
A MULTIDIMENSIONALIDADE DO SEMAFORONTE E A RELAÇÃO DELICADA ENTRE SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA E SISTEMÁTICA BIOLÓGICA

THE SEMAPHORONT MULTIDIMENSIONALITY AND THE DELICATE RELATIONSHIP BETWEEN PHYLOGENETIC SYSTEMATICS AND BIOLOGICAL SYSTEMATICS

Ruã Pontes Lins Batista¹

Martin Lindsey Christoffersen²

Resumo: Partindo da construção de uma ontologia para o semaforonte, a unidade empírica básica da sistemática biológica, Willi Hennig fornece uma teoria capaz de explicar e sistematizar o compartilhamento diferencial de caracteres entre estas unidades. A análise da natureza multidimensional do semaforonte fundamenta o método holomorfológico comparativo, que otimiza qualitativamente a análise da similaridade. A cladística contemporânea, com seu heterogêneo mosaico investigativo, reflete um longo trajeto de incorporações teóricas e metodológicas. Ao se integrarem ao programa filogenético, estas incorporações desconfiguraram sua base ontológica e analítica, recortando a multidimensionalidade do semaforonte e quebrando a delicada relação existente entre a sistemática biológica e seu sistema geral de referência, a sistemática filogenética, bloqueando seu avanço teórico.

Palavras-chave: Semaforonte, Multidimensionalidade, Sistemática Filogenética, Sistemática Biológica, Cladística

Abstract: *Starting from the construction of an ontology of the semaphoront, the basic empirical unit of biological systematics, Willi Hennig provides a theory capable of explaining and systematizing the differential character sharing between these units. The analysis of the multidimensional nature of the semaphoront is the basis for the comparative holomorphological method, which qualitatively optimizes the analysis of similarity. Contemporary cladistics, with its heterogeneous mosaic of investigation, reflects a long path of theoretical and methodological incorporations. When integrated into the phylogenetic program, these incorporation shave disconfigured their ontological and analytical base, cutting the multidimensionality of the semaphoront and breaking the delicate relationship between biological systematics and its general reference system, the phylogenetic systematics, blocking its theoretical advance.*

¹Graduando em Ciências Biológicas. Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba, Campus I, Cidade Universitária, João Pessoa, Paraíba, Brasil. Email: pontesdecronos@gmail.com. O presente trabalho foi realizado com apoio do PIBIC (Programa Institucional de Bolsas de Iniciação Científica), vinculado ao CNPQ (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico).

²Professor Titular no Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba, Campus I, Cidade Universitária, João Pessoa, Paraíba Brasil. Email: mlchrist@dse.ufpb.br. O presente trabalho foi realizado com apoio de Bolsa de Produtividade em Pesquisa, vinculada ao CNPQ (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico)



Keywords: *Semaphoront, Multidimensionality, Phylogenetic Systematics, Biological Systematics, Cladistics*

1.A teoria filogenética dentro da história e a história dentro da teoria filogenética

Tentar entender a complexidade subjacente ao surgimento, ao desenvolvimento, e, principalmente, à própria transmutação da teoria filogenética ao longo do tempo, nos coloca face a face com o desafio de interpretar o seu impacto na história das classificações biológicas, cuja origem é muito mais remota. Historicamente, observamos que as antigas raízes do empreendimento classificatório estão fincadas em diferentes substratos ontológicos. Em certo momento, refletem a harmonia da natureza; em outro, o plano da criação divina do mundo; em outro, ainda, os reflexos utilitários nascidos da relação do homem para com essa diversidade (MAYR, 1982, p. 148). Como inferiu Hull (1964, p. 3), “a *tipologia* foi popular entre os taxonomistas porque forneceu a estes algo estável e imutável para olhar, no fluxo constante do mundo perceptível”. Notando o profundo intervalo temporal que separa a disposição para o ordenamento da diversidade biológica, e a incorporação de uma explicação evolutiva da diversidade, seria estranho não presenciarmos uma revolução na taxonomia após esse evento. Apesar de outras tentativas, foi só a partir daí que houve uma urgência para destronar a perspectiva tipológica, reflexo da necessidade de uma reconfiguração ontológica dos princípios da classificação biológica, que sofreu alterações radicais, e teve, deste momento em diante, pelo menos enquanto ideal, o objetivo de constituir-se como uma atividade científica. Incorporando a reorganização causada pelo impacto do darwinismo (CAPONI, 2011a, p. 739) nas disciplinas que constituem o que ficou conhecido como a biologia comparada (AMORIM, 2009, p. 15), o *programa filogenético* abraçou o historicismo consequente da noção de filiação comum, incorporando influências de vários cientistas.

Durante a aurora da primeira guerra mundial, em 1914, o cientista que formalizaria um sistema de classificação com uma lógica filogenética coerente, completa seu primeiro ano de idade. Willi Hennig [1913-1976], um tímido entomólogo dipterologista alemão, recuperado de ferimentos sofridos como soldado na segunda guerra mundial, foi remanejado para serviços militares médicos na Itália. Após redenção das tropas alemãs, em 1945, ele é capturado e direcionado a prestar serviços numa unidade anti-malária das tropas aliadas britânicas (SCHMITT, 2013, p. 56). Durante o fim da guerra, nesta condição de serviçal cativo, Hennig escreve e organiza os esboços

que irão constituir a sua grande obra: *Grundzüge Einer Theorie Der Phylogenetischen Systematik (Fundamentos de uma Teoria da Sistemática Filogenética)*, publicada em 1950. A obra é ampliada e traduzida para o inglês somente no ano de 1966, com o título *Phylogenetic Systematics (Sistemática Filogenética)*, e traduzida para o espanhol no de 1968, com o título de *Elementos de una sistemática filogenética* (referente a uma versão de 1961). A partir deste manuscrito, Hennig evidencia que ele era algo além de um taxonomista tradicional. Preocupado com o levantamento de uma base epistemológica adequada (RIEPPPEL, 2004, p. 345), ele organiza os fundamentos teórico-metodológicos que serviriam como princípios para uma sistemática filogenética, o sistema geral de referência para qualquer sistema possível da sistemática biológica (HENNIG, 1966, p. 8). A importância desse marco pré e pós-hennigiano é tão significativa que alguns autores inferem que “na história da classificação biológica, o pouco conhecido Hennig merece um lugar ao lado de Aristóteles, Lineu e Darwin” (WHEELER, ASSIS & RIEPPPEL, 2013, p. 295).

Esse evento é um marco na história da taxonomia, apesar de sua recência dentro do percurso de radiação das escolas classificatórias, que compõem a história desse campo, como esquematizado por Christoffersen (1995, p. 441). Antes da perspectiva conciliadora de Hennig, o terreno da sistemática estava sendo ocupado por dois influentes programas de pesquisa (*sensu* LAKATOS, 1978, p. 47). O efeito dramático do pensamento adaptacionista na dimensão sistemática, partindo de autores centrais da hegemônica *Nova Síntese*, foi a formalização da *taxonomia evolutiva*. Demarcando os táxons em vista de como estes supostamente representavam diferentes graus adaptativos (por isto, esta tradição também ficou conhecida como *gradismo*), esta postura deu primazia ao processo anagênico na produção dos sinais empíricos utilizados na construção de filogenias. Tem como marco referencial a obra *Methods and principles of systematic zoology (Métodos e princípios de zoologia sistemática)*, escrita em 1953 por Mayr, em colaboração com E. G. Linsley e R. L. Usinger (*apud* SANTOS, 2008, p. 188), e a obra *Principles of animal taxonomy (Princípios de taxonomia animal)*, de 1961, escrita por George Gaylord Simpson, reforçando a dimensão subjetiva envolvida na delimitação dos graus e das zonas adaptativas que estavam por trás da inferência dos táxons, que formavam, por esta lógica, classes naturais. O pensamento tipológico persistiu por diversas frentes, já que, paralelamente a esse processo histórico na

Sistemática Biológica, temos os seguidores da *taxonomia numérica*, cujas visões estão representadas principalmente nas obras de Peter Sneath (1923-2011) e Robert Sokal (1926-2012), que resgataram o legado fenético de Michel Adanson (1727-1806) e, pegando carona no desenvolvimento computacional emergente da época, direcionado para solução de problemas quantitativos (FELSENSTEIN, 2004, p.123), advogaram explicitamente uma classificação artificial, fundamentada na otimização operacional da análise quantitativa da similaridade, tendo, na objetividade restrita, sua suposta superioridade metodológica (HULL, 1988, p. 163), organizando suas visões na obra *Principles of numerical taxonomy (Princípios de taxonomia numérica)*, de 1963.

A introdução e o desenvolvimento do cladismo é um processo que, de uma certa forma, influencia e é influenciado por esses programas de pesquisa existentes. Não é à toa que outros sistematas, já nesta época, notaram a marcante similaridade que estava se consolidando entre as visões metodológicas dos feneticistas e dos emergentes “cladistas de padrão” (HULL, 1988, p. 236). É comum ter acesso a narrativas retrospectivas que geralmente colocam a consolidação do programa filogenético hennigiano como um evento obliterador destas duas escolas até então proeminentes. Porém, a história sempre é mais complicada. Algumas narrativas não consideram a introdução da teoria hennigiana como um evento suficiente para constituir uma revolução científica (*sensu* KUHN, 1962), pelo fato desta introdução estar agarrada nos fundamentos da teoria evolutiva (SANTOS & KLASSA, 2012, p. 609). O fato da sistemática filogenética não ter-se configurado como uma ciência revolucionária pode ser significativamente reforçado levando-se em conta as mudanças incorporadas no percurso de seu desenvolvimento. Estas mudanças culminam no surgimento da cladística. A proposta de Hennig, caso integralmente consolidada na comunidade científica, causaria uma expansão direta da teoria evolutiva subjacente, no sentido da discriminação causal que daria base explanatória para a hierarquização dos sinais filogenéticos e para a integração entre os possíveis sistemas organizadores do conhecimento biológico. Quando unimos essa potencialidade analítica com os elementos ontológicos defendidos por Hennig, vemos que sua teoria poderia ter-se difundido enquanto uma ciência revolucionária, reconfigurando todo um novo conjunto de estruturas de investigação e de estruturas de solução para os objetos investigados, consolidando uma nova *ciência normal*, ao invés de aproximar-se das já existentes, se fundindo a estas.

As duas décadas seguintes à publicação do *Phylogenetic Systematics*, começando pela introdução dos primeiros trabalhos que incorporaram as ideias de Hennig, escritos na língua inglesa (BRUNDIN, 1966; NELSON, 1971), foram marcadas por intensas discussões teórico-metodológicas veiculadas principalmente através de dois periódicos da área da sistemática biológica: a *Systematic Zoology* (estabelecido em 1952, e que a partir de 1992 sofre a mudança para o título atual, *Systematic Biology*), seguido pela *Cladistics*, em 1985, período em que já é possível observar a manifestação de uma ênfase cada vez maior para com a otimização e operacionalização metodológica deste empreendimento científico. Como resultado póstumo destas transformações, temos a cladística contemporânea. Analisando o trajeto de mudanças que marcaram esse percurso, com intromissões explícitas de elementos de outras escolas sistemáticas dentro das formalizações da sistemática filogenética, torna-se pertinente perguntarmos: afinal de contas, quão próxima e coerente é a relação da cladística com a teoria da qual derivou-se, ou seja, com os princípios hennigianos? Para responder a esta questão, correlacionaremos a dualidade entre similaridade e a ancestralidade, discutida no *Grundzüge*, com a natureza da unidade da biologia sistemática, o semaforonte. Desta forma, procuraremos elucidar a delicada relação existente entre sistemática biológica e sistemática filogenética, e as implicações disso para a biologia como um todo.

2. O desafio da similaridade

Em diversos pontos que atravessam a obra de Hennig, uma discriminação fundamental é realizada. Esclarece-se que “as relações genealógicas são algo inteiramente diferente da similaridade, sendo geralmente algo muito mais difícil de determinar do que descobrir correspondências na forma” (HENNIG, 1966, p. 10). Ou seja, uma comunidade de semelhanças não implica necessariamente numa correlação causal devido a filiação comum. Ao estabelecer os princípios metodológicos adequados para a delimitação e inferência de relações entre táxons supra-específicos, Hennig evoca o que ele chama de *método holomorfológico comparativo* (HENNIG, 1966, p. 84), destinado a discriminar as “relações de forma” das “relações de sangue” (termos de Adolf Portmann [1897-1982]), enfatizando diretamente o *holismo* e a importância do *Gestalt*. Há insistência na priorização cronológica do uso da comparação

holomorfológica sobre a explicação causal do sistema natural com base na teoria da evolução (RIEPEL, 2016, p. 105). Ironicamente, somente essa priorização holomorfológica permite a explicação causal do compartilhamento diferencial de caracteres entre os semaforontes (*sensu* FITZHUGH, 2012, p. 44). Evita-se, assim, a análise inconsistente da similaridade e garante-se a prioridade da sistematização sobre a descrição (HENNIG, 1966, p. 7; FITZHUGH, 2008, p. 54).

É neste sentido que, após entender a linhagem como demarcada empiricamente através de sua hipótese enquanto grupo monofilético, e depois de discutir os problemas inerentes ao conceito de homologia (p. 93), ao acesso à filogenia de um caráter (p. 95), à reversibilidade da evolução (p. 116), à convergência (p. 117) e ao paralelismo (p. 117), Hennig (1966) nota, então, que a polarização temporal dos estados de uma série de transformação, englobadas sob a égide de um caráter, só podem ser acessadas partindo-se primeiramente de uma “quebra da similaridade”. Essa quebra se dá nos conceitos de *simplesiomorfia*, *sinapomorfia* e *convergência* (HENNIG, 1966, p. 146). Tais conceitos fundamentam a explicação da similaridade: enquanto a simplesiomorfia explica a conservação do caráter, a sinapomorfia explica a alteração do caráter (CAPONI, 2011b, p. 252), além disso, a convergência engloba os diversos casos de correlação de similaridade sem correlação causal devido a filiação comum. Estes eventos muitas vezes são reunidos sob o nome de *homoplasias* (*sensu* LANKESTER, 1870).

É implícito que toda essa articulação na construção da metodologia reflete os cuidados que devem guiar os exercícios comparativos, frente à complexa diversidade manifestada nos sistemas biológicos. Porém, não é tão claro delimitar quais são exatamente as propriedades de uma tal unidade comparativa da sistemática biológica, a partir de onde, empiricamente, esses conceitos decorrentes da quebra hennigiana da similaridade seriam inferidos. Hennig teve a preocupação de elucidar a natureza dela. Tal preocupação não foi incorporada na prática cladística, reverberando-se no centro de problemas epistemológicos desta ciência atrofiada.

3. A unidade da biologia sistemática: o semaforonte e as suas dimensões

Frente ao complexo mosaico de influências filosóficas e científicas que Hennig absorve e cita sistematicamente ao longo de sua obra, com destaque dos nomes de Ludwig von Bertalanffy [1901-1972], Theodor Ziehen [1862-1950], Rudolf Carnap

[1891-1970], Walter Zimmermann [1892-1980], Bernhard Rensch [1900-1990] e Nicolai Hartmann [1882-1950] (RIEPEL, 2007a, p. 346), fica claro que as suas inferências podem ser tratadas como frutos desenvolvidos através de um processo de criteriosa exploração bibliográfica. No caso das formalizações acerca do semaforonte, não é diferente. Reclamando da falta de intimidade que os biólogos possuem com conceitos como o de continuum quadridimensional do espaço-tempo, Hennig cita Torrey (a partir de uma revisão de DABLOW, 1942): “cada forma descritível é apenas uma parte arbitrária do todo, determinada pelo ponto no tempo escolhido” e chama atenção para o fato de que “um mesmo e único indivíduo assume diferentes posições dentro dos sistemas, em diferentes momentos de sua vida” (HENNIG, 1966, p. 6). Embebido pelo empirismo lógico, substituindo uma ontologia de substâncias por uma ontologia de eventos (RIEPEL, 2007a, p. 356), Hennig defende que:

“Para a emergência de novas questões, devemos primeiro formular os fatos conhecidos... A primeira questão é a existência dos organismos como portadores de caracteres... As relações ontogenéticas entre diferentes portadores de caracteres só devem ser determinadas secundariamente pelos sistematistas, com grande dificuldade” (HENNIG, 1966, p. 30).

Partindo dessas premissas, ele postula que não deveríamos colocar o indivíduo ou a própria espécie como unidade da sistemática biológica; “ao contrário, deveria ser o organismo ou o indivíduo em um ponto específico do tempo, ou, melhor ainda, durante um certo período teoricamente infinitamente pequeno de sua vida” (HENNIG, 1966, p. 6). A esta unidade, Hennig dá o nome de *semaforonte*, o “portador de caráter”, ressaltando que:

“A definição do semaforonte como um indivíduo durante um certo período de tempo, por mais breve que seja (não "em um ponto no tempo"), tem a vantagem de que ele possa ser pensado mais simplesmente como atuando por e evidenciando processos biológicos. Nenhuma declaração de aplicação geral pode ser feita sobre por quanto tempo um semaforonte existe como uma constante entidade sistematicamente útil. Depende da taxa de alteração dos diferentes caracteres. No extremo máximo, seria aproximadamente congruente com a duração da vida do indivíduo. Em muitos outros casos, particularmente em organismos que passam por processos metamórficos e ciclomórficos, seria notavelmente mais curto” (HENNIG, 1966, p. 6)

Segundo esta formalização, “os semaforontes individuais estão conectados – causalmente - por complexos de semaforontes (o que chamamos de indivíduo) através de relações que nós chamamos ontogenéticas” (HENNIG, 1966, p. 18). Para contemplar a diversidade de condições de manifestação empírica de semaforontes de uma mesma

linhagem, Hennig discute os fenômenos do metamorfismo (p. 33), do polimorfismo (p. 35) e do ciclomorfismo (p. 42), elucidando os graus de variabilidade que podem ser observados no decorrer do exercício metodológico da holomorfologia comparativa. Por isso, é a partir dos semaforontes que os sujeitos podem inferir os diferentes níveis de hipóteses hologenéticas para explicar seus traços, sejam elas ontogenéticas, tokogenéticas ou filogenéticas. Estas delimitações conceituais elucidam a marcante preocupação do pai da filogenética em considerar as dimensões metafísicas e epistemológicas da unidade empírica da sistemática biológica (HAVSTAD, ASSIS & RIEPPEL, 2015, p. 580).

Fortemente ligada ao laborioso processo de conceituação do semaforonte, há uma visão sistêmica diretamente abstraída de algumas obras de Ludwig Von Bertalanffy (autor que tempos depois organiza a influente obra *Teoria Geral dos Sistemas*, de 1968), principalmente dos dois volumes do livro *Theoretische Biologie*, de 1932 e 1942. Depois de discutir diversas visões *emergentistas*, Hennig sintetiza suas concordâncias no sentido de que “um processo que representa a interação de vários processos parciais nem sempre pode ser totalmente compreendido com base no conhecimento apenas dos processos parciais” (HENNIG, 1966, p. 200). Desta forma, podemos ver a incorporação de uma ontologia sistêmica-processual como outro elemento metafísico fundamental da epistemologia presente na teoria filogenética (RIEPEL, 2016, p. 300). Hennig faz questão de citar os três passos que Bertalanffy defende pelos quais a biologia teórica deveria passar para tornar-se uma ciência madura: (1) o ordenamento simples e comparativo dos objetos através da descrição; (2) a formulação de regras causais, holísticas e históricas que unificassem os fenômenos biológicos; e (3) o desenvolvimento, com a ajuda de premissas teóricas, de leis dos fenômenos biológicos. É neste sentido que, incorporando também o conceito de *multiplicidade multidimensional*, do filósofo Theodor Ziehen, Hennig, preocupado com a etapa de descrição dos objetos biológicos, infere que podemos interpretar as principais direções de sua diversidade como “dimensões” (sejam elas de natureza molecular, fisiológica, morfológica, comportamental, entre outras), tendo em vista que “as diferenças entre todos esses sistemas são determinadas pelas relações particulares das quais eles são uma expressão concreta” (HENNIG, 1966, p. 4). É a partir dessa multidimensionalidade do

semaforonte que a relação entre sistemática biológica e sistemática filogenética pode ser elucidada.

Sintetizado, o semaforonte: (1) é o *fato* da sistemática biológica, e por isso, sua unidade empírica básica; (2) pode ser ou não de natureza *atemporal*, tendo em vista que é determinado pela natureza (temporalizada ou não) dos caracteres que manifesta. Ou seja, cada semaforonte possui uma assinatura temporal única, condicionada pela história causal que determina seu conjunto de caracteres; (3) tem uma natureza multidimensional, englobando os diferentes níveis de organização/informação dos sistemas biológicos; (4) é abstraído ao longo do processo metodológico na forma de hipóteses descritivas, que refletem os possíveis recortes do *fenômeno emergente da interação sujeito-fato*.

4.Os sistemas possíveis da sistemática biológica e seu sistema geral de referência

“A tarefa da sistemática biológica seria mais simples caso houvesse apenas um único organismo temporalmente imutável..., mas, tendo em vista que existe um enorme número de diferentes organismos que estão constantemente mudando no tempo, a tarefa da sistemática biológica é muito mais complicada” (HENNIG, 1966, p. 4).

Partindo das já discutidas delimitações em torno do semaforonte e de sua relação com um projeto de biologia teórica, fica mais claro entender a relação entre sistemática filogenética e sistemática biológica. Indo muito além de separar os possíveis sistemas da sistemática biológica entre sistemas práticos ou gerais (MAYR, 1982, p. 148), Hennig mostra a incapacidade de não recorrer aos sistemas não-filogenéticos, e mais do que isso, propõe que "as relações entre eles, cuja natureza é determinada pela relação que as diferentes dimensões da complexidade multidimensional dos indivíduos mantêm entre si, podem ser sujeitos a investigação científica” (HENNIG, 1966, p. 4). É por essa linha que ele tenta explicar as diferenças entre esses sistemas possíveis da sistemática biológica:

“As diferenças entre os sistemas se desenvolvem apenas porque os objetos básicos são portadores de diferentes caracteres de natureza morfológica, ecológica, fisiológica ou outra, e portanto, aparecem como membros de um sistema fisiológico (ou de diferentes sistemas fisiológicos, dependendo do que se leva em consideração- todos os caracteres fisiológicos, ou apenas alguns deles - como a totalidade), de um ou vários sistemas ecológicos, morfológicos e outros” (HENNIG, 1966, p. 5)

A esta totalidade, que reflete a já comentada tendência holística e sistêmica subjacente à teoria filogenética (RIEPPPEL, 2016, p. 105), Hennig dá o nome de *holomorfia*, ou seja, a totalidade desses caracteres que o semaforonte manifesta, fazendo dele a expressão empírica concreta de uma construção multidimensional (HENNIG, 1966, p. 7). É por isso que a teoria filogenética reclama a já comentada *metodologia holomorfológica comparativa*, a única capaz de abraçar a multidimensionalidade da unidade empírica necessária para realizar inferências de relacionamentos genealógicos entre diferentes semaforontes, nos diferentes níveis de organização hierárquica englobados pelas *relações hologenéticas*, como esquematizado por (HENNIG, 1966, p. 31). Isto difere dos sistemas não-filogenéticos, que fazem seu recorte analítico específico dentro dessa multidimensionalidade. É somente a partir dessa discriminação que podemos começar a entender melhor o objetivo geral da sistemática biológica, partindo de que:

“No semaforonte, encontramos o elemento que deve ser idêntico em todos os sistemas concebíveis da biologia, na medida em que estes estão relacionados aos objetos naturais vivos e não a propriedades particulares da vida ou a processos específicos da vida. Portanto, é possível investigar as relações entre os diferentes sistemas, que por si só são completas e basicamente igualmente justificadas e igualmente necessárias. Isso é feito de maneira útil, escolhendo um sistema como o sistema geral de referência com o qual todos os outros são comparados. Criar um sistema geral de referência (a sistemática filogenética) e investigar as relações que se estendem dele a todos os outros sistemas possíveis e necessários em biologia é a tarefa da sistemática (biológica)” (HENNIG, 1966, p. 7)

Hennig explica o porquê de o historicismo inerente às linhagens não ser somente mais uma propriedade da vida, mas justamente a propriedade central da qual os outros sistemas possíveis derivam. Um reflexo disso é a sua defesa formal da realidade da linhagem, um novo tipo de indivíduo biológico. Ele traz essa tese da obra de Nicolai Hartmann (1942), a complementa e a torna num elemento ontológico fundamental de sua teoria. Essa tese é enriquecida posteriormente em diversas discussões (GRIFFITHS, 1974; GHISELIN, 1974, 1997; HULL, 1978, 1984, 1994; CAPONI, 2011c), acabando por mostrar que a linhagem tem a propriedade de organizar-se num tipo diferente de hierarquia (ELDREDGE, 1985, p. 166; SALTHER, 1985, p. 19; CAPONI, 2018, p. 42), discrepante com a natureza das hierarquias existentes nos sistemas, outro tipo de indivíduo biológico (CAPONI, 2011c, 2012). Ele declara:

“Somente a dimensão genética¹ não pode ser quebrada posteriormente; isso corresponde à naturalmente dada dimensão do tempo. Nesta dimensão, as relações ontogenéticas dos diferentes estágios da vida do indivíduo (os semaforontes), as relações genealógicas dos indivíduos (tokogenéticas) e as relações filogenéticas das espécies podem ser representadas com total precisão e clareza”... e, por isso, “o fato de a sistemática filogenética investigar a divisão da vida em uma multiplicidade de organismos diferentes, e tentar entender a estrutura dessa multiplicidade do ponto de vista de seu desenvolvimento histórico, não é contraditório, porque o fato da existência dessa multiplicidade e seu desenvolvimento histórico é tão característico da vida quanto qualquer outra propriedade determinável.” (HENNIG, 1966, p. 26)

E, na conclusão do seu livro, depois de usar vários exemplos empíricos para defender escolhas específicas tomadas na construção de sua metodologia, complementa a discriminação entre o sistema filogenético e os possíveis sistemas não-filogenéticos através da seguinte analogia:

“Os sistemas tipológicos, onde quer que sejam usados, têm apenas um valor cognitivo limitado, embora ninguém discuta que eles possuam esse valor restrito. O sistema filogenético, por outro lado, com sua cronologia exata de todos os eventos reconhecíveis (livres de julgamentos de valor) da história real da filogenia, têm o mesmo significado universal para todas as pesquisas filogenéticas, como tem, por exemplo, o mapa topográfico como base para todas as outras apresentações cartográficas possíveis ou desejáveis nos campos da geografia e outras geociências.” (HENNIG, 1966, p. 239)

Tendo em vista a história de desenvolvimento metodológico da cladística contemporânea, e o atual mosaico de modelos de inferência filogenética, de que forma podemos avaliar a conservação dessa relação, epistemologicamente crucial, entre a multidimensionalidade do semaforonte e a interdependência entre sistemática biológica e a sistemática filogenética?

5. A transmutação da teoria hennigiana e a crise cladística

Antes de tudo, é interessante destacar o porquê a teoria e o método filogenético hennigiano, supostamente, não terem sido suficientes para a sistemática, de forma a não consolidarem inteiramente o terreno para a prática de uma nova ciência normal (*sensu* KUHN, 1962), independentemente dos programas de pesquisa (*sensu* LAKATOS, 1978) existentes. Apesar de Hennig ter declarado explicitamente a natureza qualitativa do seu método para uma sistemática filogenética, ele ter-se guiado por uma lógica de

¹ O termo “dimensão genética”, na obra de Hennig, está ligado a ideia de *gênese, origem*, com uma conotação que não se refere à genética tal como a conhecemos. Para isso, ele usa o termo *genética de populações*.

iluminação recíproca não constitui a prática de um raciocínio circular (HENNIG, 1966, p. 21), mas é fruto da já discutida matriz holística-sistêmica que subjaz a ontologia dos fatos/objetos da sistemática. Alguns autores, como Felsenstein (2004), não obstante, interpretam a validade do método hennigiano na sistemática biológica de outra forma. Num capítulo especificamente destinado a elucidar aspectos históricos e filosóficos que fizeram parte do desenvolvimento da cladística, a *incongruência entre caracteres* (quando a inter-relação entre as hipóteses de séries de transformações abstraídas de diferentes semaforontes “contam” diferentes histórias genealógicas, incompatíveis entre si) é apontada como a principal lacuna da obra de Hennig. O seu *princípio auxiliar* (HENNIG, 1966, p. 121) foi interpretado como um recurso metodológico ambíguo, abrindo portas para a subsequente, e também supostamente necessária, algoritmização do método da sistemática filogenética (FELSENSTEIN, 2004, p. 138), resgatando elementos centrais do processo de algoritmização que vinha sendo desenvolvido na taxonomia numérica. A visão aqui defendida é que a algoritmização do método filogenético, além de não ser uma “necessidade teleológica de desenvolvimento” desta ciência, representa justamente sua transformação perante fatores sociológicos vigentes no campo da sistemática biológica. É neste sentido que podemos analisar mais objetivamente como muitos desses elementos, que são as raízes das principais linhas metodológicas da cladística contemporânea, já eram vigentes no terreno da sistemática biológica antes mesmo da incorporação das ideias de Hennig.

Tendo em vista que, “em mudanças conceituais, conexões causais são essenciais” (HULL, 1988, p. 155), podemos trazer à tona uma série de incrementações metodológicas deste período pré-hennigiano, marcado principalmente pela publicação de uma série de algoritmos: começam partindo de um descompromisso com o descobrimento de relações genealógicas (MICHENER & SOKAL, 1957, p. 130), passam pelo levantamento de um *princípio de evolução mínima* como forma de inferir filogenias (EDWARDS & CAVALLI-SFORZA, 1963, p. 105), e em pouco tempo chegam até a algoritmos, para os quais o uso “exige a premissa de que a natureza (da evolução) é de fato parcimoniosa” (CAMIN & SOKAL, 1965, p. 323). É destacável, como o próprio Felsenstein (2004, p. 123) nota, que é somente a partir da sincronia entre este estágio da sistemática biológica e a emergência e relativa popularização das “máquinas computacionais”, que os algoritmos ganham imensa força, assumindo papéis

de “solucionadores” de problemas metodológicos de natureza quantitativa. Além disso, a influência da nova síntese, junto ao crescimento exponencial da biologia molecular, trouxe, ainda nesse período, algoritmos direcionados especificamente para a análise de sequências proteicas (ECK & DAYHOFF, 1966). A partir daí, dentro das dimensões dos semaforontes, o tipo de informação biológica significativa filogeneticamente foi sendo recortado. Eis aí o início do longo processo de atrofiação da multidimensionalidade do semaforonte, mesmo antes de sua formalização e possível incorporação na sistemática biológica, o que não interrompeu o processo. Os anos que precedem a parcial incorporação do *Phylogenetic Systematics* ainda assistem ao surgimento de algoritmos para a reconstrução de caracteres ancestrais (KLUGE & FARRIS, 1969), e para a inferência, entre filogenias possíveis, de uma árvore mais parcimoniosa (FARRIS, 1970).

É somente no começo da década de 70, 20 anos após a publicação do *Grundzüge*, e quatro anos após sua tradução para o inglês, que um “método complementar”, baseado no uso do princípio da parcimônia, é explicitamente ligado à teoria hennigiana (FELSENSTEIN, 2004, p. 138), através da seguinte inferência:

“Infelizmente, o AIV (axioma que defende que o número de apomorfias identificadas nos caracteres de um agrupamento de espécies é proporcional ao suporte de que esse grupo é monofilético) não é suficientemente detalhado para nos permitir selecionar um critério único para a escolha de uma árvore mais preferível. Sabemos que as árvores nas quais os grupos monofiléticos compartilham muitos passos são preferíveis às árvores nas quais isso não é verdade. Mas o AIV lida apenas com grupos monofiléticos únicos e não nos diz como avaliar uma árvore que consiste em vários grupos monofiléticos. Um critério amplamente usado – a parcimônia - poderia ser usado para selecionar árvores. Isso estaria de acordo com a AIV, já que em uma árvore parcimoniosa, as OTU’s (unidades taxonômicas operacionais) que compartilham muitos estados (isso não é o mesmo que as OTU’s descritas por muitos dos mesmos estados) geralmente são colocadas juntas. Poderíamos argumentar que o critério de parcimônia seleciona uma árvore de acordo com a AIV “calculando a média”, em certo sentido, da preferência de todos os grupos monofiléticos da árvore. Outros critérios, no entanto, podem concordar com a AIV.” (FARRIS, KLUGE ECKARDT, 1970, p. 176).

Desde então, uma diversidade de modelos, baseados principalmente em parcimônia (FITCH, 1971; LE QUESNE, 1974; FARRIS, 1978; FELSENSTEIN, 1979; MICKEVICH, 1982; MICKEVICH & WHEELER, 1990; MICKEVICH & LIPSCOMB, 1991; GOLOBOFF, 1993, 1997; SALISBURY, 1999; FAITH & TRUEMAN, 2001; KJER, BLAHNIK & HOLZENTHAL, 2001), máximo-verossimilhança (SCHLUTER et al., 1997; LEWIS, 2001) e baesiano (HUELSENBECK, et al., 2003a, 2003b; NYLANDER et al., 2004; PAGEL et al., 2004;

RONQUIST, 2004) são os principais personagens de um grande mosaico metodológico que condiciona as inferências filogenéticas realizadas na cladística contemporânea. A crença de que novos modelos sempre serão mais eficientes do que os antigos (BROWER, 2016, p. 102; ASSIS, 2017, p. 3), acompanhadas de promessas regulares de aproximação a uma filogenia final (BORKENT, 2018, p. 108), além de reforçarem a incoerente hegemonia do “tree thinking” na sistemática biológica (SOUZA, 2017), refletem a verdadeiramente regular autoinvalidação subsequente das propostas filogenéticas anteriormente realizadas, já que, independentemente das relações entre os resultados dos diferentes modelos, eles não possuem uma justificação epistemológica coerente e segura perante as exigências que a teoria filogenética hennigiana reclama. Pior do que isso, nos moldes em que as inferências filogenéticas são realizadas atualmente, elas não se mostram nem como falseáveis nem como testáveis (FITZHUGH, 2016, p. 264). Diante desse mosaico metodológico, que reflete o estado da taxonomia cladística, podemos inferir, a partir do percurso de seu desenvolvimento, e até mesmo por conta de suas influentes raízes pré-hennigianas, que, epistemologicamente falando, essa ciência detém uma estrutura superficial (com foco na adequação descritiva), carecendo de uma estrutura profunda (com foco na adequação explicativa) (BROOKS & WILEY, 1985, p. 1), atrofiando a natureza explanatória que caracteriza o resultado do trabalho sistemático (HENNIG, 1966, p. 3) e revertendo a prioridade da genealogia em lugar da similaridade na ação metodológica. Assim, tornou-se comum que “uma hipótese filogenética seja baseada, antes de tudo, numa comparação entre matrizes de caracteres, ao invés de uma cuidadosa determinação da polaridade de cada estado de caráter” (BORKENT, 2018, p. 108). Com o número de análises moleculares há muito tempo aumentando a uma taxa maior do que as análises morfológicas (SANDERSON, et al., 1993, p. 563; ASSIS, 2014, p. 5), dentro do já comentado grande mosaico metodológico existente atualmente (ASSIS, 2014, p. 3), há claramente um problema na identificação daquelas condições sob as quais os métodos e modelos específicos funcionam. Esse quadro geral acaba por desunificar um possível programa universal para a sistemática filogenética, que é justamente a base de sua propriedade teórica enquanto sistema geral de referência da sistemática biológica.

A atrofia da teoria hennigiana subjacente a esse processo de incrementações pode ser evidenciada, por exemplo, através da análise do tratamento do conceito de

caráter na inferência filogenética atual. Foi observado que a inferência de caracteres, tanto morfológicos quanto moleculares, funcionam em dois níveis diferentes de discurso na sistemática: no nível de linguagem do objeto (onde as declarações de caracteres são realizadas com base nos semaforontes sob investigação, relatando hipóteses observacionais de morfologia ou dados de sequência molecular, embora não infalivelmente), e no nível da metalinguagem (onde as declarações de caracteres não são mais comparadas com os espécimes sob investigação, mas entre si, na busca de sua coerência máxima em relação a uma hierarquia) (RIEPPPEL, 2004, p. 14). Isto se reflete na distinção entre homologia primária e secundária (DE PINNA, 1991, p. 372), direcionando o trabalho sistemático no cumprimento de seus papéis descritivos e explanatórios (HEMPEL, 1965, p. 139; HENNIG, 1966, p. 3; FITZHUGH, 2012, p. 42). Nesse sentido, ao observarmos uma análise cladística contemporânea, uma hierarquia que expressa possíveis relações filogenéticas é determinada a priori pelo alinhamento de sequências de acordo com um determinado modelo adotado, ou pelo princípio da parcimônia, e não o contrário. Analisando o tratamento incoerente que é dado atualmente à série de transformação, corroborando esta perspectiva, pode-se notar que “nenhum procedimento especial é necessário para gerar hipóteses de homologia; elas já existem” (GRANT & KLUGE, 2004, p. 28). Todo esse cenário reflete a “instrumentalização” da sistemática filogenética (*sensu* RIEPPPEL, 2007b), onde o instrumentalismo abandona a visão das ciências como um processo direcionado pela verdade, que busca uma relação de correspondência crescente de suas teorias com uma realidade existente fora de nossa mente. Desde então, apenas há a busca da “adequação empírica” de suas teorias, levando em conta apenas os dados e os métodos de análise disponíveis na época. O apelo à parcimônia, e a conseqüente mudança para o instrumentalismo, representam um legado tecno-empirista que, após o suposto fim da taxonomia numérica, aparece novamente na sistemática contemporânea (KEARNEY & RIEPPPEL, 2006, p. 376). Essa situação reforça a inferência de que “a cladística transformada, quando desinvestida da teoria da evolução, torna-se uma atividade estritamente metodológica” (CHRISTOFFERSEN, 1995, p. 451), reduzindo-se a uma disputa entre modelos computacionais “que se justificam com convicção porque são simples, se auto-alimentam e são quase imunes a críticas” (BORKENT, 2018, p. 131). Ironicamente, como já discutido, Hennig teve muito cuidado em ressaltar a necessidade

da discriminação entre identificar similaridade e identificar relação genealógica, traço que aparentemente a cladística não herdou. Esta “reversão cladística da sistemática filogenética hennigiana” reflete o abandono para com a matriz metafísica e epistemológica que Hennig teve o cuidado de construir em torno da unidade da sistemática biológica, desconfigurando o ideal do método holomorfológico comparativo e, conseqüentemente, atrofiando a teoria filogenética subjacente. Exemplificando, um termo nuclear da quebra da similaridade, como o de sinapomorfia, é empregado nas análises atuais de uma forma pela qual pode ser significativamente criticado, já que, “nas análises baseadas em modelo, tendências sinapomórficas, e não sinapomorfias discretas, são inferidas estatisticamente (por mapeamento da incerteza)” (ASSIS, 2014, p. 5). Isto sem falar quando as hipóteses, baseadas em índices estatísticos, se descomprometem totalmente da indicação de uma sinapomorfia (ASSIS, 2017, p. 1). Retrospectivamente:

“Podemos concluir que aperfeiçoar os métodos de medir a similaridade básica geral não tem significado para a sistemática filogenética. Se o tamanho absoluto das diferenças na forma não é uma medida confiável de parentesco filogenético, devemos perguntar se alguma outra maneira de avaliar essas diferenças não seria um meio melhor de descobrir relações filogenéticas” (HENNIG, 1966, p. 88)

6. Conclusões

Feita essa análise do distanciamento teórico que se deu entre a cladística contemporânea e a teoria-base da qual derivou-se, a sistemática filogenética hennigiana, podemos começar a entender melhor o bloqueio da relação idealizada e formalizada por Hennig entre a sistemática biológica e seu sistema geral de referência, já que alguns elementos conceituais e metodológicos fundamentais foram ignorados ou modificados. Não é à toa que podemos observar uma clara e crescente hegemonia das filogenias baseadas em dados moleculares (BORKENT, 2018, p. 119), assim como seu efeito ofuscante que, de forma desintegrada, negligencia a taxonomia tradicional (WHEELER, 2004, p. 571; ASSIS, 2017, p. 3). Somente com a priorização da genealogia perante a similaridade, nós poderemos incorporar, através do método holomorfológico comparativo, uma malha causal que explique o compartilhamento diferencial de caracteres entre os semaforontes, criando uma hierarquia que reflita as relações entre as linhagens, enfim, sistematizando-as. Para isso, a multidimensionalidade do semaforonte precisa ser respeitada, o que exige uma reconfiguração do multifacetado programa de

pesquisa vigente na área da sistemática, implicando na inevitabilidade de ter que lidar com sérios fatores sociológicos presentes nesse empreendimento científico, os mesmos que também estiveram por trás da própria atrofia da teoria hennigiana. Diante de uma forte tendência estatística presente nas ciências biológicas (PIGLIUCCI, 2012, p. 294), a filosofia da biologia possui um papel fundamental no processo de elucidação destas incongruências epistemológicas presentes nas áreas que integram a biologia evolutiva (LAPLANE *et al.*, 2019, p. 3950; PIGLIUCCI, 2012, p. 294; CAPONI, 2007, p. 202). Somente através de um sistema geral de referência ontologicamente e epistemologicamente bem assentado, que sirva para todo o universo de sistemas possíveis da sistemática biológica, incluindo a prática da taxonômica tradicional (WHEELER, 2004, p. 571), teremos uma relação mais adequada e integrada entre causas e efeitos (HEMPEL, 1965, p. 139); entre padrões e processos (ELDREDGE & CRACRAFT, 1980; NELSON & PLATNICK, 1981); e entre a biologia evolutiva e a biologia funcional (MAYR, 1961; CAPONI, 2000, 2004). Essa integração tem o potencial de condicionar todo o campo da biologia teórica para um estágio mais avançado de seu amadurecimento, assim como Hennig idealizou, citando Bertalanffy, e é só retornando a um refinamento teórico e metodológico de seu sistema geral de referência (BORKENT, 2018, p. 107), de forma a integrar toda a diversidade de dados biológicos existentes na multidimensionalidade dos semaforontes, que poderemos reverter esse processo.

Referências Bibliográficas

- AMORIM, Dalton de S. *Fundamentos de Sistemática Filogenética*. Ribeirão Preto, SP. Holos Editora, 2009.
- ASSIS, Leandro C. S. Homology assessment in parsimony and model-based analysis: two sides of the same coin. *Cladistics*, 31, 315-320, 2014.
- ASSIS, Leandro C. S. The jazz of cladistics. *Systematics and Biodiversity*, 15, 385-390, 2017.
- BERTALANFFY, Ludwig V. *Theoretische Biologie*. Volume I, Berlin, Gebrüder Borntraeger, 1932.
- BERTALANFFY, Ludwig V. *Theoretische Biologie*. Volume II, Berlin, Gebrüder Borntraeger, 1942.

- BERTALANFFY, Ludwig V. *General System Theory: Foundations, Development*. New York: George Braziller, 1968.
- BORKENT, Art. The state of phylogenetic analysis: narrow visions and simple answers – examples from the díptera (flies). *Zootaxa*, 4374, 107-143, 2018.
- BROOKS, Daniel R. & WILEY, Edward O. Theories and methods in different approaches to phylogenetic systematics. *Cladistics*. 1: 113-126, 1985.
- BROWER, Andrew V. Z. Are we all cladists? In: D. Williams, M. Schmitt, & Q. Wheeler (Eds.), *The future of phylogenetic systematics: The legacy of Willi Hennig*, Cambridge: University Press, p. 88-114, 2016.
- BRUNDIN, Lars. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomide midges. *K. svenska Vetensk, Akad. Handl*, (4), 11:1-472, 1966.
- CAMIN, Joseph H. & SOKAL, Robert R. A Method for Deducing Branching Sequences in Phylogeny. *Evolution*, 19(3): 311-326, 1965.
- CAPONI, Gustavo. Cómo y por qué de lo viviente. *Ludus Vitalis*, México, v. 8, n.14, p. 67-102, 2000.
- CAPONI, Gustavo. La distinción entre Biología Funcional y Biología Evolutiva como clave para la discusión del Reduccionismo en Ciencias de la Vida. *Cadernos de História e Filosofia da Ciência* (UNICAMP), Campinas SP, v. 14, n.1, p. 119-157, 2004.
- CAPONI, Gustavo. La Filosofía de la Biología y el futuro de la Biología Evolucionaria. *Ludus Vitalis*, v. 15, p. 199-202, 2007.
- CAPONI, Gustavo. La consolidación del Programa Adaptacionista. *Scientiae Studia* (USP), v. 9, p. 739-776, 2011a.
- CAPONI, Gustavo. Las apomorfias no se comen: diseño de caracteres y funciones de partes en Biología. *Filosofia e História da Biologia*, v. 6, p. 251-266, 2011b.
- CAPONI, Gustavo. Los linajes biológicos como individuos. *Ludus Vitalis*, v. 19, p. 17-48, 2011c.
- CAPONI, Gustavo. Linajes y sistemas: dos tipos de individuos biológicos. *Scientiae Studia* (USP), v. 10, p. 243-268, 2012.
- CAPONI, Gustavo. Coesão sistêmica e coesão genealógica: mais uma precisão sobre a individualidade dos táxons. *Filosofia e História da Biologia*, v. 13, p. 41-60, 2018.
- CHRISTOFFERSEN, Martin L. Cladistic taxonomy, phylogenetic systematics, and evolutionary ranking. *Systematic Biology*, 44: 440– 454, 1995.
- ECK, Richard V. & DAYHOFF, Margaret O. Atlas of Protein Sequence and Structure. *National Biomed. Res. Found.*, Silver Spring, MD, 1966.
- EDWARDS, Anthony & CAVALLI-SFORZA, Luca. The reconstruction of Evolution. *Annual of Human Genetics*, 27: 105, 1963.

- ELDREDGE, Niles & CRACRAFT, Joel. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia University Press, New York, 1980.
- ELDREDGE, Niles. *Unfinished synthesis*. Oxford: Oxford University, 1985.
- FAITH, Daniel & TRUEMAN, John W. H. Towards an inclusive philosophy for phylogenetic inference. *Systematic Biology*, 50: 331-350, 2001
- FARRIS, James S. Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology*, 19: 83-92, 1970.
- FARRIS, James S; KLUGE, Arnold & ECKARDT, Michael. A numerical approach to phylogenetic systematics. *Systematic Zoology*, 19, 172–189, 1970.
- FARRIS, James S. Inferring phylogenetic trees from chromosome inversion data. *Systematic Zoology*, 27: 275-284, 1978.
- FELSENSTEIN, Joseph. Alternative methods of phylogenetic inference and their interrelationship. *Systematic Zoology*, 28: 49–62, 1979.
- FELSENSTEIN, Joseph. *Inferring phylogenies*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc, 2004.
- FITCH, Walter M. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specified tree topology. *Systematic Zoology*, 20: 406–416, 1971.
- FITZHUGH, Kirk. Abductive inference: implications for ‘Linnean’ and ‘phylogenetic’ approaches for representing biological systematization. *Evolutionary Biology*, 35: 52–82, 2008.
- FITZHUGH, Kirk. The limits of understanding in biological systematics. *Zootaxa*, 3435: 40–67. 2012.
- FITZHUGH, Kirk. Phylogenetic hypotheses: neither testable nor falsifiable. *Evolutionary Biology*, 43: 257–266, 2016.
- GHISELIN, Michael. A radical solution to the species problem. *Systematic Zoology*, 23: 536-544, 1974.
- GHISELIN, Michael. *Metaphysics and the origin of species*. Albany: SUNY, 1997.
- GOLOBOFF, Pablo A. Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9: 83-91, 1993.
- GOLOBOFF, Pablo A. Self-weighted optimization: Tree searches and state reconstructions under implied transformation costs. *Cladistics*, 13: 225-245, 1997.
- GRANT, Taran & KLUGE, Arnold. Transformation series as an ideographic character concept. *Cladistics*, 20:29–31, 2004.
- GRIFFITHS, Graham. On the foundations of biological systematics. *Acta Biotheoretica*, 23: pp.85-131, 1974.

- HARTMANN, Nicolai. *Systematische Philosophie*. Berlin, Stuttgart u, 1942.
- HAVSTAD, Joyce; ASSIS, Leandro C. S.& RIEPPEL, Olivier. The semaphorontic view of homology. *Journal of Experimental Zoology (Molecular Development and Evolution)*, 324B:578-587, 2015.
- HEMPEL, Carl G. *Aspects of scientific explanation and other essays in the philosophy of science*. New York: The Free Press, 1965.
- HENNIG, Willi. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin: Deutscher Zentralverlag, 1950.
- HENNIG, Willi. *Phylogenetic Systematics*. Urbana, Ill. University of Illinois Press, 1966.
- HENNIG, Willi. *Elementos de una sistemática filogenética*. Buenos Aires: EUDEBA, 1968.
- HUELSENBECK, John P; et al. Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary theory. *Science*, 294: 2310-2314, 2003a.
- HUELSENBECK, John P; NIELSEN, Ramus & BOLLBACK, Jonathan, P. Stochastic mapping of morphological characters. *Systematic Biology*, 52, 131-158, 2003b.
- HULL, David. *The logic of phylogenetic taxonomy*. Dissertation (Doctor of Philosophy) – Department of the History and Philosophy of Science, Indiana University, Indiana, 1964.
- HULL, David. Historical entities and historical narratives. In HOOKWAY, C. (ed.) *Minds, Machines and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 17-42, 1984.
- HULL, David. *Science as a process: an evolutionary account of the social and conceptual development of science*. Chicago: University of Chicago Press, 1988.
- HULL, David. A matter of individuality. In SOBER, E. (ed.) *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*. Cambridge: MIT Press, 193-217, 1994 [1978].
- KEARNEY, Michael & RIEPPEL, Olivier. Rejecting the given in systematics. *Cladistics*, 22:369–377, 2006.
- KJER, Karl M; BLAHNIK, Roger J. & HOLZENTHAL, Ralph W. Phylogeny of the Trichoptera (caddisflies): Characterization of signal and noise within multiple datasets. *Systematic Biology*, 50: 781-816, 2001.
- KLUGE, Arnold G. & FARRIS, James S. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematics Zoology*, 18, 1–32, 1969.
- KUHN, Thomas S. *The structure of scientific revolutions*. Chicago: University of Chicago Press, 1962.
- LAKATOS, Imre. *The methodology of scientific research programmes*. Philosophical Papers Volume 1, Cambridge University Press, 1978.

- LANKESTER, Edwin R. On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements. *Annals and Magazine of Natural History*. 6(31): 34–43, 1870.
- LAPLANE, Lucie; et al. Why science needs philosophy. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116:(10), p. 3948-3952, 2019.
- LE QUESNE, Walter J. The uniquely evolved character concept and its cladistic application. *Systematic Zoology*, 23: 513–517, 1974.
- LEWIS, Paul O. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology*, 50: 913-925, 2001.
- MAYR, Ernst; LINSLEY, Gordon, E.; USINGER, Robert, L. *Methods and principles of systematic zoology*. New York: McGraw-Hill Publications, 1953.
- MAYR, Ernst. Cause and effect in biology. *Science*, 131, 1501–1506, 1961.
- MAYR, Ernst. *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge: Harvard University Press, 1982.
- MICHENER, Charles D. & SOKAL, Robert R. A quantitative approach to a problem in classification. *Evolution* 11: 130-162, 1957.
- MICKEVICH, Mary. F. Transformation series analysis. *Systematic Zoology*, 31: 461-478, 1982.
- MICKEVICH, Mary F. & WHEELER, Susan J. Evolutionary character analysis: Tracing character change on a cladogram. *Cladistics*, 6: 137-170, 1990.
- MICKEVICH, Mary & LIPSCOMB, Diana. Parsimony and the choice between different transformations for the same character set. *Cladistics* 7: 111-139, 1991.
- NELSON, Gareth. "Cladism" as a philosophy of classification. *Systematic Zoology*. 20:373-376, 1971.
- NELSON, Gareth & PLATNICK, Norman. *Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, New York, 1981.
- NYLANDER, Johan, A. A; et al. Bayesian phylogenetic analysis of combined data. *Systematic Biology*, 53:47–67, 2004.
- PAGEL, Mark; MEADE, Andrew & BARKER, Daniel. Bayesian estimation of ancestral character states on phylogenies. *Systematic Biology*, 53:673–684, 2004.
- PIGLIUCCI, Massimo. On the Different Ways of “Doing Theory” in Biology. *Biological Theory*, 7, (4): 287-297, 2012.
- DE PINNA, Mario C.C. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7, 367–394, 1991.

- RIEPPPEL, Olivier. The language of systematics, and the philosophy of total evidence. *Systematics and Biodiversity*, 2:9–19, 2004.
- RIEPPPEL, Olivier. The metaphysics of Hennig's phylogenetic systematics: Substance, events and laws of nature. *Systematics and Biodiversity*, 5 (4): 345-360, 2007a.
- RIEPPPEL, Olivier. The nature of parsimony and instrumentalism in systematics. *Journal of Zoological Systematics and Evolution*, 45(3), 177-183, 2007b.
- RIEPPPEL, Olivier. *Phylogenetic Systematics: Haeckel to Hennig*. Boca Raton (Florida): CRC Press (Taylor & Francis Group), 2016.
- RONQUIST, Fredrik. Bayesian inference of character evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 475–481, 2004.
- SALISBURY, Benjamin. Strongest evidence: Maximum apparent phylogenetic signal as a new cladistic optimality criterion. *Cladistics*, 15: 137-149, 1999.
- SALTHE, Stanley. *Evolving Hierarchical Systems*. New York: Columbia University Press, 1985.
- SANDERSON, Michael J; et al. The growth of phylogenetic information and the need for a phylogenetic database. *Systematic Biology*, 45: 562-568, 1993.
- SANTOS, Charles M. D. Os dinossauros de Hennig: sobre a importância do monofiletismo para a sistemática biológica. *Scientiae Studia*. São Paulo, v.6, n.2, p. 179-200, 2008.
- SANTOS, Charles M. D. S.& KLASSA, Bruna. Sistemática Filogenética Hennigiana: revolução ou mudança no interior de um paradigma? *Scientiae Studia*, São Paulo, v. 10, n. 3, 593-612, 2012.
- SCHLUTER, Dolph; et al. Likelihood of ancestors states in adaptive radiation. *Evolution*, 51, 1699-1711, 1997.
- SCHMITT, Michael. *From Taxonomy to Phylogenetics - Life and Work of Willi Hennig*. Leiden (Boston): BRILL, 2013.
- SIMPSON, George, G. *Principles of animal taxonomy*. New York: Columbia University Press, 1961.
- SOKAL, Robert R. & SNEATH, Peter H. A. *Principles of numerical taxonomy*. W. H. Freeman, San Francisco, 1963.
- SOUZA, Rafael G. Críticas ao "Tree Thinking": elucidando o significado das relações filogenéticas. *Pesquisa e Ensino em Ciências Exatas e da Natureza*, 1(2): 115–130, 2017.
- WHEELER, Quentin D. Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 359(1444): 571–583, 2004.
- WHEELER, Quentin; ASSIS, Leandro C. S.& RIEPPPEL, Olivier. Heed the father of cladistics. *Nature*, 496, 295–296, 2013.