



# Convergência ou paralelismo: padrões fenotípicos e mecanismos relacionados



Vinicius Anelli<sup>1</sup>, Tiana Kohlsdorf<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Doutorando do Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Departamento de Biologia, Ribeirão Preto, SP

<sup>2</sup> Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Departamento de Biologia, Ribeirão Preto, SP

Autor para correspondência - tiana@usp.br

Palavras-chave: evolução, homoplasia, homologia, desenvolvimento, fenótipo, ambiente





Que características aparentemente similares em duas ou mais espécies nos revelam sobre a evolução biológica? Homologia, convergência e paralelismo são conceitos fundamentais para o estudo da biodiversidade e a compreensão dos processos evolutivos relacionados com a diversificação dos seres vivos. Enquanto homologia refere-se ao processo de evolução contínua de uma característica, de seu surgimento em determinado ancestral à sua transmissão para as linhagens descendentes, convergência e paralelismo denotam quebras nessa trajetória continuada. Mas, afinal, o que distingue homologia de convergência e paralelismo? Como é possível reconhecê-las e corretamente diferenciá-las?



A compreensão dos processos de evolução da biodiversidade presume a realização de estudos frequentemente centrados na ideia de **homologia**, um conceito que identifica similaridades resultantes de ancestralidade compartilhada e é fundamental no estudo da vida. Conscientes ou não, evocamos hipóteses de homologia sempre que comparamos componentes ou entidades biológicas - sejam eles genes, células, órgãos, estruturas, mecanismos, indivíduos ou espécies. São interpretadas como homólogas as similaridades que se estabelecem por meio dos mesmos processos de desenvolvimento e que, presumivelmente, estavam presentes no último ancestral comum entre duas ou mais espécies. Consequentemente, homólogos têm semelhanças que resultam de sua origem única, remetida ao ancestral compartilhado mais recente das linhagens em questão. O reconhecimento de homólogos não é trivial, mas, na realidade, é uma das maneiras pelas quais os biólogos conseguem recontar bilhões de anos de história evolutiva. Sendo um conceito fundamental, há muito debate sobre sua definição, e perdura a discussão acerca dos requisitos e evidências que devem ser considerados ao se propor uma hipótese de homologia. Ainda assim, é consensual que a homologia representa um **contínuo evolutivo**.

Um dos exemplos de homologia mais amplamente divulgados refere-se aos membros locomotores dos animais vertebrados terrestres. Anfíbios, répteis, mamíferos e aves são grupos de animais que evoluíram a partir do mesmo ancestral, do qual herdaram várias similaridades. Por exemplo, todos esses grupos congregam animais com quatro membros locomotores (dois anteriores e dois posteriores), presentes no ancestral e transmitidos aos descendentes. As patas anteriores dos sapos, das lagartixas e dos cavalos, os braços dos seres humanos, as asas das aves e as nadadeiras dianteiras das baleias são estruturas homólogas entre si. Embora morfológicamente diversos e envolvidos em diferentes atividades (a asa da maioria das aves está associada ao voo; a nadadeira dos cetáceos, ao nado; e a pata das lagartixas, à escalada) os membros dos animais vertebrados compartilham uma única origem evolu-

tiva, atribuída a uma espécie de peixe ósseo que viveu há milhões de anos nos oceanos, que foi herdada nas linhagens descendentes.

Assim, desde o surgimento, essas estruturas modificaram-se e assumiram diferentes funções nas várias linhagens de animais tetrápodes. Apesar dessa considerável diversificação, é possível identificar diversas similaridades entre os membros locomotores de anfíbios, lagartos, aves e mamíferos, evidenciando uma origem evolutiva única. Em tais linhagens é possível reconhecer os mesmos conjuntos de ossos (úmero, rádio e mão), bem como sua posição correspondente no eixo corpóreo; além disso, os mesmos conjuntos de genes e processos embrionários participam do desenvolvimento dessas estruturas no embrião, evidenciando o compartilhamento dos mecanismos de desenvolvimento que originam essas estruturas. Reconhecer a homologia dos membros desses animais exigiu esforço de muitos pesquisadores, ao longo de décadas de estudos e de intensa investigação científica, entretanto, seu entendimento ainda não é pleno – com destaque para as modificações que diferenciam a asa de uma ave, da pata de uma lagartixa, e de uma nadadeira de baleia. O estabelecimento de hipóteses de homologia é desafiado pelo reconhecimento das origens evolutivas da estrutura questionada, uma vez que, quando nos referimos à evolução dos seres vivos, trabalhamos com uma escala de bilhões de anos de evolução biológica. Embora seja possível identificar similaridades entre estruturas que poderiam ser explicadas por uma trajetória evolutiva contínua, nem toda correspondência de forma e posição pode ser explicada por hipóteses de homologia.

## HOMOPLASIAS – UMA QUEBRA NO CONTÍNUO EVOLUTIVO?

O termo **homoplasia** foi introduzido na década de 1870 por E. R. Lankester – (contemporâneo de Charles Darwin) – um dos mais proeminentes zoologistas do século XIX, e que contribuiu ativamente para a consolidação das ideias iniciais da teoria evolutiva. Assim como no conceito de homologia, diversas definições foram propostas para

### Contínuo evolutivo:

quando a trajetória evolutiva de determinada característica ou entidade pode ser mapeada continuamente ao longo da filogenia, da origem no ancestral às linhagens viventes.

homoplasia desde a proposição inicial. Tais definições geralmente se referem a similaridades não-homólogas, que não poderiam ser explicadas por um contínuo evolutivo, dada a ausência das mesmas em algum ponto da história evolutiva compartilhada entre duas ou mais espécies, ou linhagens. Embora, com frequência, os termos ‘homoplasia’ e ‘homologia’ sejam interpretados como categorias opostas, evidências mais recentes, oriundas principalmente de trabalhos com enfoque genético, molecular e da biologia do desenvolvimento, fomentam uma reavaliação dos limites que separam características homólogas das homoplasias. Alguns pesquisadores inclusive questionam o emprego do termo ‘homoplasia’ como uma categoria delimitada. Dois tipos de processos evolutivos que dão origem a características não-homólogas receberam destaque na literatura recente: evolução convergente (ou **convergência**) e evolução paralela (ou **paralelismo**).

#### Processos ontogenéticos:

sequência de eventos relacionados com o desenvolvimento dos organismos, da formação do embrião ao envelhecimento.

Darwin reconheceu a importância das convergências evolutivas antes mesmo da publicação de sua mais conhecida obra, a “Origem das Espécies” (1859), ao destacar os desafios dos padrões convergentes para inferências de parentesco entre as espécies. O termo ‘convergência’ se refere às similaridades que surgem independentemente em duas ou mais linhagens; ao contrário da homologia, essas semelhanças não podem ser atribuídas à transmissão contínua de uma característica desde sua origem no ancestral até seus descendentes. Em sua definição mais tradicional, bastaria reconhecer se a similaridade encontrada em determinada estrutura ou característica evoluiu independentemente em duas linhagens distintas, não podendo ser inferida no último ancestral compartilhado. A impossibilidade de tal inferência evidencia a ausência de contínuo evolutivo da característica em questão. Um exemplo de convergência seria a semelhança funcional entre as asas das aves e as asas dos insetos que, claramente, remetem a duas origens independentes de estruturas envolvidas no deslocamento por voo.

No contexto de quebras no contínuo evolutivo, outro termo utilizado na literatura, ‘paralelismo’, corresponde ao surgimento de similaridades que também não representam

homologias, mas que se estabelecem por processos de desenvolvimento embrionário muito similares. Dentre os diversos exemplos de evolução paralela frequentemente citados, destacamos o compartilhamento de similaridades no desenvolvimento de ossículos, aqueles ossículos que fazem parte do ouvido médio dos mamíferos, com a ontogenia de elementos ósseos do aparato bucal de algumas espécies de crocodilos e lagartos.

O reconhecimento de convergências e paralelismos depende dos critérios adotados em sua delimitação conceitual – o que implica, também, na definição adotada para homologia, uma vez que, mesmo com a incorporação recente de informações genéticas e celulares do desenvolvimento, alguns casos continuam desafiando os cientistas. A definição de homologia presume que estruturas representativas de um contínuo evolutivo compartilham os mesmos processos de desenvolvimento embrionário. Casos de convergência, em contraste, resultam da evolução independente de similaridades e se estabelecem por **processos ontogenéticos** distintos, uma vez que, desde a origem, constituem diferentes trajetórias evolutivas. Similaridades que evoluíram por paralelismo, por sua vez, não correspondem a características herdadas de um ancestral comum, mas se desenvolvem por processos ontogenéticos semelhantes. Alguns pesquisadores sugerem, inclusive, que homologia e paralelismo seriam conceitos mais próximos entre si, uma vez que ambos se referem a similaridades estabelecidas a partir de processos de desenvolvimento semelhantes, enquanto as convergências seriam processos verdadeiramente não-homólogos, por caracterizarem uma ruptura total do contínuo evolutivo (tanto na história evolutiva do grupo, quanto no compartilhamento de processos de desenvolvimento).

Também podemos mencionar outros processos evolutivos, além de convergência e paralelismo, que são reconhecidos por pesquisadores como pertencendo à categoria de ‘não-homologia’: as reversões, os atavismos, os rudimentos e os vestígios. **Reversão** refere-se a uma característica que é readquirida em determinada linhagem e caracteriza um “retorno” a um estado evolutivo anterior. Por exemplo, ancestrais do grupo dos felídeos

(família dos tigres, leões, jaguatiricas e gatos-domésticos) perderam o segundo dente molar durante o Mioceno, de tal maneira que os felídeos do mesmo período não apresentavam esse dente. A ausência do segundo dente molar foi herdada nas linhagens descendentes, sendo uma característica bastante comum dos felídeos atuais. Ainda assim, uma espécie vivente da família, o lince (pertencente ao gênero *Lynx*), desenvolve completamente o segundo molar, representando um retorno ao estado evolutivo ancestral que caracterizava as linhagens de felídeos anteriores ao Mioceno. Outro exemplo de reversão da perda de caracteres complexos é observado em lagartos sul-americanos do gênero *Bachia*. Os lagartos deste gênero possuem corpos alongados e membros locomotores bastante reduzidos, em uma forma corpórea similar às de muitas serpentes. A redução dos membros em *Bachia* envolve reduções no número dos dígitos, com uma aparente tendência à redução do número de dedos predominantemente nas patas traseiras, a partir de ancestrais pentadáctilos (cinco dígitos) e com os primeiros eventos de perda de dígitos resultando em espécies tetradáctilas (quatro dígitos). Depois da origem de diversas espécies monodáctilas (apenas um dígito), algumas espécies mais recentes de *Bachia* reverteram a perda de dígitos nas patas traseiras, retornando a um estado anterior de patas tetradáctilas, provavelmente a partir da reativação de vias de desenvolvimento silenciadas por milhares de anos.

Um dos mecanismos evolutivos que possibilitam a ocorrência de reversões é o **atavismo**. É possível identificá-lo quando determinada característica é observada apenas em um número reduzido de indivíduos da espécie, mas estava presente em todos os representantes do ancestral. Mamilos acessórios em alguns mamíferos são interpretados como atavismos, assim como o dedo lateral dos cavalos e as esporas nas patas de alguns cachorros. Atavismos são considerados fontes de variação morfológica, e, por isso, alguns casos de reversão podem ser impulsionados pela ocorrência de atavismos em uma população ou espécie.

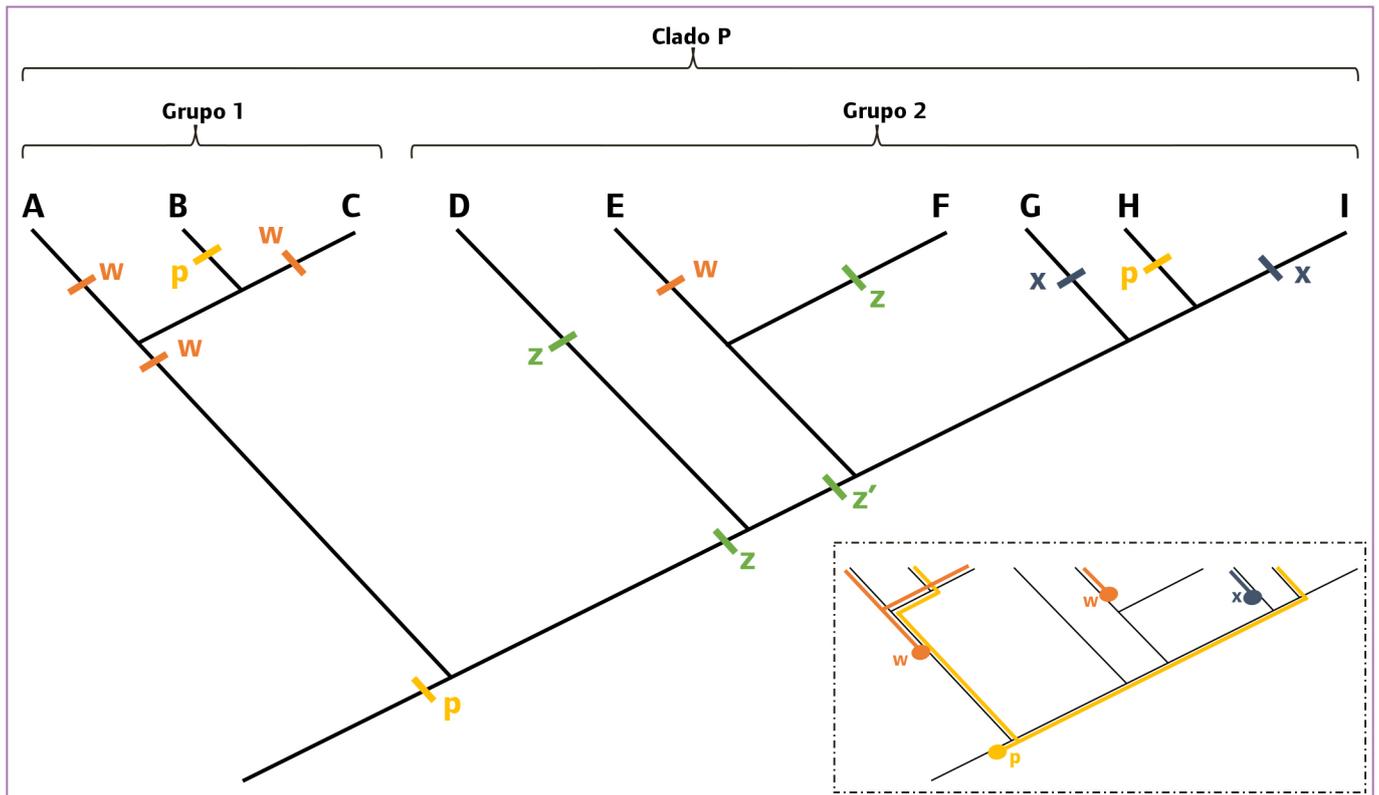
Rudimento e vestígio, por sua vez, são frequentemente sinonimizados, embora refi-

ram-se a casos de evolução não-homóloga relativamente distintos. Os **rudimentos** são estruturas formadas parcialmente durante o desenvolvimento embrionário, enquanto **vestigios** correspondem a remanescentes evolutivos observados em indivíduos adultos. Por exemplo, as serpentes são vertebrados terrestres ápodes cujos ancestrais possuíam membros locomotores compostos por fêmur/úmero, tibia/radio e pé/mão, os quais foram perdidos ao longo da trajetória evolutiva do grupo. Nos embriões das serpentes atuais, é possível observar a formação de estruturas semelhantes aos **brotos dos membros** dos embriões de lagartos, seus parentes mais próximos e que exibem patas compostas por todos os elementos que foram perdidos nas serpentes. Porém, ao contrário do que ocorre no desenvolvimento da maioria dos lagartos, nos embriões das serpentes essas estruturas não se desenvolvem completamente (sendo interpretadas, portanto, como rudimentos), de tal maneira que o membro locomotor não é completamente formado e o fenótipo adulto resultante é ápode. Ainda assim, é possível identificar nos adultos de algumas espécies de serpentes, como as pítons, estruturas relacionadas a esses membros locomotores que não se desenvolveram completamente, como a cintura pélvica. Esses vestígios encontrados nos indivíduos adultos representam, portanto, remanescentes da trajetória evolutiva do grupo e da evolução de seu fenótipo ápode a partir de ancestrais lacertiformes (cujo fenótipo era mais semelhante ao de um lagarto).

Por um lado, enquanto casos de não-homologia impõem grandes desafios para a inferência filogenética, por outro lado também podem suscitar interessantes questões relacionadas com a identificação e a caracterização dos mecanismos e processos evolutivos relacionados com sua ocorrência (Figura 1). A incorporação de informações geradas a partir de novas ferramentas moleculares, genéticas e da biologia do desenvolvimento fomenta um novo olhar sobre a discussão da história evolutiva de similaridades observadas em grupos distintos. A seguir, apresentamos alguns exemplos de convergência e paralelismo cuja compreensão se beneficiou dos avanços da Biologia Evolutiva do Desenvolvimento (*EvoDevo*) durante as últimas décadas.

#### **Brotos dos membros:**

protusões cônicas no embrião dos animais vertebrados, estabelecidas no início do processo de desenvolvimento dos membros.



**Figura 1.**

Filogenia hipotética do 'Clado P', composto por nove ramos terminais (táxons A, B, C, D, E, F, G, H e I). Na filogenia está representada a evolução de quatro características hipotéticas, 'p', 'w', 'z' e 'x'. O caráter 'p' estava presente no último ancestral compartilhado de todos os membros do 'Clado P' e foi transmitido aos seus descendentes. Desta maneira, o caráter 'p' é uma similaridade homóloga compartilhada pelos táxons B e H. Já o caráter 'w' esteve presente no ancestral do Grupo 1, sendo uma característica herdada por seus descendentes, e homóloga nos táxons A e C. Por outro lado, 'w' é uma característica compartilhada pelo Grupo 1 e pelo táxon E, embora não tenha sido presente no ancestral comum destas duas linhagens. Assim, sua presença representa uma evolução descontínua da característica, de tal maneira que o Grupo 1 e o táxon E compartilham a similaridade 'w', mas não é homóloga entre essas duas linhagens. Outro exemplo de não-homologia refere-se ao caráter 'x', similaridade compartilhada pelos táxons G e I, mas que não esteve presente em seu ancestral comum. Se as mesmas vias genéticas e de desenvolvimento estão relacionadas ao caráter 'x', então ocorre evolução paralela nos táxons G e I. Se, por outro lado, mecanismos distintos estão envolvidos, trata-se de evolução convergente (o mesmo critério pode se aplicar para a evolução independente de 'w' no táxon E e no grupo 1). No caso do caráter 'z', por sua vez, tal estrutura foi herdada por todos os descendentes do 'Grupo 2', mas no ancestral do grupo composto pelos táxons E, F, G, H e I, sofreu uma modificação (z'). Apesar dessa modificação, o táxon F apresenta uma reversão do estado z' para uma condição anterior (z). A imagem mostra uma escala de tempo relativo, ilustrando o tempo de divergência entre os diferentes ramos - por exemplo, A e I divergiram há mais tempo quando comparados com os táxons A e C, de tal maneira que A e C possuem mais tempo de trajetória evolutiva em comum. Na região inferior, à direita, estão representados os contínuos evolutivos das características 'p' (amarelo), 'w' (laranja) e 'x' (azul-escuro), bem como seus surgimentos (círculos). Note que 'w' e 'x' tiveram duas origens evolutivas independentes, enquanto 'p' surgiu apenas uma vez.



## EXEMPLOS DE CONVERGÊNCIA E PARALELISMO: PADRÕES FENOTÍPICOS E MECANISMOS DE DESENVOLVIMENTO

Salamandras pertencem a um grupo de anfíbios bastante diversificado, que ocupa ambientes aquáticos e terrestres e apresenta considerável variedade morfológica. Algumas salamandras da família Plethodontidae possuem corpos consideravelmente alongados em comparação aos demais representantes do grupo, sendo esta uma característica que evoluiu independentemente diversas vezes em diferentes linhagens. O alongamento do corpo nas salamandras parece ocorrer principalmente por meio de modificações na estrutura da coluna vertebral. Entretanto, enquanto o alongamento do corpo em algumas linhagens decorre da adição de novas vértebras, em outras esse padrão se estabeleceu mediante aumento do tamanho de vértebras individuais. O grupo congrega, portanto, tanto processos de evolução paralela, quanto processos de evolução convergente. No caso de processos de evolução paralela, as linhagens próximas de salamandras evoluíram independentemente o mesmo fenótipo por meio de um mesmo mecanismo; no

caso de evolução convergente, quando linhagens mais distantes evoluíram troncos alongados, o alongamento ocorreu por processos de desenvolvimento distintos (i.e. adição de vértebras *versus* aumento no tamanho das vértebras).

Outro exemplo de evolução de similaridades não-homólogas pode ser observado nas plantas, um dos grupos mais diversificados e bem sucedidos do planeta. De grande importância ecológica, esses organismos são bastante apreciados por sua exuberante e variada beleza, principalmente no caso de plantas com flores (Angiospermas). As pétalas das flores evoluíram ao menos seis vezes, independentemente, a partir da modificação dos estames ou brácteas, por meio de alterações dos padrões de expressão de genes específicos durante a história evolutiva das Angiospermas. Embora seja possível identificar grande variação nas pétalas dos diferentes grupos, todas parecem compartilhar o mesmo **programa genético** envolvido no desenvolvimento do meristema floral. As pétalas surgiram independentemente diversas vezes nas diferentes linhagens de angiospermas, mas seu desenvolvimento recruta programas genéticos similares, um caso de similaridade nessas linhagens, tanto fenotípica (flores com pétalas), quanto genética (mecanismos de desenvolvimento dessas estruturas).

### Programa genético:

conjunto de genes expressos de maneira controlada, espacial e temporalmente, durante o desenvolvimento de determinado organismo ou estrutura.





Nosso terceiro exemplo refere-se à evolução dos olhos nos animais. Esses órgãos, sensíveis a estímulos luminosos e capazes de formar imagens, surgiram independentemente nos animais vertebrados e nos invertebrados. Os olhos são estruturas interpretadas como convergentes quanto à sua função (visão), mas que se desenvolvem a partir de processos embrionários que tanto compartilham similaridades quanto apresentam especificidades. Os grupos de vertebrados e invertebrados divergiram há mais de 500 milhões de anos, mas ambas as linhagens compartilham alguns mecanismos de desenvolvimento fundamentais para a formação dos olhos, incluindo a expressão do gene *Pax6*, que é central nos estágios iniciais de desenvolvimento dessa estrutura. Embora a expressão do gene *Pax6* possa ser inicialmente interpretada como um remanescente da história evolutiva compartilhada e que foi herdada do ancestral desses grupos, existe considerável divergência genética nas demais vias de desenvolvimento envolvidas na formação dos olhos, o que, juntamente com o longo período de tempo em que essas linhagens evoluíram independentemente, sugere que os olhos de animais vertebrados e inverte-

brados representam, na realidade, um caso de convergência adaptativa.

A capacidade de identificar características não-homólogas como sendo resultantes de processos de convergência ou paralelismo pode ser influenciada tanto pelo nível hierárquico considerado quanto pela definição de “equivalência” adotada. No exemplo do corpo alongado das salamandras, os processos de desenvolvimento do fenótipo (adição de vértebras ou aumento no tamanho individual das vértebras) e a proximidade filogenética entre as espécies permitem distinguir comparações que representam padrões de evolução paralela daquelas que ilustram convergência. Já no caso das pétalas das flores das angiospermas, o mapeamento de origens independentes da estrutura nas diferentes linhagens sugere que a evolução não foi contínua e ocorreu diversas vezes em linhagens consideravelmente distantes entre si. Entretanto, assim como no caso dos olhos dos animais, similaridades parciais do programa genético, associado aos processos de desenvolvimento destas estruturas, ilustram que o reconhecimento das não-homologias pode ser uma tarefa desafiadora, que depende do conceito assumido para distinguir paralelismo de convergência.

## FRONTEIRAS CONCEITUAIS ENTRE A CONVERGÊNCIA E O PARALELISMO

Recentes avanços de poderosas ferramentas comparativas, genéticas e moleculares nas últimas décadas reiteraram as dificuldades conceituais e técnicas em distinguir homologies, convergências e paralelismos. Considerando-se o tempo de divergência entre linhagens nessa discussão, é possível estabelecer duas predições quanto à evolução de similaridades não-homólogas:

1. entre linhagens próximas, seria esperado que as mesmas vias genéticas e do desenvolvimento estejam envolvidas nas origens independentes de fenótipos similares (i.e. evolução paralela);
2. linhagens mais distantes, por outro lado, divergiram há mais tempo de um ancestral comum e, portanto, teriam mais tempo de evolução e acúmulo de modificações isoladamente, e as similaridades fenotípicas nessas comparações mais provavelmente envolveriam processos ontogenéticos distintos (i.e. evolução convergente).

Porém, estudos recentes demonstram que essas predições são muitas vezes refutadas e desafiam a relação entre distância filogenética das linhagens e os processos de desenvolvimento nos casos de evolução de similaridades não-homólogas, como ilustrado por exemplos de variações na coloração do pelo dos camundongos do litoral no estado da Flórida, nos Estados Unidos.

A evolução de padrões de coloração corpórea em camundongos, felídeos, lagartos, ursos e algumas aves está associada a um mesmo **gene codificador do receptor de melanocortina (*Mcr1*)**. Os mecanismos genéticos e do desenvolvimento envolvidos na pigmentação da pele de camundongos de praia da espécie *Peromyscus polionotus* foram recentemente descritos e fomentaram intensa discussão relacionada à evolução de similaridades não-homólogas. Em uma população que ocupa dunas de areia do golfo da Flórida, o padrão de pigmentação dos pelos mais claros evoluiu a partir da modificação do gene *Mcr1* (semelhante aos padrões observados em outros exemplos de pigmentação nos vertebrados). Uma vez que os indivíduos de outra população de *P. polionotus*, que ocupa as dunas da costa atlântica da Flórida, também exibem coloração mais clara, seria esperado que os mesmos mecanismos de desenvolvimento estivessem envolvidos no estabelecimento deste padrão de coloração mais clara dos pelos. Estudos recentes, entretanto, revelaram não apenas que o padrão de pigmentação clara não é homólogo nessas duas populações (caracterizando duas origens independentes), mas também que a população da costa atlântica não apresenta as alterações no gene *Mcr1* identificadas na população do golfo, sugerindo que outros mecanismos genéticos estariam envolvidos em seu padrão de pigmentação. Esse caso exemplifica um processo de evolução convergente entre linhagens bastante próximas.

### Gene receptor de melanocortina (*Mcr1*):

um dos principais genes envolvidos com a pigmentação dos olhos, pele e pelos; sua ação está relacionada com a proporção de pigmentos nos melanócitos.



<https://digitalmedia.fws.gov/digital/collection/natdiglib/rd/28716/rec/6>

Durante as primeiras décadas que sucederam a proposição do conceito de homoplasia ao longo dos séculos XIX e XX, a distinção de processos de evolução convergente e paralela baseou-se principalmente na distância evolutiva entre as linhagens comparadas. Essa estratégia, fundamentada na dificuldade em se compreender os processos e mecanismos relacionados ao estabelecimento de similaridades não-homólogas, passou a ser questionada diante dos recentes avanços conceituais e de ferramentas metodológicas que permitiram a incorporação formal dos processos genéticos e de desenvolvimento na avaliação da evolução de diversidade fenotípica.

Atualmente, é consensual que semelhanças não-homólogas serão interpretadas como evolução convergente quando os mecanismos ontogenéticos relacionados são distintos, enquanto na evolução paralela os mesmos mecanismos são recrutados, independentemente da distância filogenética entre as linhagens ou

grupos comparados (Figura 2). Por exemplo, o caso dos padrões de pigmentação em populações de *P. polionotus* torna evidente que pode ocorrer evolução convergente mesmo entre populações distintas de uma mesma espécie. Nos casos da evolução das pétalas das flores ou dos olhos dos animais vertebrados e invertebrados, a caracterização dos mecanismos de desenvolvimento dessas estruturas é fundamental para avaliar os processos de origem e evolução dessas características. Dessa forma, é necessário um alinhamento conceitual que estabeleça quais são os critérios adotados para classificar determinado caráter do fenótipo como homólogo ou não-homólogo, sendo paralelo ou convergente. São conceitos complexos com fronteiras conceituais relativamente indefinidas – um cenário inerente à construção do conhecimento científico e que torna o estudo da evolução biológica, sob a perspectiva morfológica, embrionária ou genética, uma tarefa fascinante e desafiadora.

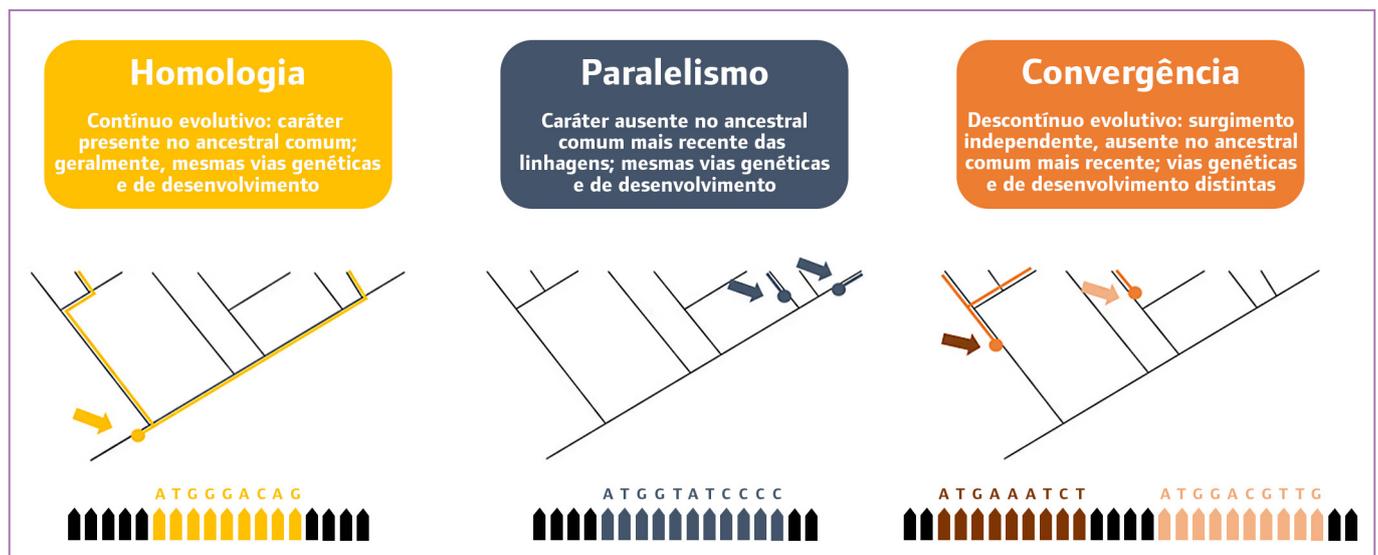


Figura 2.

Esquema destacando a distinção entre homologia, paralelismo e convergência. Na homologia, a evolução do caráter hipotético é contínua, estando presente no ancestral comum mais recente das duas linhagens; geralmente, as mesmas vias do desenvolvimento e genes (sequência hipotética, em amarelo) estão associadas ao estabelecimento do fenótipo. Nos casos de evolução paralela, a similaridade compartilhada não é presente no ancestral comum mais recente das linhagens, mas os mesmos processos ontogenéticos, bem como os mesmos genes (sequência hipotética, em azul-escuro), são reconhecidos para a característica. Já na convergência, há quebra do contínuo evolutivo, e diferentes mecanismos genéticos (duas sequências hipotéticas distintas, em marrom e em rosa, cada uma associada a uma linhagem na qual ocorreu um surgimento independente da característica) e do desenvolvimento são subjacentes à evolução da similaridade fenotípica.

**PARA SABER MAIS**

ARENDET, J.; REZNICK, D. Convergence and parallelism reconsidered: what have we learned about the genetics of adaptation? *Trends Ecol Evol*, v. 23, p. 26-32, 2007.

HALL, B. K. Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen

through an analysis of development and evolution. *Biol. Rev.*, v. 78, p. 409-433, 2003.

WAKE, D. B., WAKE, M. H., SPECHT, C. D. Homoplasy: From Detecting Pattern to Determining Process and Mechanism of Evolution. *Science*, v. 331, p. 1032-1035, 2011.