homologia. O único autor que possui este caráter no clado “biológico” é Wagner i.e. uma autapomorfia neste autor; e o único que não possui este caráter após a sinapomorfia para o clado irmão dos “biológicos” é Ghiselin (1969; 1984). Tal caráter, desde Owen, é a própria noção de homologia. Historicamente o próximo passo que caracteriza o conceito moderno de homologia é a perspectiva evolutiva (ver abaixo).

Owen (1843) forma um grupo monofilético com St-Mivart (1902) demarcado por quatro sinapomorfias (caracteres 8, 54, 55 e 56 – todos relacionados às ideias “idealísticas”); Owen e St-Mivart são, cronologicamente, os autores mais antigos do conceito de homologia, porém, suas ideias não caracterizam, entre todos os autores, as ideias mais plesiomórficas deste conceito. Estes autores possuem, respectivamente, duas autapomorfias – caracteres 11 e 12. Outro clado que surge desta politomia é composto por Sokal & Sneath (1973), Jardine (1967) e Jardine (1969), sendo que estes dois últimos possuem um ancestral comum mais recente entre si do que com Sokal &

Sneath. Estes três ramos são suportados pelos caracteres 18 e 57, determinado pelo caráter “similaridade geral” onde, para estes fenéticos, qualquer tipo de similaridade possuía um conceito comum entre si e eram todos informativos da mesma maneira; uma autapomorfia de Sneath & Sokal (1973) é a perda da diferença entre os conceitos de homologia e analogia, umas das ideias principais propostas por Owen (1843)! Esta foi uma das críticas da análise “evolutiva” da fenética, onde tais autores não faziam, de fato, uma análise evolutiva. Jardine (1969) possui algumas autapomorfias onde apenas o caráter 43 (“observational homology”) é exclusiva deste clado. Jardine (1967) e Jardine (1969) é sustentado pela apomorfia da ideia de ancestralidade comum, que é ausente em Sneath & Sokal (1963).

O próximo grande clado é o evolutivo, que possui uma dicotomia com os cladístico – historicamente bem fundamentados na perspectiva evolutiva. De certa forma, todos podem ser considerados evolutivos. Todos os autores estão agrupados em seus clados respectivos que segue a história do desenvolvimento do conceito de homologia – e de escolas de pensamento. Os evolutivos tem como apomorfia principal a ideia de ancestralidade comum. Esta ideia é tão simples e poderosa que foi também usada como o teste para o conceito de homologia. Os evolutivos apresentam uma politomia entre seus autores, porém isto pode ser justificado pela ausência de grandes discussões sobre o conceito de homologia. Historicamente, o conceito de homologia sofreu duas grandes discussões: a) a introdução da perspectiva evolutiva; e, b) sua posição dentro da metodologia filogenética/cladística. Huxley (1860) é o grupo irmão do restante dos autores evolutivos, sem autapomorfias. Darwin (1859) é o primeiro evolutivo na história e não possui uma rica discussão uma vez que, em seu tempo, o conceito de homologia não possuía tanta discussão. Ghiselin (1969; 1984) e Boyden (1935; 1947), apesar de estarem dentro da “escola” evolutiva não apresentam sinapomorfias para caracterizá-los como um grupo resolvido. Shubin *et al.* (2009) apesar de recentes apresentam uma análise bem específica do conceito de homologia. Este(s) autor(es) introduz(em) o conceito de “deep homology” (ver introdução), porém não apresentam discussões sobre outras ideias do conceito de homologia.

Dentre os evolutivos, um clado se distingue entre os outros, formado por Fitch (1970) + Osborn (1902) e Darwin (1976) + Lankester (1870). Este clado é sustentado

pela apomorfia do caráter 41: teste de homologia por informação genética; apesar do segundo grupo-irmão – deste clado – não discutir os testes de homologia de fato. Fitch (1970) e Osborn (1902), entretanto, discutem e defendem a informação genética como o teste para a caracterização de homologia. Darwin (1876) e Lankester (1870), por sua vez, estão suportados pela ideia de manter a terminologia original, proposta por Owen, para uma definição – uma conceptualização – diferente. Lankester propõe, pela primeira vez, a introdução de ancestralidade comum no conceito de homologia, ideia defendida, em partes, por Darwin (1859) e claramente exposta em Darwin (1876). A grande diferença de Darwin na primeira e sexta edição de *A Origem das Espécies* é a visão do conceito de homologia: primeiro, baseado na proposta de Owen; e, depois, nas propostas de Lankester.

Haas & Simpson (1946) e DeBeer (1971) fazem a transição do conceito de homologia entre os evolutivos e cladísticos. Para estes autores – assim como os demais i.e. cladísticos – a ideia de homologia serial perde sua funcionalidade perante às novas análises e metodologias evolutivas. De fato, a homologia serial (i.e. homólogos dentro do mesmo indivíduo) não faz sentido evolutivo. Desde Owen (1843) e depois em Owen (1846) o conceito de homologia é centrado em “similaridade entre partes” em diferentes indivíduos (Haas & Simpson, 1946). DeBeer (1971) faz uma análise na qual converge o sentido biológico do conceito de homologia dentro de uma perspectiva similar à evolutiva, mesmo sendo codificado como 0 para tal visão, por não apresentar as ideias necessárias para representa-lo desta forma.

A partir desta cladogênese todos os autores estão agrupados pela metodologia filogenética/cladística. Um clado, formado por Hennig (1966), Cracraft (1981) e Farris – através de um compilado de seus artigos – se diferenciam dos outros autores pela ausência de uma detalhada discussão do conceito de homologia, mesmo dentro da “escola” filogenética/cladística, que é marcada pela grande discussão e exposição de ideias do conceito de homologia.

Dois caracteres (23 e 28) sustentam a grande maioria dos cladístas. A diferenciação dentre homologia táxica e transformacional (caráter 28); e, a ideia mais debatida atualmente, e mais debatida dentre os cladístas: a equivalência entre os conceitos de homologia e sinapomorfia (caráter 23). Esta sinapomorfia (i.e. a

equivalência entre os dois conceitos) sustenta os cladistas “pós-Hennig” como um grupo. Essa ideia teve origem, na discussão do conceito de homologia, com Wiley (1975) e popularizada através de Patterson (1982), ou seja, após a formulação da metodologia como proposta por Hennig (1950; 1966).

Os cladistas “pós-Hennig” se dividem em dois grupos: A e B. O primeiro grupo (A) é composto pelos autores que, atualmente, mais discutem o conceito de homologia – principalmente na temática da metodologia filogenética. Um subconjunto deste grupo é formado por Nixon & Carpenter – que possuem uma perda (apomorfia) para a ideia de equivalência entre os conceitos de homologia e sinapomorfia. Rieppel (1988) e Kluge & Strauss (1985), que defendem tal equivalência, são grupo-irmão de Nixon & Carpenter, sustentados pelas sinapomorfias: homologia serial(!) e o uso dos termos paralogia e ortologia (cf. Fitch, 1970). Apesar da homologia serial não ter sentido dentro das análises cladísticas, Nixon & Carpenter (2011: 8-9) a defendem, principalmente do ponto de vista genético/molecular. O outro subconjunto é formado por Brower & de Pinna (2012), Brower & Schawaroch (1996), de Pinna (1991) e Wiley (1975), todos sustentados por sinapomorfias não-exclusivas deste grupo e por ideias exclusivas (e.g. nomenclatura adotada para representar o conceito de homologia, cf. de Pinna, 1991).

O grupo “B” é formado por autores cladistas que discutiram ideias paralelas ou historicamente mais antigas – e, portanto, com ausências pontuais da discussão – do conceito de homologia. Este grupo é sustentado pela ideia da frase condicional, proposta por Bock (1969), o que explica a posição deste autor dentro deste clado. É interessante perceber a presença de Remane (1952) agrupado com estes outros autores. Remane (1952) apesar de não haver uma discussão detalhada do conceito de homologia em relação às propostas atuais (e.g. ausência complementar – e não perda! – (ver discussão) da equivalência entre os conceitos de homologia e sinapomorfia). Os outros autores aqui presentes neste clado propuseram ideias paralelas ao conceito de homologia como three-taxon analysis (Nelson & Platnick, 1981) e o “modificado three-taxon analysis” (Carine & Scotland, 1999).

IV - DISCUSSÃO

Memética e Evolução Cultural

Como proposto no capítulo sobre a memética, na introdução, o meme é a unidade física residente no cérebro; e a informação cultural é o fenótipo desse meme i.e. o elemento cultural representado, na sociedade, por tal unidade. Entretanto, o que se vê hoje no uso social é a associação do fenótipo (i.e. elemento cultural) à palavra “meme”, uma inversão de terminologias que parece estar enraizada no uso popular.

Novas terminologias estão sendo propostas o tempo todo para diferentes coisas. Novas análises chegam à novas conclusões e, conseqüentemente, à novas definições e trocas de nomenclaturas. Isto tem ocorrido por muito tempo em várias áreas, inclusive na homologia e memética. Porém, no caso da memética, o seu proponente – Richard Dawkins – teve duas definições diferentes para o conceito de meme: Dawkins A e Dawkins B (Gatherer, 1988), onde Dawkins A é o fenótipo (i.e. a informação cultural) e Dawkins B a unidade física que reside no cérebro apresentando uma sequência passível de erro onde o B vem antes do A.

A palavra meme, circundada de ideias que a define e a delimita, é tanto um meme (Dawkins A) quanto uma informação cultural. De fato, toda informação cultural é um meme e estes são importantes para o desenvolvimento da evolução cultural. A perda do uso da memética enquanto ciência se transforma na perda de conhecimento, de informação útil, que pode frear o crescimento de tal área.

História do conceito de homologia

A sistemática, enquanto biologia comparada (ver Nelson, 1970), consegue unir e ser aplicada a qualquer área sob a perspectiva evolutiva. O principal método para as análises comparativas dentro da biologia é o uso do conceito de homologia, num sentido de “similaridade entre partes”. Assim, a sua aplicação vem antes da própria identificação do conceito feito por Owen (1843). Aristóteles, em sua classificação biológica, faz o agrupamento dos seres vivos baseado nas suas similaridades, mesmo

não tendo uma perspectiva evolutiva. Assim, os agrupamentos subsequentes tem como base o uso de similaridade entre partes, que é natural de qualquer sistema classificatório. A análise da aplicação do conceito de homologia – pré-Owen – majoritariamente aponta o primeiro uso do conceito com Pierre Belon (1555), ao dispor em paralelo dois esqueletos, um de pássaro e outro de um ser humano, comparando os ossos entre os tais esqueletos, identificando e nomeando os ossos semelhantes. Porém, a falta de análise dos trabalhos de Leonardo Da Vinci, que fez ilustrações semelhantes às de Belon, mas com homens e outros mamíferos (Fig. 3, anexo), pode estar escondendo um latente autor que tenha usado notoriamente o princípio de “similaridade entre partes”. Se assim for, Da Vinci foi o primeiro autor a identificar de forma clara um padrão de semelhança entre partes e órgãos em seus estudos.

Após o trabalho de Owen (1843) houve uma grande explosão de análise do conceito de homologia, assim como de sua terminologia – que duram até os dias atuais. O trabalho que provocou uma mudança extensa foi escrito por Lankester (1870), que ao integrar o padrão evolutivo para o conceito de homologia, faz uma separação entre os conceitos de homogenia e homoplasia – similaridade entre partes com padrão evolutivo e sem padrão evolutivo, respectivamente. Na mesma edição da revista onde Lankester publicou suas ideias, St. Mivart fez uma extensa crítica à estas propostas, dando ênfase à inclusão do padrão evolutivo. Apesar das críticas, o trabalho de Lankester demonstra uma interpretação correta do conceito de homologia e, principalmente, de sua aplicação. Darwin, em algumas edições de *A Origem das Espécies*, cita o trabalho de Lankester, e a sua interpretação o conceito de homologia como uma das evidências para a teoria da evolução é real, mesmo acobertada por outras terminologias (e.g. afinidade).

O uso do conceito de homologia feito por Darwin também é alvo das discussões atuais onde uma parte defende uma visão Oweniana feita por Darwin e outra parte defende uma visão evolutiva do conceito de homologia dentro de *A Origem das Espécies*. Esta dicotomia se esbarra na mesma problemática da equivalência entre os conceitos de homologia e sinapomorfia: o uso de diferentes conceitos de homologia. Assim, a principal crítica de que Darwin não teve uma visão evolutiva do conceito de

homologia foi a definição expressa no glossário de *A Origem das Espécies*. Williams & Ebach (2012) demonstram que o glossário não é de autoria de Darwin, mas de William Sweetland Dallas. Desta forma, a noção de homologia de Darwin, na primeira edição, deve ser analisada da perspectiva do uso do conceito de homologia dentro do livro e, como demonstrado por Brower & de Pinna (2012), há diversas passagens de *A Origem das Espécies* (1859, 1ª edição) onde Darwin demonstra a perspectiva evolutiva para com o conceito de homologia.

Ao ler *A Origem das Espécies*, com essa temática em mente, de fato pode-se notar as diversas passagens de Darwin citadas por Brower & de Pinna (2012) como a noção de Darwin sobre a relação de homologias e evolução. Tentar denotar qualquer sentimento ou intenção na história é algo complicado e deve ser feito de forma com que evidências sustentem tal ideia. Brower & de Pinna (2012: 2) afirmam que “o reconhecimento de partes homólogas” é altamente citado (mesmo no âmbito popular) como um dos maiores argumentos de Darwin em favor da evolução, e Nixon & Carpenter (2011: 161), simplesmente afirmam que “a definição de homologia de Darwin é claramente não conectada à evolução”. Darwin de fato não deixou explícito a ligação da evolução com o conceito de homologia, mas o fez de forma indireta e, teoricamente, clara. Além disso, o “âmbito popular” (Brower & de Pinna) não faz com que Darwin tenha tido uma visão evolutiva do conceito de homologia. A opinião pública, mesmo em alta taxa de incidência, não infere as posições pessoais de Darwin.

Entretanto, Darwin usou a definição evolutiva de homologia após o trabalho de Lankester (1870) e, ao menos nisso, ambas duplas de autores concordam.

Entendendo a Sistemática Filogenética de Hennig (1950; 1966)

Willi Hennig (1950; 1966) é considerado, sem nenhuma injustiça, o pai da sistemática filogenética. Em seu livro, Hennig desenvolveu a metodologia da análise filogenética cunhando os termos: apomorfia, sinapomorfia e plesiomorfia, simplesiomorfia. Esses conceitos, além de complementares, são, teórica- e praticamente, dependentes.

Didaticamente os conceitos podem ser definidos como:

- Caracteres Derivados:

+ **Apomorfia:** Um novo (estado de) caráter i.e. um caráter derivado

+ **Sinapomorfia:** Um novo (estado de) caráter compartilhado a partir de um ancestral comum

- Caracteres Ancestrais:

+ **Plesiomorfia:** O (estado de) caráter ancestral em relação à apomorfia

+ **Simplesiomorfia:** O (estado de) caráter ancestral compartilhado em relação à sinapomorfia

Os status dos caracteres (ou de seus estados) são determinados a partir de suas posições no cladograma. As plesiomorfias/simplesiomorfias são aplicados no cladograma após a determinação dos caracteres derivados e não podem ser feitas sem essa informação (ou da polarização de caráter (ver discussão “sinapomorfia é equivalente à homogenia?”)).

Considerando a fig. 19, anexo: ao definirmos os ramos que possuem uma apomorfia (caráter derivado, neste caso codificado como 1), podemos considerar os ramos que possuem uma plesiomorfia (caráter ancestral, codificado como 0), compartilhada por esses taxa codificados como 0 e, portanto, esta característica é uma simplesiomorfia. Porém, um ramo que possui uma apomorfia (assim como os outros que a possuem) é um táxon que contém outros taxa inclusivos dentro de si, ou seja, possui uma história evolutiva de seus integrantes. Por exemplo, ao considerar tal ramo como “mamíferos”, pode-se considerar dentro deste ramo há outra relação filogenética. Esta relação filogenética compartilha a apomorfia 1; assim, nesse novo cladograma, a apomorfia é uma sinapomorfia (i.e. caráter derivado compartilhado). Ao analisar a figura podemos considerar a apomorfia como sendo uma sinapomorfia, uma vez que sabemos que há o compartilhamento – por ancestralidade comum – nos taxa

relacionados. A sinapomorfia, em si, por definir grupos monofiléticos (Hennig, 1950; 1966), faz com que a apomorfia caracterize este ramo como um grupo monofilético.

Porém, essa apomorfia pode ser homoplástica (ver exemplo de homoplasia na fig. 22a) e representar, então, uma similaridade entre partes sem ancestralidade comum – apesar de que, num ramo mais interno, ela é uma sinapomorfia. As análises filogenéticas são representações históricas e evolutivas do que os biólogos acham mais perto da verdade segundo as evidências que são determinadas. Porém, cada análise é uma análise e as aplicações dos conceitos podem variar de uma análise para outra, e, por isso, elas não podem ser “carregadas” de um cladograma para outro uma vez que está sendo analisado grupos diferentes (mesmo contendo, parcialmente, os mesmos grupos de outros cladogramas).

O que decidirá se uma apomorfia é homoplástica ou sinapomórfica é a análise pontual do cladograma, ou seja, a análise momentânea do cladograma. Em outra análise, o mesmo grupo pode receber outro status evolutivo.

Não-Homologia

Essa dualidade (homologia x homoplasia) caracteriza a homoplasia como uma não-homologia. O termo “não-homologia” foi usado, e discutido, brevemente durante o desenvolvimento do conceito de homologia. No início, alguns autores caracterizavam não-homologia como sinônimo de analogia, depois como sinônimo de homoplasia. Tal relação se deve à interpretação dos conceitos de homologia, analogia e homoplasia.

Osborn (1902) faz uma relação correta de analogia e homologia. Para este autor, análogo pode ou não ser homólogo. Porém, mistura os conceitos de paralelismo e convergência “quais podem ou não ser homólogos” e os encaixa dentro do conceito de analogia. Homoplasia, em Osborn, sempre envolve o conceito de homologia (este último em um sentido Owensiano). Assim, Osborn não faz nenhuma menção a ideia de não-homologia e não deixa rastro para uma possível relação entre os diferentes conceitos, não existindo, então, não-homologia nos trabalhos deste autor.

Boyden (1943) interpreta o conceito de homologia além do uso de função envolvendo similaridade “claramente o conceito de homologia implica não mais do que similaridade superficial em estrutura: em outras palavras, isso é o oposto de homologia à medida que estrutura é discutida”. Boyden, claramente faz o uso do conceito de analogia com a aplicação do conceito de homoplasia.

Bock (1963; 1969) apresenta um curioso caso sobre o sinônimo de não-homologia. Para Bock (1963), não-homologia é “o oposto de homologia ou ausência de origem comum” e prefere usar o termo analogia para representar tal ideia “apesar deste termo ser usado para um conceito um pouco diferente”. Bock, ainda segue, “o uso de analogia para o oposto de homologia é perto da ideia original de Owen”. Bock, em um momento inicial, parece não ter lido – ou interpretado – as definições de Owen e muito menos do avanço do conceito de homologia ao longo da história. Owen definiu analogia em relação à função; e homologia em relação à similaridade (morfológica: parte ou órgão). Entretanto, em seu artigo de 1969, Bock muda sua opinião:

“O oposto de homologia é não-homologia e é definido como padrões que não podem ser traçados filogeneticamente ao mesmo padrão em um ancestral comum imediato. Eu sou fortemente contra o uso do termo “analogia” para essa condição, mesmo tendo argumentado isso anteriormente (Bock, 1963)” (Bock, 1969).

Ao considerar não-homologia como oposto de homologia e, por acompanhar o desenvolvimento do conceito de homologia e sua relação intrínseca com a metodologia filogenética, fica claro que o oposto de homologia é homoplasia i.e. homoplasia = não-homologia. Isto é perceptível desde a separação do conceito de homologia feita por Lankester. Para este autor, similaridade entre partes eram a hipótese de homologia: se estes estivessem conectados através de um ancestral comum era homogenia (homologia no sentido atual); senão, era uma homoplasia.

Homologia em dois passos

Desde Lankester (1870) o conceito de homologia se dividiu em dois: sem a perspectiva evolutiva (*homoplasia*, Lankester (1870)) e com a perspectiva evolutiva (*homogenia*, Lankester (1870)). A ideia de duas homologias foi aceita entre os autores subsequentes que discutem o conceito de homologia, porém a proposta feita por Lankester não foi incorporada no léxico científico de tais autores. Com a integração da evolução nas análises biológicas e comparativas – principalmente em relação ao conceito de homologia – o mesmo abandonou, na prática, estas duas visões, mantendo apenas a noção mais “moderna” (i.e. similaridade entre partes com ancestralidade comum). De qualquer forma, teoricamente, há ainda a divisão de duas linhagens.

Jardine (1969) percebeu que essa divisão ia além de apenas uma divisão teórica do conceito; para ele, há dois processos para a determinação de homólogos: a origem e a legitimação. A origem da homologia se dá na observação de homologia, que chamou de *componente observacional*; após a análise evolutiva há o *componente histórico* i.e. a homologia de fato.

Com a inclusão da metodologia filogenética tal divisão incorporou tal processo de interpretação da história evolutiva. A legitimação da homologia, neste momento, era confirmada através do cladograma proposto. As terminologias para a origem e legitimação da homologia passou então por diferentes propostas: "observational and theoretical components" (Jardine, 1970), "topographical and phylogenetic homology" (Rieppel, 1980), "topographical correspondence and homology" (Rieppel, 1988), "preliminary and final testing" (Kluge and Strauss, 1985), “primary e secondary homology” (todos citados em de Pinna, 1991), além de “hypothesis of homology and homology” (Nixon & Carpenter, 2011). A terminologia mais utilizada para a origem e legitimação de homologia foi feita por de Pinna (1991; homologia primária e secundária).

Trabalhos recentes, como citado anteriormente, abordam – majoritariamente – a homologia secundária sob a terminologia “homologia”. Tal uso tem causado confusões na discussão sobre o conceito como um todo. Autores modernos usam a

terminologia “homologia” para representar tanto homologia primária e secundária em um mesmo artigo (cf. Nixon & Carpenter, 2011; Brower & de Pinna, 2012).

Homologia em três passos

Brower & Schawaroch (1996) reformularam o conceito de homologia em um processo de três passos, ao invés de dois. Para estes autores, a “homologia primária” (de Pinna, 1991) pode ser dividido em duas etapas: identidade topográfica e identidade do estado do caráter. Segundo Brower & Schawaroch (1996) a identidade topográfica é características comparáveis entre taxa; e a identidade do estado do caráter é, de fato, a identificação de caracteres idênticos (ou não). Esta separação da homologia primária realmente existe na prática, porém, isto não se sobrepõe ao conceito de homologia primária (Brower & Schawaroch, 1996), apenas destila o conceito de Pinna de uma forma clara e sequencial.

Homologia como Sinapomorfia

Apesar de Patterson (1982) ter reconhecido a equivalência dos conceitos de homologia e sinapomorfia em autores precedentes, muitos outros o citam como o eixo principal desta comparação. Patterson (1982) difere de autores precedentes (e.g. Wiley, 1975), uma vez que para ele os conceitos de homologia e sinapomorfia não são só equivalentes, mas “o mesmo conceito básico”.

Tal comparação, ou equivalência, envolve não somente os conceitos de homologia e sinapomorfia, mas carregam por trás os conceitos de plesiomorfia, assim como de simplesiomorfia e apomorfia. A problemática das correlações entre tais termos é a mesma para o conceito de homologia: diferentes autores possuem diferentes conceitos e, portanto, diferentes visões da aplicação e do uso teórico e prático de tal termo.

Para entender melhor essas correlações entre tais termos, é melhor definir um em relação ao outro. Desta forma, podemos definir tais termos:

Owen (1843)

Homology: o mesmo órgão em diferentes animais sob cada variedade de forma e função”.

Lankester (1870)

Para Lankester, **homogenias** são estruturas “geneticamente relacionadas, na medida em que eles tem um único representante de ancestralidade comum, pode ser chamado *homogenético*” (1870: 36) e homoplasias são estruturas

“Quando forças idênticas ou similares, ou ambientes, atuam sobre duas ou mais partes de um organismo que são iguais ou parecidas, as modificações resultantes serão iguais ou parecidas. Assim, se, ao invés de partes similares no mesmo organismo, nós supormos a mesma força agindo sobre partes de dois organismos, onde tais partes são iguais ou parecidas [...] os resultados serão iguais ou parecidos [...] Eu proponho, a este tipo de similaridade, chamar **homoplasia**”

de Pinna (1991); Brower & de Pinna (2012)

Homologia primária (1991: 373): “A homologia primária é conjectural, baseada em similaridade, e reflete a expectativa de que há uma correspondência de partes que possa ser detectada por observações de similaridade. *As raízes da homologia primária vão fundo na história*”

Homologia secundária (1991: 373): “Um nível secundário de homologia é o resultado detectado de uma análise [...] Assim, proposições de homologias secundárias são homologias primárias que foram testadas”

Homologia (2012: 9): “Homologia é a relação entre partes de organismos que fornece evidência de ancestralidade comum”.

Seria *homologia primária* (de Pinna, 1991), *homoplasia* (Lankester, 1870), *hipóteses de homologia* (Nixon & Carpenter, 2011), *homologia* (usado por Hennig, 1966) e *homologia* (proposta por Owen, 1843) o mesmo? Ou ainda, seria *homologia secundária* (de Pinna, 1991), *homogenia* (Lankester, 1870), *homologia* (usado por Nixon & Carpenter, 2011) e *homologia* (usado por Hennig, 1966) o mesmo?

Como deveria ser interpretado em toda análise histórica, diferentes conceitos, propostos por diferentes autores, nunca vão dizer exatamente a mesma coisa. Desta forma, esses cinco conceitos, propostos por cinco autores/trabalhos diferentes não propõem o mesmo conceito, nem a mesma aplicação para a ideia de homologia. Para começo de comparação, Nixon & Carpenter (2011) deixam claro, diversas vezes durante o artigo, que os conceitos de homogenia de Lankester e de homologia usado por Hennig são, de fato, o mesmo conceito – bem como usado por Haas & Simpson (1946). Entretanto, Brower & de Pinna (2011: 3) argumentam que

“Hennig, de fato, parece estar usando um conceito de homologia parecido com Haas & Simpson, e ainda assim, seu conceito difere de “similaridade entre partes”. E, após uma breve análise, eles concluem “Assim, o conceito/definição de homologia usado por Hennig parece com [conceito de] homologia primária de de Pinna (1991) [...] e não com de Haas & Simpson, uma vez que convergência, homoiologia, e paralelismo ainda não foram inferidos como homoplasia”.

Homoplasia, proposto por Lankester, também difere de homologia oweniana ou homologia primária (de Pinna, 1991). A homologia primária (= homologia oweniana) é proposta ao estabelecer similaridade entre partes de diferentes organismos. Após a análise cladística haverá a evidência para a caracterização de homogenia (homologia secundária, de Pinna, 1991) ou homoplasia. Desta forma, homologia como vista em Lankester é o mesmo que homologia primária (ou homologia oweniana); e homogenia é o mesmo que homologia secundária. O conceito de homoplasia é o mesmo nos diversos autores. Simplificando, e respondendo à pergunta inicial deste parágrafo, os conceitos de homologia propostos por estes diferentes autores/trabalhos não são iguais

e, portanto, representam ideias diferentes. É fácil concluir a partir disso, que o conceito de homologia pode ser equivalente ao de sinapomorfia – quando interpretado de uma forma; e que o conceito de homologia não pode ser equivalente ao conceito de sinapomorfia – quando interpretado de outra forma. Estas formas, respectivamente, são homologia secundária (i.e. com ancestralidade comum; homogenia, Lankester) e homologia primária (i.e. sem ancestralidade comum; homoplasia, Lankester). Nesta confusão, cada autor migra para uma direção diferente de outro autor, onde cada um apresenta uma definição pessoal ou pontual do conceito de homologia, discutindo-a algumas vezes de forma insípida onde o propósito maior do trabalho é atacar outro autor e não aumentar a diversidade e o conhecimento da discussão.

Assim como citado em (William & Ebach, 2012) o conceito de homologia começou com uma visão taxonômica, e depois do “paradigma darwiniano” teve uma conotação evolutiva – ancestralidade comum. Ainda assim, o conceito original de homologia, proposto por Owen (1843), tem uma relação apenas de similaridade, sem qualquer perspectiva evolutiva. Essa divisão de conceitos – oweniano e darwiniano – da homologia fez com que a ideia fosse dividida e nomeada em dois processos. O nome que mais demonstrou aptidão para o uso foi “homologia primária” e “homologia secundária” (de Pinna, 1991), transmitindo uma ideia oweniana e darwiniana respectivamente. Porém, em seus artigos mais recentes fica óbvio que de Pinna (e.g. Brower & de Pinna, 2012) denota e restringe o conceito de homologia para apenas um: o de *homologia secundária* (ou “*homogeny*” Lankester, 1970). Williams & Ebach (2012) também destacam que esse novo conceito “evolutivo” de homologia ganhou uma aceitação para a maioria dos biólogos.

Sinapomorfia é equivalente à homologia (secundária)?

Quando se analisa a aplicação de sinapomorfias em um cladograma, outros conceitos (apomorfia, plesiomorfia e simplesiomorfia) devem ser analisados também. Segundo Brower & Schuh (2009: 86):

“É importante lembrar que sinapomorfia e simplesiomorfia são conceitos relativos e que “um caráter pode ser reconhecido como sinapomórfico para um clado em relação a outro táxon que ‘esconde’ esse caráter, e ainda uma simplesiomorfia em um menor nível inclusivo”.

Após a obtenção de um cladograma, é possível determinar todas as sinapomorfias presentes para o grupo analisado. A partir deste momento é que são identificadas as simplesiomorfias, relativas às sinapomorfias.

Confusões foram feitas na identificação e correlação – teórica e prática – dos conceitos de sinapomorfia e simplesiomorfia. A análise desses três conceitos (viz. homologia, sinapomorfia e simplesiomorfia) deve ser feita a partir da definição de cada conceito com sua aplicação prática – i.e. seu uso.

Em uma análise de um cladograma que há a transformação de estados de caráter, ou seja, há a mudança de estado 0 -> 1, identifica-se que há a mudança de um caráter ancestral (plesiomórfico) para um caráter derivado (sinapomórfico)¹ (fig. 19, anexo).

Os taxa que possuem o caráter derivado compartilhado possuem então uma sinapomorfia. A simplesiomorfia, em qualquer cladograma, é identificada como todo o estado/caráter ancestral de um estado/caráter derivado e, em contrapartida, os *grupos sinapomórficos são todos os grupos que possuem uma homogenia (homologia secundária* de Pinna, 1991) *caracterizando-o*. Por mais lógico que isso seja, essa é a real aplicação dos caracteres simplesiomórfico i.e. os grupos simplesiomórficos só são definidos após a identificação dos caracteres sinapomórficos (Brower & de Pinna, 2012). Os caracteres sinapomórficos são fixos no cladograma, ou seja, independente da análise feita (ou da inclusão de novos taxa) uma sinapomorfia continuará sendo uma sinapomorfia mesmo em um nível maior (Patterson, 1982; de Pinna, 1991) – i.e. sendo considerada uma simplesiomorfia. Desta forma, os caracteres sinapomórficos, ou as próprias sinapomorfias, são as únicas evidências reais de agrupamento em um cladograma. A simplesiomorfia, em uma análise natural, não existe como evidência

¹ O estado plesiomórfico e sinapomórfico é independente da representação numérica da matriz. Desta forma, 0 e 1 podem representar estados tanto ancestrais quanto derivados.

concreta de grupos – eles são apenas aqueles grupos que sobraram por não possuir o caráter derivado subsequente (i.e. o caráter sinapomórfico). Desta forma, no cladograma acima, os caracteres simplesiomórficos são todos aqueles que não possuem o caráter derivado 1 (sinapomórfico). Isso, entretanto, não os torna conceitos independentes como considerado por (Nixon & Carpenter, 2011 on homology). Como explicam Brower & de Pinna (2012: 4) essa independência “interpreta de forma errada simplesiomorfia e sinapomorfia como conceitos antagônicos, quando, de fato, o segundo é um subconjunto do primeiro”.

Em uma nova análise, com a inclusão de taxa mais basais, que possuem uma característica simplesiomórfica em relação ao estado 0, tornará o próprio estado 0 uma sinapomorfia, pois há a derivação do estado X para o estado 0 (fig. 20, anexo).

Assim, no cladograma acima o estado 0 torna-se sinapomórfico (bem como o estado 1 que apenas é um estado diferente de 0), e o estado X é simplesiomórfico. A simplesiomorfia, por ser transicional dentro do cladograma, ao contrário da sinapomorfia, torna-se, então, uma evidência não-concreta da história evolutiva, e, portanto, pode ser considerada um status irrelevante perante à história evolutiva. A sinapomorfia é uma evidência concreta da história evolutiva dos seres vivos, pois, segundo seu conceito e aplicação, a sinapomorfia é o caráter compartilhado devido a um ancestral comum e determina os grupos monofiléticos i.e. os grupos reais na natureza. Sua importância e seu interesse para uma análise cladística é extremamente alta e única. Por outro lado, a simplesiomorfia, por ser uma característica irrelevante dos caracteres, não tem valor de interesse – evolutivo – numa análise e não devemos condicionar demasiada atenção sobre este conceito. Assim, a correlação feita entre o conceito de homologia secundária e o conceito de simplesiomorfia torna-se irrelevante perante à análise cladística – sua discussão teórica não possui interesse e importância maior que sua aplicação prática, assim como os conceitos parafiléticos e polifiléticos (Brower & de Pinna, 2013).

A Problemática do Enraizamento

A análise de árvores não-enraizadas traz também uma discussão nos últimos artigos. Um cladograma pode representar uma árvore enraizada, ou seja, uma árvore onde há um grupo que representa a ancestralidade comum dos demais taxa; e, ainda, pode representar uma árvore não-enraizada, ou seja, uma árvore onde não se conhece – por falta de dados – o ancestral comum de tais taxa. A raiz de um cladograma pode ser definida como *um ramo de um cladograma – hipotético ou real – que possui um caráter informativo*. Toda árvore filogenética (ou cladograma) possui uma raiz, seja conhecida ou não. A condição de não possuir raiz em uma árvore é apenas por falta de dados. Quando descoberto, esse novo ramo, traz consigo informações precisas para a análise do cladograma e a partir da sua inclusão é que se pode ordenar e identificar grupos monofilético, ou seja, determinar onde estão as homologias/sinapomorfias.

Seguindo essa análise, as árvores não-enraizadas (fig. 21, anexo) não possuem um ancestral comum conhecido e, obviamente, está além das aplicações concretas de sinapomorfia (e, claro, homologia), pois este conceito está estritamente ligado a ideia de ancestralidade comum.

Desta forma, até o enraizamento do cladograma, não é possível a aplicação dos conceitos evolutivos – apenas de sua hipótese.

O enraizamento de um cladograma, ou seja, a identificação (ou inclusão) de um táxon basal do grupo analisado infere que o mesmo (i.e. a raiz) possui um estado de caráter plesiomórfico e não necessariamente está correlacionado com a polarização antes da análise cladística. A polarização pode ser definida como *a relação entre estado de caráter dentro dos caracteres* (Bryant & Wagner, 2001). Segundo de Pinna (1994) o tamanho de um cladograma (ou árvore filogenética) não se altera com a polarização. Assim como o tamanho não se altera com a posição da raiz (Farris, 1970), porém isso não é verdade em relação à adição da raiz (Brower & de Pinna, 2012).

Segundo Wheeler (2012) existem três métodos principais para estabelecer a polaridade dos estados do caráter: (a) estratigrafia, (b) origem ontogenética e (c) comparação do outgroup. Segundo a estratigrafia, ideia defendida pelos paleontólogos, os grupos mais basais possuem mais plesiomorfias (Hennig, 1966), porém esse método

é falho pois, se o fosse, assumiria ausência de erros no registro fóssil (Schaeffer *et al.*, 1972; Eldredge and Cracraft, 1980; Nelson and Platnick, 1981 in Wheeler, 2012: 43). O método ontogenético, oriundo da proposta de Haeckel (1866), foi reformulado por Nelson (1978). A ontogenia, entretanto, não possui uma característica totalmente confiável e, portanto, não pode ser considerada na polarização como uma evidência segura. Por outro lado, o uso de outgroups tornou-se mais usados dentro das análises cladísticas, uma vez que tais grupos, teoricamente, possuem caracteres plesiomórficos em relação aos taxa analisados. Por vezes, na ausência de um outgroup real, um grupo externo todo-zero – um grupo-externo hipotético com todos caracteres determinados como plesiomórficos – pode ser usado para determinar a relação filogenética dos taxa analisados. Como citado em Wheeler (2012) as conclusões baseadas em tal outgroup são refutadas (Cassis & Schuh, 2009). Desta forma, a inclusão da raiz (e a consequente polarização dos estados do caráter) define e ajuda a entender as sinapomorfias/homogenias bem como a história evolutiva dos taxa analisados.

Ausências

Hennig (1950; 1966) atenta ao fato de que “a ausência de um caráter também pode ser um órgão”. Nelson (1978: 340) alerta que a “ausência de um caráter não é um caráter”. A discussão se ausência pode ou não ser um caráter é explicada através da metodologia filogenética.

O conceito de ausência tem sido confundido de duas maneiras: algo que nunca existiu e algo que existiu e não existe mais. Brower & de Pinna (2013) oferecem um exercício mental para explicar – indiretamente – isso: imagine que um banco guarde uma barra de ouro. O banqueiro, um dia, percebe que a barra de ouro não está mais lá. Segundo estes autores é impossível perceber *alguma coisa que não está em um lugar*, mas é possível perceber *que alguma coisa não está em um lugar*. É impossível perceber uma barra de ouro *que não está no banco*; mas é possível perceber *que uma barra de ouro não está no banco*. Neste raciocínio, é impossível perceber algo que nunca existiu (i.e. um caráter que nunca foi encontrado em um táxon); mas é possível perceber algo que existiu e não existe mais (i.e. um caráter que estava presente em um

táxon e não está mais). Estes dois tipos de ausência, serão chamados – a princípio – de Ausência A e Ausência B, respectivamente.

Brower & de Pinna continuam: por quê a ausência da barra de ouro precisa ser explicada e a ausência de unicórnio não? A resposta é: parcimônia. Desta forma, por parcimônia, precisamos explicar as Ausências B, mas não as Ausências A.

De fato, as ausências podem ser, biologicamente, explicadas de três maneiras: ausências, simpliomorfias e perda secundária (Brower & de Pinna, 2013).

As ausências são o estado plesiomórfico para uma apomorfia i.e. o estado plesiomórfico para uma característica única derivada. Por característica única derivada, entende-se que a ausência é um estado que nunca existiu, este só serve para complementar (i.e. justificar) o novo estado derivado. Estas ausências são chamadas ausências complementares (Brower & de Pinna, 2013) e essa terminologia continuará neste trabalho para exemplificar este caso. As ausências complementares são um tipo de Ausência A, ou seja, estas não necessitam explicação. Muito menos podem formar um grupo, uma vez que nenhuma plesiomorfia explica grupos naturais (Hennig, 1950; 1966). Um exemplo de ausência complementar, citada em diferentes trabalhos, é a ausência de penas em não-aves.

Caso haja uma análise de caracteres multiestados, pode existir uma nova condição derivada de uma outra condição derivada (fig. 22, retirada de Brower & de Pinna, 2013). A figura (21a) mostra um cladograma onde A e B apresentam uma ausência complementar (Ausência A) e, por parcimônia, não necessita de explicação. C-H apresentam o estado derivado 1, onde F-H apresentam o estado 1 em uma condição modificada subsequente (Farris *et al.*, 1970; Brower & de Pinna, 2013). C-H é uma sinapomorfia (i.e. homologia). F-H é um estado modificado do estado 1 e não um estado derivado do estado 1. Assim, F-H não é uma sinapomorfia em relação ao estado 1.

Na figura (22b) há um caso de reversão (note que é um caso diferente de perda primária (fig. 23, anexo), pois esta envolve a ausência complementar).

Reversões, como o nome propõe, são estados de caráter que voltaram ao estado plesiomórfico após uma apomorfia. De acordo com Brower & de Pinna (2013: 5) “reversões implicam eventos a serem explicados”, enquanto a “ausência [“metafísica”]

simplesiomórfica não implicam mudança de fato”. Reversões são um tipo de Ausência B.

A reversão, em um cladograma, é uma nova mudança para uma velha condição. Porém, esta ‘velha condição’ só pode ser determinada como uma simplesiomorfia se o este caráter for real (i.e. não for uma ausência complementar). Se for uma ausência complementar, então, tem-se uma autapomorfia e este caráter não pode ser considerado uma reversão, mas sim uma perda de informação. Caso a ‘velha condição’ seja uma simplesiomorfia (real) então tem-se uma reversão, uma vez que este caráter já existia na história evolutiva de tal grupo (fig. 22b). Esta reversão (uma perda) é uma apomorfia homoplástica (Brower & de Pinna, 2013).

Brower & de Pinna (2013) argumentam que “perda” não é “ausência”. De fato, Brower & de Pinna estão certo se considerar ausência como ausência complementar. Segundo estes autores, a ausência [complementar] é uma simplesiomorfia e a perda é uma homoplasia. Na verdade, a ausência complementar é uma simplesiomorfia complementar, uma vez que este caráter não existe; e a perda uma (sin)apomorfia. A inferência filogenética, além de ser um teste para os conceitos de homologia/sinapomorfia, plesiomorfia, homoplasia, também pode ser considerado um teste para a diferenciação entre ausências (B) e ausências complementares (A).

As reversões são denominadas *perdas secundárias* (Brower & de Pinna, 2013). Porém, elas são, como analisado por esses autores, uma perda “primária”. Na figura 23, há uma representação de perda primária (perda secundária, Brower & de Pinna, 2013). O estado 0 em F-H parece ser uma recorrência do estado 0 em A-B. Mas, na verdade, eles não representam o mesmo estado/caráter. Em A-B a ausência é uma ausência complementar (i.e. Ausência A) e a ausência em F-H é uma perda (neste caso, primária). Este exemplo não é um caso de reversão. Esta “perda” é, na verdade, uma “condição modificada subsequentemente” (Farris *et al.*, 1970); o mesmo ocorre na figura 22a. Seguindo a lógica de Brower & de Pinna, a ausência em F-H, por parcimônia, é uma ausência que precisa ser explicada; em contrapartida, a ausência em A-B não precisa.

Na figura 24 (anexo), temos um caso diferente. Em A e B, temos a mesma ausência complementar. C-G possuem o mesmo estado de caráter, sendo em F-G uma

condição modificada. Porém, H possui uma reversão (i.e. uma (auta)apomorfia homoplástica). Obviamente, C-H não possuem uma sinapomorfia, pois há passos extras no cladograma (i.e. homoplasias). Diferentemente da relação de F-G com A-B, G-H possui o mesmo estado de caráter de C-E. Se o cladograma apresentasse mais um terminal (I), encontrado após de H, com o estado de caráter 0, então F-G apresentaria uma homoplasia com I. Porém, F-G e I não apresentariam uma homoplasia com A-B.

A figura 25 apresenta um caso extremo. A-B, como em todas as outras topologias, representam uma ausência complementar. C-E apresentam uma sinapomorfia (estado 1) para esses três taxa e uma homoplasia ao interpretar o cladograma inteiro, devido a presença do estado 1 em H. F-G apresentam uma perda primária, neste caso, não é uma homoplasia em relação aos taxa A-B. H apresenta uma reversão (i.e. uma apomorfia homoplástica) com C-E. Em um caso hipotético de um táxon I – grupo irmão de H – que apresenta o estado 0 há uma perda secundária, pois já houve uma perda neste cladograma em F-G. Neste caso, a perda secundária é uma reversão (consequentemente uma apomorfia homoplástica). Ironicamente, perdas secundárias sempre serão homoplasias – como afirmado por Brower & de Pinna (2013), apesar de ser um caso diferente.

Assim, podemos perceber que as ausências podem ser classificadas como: ausências complementares, apomorfias homoplásticas (ou reversões), perdas primárias (i.e. sinapomorfias). Perdas secundárias (e por diante) são consideradas apomorfias homoplásticas i.e. reversões. Não se deve considerar perdas secundárias como algo diferente de reversão, caracterizando cada caso como um conceito específico, pela perda de relação entre os caracteres.

Homoplasias

O termo homoplasia foi cunhado por Lankester (1870: 39) para definir “quando forças quase similares ou idênticas, ou ambientes, agem sobre duas ou mais partes de um organismo que é exatamente ou bem parecido, as modificações resultantes de várias partes serão exatamente ou bem parecidas” (= homologia de Owen (1843). Lankester (1870: 41) atenta para o fato de que *homoplasia* e *analogia* não se referem

exatamente à mesma coisa: “Quaisquer dois órgãos que tem a mesma função são análogos; se bem semelhantes entre si, em estrutura e relação à outras partes, ou não; e é bom reter a palavra nesse amplo sentido”. Lankester (1870) ainda destaca a diferença de *ancestralidade comum* entre os termos homoplasia (homologia, Owen) e homogenia. Homoplasias, então, são estruturas similares – “similaridade entre partes” – sem ancestralidade comum. Essa reflexão fez com que Nixon & Carpenter (2011) considerasse “homologias” (*homogenia*, Lankester; *homologia secundária*, de Pinna) como sinônimo de “não-homoplasia”, como o contrário também já foi interpretado (e.g. Kluge & Strauss, 1985: 258).

Uma nova visão de homoplasia é vista através da ideia algorítmica baseado em número de passos extras em um cladograma (Naylor & Krauss, 1995). Desta forma, quando um caráter (ou estado de caráter) aparece duas vezes no mesmo cladograma, este então possui um passo extra no cladograma e, portanto, deve ser considerado homoplástico (Deve-se ter em mente que o estado “ausência complementar” não é igual ao estado “ausência” e, portanto, não deve ser considerado como passo extra após a análise do cladograma).

Essa nova perspectiva (passos extras) em relação ao contexto original (similaridade entre partes sem ancestralidade comum) não desvirtua a utilização do conceito, da forma que o fizeram nas consequentes mudanças do conceito de homologia/homogenia.

Classificação “Taxonômica” dos Autores

Após a análise filomemética é possível fazer uma classificação “taxonômica” dos autores que discutiram o conceito de homologia. Obviamente, tal classificação não pode ser comparada com a classificação taxonômica de entidades biológicas. Isto ocorre, primeiramente, porque esta análise faz uma revisão pontual da história do conceito de homologia, deixando de fora alguns autores que participaram menos ou não foram tão influentes dentro do desenvolvimento deste conceito, assim como autores antecedentes a Owen. Pode-se observar também que a uma classificação taxonômica de elementos culturais, seguindo as propostas de Linneu (1758), seria

limitada frente a diversidade de elementos culturais que existem. Uma especiação em elementos culturais é muito mais rápida do que em elementos biológicos, por exemplo.

Ainda assim, é possível fazer uma análise hierárquica de tais autores, de modo que é possível identificá-los e separá-los dentro de tais grupos. Assim, a seguir é apresentado uma classificação “filogenética” e em seguida uma discussão de cada grupo formado:

Escola Biológica

Escola Idealista

Escola Feneticista

Escola Evolutiva

Escola Cladística

Cladistas filogenéticos

Cladistas pós-Hennig A

Cladistas pós-Hennig B

1.0 Escola Biológica

A escola biológica é um clado monofilético formado por quatro autores: Roth (1984), Roth (1991), Wagner (1989) e VanValen (1994).

Apesar destes autores serem “contemporâneos” e estarem há mais de 140 anos de diferença de Owen (1843), suas ideias apresentam uma perspectiva basal do conceito de homologia. A não-apresentação de ideias como “ancestralidade comum” – ideia presente no conceito de homologia desde Darwin (1859) e Lankester (1870) – é um fator para agrupar estes autores. Além da ancestralidade comum, a visão de homologia como “continuidade de informação” e de “desenvolvimento” é uma sinapomorfia deste grupo.

2.0 Escola Idealista

Os idealistas congregam os autores mais antigos historicamente. Os idealistas, não só no conceito de homologia, possuem uma visão mais conservadora perante a perspectiva evolutiva, mantendo uma visão metafísica em relação aos seres vivos. Para estes autores, os seres vivos não eram produtos da evolução, mas um segmento de um tipo ideal (i.e. Bauplan). Os idealistas se diferem de outros autores metafísicos (e.g. Aristóteles, não incluídos nesta análise) ao considerar os seres vivos como entidades naturais. Ainda assim, com ideias remetentes à uma criação divina. Por serem mais recentes do que os metafísicos na história, os idealistas tem uma visão mais real – natural – do mundo e de seus padrões e processos.

3.0 Escola Fenética

A escola fenética possui traços mais parecidos com os evolutivos, e com os idealistas, ao considerar homologia apenas como “similaridade entre partes”. Ainda assim, como os idealistas, os fenéticos não possuem uma perspectiva evolutiva de seus diagramas de encadeamento, apesar de ocorrerem após a teoria da evolução. A metodologia fenética, apesar de defender uma posição evolutiva, defendia uma análise com base em pura similaridade. Hoje, através da metodologia filogenética, apenas a homologia – que envolve ancestralidade comum – é usada para inferir parentesco entre os seres vivos.

4.0 Escola evolutiva

A escola evolutiva tem o seu início histórico em Darwin (1859). Darwin introduz a evolução por seleção natural que explica a relação natural dos seres vivos através de ancestralidade comum. Apesar de Darwin titubear em relação ao uso do termo homologia – ora com ancestralidade comum, ora sem ancestralidade comum – esta escola é marcada pela introdução da ideia de “ancestralidade comum” dentro do conceito de homologia, principalmente através de Lankester (1876).

5.0 Escola Cladística

Os cladistas estão unidos através da metodologia que usam para explicar a relação evolutiva dos seres vivos (i.e. metodologia filogenética, Hennig, 1950, 1966). Dentro deste clado, há uma grande discussão sobre o conceito e a aplicação de homologia e homólogo dentro da metodologia cladística, criando um dos dois maiores debates da história do conceito de homologia.

Esta escola, por conter o maior número de autores que debatem o conceito de homologia e por ser a mais contemporânea, pode ser dividida em três subconjuntos: Cladistas Filogenéticos; Cladistas pós-Hennig A; e, Cladistas pós-Hennig B. Tal divisão é explicada a seguir.

5.1 Cladistas Filogenéticos

Os cladistas filogenéticos são um clado formado por três autores: Hennig (1966); Cracraft (1981) e Farris (1979; 1983; 2012a; 2012b; 2013). Farris, assim como os outros autores, discutem o conceito de homologia, mas não o fazem de maneira completa, uma vez que algumas das discussões surgiram através da metodologia proposta por Hennig (1950; 1966). Farris faz essas discussões através de vários artigos e, por isso, houve uma compilação de seus artigos para complementar um conjunto de ideias que, geralmente, estão presentes em apenas um artigo nos outros autores.

Algumas das discussões atuais envolvem a posição de Hennig sobre o conceito de homologia dentro de sua metodologia (cf. Nixon & Carpenter, 2011, 2012, 2013; Brower & de Pinna, 2012, 2013). Nixon & Carpenter defendem que Hennig teve uma visão evolutiva do conceito de homologia i.e. um conceito equivalente ao conceito de homogenia de Lankester (1870); em contrapartida, Brower & de Pinna, defendem que o conceito tido por Hennig é similar ao conceito de homologia primária (sensu de Pinna, 1991).

5.2 *Cladístas pós-Hennig A*

Os cladístas pós-Hennig são todos unidos pela sinapomorfia do caráter 23 (equivalência entre os conceitos de homologia e sinapomorfia). Apesar deste clado + os Cladístas pós-Hennig B (5.3, ver abaixo) ser monofilético, a ideia de tal equivalência não está explicitamente presente em todos os autores que se encontram no clado.

Ainda assim, dentre esses autores, todos eles – com exceção de Nixon & Carpenter – defendem essa equivalência. Nixon & Carpenter protagonizam um dos maiores debates recentes dentro do conceito de homologia (cf. Nixon & Carpenter, 2011, 2012a, 2012b, 2013, 2014; Brower & de Pinna, 2012, 2013; Farris, 2012a, 2012b, 2013; William & Ebach, 2012). Entretanto, suas ideias parecem ir contra até a própria metodologia filogenética (cf. William & Ebach, 2012).

5.3 *Cladístas pós-Hennig B*

Estes autores participaram do conceito de homologia, principalmente, propondo ideias periféricas ao conceito de homologia (e.g. Nelson & Platnick, 1981; Carine & Scotland, 1999). Dois autores não eram esperados de se encontrarem dentro deste clado: Remane (1952) e Patterson (1982).

Remane (1952) fez um grande avanço dentro do conceito de homologia ao propor ideias (e.g. critério de categorização) que são discutidas e utilizadas por autores modernos. Porém, ele se encontra junto com Bock (1969) e Nelson (1994) por não apresentarem uma discussão – uma perda – sobre as duas perspectivas para o conceito de homologia: uma evolutiva e outra não.

Patterson (1982) apesar de possuir ideias bem similares a alguns autores do subconjunto 5.2 (e.g. Wiley, 1975; de Pinna 1991) difere deles por suas propostas de testes de homologia, que foram perdidas por estes autores e, portanto, não formam um grupo entre si.

Como dito anteriormente, Bock (1969) se encontra neste grupo pela sua proposta de uma frase condicional para explicar e esclarecer a relação de homólogos. Tal ideia foi criticada por Wiley (1975) através do uso teórico da metodologia filogenética.

Crítica à análise filomemética de ideias, conceitos e teorias

A análise filomemética já foi proposta para diferentes elementos culturais (ver introdução e discussão sobre o tema). Porém, é difícil achar trabalhos científicos que utilizam a análise metodologia filogenética para analisar caracteres “abstratos” como ideias, conceitos e/ou teorias. As análises filomeméticas atuais trabalham, principalmente, com características com propriedades físicas (Temkin, 2016).

O resultado que foi obtido na análise filomemética deste trabalho, apresentou um resultado que não condiz com a ordem cronológica dos autores, apesar dos grupos metodológicos terem sido reconstruídos. Tal perda de cronologicidade não é o suficiente para descaracterizar a análise, ainda que isto é possível em análises filomeméticas de caracteres com propriedades físicas (e.g. Marwick, 2012).

As escolas de pensamento – i.e. grupos metodológicos – como são conhecidas através do desenvolvimento do conhecimento sobre o mundo natural e como já identificadas na história é recobrada através da análise feita neste trabalho. Uma das explicações para a perda da cronologicidade entre os autores – e conseqüentemente entre as escolas – pode ser especificada por processos xenológicos i.e. por transferências horizontais de informação. Qualquer autor é capaz de recapitular uma ideia proposta há centenas ou milhares de anos atrás. Ainda, uma ideia antiga que se torna passível de conhecimento público num momento posterior e que traz luz aos debates modernos poderia se situar numa posição recente do cladograma. Assim, tais análises estão sujeitas a perda cronológica em relação aos terminais. De modo algum, isto é motivo para a não-realização de tais análises. Os resultados provenientes de análises filomeméticas de ideias, conceitos e teorias precisam ser analisados e interpretados de forma diferente das análises filogenéticas, uma vez que as pressões e os mecanismos agem de forma diferente nestas diferentes análises. A análise de ideias,

conceitos e teoria necessitam de caracteres que determinem o cerne dos autores, para não reconstruir uma análise fenética devido à quantidade de caracteres xenológicos possíveis. Este tipo de caráter, entretanto, não é necessário em outros tipos de análises filomeméticas com elementos que apresentam propriedades físicas, como pode ser visto nas análises já existentes que não perderam a cronologicidade (e.g. Roos & Heikkilä, 2009; O'Brien *et al.* 2001; 2002; Marwick, 2012; Spencer *et al.*, 2004; Macé *et al.*, 2006).

Um grupo monofilético de análises filomeméticas de ideias, conceitos ou teorias, portanto, sempre serão sustentados por homologias, mas podem conter alto grau de caracteres xenológicos. Ainda, ideias, conceitos ou teorias podem ser relevantes na formação de outros caracteres de mesma natureza. No resultado aqui proposto, os autores moleculares estão na base da filomemética que pode ser explicado pela falta da perspectiva de ancestralidade comum. Entretanto, é sabido que tais autores não foram os primeiros a surgir cronologicamente, mas a natureza de suas ideias sim. A natureza de uma ideia pode ser entendida como significado semântico de tal ideia. Apesar de uma interpretação diferente das análises filogenéticas e filomeméticas de elementos com propriedades físicas, a análise filomemética de ideias, conceitos ou teorias podem ajudar a esclarecer a história evolutiva de seus elementos.

Uma Nova Velha Abordagem para o Conceito de Homologia

Nesta seção será apresentada a minha visão sobre o conceito de homologia, na qual apresento as ideias em uma retrospectiva histórica.

É de conhecimento popular que desde o início da história humana – ao menos desde a época que se tem documentos que expressam ideias – que tentamos explicar o mundo em que vivemos. Tentamos explicar não só o universo físico, mas também os seres naturais que nos rodeiam. Duas linhas principais surgiram, praticamente concomitantes, uma que explicava as coisas através de uma perspectiva metafísica e outra que explicava através de uma perspectiva natural.

Independente de qual for a linha condutora para explicar tais elementos, nós o fizemos através de agrupamentos baseados em similaridades: seres vivos x seres não-

vivos; animais x plantas; homens x deuses; e assim por diante. Desde sempre, então, temos análises comparativas que rastreiam características presentes nos mesmos grupos.

Algumas ideias de similaridade foram propostas desde este início há praticamente 2.500 anos atrás. É de admirar que demoramos quase 2.300 anos para separar, de fato, estas ideias em diferentes conceitos. Temos isso, pela primeira vez, em Richard Owen, que separou dois tipos de similaridades: homologia, que diz respeito à similaridade de composição; e, analogia, que diz respeito à similaridade de função exclusivamente. Neste momento, o conceito de homologia não possuía um conceito oposto – i.e. não-homologia. Owen fez mais: dividiu o conceito de homologia em três: geral, especial e serial. A homologia geral remete ao tipo ideal i.e. a um representante fixo do grupo; este conceito está além do mundo natural e como veremos a seguir não faz nenhum sentido quando se trata de entidades naturais – biológicas ou meméticas. Outro fato que merece atenção é o fato de que demoramos – também praticamente 2.300 anos – para ter uma explicação lógica e natural bem evidenciada da história dos seres vivos.

A partir de Darwin, temos a introdução da ideia de ancestralidade comum – e parentesco – no conceito de “similaridade entre partes”. Apesar disto ter uma discussão grande no final do século XIX, a perspectiva evolutiva se adequou naturalmente ao conceito de homologia. Concomitante a Darwin, Lankester incluiu dois subconjuntos ao conceito de homologia (viz. Homogenia e homoplasia). As terminologias propostas por Lankester não foram integradas ao conceito de homologia e este passou a ter uma definição moderna, a mesma de homogenia. Assim, o conceito de homologia passou a ter um oposto, caracterizado pelo conceito de homoplasia. É um erro lógico, ao meu ver, considerar não-homologia como qualquer coisa a não ser homoplasia. Neste momento, com a padronização da perspectiva evolutiva, é possível excluir as ideias de homologia geral e homologia serial do conceito de homologia, pois estas representam ideias incompatíveis com a evolução.

A teoria da evolução por seleção natural explica a história e o parentesco dos seres vivos, mas não abrange por si só a metodologia para recriar a história evolutiva dos seres vivos. Metodologias foram propostas e caracterizaram escolas de

pensamento (e.g. taxonomia numérica e cladística). Meu foco aqui é tratar o conceito de homologia sob a escola de pensamento vigente – i.e. sistemática filogenética/cladística – que propõe o melhor método de análise da história evolutiva. Discussões sobre o porquê da cladística ser a melhor metodologia ou o conceito de homologia em outras escolas não fazem parte dessa seção; isto é feito na introdução e na discussão. Desta forma, temos apenas uma linha condutora para analisar e explicar a história natural dos seres vivos: através da cladística sob a luz da teoria da evolução. É aqui que o conceito de homologia deve ser analisado e discutido.

A metodologia proposta por Hennig propõe que existem grupos naturais de seres vivos e estes grupos podem ser detectados por “caracteres derivados compartilhados”. Por compartilhado entende-se proveniente de um ancestral comum exclusivo, da mesma forma que é proposto na definição moderna do conceito de homologia.

É claro que o conceito de homologia pode ser aplicado às análises comparativas sem a perspectiva da metodologia filogenética. Porém, em minha interpretação, essas análises são limitadas em relação às inferências de resultados que buscam determinar parentesco entre os elementos analisados. Essa “dupla” aplicação do conceito de homologia é que faz a mesma ter dois passos: a inferência de similaridade (origem) e a corroboração de homólogos (legitimação). de Pinna (1991) propôs a utilização dos termos homologia primária e secundária para nomear, respectivamente, estes dois passos. As análises que não utilizam a metodologia filogenética devem nomear as similaridades estudadas como “homologia primária” e não só homologia; da mesma forma que análises filogenéticas deveriam nomear “homologia secundária” os homólogos corroborados pela filogenia.

Assim para determinar a homologia secundária há apenas um teste: a congruência i.e. a análise filogenética. Somente após a árvore de parentesco entre os grupos ser conhecida é que pode-se afirmar se tal similaridade (homologia primária) é de fato uma homologia secundária ou uma homoplasia. Para esclarecer a relação de homoplasia e homologia, homoplasia é o contrário de homologia secundária; a homologia primária, que possui a mesma aplicação – e, portanto, definição – da homologia como proposta em Owen, não possui um antagônico.

A homologia secundária então só é inferida após a análise filogenética. Teoricamente, temos que homologia secundária é similaridade entre partes com ancestralidade comum corroborada pela análise filogenética. Ao meu ver, este é o mesmo conceito de sinapomorfia: caracteres derivados com ancestralidade comum corroborados após a análise filogenética. Antes da análise filogenética não é possível inferir qualquer tipo de parentesco entre os seres vivos, apenas conjecturas não testadas de relacionamento².

A equivalência entre os conceitos de homologia secundária e sinapomorfia foi feita, primeiramente, por Wiley (1975). Apesar de concordar com tal equivalência, prefiro manifestar que eles são, de fato, o mesmo conceito (cf. Patterson, 1982). Ao meu ver, os conceitos de sinapomorfia e homologia secundária devem ser o mesmo e não “só” equivalentes.

Ao igualar os conceitos de sinapomorfia e homologia secundária surge a questão da relação entre simplesiomorfia e homologia secundária. Simplesiomorfia, como interpretada, não faz parte do conceito de homologia secundária/sinapomorfia, pois a simplesiomorfia não existe. Simplesiomorfias são, na verdade, sinapomorfias antigas; e sinapomorfia é sempre uma homologia secundária. Se houver uma nova homologia secundária para um estado/caráter, temos uma homologia secundária antiga – até mesmo se considerarmos ausências complementares, que são sempre homologias secundárias antigas (ou, simplesiomorfias). Tais homologias secundárias antigas – ou ancestrais –, assim como as simplesiomorfias, não formam grupos, apenas novas sinapomorfias o fazem. Simplesiomorfia, então, é só uma caracterização relativa para às “velhas” homologias secundárias.

O caso de ausências gerou um dos debates dentro do conceito de homologia (cf. Hennig, 1966; Nelson, 1978). Segundo Hennig (1966) a ausência de um caráter pode ser um caráter; Nelson (1978) defende que a ausência de um caráter não pode ser um caráter. Ausências complementares não são estados/caráter e, portanto, não podem ser

² Eu sou contra a terminologia “hipótese de homologia” para o conceito de homologia primária, pois perde-se a noção de homologia em Owen. Homologia refere-se, primariamente, à “similaridade entre partes” e não ao conceito moderno de homologia. Ao utilizar hipótese de homologia, temos que homologia é, somente, similaridade com ancestralidade comum; o que, de fato, não é. O uso popular de homologia nessa perspectiva (cf. Nixon & Carpenter (2011); Brower & de Pinna (2012) é praticamente uma licença poética utilizada por esses autores; e qualquer licença poética está errada em um sentido formal.

consideradas uma homologia secundária (ou sinapomorfia), mas podem ser consideradas simplesiomorfias (homologias secundárias antigas) complementares. A ausência derivada de perda ou regressão não só podem, mas devem ser consideradas estados/caráter e podem ser consideradas como homologias secundárias/sinapomorfias.

Desta forma tudo que possa ser considerado como caráter, pode ser testado como homologias secundárias/sinapomorfias. A partir desta afirmação, eu sou contra a inferências de homólogos em morfologias durante o processo ontogenético. Parece-me que o processo ontogenético, em forma de estado/caráter, pode ser considerado homologias secundárias, claramente se houver ancestralidade comum do mesmo desenvolvimento. Esta problemática foi analisada por outros autores (cf. De Beer, 1971). Homólogos secundários devem ser considerados caracteres bem definidos, independentes de qual for sua natureza (e.g. comportamental, fisiológica, morfológica, molecular, memética). Se pode ser considerado um caráter, então pode ser uma homologia secundária/sinapomorfia.

As análises de caracteres moleculares/genéticos, nas ciências moleculares, devem seguir a nomenclatura proposta por Fitch (1970), uma vez que sua natureza é diferente dos outros tipos de caráter, apesar de que estas não devem ser restritas apenas à ciência molecular (de Pinna, 1991). Análises que integram dados morfológicos e moleculares simultaneamente devem usar as terminologias já presente em cada área.

Eu concordo com Wiley (1975) de que a frase condicional de Bock não é necessária. Bock propôs que as homologias devem vir acompanhadas de frases condicionais que ajudam a identificar a natureza de similaridade analisada e.g. homologia entre asa de aves e asa de morcego *como membros anteriores*. Porém, não sou contra a utilização da mesma, que pode facilitar o entendimento da proposta de análise.

Para concluir, a minha posição referente ao conceito de homologia é que o mesmo só faz sentido sob a luz da metodologia filogenética, ou seja, o conceito de homologia – “similaridade entre partes com ancestralidade comum” – não faz sentido em uma análise que interpreta os dados de outra maneira. A homologia primária só tem função como uma inferência de similaridade entre partes que necessita ser testada

pela análise filogenética. A terminologia proposta por de Pinna (1991) é a mais adequada para a caracterização dos dois passos do conceito de homologia. Homoplasias são o contrário de homologias secundárias i.e. não-homologia. Nas análises filogenéticas os conceitos de homologia secundária e sinapomorfia revelam o mesmo significado.

V- CONCLUSÃO

O conceito de homologia tem início com Richard Owen (1843), apesar do uso da ideia de “similaridade entre partes” estar presente desde a Grécia Antiga (e.g. Aristóteles). Dentre os autores pré-Owen, Pierre Belon recebe o reconhecimento do primeiro uso clássico de um exemplo de “similaridade entre partes”, porém Da Vinci pode ter precedido Belon ao analisar e comparar o crânio de um ser humano e de outro primata, além de sua análise de partes similares entre o corpo do homem e de equinos.

Charles Darwin teve uma visão evolutiva para a ideia de “similaridade entre partes”, reconhecendo em sua literatura ao argumentar que o conceito de homologia é uma evidência da evolução e, nas edições seguintes de seu livro, o uso do termo homogenia, proposto por Lankester (1870).

O conceito de homologia possui dois grandes debates através da história: a introdução de “ancestralidade comum” e sua posição na metodologia filogenética. Neste último debate, o conceito de homologia secundária (sensu Lankester, 1870; ou, sensu moderno do conceito de homologia) deve ser considerado – não só equivalente, mas – o mesmo que o conceito de sinapomorfia. Os conceitos de sinapomorfia e simplesiomorfia são relativos à análise filogenética e, conseqüentemente, a equivalência entre homologia secundária e simplesiomorfia segue a mesma regra.

O resultado da análise filomemética dos autores que discutiram o conceito de homologia demonstrou compatibilidade com o conhecimento teórico das escolas metodológicas nas quais os autores são encaixados.

Não há um conceito único de homologia, senão o conceito original proposto por Owen (1843), uma vez que representa a ideia original. Quanto à nomenclatura, deve-se usar as terminologias “homologia primária” e “homologia secundária” (sensu de Pinna, 1991) para representar as ideias de “similaridade entre partes” e “similaridade entre partes com ancestralidade comum”, mesmo com o uso do termo “homologia” sob a perspectiva moderna. O conceito de homologia secundária é o único que faz sentido sob a perspectiva evolutiva.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ahlberg, P. E. & Milner, A. R. The origin and early diversification of tetrapods. **Nature** 368, 507–512 (1994).

Anderson, J. R., Gillies, A., & Lock, L. C. 2010. Pan thanatology. **Current Biology**, 20(8), R349-R351. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2010.02.010>

Aristóteles. **De partibus Animalium**. Disponível em:
<http://ebooks.adelaide.edu.au/a/aristotle/parts/> Acessado em 21 de março de 2014.

Aristóteles. **De Generatione Animalium**. Disponível em:
<http://ebooks.adelaide.edu.au/a/aristotle/generation/> Acessado em 21 de março de 2014.

Ax, P. 1984. **Das Phylogenetische System**. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Belon, P., 1555. **L’Histoire de la Nature des Oyseaux**. Guillaume Cavellat, Paris.

Bibriesca, L. M. 2001. Memetics a Dangerous Idea. Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal, vol. 26, n. 1:29-31.

Blackmore, S. 2010. Memetic does provide a useful way of understanding cultural evolution. In: Ayala, F. J. Arp. R. (orgs.) **Contemporary Debates in Philosophy and Biology**. Blackwell publishing.

Blits, K. C. 1999. Aristotle: Form, function, and comparative anatomy. **The anatomical records**. Vol. 257, Issue 2: 58–63, 15.

Bock, Walter J. 1963. Evolution and phylogeny in morphologically uniform groups. **The American Naturalist**. 97.896: 265-285.

Bock, W. J. 1977. Foundations and methods of evolutionary classification. In: M. K. Hecht, P. C. Goody and B. M. Hecht (eds). **Major patterns in vertebrate evolution**. Springer US.

Bonde, N. 1977. Cladistic classification as applied to vertebrates. *In*: M. K. Hecht, P. C. Goody and B. M. Hecht (eds). **Major Patterns in Vertebrate Evolution**. Plenum Press, New York, pp. 741-804.

Boyden, A. 1935. Genetics and homology. **The Quarterly Review of Biology** 10.4: 448-451.

Boyden, A. 1942. Systematic serology: a critical appreciation. **Physiological Zoology**. 15.2: 109-145.

Boyden, A. 1943. Homology and analogy: a century after the definitions of "homologue" and "analogue" of Richard Owen. **The Quarterly Review of Biology**. 18: 228-241.

Boyden, E. A. 1945. The intrahilar and related segmental anatomy of the lung. **Surgery**, 18(6): 706-710.

Boyden, A. 1947. Homology and analogy. a critical review of the meanings and implications of these concepts in biology. **American Midland Naturalist**: 648-669.

Bradley, O. C. 1903. On the Development and Homology of the Mammalian Cerebellar Fissures: Part I. **Journal of anatomy and physiology**. 37. 2: 112.

Brigandt, I. & Griffiths, P. E. 2007. The Importance of Homology to Biology and Philosophy. **Biology and Philosophy**, 22(5), 633-641.

Brower, A. V. Z. de Pinna, M. C. C. 2012. Homology and errors. **Cladistics**, 28, 113–114.

Brower, A. V., & Pinna, M. C. 2014. About nothing. **Cladistics**, 30(3), 330-336.

Brower, A. V. Z., Schawaroch, V. 1996. Three steps of homology assessment. **Cladistics** 12.3: 265-272.

Schuh, R. T., & Brower, A. V. Z. 2009. Biological Systemics: principles and applications. **Comstock Pub. Associates/Cornell University Press**.

Browne, I. 1908. The Phylogeny and Inter-Relationships of the Pteridophyta. A Critical Résumé. Sphenophyllales. **New Phytologist** 7.4: 93-102.

Carine, M. A., & Scotland, R. W. 1999. Taxic and transformational homology: different ways of seeing. **Cladistics**, 15(2), 121-129.

Carroll, S B. 2005. Endless forms most beautiful: The new science of evo devo and the making of the animal kingdom. No. 54. **WW Norton & Company**.

Bryant, H. N., & Wagner, G. 2001. Character polarity and the rooting of cladograms. **The character concept in evolutionary biology**, 319-337.

Cassis, G. Randall T. 2010. Schuh. Systematic methods, fossils, and relationships within Heteroptera (Insecta). **Cladistics**, 26.3: 262-280.

Cavalli-Sforza, L. L. 2000. Genes, People and Languages. **University of California Press**.

Chippindale, C. Taçon P. C. S. 1998. **The archaeology of rock-art**. Cambridge University Press.

- Coddington, J. A. 1989. Spinneret silk spigot morphology: evidence for the monophyly of orbweaving spiders, Cyrtophorinae (Araneidae), and the group Theridiidae plus Nesticidae. **Journal of Arachnology**: 71-95.
- Colless, D H. 1985. On “character” and related terms. **Systematic Biology** 34.2 (1985): 229-233.
- Correns, C. 1900. G. Mendels Regel Über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 18: 158-168
- Cooper, D. C., Brink R. A. 1937. Chromosome homology in races of maize from different geographical regions. **American Naturalist**: 582-587.
- Cracraft, J. 1967. Comments on homology and analogy. **Systematic Zoology**, 16(4), 355-359.
- Cracraft, J. 1978. Science, philosophy and systematics. **Systematic Zoology**, 34: 229-233.
- Cracraft, J. 1981. The Use of Functional and Adaptive Criteria in Phylogenetic Systematics. **American Zoologists**, vol. 21, n. 1: 21-36. 1981.
- Crick F. Watson J. 1953. Molecular structure of nucleic acids. **Nature**, 171.4356 737-738.
- Darwin, Charles. 1909. *The Foundations of The Origin of Species: A Sketch Written in 1842*. Ed. Francis Darwin. **University Press**, 1909.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species*. **John Murray**, London.
- Darwin, C. 1860. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life*. 2 ed.

Darwin, C. 1876. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life. 6 ed.

Darwin, C. 1871. The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. **John Murray**, London.

Dawkins, R. 1976. **The selfish gene**. Oxford university press.

Dawkins, R. 1982. **The extended phenotype**. Oxford, UK: Oxford University Press, 1982.

De Beer, G. 1971. **Homology, an Unsolved Problem**. Oxford Biology Readers No. 11, Oxford University Press, Oxford.

Dendy, A. 1916. No. VI.—Report on the Homosclerophora and Astrotetragonida collected by HMS “Sealark” in the Indian Ocean. **Transactions of the Linnean Society of London**. 2nd Series: Zoology, 17(2), 225-271.

Dennett, D. 1995. Darwin Dangerous Idea: Evolution and the Meaning of Life. London: Penguin Books.

De Queiroz, K. 1985. The ontogenetic method for determining character polarity and its relevance to phylogenetic systematics. **Systematics Zoology**. 34: 280-299.

Desmond, A. Moore, J. 2009. **Darwin: a vida de um naturalista atormentado**. 6 edição, Tradução: Cynthia Azevedo. São Paulo: Geração Editorial. 797p.

Dickinson, A. **Carl Linnaeus – Pioneer of Modern Botany**. London: Watts. 1967.

Diringer, David. 1953. **A History of the Alphabet**. Unwin Bros. Ltd.

Ebach, M. C., Williams, D. M., & Vanderlaan, T. A. 2013. Implementation as theory, hierarchy as transformation, homology as synapomorphy. **Zootaxa**, 3641(5), 587-594.

Einstein, A. 1913. **The field equations of gravitation**. On a Heuristic Point of View about the Creation and Conversion of Light 1 On the Electrodynamics of Moving Bodies 10 The Development of Our Views on the Composition and Essence of Radiation 11 The Field Equations of Gravitation 19 The Foundation of the Generalised Theory of Relativity 22: 19.

Eldredge, N. Cracraft, J. 1980. **Phylogenetic patterns and the evolutionary process. Method and theory in comparative biology**. New York.: Columbia University Press.

Eldredge, N. 1979. Alternative approaches to evolutionary theory. **Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History**, 13, 7-19.

Etkin, W. Livingston, L. G. 1947. A probability interpretation of the concept of homology. **American Naturalist**: 468-473.

Farris, J. S. 1982. Outgroups and parsimony. **Systematic Zoology**, 31(3), 328-334.

Farris, J. 1983. **The logical basis of phylogenetic analysis**. Disponível em <http://www.ib.usp.br/hennig/farris1983.pdf>. Acessado em 13 de Agosto de 2015.

Farris, J. S. Homology and historiography. **Cladistics** 28, 554–559. 2012a.

Farris, J. S. Sympleiomorphy and explanations. **Cladistics**. 2012b. Doi: 10.1111/j.1096-0031.2012.00434.x

Farris, J. S. 2013. “Taxic homology” is neither. **Cladistics**, 30(2), 113-115.

Farris, J. S. 2014. Homology and misdirection. **Cladistics** 30.5: 555-561.

Flatau, E. Jacobsohn, L. 1899. **Handbuch der Anatomie und vergleichenden Anatomie des Centralnervensystems der Säugetiere**. Berlin, 1899.

Fitch, W. M. 1970. Distinguishing homologous from analogous proteins. **Systematic Biology**, 19(2), 99-113.

Fitzhugh, K. 2006. The philosophical basis of character coding for the inference of phylogenetic hypotheses. **Zoologica Scripta** 35.3: 261-286.

Forey, P. L., & Kitching, I. J. 2000. Experiments in coding multistate characters. **Systematics Association Special Volume**, 58, 54-80.

Gaffney, E. S. 1979. An introduction to the logic of phylogenetical reconstruction. In: Cracraft, J. and Eldredge, N. **Phylogenetic analysis and paleontology**. Columbia University Press, New York, pp. 79-111.

Gatherer, D. 1998. Why the thought contagion metaphor is retarding the progress of memetics. **Journal of Memetics: Evolutionary Models of Information Transmission**.

Disponível em:

http://jom-emit.cfpm.org/1998/vol2/gatherer_d.html#HEADING4 Acessado em 15 de Agosto de 2014.

Gelb, M. J. 2009. **How to think like Leonardo da Vinci: Seven steps to genius every day**. Dell, Reissue edition.

Gegenbaur, C. 1870. **Grundzüge der vergleichenden Anatomie**. W. Engelmann.

Gegenbaur, G. 1898. **Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere**. Leipzig.

Geoffroy-Saint-Hilaire, I. 1830. **Principes de philosophie zoologique**. Pichon et Didier.

Goloboff, P. A., Farris, J. S., Källersjö, M., Oxelman, B., & Szumik, C. A. 2003. Improvements to resampling measures of group support. **Cladistics**, 19(4), 324-332.

Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, 24(5), 774-786.

Gould, S. J. 1977. **Ontogeny and phylogeny**. Harvard University Press.

Haas, O. Simpson G. G. 1946. Analysis of some phylogenetic terms, with attempts at redefinition. **Proceedings of the American Philosophical Society**: 319-349.

Hall, A. D. 1962. A methodology for systems engineering.

Hall, B. K., ed. **Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology**. Academic Press, 2012.

Hall, B. K. 2007. Homoplasy and homology: dichotomy or continuum? **Journal of Human Evolution** 52.5 (2007): 473-479.

Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. II. **Journal of theoretical biology** 7.1: 17-52.

Havstad, J. C. Assis L. Rieppel, O. 2015. The semaforontic view of homology. **Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution** 324.7: 578-587.

Hawkins, J. A., Hughes, C. E., & Scotland, R. W. 1997. Primary homology assessment, characters and character states. **Cladistics**, 13(3), 275-283.

Hennig, W. Grundzuge einer theorie der phylogenetischen systematik. **Deutscher Zentralverlag**, Berlin. 1950.

Hennig, W. **Phylogenetic Systematics**. University of Illinois Press, Urbana. 1966.

Hitchens, C. 2007. **God is not great: How religion poisons everything**. Toronto: McClelland & Stewart Ltd.

Homberger, D. G. 2000. Similarities and differences: The distinctive approaches of systematics and comparative anatomy towards homology and analogy. In: **Organisms, genes and evolution: Evolutionary theory and the crossroads** – Peters D. S. Veingarten, M (orgs).

Howe, C. J. Windram, H. F. *Phylomemetics: Evolutionary Analysis Beyond the Gene*. (Vol. 9, Issue 5. Plos Biology, 2011).

Hubbs, C. L. 1944. Concepts of homology and analogy. **American Naturalist**, 289-307.

Hubble, E. 1929, A relation between distance and radial velocity among extra- galactic nebulae, **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 15: 168-173.

Hubretch, A. A. W. 1897. The Descent of the Primates. **Lectures delivered on the Occasion of the Sesquicentennial Celebration of Princeton University**; New York.

Huxley, T. H. 1849. On the anatomy and the affinities of the family of the Medusae. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, 139, 413-434.

Huxley, T. H. 1880. **On the application of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata, and more particularly of the Mammalia.** Zoological Society of London.

Jablonka, E. Lamb, M. 2005. **Evolution in four dimensions: Genetic, epigenetic, behavioral and symbolic variation in the history of life.** Cambridge, MA: MIT Press.

Jablonka, E. 1999. Between development and evolution: flow to model cultural change. In M. Wheeler, J. Ziman, a M.A. Boden (Eds.), *The evolution of cultural entities*: 328-349. Oxford, UK: Oxford University Press for the British Academy.

Jardine, N. 1970. The observational and theoretical components of homology: a study based on a morphology of the dermal skull-roof of rhipidistian fishes. **Biological Journal of Linnean Society** 1: 327-361.

JARDINE, N. 1967. The concept of homology in biology. **The British Journal for the Philosophy of Science.** 18:125-139.

JARDINE, N. JARDINE, C. J. 1969. Is there a concept of homology common to several sciences. **Class Soc. Bull.** 2: 12-18.

Jowett, B. 1875. Alcmaeon. Contribuições em Smith, W. **Dictionary of Greek and Roman Antiquities.** London: John Murray.

Kälin, J. A. 1941. *Ganzheitliche Morphologie und Homologie.* Universitätsbuchhandlung.

Kälin, J. 1945. Zur Morphogenese des panzers bei den Schildkröten. **Cells Tissues Organs**, v. 1, n. 1-2, p. 144-176.

Khanafiah, D. Situngkir, H. 2006. Visualizing the Phylomemetic Tree. **Journal of Social Complexity**, 2(2), 20-30.

Khanafiah, D. Situngkir, H. 2006. Innovation as Evolutionary Process. **Working Paper Series WPA2006**, Bandung Fe Institute.

Kingsley, J. S. 1899. Synopses of North-American invertebrates. III. The Caridea of North America. **The American Naturalist** 33.393: 709-720.

Kluge, A. Farris, J. S. 2013. Taxic Homology. **Cladistics**. 1 5(2), 205-212.

Kluge, A. G. Strauss, R. E. 1985. Ontogeny and Systematics. **Annual Review of Ecological Systematics**. 16:247-268.

Lankester, E. R. 1870. On the use of the term of homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements. **Annual Magazine of Natural History**, ser. 4, vol. 6: 34-43.

Laubichler, M. D. Homology in Development and the Development of the Homology Concept. **American Zoology**., 40:777–788 (2000).

Lauder, G. V. 1990. Functional morphology and systematics: studying functional patterns in an historical context. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 317-340.

Lauder, G. V. (1994). Homology, form, and function. In: Hall, B. K. (ed) **Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology**. Academic Press.

Le Bomin, S. Lecointre, G. Heyer, E. 2016. The Evolution of Musical Diversity: The Key Role of Vertical Transmission. **PloS one** 11.3: e0151570.

Lee, D. C. Bryant, H. N. 1999. A reconsideration of the coding of inapplicable characters: assumptions and problems. **Cladistics**, 15(4), 373-378.

Lemaître, G. 1927. Un Univers homogène de masse constante et de rayon croissant rendant compte de la vitesse radiale des nébuleuses extra-galactiques. **Annales de la Société scientifique de Bruxelles**. Vol. 47.

Lemaitre, Georges. 1929. La grandeur de l'espace. **Publications du Laboratoire d'Astronomie et de Geodesie de l'Universite de Louvain**, vol. 6, pp. 9-36 6: 9-36.

Linnaeus, C. 1751. *Philosophia botánica*. Godfr. Kiesewetter, Stockholm.
362 p.

Lucrecio. **De Rerum Natura**. Disponível em <http://content.ucpress.edu/chapters/10949.ch01.pdf>. Acessado em 18 de setembro de 2015.

Lumsden, C. J. Wilson, E. O. 1980. Translation of epigenetic rules of individual behavior into ethnographic patterns. **Proceedings of the National Academy of Science**, U.S.A. 77, 4382-4386.

Macé C, Baret P, Robinson P. 2006. Testing methods on an artificially created textual tradition. **Linguistica Computazionale** 24-25: 255–283.

Macleay, W. S. 1821. *Horae Entomologicae: or Essays on the Annulose Animals*, Vol. 1, part II. Containing an Attempt to Ascertain the rank situation which the Celebrated Insect, *Scarabaeus sacer*, Hold Among Organised Beings. **S, Bagster**. London.

Marías, J. 1973. **História da Filosofia**. São Paulo: Martins Fontes.

Marwick, B. 2012. A cladistic evaluation of ancient Thai bronze Buddha images: six tests for a phylogenetic signal in the Griswold collection. **Connecting empires**, 159-176.

Mayr, E. 1997. **Evolution and the diversity of life: Selected essays**. Harvard University Press.

McGrath, A. 2005. **Dawkins' God: Genes, memes, and the meaning of life**. Malden, MA: Blackwell.

Meier, R.. 1994. On the inappropriateness of presence/absence recoding for non-additive multistate characters in computerized cladistic analyses. **Zoologischer Anzeiger**, 232(516), 201-212.

Mesoudi, A. 2006. Whiten, A. Laland, K. Toward a unified science of cultural evolution. **Behavioral and Brain Science**. 29, 329-383.

Midgley, M. 2000. Why memes? In H. Rose Et S. Rose (Eds.), **Alas, poor Darwin**. London: Cape.

Miller, E. K., Nieder, A., Freedman, D. J., & Wallis, J. D. 2003. Neural correlates of categories and concepts. **Current opinion in neurobiology**, 13(2), 198-203.

St-Mivart, G. 1870. On the use of the term "homology". *The Annals and Magazine of Natural History*. ser. 4, 6: 112–127, 1870.

Sneath, P. H. A. 1971. Numerical taxonomy: criticisms and critiques. **Biological Journal of the Linnean Society**. 3: 147-57.

Moment, Gairdner B. 1945 The relationship between serial and special homology and organic similarities. **The American Naturalist** 79.784 (1945): 445-455.

Montgomery, Frank Hugh. A brief summary of the clinical, pathologic, and bacteriologic features of cutaneous blastomycosis (blastomycetic dermatitis, of gilchrist), from the observations of dr. james nevins hyde and the writer, with illustrations from thirteen cases, three of them hitherto unpublished. **Journal of the American Medical Association** 38.23 (1902): 1486-1493.

Moorthy, A. L. Chennupati K. Ramaiah. 2014. Copyright in Open Access Era: Dealing with Plagiarism. **Scholarly Communication and Intellectual Property Rights**: 103.

Morange, M. Cobb, M. 2000. **A history of molecular biology**. Harvard University Press.

Mottier, D. M. 1903. The behavior of the chromosomes in the spore mother-cells of higher plants and the homology of the pollen and embryo-sac mother-cells. **Botanical Gazette**, 35(4), 250-282.

Naef, Adolf. 1926. Notizen zur morphologie und stammesgeschichte der wirbeltiere. **Tipografia editrice F. Giannini & Figli**.

Naef, Adolf. 1927. Die Definition des Homologiebegriffes. **Biologisches Zentralblatt** 47: 187-190.

Naylor, G., Kraus, F., 1995. The relationship between s and m and the retention index. **Systematics Biology**. 44, 559–562.

Nelson, G. J. Platnick, N. I. **Systematics and Biogeography**. Columbia University Press, Ne York. 1981.

Nelson, G. J. 1970. Outline of a theory of comparative biology. **Systematic Zoology**, 19(4), 373-384.

Nelson, G. J. Ontogeny, phylogeny, paleontology and the biogenetic law. **Systematic Zoology**, 27: 324-345. 1978.

Nelson, G. J. Homology and systematics. In: Hall, B.K. (Ed.), **Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology**. Academic Press, San Diego, CA, pp. 101–149. 1994.

Nixon, Kevin C. James M. Carpenter. On outgroups. **Cladistics** 9.4 (1993): 413-426.

Nixon, Kevin C. James M. Carpenter. 1996. On simultaneous analysis. **Cladistics** 12.3: 221-241.

Nixon, Kevin C. James M. Carpenter. 2000. On the other “phylogenetic systematics”. **Cladistics** 16.3: 298-318.

Nixon, K.C. Carpenter, J.M. 2011. On homology. **Cladistics** 28, 160–169.

Nixon, K.C. Carpenter, J.M. 2012a. More on homology. **Cladistics** 28, 225–226.

Nixon, Kevin C. James M. Carpenter. 2012b. More on errors. **Cladistics** 28.5: 539-544.

Nixon, Kevin C. James M. Carpenter. 2013. More on absences. **Cladistics**, 29.1: 1-6.

Nordenskiöld, E. 1935. **The history of Biology**. New York: Tudor Publishing Co.

Nunn, N. Qian, N. 2010. The Columbian Exchange: A History of Disease, Food, and Ideas. **Journal of Economic Perspectives**, 24(2): 163-88.

O'Brien, M. J. Darwent, J. Lyman, R. L. 2001. Cladistics is useful for reconstructing archaeological phylogenies: Palaeoindian points from the southeastern United States. **Journal of Archaeological Science** 28.10: 1115-1136.

O'Brien, M. J. Lyman, R. L., Saab, Y. Saab, E. Darwent, J. Glover, D. S. 2002. Two issues in archaeological phylogenetics: taxon construction and outgroup selection. **Journal of Theoretical Biology**, 215(2), 133-150.

Osborn, F. H. 1905. **From the Greeks to Darwin**. London: Macmillan & Co.

Osborn, H. F. 1902. "Homoplasy as a law of latent or potential homology." **The American Naturalist** 36.424: 259-271.

Owen, R. 1843. Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals, Delivered at the Royal College of Surgeons in 1843, **Longman, Brown, Green, and Longmans**, London.

Owen, Richard. 1846. **A history of British fossil mammals, and birds**. J. van Voorst, 1846.

Panchen, Alec L. 1988. In search of earliest tetrapods. *Nature* 333: 704.

Panchen, Alec L. 1994. Richard Owen and the concept of homology. In: Hall, B. K. **Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology** San Diego, CA: Academic Press: 21-62.

Pander, C. H. 1817. **Dissertatio inauguralis sistens historiam metamorphoseos, quam ovum incubatum prioribus quinque diebus subit**. Typis Nitribitt.

Papavero, N. Llorente-Bousquets, J. 1995. **Historia de la biología comparada desde el génesis hasta el siglo das luces. Volumen I: Del génesis a la caída Del império**

romano de occidente. Primeira Edición. Universidad Nacional Autónoma Del México.

Patterson, C. 1978. Variability in systematics. **Systematic Zoology**, 27: 218-222.

Patterson, C., 1980. Cladistics. **The Biologist** 27, 234–240.

Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. In: Joysey, K.A., Friday, A.E. (Eds.), **Problems of Phylogenetic Reconstruction**. Academic Press, London, pp. 21–74.

de Pinna, M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics** 7.4: 367-394.

Platnick, N. I. Cameron, H. D. 1977. Cladistic methods in textual, linguistic and phylogenetic systematics. **Systematic Zoology**, 26: 380-385.

Platnick, N. I. 1978. Gaps and prediction in classification. **Systematic Biology**, 27(4), 472-474.

Platnick, N. I. 1979. Philosophy and the transformation of cladistics. **Systematic Biology**, 28(4), 537-546.

Platnick, N. I. 1989. An empirical comparison of microcomputer parsimony programs, II. **Cladistics**, 5(2), 145-162.

Platnick, N. I. 2012. Less on homology. **Cladistics**: 29, 10 12. 2012.

Pleijel, F. 1995. On character coding for phylogeny reconstruction. **Cladistics**, 11(3), 309-315.

Remane, A. 1952. **Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik.** Geest und Portig, Leipzig.

Remane, A. 1971. **Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik** 2nd. ed. Koeltz, Königstein-Tanaus.

Richter, J. P. 1880. **The Notebooks of Leonardo da Vinci.** Disponível em: <http://www.fromoldbooks.org/Richter-NotebooksOfLeonardo/> Acessado em 15 de outubro de 2015.

Richter, S. 2016. **Peter Ax's views on homology—a comparison with Remane and Hennig.** Disponível em: http://www.senckenberg.de/files/content/forschung/publikationen/peckania/volume_2016/06_artikel_richter.pdf. Acessado em 04 de junho de 2016.

Riedl, R. 1975. **Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution.** Paul Parey, Hamburg, Germany.

Riedl, R. 1977. A systems-analytical approach to macro-evolutionary phenomena. **Quarterly Review of Biology**, 351-370.

Riedl, R. 1978. **Order in Living Organisms**, Chichester: Wiley.

Rieppel, O., & Kearney, M. 2002. Similarity. Biological. **Journal of the Linnean Society**, 75(1), 59-82.

Rieppel, O. 1980. Homology, a deductive concept?. **Zur Zoological Systematics Evolutionsforsch**, 18: 315-319. 1980.

Rieppel, O. 1988. **Fundamentals of Comparative Biology.** Birkhauser Verlag, Basel.

- Rieppel, O. 1992. Homology and logical fallacy. **Journal of evolutionary biology**, 5(4), 701-715.
- Rieppel, O. 1994. Homology, topology, and typology: the history of modern debates. In: Hall, B. K. **Homology: the hierarchical basis of comparative biology**, 63-100.
- Rieppel, O. 1996. Testing homology by congruence: the pectoral girdle of turtles. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, 263(1375), 1395-1398.
- Roth, V. L. The biological basis of homology. In: C.J. Humphries (ed.). *Ontogeny and Systematics*. Columbia University Press, New York, pp. 1-26. 1988.
- Rieppel, O. 1980. **Homology, a deductive concept?**. *Zool. Syst. Evolutionsforsch.* 18:315-319.
- Rieppel, O. 1988. **Fundamentals of Comparative Biology**. Birkhauser Verlag, Basel.
- Rieppel, O. 2005. Modules, kinds, and homology. **Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution**, 304(1), 18-27.
- Roos, T. Heikkilä, T. 2009. Evaluating methods for computer-assisted stemmatology using artificial benchmark datasets. **Literary and Linguistic Computing** 24: 417–433.
- Rosenberg, N. A. Nordborg, M. 2002. Genealogical trees, coalescent theory and the analysis of genetic polymorphisms. **Nature Reviews Genetics** 3, 380-390 | doi:10.1038/nrg795
- Roth, V. L. 1984. On homology. **Biological Journal of the Linnean Society**, 22(1), 13-29.

Roth, V. L. 1988. The biological basis of homology. *In*: C.J. Humphries (ed.). **Ontogeny and Systematics**. Columbia University Press, New York, pp. 1-26.

Roth, V. L. 1991. Homology and hierarchies: problems solved and unresolved. **Journal of evolutionary biology**, 4(2), 167-194.

Russell, E. S. 1916. **Form and Function**: John Murray, London.

Sagan, C. 1994. **Cosmos**. New York: The Scott Meredith Literary Agency.

Sattler, R. 1984. Homology—a continuing challenge. **Systematic Botany**. 9(4): 382-394.

Schaefer, H. F. 1972. **Electronic structure of atoms and molecules**.

Schindewolf, O. H. 1937. **Zur stratigraphie und paläontologie der Wocklumer schichten (Oberdevon)**.

Schindewolf, O. H. 1950. *Grundfragen der Paläontologie: geologische Zeitmessung*. E. Schweizerbart.

Schuh, R.T., Brower, A.V.Z., 2009. **Biological Systematics: Principles and Applications**, 2nd edn. Cornell University Press, Ithaca, NY.

Scotland, R. W. 2010. Deep homology: a view from systematics. **BioEssays**, 32(5), 438-449.

Sereno, P. C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics**, 23(6), 565-587.

Serres, E. R. A. 1927. **Anatomie comparée du cerveau dans les quatre classes des animaux vertébrés appliquée à la physiologie & à la pathologie du système nerveux**. Vol. 2. Gueffier.

Shubin, N., Tabin, C., & Carroll, S. 2009. Deep homology and the origins of evolutionary novelty. **Nature**, 457(7231), 818-823.

Situngkir, H. 2008a. **Constructing the Phylomemetic Tree: Indonesian Tradition-Inspired Buildings**. Departmental Technical Report.

Situngkir, H. 2008b. **Conjectures to the Memes of Indonesian Songs**. Disponible en: SSRN 1143122.

Situngkir, H. 2008b. **Evolutionary Clustering in Indonesias Ethnic Textile Motifs**. Disponible en: SSRN 1143142.

Situngkir, H. 2009. **The Phylomemetics of Batik**. Disponible en: SSRN 1481394.

Sneath, R. H. A. and Sokal, R. R. 1973; **Numerical Taxonomy. The Principles and Methods of Numerical Classification**, San Francisco: Freeman, 1973.

Sokal, R. R., Sneath, P. H. A. 1963. **Principles of Numerical Taxonomy**. San Francisco: Freeman. 359 pp.

Sordino, P. & Duboule, D. 1996. A molecular approach to the evolution of vertebrate paired appendages. **Trends in Ecology and Evolution**. *Evol.* 11, 114–119.

Spemann, Hans. 1915. Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. **Die Kulturen der Gegenwart** 1: 63-86.

- Spencer, M. Davidson, E. A. Barbrook, A. C. Howe, C. J. 2004. Phylogenetics of artificial manuscripts. **Journal of Theoretical Biology**. 227: 503–511.
- Steele, J. Jordan, P. Cochrane, E. 2010 Evolutionary approaches to cultural and linguistic diversity. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**. 365: 3781–3785.
- Steenrod, N. E. 1943. Homology with Local Coefficients. **Annals of Mathematics**, Second Series, Volume 44, Número 4, pp. 610-627.
- Stevens, P. F. 1984. Homology and phylogeny: morphology and systematics. **Systematic botany**, 395-409.
- Strickland, H.E., 1846. On the structural relations of organized beings. *Philos. Mag. J. Sci. ser. 3*, 354–364.
- Strong, E. E. Lipscomb, D. 1999. Character coding and inapplicable data. **Cladistics**, 15(4), 363-371.
- Szarski, H. 1949. The Concept of Homology in the Light of the comparative anatomy of vertebrates. **The Quarterly Review of Biology**. Volume 24, número 2, pp. 124-131. University of Chicago Press.
- Tait, J. 1928. Analogy and Plasis. **The Quarterly Review of Biology**, Volume 3, Número 2, pp. 151-173. University of Chicago Press.
- Taylor, G. Bonney, V. 1905. On the homology and morphology of the popliteus muscle: A contribution to comparative myology. **Journal of anatomy and physiology** 40.Pt 1: 34.
- Tehrani, J. J. 2013. The phylogeny of little red riding hood. **PloS one**, 8(11), e78871.

Tëmkin, I. 2016. Homology and Phylogenetic Inference in Biological and Material Cultural Evolution. In **Understanding Cultural Traits** 15: 287-313. Springer International Publishing.

Tsou, Y. H. 1914. Homology of the body setae of some lepidopterous larvae. **Transactions of the American Microscopical Society**, 33(4), 223-260.

Van Valen, L. M. 1982. Homology and causes. **Journal of Morphology**, 173(3), 305-312.

Van Valen, L. M. 1994. Serial homology: the crests and cusps of mammalian teeth. **Acta Palaeontologica Polonica**, 38(3-4), 145-158.

Voigt, W. 1973. Homologie und Typus in der Biologie. **Weltan schaulich philosophische und erkenntnistheoretisch methodologische Probleme**, Jena: Gustav Fischer.

De Vries, H. 1900. Sur la loi de disjonction des hybrides. **Comptes Rendus de l'Academie des Sciences** (Paris), 130: 845-847.

Wagner, G. R. 1989. The origin of morphological characters and the biological basis of homology. **Evolution** 43: 1157-1171.

Wake, D. B. Wake, H. M. Specht, C. D. 2011. Homoplasy: from detecting pattern to determining process and mechanism of evolution. **Science** 331.6020: 1032-1035.

Watanabe, S. 1969. **Knowing and Guessing a Quantitative Study of Inference and Information**. John Wiley & Sons Inc. 606p.

Wegener, A. 1966. **The Origin of Continents and Oceans**. London, Methuen & Co. Ltd. 120p.

Wenzel, John W. 1992. Behavioral homology and phylogeny. **Annual Review of Ecology and Systematics** 23: 361-381.

Wheeler, W. C. 2012. **Systematics: a course of lectures**. Wiley-Blackwell.

Wiley, E. O. 1975. Karl R. Popper, systematics, and classification: a reply to Walter Bock and other evolutionary taxonomists. **Systematical Zoology**. 24: 233-243.

Wiley, E. O. 1976. The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars (Actinopterygii: Lepisosteidae). **Miscellaneous Publications of Museum of Natural History of University of Kansas**, 64: 1-111.

Wiley, E. O. Siegel-Causey, D. Brooks, D. R. Funk, V. A. **The Compleat Cladist: A Primer of Phylogenetic Procedures**. The Museum of Natural History: Lawrence, Kansas. 1991.

Williams, D. M., & Ebach, M. C. 2006. The data matrix. **Geodiversitas**, 28(3), 409-420.

Williams, D.M., Ebach, M.C., 2008. **Foundations of Systematics and Biogeography**. Springer Science Business Media, New York.

Williams, D.M., Ebach, M.C. 2012. Confusing homologs and homologies: a reply to “On homology”. **Cladistics** 28. 2012.

Wimsatt, W. 1999. Genes, memes, and cultural heredity. **Biology and Philosophy**, 14, 279-310,

Wimsatt, W. 2010. Memetics does not provide a useful way of understanding cultural evolution. In: **Contemporary Debates in Philosophy and Biology**. Ayala, F. J. Arp. R. (orgs.). Blackwell publishing.

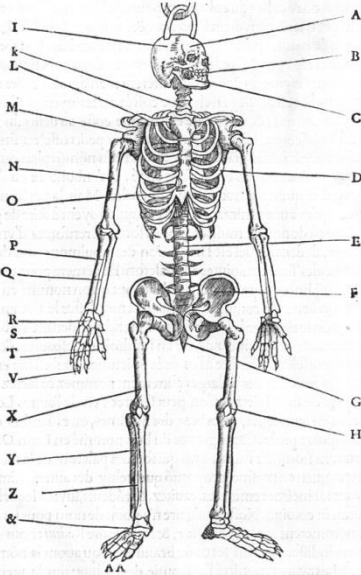
Van Wyhe, J. 2005. The descent of words: evolutionary thinking 1780–1880. **Endeavour**, 29(3), 94-100.

Wymer, J. 1982. **The Palaeolithic Age**. London: Croom Helm.

Zangerl, R. The methods of comparative anatomy and its contribution to the study of evolution. **Evolution** (1948): 351-374.

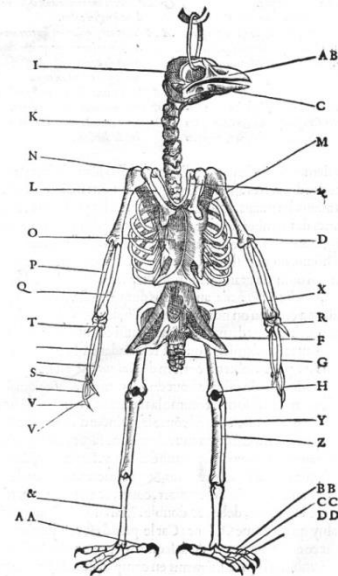
Zeller, E. 1958. **Outlines of the History of Greek Philosophy** – Thirteen Edition. New York: Meridians Books, INC.

Portraict de l'amas des os humains, mis en comparaison de l'anatomic de ceux des oyseaux, faisant que les lettres d'icelle se rapporteront à celle cy, pour faire apparoitre combien l'affinité est grande des vns aux autres.



La comparaison du susdit portraict des humains montre combien cestuy cy qui est d'un oyseau, en est prochain.

Portraict des os de l'oyseau.



A B Les Oyseaux n'ont dents ne levres, mais ont le bec tranchant fort ou faible, plus ou moins selon l'usage qu'ils ont en à mettre en pieces ce dont ils vivent.
 C Deux paliers longs & estroicts, en en chascun costé.
 D Six costes, attaches au coffre de l'estomach par deux, & aux six vertebres du dos par derrière.
 E Les deux os des hanches sont longs, car il n'y a aucunes vertebres au dessous des costes.
 F Six ossicles au crevain.
 G Les osselets du genou.
 H Les osselets du test.
 I Les osselets du test n'apparoiſsent gueres sinon qu'il soit bouly.
 K Douze vertebres au col, & six au dos.
 d iii

Figura 9 - Imagem usada por Pierre Belon (1555) comparando os ossos de um homem com os ossos de um pássaro. Imagem retirada da internet.

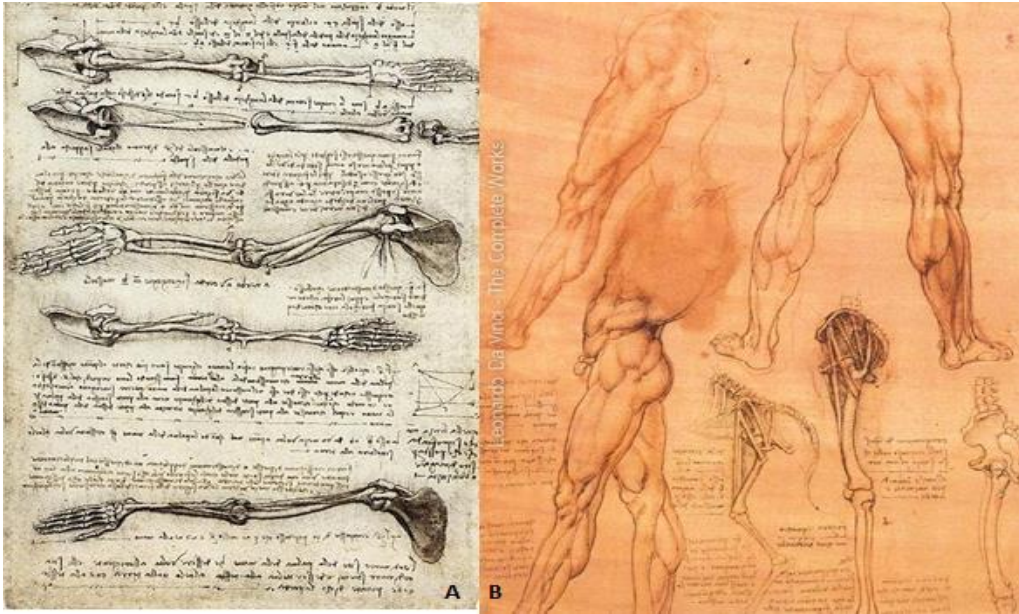


Figura 10 - a) Estudo de anatomia comparada realizado por Leonardo Da Vinci por volta de 1510. b) Desenho de Leonardo Da Vinci comprando o esqueleto humano com o esqueleto de um equino. Imagem retirada da internet.

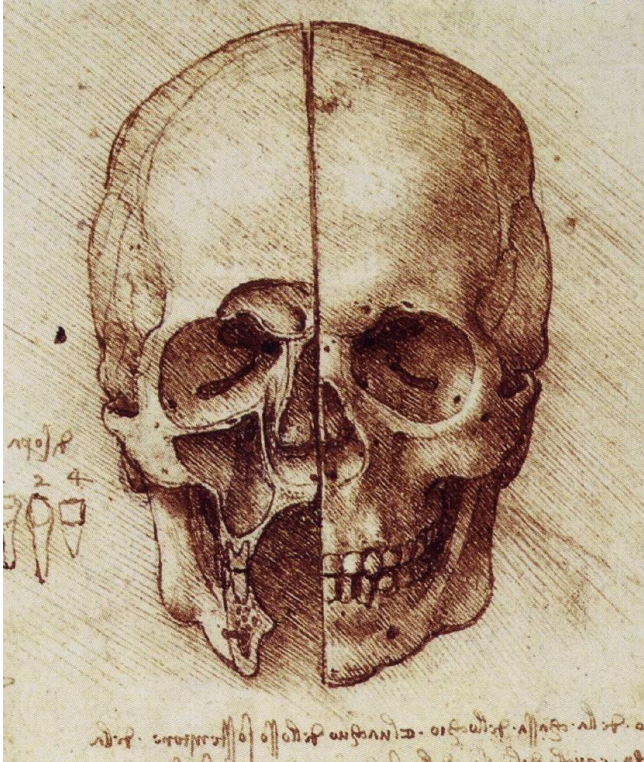


Figura 11 - Desenho de Leonardo da Vinci comparando dois esqueletos de crânio. Imagem retirada da internet



Figura 12 - Figura usada por Owen em seu livro *On the Nature of Limbs* (1849). Imagem retirada da internet.

- I. **HOMOLOGY, GENERAL**: as of vertebræ and limbs.
1. **HOMOTYPY**: as of opposite limbs, eyes, kidneys, etc.
 2. **HOMODYNAMY**: (in part the "general," in part the "serial," homology of Owen; the "meristic" homology of Bateson). Corresponding limbs, parts, segments' (*e.g.*, the humerus and femur) on the same side of the body.
 3. **HOMONOMY**: parts which are in the same transverse axis of the body, or on only one section of the longitudinal axis; *e.g.*, the rays of the fins of fishes, the single fingers and toes of the higher vertebrates are homonomous organs.
- II. **HOMOLOGY, SPECIAL**: (the "homogeny" of Lankester).
1. **COMPLETE HOMOLOGY** of elements which have retained their relations unchanged, as of single bones from the Amphibia to the Mammalia.
 2. **INCOMPLETE HOMOLOGY**, as of organs which have either gained new parts or lost certain of their parts.
 - a. defective*, as in comparison of fins of teleosts and of selachians.
 - b. augmentative*, as in the heart of cyclostomes and of the higher vertebrates.
 - c. imitative*, as where different vertebræ connect with the ilium and become sacral.
- III. **HOMOMORPHY** (Fürbringer): from these homologies certain structures are to be distinguished as *homomorphic* which are more or less similar to each other but stand in no phylogenetic connection.¹ *Homomorphy* comes nearest, as we understand it, to the "homoplasy" of Lankester, but the latter term has the priority of definition.

¹ Literally translated from Gegenbaur.

Figura 13 - Tabela desenvolvida por Gengenbaur (1898) para os diferentes usos do conceito de homologia. Imagem tirada de Osborn (1902).

ANALOGY IN EVOLUTION.

ANALOGY.	{	<i>Analogous Variation</i> (Darwin). Similar congenital variation in more or less distantly related animals and plants.
	{	<i>Parallelism</i> . Independent similar development of related animals, plants, and organs.
	{	<i>Convergence</i> . Independent similar development of unrelated animals, bringing them apparently closer together.
	{	<i>Homoplasy</i> (Lankester) (? <i>Homomorphy</i> , Fürbringer). Independent similar development of homologous organs or regions giving rise to similar new parts.

Figura 14 - Tabela feita por Osborn (1902: 261) para separar os conceitos de variação análoga, paralelismo, convergência e homoplasia. Imagem retirada de Osborn (1902).

SOME MEANINGS OF HOMOLOGY

1. An essential structural similarity. — Owen (1843, 1847).
2. An essential structural similarity due to common ancestry. — Darwin (1859), Haeckel (1866), Gegenbaur (1878).
3. The relation between any antigen and the antiserum produced in response to it. — Kraus (1897) and serologists generally.
4. The relationship between chromosomes which pair during maturation or which are descended from the same original chromosomes. — Cytologists and geneticists.
5. The relation among genes acting as alleles, or between corresponding loci on similar chromosomes. — Geneticists.
6. Series of parallel mutations or varieties in related species. — Vavilov (1922).
7. Any structural similarity due to common ancestry. — DeBeer (1928), Shull (1929).
8. Any similarity, whether structural or functional, which is of common evolutionary derivation. — Hubbs (1944).
9. Any tissues in an organism stimulated by the sex hormones characteristic of that sex, and inhibited by the sex hormones of the opposite sex. Does not refer to the anatomical correspondence of any parts of the reproductive systems of either or both sexes. — Moore (1944).

Figura 15 - Representação do conceito de homologia de Boyden (1943). Imagem retirada de Boyden (1943).

Table 1. Two approaches to the study of homology

	Homology in systematics	The biological basis of homology
objects of focal interest	taxonomic groups & taxonomic characters	transformation or conservatism of characters in lineages
relevant types of homology	phylogenetic	phylogenetic, iterative
objectives	to find homologous characters to identify taxa	to discern what types of phenotypic features of organisms tend to be conserved, why they are, and how
conceptual issues addressed (some examples)	definition of criteria & construction of tests for homology	explication of patterns of conservatism in phenotypic characters
empirical undertakings	application of criteria and tests to identify homologies & taxa	identification and comparison of developmental patterns, processes, interactions, & pathways
methods & tools	cladistic, evolutionary, or phenetic methods and their associated algorithms (for constructing e.g., Wagner networks & trees)	those of comparative and developmental biology and genetics; phylogenetic trees
product	patterns and distributions of characters; arrangements of taxa	clarification of similarities & differences in the developmental processes that produce phenotypic features

Figura 16 - Tabela desenvolvida por Roth (1989) para representar duas visões diferentes do conceito de homologia. Imagem retirada de Roth (1989).

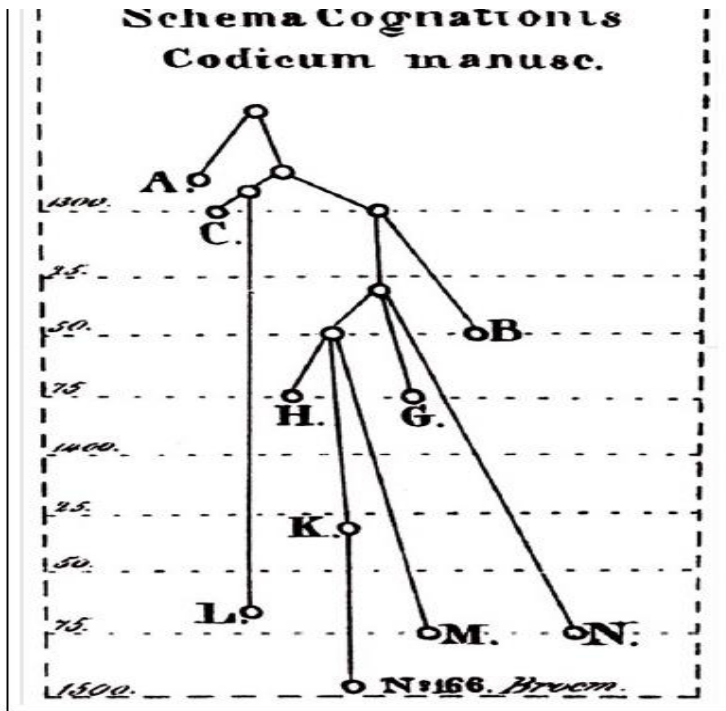


Figura 17 - Stemma de línguas de Collin & Schlyter (1827). Imagem retirada de van Wyhe (2005).

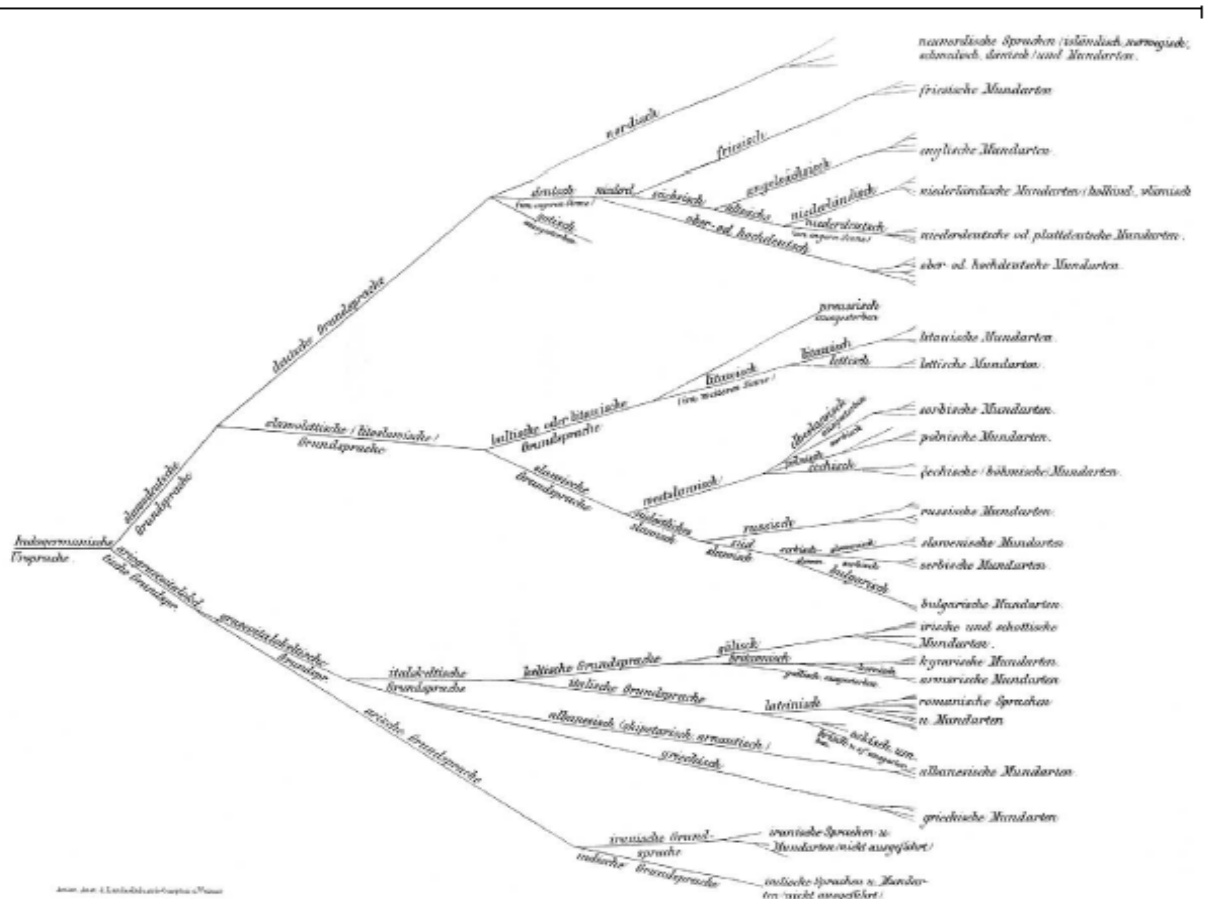


Figura 18 - Representação arbórea de Schleicher 1863. Imagem retirada de van Wyhe (2005).

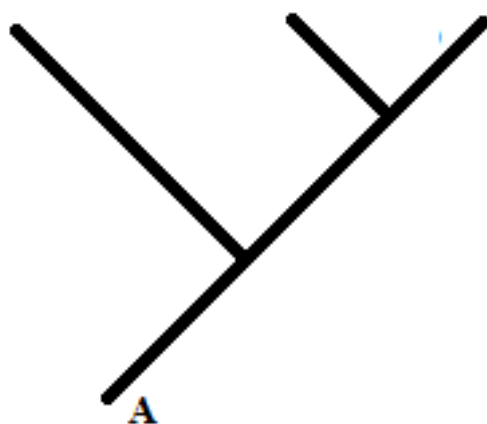


Figura 19 - Árvore filogenética com a raiz representada pela letra A.

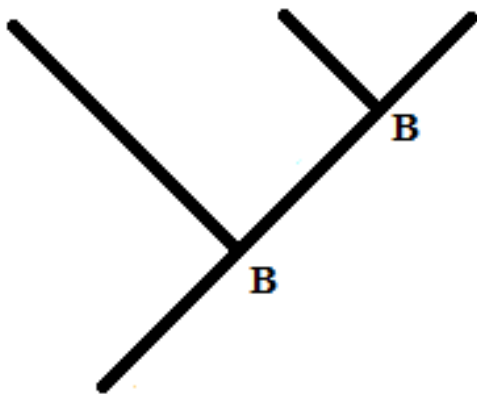


Figura 20 - Árvore filogenética com nós representados pela letra B.

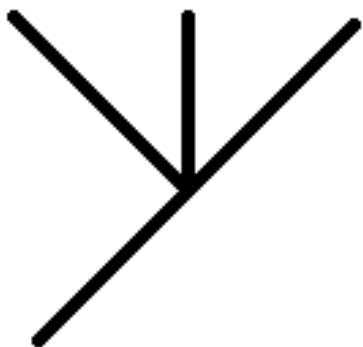


Figura 21 - Árvore filogenética indicando uma politomia.

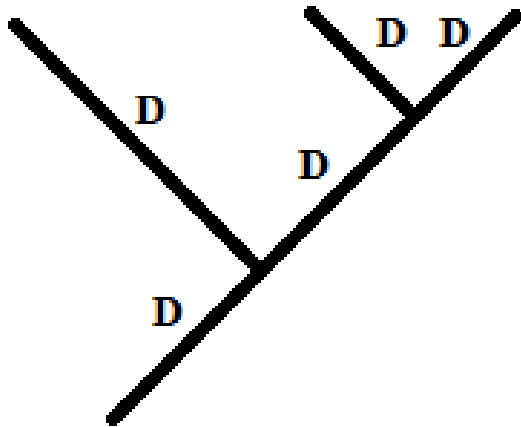


Figura 22 - Árvore filogenética com os ramos representados pela letra D.

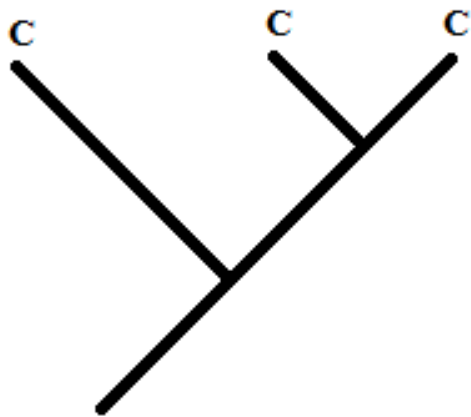


Figura 23 - Árvore filogenética com os terminais representados pela letra C.

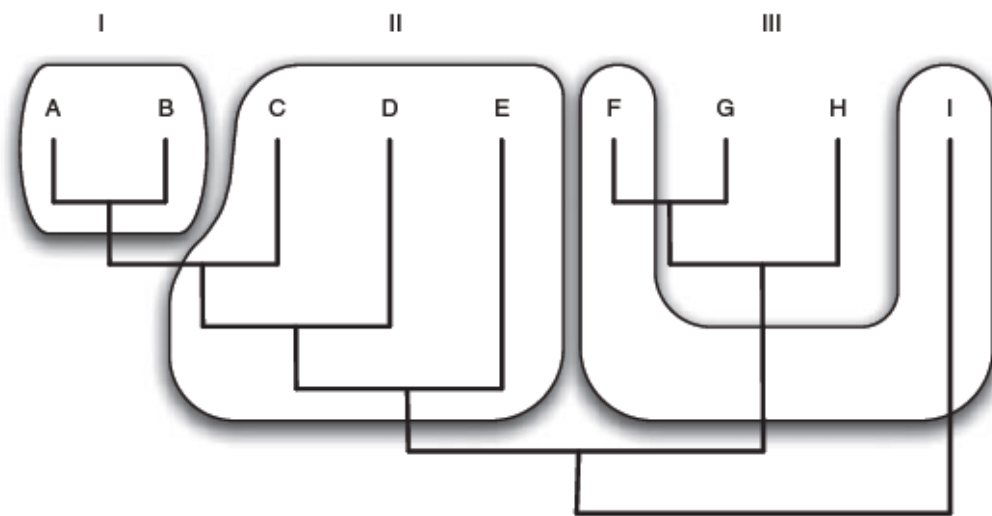


Figura 24 - I- Grupo monofilético; II- grupo parafilético; e, III- grupo polifilético. Imagem modificada da internet.

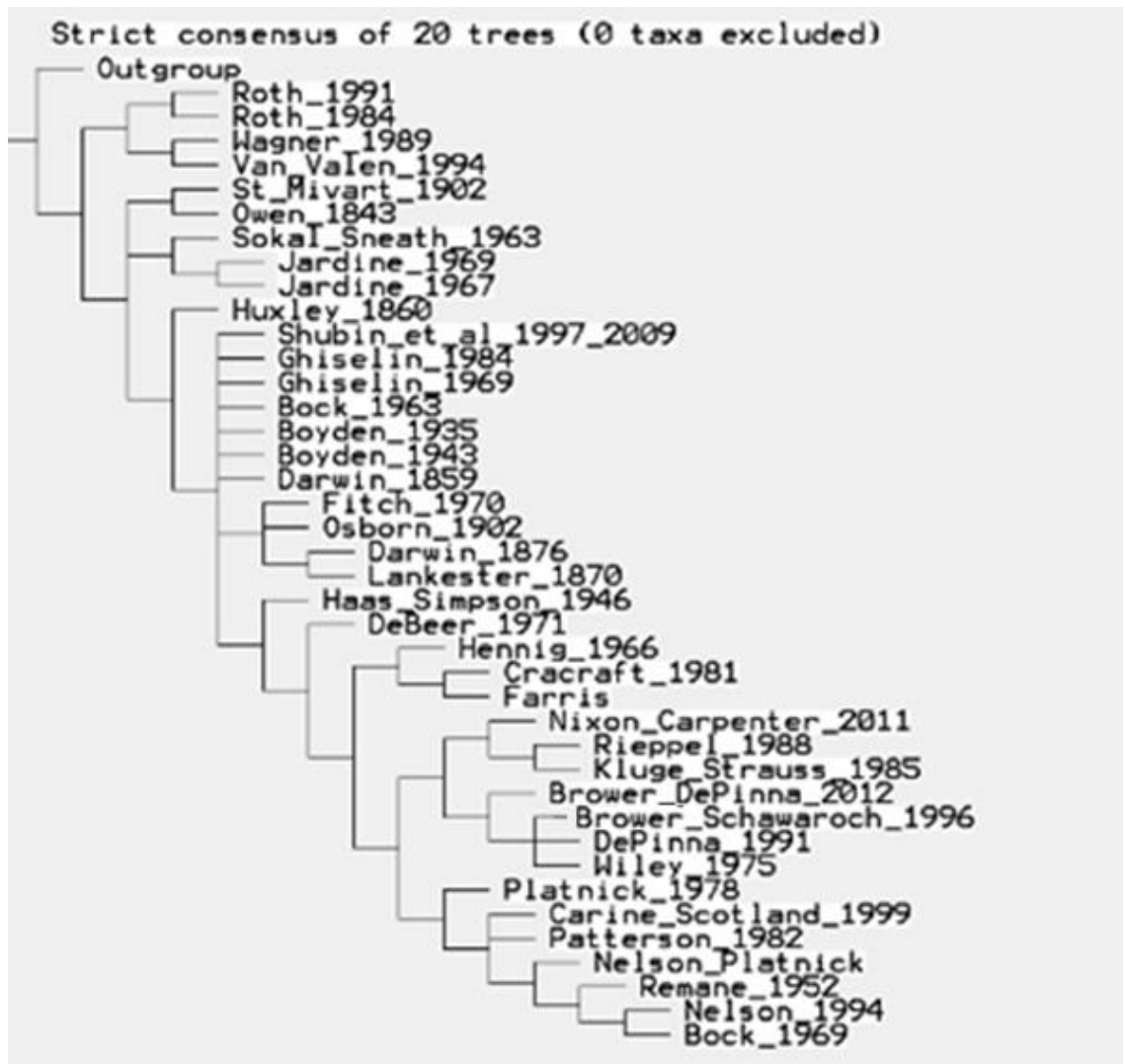


Figura 25 - Árvore de consenso da análise filomemética do conceito de homologia.

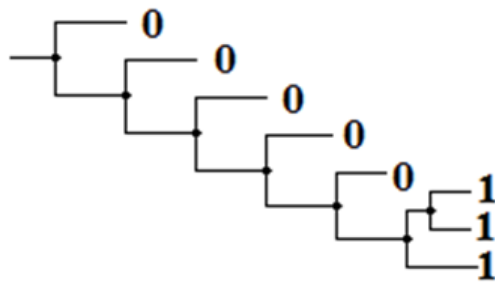


Figura 26 - Representação da mudança de um caráter ancestral (plesiomórfico) para um estado derivado ((sin)apomórfico). Imagem modificada da internet.

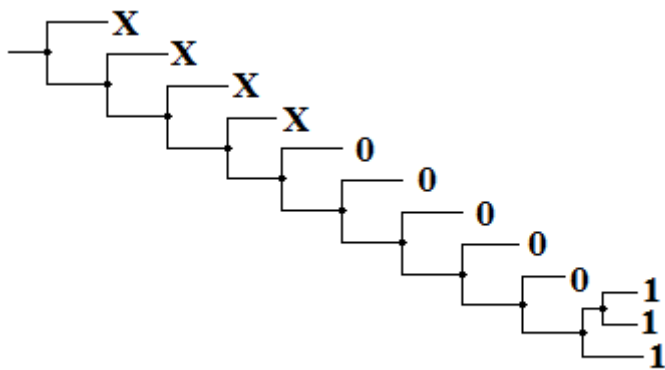


Figura 27 - Representação de uma nova análise de estado plesiomórfico. Imagem modificada da internet.

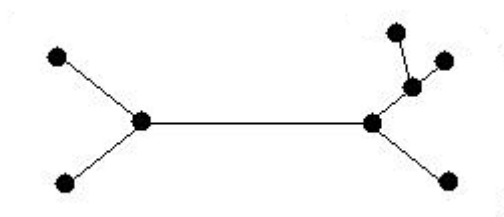


Figura 28 - Representação de um cladograma não-enraizado. Imagem modificada da internet.

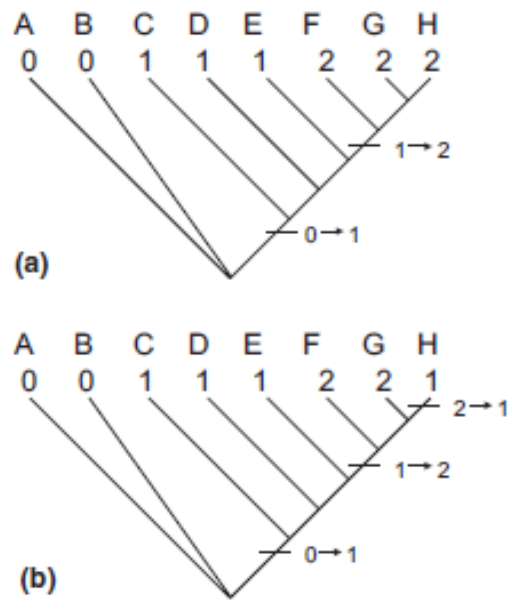


Fig. 2. A tree with a three-state transformation series mapped onto it: (a) contains no homoplasy; (b) has a reversal in taxon H. See text for discussion.

Figura 29 - Representação filogenética: a) sem homoplasias; b) com reversão. Imagem retirada de Brower & DePinna (2013).

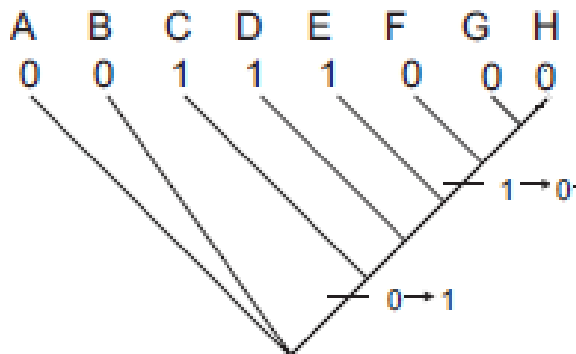


Figura 30 - Representação filogenética com perdas primárias (F-H) e ausências complementares (A-B). Imagem modificada de Brower & DePinna (2013).

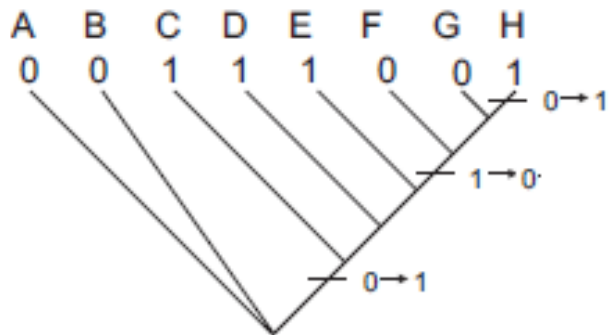


Figura 31 - Representação filogenética com ausências complementares (A-B), perdas primárias (F-G) e reversão (H). Imagem modificada de Brower & DePinna (2013).

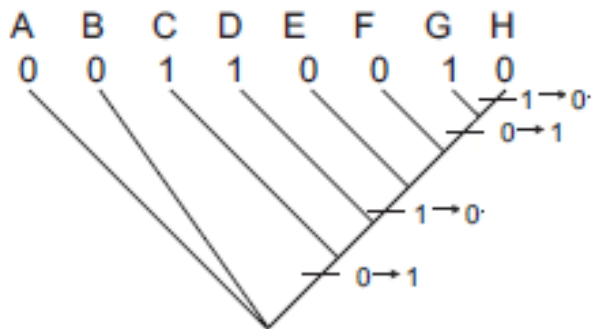


Figura 32 - Representação filogenética com ausências complementares (A-B), perdas primárias (E-F), reversão (G) e perdas secundárias (H). Imagem modificada de Brower & DePinna (2013).

