

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIODIVERSIDADE NEOTROPICAL)

FERNANDA DIAS DA SILVA

CONTRIBUIÇÕES PARA O CONHECIMENTO DA MORFOLOGIA HEMIPENIANA DE
LAGARTOS TEÍDEOS: REVISÃO BIBLIOGRÁFICA E MORFOLOGIA COMPARADA
DO HEMIPÊNIS DE DUAS ESPÉCIES DO GÊNERO *GLAUCOMASTIX* (SQUAMATA:
TEIIDAE)

RIO DE JANEIRO

2021

Fernanda Dias da Silva

CONTRIBUIÇÕES PARA O CONHECIMENTO DA MORFOLOGIA HEMIPENIANA DE
LAGARTOS TEÍDEOS: REVISÃO BIBLIOGRÁFICA E MORFOLOGIA COMPARADA
DO HEMIPÊNIS DE DUAS ESPÉCIES DO GÊNERO *GLAUCOMASTIX* (SQUAMATA:
TEIIDAE)

Dissertação submetida como requisito para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical), no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical), Instituto de Biociências, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro.

Orientador: Dr. Davor Vrcibradic

Coorientador: Dr. Pedro Henrique Moreira de Sousa Pinna

RIO DE JANEIRO

2021

Catálogo informatizado pelo(a) autor(a)

S586	<p>Silva, Fernanda Dias da Contribuições para o conhecimento da morfologia hemipeniana de lagartos teiídeos: revisão bibliográfica e morfologia comparada do hemipênis de duas espécies do gênero <i>Glaucomastix</i> (Squamata: Teiidae) / Fernanda Dias da Silva. -- Rio de Janeiro, 2021. 90 f</p> <p>Orientador: Davor Vrcibradic. Coorientador: Pedro Henrique Moreira de Sousa Pinna. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2021.</p> <p>1. Órgão genital masculino. 2. Sistemática filogenética. 3. Taxonomia. 4. Teiinae. I. Vrcibradic, Davor, orient. II. Pinna, Pedro Henrique Moreira de Sousa, coorient. III. Título.</p>
------	---

RIO DE JANEIRO

2021

Fernanda Dias da Silva

**CONTRIBUIÇÕES PARA O CONHECIMENTO DA MORFOLOGIA HEMIPENIANA
DE LAGARTOS TEÍDEOS: REVISÃO BIBLIOGRÁFICA E MORFOLOGIA
COMPARADA DO HEMIPÊNIS DE DUAS ESPÉCIES DO GÊNERO GLAUCOMASTIX
(SQUAMATA: TEIIDAE)**

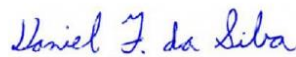
Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical) da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, como requisito para obtenção do título de Mestra em Ciências Biológicas.

Aprovada em 01 de abril de 2021.

Banca Examinadora



Dr(a). Davor Vrcibradic (Orientador)
(Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro/UNIRIO)



Dr(a). Daniel Fernandes da Silva
(Universidade Federal do Rio de Janeiro/UFRJ)



Dr(a). Leonardo dos Santos Avilla
(Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro/UNIRIO)

“Temo que seja a lógica da ciência que exerça maior fascínio sobre mim.”

Bertha Lutz

AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical) – PPGBIO, que forneceu os apoios técnicos necessários para a pesquisa ser desenvolvida, bem como a bolsa fornecida pelo apoio da Coordenação de Amparo à Pesquisa de Nível Superior – Brasil (CAPES), sem o qual eu não conseguiria concluir a pesquisa.

Meus imensos agradecimentos aos meus orientadores: Prof. Dr. Davor Vrcibradic e Dr. Pedro Henrique Sousa Pinna que me auxiliaram, aconselharam, ensinaram, corrigiram. Em especial, obrigada por toda a paciência que tiveram comigo (e sei que foi muita) em todos os processos da pesquisa. Sem dúvidas, o apoio técnico e amizade de vocês foi essencial para o meu crescimento pessoal e profissional. Fico extramamente feliz em dizer que finalizo essa jornada acadêmica com dois grandes amigos.

A todos professores que conheci ao longo das disciplinas cursadas, tanto no PPGBIO, quanto nos programas em que cursei disciplinas externas (PPGZOO/MNRJ e PPGEE/UERJ), sem os quais não teria tido tanto crescimento profissional.

A toda equipe do Laboratório de Biossistemática em Anfíbios (LABAN) e a equipe do Setor de Herpetologia do Museu Nacional, pela estrutura fornecida para o desenvolvimento da pesquisa. Em especial, gostaria de agradecer ao meu amigo Pedro Prado que, mesmo sem me conhecer, se dispôs a me ajudar e principalmente ensinar a técnica de preparação, que era essencial para o trabalho. Além de toda a atenção sempre que fiquei desesperada e perdida com as nomenclaturas terminológicas. Não tenho palavras que expressem minha gratidão, muito obrigada.

Também quero agradecer a duas pessoas muito especiais, que sem dúvida foram anjos na minha vida, mesmo que talvez nem tenham se dado conta da importância que tiveram. Refiro-me a eles como os meus “pais” herpetológicos, dado a todo carinho e atenção que sempre foram concedidos por eles. Camila Mattedi e Rafael Pontes, muito obrigada por todo carinho, atenção, puxões de orelha, conselhos e principalmente incentivo. O apoio de vocês foi essencial para que o sonho de cursar uma pós-graduação fosse concretizado. Fico extremamente feliz por ter conhecido vocês e pela amizade que temos.

Todos os meus amigos, principalmente aos meus amigos de infância (Eduardo Felipe Pires, Carolina Harder, Bárbara Martins, Beatriz Delfino, Reinaldo Lima, Matheus Tenório e Deivide

Casagrade - Juca), que mesmo longe, não deixam a amizade morrer e estão sempre aptos a me ajudarem e aconselharem. Em especial, gostaria de agradecer minha amiga Ana Beatriz de Almeida e meu companheiro Marlon Almeida dos Santos, por terem me ajudado nas partes burocráticas, por terem lido e relido mil vezes o trabalho, por suas mais sinceras opiniões, pelas palavras que me trouxeram calma e, não o bastante, por terem sido meu porto seguro nas etapas mais difíceis. Não tenho palavras que expressem o quanto sou grata a vocês.

Agradeço também a Rede Kunhã Asé de Mulheres na Ciência, que me receberam de braços abertos em um momento que o psicológico se abalava pelo cenário pandêmico, e que foram motivo de minha insistência e resistência. Vocês me mostraram que apesar de todas as dificuldades que nós mulheres encontramos no ambiente acadêmico, não podemos deixar a peteca cair. Me mostraram de onde tirar forças para continuar, e me trouxeram diversos momentos divertidos durante nossas reuniões e *happy hours*. Fiz amizades inestimáveis e sou muito feliz por fazer parte de uma rede que luta tanto por um meio acadêmico quanto por uma sociedade mais inclusiva, justa e sem preconceitos.

Meus agradecimentos mais importantes, é sem dúvidas, à minha família: pai (Lorival), mãe (Elaine), irmão (Fernando), cunhada (Fernada), sobrinhas (Laura e Luiza)! Sem vocês, nada disso seria possível. Obrigada por acreditarem em mim (mesmo sem entender a minha paixão pelos anfíbios e répteis). Em especial, ao meu pai, que sempre batalhou pela nossa família e nunca nos deixou faltar um sorriso no rosto. Mesmo que ele não esteja mais entre nós, todas as minhas conquistas pessoais e profissionais não teriam acontecido se ele não tivesse me ensinado coisas básicas como amor, dedicação, cuidado, honestidade e amor ao próximo. Você foi sem dúvida um homem e pai maravilhoso, que sempre esteve disposto a ajudar quem precisava. Seu coração era do tamanho do mundo e de ouro. Sou muito grata por ter tido você em minha vida, você vai estar sempre em nossos corações e principalmente em nossas conquistas, obrigada! A minha mãe por ser a mulher mais maravilhosa que conheço, por ter lutado para conquistar seus sonhos, quando o preconceito de “deixar a casa” para estudar era considerado comum. Você é uma guerreira, e sei que minha inspiração e luta se espelham em você. Ao meu irmão e cunhada pelos puxões de orelha, conselhos e principalmente pelos momentos acolhedores. A toda minha família por me ensinarem tudo que eu sei, e por serem o principal motivo de me fazer acreditar que o mundo pode ser mais justo. Amo vocês!

DIAS-SILVA, Fernanda. Contribuições para o conhecimento da morfologia hemipeniana de lagartos teídeos: revisão bibliográfica e morfologia comparada do hemipênis de duas espécies do gênero *Glucomastix* (Squamata: Teiidae). Dissertação (Ciências Biológicas - Biodiversidade Neotropical) – Instituto de Biociências, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, 2021.

RESUMO

Os hemipênis, órgãos copulatórios masculinos dos répteis Squamata, são considerados importantes fontes de caracteres morfológicos para a taxonomia desse grupo, pois suas estruturas geralmente auxiliam no reconhecimento de determinadas espécies ou grupos de espécies, bem como na diagnose entre táxons proximalmente relacionados. Os lagartos pertencentes à subfamília Teiinae (família Teiidae) têm sido alvos de diversas mudanças taxonômicas, mas poucas espécies do grupo tiveram seus hemipênis descritos até o momento. Aqui realizamos uma revisão bibliográfica sobre a morfologia hemipeniana de lagartos teídeos, bem como apresentamos a morfologia comparada e variação intra e interespecífica dos órgãos de *Glucomastix abaetensis* e *G. littoralis*. Das 170 espécies atualmente reconhecidas para a família Teiidae, apenas 24,7% (n= 51) apresentam a morfologia hemipeniana descrita. Observamos que, de modo geral, os hemipênis dos lagartos teídeos são sutilmente bilobados, com sulco espermático do tipo centrípeto. O par de projeções provenientes do sulco espermático, bem como a ornamentação do tipo lamelar estão presentes, respectivamente, em 92% (n= 46) e 90% (n= 45) das espécies de lagartos teídeos, enquanto outras ornamentações como espinhos, papilas e bolsões são variáveis, podendo ou não estar presentes no hemipênis. A morfologia hemipeniana observada em *G. abaetensis* e *G. littoralis* segue esse padrão geral dos hemipênis dos lagartos teídeos e, em ambas as espécies, ornamentações do tipo lamelares cobrem a maior parte do corpo hemipeniano. Apenas *G. littoralis* apresentou variação intraespecífica no número de lamelas proximais (7-10) e distais (12-14). A morfologia hemipeniana de *G. abaetensis* e *G. littoralis* é muito semelhante à morfologia descrita para *G. venetacauda*, mas difere do grupo-irmão de *Glucomastix*, *Ameivula* (projeções apicais presentes vs ausentes; lamelas presentes vs ausentes; bolsões ausentes vs presentes; papilas apicais ausentes vs presentes). Em um grupo em que a morfologia externa é relativamente conservativa, esperamos que nossos dados forneçam informações que contribuam para o melhor entendimento da sistemática dos Teiinae em geral.

Palavras-chave: Órgão genital masculino. Sistemática filogenética. Taxonomia. Teiinae.

DIAS-SILVA, Fernanda. Contributions to the knowledge on the hemipenial morphology of teiid lizards: literature review and comparative morphology of the hemipenes of two species of the genus *Glaucomastix* (Squamata: Teiidae). Dissertação (Ciências Biológicas - Biodiversidade Neotropical) – Instituto de Biociências, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, 2021.

ABSTRACT

The hemipenes, which are the male copulatory organs of Squamata reptiles, are considered important sources of morphological characters for the taxonomy of the group, as its structures generally assist in the recognition of certain species or species groups, as well as in the diagnoses among closely related taxa. Lizards in the subfamily Teiinae (family Teiidae) have undergone several taxonomic changes, but only a few species of the group had their hemipenial morphology described so far. Here we promote a bibliographic review on the hemipenial morphology of the teiid lizards and we also present the variation and comparative morphology of the hemipenes of *Glaucomastix abaetensis* and *G. littoralis*. Of the 170 species recognized for the family Teiidae, only 24,7% (n= 51) have its hemipenial morphology described. We observed that, generally, the described hemipenes of teiid lizards are symmetrical and subtly bilobed, with sulcus spermaticus in a centripetal orientation. The pair of distal projections from sulcus spermaticus as well as the lamellar ornamentations are present, respectively, in 92% (n= 46) and 90% (n= 45) of the species of teiid lizards, while the other ornamentations like spines, papillae and pockets are variables and may or may not be present in the hemipenes. The hemipenial morphology observed in *G. abaetensis* and *G. littoralis* follow this main pattern for the hemipenes of teiid lizards and, for both species, the hemipenial body is mostly covered by lamellae ornamentations. Only *G. littoralis* had a intraspecific variation concerning the number of proximal (7-10) and distal (12-14) lamellae. The hemipenial morphology of *G. abaetensis* and *G. littoralis* are similar to the hemipenial morphology described for *G. venetacauda*, but different from the sister-clade of *Glaucomastix*, *Ameivula* (awns present vs absent; lamellae present vs absent; pockets absent vs present; apical papillae absent vs present). In a group where the external morphology is fairly conservative, we hope our data will contribute to the understanding of the systematics of the Teiinae in general.

Keywords: Male genital organ. Phylogenetic systematics. Taxonomy. Teiinae.

LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO GERAL

- Figura 1: Mapa de distribuição das espécies dos gêneros *Glaucomastix* (A) e *Ameivula* (B) no Brasil. Distribuição geográfica baseada em artigos científicos (Rocha, Bergallo, e Peccinini-Seale 1997; Rocha, Bamberg-Araújo, e Vrcibradic 2000; Reis, Rocha, e Vrcibradic 2002; Coli *et al.* 2003; Freitas *et al.* 2005; Coli *et al.* 2009; Tinoco *et al.* 2010; Arias *et al.* 2011a,b; Silva e Ávila-Pires *et al.* 2013; Arias *et al.* 2014a,b; Silva e Soares 2018; Rosário *et al.* 2019) e no banco de dados do *Species Link* (<http://splink.cria.org.br/>).
..... 20
- Figura 2: Árvores filogenéticas baseadas em dados moleculares mostrando relações filogenéticas dos gêneros *Ameivula* e *Glaucomastix*. (A) Relação entre 241 terminais de Teioidea e 58 táxons externos (modificada de Goicochea *et al.* 2016). Os números acima dos ramos são valores de Goodman-Bremer, e aqueles abaixo dos ramos são porcentagens de *Jackknife*. (B) Relação entre 43 terminais de Teiinae e 2 táxons externos (Modificada de Cabrera *et al.* 2019). Os índices de suporte apresentados em cada nó são respectivamente: Probabilidades Bayesianas posteriores / suporte de *Bootstrap* após 1000 réplicas na análise de Máxima Verossimilhança / suporte de *Bootstrap* após 1000 réplicas na análise de Máxima Parcimônia..... 22
- Figura 3: Desenho esquemático do hemipênis de *Ameivula confusioniba*. (A) Face sulcada; (B) Face assulcada. Imagem modificada de Silva e Ávila-Pires (2013)..... 25
- Figura 4: Número de artigos publicados abordando a morfologia hemipeniana em lagartos teídeos ao longo do período de 1881 a 2020. 47

CAPÍTULO 01: MORFOLOGIA HEMIPENIANA DE LAGARTOS TEÍDEOS COMO UMA FONTE DE DADOS TAXONÔMICOS E EVOLUTIVOS (SQUAMATA: TEIIDAE)

- Figura 5: Número de artigos sobre a morfologia hemipeniana de Teiidae que utilizam diferentes aspectos metodológicos, evidenciando as diferenças nas técnicas de remoção (A), eversão (B) e preenchimento (C) dos hemipênis de lagartos teídeos. 51
- Figura 6: Número de espécies com hemipênis descritos para família Teiidae e suas três subfamílias. As barras em cinza escuro representam o número total de espécies, e as barras em cinza claro representam o número de espécies com a morfologia do hemipênis descrita.
..... 52
- Figura 7: Número de espécies com hemipênis descritos por gênero de lagartos teídeos do mundo. As barras em cinza escuro representam o número total de espécies, e a cinza clara representa o número de espécies com a morfologia do hemipênis descritos. 53
- Figura 8: Face assulcada dos hemipênis de *Contomastix vittata* (A), *Ameivula pyrrhogularis* (B) e *Crocodylus amazonicus* (D); e vista lateral do hemipênis de *Holcosus anomalus* (C) representando as ornamentações encontradas nos hemipênis de teídeos. Modificadas de Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012) (A, C e D) e Silva e Ávila-Pires (2013) (B). 54

**CAPÍTULO 02: MORFOLOGIA COMPARADA DOS HEMIPÊNIS DE
GLAUCOMASTIX ABAETENSIS E GLAUCOMASTIX LITTORALIS (SQUAMATA:
TEIIDAE: TEIINAE)**

- Figura 9: Hemipênis de espécime de *Glaucmastix abaetensis* de Camaçari, município de Guarajuba, estado da Bahia, Brasil (número de campo VAM62). A) Face sulcada; B) Região apical do hemipênis ampliada; C) Face assulcada 80
- Figura 10: Hemipênis de espécime de *Glaucmastix littoralis* da população de Restinga Barra de Maricá, município de Maricá, estado do Rio de Janeiro, Brasil (número de campo VAM99). A) Face sulcada; B) Região apical do hemipênis ampliada; C) Face assulcada 82
- Figura 11: Variação no número de lamelas do hemipênis de *Glaucmastix littoralis*. A) PARNARJ, Carapebus (PELD1930); B) Maricá (VAM99); C) São João da Barra (G21). 83
- Figura 12: Diferença da morfologia hemipeniana na face assulcada de *Glaucmastix* e *Ameivula*. (A) *Glaucmastix venetacauda*; (B) *Ameivula confusioniba*; (C) *Ameivula* cf. *ocellifera*. Modificada de Silva e Ávila-Pires (2013). 84

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 01: MORFOLOGIA HEMIPENIANA DE LAGARTOS TEÍDEOS COMO UMA FONTE DE DADOS TAXONÔMICOS E EVOLUTIVOS (SQUAMATA: TEIIDAE)

Tabela 1: Foco principal dos artigos científicos que abordam a morfologia hemipeniana em lagartos teídeos.	48
Tabela 2: Metodologias e terminologias citadas em cada um dos 10 artigos sobre a morfologia hemipeniana de Teiidae.	50
Tabela 3: Caracteres hemipenianos de lagartos teídeos descritos na literatura. NI= Não Informado	55
Tabela 4: Caracteres hemipenianos de lagartos teídeos descritos na literatura de acordo com o gênero. NI= Não Informado	62

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	15
1.1. Contexto taxonômico e evolutivo da família Teiidae	15
1.1.1 Contexto taxonômico e evolutivo do gênero <i>Glaucomastix</i>	17
1.2. Caracterização geral do órgão genital masculino	22
1.2.1. Hemipênis, órgão genital masculino dos Squamata	23
1.3. Contexto histórico e utilização do hemipênis em estudos de taxonomia e sistemática....	25
.....	25
1.3.1. Descrições hemipenianas de lagartos da subfamília Teiinae.....	27
2. OBJETIVOS	28
2.1. Objetivos específicos	28
3. MATERIAL E MÉTODOS	29
3.1. Material biológico e bibliográfico	29
3.2. Preparação hemipeniana	29
3.3. Terminologia utilizada para descrição da morfologia hemipeniana	
.....	31
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	34
CAPITULO 01: MORFOLOGIA HEMIPENIANA DE LAGARTOS TEÍDEOS COMO	
UMA FONTE DE DADOS TAXONÔMICOS E EVOLUTIVOS (SQUAMATA:	
TEIIDAE).....	42
RESUMO	43
ABSTRACT	44
4. INTRODUÇÃO	45
5. MATERIAL E MÉTODOS	46
6. RESULTADOS	47
6.1. Análise bibliométrica de autoria.....	47
6.2. Metodologia empregada	48
6.3. Morfologia Comparada	52

7. DISCUSSÃO	64
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	67
9. APÊNDICE I	71
CAPÍTULO 02: Morfologia comparada dos hemipênis de <i>Glaucmastix abaetensis</i> e <i>Glaucmastix littoralis</i> (Squamata: Teiidae: Teiinae)	74
RESUMO	75
ABSTRACT	76
10. INTRODUÇÃO	77
11. MATERIAL E MÉTODOS	79
12. RESULTADOS	79
12.1. <i>Glaucmastix abaetensis</i> (Dias, Rocha e Vrcibradic, 2002)	79
12.2. <i>Glaucmastix littoralis</i> (Rocha, Araújo, Vrcibradic e Mamede-Da-Costa, 2000) ...	80
12.3. Variações intra e interespecíficas.....	82
13. DISCUSSÃO	83
14. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	86
15. APÊNDICE II.....	91
16. CONSIDERAÇÕES FINAIS GERAIS	92

1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1. Contexto taxonômico e evolutivo da família Teiidae

A família Teiidae Gray, 1827 é um grupo de “lagartos” restrito ao Novo Mundo e cujos representantes estão amplamente distribuídos nas Américas, desde o norte dos Estados Unidos até o norte da Patagônia (Giugliano, Collevatti, e Colli 2007; Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012). Na América do Sul, os representantes dessa família ocorrem em uma grande diversidade de biomas, tais como: Amazônia, Caatinga, Cerrado, Chaco, Campos Sulinos e Mata Atlântica (Arias *et al.* 2014a). Embora o registro fóssil desse grupo seja abundante e ocorra desde o final do Cretáceo, o registro brasileiro é bem documentado apenas para três gêneros neotropicais no Pleistoceno: *Ameiva* Meyer, 1795; *Cnemidophorus* Wagler, 1830; e *Tupinambis* Daudin, 1802 (Hsiou *et al.* 2016; Brizuela e Albino 2017).

No primeiro trabalho envolvendo a taxonomia desse grupo de “lagartos”, Boulenger (1885) dividiu os representantes da família Teiidae em quatro grupos (I, II, III e IV) com base na morfologia externa. Quase sete décadas depois, com base na proposta de Boulenger (1885), Ruibal (1952), através de caracteres morfológicos externos, propôs a junção dos grupos II, III e IV em um único grupo, os microteídeos, cujos representantes possuíam escamas nasais separadas pela fronto-nasal e tendência à redução dos membros; já o grupo I passaria a ser chamado de macroteídeos e abrigaria as espécies com escama fronto-nasal ausente e membros sempre bem desenvolvidos. Trabalhando de forma independente, também com caracteres morfológicos externos, McLean (1974) concordou com a proposta de Ruibal (1952), mas sugeriu que as características propostas por este autor não eram suficientes para esclarecer o posicionamento filogenético dos grupos.

Durante anos, houve diversos estudos de revisão sobre a taxonomia dos lagartos teídeos, e Presch (1983), baseado em caracteres de osteologia, morfologia externa e cariótipo, propôs que os representantes do grupo dos microteídeos fossem alocados em uma família distinta: Gymnophthalmidae. A partir desse estudo, a família Teiidae passou a ser representada pelos gêneros *Ameiva*; *Callopistes* Fitzinger, 1843; *Cnemidophorus*; *Crocodylus* Spix, 1825; *Dicrodon* Duméril e Bibron, 1839; *Dracaena* Daudin, 1802; *Kentropyx* Spix, 1825; *Teius* Merren, 1820; e *Tupinambis*. Trabalhos subsequentes utilizando osteologia, análises neontológicas da morfologia externa e cariótipo suportaram duas subfamílias monofiléticas dentro de Teiidae: os Teiinae representados pelos gêneros *Ameiva*, *Cnemidophorus*, *Dicrodon*,

Kentropyx e *Teius*; e os Tupinambinae representados pelos gêneros *Callopiestes*, *Crocodylurus*, *Dracaena* e *Tupinambis* (Presch 1974; Reeder, Cole, e Dessauer 2002; Giugliano, Collevatti, e Colli 2007).

Desde o início do século XXI, diversas revisões taxonômicas envolvendo caracteres morfológicos externos, morfologia hemipeniana, osteologia e análises moleculares promoveram diversos rearranjos taxonômicos (Reeder, Cole, e Dessauer 2002; Giugliano, Collevatti, e Colli 2007; Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012; Goicoechea *et al.* 2016). Adicionalmente, as descobertas de várias novas espécies aumentaram consideravelmente a riqueza da família Teiidae e, particularmente, da subfamília Teiinae (Feltrim e Lema 2000; Rocha *et al.* 2000; Dias, Rocha e Vrcibradic 2002; Colli *et al.* 2003a, b; Cabrera 2004; Cabrera e Carreira 2009; Colli *et al.* 2009; Ugueto, Harvey, e Rivas 2009; Ugueto e Harvey 2010; Arias *et al.* 2011a, b; Silva e Ávila-Pires 2013; Arias *et al.* 2014a, b; Arias *et al.* 2018; Rosário *et al.* 2019).

Ao longo dos anos o gênero *Callopiestes* foi alocado tanto na subfamília Teiinae (*e.g.* Teixeira 2003) quanto em Tupinambinae (*e.g.* Giugliano, Collevatti e Colli 2007) e seu relacionamento com os demais Teiidae é considerado incerto. Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012) propõem a criação da subfamília Callopiestinae para alocar *Callopiestes*, argumentando que, apesar do seu posicionamento incerto, as topologias propostas até o momento apresentam essa linhagem como grupo irmão dos Teiinae ou dos Tupinambinae ou ainda como grupo irmão de um clado formado pelos Teiinae e Tupinambinae. Assim, o reconhecimento da subfamília Callopiestinae não interfere no monofiletismo das demais subfamílias e permitiria uma melhor adequação da taxonomia às propostas filogenéticas.

Atualmente, existem cerca de 170 espécies de lagartos teídeos, distribuídos em três subfamílias (Callopiestinae, Teiinae e Tupinambinae) e 18 gêneros (Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012; Goicoechea *et al.* 2016; Uetz, Freed e Hosek 2020). As subfamílias Callopiestinae e Tupinambinae apresentam uma menor diversidade de espécies, com duas e 16 espécies, respectivamente. Nos últimos anos, houve poucas mudanças taxonômicas dentro dessas duas subfamílias, sendo a mais significativa a revalidação do gênero *Salvator* Duméril e Bibron, 1839 na subfamília Tupinambinae (Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012). Já a subfamília Teiinae é a mais diversa com 154 espécies e a que mais passou por rearranjos taxonômicos nas últimas duas décadas, tendo sido revalidados os gêneros *Aspidoscelis* Fitzinger, 1843; *Holcosus* Cope, 1862; e *Pholidoscelis* Fitzinger, 1843 (Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012) e propostos os gêneros

Ameivula, *Aurivela*, *Contomastix*, *Medopheos* e *Glaucmastix* (Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012; Goicoechea *et al.* 2016).

1.1.1 Contexto taxonômico e evolutivo do gênero *Glaucmastix*

O gênero *Glaucmastix* foi proposto recentemente por Goicoechea *et al.* (2016), sendo a maioria de suas espécies originalmente incluída no gênero *Cnemidophorus*. Alvo de constantes revisões taxonômicas, o gênero *Cnemidophorus* sofreu diversas modificações ao longo dos anos (*e.g.* Reeder, Cole, e Dessauer 2002; Giugliano, Collevatti, e Colli 2007; Arias *et al.* 2011; Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012; Goicoechea *et al.* 2016).

A primeira hipótese evolutiva abordando o gênero *Cnemidophorus*, baseada em caracteres morfológicos externos e internos, propunha que o grupo de *C. lemniscatus*, composto então por três espécies [*C. lemniscatus* (Linnaeus, 1758); *C. murinus* (Laurenti, 1768); e *C. ocellifer* (Spix, 1825)], era o ancestral de todas as espécies do gênero (Burt 1931). Trinta anos depois do trabalho de Burt, Lowe *et al.* (1970) com base no cariótipo e no modo reprodutivo, propôs a divisão do gênero em cinco grupos de espécies: *C. deppei*, *C. lemniscatus*, *C. sexlineatus*, *C. tessellatus* e *C. tigris*. Destes, o grupo *C. lemniscatus* era o único que continha espécies da América do Sul e Caribe, sendo os demais grupos restritos à América do Norte (com algumas espécies do grupo *C. deppei* ocorrendo na América Central).

Lowe *et al.* (1970) consideraram o gênero *Cnemidophorus* como monofilético, devido à ausência de caracteres exibidos por outros gêneros de Teiinae da América do Sul (*i.e.* dentição comprimida lateralmente presente nos representantes de *Dicrodon* e *Teius*, escamas ventrais quilhadas nos representantes de *Kentropyx*, e presença de uma bainha basal na língua nos representantes de *Ameiva*). Dessauer e Cole (1989), com base em uma análise filogenética de aloenzimas, apontaram o parafiletismo do gênero *Cnemidophorus* e propuseram que o grupo *C. lemniscatus* estaria mais relacionado com *Kentropyx* do que com o clado que continha os grupos *C. sexlineatus* e *C. tigris*, como proposto por Lowe *et al.* (1970).

As análises morfológicas e moleculares de Reeder, Cole e Dessauer (2002) corroboraram a proposta de Dessauer e Cole (1989) de que o gênero *Cnemidophorus* não era monofilético. De acordo com essas análises, as espécies de *Cnemidophorus* da América do Sul (exceto *C. longicaudus*) estariam filogeneticamente mais relacionadas aos gêneros *Ameiva* e *Kentropyx*, da América do Sul e Central, do que com as espécies norte-americanas de *Cnemidophorus*. As sinapomorfias encontradas no *mtDNA* e na morfologia evidenciaram que o clado *C. lemniscatus*

é fortemente suportado (100%) como grupo irmão de *Kentropyx*. O clado norte-americano de *Cnemidophorus* apresentou uma condição monofilética com alto suporte (84%), e fez com que os autores concluíssem que os grupos *C. deppei*, *C. sexlineatus* e *C. tigris* compunham um clado composto por representantes de *Cnemidophorus* “norte-americanos”.

Devido ao parafiletismo do gênero *Cnemidophorus*, Reeder, Cole, e Dessauer (2002) propuseram revalidar o gênero *Aspidoscelis* para o clado composto pelos grupos *C. deppei*, *C. sexlineatus* e *C. tigris*, mas não propuseram outras mudanças taxonômicas em razão da baixa representatividade de espécies do grupo *C. lemniscatus* nas análises. Somente dez anos depois é que um novo estudo taxonômico envolvendo o gênero *Cnemidophorus* foi realizado, e nesse meio tempo houve uma explosão na descoberta de novas espécies (Feltrim e Lema 2000; Rocha *et al.* 2000; Dias *et al.* 2002; Colli *et al.* 2003a, b; Cabrera 2004; Colli *et al.* 2009; Cabrera e Carreira 2009; Ugueto, Harvey e Rivas 2009; Arias *et al.* 2011a), aumentando consideravelmente a diversidade do gênero *Cnemidophorus*. O gênero passou a ser composto por quatro grupos de espécies: *C. lemniscatus*, *C. lacertoides* (Duméril e Bibron 1839), *C. longicaudus* (Bell 1843) e *C. ocellifer* (Arias *et al.* 2011a).

Entre 2011 e 2012 cinco espécies novas foram descritas como pertencentes ao grupo *C. ocellifer*: *C. abalosi* (Cabrera, 2012); *C. cyanurus* (Arias, De Carvalho, Rodrigues e Zaher, 2011); *C. confusionibus* (Arias, De Carvalho, Rodrigues e Zaher, 2011); *C. nigrigula* (Arias, De Carvalho, Rodrigues e Zaher, 2011) e *C. venetacaudus* (Arias, De Carvalho, Rodrigues e Zaher, 2011). Adicionalmente, a análise filogenética baseada em caracteres morfológicos realizada por Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012) confirmou a condição não-monofilética de *Cnemidophorus*, e os autores propuseram os seguintes rearranjos nomeclaturais: (1) *Cnemidophorus* ficou restrito às espécies do complexo *C. lemniscatus* e às formas insulares do Caribe; (2) foi proposto um novo gênero, *Aurivela*, para abrigar as espécies *C. longicaudus* e *C. tergolaevigatus* Cabrera, 2004; (3) foi proposto um novo gênero, *Contomastix*, para abrigar as espécies do grupo *C. lacertoides*; (4) foi proposta a descrição de um novo gênero, *Ameivula*, para abrigar as espécies do grupo *C. ocellifer*.

Nos anos subsequentes às propostas taxonômica de Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012), mais quatro novas espécies foram descritas para o gênero *Ameivula*: *A. apipensis* Arias, Recoder, Álvarez, Ethcepare, Quipildor, Lobo e Rodrigues, 2018; *A. cipoensis* Arias, Carvalho, Zaher e Rodrigues, 2014; *A. pyrrhogularis* (Basto Da Silva e Ávila-Pires, 2013) e *A. xacriaba* Arias, Texeira Jr., Recoder, Carvalho, Zaher e Rodrigues 2014. Com base em caracteres morfológicos (Arias *et al.* 2011b), e sustentado pelas análises de caracteres contínuos e da morfologia

hemipeniana (Silva e Ávila-Pires 2013; Arias *et al.* 2014), os representantes do gênero *Ameivula* foram divididos em dois grupos: (1) grupo *A. ocellifera*, composto pelas espécies: *A. abalosi*, *A. apipensis*, *A. cipoensis*, *A. confusioniba*, *A. jalapensis* (Colli, Giugliano, Mesquita e Franca, 2009), *A. mumbuca* (Colli, Caldwell, Costa, Gainsbury, Garda, Mesquita, Filho, Soares, Silva, Valdujo, Vieira, Vitt, Werneck, Wiederhecker e Zatz, 2003), *A. nativo* (Rocha, Bergallo e Peccinini-Seale 1997), *A. nigrigula*, *A. ocellifera*, *A. pyrrhogularis*, e *A. xacriaba*; e (2) grupo *A. littoralis* composto por: *A. abaetensis* (Dias, Rocha e Vrcibradic, 2002), *A. cyanura*, *A. littoralis* (Rocha, Bamberg Araújo e Vrcibradic, 2000) e *A. venetacauda*. Baseados em uma filogenia molecular, Goicoechea *et al.* (2016) propuseram a mudança taxonômica mais recente, alocando as espécies do grupo *A. littoralis* em um gênero distinto, *Glaucmastix*.

Adicionalmente, uma nova espécie foi descrita para o gênero *Glaucmastix*: *G. itabaianensis* Rosário, Santos, Arias, Rocha, Dias, Carvalho e Rodrigues, 2019. Composto por cinco espécies (Uetz, Freed, e Hosek 2020), o gênero *Glaucmastix* possui distribuição restrita ao Brasil, ocorrendo tanto nas restingas e em áreas florestais da Mata Atlântica quanto em algumas áreas no domínio da Caatinga (Figura 1A). Embora possuam distribuição restrita, a maioria das espécies ocorre em simpatria com pelo menos uma espécie do gênero *Ameivula* (Figura 1B). A simpatria entre *Glaucmastix* e *Ameivula*, em conjunto com suas características morfológicas externas semelhantes, dificulta a identificação desses indivíduos.

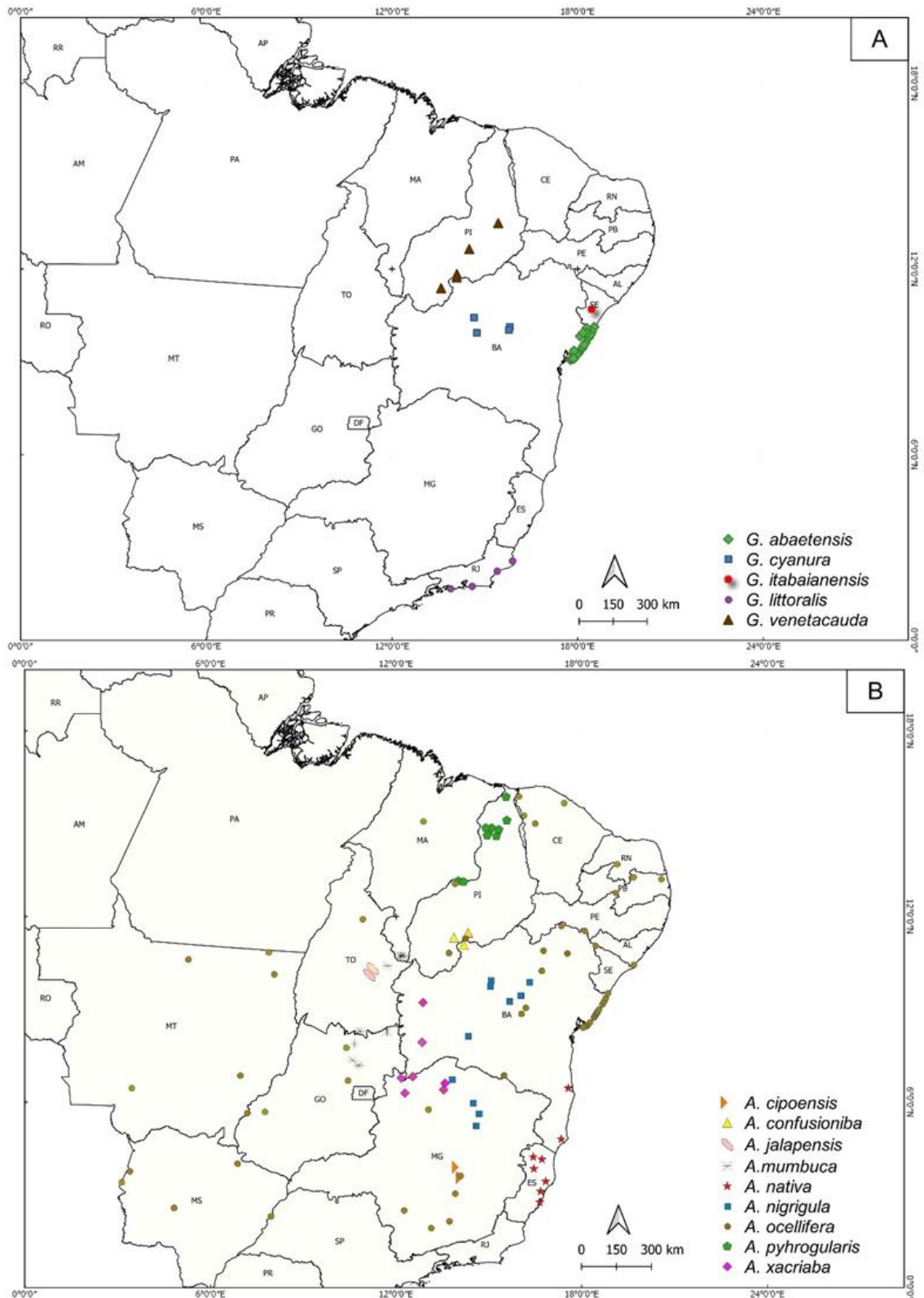


Figura 1: Mapa de distribuição das espécies dos gêneros *Glaucomastix* (A) e *Ameivula* (B) no Brasil. Distribuição geográfica baseada em artigos científicos (Rocha, Bergallo, e Peccinini-Seale 1997; Rocha, Bamberg-Araújo, e Vrcibradic 2000; Reis, Rocha, e Vrcibradic 2002; Coli *et al.* 2003; Freitas *et al.* 2005; Coli *et al.* 2009; Tinoco *et al.* 2010; Arias *et al.* 2011a,b; Silva e Ávila-Pires *et al.* 2013; Arias *et al.* 2014a,b; Silva e Soares 2018; Rosário *et al.* 2019) e no banco de dados do *Species Link* (<http://spling.cria.org.br/>).

A distinção entre os gêneros *Glaucmastix* e *Ameivula* se dá através de algumas características morfológicas externas como, por exemplo: a primeira supraciliar dividida em *Glaucmastix* e a terceira supraciliar maior que as demais (primeira supraciliar inteira/única e maior do que as demais em *Ameivula*), 6-7 supraciliares em *Glaucmastix* (5 em *Ameivula*); coloração verde azulada brilhante na cauda em *Glaucmastix* (marrom ou olivácea em *Ameivula*), 21-45 poros femorais totais em *Glaucmastix* (11-21 em *Ameivula*); 29-38 fileiras transversais de escamas ventrais em *Glaucmastix* (24-29 em *Ameivula*) (Goicoechea *et al.* 2016; Arias *et al.* 2018).

Goicoechea *et al.* (2016) propuseram a subdivisão de *Ameivula* em dois gêneros com base não somente nas diferenças morfológicas, mas também pelo fato de que, em sua análise filogenética molecular, as espécies dos grupos *A. ocellifera* e *A. littoralis* incluídas na análise (uma de cada) não foram recuperadas como táxons irmãos, embora ambas estivessem posicionadas na topologia com baixos índices de suporte (Figura 2A). No entanto, outros estudos moleculares têm recuperado os gêneros *Ameivula* e *Glaucmastix* como grupos irmãos com altos índices de suporte (Figura 2B) (Tucker *et al.* 2016; Arias *et al.* 2018; Cabrera *et al.* (2019).

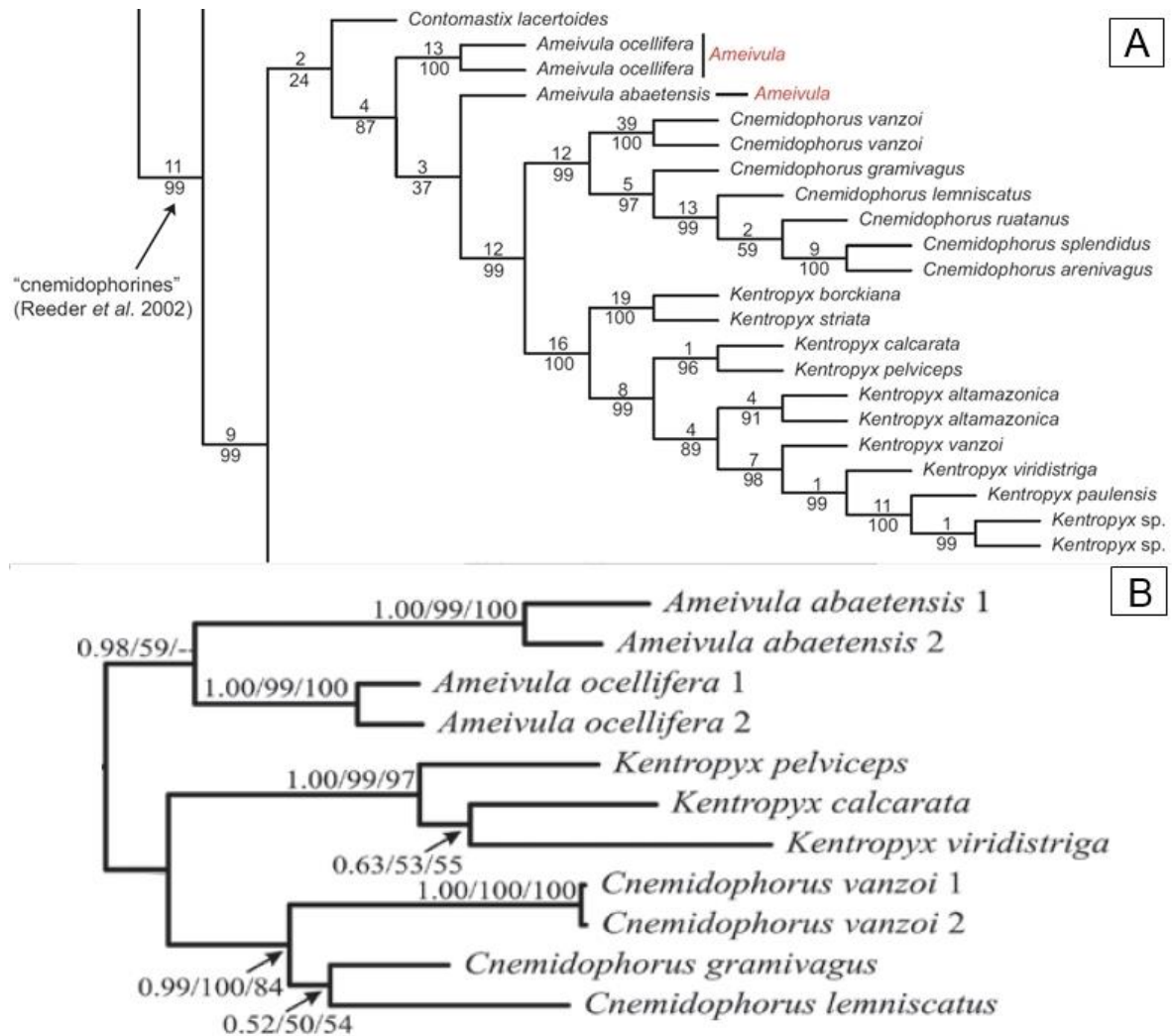


Figura 2: Árvores filogenéticas baseadas em dados moleculares mostrando relações filogenéticas dos gêneros *Ameivula* e *Glaucomastix*. (A) Relação entre 241 terminais de Teioidea e 58 táxons externos (modificada de Goicochea *et al.* 2016). Os números acima dos ramos são valores de Goodman-Bremer, e aqueles abaixo dos ramos são porcentagens de *Jackknife*. (B) Relação entre 43 terminais de Teiinae e 2 táxons externos (Modificada de Cabrera *et al.* 2019). Os índices de suporte apresentados em cada nó são respectivamente: Probabilidades Bayesianas posteriores / suporte de *Bootstrap* após 1000 réplicas na análise de Máxima Verossimilhança / suporte de *Bootstrap* após 1000 réplicas na análise de Máxima Parcimônia.

1.2. Caracterização geral do órgão genital masculino

O comportamento mecânico das estruturas reprodutivas é um dos principais fatores associados ao sucesso dos organismos individuais. Isso porque, se a mecânica dessas estruturas não funcionar corretamente, a prole de um indivíduo pode não sobreviver ou até mesmo não ser concebida (Kelly 2002). Os órgãos genitais masculinos surgiram e desapareceram várias vezes ao longo das linhagens dos vertebrados e invertebrados (Vai, Wespes e Schulman 1992). Em vertebrados amniotas, esses órgãos são chamados de intromitentes, e são uma adaptação

comum em organismos que usam fertilização interna, cuja principal função é a transferência de espermatozoides para dentro da cloaca ou vagina (Porto *et al.* 2013). Para isso eles devem ser rígidos o suficiente para penetrar na vulva sem dobrar durante a copula e possuir um mecanismo para transferência dos gametas entre os indivíduos (Kelly 2002; Porto *et al.* 2013).

Embora todos os Amniota possuam fertilização interna, os órgãos intromitentes não são encontrados em todos os organismos (*e.g.* o réptil *Sphenodon* e algumas espécies de aves, cuja transferência de esperma ocorre por aposição cloacal) (King, 1981; Romer 1970). As diferenças morfológicas do desenvolvimento entre os órgãos intromitentes nos amniotas suportam a hipótese evolutiva de surgimento independente dessas estruturas (Kelly 2002), no entanto, a condição monofilética dos Amniota nos permite sugerir que, provavelmente, existe uma semelhança na morfologia geral do pênis nos diversos grupos (Porto *et al.* 2013). De modo geral, os órgãos intromitentes são mais ou menos cilíndricos, hidrostáticos e possuem um espaço central rodeado por uma membrana tensionada. O mecanismo de ereção também é o mesmo em todos os organismos: o espaço erétil se enche de fluido e infla a membrana até a ereção completa (Kelly 2002).

1.2.1. Hemipênis, órgão genital masculino dos Squamata

Hemipênis é o nome dado ao órgão copulatório masculino encontrado nos répteis da Ordem Squamata (Estes, De-Queiroz, e Gauthier 1988). São estruturas pareadas, cilíndricas e bilaterais localizadas internamente na região ventral mais proximal da cauda, em estado invertido (“do avesso”), sendo protraídos (evertidos) pela cloaca no momento da cópula (Cope 1894; Arnold 1986). O hemipênis apresenta um tecido epitelial estratificado, com um *stratum corneum* bem desenvolvido, e cada hemipênis constitui um tubo oco e cego formado por duas camadas de tecido estendidas chamadas *corpus cavernosus*, e lacunas no tecido conjuntivo chamadas de espaço lacunar (Porto *et al.* 2013). Considerando um hemipênis evertido, a sua superfície interna não pode ser diferenciada entre gêneros ou espécies, porém a superfície externa apresenta um sulco espermático profundo e definido, e pode ou não apresentar ornamentações complexas, permitindo a diferenciação entre alguns táxons (Dowling e Savage 1960).

No momento em que ocorre a cópula, apenas um hemipênis é utilizado enquanto o outro, mesmo sem ser utilizado, pode ser parcialmente evertido. Os músculos esqueléticos são os responsáveis por realizar a protração e retração, estando diretamente associados ao fluxo de sangue nos hemipênis (Arnold 1986). A eversão ocorre quando o sangue preenche a cavidade

do *corpus cavernosus* e o espaço lacunar, e ao mesmo tempo o músculo esquelético caudal promove a protração do hemipênis. A primeira etapa consiste na ação do músculo esquelético *retractor penis basalis* quando o animal levanta o escudo cloacal abruptamente (abrindo a cloaca). Nesse momento, cerca de um quarto do hemipênis é desdobrado pelo músculo *afastador muscular penis*, e o hemipênis parcialmente evertido ainda não se encontra túrgido e nem possui sangue. Em seguida, o aumento da pressão do hidrostática causa a intumescência, e eventualmente, a ereção completa (Porto *et al.* 2013). A retração hemipeniana ocorre após a cópula, e o músculo *retractor penis magnus* que está conectado à superfície funcional interna no ápice do hemipênis, é o primeiro a sofrer contração e promover a retração do órgão para sua porção basal. Em sequência, a contração do músculo *retractor lateralis posterior* promove a retração da porção basal do órgão para dentro da cauda (Arnold 1986; Porto *et al.* 2013). Esses mecanismos são ainda pouco estudados e a maior parte das informações disponíveis foram observadas em espécies de Serpentes, podendo haver variação no que diz respeito a esse funcionamento nas diversas linhagens de lagartos (Porto *et al.* 2013).

Para descrição da morfologia hemipeniana, o órgão é dividido em, ao menos, duas faces: a sulcada, que contém o sulco espermático, e a assulcada que é oposta ao sulco espermático. Com a mesma finalidade de auxiliar nas descrições morfológicas, três regiões do hemipênis são utilizadas como pontos de referência no corpo hemipeniano (nome dado à parte do órgão com exceção dos seus lobos): a região basal ou proximal, referente à base do corpo hemipeniano; região medial, referente ao meio do corpo hemipeniano; e a região apical ou distal, referente à parte superior do corpo hemipeniano (Figura 3). Vale ressaltar que há também em Squamata hemipênis unilobados e que, em alguns casos de hemipênis bilobados, os lobos podem não ser muito evidentes (*e.g.* Silva e Ávila-Pires 2013). A descrição hemipeniana leva em consideração o formato geral do órgão, o tipo e distribuição das ornamentações, o tipo e orientação do sulco espermático, o tamanho relativo dos lobos, e o tamanho relativo do hemipênis, sendo o último caráter medido da base do corpo hemipeniano até o ápice dos lobos (bilobados), ou até o ápice do órgão (unilobados) (Dowling e Savage 1960). As ornamentações são uma das principais fontes informativas dos hemipênis, auxiliando na identificação de táxons intimamente relacionados (Dowling e Savage 1960).

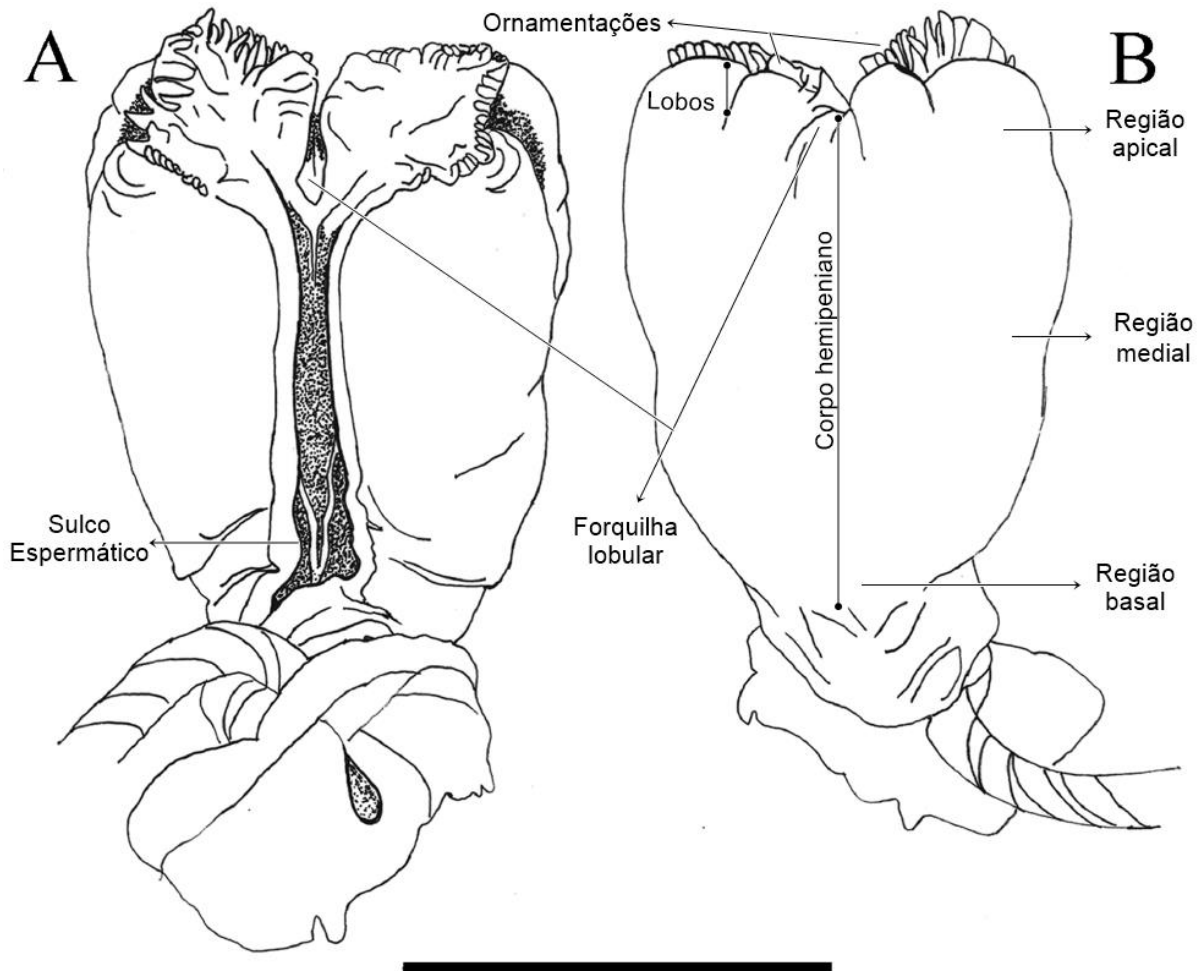


Figura 3: Desenho esquemático do hemipênis de *Ameivula confusioniba*. (A) Face sulcada; (B) Face assulcada. Imagem modificada de Silva e Ávila-Pires (2013).

1.3. Contexto histórico e utilização do hemipênis em estudos de taxonomia e sistemática

Os órgãos copuladores são utilizados para fornecer informações taxonômicas e sistemáticas de diversos grupos zoológicos, tanto de invertebrados (*e.g.* Sharp e Muir 1912; Jeannel 1955; Ferreira *et al.* 2004; Dougherty *et al.* 2015; Kuntner *et al.* 2019) quanto de vertebrados (*e.g.* Hamilton 1946; Gordon e Rose 1951; D'Angiolella *et al.* 2016; Sinclair *et al.* 2016; Guerra-fuentes *et al.* 2017; De-Lima *et al.* 2019). A morfologia do órgão genital masculino de diferentes espécies vem sendo utilizada há décadas em estudos taxonômicos e sistemáticos, pois alguns grupos apresentam características diagnósticas que auxiliam na diferenciação entre gêneros e espécies (Dowling e Savage 1960; Keogh 1999; D'Angiolella *et al.* 2016). Além disso, as características do órgão reprodutor masculino fornecem uma ferramenta a mais na

diferenciação de espécies intimamente relacionadas quando a morfologia externa do corpo é altamente conservada (Keogh 1999).

A utilização da morfologia hemipeniana como um caráter chave em distinção de espécies intimamente relacionadas iniciou-se com os trabalhos pioneiros de Edward Cope (1840 - 1897). Segundo Cope (1894), havia certa dificuldade em propor uma classificação para alguns táxons de Serpentes devido à ausência de estruturas morfológicas geralmente variáveis (*e.g.* membros), de modo que a morfologia hemipeniana poderia ser fonte de caracteres que auxiliariam a compreensão das relações evolutivas desses táxons. O autor abordou esse assunto para os mais variados clados de Serpentes (Cope 1894; 1895; 1896; 1900), mas apenas em 1896, ele propôs que a morfologia hemipeniana também seria eficaz na abordagem taxonômica e sistemática de lacertílios. Nesse mesmo trabalho, Cope (1896) afirma que, apesar dos hemipênis dos lacertílios serem mais simples do que os de serpentes, eles também apresentam uma grande diversidade de ornamentações. Essa afirmação foi corroborada posteriormente por Savage (1997), que afirmou que os hemipênis dos lacertílios são estruturas pequenas em relação ao tamanho do corpo e mais delicadas do que nas serpentes, mas que podem servir como fonte de uma ampla gama de informações.

Inicialmente, a análise dos hemipênis era realizada através da remoção do órgão retraído dos espécimes, seguida pela secção de uma das suas faces, a fim de expor a superfície externa funcional do órgão (Bogert 1940). Posteriormente, foi proposto que os órgãos fossem evertidos e, em seguida, preenchidos com alguma substância injetada na sua cavidade interna, a partir da base, possibilitando a expansão total dos órgãos e evidenciando estruturas que antes não podiam ser observadas (Dowling e Savage 1960).

Apesar da diversidade de metodologias empregadas ao longo dos anos (ver detalhes em Ortenburger 1923; Dowling e Savage 1960; Manzani e Abe 1988), essas técnicas só eram realizadas em animais recém-mortos, uma vez que a fixação em solução de formaldeído a 10% promove rigidez nos tecidos dos espécimes, inclusive no hemipênis, dificultando a sua preparação para estudo. Assim, os estudos com morfologia hemipeniana só aumentaram significativamente a partir da metodologia proposta por Pesantes (1994), em que a utilização da solução de hidróxido de potássio (KOH) permitiu a preparação de órgãos de espécimes preservados em coleções zoológicas. A solução de KOH foi revolucionária para as preparações hemipenianas, pois ela permitia que os tecidos do hemipênis retomassem parcialmente sua elasticidade, facilitando o processo de eversão do órgão.

A maioria dos estudos abordando caracteres hemipenianos em lacertílios apresentam caráter descritivo e focam nas variações da morfologia do órgão (*i.e.* tamanho e formato, tipo de orientação do sulco espermático, presença e distribuição das ornamentações) (Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012; Arias *et al.* 2014a,b; D'Angiolella *et al.* 2016; Silva *et al.* 2018). Em alguns casos, o estudo da variação morfológica hemipeniana forneceu evidências suficientes para revelar a existência de espécies crípticas (*e.g.* Kohler *et al.* 2003; Nunes *et al.* 2012).

Embora pouco explorada, a variação hemipeniana intraespecífica geralmente é encontrada na quantidade e tamanho das ornamentações (*e.g.* número de lamelas, tamanho dos espinhos), chamada de “caracteres menores” por Dowling (2002). Até o momento, estudos que abordem a variação hemipeniana intra e interespecíficas em lagartos teídeos são relativamente escassos.

1.3.1. Descrições hemipenianas de lagartos da subfamília Teiinae

As primeiras descrições hemipenianas para os representantes da família Teiidae foram realizadas por Cope (1896), com base na análise dos hemipênis de espécies dos gêneros *Dracaena*, *Tupinambis*, *Ameiva* e *Cnemidophorus*. Quase um século depois, Böhme (1988) realizou um grande estudo com diferentes famílias de lagartos, descrevendo e ilustrando a morfologia hemipeniana de diversas espécies, sendo 13 delas representantes da família Teiidae. Com a subdivisão dos teídeos em duas famílias (Teiidae e Gymnophthalmidae), os estudos com morfologia hemipeniana ganharam foco principalmente com relação aos representantes da família Gymnophthalmidae (*e.g.* Myers e Donnelly 2001; Nunes *et al.* 2012; Rivas *et al.* 2012; Nunes *et al.* 2014). Já para os representantes da família Teiidae, a morfologia hemipeniana voltou a ser utilizada em grande escala nos estudos taxonômicos e sistemáticos apenas na última década (Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012; Silva e Ávila-Pires 2013; Arias *et al.* 2014a,b, 2018). Recentemente, houve diversas modificações taxonômicas nesse grupo, principalmente com relação à subfamília Teiinae (Arias *et al.* 2011; Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012; Goicoechea *et al.* 2016).

Silva e Ávila-Pires (2013) mantiveram a proposta taxonômica de Arias *et al.* (2011), dividindo o grupo de *Cnemidophorus ocellifer* em dois: grupo *C. ocellifer* e grupo *C. littoralis*. Com base em 203 exemplares do gênero *Cnemidophorus* de 15 localidades diferentes do estado do Piauí, Silva e Ávila-Pires (2013) realizaram uma revisão taxonômica de oito espécies, embora tenham descrito a morfologia hemipeniana de apenas quatro: *C. venetacaudus* (atual

Glaucmastix venetacauda), *C. confusionibus* (atual *Ameivula confusioniba*), *C. cf. ocellifer* (atual *A. ocellifera*) e *C. pyrrhogularis* (atual *A. pyrrhogularis*).

Posteriormente, Arias *et al.* (2014a,b) descreveram duas novas espécies, *Ameivula cipoensis* e *A. xacriaba* e, em conjunto com a descrição da sua morfologia externa, apresentaram a descrição da morfologia hemipeniana dessas espécies. Apesar dos esforços de descrição hemipeniana nesse grupo terem aumentado nos últimos anos, algumas espécies do gênero *Glaucmastix* e *Ameivula* ainda permanecem com a sua morfologia hemipeniana desconhecida. A descrição hemipeniana para os representantes ainda não estudados de *Glaucmastix* e *Ameivula*, pode, portanto, fornecer informações importantes sobre a taxonomia e sobre o relacionamento filogenético do grupo.

Levando em consideração que ainda há poucos trabalhos abordando a morfologia hemipeniana de lagartos da subfamília Teiinae, realizamos uma revisão bibliográfica a fim de preencher lacunas sobre qual o tipo de metodologia que tem sido utilizado para preparação e eversão hemipeniana, bem como quantas espécies possuem a morfologia hemipeniana descrita, e quais são os principais caracteres morfológicos hemipenianos conhecidos para os gêneros e espécies de lagartos teídeos. Hipotetizamos que existe variação intra e interespecífica dos caracteres hemipenianos em *G. abaetensis* e *G. littoralis*; que as estruturas morfológicas do hemipênis dos lagartos Teiidae pertencentes aos gêneros *Glaucmastix* e *Ameivula* apresentariam características suficientes para que sejam utilizadas como caracteres taxonômicos adicionais na identificação entre os gêneros, e entre espécies dentro de cada gênero; e por fim que a análise hemipeniana das espécies de *G. littoralis* e *G. abaetensis* podem preencher lacunas de conhecimento quanto à variação hemipeniana intra e interpopulacional de lagartos do gênero *Glaucmastix*.

2. OBJETIVOS

Analisar, descrever e comparar a morfologia hemipeniana de duas espécies de lagartos (*Glaucmastix abaetensis* e *Glaucmastix littoralis*) da subfamília Teiinae, com base nos animais depositados no Setor de Herpetologia do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro.

2.1. Objetivos específicos

- Realizar uma revisão bibliográfica sobre a morfologia hemipeniana de lagartos teídeos;
- Descrever e comparar a morfologia hemipeniana de duas espécies do gênero *Glaucmastix*: *G. abaetensis* e *G. littoralis*;
- Verificar se existe variação intra e interespecífica dos caracteres morfológicos em *G. abaetensis* e *G. littoralis*.
- Comparar a morfologia hemipeniana de acordo com a análise dos hemipênis recém descritos e das descrições disponíveis em literatura para os gêneros da subfamília Teiinae, principalmente para o clado formado por *Glaucmastix* e *Ameivula*.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material biológico e bibliográfico

Nesse trabalho, utilizamos espécimes provenientes da coleção do Setor de Herpetologia do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ) ou provenientes da pesquisa de campo de colaboradores de outras instituições e que, futuramente, serão incorporados na coleção do MNRJ.

Foram analisados os hemipênis de sete exemplares de *Glaucmastix abaetensis* provenientes do município de Guarajuba, estado da Bahia, enquanto para *G. littoralis* foram analisados 20 exemplares de três populações diferentes, sendo uma delas proveniente da localidade-tipo (Restinga de Barra de Maricá, município de Maricá, estado do Rio de Janeiro; Rocha *et al.* 2000).

Para fins comparativos da morfologia hemipeniana e discussão sobre a sistemática e evolução da subfamília Teiinae, utilizaremos dados da literatura provenientes de Cope (1896), Dowling e Savage (1960), Rocha *et al.* (2000), Dias, Rocha, e Vrcibradic (2002), Giugliano, Collevatti, e Colli (2007), Arias *et al.* (2011), Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012), Silva e Ávila-Pires (2013), Arias *et al.* (2014a,b), Goicoechea *et al.* (2016) e Arias *et al.* (2018).

A nomenclatura adotada no presente estudo seguiu Goicoechea *et al.* (2016), por ser a proposta taxonômica mais recente para a família Teiidae.

3.2. Preparação hemipeniana

Os hemipênis preparados foram selecionados a partir de espécimes que estivessem com os órgãos total ou parcialmente evertidos, a fim de facilitar a preparação. Apenas um dos hemipênis foi extraído, de forma a preservar o outro órgão para possíveis trabalhos futuros. Não houve distinção do lado direito ou esquerdo, sendo escolhido o hemipênis que apresentasse melhor estado de conservação, sem danos visíveis como furos ou rasgos provenientes da fixação.

A remoção dos hemipênis dos espécimes e sua eversão seguiram as propostas de Manzani and Abe (1988). Foi realizada uma incisão longitudinal na região proximal da superfície ventral da cauda dos espécimes, sendo as conexões entre a pele e a musculatura cortadas e uma pequena parte da musculatura caudal removida a fim de expor o músculo *retractor penis magnus*, que foi então seccionado. Em seguida, o hemipênis ligado à parte desse músculo foi liberado da borda da fenda cloacal, completando sua extração.

A preparação do hemipênis seguiu a proposta de Zaher (1999), com as adaptações sugeridas por Passos *et al.* (2009) e Nunes (2011). Apesar da recomendação de Pesantes (1994), de que os hemipênis devem permanecer imersos em solução de 2% de hidróxido de potássio (KOH) por um período mínimo de três dias, devido aos hemipênis dos membros da subfamília Teiinae serem estruturas delicadas e relativamente pequenas, ao invés de utilizarmos hidróxido de potássio, realizamos a imersão dos órgãos em água por alguns minutos ou poucas horas antes de iniciar a eversão dos mesmos, e os mantivemos assim durante todo o processo para evitar o seu ressecamento e permitir que toda a superfície externa do órgão entrasse em contato com a água. O uso de água durante a eversão do hemipênis permite um resultado semelhante ao uso de hidróxido de potássio, recuperando a elasticidade e flexibilidade perdidas após a fixação por solução de formol 10% (Passos *et al.* 2009).

Os hemipênis que foram fixados em estado parcial de eversão foram evertidos de forma manual com o auxílio de pinças e agulhas. A fim de minimizar deformações quanto ao formato final do hemipênis, ocasionadas pelos procedimentos de preparação e buscando a eversão completa do órgão, o músculo *retractor penis magnus* teve seus ramos separados e seccionados de modo a restar apenas vestígios destes músculos no interior do hemipênis.

Após a eversão, os hemipênis foram preenchidos com uma mistura de parafina colorida (na coloração azul) e vaselina líquida (Nunes 2011). Para que a mistura de parafina colorida e vaselina ficasse em uma consistência líquida, ela era aquecida em banho maria e, então, inserida na cavidade interna do hemipênis, com o intuito de preenchê-lo o máximo possível. Imediatamente após seu preenchimento, os órgãos foram amarrados na sua porção mais basal

e imersos em água gelada para acelerar a solidificação da mistura. Após serem lavados em água corrente, os hemipênis foram submetidos à imersão em uma solução de álcool 70% e corante vermelho de alizarina por um período de 3 a 5 minutos.

Uzzel (1973) propõe a utilização de uma solução de KOH e corante vermelho de alizarina com o objetivo de corar ornamentações hemipenianas calcificadas. A fim de reduzir os danos causados pelo KOH por uma exposição excessiva do hemipênis ao produto, Nunes (2011) adaptou a utilização do corante vermelho de alizarina ao diluí-lo em solução de álcool 70%. Para os fins de coloração das ornamentações, seguimos o modelo adaptado proposto por Nunes (2011). Por último, o hemipênis foi lavado para retirar o excesso do corante e armazenado em solução de álcool a 70%, pronto para ser analisado.

3.3. Terminologia utilizada para descrição da morfologia hemipeniana

A terminologia utilizada para morfologia hemipeniana foi discutida e proposta por diversos autores diferentes (*e.g.* Dowling e Savage 1960; Presch 1978; Savage 1997; Zaher 1999). Mesmo assim, é comum encontrar alguns trabalhos em que não há definição clara da terminologia utilizada, resultando em uma série de descrições com nomenclaturas diferentes para uma mesma estrutura e/ou um mesmo termo pode acabar sendo utilizado para estruturas distintas. A falta de definições claras para o uso de alguns termos ou da informação sobre qual nomenclatura está sendo utilizada para descrição hemipeniana dificulta a comparação entre a diversas descrições (ver Dowling e Savage 1960). No presente trabalho, seguimos a terminologia utilizada por Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012). No entanto, a fim de tornar clara a relação das estruturas descritas, apresentamos abaixo as definições dos termos utilizados nesse trabalho:

Corpo do hemipênis – representa todo o órgão com exceção dos lobos, é a tradução do termo “hemipenial body” utilizado por Zaher (1999).

Distal – indica o posicionamento ou direcionamento de determinada estrutura em relação à inserção do hemipênis na cloaca, indicando que esta estrutura está posicionada mais distante da região da cloaca, ou apresenta direcionamento oposto à cloaca (Nunes 2011) (*e.g.* a extremidade distal do órgão apresenta três fileiras de lamelas).

Dobras de captação – são estruturas contínuas com os lábios do sulco espermático na face sulcada, são finas e semelhantes a folhas, sendo orientadas perpendicularmente ao sulco. É a tradução do termo “catchment fold” utilizado por Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012).

Face assulcada – região do corpo hemipeniano oposta à face que apresenta o sulco espermático (Nunes 2011). Pode ou não conter a parte do sulco espermático, e geralmente possui ornamentações. É a tradução do termo “asulcate faces” utilizado por Silva e Ávila-Pires (2013), sinônimo de “asulcate” utilizado por Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012).

Face lateral (direita ou esquerda) – região lateral do corpo do hemipênis cuja superfície é voltada para o meio externo, localizada entre as faces sulcada e assulcada (Pinna 2012).

Face sulcada – região do corpo hemipeniano que apresenta o sulco espermático (Nunes 2011). É a tradução do termo “sulcate face” utilizado por Silva e Ávila-Pires (2013), sinônimo de “sulcate” utilizado por Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012).

Forquilha lobular – espaço do corpo hemipeniano localizado entre os lobos (Nunes 2011). É a tradução do termo “lobular crotch” utilizado por Silva e Ávila-Pires (2013), e sinônimo do termo “crotch” utilizado por Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012).

Lábios – paredes que delimitam o sulco espermático, geralmente são mais nítidas e protuberantes que outras áreas adjacentes. É a tradução do termo “lips” utilizado por Downling e Savage (1960).

Lamelas – ornamentações que podem estar presentes no corpo hemipeniano e se tratam de finas camadas de tecido que se sobrepõe umas sobre as outras. É a tradução do termo “laminae” utilizado por Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012), sinônimo de “flounces” utilizada por Silva e Ávila-Pires (2013). Existem duas variações de lamelas propostas por Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012): as **contínuas** ou **transversais** (tradução do termo “transverse laminae”) que são as lamelas completas que dão a volta no corpo do hemipênis; e as **descontínuas** (tradução do termo “discontinuos laminae”) que são as lamelas que não dão a volta no corpo hemipeniano e, geralmente, estão presentes apenas em uma das faces do corpo hemipeniano.

Papilas – pequenas projeções de formato arredondado, cilíndrico ou cônico, formadas a partir da superfície hemipenianas (Pinna 2012). Podem estar presentes na base, sendo chamadas de **papilas basais** (tradução do termo “basal papillae”), ou no ápice do hemipênis, sendo chamadas de **papilas apicais** (tradução do termo “apical papillae”) por Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012). É a tradução do termo “papillae” utilizado por Downling e Savage (1960), Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012) e Silva e Ávila-Pires (2013).

Pregas – são as dobras do tecido localizadas nos lobos o hemipênis, em alguns casos elas são mais nítidas, e em outros casos quando o hemipênis está preenchido no seu máximo, se tornam pouco nítidas. É a tradução de “pleats” utilizado por Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012). Também podem estar presentes na face sulcada do hemipênis, de forma a separar o sulco

espermático das ornamentações na face sulcada, nesse caso, é utilizado o termo **pregas de expansão**, tradução do termo “expansion pleats” utilizado por Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012).

Projeções – estruturas que normalmente estão presentes em pares, são associadas ao sulco espermático do hemipênis. Cada projeção pode apresentar ou não uma ranhura rasa em seu centro. É sinônimo do termo “fleshy papillae” utilizado por Cope (1896), e a tradução do termo “awns” utilizado por Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012).

Proximal - indica o posicionamento ou direcionamento de determinada estrutura em relação à inserção do hemipênis na cloaca, indicando que essa estrutura está posicionada próximo à região da cloaca ou se direciona à cloaca (Nunes2011) (*e.g.* a extremidade proximal do órgão apresenta cinco fileiras de lamelas que se estendem até a região dos lobos).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arias, F., C.M. De Carvalho, M.T. Rodrigues, and H. Zaher. 2011a. Two new species of *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae) from the Caatinga, Northwest Brazil. *Zootaxa* 2787:34–54. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2787.1.3>
- Arias, F., C.M. De Carvalho, M.T. Rodrigues, and H. Zaher. 2011b. Two new species of *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae) of the *C. ocellifer* group, from Bahia, Brazil. *Zootaxa* 3022: 1–21. DOI: [10.11646/zootaxa.3022.1.1](https://doi.org/10.11646/zootaxa.3022.1.1)
- Arias, F., C.M. De Carvalho, H. Zaher, and M.T. Rodrigues. 2014a. A New Species of *Ameivula* (Squamata, Teiidae) from Southern Espinhaço Mountain Range, Brazil. *Copeia* 95:95–105. DOI: <https://doi.org/10.1643/CH-13-037>
- Arias, F.J., M.T. Junior, R. Recoder, C.M. De Carvalho, H. Zaher, and M.T. Rodrigues. 2014b. Whiptail lizards in South America: a new *Ameivula* (Squamata , Teiidae) from Planalto dos Gérais , Eastern Brazilian Cerrado. *Amphibia-Reptilia* 35:227–242.
- Arias, F.J., R. Recoder, B. Beatriz, Á. Eduardo, E.M. Quipildor, F. Lobo, and M.T. Rodrigues. 2018. Diversity of teiid lizards from Gran Chaco and Western Cerrado (Squamata: Teiidae). *Zoologica Scripta* 47:144–158. DOI: <https://doi.org/10.1111/zsc.12277>
- Arnold, E.N. 1986. The hemipenis of lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae): structure, variation and systematic implications. *Journal of Natural History* 20:1221–1257. DOI: <https://doi.org/10.1080/00222938600770811>
- Bogert, C.M. 1940. Herpetological results of the Vernay Angola expedition. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 77:1–107.
- Böhme, W. 1988. Zur Genitalmorphologie der Sauria: Funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. *Bonner Zoologische Monographien* 27: 1–176.
- Boulenger, G.A. 1885. Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History). British Museum of Natural History, London.
- Brizuela, S., and A. Albino. 2017. Redescription of the Extinct Species *Callopistes bicuspidatus* Chani, 1976 (Squamata, Teiidae). *Journal of Herpetological* 51:343–354. DOI: <https://doi.org/10.1670/16-121>
- Burt, C.E. 1931. A study of the teiid lizards of the genus *Cnemidophorus* with special reference to their phylogenetic relationships. U.S. *National Museum Bulletin* 154: 1–286.
- Cabrera, M.R. 2004. A new species of *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae) from western Argentina. *Amphibia-Reptilia* 25: 265-275.

- Cabrera, M.R., and S. Carreira. 2009. A new, but probably extinct, specie of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from Uruguay. *Herpetological Journal* 19: 97–105.
- Cabrera, M.R., S. Carreira, D.O. Di-Pietro, and P.C. Rivera. 2019. A new species of *Contomastix* (Squamata, Teiidae) supported by total evidence, with remarks on diagnostic characters defining the genus. *Journal of Herpetology* 29:23-36.
- Colli, G.R., G.C. Costa, A.A. Garda, K.A. Kopp, D.O. Mesquita, A.K. Péres, P.H. Valdujo, G.H.C. Vieira, and H.C. Wiederhecker. 2003a. A critically endangered new species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from a Cerrado enclave in Southwestern Amazonia, Brazil. *Herpetologica* 59(1): 76-88. DOI: [http://dx.doi.org/10.1655/0018-0831\(2003\)059](http://dx.doi.org/10.1655/0018-0831(2003)059)
- Colli, G.R., J.P. Caldwell, G.C. Costa, A.M. Gainsbury, A.A. Garda, D.O. Mesquita, C.M.M.R. Filho, A.H.B. Soares, V.N. Silva, P.H. Valdujo, G.H.C. Vieira, L.J. Vitt, F.P., Werneck, H.C. Wiederhecker, and M.G. Zatz. 2003b. A new species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from the Cerrado biome in central Brazil. *Occasional Papers Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History* 14: 1–14.
- Colli, G.R., L.G. Giugliano, D.O. Mesquita, and F.G.R. França. 2009. A new species of *Cnemidophorus* from the Jalapão region, in the Central Brazilian Cerrado. *Herpetologica* 65(3): 311-327. DOI: <http://dx.doi.org/10.1655/08-049R1.1>
- Cope, E.D. 1894. The classification of snakes. *Am. Nat.* 28:831–844.
- Cope, E.D. 1895. The classification of the Ophidia. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 18:186–219. DOI: <https://doi.org/10.1080/00987913.2008.10765167>
- Cope, E.D. 1896. On the Hemipenes of the Sauria. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 48:461–467.
- Cope, E.D. 1900. The crocodylians, lizards and snakes of North America. *Rep. United States National. Museum* 1898:153–1294.
- D’Angiolella, A., J. Klaczko, M.T. Rodrigues, and T.C.S. Avila-Pires. 2016. Hemipenial morphology and diversity in South American anoles (Squamata: Hemipenial morphology and diversity in South American. *Canadian Journal of Zoology* 1982:251–256. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjz-2015-0194>
- De-Lima, A.K.S., I.P. Paschoaletto, L. De Oliveira Pinho, P. Benmamman, and J. Klaczko. 2019. Are hemipenial traits under sexual selection in *Tropidurus* lizards? Hemipenial development, male and female genital morphology, allometry and coevolution in *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae). *Plos One* 14:1–17. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219053>

- Dessauer, H.C., and C.J. Cole. 1989. Diversity between and within nominal forms of unisexual teiid lizards. In R.M. Dawley and J.P. Bogart (editors), *Evolution and ecology of unisexual vertebrates. New York State Museum Bulletin* 466: 49–71
- Dias, E.J.R., C.F.D. Rocha, and D. Vrcibradic. 2002. New *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae) from Bahia State, Northeastern Brazil. *Copeia* 2002:1070–1077.
- Dougherty, L.R., I.A. Rahman, E.R. Burdfield-Steel, E. V. Ginny Greenway, and D.M. Shuker. 2015. Experimental reduction of intromittent organ length reduces male reproductive success in a bug. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282:1–8. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0724>
- Dowling, H.G., and J.M. Savage. 1960. A guide to the snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics. *Zoologica (New York)* 45:17–27.
- Dowling, H.G. 2002. "Intraspecific variation of the hemipenis", a correction with comments on other erroneous descriptions. *Herpetological Review* 33(1):12-14.
- Estes, R., K. De-Queiroz, and J. Gauthier. 1988. Phylogenetic relationships of the Lizard Families. Essays Com. Santanford University, California. 631 pp.
- Feltrim, A.C., and T. Lema. 2000. Uma nova espécie de *Cnemidophorus* Wagler, 1830 do estado do Rio Grande do Sul, Brasil (Sauria, Teiidae). *Biociências* 8:103–114.
- Ferreira, A., F.C. Abdalla, W.E. Keer, and C. Cruz-Landim. 2004. Systematics, Morphology and Physiology Comparative Anatomy of the Male Reproductive Internal Organs of 51 Species of Bees. *Neotropical Entomology* 33:569–576.
- Freitas, M.A., S.S. Figueiredo, and W. Guerreiro. 2005. Geographic Distribution: *Cnemidophorus abaetensis* (Sand Dune Lizard). *Herpetological Review* 36 (2): 201.
- Giugliano, L.G., R.G. Collevatti, and G.R. Colli. 2007. Molecular dating and phylogenetic relationships among Teiidae (Squamata) inferred by molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45:168–179. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.05.017>
- Goicoechea, N., D. Frost, I. Riva, K. Pellegrino, J. Sites-Jr, M. Rodrigues, and J. Padial. 2016. Molecular systematics of teioid lizards (Teioidea/Gymnophthalmoidea: Squamata) based on the analysis of 48 loci under tree-alignment and similarity-alignment. *Cladistics* 32:624–671.
- Gordon, M., and D.E. Rose. 1951. Genetics of species differences in the morphology of the male genitalia of xiphophorin fishes. *Bulletin of the Ameircan Museum of Natural History* 95:409–464.

- Guerra-fuentes, R.A., J.C. Costa, A. Missassi, and A.L. da C. Prudente. 2017. Muscular evolution of hemipenis in Imantodini snakes (Squamata: Dipsadidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 1–15. DOI: <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx091/4735149>
- Hamilton, W.J. 1946. A study of the baculum on some North American microtinae. *Journal of Mammalogy* 27:378–387.
- Harvey, M.B., G.N. Ugueto, and R.L. Gutberlet. 2012. Review of Teiid Morphology with a Revised Taxonomy and Phylogeny of the Teiidae (Lepidosauria: Squamata). *Zootaxa* 3459:1–156.
- Hsiou, A.S., B.W. Schubert, G.R. Winck, S.Y. Onary-Alves, and L.S. Avilla. 2016. New quaternary teiid (Lepidosauria, Squamata) lizard remains from Gruta do urso, Tocantins, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 19:233–242. DOI: <https://doi.org/10.4072/rbp.2016.2.07>
- Jeannel, R.L. 1955. Initiation aux recherches sur la systematique des coleopteres. *Museum Natl. d'Histoire Nat* 16:1–55.
- Kelly, D.A. 2002. The functional morphology of penile erection: tissue designs for increasing and maintaining stiffness. *Integrative and Comparative Biology* 42: 216–221. DOI:10.1093/icb/42.2.216.
- Keogh, J.S. 1999. Evolutionary implications of hemipenial morphology in the terrestrial Australian elapid snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 125:239–278. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1999.tb00592.x>
- King, A. S. 1981. Phallus. In A. S. King and J. McLelland (eds.), *Form and function in birds*, Academic Press, London 2: 107–147.
- Kohler, G., J.R. McCranie, K.E. Nicholson, and J. Kreutz. 2003. Geographic variation in hemipenial morphology in *Norops humilis* (Peters 1863), and the systematic status of *Norops quaggulus* (Cope 1885) (Reptilia, Squamata, Polychrotidae). *Senckenbergiana Biologica* 82: 213-222.
- Kuntner, M., R. Cheng, S. Kralj-fi, C. Liao, J.M. Schneider, and M.A. Elgar. 2016. The evolution of genital complexity and mating rates in sexually size dimorphic spiders. *Evolutionary Biology* 16:1–9. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0821-y>
- Lowe, C.H., J.W. Wright, C.J. Cole, and R.L. Bezy. 1970. Chromosomes and evolution of the species groups of *Cnemidophorus* (Reptilia: Teiidae). *Systematic Zoology* 19:128–141.
- Manzani, P.R., and A.A. Abe. 1988. Sobre dois novos métodos de preparo do hemipênis de Serpentes. *Memórias do Instituto Butantan* 8(1): 15–20.

- McLean, W.P. 1974. Feeding and locomotor mechanisms of teiid lizards: functional morphology and evolution. *Papeis Avulsos de Zoologia*. 27:179–213.
- Myers, C., and M. Donnelly. 2001. Herpetofauna of the Yutajé–Corocoro Massif, Venezuela: Second Report From the Robert G. Goelet American Museum–Terramar Expedition To the Northwestern Tepuis. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 261:1–85. DOI: [https://doi.org/10.1206/0003-0090\(2001\)261](https://doi.org/10.1206/0003-0090(2001)261)
- Moura, F.R., and A.J.D.R. Cruz. 2017. Geographic Distribution: *Ameivula cipoensis*. *Herpetological Review* 48 (4): 810.
- Nunes, P.M.S. 2011. Morfologia hemipeniana dos lagartos microteídeos e suas implicações nas relações filogenéticas da família Gymnophthalmidae (Teiioidea: Squamata). 1. Universidade de São Paulo. 1–137 pp.
- Nunes, P.M.S., F.F. Curcio, J.G. Roscito, and M.T. Rodrigues. 2014. Are hemipenial spines related to limb reduction? A spiny discussion focused on gymnophthalmid lizards (Squamata: Gymnophthalmidae). *The Anatomical Record* 297:482–495. DOI: <https://doi.org/10.1002/ar.22876>
- Nunes, P.M.S., A. Fouquet, F.F. Curcio, P.J.R. Kok, and M.T. Rodrigues. 2012. Cryptic species in *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Squamata: Gymnophthalmidae) revealed by hemipenial morphology and molecular data. *Zoological Journal of the Linnean Society* 166:361–376. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2012.00846.x>
- Ortenburger, A.I. 1923. A method of preparing reptile penes. *Copeia* 119:71–73.
- Passos, P., A. Chiesse, O. Torres-Carvajal, and J.M. Savage. 2009. Testing Species Boundaries within the *Atractus occipitoalbus* Complex (Serpentes: Dipsadidae). *Herpetologica* 65(4): 384–403. DOI: <http://dx.doi.org/10.1655/08-024.1>
- Pesantes, O. 1994. A Method for Preparing the Hemipenis of Preserved Snakes. *Journal of Herpetology* 28:93–95.
- Pinna, P.H.M. de S. 2012. Morfologia comparada do hemipênis de representantes da família Amphisbaenidae (Squamata: Amphisbaenia). I. Universidade Federal do Rio de Janeiro Museu Nacional. 162 pp.
- Presch, W. 1974. Evolutionary relationships and biogeography of the macroteiid lizards (Family Teiidae, Subfamily Teiinae). *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 73:23–32.
- Presch, W. 1978. Descriptions of the hemipenial morphology in eight species of microteiid lizards (Family Teiidae, Subfamily Gymnophthalminae). *Herpetologica* 34:108–112.

- Presch, W. 1983. The lizard family Teiidae: is it a monophyletic group? *Zoological Journal of the Linnean Society* 77:189–197. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1983.tb00529.x>
- Porto, M., M.A. Oliveira, L. Pissinatti, R.L. Rodrigues, J.A. Rojas-Moscoso, J.C. Cogo, K. Metzke, E. Antunes, C. Nahoum, F.Z. Mónica, and G. Nucci. 2013. The Evolutionary Implications of Hemipenial Morphology of Rattlesnake *Crotalus durissus terrificus* (Laurent, 1768) (Serpentes: Viperidae: Crotalinae). *Plos One* 8(6): e66903.
- Reeder, T., C. Cole, and H. Dessauer. 2002. Phylogenetic Relationships of Whiptail Lizards of the Genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): A Test of Monophyly, Reevaluation of Karyotypic Evolution, and Review of Hybrid Origins. *American Museum of Natural History* 3365:1–61.
- Rivas, G.A., P.M.S. Nunes, J.R. Dixon, W.E. Schargel, J.R. Caicedo, T.R. Barros, E.G. Camargo, and C.L. Barrio-amorós. 2012. Taxonomy, Hemipenial Morphology, and Natural History of Two Poorly Known Species of *Anadia* (Gymnophthalmidae) from Northern South America. *Journal of Herpetology*. 46:33–40. DOI: <https://doi.org/10.1670/10-139>
- Rocha, C.F.D., H.G. Bergallo, and D. Peccinini-Seale. 1997. Evidence of an unisexual population of the Brazilian whiptail lizard genus *Cnemidophorus* (Teiidae), with description of a new species. *Herpetologica* 53 (3): 374-382.
- Rocha, C.F.D., A.F.B. Araújo, D. Vrcibradic, and E.M.M. Da Costa. 2000. New *Cnemidophorus* (Squamata; Teiidae) from Coastal Rio de Janeiro State, Southeastern Brazil. *Copeia* 2000:501–509.
- Romer, A. S. 1970. The vertebrate body. W. B. Saunders, Philadelphia.
- Rosário, I.R., R.M.L. Santos, F. Arias, C.F.D. Rocha, E.J. Dos Reis Dias, C.M. De Carvalho, and M.T. Rodrigues. 2019. Phylogeography of the endangered sand dune whiptail lizard *Glaucmastix abaetensis* (Dias, Rocha & Vrcibradic, 2002) with the description of a new species. *Zootaxa* 4624:451–477. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4624.4.1>
- Ruibal, R. 1952. Revisionary studies of some South American Teiidae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 106:477–529.
- Savage, J.M. 1997. On terminology for the description of the hemipenes of Squamate Reptile. *Journal of Herpetology* 7:23–25.
- Sharp, D., and F. Muir. 1912. The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. *Transactions of the Entomological Society of London* 13:477–642.

- Silva, M.B., and T.C.S. Ávila-Pires. 2013. The genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae) in State of Piauí, northeastern Brazil, with description of a new species. *Zootaxa* 3681:455–477. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3681.4.8>
- Silva, K.P., and T.S. Soares. 2018. New records of *Glaucomastix cyanura* and *Ameivula nigrigula* (Arias, De Carvalho, Rodrigues & Zaher, 2011) (Squamata: Teiidae) in the State of Bahia, Northeastern Brazil. *Herpetology Notes* 11: 405-408.
- Silva, M.B, M.A. Ribeiro-Júnior, and T.C.S. Ávila-Pires. 2018. A New Species of *Tupinambis* Daudin, 1802 (Squamata: Teiidae) from Central South America. *Journal of Herpetology* 52(1): 94–110. DOI: <https://doi.org/10.1670/16-036>
- Sinclair, A.W., S.E. Glickman, L. Baskin, and G.R. Cunha. 2016. Anatomy of Mole External Genitalia: Setting the Record Straight. *The Anatomical Record* 299:385–399. DOI: <https://doi.org/10.1002/ar.23309>
- Spix, J.B. Von. 1825. Animalia nova sive species nova lacertarum quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I Bavariae Regis suscepto collegit et descripsit Dr. J. B. de Spix. Lipsiae: T. O. Weigel; F. S. Hübschmanni, Monachii 26.
- Teixeira-Filho, P. F., Carlos Frederico Duarte Rocha, and S. C. Ribas. 2003. “Relative Feeding Specialization May Depress Ontogenetic, Seasonal, and Sexual Variations in Diet: The Endemic Lizard *Cnemidophorus littoralis* (Teiidae).” *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia* 63(2):321–28. DOI:<https://doi.org/10.1590/S1519-69842003000200017>.
- Tinoco, M.S., H.C. Browne-Ribeiro, and M. Alves Dias. 2010. The Bahian Sand Dunes Whiptail Lizard *Cnemidophorus abaetensis* Dias, Rocha & Vrcibradic 2002 (Reptilia, Scleroglossa, Teiidae), geographic distribution and habitat use in Bahia, Brazil. *Herpetological Bulletin* 111: 19-24
- Tucker, D.B., G.R. Colli, L.G. Giugliano, S.B. Hedges, C.R. Hendry, E.M. Lemmon, A.R. Lemmon, J.W. Sites, and R.A. Pyron. 2016. Methodological congruence in phylogenomic analyses with morphological support for teiid lizards (Sauria: Teiidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 103:75–84. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.07.002>
- Ugueto, G.N., M.B. Harvey, and G.A. Rivas. 2009. Two New Species of *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae) from Islands of the Northeastern Coast of Venezuela. *Herpetological Monographs* 23(1):123-153. DOI: <http://dx.doi.org/10.1655/09-035.1>

- Ugueto, G.N., and M.B. Harvey. 2010. Southern Caribbean *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): description of new species and taxonomic status of *C. murinus ruthveni* Burt. *Herpetological Monographs* 24: 111–148.
- Uetz, P., P. Freed, and J. Hosek. The Reptile Database. Accessed <http://www.reptile-database.org>, 27/01/2021.
- Uzzel, T. 1973. A revision of lizards of the genus *Prionodactylus*, with a new genus for *P. leucostictus* and notes on the genus *Euspondylu* (Sauria, Teiidae). *Postilla* 159:1–67.
- Vai, P.M., E. Wespes, and C. Schulman. 1992. Extensibilidade peniana: a que se relaciona? *Urologia* 148: 1432-1434.
- Zaher, H. 1999. Hemipenial morphology of the South American Xenodontine snakes, with a proposal for monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of Colubroid hemipenes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 240:168. DOI: [https://doi.org/10.1016/s1098-3015\(11\)72087-3](https://doi.org/10.1016/s1098-3015(11)72087-3)

**CAPÍTULO 01: MORFOLOGIA HEMIPENIANA DE LAGARTOS TEÍDEOS
COMO UMA FONTE DE DADOS TAXONÔMICOS E EVOLUTIVOS
(SQUAMATA: TEIIDAE)**

DIAS-SILVA, Fernanda. Morfologia hemipeniana de lagartos teídeos como uma fonte de dados taxonômicos e evolutivos (Squamata: Teiidae). Dissertação (Ciências Biológicas - Biodiversidade Neotropical) – Instituto de Biociências, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, 2021.

RESUMO

Durante muito tempo o uso da morfologia hemipeniana em estudos com lagartos foi negligenciado, ganhando maior enfoque e importância apenas em meados do século XX. Atualmente, o uso de caracteres hemipenianos em estudos de taxonomia e sistemática é fundamental, pois esses caracteres podem fornecer informações valiosas quanto à história evolutiva dos diferentes grupos. Embora tenha havido um considerável aumento nas descrições hemipenianas de lagartos nas últimas décadas, alguns grupos como a família Teiidae ainda carecem de informações substanciais. Aqui apresentamos uma revisão da literatura sobre a morfologia hemipeniana de lagartos teídeos, abordando também as metodologias mais utilizadas para a remoção e preparação desses órgãos e a terminologia usada nas descrições. Nossos resultados indicaram que, de um total de 170 espécies de Teiidae, 51 (30%) apresentam seu hemipênis descrito na literatura. De modo geral, lagartos teídeos apresentam um hemipênis sutilmente bilobado, com sulco espermático de orientação do tipo centrípeta. Ornamentações, particularmente lamelas e projeções, são comuns nos Teiidae, estando presentes na maioria dos hemipênis descritos (46 e 45 táxons, respectivamente). A metodologia usada para remoção, eversão e preenchimento dos órgãos, bem como a terminologia utilizada para as estruturas dos hemipênis de lagartos teídeos, basearam-se em propostas originalmente focadas em serpentes, e sofreram diversas adaptações ao longo dos anos. Vale ressaltar que embora o número de trabalhos que abordem o assunto tenha aumentado nos últimos anos, a falta de padronização na metodologia e terminologia utilizadas pode dificultar a comparação dos caracteres hemipenianos entre táxons. Além disso, trabalhos cujo foco principal seja a descrição e comparação da morfologia hemipeniana ainda são escassos para o grupo.

Palavras-chave: Hemipênis. Órgão copulador masculino. Sistemática. Taxonomia.

DIAS-SILVA, Fernanda. Hemipenial morphology of teiid lizards as a source of taxonomic and evolutive data (Squamata: Teiidae). Dissertação (Ciências Biológicas - Biodiversidade Neotropical) – Instituto de Biociências, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, 2021.

ABSTRACT

For a long time, the use of hemipenial morphology studies about lizards was neglected, gaining more focus and importance only around the mid-20th century. Nowadays, the use of hemipenial characters is fundamental to studies on taxonomy and systematics, as they can provide valuable information about the evolutionary history of different groups. Despite the evident increase in hemipenial descriptions for lizards in the last decades, some groups such as the family Teiidae still lack substantial information. Here, we present a literature review about the hemipenial morphology in teiid lizards, the methodological procedures most used to remove and prepare the organs, and the terminology used in the descriptions. Our results indicate that, out of the 170 species of Teiidae, 51 (30%) had their hemipenes described in the literature. Generally, teiid lizards have hemipenes that are subtly bilobed, with a sulcus spermaticus with centripetal orientation. Ornamentations, particularly laminae and awns, occur frequently in the Teiidae, being observed in most of the hemipenes described (46 and 45 taxa, respectively). The methodology employed for removal, preparation, and filling of the organs, as well as the terminology used to describe the structures of the hemipenes of teiid lizards were based on propositions originally focused on snakes, and have undergone several adaptations over the years. It is worth mentioning that, although the number of publications that address this subject has increased in recent years, the lack of standardization in the methodology and terminology used may impair comparisons of hemipenial characters among taxa. Also, studies focusing mainly on the description and comparison of hemipenial morphology are still scarce for the group.

Keyword: Hemipenis. Male copulatory organ. Systematics. Taxonomy.

4. INTRODUÇÃO

A complexidade morfológica dos órgãos copulatórios, e as suas diferenças significativas entre espécies, permitem que os mesmos sejam utilizados como fontes de informação em estudos de taxonomia e sistemática em diversos grupos animais (*e.g.* Dougherty *et al.* 2015; Kuntner *et al.* 2016; Guerra-fuentes *et al.* 2017; De-Lima *et al.* 2019). Em vertebrados, isso ganhou força no século XX sendo limitada aos grupos que possuem órgãos intromitentes no sexo masculino (*i.e.* alguns peixes, répteis com exceção de *Sphenodon*, algumas aves e mamíferos) (*e.g.* Böhme 1971; Porto *et al.* 2013; Kelly 2002). O órgão copulador masculino dos répteis Squamata é uma estrutura pareada e protrátil, chamada hemipênis. Os hemipênis são estruturas complexas, geralmente com um padrão geral conservativo entre os grupos mais inclusivos, mas com diferenças significativas entre espécies (*e.g.* Keogh 1999; D'Angiolella *et al.* 2016). O uso de caracteres hemipenianos como uma fonte de dados taxonômicos em répteis Squamata começou a partir de estudos com serpentes (Cope 1894), sendo dois anos depois empregado pela primeira vez nas pesquisas com lagartos (Cope 1896). Durante muito tempo o uso da morfologia hemipeniana em estudos taxonômicos com Squamata foi negligenciado, principalmente porque a metodologia de remoção e preparação era considerada difícil de ser realizada (Dowling e Savage 1960). As primeiras preparações do hemipênis eram realizadas *in situ*, isto é, os espécimes tinham seu órgão removido através de uma incisão em sua parede para abrir e expor as características da superfície externa funcional (Bogert 1940). Uma vez que algumas ornamentações só são observadas quando o hemipênis se encontra intumescido, outras metodologias foram sugeridas ao longo dos anos. A eversão passou a ser realizada de forma manual logo após o hemipênis ser retirado da região caudal do espécime, e os hemipênis evertidos passaram a ser preenchidos com uma substância liquefeita (Ortenburger 1923; Dowling e Savage 1960; Manzani e Abe 1988). A rigidez do órgão copulatório devido à técnica de preservação dos espécimes (solução de formalina a 10%) também era um problema e limitava a preparação hemipeniana pelos pesquisadores. A preparação de órgãos de espécimes preservados em coleções zoológicas só ganhou foco com a proposta de Pesantes (1994), de utilizar solução de hidróxido de potássio, que conferia uma maior flexibilidade ao órgão a ser preparado.

Nos últimos anos, o uso da morfologia hemipeniana em estudos taxonômicos e sistemáticos de lacertílios aumentou consideravelmente na região neotropical (*e.g.* D'Angiolella *et al.* 2016; Silva *et al.* 2018; Sánchez-Martínez *et al.* 2019) e no resto do mundo (*e.g.* Brennan e Bauer

2017; Vergilo, Zlatkov e Tzankov 2017; Glaw *et al.* 2021). Atualmente, as famílias de lagartos mais estudadas em relação à morfologia hemipeniana são, em ordem: Gymnophthalmidae, Dactyloidae, Iguanidae, Gekkonidae, Teiidae e Scincidae (ver Sánchez-Martínez *et al.* 2019). Considerando-se especificamente a família Teiidae, apesar dos recentes esforços (Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012; Silva e Ávila-Pires 2013; Arias *et al.* 2014a,b; Ávila-Pires *et al.* 2017; Arias *et al.* 2018; Silva *et al.* 2018), ainda há escassez de dados sobre morfologia hemipeniana em Teiidae que poderiam auxiliar a compreender melhor a taxonomia e sistemática do grupo. Dessa forma, o objetivo desse trabalho foi realizar uma revisão bibliográfica na literatura sobre a morfologia hemipeniana de lagartos teídeos, identificando o sexo biológico dos autores, a metodologia empregada na preparação hemipeniana em teídeos, e a diversidade de espécies que possuem o hemipênis descrito.

5. MATERIAL E MÉTODOS

Considerando que o uso da morfologia hemipeniana em estudos com lagartos iniciou-se com Cope (1896), buscamos por artigos publicados entre os anos 1891 e 2020 que abordassem o uso de caracteres hemipenianos e/ou a descrição da morfologia hemipeniana de lagartos teídeos. A busca foi realizada por meio das plataformas digitais: Google Scholar (<https://scholar.google.com.br>); Scielo (<https://scielo.org/>), Scopus (<https://www.scopus.com>) e Web of Science (<http://isi3.isiknowledge.com>), utilizando as seguintes palavras-chave: “hemipênis OR hemipenes OR morfologia hemipeniana OR morfologia de hemipênis OR hemipenial morphology OR morphology of hemipenes OR morfologia OR morphology OR lagartos OR lizards OR teídeos OR teiids OR Teiidae OR Teiinae OR Tupinambinae”.

Após a primeira busca, consideramos apenas os artigos que apresentavam a descrição da morfologia hemipeniana de lagartos da família Teiidae. Trabalhos não publicados (*i.e.* monografias, dissertações, teses), foram desconsiderados de nossas análises. Nossos resultados foram divididos em subtópicos: (i) análise bibliométrica de autoria, a fim de identificar o ano de publicação e o principal objetivo dos artigos (ii) Metodologias e terminologias empregadas na descrição da morfologia; e (iii) Morfologia Comparada, a fim de identificar qual subfamília e gênero cujo hemipênis se encontra descrito, e em quais gêneros e espécies estão presentes os caracteres morfológicos hemipenianos.

6. RESULTADOS

6.1. Análise bibliométrica de autoria

A busca realizada com as palavras chaves selecionadas resultou em 10 artigos científicos publicados entre os anos de 1891 e 2020 que abordam o uso de caracteres hemipenianos e/ou a descrição da morfologia hemipeniana em lagartos teídeos: Cope (1896); Arnold (1986); Böhme (1988); Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012); Silva e Ávila-Pires (2013); Arias *et al.* 2014a,b; Ávila-Pires *et al.* (2017); Arias *et al.* (2018); Silva *et al.* (2018).

O primeiro trabalho publicado sobre a morfologia hemipeniana de lagartos teídeos foi realizado no final do século XIX, quando Cope (1896) descreveu os órgãos de três espécies dessa família. Somente no fim do século XX foram publicados novos trabalhos (n= 2) contendo dados sobre a morfologia hemipeniana de espécies de Teiidae (Arnold 1986; Böhme 1988). Houve então uma nova lacuna por aproximadamente 20 anos em que nenhum artigo abordando o assunto foi publicado até que, no século XXI, após o ano de 2010, houve um significativo aumento no número de artigos publicados (n= 7) (Figura 4).

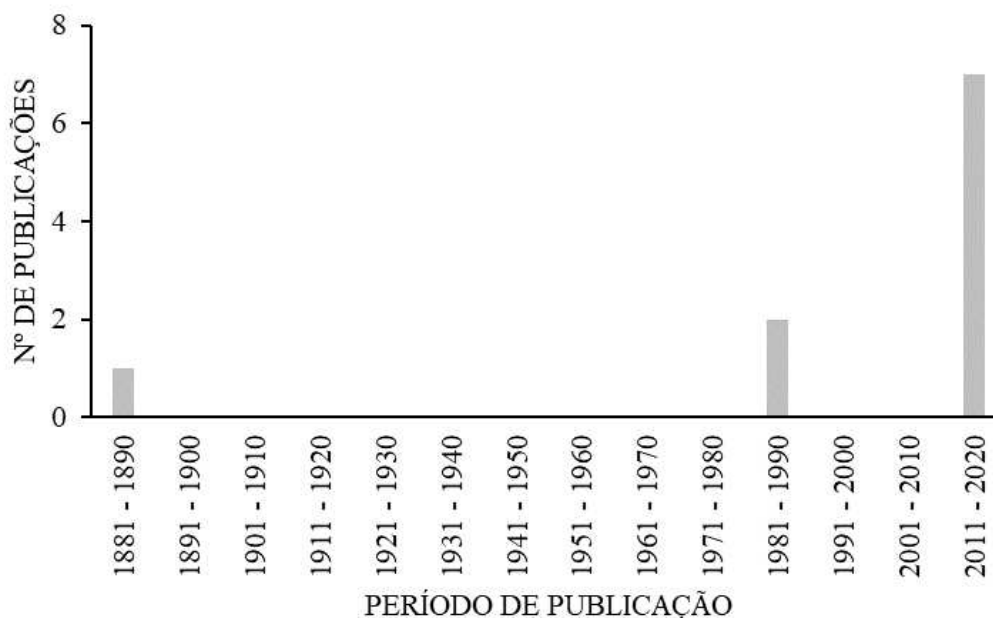


Figura 4: Número de artigos publicados abordando a morfologia hemipeniana em lagartos teídeos ao longo do período de 1881 a 2020.

Identificamos que os artigos publicados apresentaram três enfoques diferentes: (1) artigos cujo foco principal era a descrição de novas espécies (n= 5); (2) artigos que tiveram como foco principal a descrição da morfologia hemipeniana (n= 3); (3) artigos com foco em revisão taxonômica, mas que apresentaram a descrição hemipeniana de algumas espécies (n= 2) (Tabela 1).

Tabela 1: Foco principal dos artigos científicos que abordam a morfologia hemipeniana em lagartos teídeos.

Artigos	Descrição de espécies	Descrição morfológica	Revisão taxonômica
Cope (1896)		x	
Arnold (1986)		x	
Böhme (1988)		x	
Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012)			x
Silva e Ávila-Pires (2013)	x		
Arias <i>et al.</i> (2014a)	x		
Arias <i>et al.</i> (2014b)	x		
Ávila-Pires <i>et al.</i> (2017)			x
Arias <i>et al.</i> (2018)	x		
Silva <i>et al.</i> (2018)	x		

6.2. Metodologia empregada

Os 10 artigos publicados sobre a morfologia hemipeniana de Teiidae, utilizaram um somatório de 11 metodologias de remoção e preparação do órgão: sete artigos (70%) citam nove referências para a metodologia de preparação de hemipênis; dois artigos (20%) descrevem a própria metodologia; e um artigo (10%) não menciona os métodos empregados na preparação dos órgãos (Tabela 2). Além disso, os 10 artigos utilizaram diferentes terminologias para descrição das estruturas hemipenianas: cinco artigos (50%) citam quatro referências; três artigos (30%) utilizam terminologias próprias; e três artigos (20%) não fazem nenhuma menção à terminologia utilizada (Tabela 2; Apêndice I).

Analisando as 11 metodologias utilizadas para preparação dos hemipênis, foi possível observar diferenças quanto à remoção do órgão (etapa I), quanto à forma de realizar a eversão (etapa II) e, quanto à substância utilizada no preenchimento do órgão (etapa III). Na etapa I, identificamos duas formas de extração do órgão (Figura 5A): removido por último, após everter e preencher o órgão (n= 5; 45,5%) (Cope 1896; Arnold 1986, Ortenburguer 1929; Böhme 1971; Böhme e Klaver 1980); e removido “primeiro”, antes de everter e preencher o órgão (n= 6;

54,5%) (Manzani e Abe 1988; Pesantes 1994; Zaher 1999; Myers e Cadle 2003; Zaher e Prudente 2003; Harvey e Embert 2009). Ainda nessa etapa, identificamos que a extração do órgão é realizada, na maioria dos casos (n= 6; 54,5%), junto com o músculo *retractor penis magnus* (Manzani e Abe 1988; Pesantes 1994; Zaher 1999; Myers e Cadle 2003; Zaher e Prudente 2003; Harvey e Embert 2009).

Na etapa II, a eversão do hemipênis é realizada de duas formas diferentes (Figura 5B): feita por pressão digital, isto é, uma pressão dos polegares na região caudal dos lagartos (n= 4; 36,4%) (Cope 1896; Arnold 1986, Ortenburguer 1929; Böhme e Klaver 1980); ou realizada de forma manual com o auxílio de pinças de ponta romba (n= 6; 54,5%) (Manzani e Abe 1988; Pesantes 1994; Zaher 1999; Myers e Cadle 2003; Zaher e Prudente 2003; Harvey e Embert 2009). Em um artigo, a forma como o hemipênis é evertido não foi informado pelo autor (n= 1; 9,1%) (Böhme 1971).

Quanto ao preenchimento (etapa III - Figura 5C), identificamos que: um dos artigos não realizou o preenchimento, uma vez que o hemipênis era cortado ao meio e aberto em forma de prancha (n= 1; 9,1%) (Cope, 1896); dois artigos não informaram como foi realizado o preenchimento (n= 2; 18,2%) (Arnold 1986; Böhme 1971); e os demais artigos (n= 8; 72,8%) (Ortenburguer 1929; Böhme e Klaver 1980; Manzani e Abe 1988; Pesantes 1994; Zaher 1999; Myers e Cadle 2003; Zaher e Prudente 2003; Harvey e Embert 2009) utilizaram sete tipos diferentes de substâncias para o preenchimento do órgão, sendo a mais comum a vaselina líquida (n= 3; 37,5%).

Tabela 2: Metodologias e terminologias citadas em cada um dos 10 artigos sobre a morfologia hemipeniana de Teiidae.

Artigos	Preparação	Terminologia
Cope (1896)	O próprio autor	O próprio autor
Arnold (1986a)	O próprio autor	O próprio autor
Böhme (1988)	Ortenburger (1923), Böhme (1971), Böhme e Klaver (1980)	Não informado
Harvey <i>et al.</i> (2012)	Myers e Cadle (2003); Zaher e Prudente (2003); Harvey e Embert (2009)	O próprio autor
Silva e Ávila-Pires (2013)	Manzani e Abe (1988); Pesantes (1994); Zaher (1999)	Myers <i>et al.</i> (1993); Savage (1997); Keogh (1999)
Arias <i>et al.</i> (2014a)	Não informado	Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012)
Arias <i>et al.</i> (2014b)	Manzani e Abe (1988); Pesantes (1994); Zaher (1999)	Não informado
Avila-Pires <i>et al.</i> (2017)	Pesantes (1994); Zaher e Prudente (2003)	Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012)
Arias <i>et al.</i> (2018)	Manzani e Abe (1988); Pesantes (1994); Zaher (1999)	Savage (1997); Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012)
Silva <i>et al.</i> (2018)	Manzani e Abe (1988); Pesantes (1994); Zaher e Prudente (2003)	Savage (1997) e Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012)

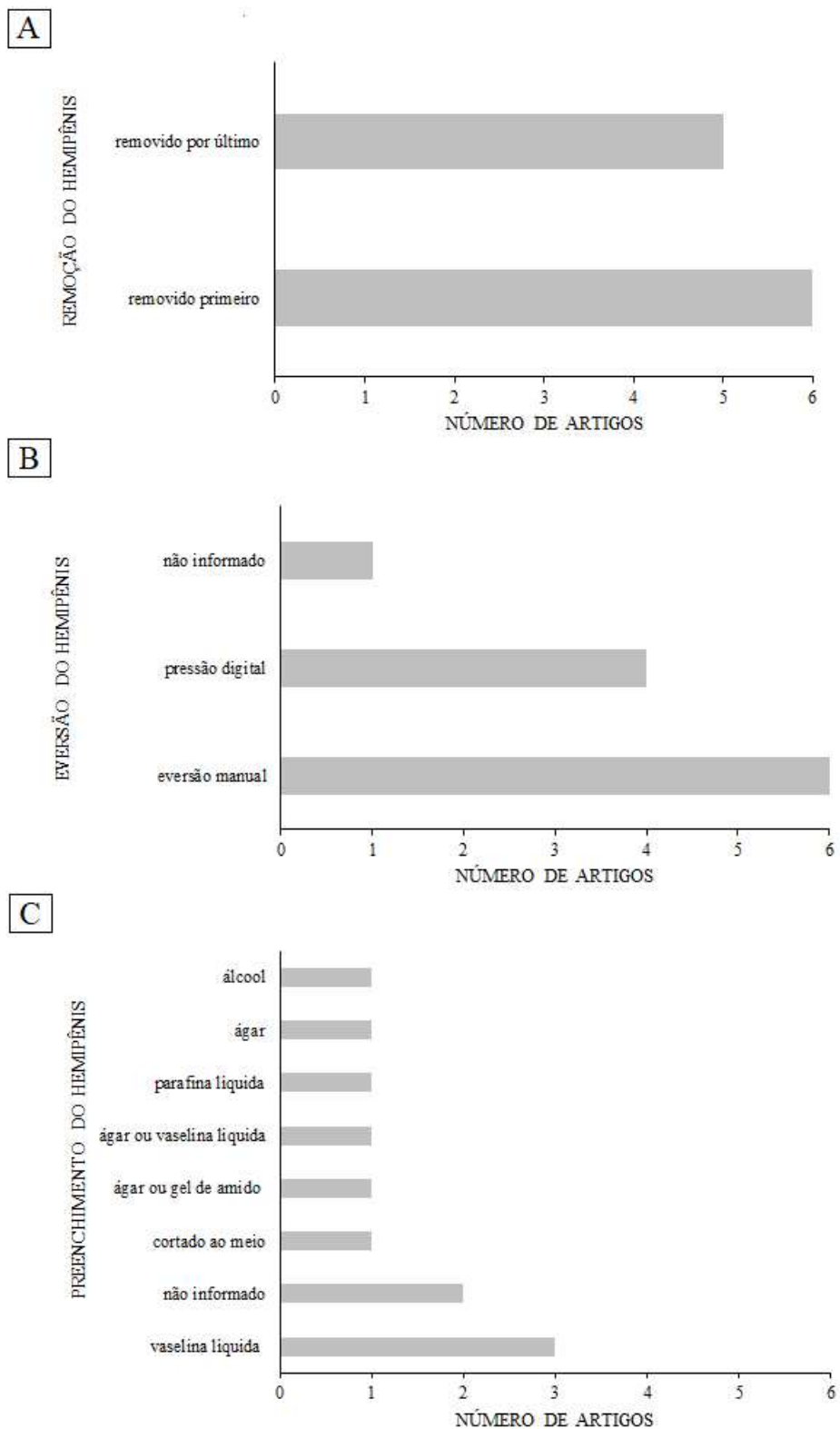


Figura 5: Número de artigos sobre a morfologia hemipeniana de Teiidae que utilizam diferentes aspectos metodológicos, evidenciando as diferenças nas técnicas de remoção (A), eversão (B) e preenchimento (C) dos hemipênis de lagartos teídeos.

6.3. Morfologia Comparada

Nossos dados indicam que se encontram descritos em literatura os hemipênis de 30% (n= 51) das 170 espécies de lagartos teídeos atualmente reconhecidas. A subfamília Callopistinae apresenta dois representantes, tendo ambos a morfologia hemipeniana descrita, e sendo portanto a única subfamília em que todos os representantes possuem o hemipênis descrito (Figura 6). A subfamília Tupinambinae apresenta 12 espécies, das quais cinco (42%) apresentam o hemipênis descrito, enquanto a subfamília Teiinae apresenta 156 espécies, das quais 44 (28%) possuem o hemipênis descrito. Apenas dois gêneros da subfamília Teiinae (*Aurivela* e *Dracaena*) não apresentam, até o momento, nenhum dos seus representantes com hemipênis descritos.

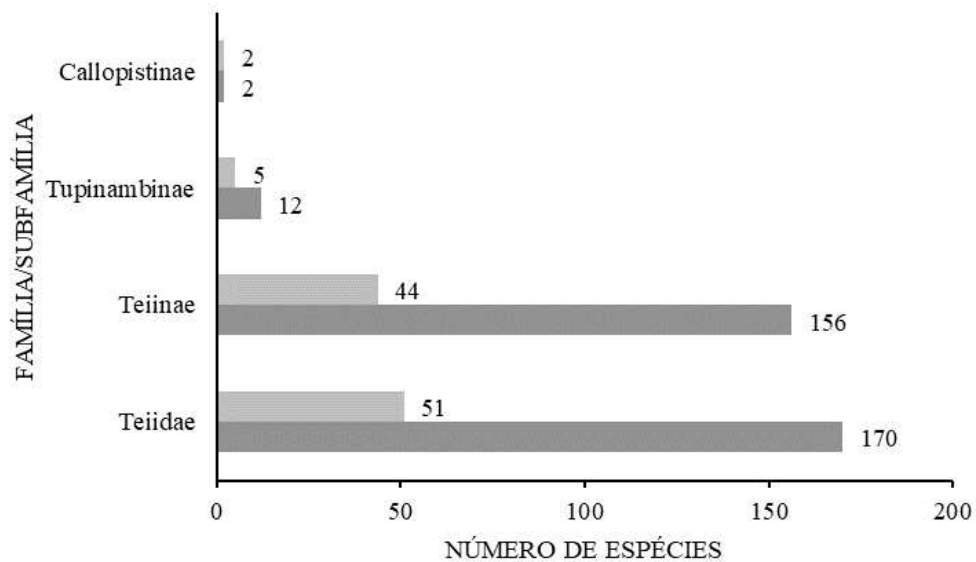


Figura 6: Número de espécies com hemipênis descritos para família Teiidae e suas três subfamílias. As barras em cinza escuro representam o número total de espécies, e as barras em cinza claro representam o número de espécies com a morfologia do hemipênis descrita.

Considerando os gêneros dentro de cada subfamília, Callopistinae apresenta apenas um gênero, enquanto Tupinambinae apresenta três gêneros, e Teiinae apresenta 14 gêneros. Quando comparamos o número de espécies com hemipênis descrito pelo número total de espécies de cada subfamília, podemos observar que o gênero *Callopistes* (Callopistinae) possui hemipênis descrito para todas as espécies (n= 2; 100%), enquanto *Pholidoscelis* (Teiinae) (n= 10; 6,4%) e *Tupinambis* (Tupinambinae) (n= 3; 25%) representam, respectivamente, os gêneros com mais espécies com hemipênis descrito dentro de suas subfamílias (Figura 7).

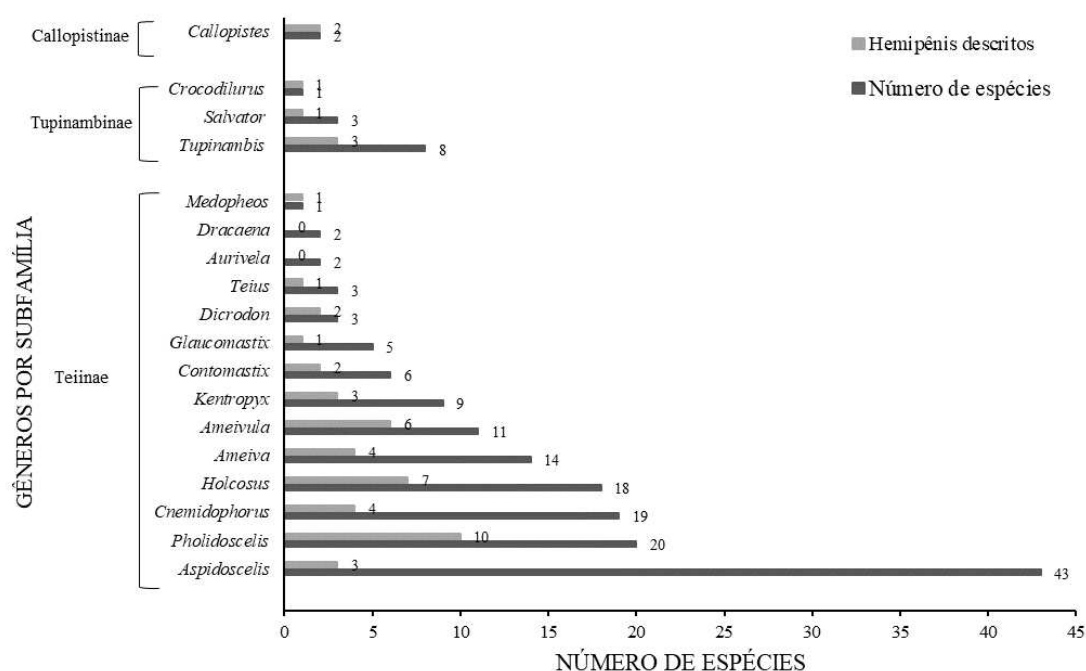


Figura 7: Número de espécies com hemipênis descritos por gênero de lagartos teídeos do mundo. As barras em cinza escuro representam o número total de espécies, e a cinza clara representa o número de espécies com a morfologia do hemipênis descritos.

Em relação à morfologia hemipeniana, os lagartos teídeos apresentam um hemipênis bilobado, com sulco espermático de orientação centrípeta. As ornamentações do tipo lamelar e as projeções pareadas no ápice do hemipênis (“awns”) são caracteres frequentes para a família Teiidae, sendo encontrados, respectivamente, em 92% (n= 46) e 90% (n= 45) das espécies cujos hemipênis se encontram descritos. Além disso, existem dois tipos de lamelas: as proximais que dão a volta no cordo hemipeniano, podendo ser visíveis em ambas as faces do hemipênis; e as distais são interrompidas por alguma ornamentação e/ou por uma área nua. O tamanho relativo dos lobos hemipenianos não foi informado na maioria dos trabalhos, sendo citado apenas para as seguintes espécies: *Ameivula confusioniba*, *A. cf. ocellifera*, *A. pyrrhogularis*, *Glaucmastix venetacauda* (Silva e Ávila-Pires 2013), e *Kentropyx striata* (Ávila-Pires *et al.* 2017) (todos com lobos equivalentes a aproximadamente 10% do comprimento total do órgão, ou seja, corpo hemipeniano + lobos), e *Tupinambis quadrilineatus* (aproximadamente 16% do tamanho total do órgão) (Silva *et al.* 2018). As demais ornamentações (*e.g.* bolsões, papilas basais e/ou apicais, pregas de expansão, dobras de captação, espinhos, estiloides) são mais variáveis, podendo ocorrer ou não em algumas espécies da família (Figura 8; Tabela 3).

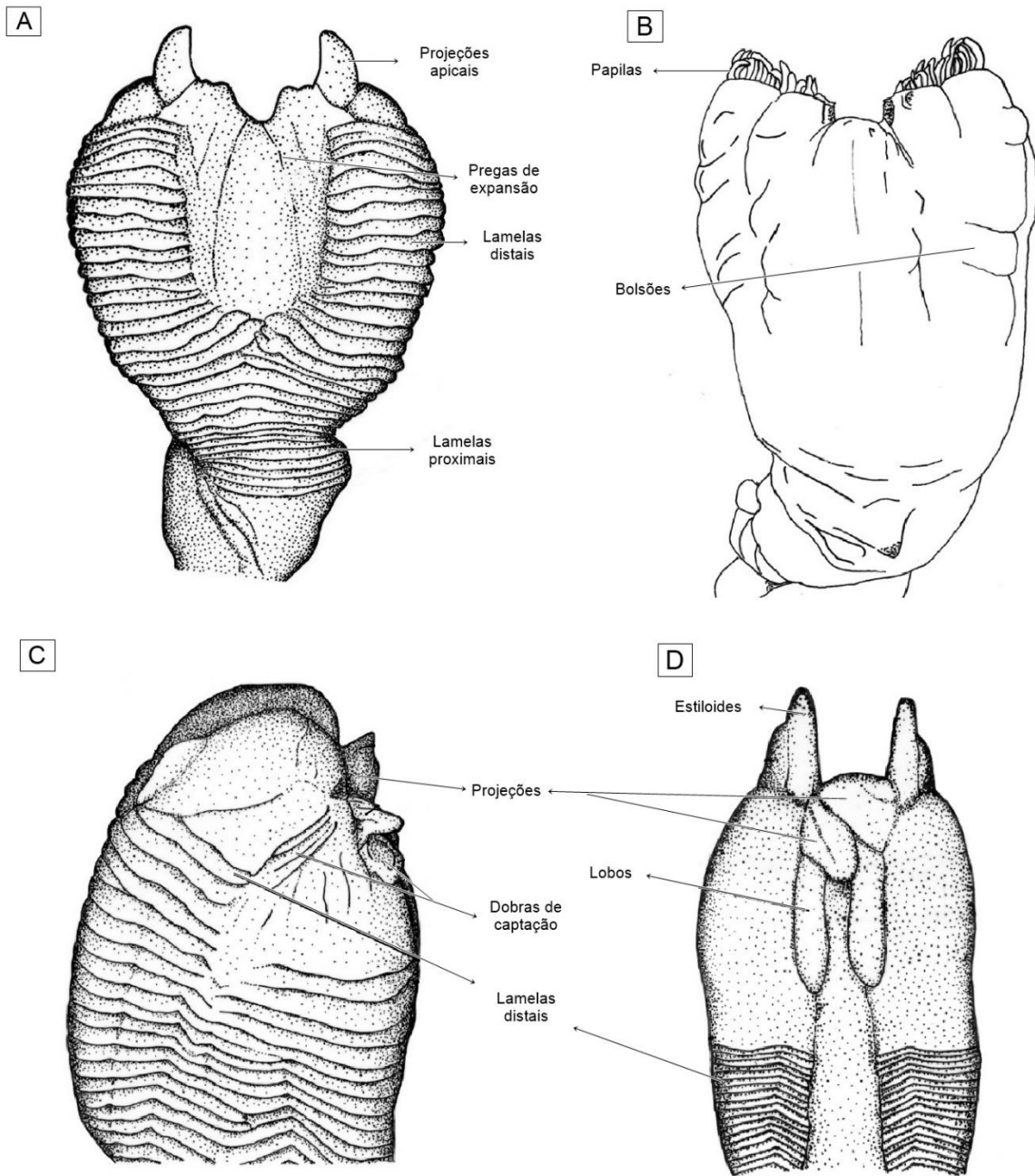


Figura 8: Face assulcada dos hemipênis de *Contomastix vittata* (A), *Ameivula pyrrhogularis* (B) e *Crocodilurus amazonicus* (D); e vista lateral do hemipênis de *Holcosus anomalus* (C) representando as ornamentações encontradas nos hemipênis de teídeos. Modificadas de Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012) (A, C e D) e Silva e Ávila-Pires (2013) (B).

Tabela 3: Caracteres hemipenianos de lagartos teídeos descritos na literatura. NI= Não Informado

Táxon	Lobos		Forquilha Lobular		Sulcada	Assulcada					Bolsões	Projeções	Referência Bibliográfica
	Base	Ápice	Sulcada	Assulcada	Lamelas Descontínuas	Lamelas		Papilas					
						Proximais	Distais	Descontínuas	Basais	Apicais			
Calloplistinae													
<i>Callopistes</i>													
<i>C. flavipunctatus</i>	Liso	Liso	Liso	Liso	Ausentes	6	19	6	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>C. maculatus</i>	Liso	Arredondado Liso	Dobras longitudinais	Dobras longitudinais	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Böhme 1988
Teiinae													
<i>Ameiva</i>													
<i>A. ameiva</i>	Liso	Arredondado Liso	Liso	Dobras longitudinais	4	16	9	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>A. atrigularis</i>	NI	NI	Dobras longitudinais	Dobras longitudinais	Ausentes	Presentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Böhme 1988
<i>A. bifrontata divisa</i>	Liso	Arredondado Liso	NI	NI	Ausentes	26	5	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>A. bifrontata</i> spp.	Liso	Arredondado Liso	NI	NI	Ausentes	23	5	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>A. praesignis</i>	Liso	Arredondado Liso	NI	NI	4	14-23	5-9	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>Ameivula</i>													
<i>A. apipensis</i>	Liso	Papilas	Liso	Liso	Ausentes	Ausentes	4-5	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Arias <i>et al.</i> 2018

Táxon	Lobos		Forquilha Lobular		Sulcada	Assulcada					Bolsões	Projeções	Referência Bibliográfica
	Base	Ápice	Sulcada	Assulcada	Lamelas Descontínuas	Lamelas			Papilas				
						Proximais	Distais	Descontínuas	Basais	Apicais			
<i>A. cipoensis</i>	Liso	Papilas	Liso	Liso	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Arias et al 2014a
<i>A. confusioniba</i>	Liso	Papilas	Liso	Liso	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Silva e Ávila-Pires 2013
<i>A. ocellifera</i>	NI	Papilas	NI	NI	Ausentes	Ausentes	7	4	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>A. cf. ocellifera</i>	Liso	Papilas	Dobras de captação	Liso	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Ausentes	Silva & Ávila-Pires 2013
<i>A. pyrhogularis</i>	Liso	Papilas	Liso	Liso	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes (1)	Ausentes	Silva e Ávila-Pires 2013
<i>A. xacriaba</i>	Liso	Papilas	Liso	Liso	Ausentes	Ausentes	4	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes (3)	Ausentes	Arias et al 2014b
<i>Aspidoscelis</i>													
<i>A. gularis</i>	Liso	Arredondados Subtriangular	NI	NI	Ausentes	7	10	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>A. sexlineata</i>	Liso	Arredondado Liso	NI	NI	Ausentes	5-7	12-16	Ausentes	Ausente	Ausente	Ausente	Presentes	Böhme 1988; Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>A. tigris</i>	Liso	Arredondados Subtriangular	NI	NI	Ausentes	10	13-15	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>Cnemidophorus</i>													
<i>C. arubensis</i>	Liso	Dobras de captação	NI	NI	Ausentes	12	14	Ausentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012

Táxon	Lobos		Forquilha Lobular		Sulcada	Assulcada					Bolsões	Projeções	Referência Bibliográfica
	Base	Ápice	Sulcada	Assulcada	Lamelas Descontínuas	Lamelas			Papilas				
						Proximais	Distais	Descontínuas	Basais	Apicais			
<i>C. lemniscatus espeuti</i>	Liso	Dobras de captação	NI	NI	Ausentes	5	19	Ausentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>C. l. lemniscatus</i>	Liso	Dobras de captação	NI	NI	Ausentes	6	19	Ausentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>C. murinus</i>	Liso	Dobras de captação	NI	NI	Ausentes	13-14	23	Ausentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>C. vanzoi</i>	Liso	Dobras de captação	NI	NI	Ausentes	8	23	Ausentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>Contomastix</i>													
<i>C. lacertoides</i>	Espinhos internos	Curvado	NI	NI	NI	Presentes	Presentes	NI	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Böhme 1988
<i>C. vittata</i>	Liso	Arredondados Subtriangular	Dobras de captação	Dobras de captação	Ausentes	14-15	18-19	Ausentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey et al 2012
<i>Dicrodon</i>													
<i>D. heterolepis</i>	Liso	Achatado	NI	NI	NI	Presentes	Presentes	NI	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Böhme 1988
<i>D. guttulatum</i>	Liso	Achatado	NI	NI	NI	Ausentes	Presentes	NI	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Böhme 1988
<i>Glaucmastix</i>													
<i>G. venetacauda</i>	Liso	Dobras de captação	Dobras de captação	Liso	Ausentes	Presentes	Presentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Silva e Ávila-Pires 2013
<i>Holcosus</i>													
<i>H. anomalus</i>	Liso	Dobras de captação	NI	NI	Ausentes	10	23	7	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey et al 2012

Táxon	Lobos		Forquilha Lobular		Sulcada	Assulcada					Bolsões	Projeções	Referência Bibliográfica
	Base	Ápice	Sulcada	Assulcada	Lamelas Descontínuas	Lamelas			Papilas				
						Proximais	Distais	Descontínuas	Basais	Apicais			
<i>H. septemlineatus</i>	Liso	Dobras de captação	NI	NI	Ausentes	10-15	12-15	6	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey et al 2012
<i>H. festivus</i>	Liso	Dobras de captação	NI	NI	Ausentes	8	10	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey et al 2012
<i>H. niceforoi</i>	Liso	Dobras de captação	NI	NI	Ausentes	8	10	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey et al 2012
<i>H. quadrilineatus</i>	Liso	Dobras de captação	NI	NI	Ausentes	2	10	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey et al 2012
<i>H. leptophrys</i>	Liso	Dobras de captação	NI	NI	Ausentes	8	24	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey et al 2012
<i>H. undulatus</i>	Liso	Dobras de captação	NI	NI	Ausentes	49-50	10-11	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey et al 2012
<i>Kentropyx</i>													
<i>K. altamazonica</i>	Liso	Liso	Liso	Papilas	Ausentes	26	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Harvey et al 2012
<i>K. calcarata</i>	Liso	Liso	Liso	Papilas	Ausentes	35	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Böhme 1988; Harvey et al 2012
<i>K. striata</i>	Liso	Papilas	Dobras de captação	Dobras de captação	Presente	30	Ausentes	3-4	Ausentes	Presente	Ausentes	Ausentes	Avila-Pires et al 2017
<i>Medopheos</i>													
<i>M. edracanthus</i>	Liso	Dobras de captação	NI	NI	Ausentes	2	14	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presente	Böhme 1988; Harvey et al 2012

Táxon	Lobos		Forquilha Lobular		Sulcada	Assulcada					Bolsões	Projeções	Referência Bibliográfica
	Base	Ápice	Sulcada	Assulcada	Lamelas Descontínuas	Lamelas			Papilas				
						Proximais	Distais	Descontínuas	Basais	Apicais			
<i>Pholidoscelis</i>													
<i>P. auberi</i>	Liso	Subtriangular Liso	NI	NI	Ausentes	9	16-18	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presente	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>P. chrysolema</i>	Liso	Subtriangular Liso	NI	NI	Ausentes	11	11	4	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>P. dorsalis</i>	Liso	Subtriangular Liso	NI	NI	Ausentes	8	14	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>P. exsul</i>	Liso	Subtriangular Liso	NI	NI	Ausentes	Ausentes	22-24	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>P. erythrocephala</i>	Liso	Subtriangular Liso	NI	NI	Ausentes	6-7	16	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>P. fuscatus</i>	Liso	Subtriangular Liso	NI	NI	Ausentes	6	16	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Böhme 1988; Harvey et al 2012
<i>P. griswoldi</i>	Liso	Subtriangular Liso	NI	NI	Ausentes	8-12	16-19	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>P. lineolatus</i>	Liso	Subtriangular Liso	NI	NI	Ausentes	12-15	15-17	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>P. plei analifera</i>	Liso	Subtriangular Liso	NI	NI	Ausentes	8-9	16-18	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>P. p. plei</i>	Liso	Subtriangular Liso	NI	NI	Ausentes	7-8	18-19	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>P. taeniura</i>	Liso	Subtriangular Liso	NI	NI	Ausentes	12	15	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012

Táxon	Lobos		Forquilha Lobular		Sulcada	Assulcada					Bolsões	Projeções	Referência Bibliográfica	
	Base	Ápice	Sulcada	Assulcada	Lamelas Descontínuas	Lamelas			Papilas					
						Proximais	Distais	Descontínuas	Basais	Apicais				
<i>Teiús</i>														
<i>T. teyou</i>	Liso	Dobras de captação	NI	Aba semicircular alta	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Böhme 1988; Harvey et al 2012
Tupinambinae														
<i>Crocodylurus</i>														
<i>C. amazonicus</i>	Liso	Dobras de captação Subtriangular	NI	NI	Ausentes	27-31	44	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes, com estilóide	Harvey et al 2012
<i>Salvator</i>														
<i>S. merianae</i>	Liso	Dobras de captação Subtriangular	NI	NI	Ausentes	33-40	56-71	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Harvey et al 2012
<i>Tupinambis</i>														
<i>T. longilineus</i>	Liso	Dobras de captação	Liso	Liso	NI	17	34	NI	NI	NI	NI	NI	NI	Silva et al 2018
<i>T. matipu</i>	Liso	Dobras de captação	Liso	Liso	Ausentes	18-23	44-54	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Presentes	Silva et al 2018
<i>T. quadrilineatus</i>	Liso	Dobras de captação	Liso	Liso	Ausentes	15-17	35-38	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Presentes	Silva <i>et al.</i> 2013

Com base nos caracteres hemipenianos avaliados na literatura (n= 51) utilizada nesse estudo, podemos observar que algumas ornamentações representam caracteres diagnósticos associados a determinados gêneros. Na face assulcada, as ornamentações do tipo bolsões, até o momento, só foram descritas para os hemipênis de 50% (n= 3) dos representantes do gênero *Ameivula* (n= 6) (Figura 8A). Outra característica desse gênero é que as lamelas estão ausentes em 66,7% (n= 4) das espécies, com exceção das espécies *Ameivula apipensis* e *A. ocellifera* que apresentam lamelas distais. A ausência das lamelas é um caráter que também pode ser observado para o hemipênis de *Teius teyou*. Já as ornamentações do tipo papilas basais (Figura 8B) só foram descritas para 11,7% dos teídeos, apenas nos gêneros *Cnemidophorus* (n= 4) e, *Contomastix* (n= 2). Por outro lado, as papilas apicais ocorrem apenas em 5,9% dos teídeos, nos hemipênis das espécies do gênero *Kentropyx* (n= 3) (Tabela 4).

O gênero *Kentropyx*, até o momento, é o único em que as espécies apresentam hemipênis com papilas na forquilha lobular (5,9%; n= 3), enquanto as dobras longitudinais só podem ser encontradas em 11,7% dos teídeos, nos hemipênis de *Callopistes* (n= 2) e de duas espécies de *Ameiva* (*A. ameiva* e *A. atrigularis*) (n= 2). Além de estarem presentes nos hemipênis de *Ameivula* (n= 6), as papilas apicais dos lobos foram registradas em apenas uma espécie de *Kentropyx* (*K. striata*) (n= 3). O gênero *Aspidoscelis* (n= 3) e uma espécie de *Contomastix* (*C. vittata*), até o momento, são os únicos teídeos conhecidos por possuírem lobos arredondados subtriangulares (11,7%), enquanto *Pholidoscelis* (n= 10) é o único gênero a apresentar os lobos subtriangulares lisos (19,6%). As projeções pares são encontradas na maioria dos hemipênis de teídeos (92%), com exceção apenas dos gêneros *Callopistes* (n= 2) e *Kentropyx* (n= 3), e da espécie *Salvator merianae*. O gênero monotípico *Crocodylurus* é o único a possuir estiloides nas projeções apicais dos lobos, isto é, duas estruturas longas, pontiagudas e estreitamente cilíndricas posicionadas na extremidade assulcada de cada dobra de captação das projeções aparentando ser um caráter diagnóstico do gênero.

Tabela 4: Caracteres hemipenianos de lagartos teídeos descritos na literatura de acordo com o gênero. NI= Não Informado

Táxon	Lobos		Forquilha Lobular		Face Sulcada	Face Assulcada					Bolsões	Projeções	Referência Bibliográfica
	Base	Ápice	Sulcada	Asulcada	Lamelas descontínuas	Lamelas			Papilas				
					Proximais	Distais	Descontínuas	Basais	Apicais				
<i>Callopietes</i>	Liso	Arredondado/ Liso	Liso/Dobras longitudinais	Liso/Dobras longitudinais	Ausentes (presentes apenas em <i>C. maculatus</i>)	Presentes	Presentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Böhme 1988; Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>Ameiva</i>	Liso	Arredondado/ Liso	Lisos	Dobras longitudinais	Ausentes (presentes apenas em <i>A. ameiva</i> e <i>A. praesignis</i>)	Presentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Böhme 1988; Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>Ameivula</i>	Liso	Papilas/Espinhos	Lisos/ Dobras de capturação	Liso	Ausentes	Ausentes	Ausentes (presente apenas em <i>A. apipensis</i> e <i>A. ocellifera</i>)	Ausentes (presente apenas em <i>A. ocellifera</i>)	Ausentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Silva e Ávila-Pires 2013; Arias <i>et al.</i> 2014a,b; Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>Aspidoscelis</i>	Liso	Subtriangular liso	NI	NI	Ausentes	Presentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Böhme 1988; Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>Cnemidophorus</i>	Liso	Dobras de capturação	NI	NI	Ausentes	Presentes	Presentes	Ausentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>Contomastix</i>	Liso (Espinhos internos em <i>C. lacertoides</i>)	Curvado (arredondados subtriangular em <i>C. vittata</i>)	Dobras de capturação	Dobras de capturação	Ausentes	Presentes	Presentes	Ausentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Böhme 1988; Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>Dicrodon</i>	Liso	Achatado	NI	NI	Ausentes	Presentes	Presentes	NI	Ausente	Ausentes	Ausentes	Presentes	Böhme 1988
<i>Glaucomastix</i>	Liso	Dobras de capturação	Dobras de capturação	Liso	Ausentes	Presentes	Presentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Silva e Ávila-Pires 2013
<i>Holcosus</i>	Liso	Dobras de capturação	NI	NI	Ausentes	Presentes	Presentes	Ausentes (presentes apenas em <i>H. anomalus</i> e <i>H. septemlineatus</i>)	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Harvey <i>et al.</i> 2012

Táxon	Lobos		Forquilha Lobular		Face Sulcada	Face Assulcada					Bolsões	Projeções	Referência Bibliográfica	
	Base	Ápice	Sulcada	Asulcada	Lamelas	Lamelas			Papilas					
					descontínuas	Proximais	Distais	Descontínuas	Basais	Apicais				
<i>Kentropyx</i>	Liso	Liso / Papilas	Papilas/ Dobras de captação	Papilas/ Dobras de captação	Ausentes (presentes apenas em <i>K. striata</i>)	Presentes	Presentes	Presentes	Ausentes (presentes apenas em <i>K. striata</i>)	Ausentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Böhme 1988; Harvey <i>et al.</i> 2012; Silva e Ávila-Pires 2013
<i>Medopheos</i>	Liso	Dobras de captação	NI	NI	Ausentes	Presentes	Presentes	Presentes	Ausente	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Böhme 1988; Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>Pholidoscelis</i>	Liso	Subtriangular liso	NI	NI	Ausentes	Presentes	Presentes	Presentes	Ausentes (presentes apenas em <i>P. chrysolema</i>)	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Böhme 1988; Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>Teius</i>	Liso	Dobras de captação	NI	Aba Semicircular alta	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausente	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Böhme 1988; Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>Crocodilurus</i>	Liso	Dobras de captação subtriangulares	NI	NI	Ausentes	Presentes	Presentes	Presentes	Ausente	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes: Estilóide	Böhme 1988; Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>Salvator</i>	Liso	Dobras de captação subtriangulares	NI	NI	Ausentes	Presentes	Presentes	Presentes	Ausente	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Harvey <i>et al.</i> 2012
<i>Tupinambis</i>	Liso	Dobras de captação	Lisos	Lisos	Ausentes	Presentes	Presentes	Presentes	Ausente	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Silva <i>et al.</i> 2013; Silva <i>et al.</i> 2018

7. DISCUSSÃO

O uso da morfologia hemipeniana em estudos com lagartos teídeos passou a ser mais frequente apenas na última década (Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012; Silva e Ávila-Pires 2013; Arias *et al.* 2014a,b; Ávila-Pires *et al.* 2017; Arias *et al.* 2018; Silva *et al.* 2018). Embora a metodologia de preparação do órgão nesse grupo tenha sofrido modificações significativas ao longo dos anos (*i.e.* transição da preparação por incisão no hemipênis para a eversão manual), a evolução da técnica de remoção e preparação do hemipênis também ocorreu para outras famílias em lagartos, e inclusive para serpentes (Manzani e Abe 1998; Zaher *et al.* 1999). O mesmo pode ser observado se levarmos em conta a terminologia de descrição hemipeniana. Embora a redefinição para os teídeos pareça ter ocorrido apenas no trabalho taxonômico de Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012), trabalhos anteriores já tentavam definir uma terminologia para os hemipênis de outros lagartos (Cope 1896; Arnold 1986; Presch 1978;). De modo geral, as redefinições de metodologia e terminologia hemipeniana permitiram não apenas uma maior facilidade em trabalhar com essa fonte de caracteres, mas também a compreensão da taxonomia e sistemática de grupos cuja morfologia externa é conservada, como é o caso dos teídeos.

De modo geral, identificamos que os lagartos teídeos apresentam um hemipênis bilobado, com sulco espermático de orientação do tipo centrípeta, corroborando Harvey, Ugueto e Guberlet (2012). As projeções pares provenientes do sulco espermático e as ornamentações do tipo lamelar são comuns nas espécies desse grupo, enquanto outras ornamentações como espinhos, papilas e bolsões são mais variáveis, podendo ou não estar presentes. Essas ornamentações variáveis, apesar de não serem encontradas na maioria das espécies, geralmente, estão associadas a representantes de determinados gêneros podendo servir como caracteres diagnósticos entre os gêneros.

As ornamentações lamelares ocorreram em 92% dos hemipênis descritos para a família Teiidae, sendo que apenas as espécies *Ameivula cipoensis* (Silva e Ávila-Pires 2013), *A. confusioniba* (Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012), *A. pyrhogularis* (Silva e Ávila-Pires 2013), e *Teius teyou* (Böhme 1988; Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012) não apresentaram essas estruturas. Segundo Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012) as ornamentações lamelares proximais circundam o hemipênis da face sulcada até a assulcada sem interrupções, de forma que existem mais lamelas na face assulcada do que na sulcada, com exceção apenas da espécie *Callopiastes flavipunctatus* em que o padrão é inverso. Já as lamelas distais, geralmente, estão presentes em menor número (<24) nos hemipênis das subfamílias Callopiastinae e Teiinae. O inverso pode ser

observado para a subfamília Tupinambinae, cujo número de lamelas distais é igual ou maior que 35 lamelas, sendo sugestivo de que essa possa ser uma característica diagnóstica dos hemipênis dessa subfamília.

Outras ornamentações como papilas e bolsões estão presentes apenas em algumas espécies. A presença de bolsões aparenta ser um caráter diagnóstico do gênero *Ameivula*, uma vez que só são encontrados na face asulcada de representantes desse gênero: *Ameivula pyrrhogularis* e *A. xacriaba* (Silva e Ávila-Pires 2013; Arias *et al.* 2014b). Já as papilas estão presentes na face assulcada ou nos lobos, podendo ser basais, como nas espécies *Ameivula ocellifera*, *Cnemidophorus arubensis*, *Cn. lemniscatus*, *Cn. murinus*, *Cn. vanzoi* e *Contomastix vittata*; apicais como em *Kentropyx altamazonica*, *K. calcarata* e *K. striata* (Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012); ou encontradas no ápice dos lobos (mais especificamente nas margens e nas dobras de captação), como observado em *Ameivula apipensis*, *A. cipoensis*, *A. confusioniba*, *A. ocellifera*, *A. cf. ocellifera*, *A. pyrrhogularis* e *A. xacriaba* (Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012; Silva e Ávila-Pires 2013). Apenas o gênero *Kentropyx* apresenta papilas basais na forquilha lobular, sendo essa ornamentação, aparentemente, um caráter diagnóstico desse gênero. Segundo Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012) as papilas da forquilha lobular são mais densas do que quando encontradas em outra posição do corpo hemipeniano, e sua densidade faz com que haja uma interrupção do fluxo do fluido seminal.

Algumas ornamentações como dobras longitudinais e espinhos não calcificados são menos comuns nos hemipênis de teídeos. O gênero *Callopiastes* e as espécies *Ameiva ameiva* e *Ameiva atrigularis* são os únicos a possuírem dobras longitudinais na forquilha lobular (Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012). Já os espinhos não calcificados são encontrados apenas na parte interna dos lobos em *Contomastix lacertoides* (Böhme 1988), embora tenha sido mencionado na descrição hemipeniana de *Ameivula pyrrhogularis* Silva e Ávila-Pires (2013). Para definir se o hemipênis de *A. pyrrhogularis* apresenta espinhos não calcificados, é necessário realizar uma análise mais minuciosa do hemipênis dessa espécie, uma vez que ao analisar a descrição hemipeniana e a ilustração do órgão realizada por Silva e Ávila-Pires (2013) essa estrutura parece ser a mesma que as papilas apicais encontradas na borda externa dos lobos nos hemipênis de *A. confusioniba* e *A. cf. ocellifera*. Por isso, preferimos não considerar a presença de espinhos não calcificados nessa espécie, e sim a presença de papilas apicais na borda externa dos lobos.

Outra característica relevante são as projeções pares encontradas no ápice do hemipênis, presentes em 90% das espécies com órgãos descritos, mas ausentes em três espécies do gênero *Kentropyx* (*K. altamazonica*, *K. calcarata* e *K. striata*) e em uma espécie do gênero *Salvator*

(*Salvator merianae*). Essas projeções são estruturas elaboradas e variáveis: em representantes do gênero *Ameiva* essas estruturas são arredondadas, finas e triangulares; em *Crocodylus* são subtriangulares e apresentam uma dobra de tecido; em *Callopistes flavipunctatus* são achatadas. Somente o gênero *Crocodylus* apresenta os processos estilóides, provenientes das projeções (Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012). Nas descrições hemipenianas do gênero *Ameivula* não são fornecidos detalhes sobre as projeções, mas os lobos dos hemipênis apresentam numerosas papilas na sua borda externa (Silva e Ávila-Pires 2013; Arias *et al.* 2014 a,b).

Embora o número de trabalhos abordando a descrição de hemipênis de lagartos teídeos tenha aumentado consideravelmente nos últimos dez anos (ver Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012; Silva e Ávila-Pires 2013; Arias *et al.* 2014a,b; Ávila-Pires *et al.* 2017; Arias *et al.* 2018; Silva *et al.* 2018), e a morfologia hemipeniana tenha se tornado uma importante fonte de caracteres diagnósticos de táxons mais inclusivos (*i.e.* famílias e gêneros), os hemipênis são estruturas que devem ser utilizadas como um caráter adicional na taxonomia e não como um caráter único e exclusivo (Dowling e Savage 1960). Estudos que abordem a descrição e comparação da morfologia hemipeniana de lagartos teídeos podem contribuir com trabalhos futuros de revisão taxonômica e sistemática filogenética desse grupo.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arias, F., C.M. De Carvalho, H. Zaher, and M.T. Rodrigues. 2014a. A New Species of *Ameivula* (Squamata, Teiidae) from Southern Espinhaço Mountain Range, Brazil. *Copeia* 95:95–105. DOI: <https://doi.org/10.1643/CH-13-037>.
- Arias, F.J., M.T. Junior, R. Recoder, C.M. De Carvalho, H. Zaher, and M.T. Rodrigues. 2014b. Whiptail lizards in South America: a new *Ameivula* (Squamata, Teiidae) from Planalto dos Gérais, Eastern Brazilian Cerrado. *Amphibia-Reptilia* 35:227–242.
- Arias, F.J., R. Recoder, B. Beatriz, Á. Eduardo, E.M. Quipildor, F. Lobo, and M.T. Rodrigues. 2018. Diversity of teiid lizards from Gran Chaco and Western Cerrado (Squamata: Teiidae). *Zoologica Scripta* 47:144–158. DOI: <https://doi.org/10.1111/zsc.12277>
- Arnold, E.N. 1986. The hemipenis of lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae): structure, variation and systematic implications. *Journal of Natural History* 20:1221–1257. DOI: <https://doi.org/10.1080/00222938600770811>
- Ávila-Pires, T.C.S., G.S. Palheta, M.B. Silva, and M.J. Saturno. 2017. Geographic Variation in *Kentropyx striata* (Reptilia: Teiidae): Can We Distinguish Between Isolated Populations? *South American Journal of Herpetology* 12(3):224–235. DOI: <https://doi.org/10.2994/SAJH-D-17-0028.1>
- Bogert, C.M. 1940. Herpetological results of the Vernay Angola expedition. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 77:1–107.
- Böhme, W. 1971. Über das Stachelepithel am Hemipenis lacertider Eidechsen und seine systematische Bedeutung.
- Böhme, W. 1988. Zur Genitalmorphologie der Sauria: Funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. *Bonner Zoologische Monographien* 027:1–176.
- Böhme, W., and C.J.J. Klaver. 1980. The Systematic Status of *Chamaeleo kinetensis* SCHMIDT, 1943, (Sauria: Chamaeleonidae) from the Imantong Mountains, Sudan, with Comments on Lung and Hemipenial Morphology within the *C. bitaeniatus*-group. *Amphibia-Reptilia* 1:3–7.
- Brennan, I.G. e A.M. Bauer. 2017. Notes on hemipenial morphology and its phylogenetic implications in the Pygopodidae Boulenger, 1884. *Bonn Zoological Bulletin* 66(1):15–28.

- Cope, E.D. 1894. The classification of snakes. *The American Naturalist* 28:831–844.
- Cope, E.D. 1896. On the Hemipenes of the Sauria. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the Philadelphia* 48:461–467.
- D'Angiolella, A., J. Klaczko, M.T. Rodrigues, and T.C.S. Ávila-Pires. 2016. Hemipenial morphology and diversity in South American anoles (Squamata: Hemipenial morphology and diversity in South American. *Canadian Journal of Zoology* 1982:251–256. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjz-2015-0194>
- De-Lima, A.K.S., I.P. Paschoaletto, L. De Oliveira Pinho, P. Benmamman, and J. Klaczko. 2019. Are hemipenial traits under sexual selection in *Tropidurus* lizards? Hemipenial development, male and female genital morphology, allometry and coevolution in *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae). *Plos One* 14:1–17. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219053>
- Dougherty, L.R., I.A. Rahman, E.R. Burdfield-Steel, E. V. Ginny Greenway, and D.M. Shuker. 2015. Experimental reduction of intromittent organ length reduces male reproductive success in a bug. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282:1–8. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0724>
- Dowling, H.G., and J.M. Savage. 1960. A guide to the snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics. 17–27.
- Glaw, F., J. Köhler, O. Hawlitschek, F.M. Ratsavina, A. Rakotoarison, M.D. Scherz e M. Vences. 2021. Extreme miniaturization of a new amniote vertebrate and insights into the evolution of genital size in chameleons. *Scientific Reports* 11:2522. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-80955-1>
- Guerra-fuentes, R.A., J.C. Costa, A. Missassi, and A.L. da C. Prudente. 2017. Muscular evolution of hemipenis in Imantodini snakes (Squamata: Dipsadidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 1–15. DOI: <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx091/4735149>
- Giugliano, L.G., R.G. Collevatti, and G.R. Colli. 2007. Molecular dating and phylogenetic relationships among Teiidae (Squamata) inferred by molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45:168–179. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.05.017>

- Harvey, M.B., and D. Embert. 2009. Review of Bolivian *Dipsas* (Serpentes: Colubridae), with Comments on Other South American Species. *Herpetological Monographs* 22:54-105. DOI: <http://dx.doi.org/10.1655/07-023.1>
- Harvey, M.B., G.N. Ugueto, and R.L. Gutberlet. 2012. Review of Teiid Morphology with a Revised Taxonomy and Phylogeny of the Teiidae (Lepidosauria: Squamata). *Zootaxa* 3459:1–156.
- Kelly, D.A. 2002. The functional morphology of penile erection: tissue designs for increasing and maintaining stiffness. *Integrative and Comparative Biology* 42: 216–221. DOI: <https://doi.org/10.1093/icb/42.2.216>
- Keogh, J.S. 1999. Evolutionary implications of hemipenial morphology in the terrestrial Australian elapid snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 125:239–278. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1999.tb00592.x>
- Kuntner, M., R. Cheng, S. Kralj-fi, C. Liao, J.M. Schneider, and M.A. Elgar. 2016. The evolution of genital complexity and mating rates in sexually size dimorphic spiders. *Evolutionary Biology* 16:1–9. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0821-y>
- Larivière *et al.* 2013 Larivière V., C. Ni, Y. Gingras, B. Cronin, and C.R. Sugimoto. 2013. Bibliometrics: Global gender disparities in science. *Nature News* 504:211–213. DOI:10.1038/504211a
- Manzani, P.R., and A.A. Abe. 1988. Sobre dois novos métodos de preparo do hemipênis de Serpentes. *Memórias do Instituto Butantan* 58(1):15–20.
- Myers, C.W., and J.E. Cadle. 2003. On the snakes hemipenes, with notes on *Psomophis* and Techniques of eversion: a response to Dowling. *Herpetological Review* 34(4):295-302.
- Ortenburger, A.I. 1923. A method of preparing reptile penes. *Copeia* 119:71–73.
- Pesantes, O. 1994. A Method for Preparing the Hemipenis of Preserved Snakes. *Journal of Herpetology* 28:93–95.
- Porto, M., M.A. Oliveira, L. Pissinatti, R.L. Rodrigues, J.A. Rojas-Moscoso, J.C. Cogo, K. Metze, E. Antunes, C. Nahoum, F.Z. Mónica, and G. Nucci. 2013. The Evolutionary Implications of Hemipenial Morphology of Rattlesnake *Crotalus durissus terrificus* (Laurent, 1768) (Serpentes: Viperidae: Crotalinae). *Plos One* 8(6): e66903.

- Presch, W. 1978. Descriptions of the hemipenial morphology in eight species of microteiid lizards (Family Teiidae, Subfamily Gymnophthalminae). *Herpetologica* 34:108–112.
- Sánchez-Martínez, P.M., M.P. Ramírez-Pinilla, E. Meneses-Pelayo, and P.M.S. Nunes. 2019. Hemipenial morphology of nine South American species of *Mabuya* (Scincidae: Lygosominae) with comments on the morphology of the family. *The Anatomical Record* 1–14. DOI: <https://doi.org/10.1002/ar.24329>
- Silva, M.B., and T.C.S. Ávila-Pires. 2013. The genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae) in State of Piauí, northeastern Brazil, with description of a new species. *Zootaxa* 3681:455–477. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3681.4.8>
- Silva, M.B., M.A. Ribeiro-Júnior, and T.C.S. Ávila-Pires. 2018 A New Species of *Tupinambis* Daudin, 1802 (Squamata: Teiidae) from Central South America. *Journal of Herpetology* 52(1):94-110.
- Vergilo, V.S., B.P. Zlatkov e N.D. Tzankov. 2017. Hemipenial differentiation in the closely related congeners *Ablepharus kitaibelii* (Bibron & Bory De Saint-Vincent, 1833), and *Ablepharus budaki* Göçmen, Kumlutaş & Tosunoğlu, 1996. *Herpetozoa* 30(1/2): 39-48.
- Zaher, H. 1999. Hemipenial morphology of the South American Xenodontine snakes, with a proposal for monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of Colubroid hemipenes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 240:168. DOI: [https://doi.org/10.1016/s1098-3015\(11\):72087-3](https://doi.org/10.1016/s1098-3015(11):72087-3)
- Zaher, H., and A.L.C. Prudente. 2003. Hemipenis of *Siphlophis* (Serpentes, Xenodontinae) and Techniques of hemipenial preparation in snakes: a response to Dowling. *Herpetological Review* 34(4):302-307.

9. APÊNDICE I

Metodologias de remoção, eversão e preenchimento utilizadas nos 10 artigos analisados neste trabalho que apresentam dados referentes à morfologia hemipeniana de espécies da família Teiidae.

Artigos	Remoção	Procedimento de eversão	Preenchimento
Cope (1896)	A remoção do órgão é a última etapa, realizada <i>in situ</i> . Após evertido realizar uma incisão na região basal da cloaca para remoção do hemipênis	Eversão realizada por pressão digital, isto é, realizar movimentos com os dedos polegares na região caudal	não era preenchido, corte bilateral pela face assulcada, aberto como uma prancha
Arnold (1986)	A remoção do órgão é a última etapa, realizada <i>in situ</i> . Após evertido realizar uma incisão na região basal da cloaca a fim de expor o músculo retractor penis magnus, remover com o músculo	Eversão realizada por pressão digital, isto é, realizar movimentos com os dedos polegares na região caudal	não informado pelo autor
Ortenburger (1923)	A remoção do órgão é a última etapa, realizada <i>in situ</i> .	Eversão realizada por pressão digital, isto é, realizar movimentos com os dedos polegares na região caudal. Perfurar com uma agulha a região basal do hemipênis para realizar o preenchimento.	parafina líquida
Böhme (1971)	A remoção do órgão é a última etapa, realizada <i>in situ</i> . Após evertido realizar uma incisão na região basal da cloaca e remover o hemipênis	não informado pelo autor	não informado pelo autor
Böhme & Klaver (1980)	A remoção do órgão é a última etapa, realizada <i>in situ</i> .	Eversão realizada por pressão digital, isto é, realizar movimentos com os dedos polegares na região caudal. Perfurar com uma agulha a região basal do hemipênis para realizar o preenchimento.	álcool

Artigos	Remoção	Procedimento de eversão	Preenchimento
Manzani & Abe (1988)	A remoção do órgão é a primeira etapa. Realizar uma incisão no meio da região caudal, localizar o hemipênis e o músculo <i>retractor penis major</i> que possui uma coloração mais rosada, seccionar o músculo <i>retractor penis major</i> . Remover apenas o hemipênis	Eversão realizada manualmente com ajuda de uma pinça de ponta romba. Após totalmente evertido, perfurar com uma agulha a região basal do hemipênis para realizar o preenchimento	ágar 2,5 a 3% ou gel de amido 14%
Pesantes (1994)	A remoção do órgão é a primeira etapa. Realizar uma incisão na região caudal, expor e remover tanto o hemipênis quanto a porção anterior do músculo <i>retractor penis magnus</i>	Antes de everter o hemipênis tem que ficar mergulhado em solução de hidróxido de potássio (KOH) a 2% por 3 dias. Em seguida, lavar com água destilada e hidróxido remanescente tamponado com ácido clorídrico (HCl). Lavar novamente para retirar os resíduos, e então com a ajuda de uma agulha de ponta romba realizar a distensão dos tecidos do hemipênis. Só então separe o músculo <i>retractor penis magnus</i> e realize a eversão de forma manual e com ajuda de uma pinça de ponta romba.	ágar 2,5 a 3%
Zaher (1999)	A remoção do órgão é a primeira etapa. Realizar uma incisão na região caudal, expor e remover tanto o hemipênis quanto a porção anterior do músculo <i>retractor penis magnus</i>	Antes de everter o hemipênis tem que ficar mergulhado em solução de hidróxido de potássio (KOH) a 2% por 1 a 6 horas. No quarto dia lavar com água destilada e hidróxido remanescente tamponado com ácido clorídrico (HCl). Lavar novamente para retirar os resíduos, e então com a ajuda de uma agulha de ponta romba realizar a distensão dos tecidos do hemipênis. Só então separe o músculo <i>retractor penis magnus</i> e realize a eversão de forma manual e com ajuda de uma pinça de ponta romba.	ágar 2,5 a 3% ou vaselina colorida

Artigos	Remoção	Procedimento de eversão	Preenchimento
Myers and Cadle (2003)	A remoção do órgão é a primeira etapa. Realizar uma incisão na região caudal, expor e remover tanto o hemipênis quanto a porção anterior do músculo <i>retractor penis magnus</i>	Antes de everter o hemipênis tem que ficar mergulhado em solução de hidróxido de potássio (KOH) a 2% por 1 a 6 horas. No quarto dia lavar com água destilada e hidróxido remanescente tamponado com ácido clorídrico (HCl). Lavar novamente para retirar os resíduos, e então com a ajuda de uma agulha de ponta romba realizar a distensão dos tecidos do hemipênis. Só então separe o músculo retractor penis magnus e realize a eversão de forma manual e com ajuda de uma pinça de ponta romba	vaselina colorida
Zaher e Prudente (2003)	A remoção do órgão é a primeira etapa. Dar preferência aos espécimes com órgão semi-evertidos. Realizar uma incisão na região caudal, expor e remover tanto o hemipênis quanto a porção anterior do músculo <i>retractor penis magnus</i>	Antes de everter o hemipênis tem que ficar mergulhado em solução de hidróxido de potássio (KOH) a 2% por 1 a 6 horas. No quarto dia lavar com água destilada e hidróxido remanescente tamponado com ácido clorídrico (HCl). Lavar novamente para retirar os resíduos, e então com a ajuda de uma agulha de ponta romba realizar a distensão dos tecidos do hemipênis. Só então separe o músculo retractor penis magnus e realize a eversão de forma manual e com ajuda de uma pinça de ponta romba	vaselina colorida
Harvey e Embert (2009)	A remoção do órgão é a primeira etapa. Realizar uma incisão na região caudal, expor e remover tanto o hemipênis quanto a porção anterior do músculo <i>retractor penis magnus</i>	Seguiu as instruções de Pesantes (1994) e Myers e Cadle (2003) com a modificação mergulhar o hemipênis em solução de hidróxido de potássio (KOH) a 1% com vermelho de alizarina	vaselina colorida

**CAPÍTULO 02: MORFOLOGIA COMPARADA DOS HEMIPÊNIS DE
GLAUCOMASTIX ABAETENSIS E *GLAUCOMASTIX LITTORALIS*
(SQUAMATA: TEIIDAE: TEIINAE)**

DIAS-SILVA, F., PINNA, P.H. & VIRCIBRADIC, V. Morfologia comparada dos hemipênis de *Glaucomastix abaetensis* e *Glaucomastix littoralis* (Squamata: Teiidae: Teiinae)

RESUMO

Os hemipênis, órgãos reprodutores masculinos dos répteis Squamata, são considerados importantes estruturas que, comumente, auxiliam na diagnose de táxons intimamente relacionados. O gênero *Glaucomastix* é composto atualmente por cinco espécies endêmicas do Brasil, com distribuições geográficas restritas nos biomas Mata Atlântica (*G. abaetensis*, *G. itabaianensis* e *G. littoralis*) e Caatinga (*G. cyanura* e *G. venetacauda*). Até o momento, apenas uma espécie do gênero *Glaucomastix* teve a sua morfologia hemipeniana descrita (*G. venetacauda*), enquanto para seu clado irmão *Ameivula*, quatro das suas 11 espécies tem a morfologia hemipeniana conhecida. Neste estudo, analisamos e descrevemos os hemipênis de exemplares machos de uma população de *G. abaetensis* e de três populações de *G. littoralis*. Em ambas as espécies os hemipênis são sutilmente bilobados e apresentam o sulco espermático bem definido, com orientação do tipo centrípeta. As principais diferenças na morfologia hemipeniana de *Glaucomastix* para seu clado irmão *Ameivula* são: a presença de lamelas ao longo do corpo hemipeniano (ausentes em *Ameivula*), dobras em forma de “asa” na região apical dos lobos (presença de papilas na região apical dos lobos em *Ameivula*), presença de duas projeções apicais na região apical do corpo hemipeniano (ausentes em *Ameivula*), e ausência de bolsões abaixo dos lobos (presentes em algumas espécies de *Ameivula*). Em um grupo onde a morfologia externa é relativamente conservativa, esperamos que nossos dados de morfologia hemipeniana possam ser utilizados como uma ferramenta adicional na identificação de espécies dentro do gênero *Glaucomastix* e na distinção entre os gêneros *Glaucomastix* e *Ameivula*.

Palavras-chaves: Lagartos. Órgão genital masculino. Sistemática. Taxonomia.

DIAS-SILVA, F., PINNA, P.H. & VIRCIBRADIC, V. Compared morphology of the hemipenis of *Glaucomastix abaetensis* and *Glaucomastix littoralis* (Squamata: Teiidae: Teiinae)

ABSTRACT

The male reproductive organs of the Squamata, known as hemipenes, are important structures whose comprehension may assist in the diagnosis of closely related taxa. The genus *Glaucomastix* consists of five species endemic to Brazil and geographically restricted in the Atlantic Forest (*G. abaetensis*, *G. itabaianensis* e *G. littoralis*) and Caatinga biomes (*G. cyanura* e *G. venetacauda*). Only one species of *Glaucomastix* has had its hemipenial morphology described in literature so far (*G. venetacauda*), and for the sister clade *Ameivula* hemipenial morphology is known for four of its 11 species. In this study, we analyzed and described the hemipenes of males from one population of *G. abaetensis* and three populations of *G. littoralis*. In both species the hemipenes are subtly bilobed with forked sulcus spermaticus with a centripetal orientation. The main differences in hemipenial morphology between *Glaucomastix* and its sister clade *Ameivula* are the presence of laminae in the hemipenial body (absent in *Ameivula*), absence of papillae in the apical lobular region (present in *Ameivula*), “wing” folds in the apical lobular region (presence of papillae in the apical lobular region of *Ameivula*), presence of two apical awns in the apical region of the hemipenial body (absence of *Ameivula*), and absence of pockets below the lobular region (present in some species of *Ameivula*). In a group with a relatively conserved external morphology, we hope that our data on hemipenial morphology can be used as an additional tool for the identification of species within the genus *Glaucomastix* and to distinguish between the genera *Glaucomastix* and *Ameivula*.

Keyword: Lizards. Male genital organ. Systematics. Taxonomy.

10. INTRODUÇÃO

A importância da morfologia genital masculina para a taxonomia e sistemática é reconhecida para diversos grupos de invertebrados (*e.g.* Dougherty *et al.* 2015; Kuntner *et al.* 2016) e vertebrados (*e.g.* Sinclair *et al.* 2016; Klaczko *et al.* 2017; Guerra-fuentes *et al.* 2017), pois a genitália masculina geralmente apresenta uma morfologia complexa com diferenças significativas entre espécies. Essas características podem possibilitar a diagnose de táxons mais inclusivos como gêneros e famílias (*e.g.* Arnold, 1896; Klaczko *et al.* 2017). Os répteis Squamata são os únicos vertebrados a apresentar um par de órgãos copuladores masculinos protráteis, chamados de hemipênis (Arnold 1986; Zaher 1999). O hemipênis é uma estrutura complexa e que varia entre espécies, podendo ocorrer variação no tamanho relativo e formato do órgão, assim como na ausência ou presença de ornamentações e em suas disposições na superfície do órgão (Dowling e Savage 1960; Klaczko *et al.* 2017; De-Lima *et al.* 2019).

A morfologia hemipeniana geralmente é capaz de fornecer caracteres para a diagnose entre táxons proximamente relacionados (Dowling e Savage 1960; Rivas *et al.* 2012), e é reconhecida como um caráter taxonômico que auxilia na compreensão da identificação de espécies e suas relações filogenéticas (D'Angiolella *et al.* 2016). Estudos com morfologia hemipeniana e suas implicações taxonômicas e sistemáticas são conhecidos para diversos táxons de Squamata e, entre os lacertílios, as famílias mais estudadas são, em ordem decrescente, Gymnophthalmidae, Dactyloidae, Iguanidae, Gekkonidae, Teiidae e Scincidae (ver Sánchez-Martínez *et al.* 2019). No entanto, a maioria das pesquisas abordam apenas um caráter descritivo da morfologia do hemipênis, sendo escassos os estudos que abordem a variação intra ou interespecífica dos caracteres hemipenianos. Eventualmente, essas variações podem sugerir a existência de espécies crípticas como, por exemplo, no caso dos complexos de espécies *Anolis humilis* Peters, 1863 (Dactyloidae) (Kohler *et al.* 2003) e *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Gymnophthalmidae) (Nunes *et al.* 2012).

A família Teiidae, atualmente composta por 170 espécies, é restrita às Américas e tem passado por diversas revisões taxonômicas ao longo dos anos (Arnold 1986; Presch 1974, 1983; Reeder *et al.* 2002; Giugliano *et al.* 2007; Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012; Goicoechea *et al.* 2016; Costa *et al.* 2016; Tucker *et al.* 2016). Até o momento, estudos que enfoquem a variação hemipeniana intra e interespecíficas em lagartos teiídeos são raros, existindo apenas um trabalho que aborda a variação intraespecífica de um membro da subfamília Tupinambinae (Silva *et al.* 2018). Apesar de haver estudos relacionados à morfologia hemipeniana de Teiidae

(e.g. Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012; Silva e Ávila-Pires 2013; Arias *et al.* 2014a,b; Arias *et al.* 2018; Silva *et al.* 2018), ainda faltam análises morfológicas do hemipênis para várias espécies da subfamília Teiinae, como a maioria das espécies do gênero *Glaucomastix*.

Uma das revisões mais recentes para família Teiidae, evidenciando mudanças taxonômicas significativas especialmente para a subfamília Teiinae, foi realizada por Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012), que dividiram o gênero polifilético *Cnemidophorus* em quatro gêneros presumivelmente monofiléticos (*Cnemidophorus*, *Aurivela*, *Contomastix* e *Ameivula*). Posteriormente, uma análise molecular realizada por Goicoechea *et al.* (2016) recuperou o gênero *Ameivula* como polifilético (embora com baixo suporte), levando os autores a separá-lo em dois gêneros distintos: *Ameivula*, composto pelas espécies do grupo *A. ocellifera* (*A. cipoensis*, *A. confusioniba*, *A. jalapensis*, *A. mumbuca*, *A. nativo*, *A. nigrigula*, *A. ocellifera*, *A. pyrhogularis* e *A. xacriaba*) e o novo gênero *Glaucomastix*, que foi criado para abrigar as espécies do grupo de *A. littoralis* (*A. abaetensis*, *A. cyanura*, *A. littoralis* e *A. venetacauda*). Nos últimos dois anos, duas novas espécies foram descritas, uma alocada dentro do gênero *Ameivula* (*A. apipensis*) e outra no gênero *Glaucomastix* (*G. itabaianensis*), com base em caracteres morfológicos e moleculares (Arias *et al.* 2018; Rosário *et al.* 2019). Dois trabalhos subsequentes ao de Goicoechea *et al.* (2016), utilizando análises moleculares e incluindo mais táxons de ambos os gêneros, *Ameivula* e *Glaucomastix*, os recuperaram como táxons irmãos com alto suporte filogenético (Tucker *et al.* 2016; Cabrera *et al.* 2019).

Atualmente, o gênero *Glaucomastix* é representado por cinco espécies de lagartos teídeos endêmicos do Brasil e cuja distribuição geográfica é restrita aos biomas Mata Atlântica (*G. abaetensis*, *G. itabaianensis* e *G. littoralis*) e Caatinga (*G. cyanura* e *G. venetacauda*) (Rosário *et al.* 2019). Das cinco espécies do gênero, três são endêmicas de ambientes de restingas costeiras (*G. abaetensis*, *G. itabaianensis* e *G. littoralis*) e consideradas ameaçadas de extinção devido à perda de seu habitat natural, causada por atividades antrópicas (Menezes e Rocha 2013; Rosário *et al.* 2019). A morfologia hemipeniana do grupo é atualmente conhecida apenas para um representante desse gênero: *G. venetacauda* (Silva e Ávila-Pires 2013).

Todos os fatores citados anteriormente, em conjunto com uma morfologia externa conservada, fazem com que a descrição da estrutura e morfologia hemipeniana, bem como a comparação da morfologia e análise da variação intra e interespecífica desses táxons possa fornecer informações importantes e contribuir para o entendimento da sistemática e taxonomia dos Teiinae em geral.

11. MATERIAL E MÉTODOS

A proposta taxonômica adotada para o presente estudo seguiu Goicoechea *et al.* (2016). Foram analisados os hemipênis de machos adultos de populações de *Glaucmastix abaetensis* e *G. littoralis* que serão incorporados à coleção científica do Setor de Herpetologia do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ). Apenas um hemipênis de cada espécime foi extraído e preparado, dando preferência aos espécimes com hemipênis total ou parcialmente evertidos. A preparação hemipeniana seguiu a metodologia proposta por Manzani e Abe (1988) com as adaptações sugeridas por Passos *et al.* (2009) (utilização de água durante o processo de eversão para devolver elasticidade aos tecidos enrijecidos pelo processo de fixação) e por Nunes (2012) (diluição de corante vermelho de alizarina em solução de álcool 70%). A nomenclatura para descrição das estruturas hemipenianas seguiu Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012).

Com o auxílio de um paquímetro de precisão (0,1 mm), realizamos as seguintes medidas hemipenianas: tamanho total do hemipênis, tamanho do corpo hemipeniano e tamanho das projeções. Adicionalmente, foram contabilizadas as ornamentações presentes na face assulcada do hemipênis a fim de verificar a presença de variações intrapopulacionais em *G. abaetensis* e intra e interpopulacionais em *G. littoralis*.

12. RESULTADOS

Foram examinados 27 hemipênis, sendo sete pertencentes a exemplares de uma população de *G. abaetensis* e os outros 20 pertencentes a exemplares de três populações de *G. littoralis* (Apêndice II). Abaixo descrevemos detalhadamente a morfologia hemipeniana de cada uma das espécies.

12.1. *Glaucmastix abaetensis* (Dias, Rocha e Vrcibradic, 2002)

A localidade-tipo de *G. abaetensis* é a Restinga de Dunas de Abaeté (12° 57' S; 38° 22' O), município de Salvador, estado da Bahia, Brasil (Dias *et al.* 2002). Foram analisados sete hemipênis de espécimes provenientes de Camaçari (12° 38' S; 38° 04' O), no município de Guarajuba, Bahia (Apêndice IIA), a uma distância aproximada de 47 Km ao norte da localidade-tipo de *G. abaetensis*.

Descrição hemipeniana (Figura 9): hemipênis com tamanho entre 5,5-8,5 mm (valor modal: 5,5 mm) simétrico, curto e sutilmente bilobado, com dobras de captação na região da forquilha lobular. O sulco espermático, com orientação do tipo centrípeta, é profundo e bem definido, e se estende em uma linha praticamente reta ao longo de toda a face sulcada, da porção basal do hemipênis até a região da forquilha lobular, onde se divide em dois ramos (Figura 9A). Na extremidade apical do hemipênis, os lábios dão origem a duas projeções que representam, em média, 13,5% do comprimento total do corpo do hemipênis (amplitude 6,8% - 23,9%). Ainda na extremidade apical, os lobos parecem se dobrar em formato de “asa” (Figura 9B). Na região basal do hemipênis, oito lamelas proximais dão a volta no corpo hemipeniano. A superfície do corpo hemipeniano na face sulcada é nua e ligeiramente pregueada (“pregas de expansão” denominadas por Harvey, Ugueto e Gutberleg 2012). Nas faces laterais e assulcada, 12 lamelas distais podem ser encontradas no corpo do hemipênis, sendo separadas por uma área nua ligeiramente pregueada (“pregas de expansão” denominadas por Harvey, Ugueto e Gutberleg 2012) em forma de ampulheta localizada na região medial da face assulcada (Figura 9C).

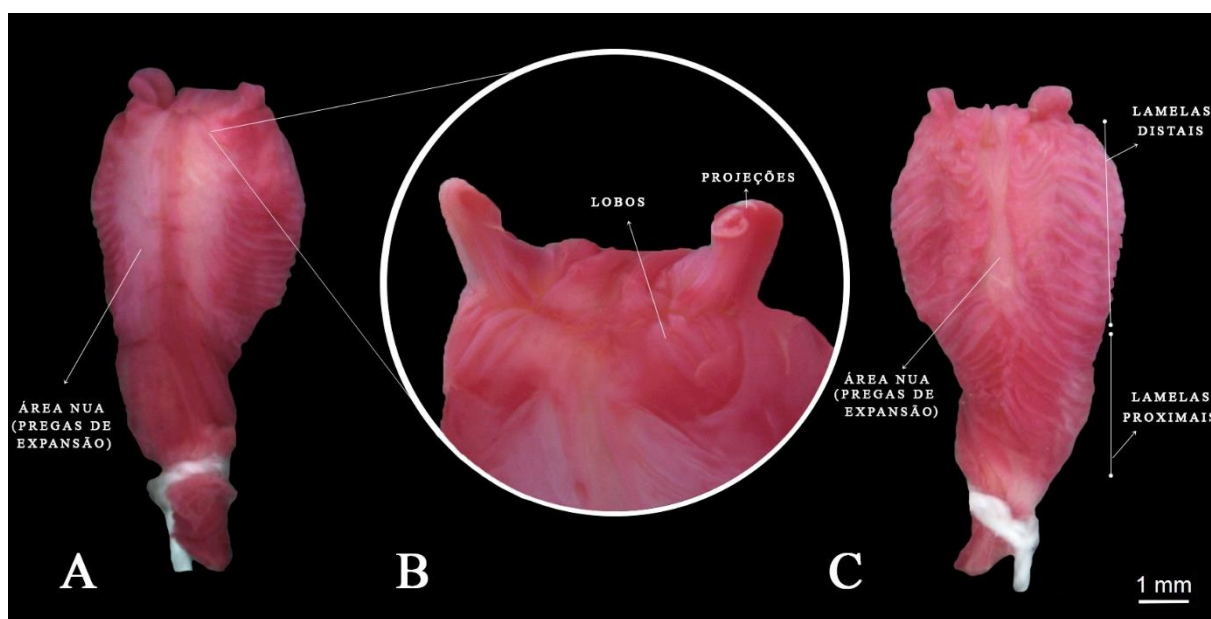


Figura 9: Hemipênis de espécime de *Glaucomastix abaetensis* de Camaçari, município de Guarajuba, estado da Bahia, Brasil (número de campo VAM62). A) Face sulcada; B) Região apical do hemipênis ampliada; C) Face assulcada

12.2. *Glaucomastix littoralis* (Rocha, Araújo, Vrcibradic e Mamede-Da-Costa, 2000)

A localidade-tipo de *G. littoralis* é a Restinga da Barra de Maricá (22° 57' S; 42° 50' O), no município de Maricá, estado do Rio de Janeiro, Brasil (Rocha *et al.*, 2000). Foram analisados os hemipênis de seis espécimes provenientes da localidade-tipo, dez provenientes do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba (PARNARJ - 22° 16' S; 41° 38' O), no município de Carapebus, e quatro provenientes da restinga de Grussaí (21° 44' S; 41° 02' O), no município de São João da Barra, sendo todas as localidades no estado do Rio de Janeiro (Apêndice II).

Descrição hemipeniana (Figura 10): hemipênis com tamanho entre 5,0 - 9,0 mm (valor modal: 8 mm) simétrico, curto e sutilmente bilobado, com dobras de captação na região da forquilha lobular. O sulco espermático, com orientação do tipo centrípeta, é profundo e bem definido, e se estende em uma linha praticamente reta ao longo de toda a face sulcada, da porção basal do hemipênis até a região da forquilha lobular, onde se divide em dois ramos (Figura 10A). Na extremidade apical do hemipênis, os lábios dão origem a duas projeções que representam, em média, 18,4% do comprimento total do corpo do hemipênis (amplitude 11,8%-23,1%). Ainda na extremidade apical, os lobos parecem se dobrar em formato de “asa” (Figura 10B). Na região basal do hemipênis, 7-10 (valor modal = 10) lamelas proximais dão a volta no corpo hemipeniano, estando presentes tanto na face sulcada como na assulcada. Na face sulcada, pregas de expansão separam as lamelas proximais do sulco espermático. A superfície do corpo hemipeniano na face sulcada é nua e ligeiramente pregueada (“pregas de expansão” denominadas por Harvey, Ugueto e Gutberleg 2012). Nas faces laterais e assulcada, 10-14 (valor modal = 12) lamelas distais podem ser encontradas no corpo do hemipênis, sendo separadas por uma área nua (“pregas de expansão” denominadas por Harvey, Ugueto e Gutberleg 2012) em formato de ampulheta localizada na região medial da face assulcada (Figura 10C).

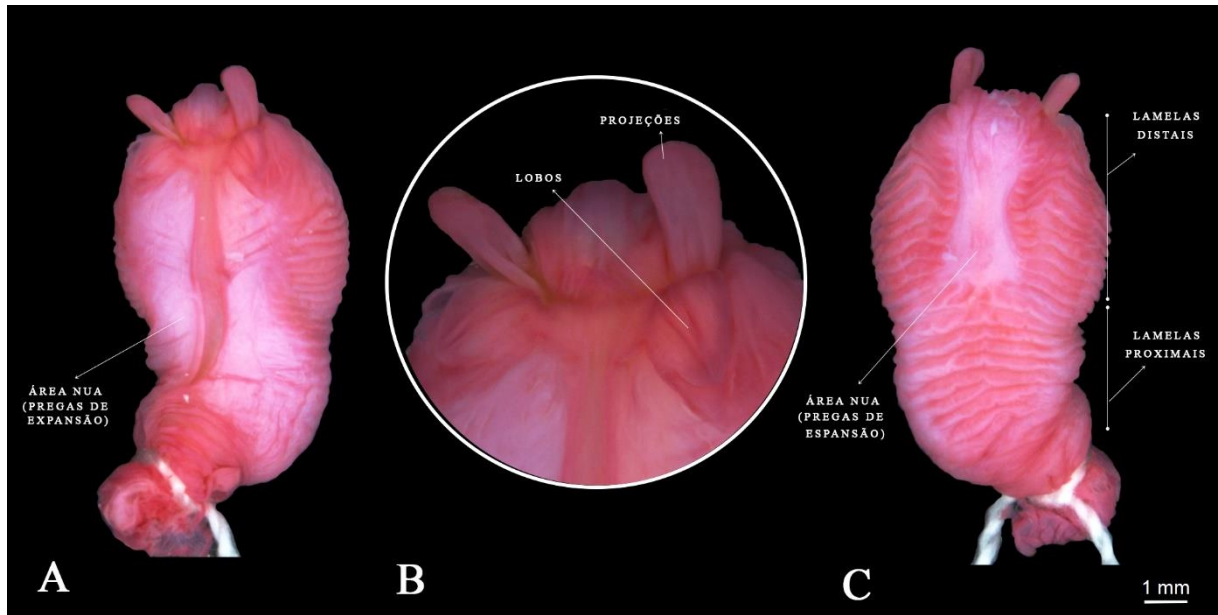


Figura 10: Hemipênis de espécime de *Glaucomastix littoralis* da população de Restinga Barra de Maricá, município de Maricá, estado do Rio de Janeiro, Brasil (número de campo VAM99). A) Face sulcada; B) Região apical do hemipênis ampliada; C) Face assulcada

12.3. Variações intra e interespecíficas

Na população de *G. abaetensis* analisada não houve variação intrapopulacional nas estruturas morfológicas hemipenianas (*e.g.* ornamentações do tipo lamelar proximais e distais). Já para *G. littoralis* houve variações intrapopulacionais em relação aos números de lamelas proximais e distais. A população de PARNARJ (n= 10), apresentou uma amplitude de variação de 7-10 lamelas proximais (valor modal: 10), enquanto as lamelas distais apresentaram uma amplitude de 12-14 (valor modal: 12) (Figura 13A). A população de Maricá (n= 6) não apresentou variação no número de lamelas proximais, sendo o valor sempre igual a 10, mas apresentou variação no número de lamelas distais, com uma amplitude de 12-14 (valor modal: 12) (Figura 13B). A população de São João da Barra (n= 4) também não apresentou variação no número de lamelas proximais na face assulcada, sendo seu valor sempre igual a 10, mas houve variação no número de lamelas distais, com uma amplitude de 12-14 (valor modal: 12) (Figura 13C).

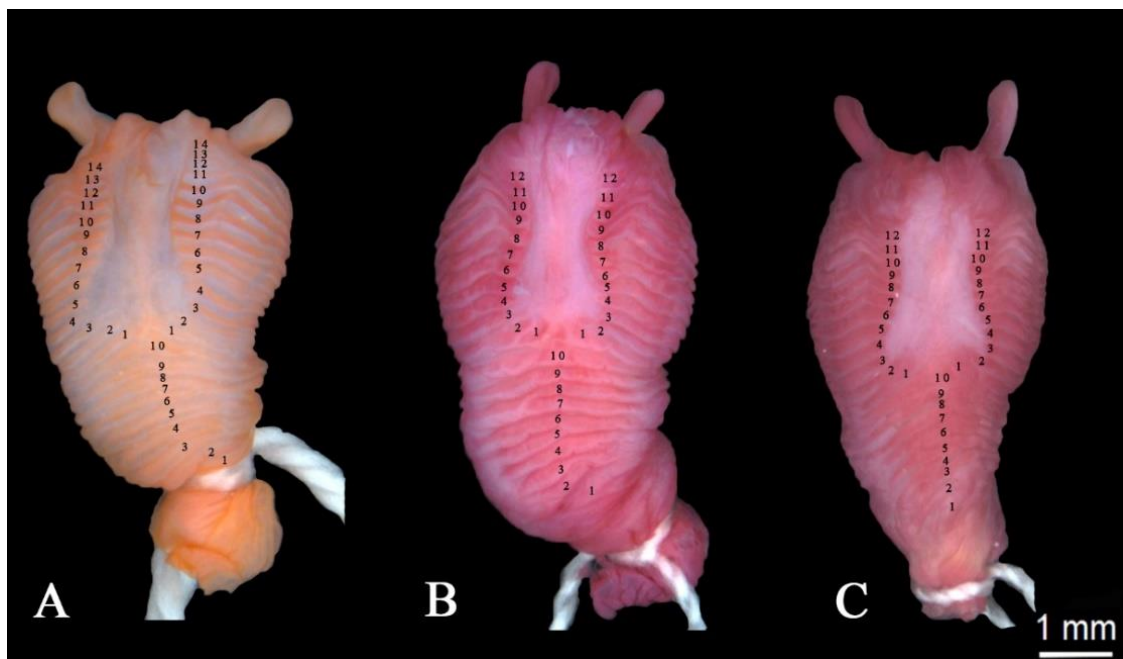


Figura 11: Variação no número de lamelas do hemipênis de *Glaucomastix littoralis*. A) PARNARJ, Carapebus (PELD1930); B) Maricá (VAM99); C) São João da Barra (G21).

13. DISCUSSÃO

A análise e descrição da morfologia hemipeniana de ambas as espécies avaliadas neste estudo (*Glaucomastix abaetensis* e *G. littoralis*) evidencia que a maioria dos caracteres morfológicos hemipenianos são comuns à ambas as espécies. As variações morfológicas observadas entre os dois táxons estudados restringiram-se ao número de ornamentações lamelares: *G. abaetensis* apresentou invariavelmente oito lamelas proximais, e 12 lamelas distais, enquanto *G. littoralis* apresentou de 7 a 10 (valor modal: 10) lamelas proximais e de 10 a 14 (valor modal: 12) lamelas distais (com variações intrapopulacionais no número de lamelas).

O formato do corpo hemipeniano, bem como o tipo e disposição das ornamentações nas espécies estudadas são semelhantes ao que foi descrito para o hemipênis de *G. venetacauda* (Silva e Ávila-Pires 2013). No entanto, é necessária uma análise mais detalhada do hemipênis de *G. venetacauda* para verificar se existem ou não diferenças no número de lamelas em comparação com *G. abaetensis* e *G. littoralis*. Além disso, os hemipênis conhecidos de todas as espécies de *Ameivula*, assim como em *Glaucomastix*, apresentam um sulco espermático bem definido, de orientação do tipo centrípeta, que sai em uma linha praticamente reta da região basal do corpo hemipeniano até o seu ápice onde se divide em dois ramos. O formato do corpo

hemipeniano, curto e robusto, de *G. abaetensis* e *G. littoralis* é semelhante ao observado em *A. apipensis*, *A. cipoensis*, *A. confusioniba*, *A. pyrrhogularis* e *A. xacriaba* (Silva e Ávila-Pires 2013; Arias *et al.* 2014a, b), mas diferem um pouco do descrito para *A. cf. ocellifera*, em que o formato seria aparentemente mais alongado (Silva e Ávila-Pires 2013) (Figura 14A-C).

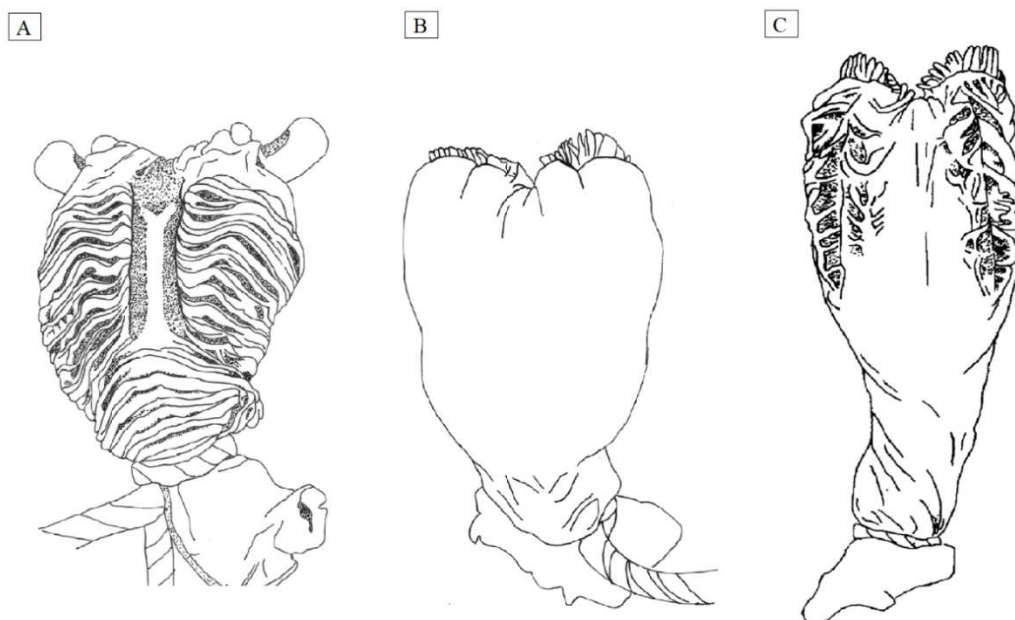


Figura 12: Diferença da morfologia hemipeniana na face assulcada de *Glaucomastix* e *Ameivula*. (A) *Glaucomastix venetacauda*; (B) *Ameivula confusioniba*; (C) *Ameivula cf. ocellifera*. Modificada de Silva e Ávila-Pires (2013).

Os caracteres morfológicos dos hemipênis conhecidos para espécies do gênero *Glaucomastix* e *Ameivula* apresentam um padrão semelhante, existindo poucas variações no tamanho e formato do corpo, mas diferem nos tipos de ornamentações (Silva e Ávila-Pires 2013; Arias *et al.* 2014a,b, 2018; presente estudo). As principais diferenças nos hemipênis das espécies de *Ameivula* em relação aos das espécies de *Glaucomastix* são: ausência de ornamentações do tipo lamelar (presentes em *Glaucomastix*); presença de papilas nas bordas externas dos lobos (presença de uma dobra em formato de “asa” em *Glaucomastix*); ausência de um par de projeções apicais em *Ameivula* (presentes em *Glaucomastix*); e presença de bolsões abaixo dos lobos em *A. apipensis*, *A. xacriaba* e *A. pyrrhogularis* (ausentes em *Glaucomastix*) (Silva e Ávila-Pires 2013; Arias *et al.* 2014a, b; Arias *et al.* 2018).

De acordo com as imagens dos hemipênis ilustrados em Silva e Ávila-Pires (2013), Arias *et al.* (2014a, b) e Arias *et al.* (2018), os lobos hemipenianos dos representantes de *Ameivula* aparentam ser mais evidentes do que nas espécies de *Glaucomastix* (Figuras 12, 13, 14A-B). Além disso, embora o estudo de Harvey, Ugueto e Gutberlet (2012) mencione a presença de

“projeções papilares” no hemipênis de *Ameivula ocellifera*, as imagens e descrições hemipenianas de Silva e Ávila-Pires (2013), Arias *et al.* (2014a, b) e Arias *et al.* (2018), não indicam a presença de projeções nas espécies do gênero *Ameivula*. Dessa forma, consideramos aqui que o gênero *Ameivula* não apresenta projeções, enquanto as mesmas podem ser claramente observadas para o gênero *Glaucomastix*.

O formato do corpo hemipeniano das espécies *G. abaetensis* e *G. littoralis*, bem como a distribuição de suas ornamentações, apresentam semelhanças intrapopulacionais e interpopulacionais. O número de ornamentações lamelares da região basal (lamelas proximais) e das faces laterais e assulcada (lamelas distais) apresentaram variações intraespecíficas e intrapopulacionais em *G. littoralis*, o que não foi observado para *G. abaetensis*. Seria interessante que fossem realizados estudos com outras populações da espécie *G. abaetensis* a fim de verificar se existe variação intra ou interpopulacional nos caracteres hemipenianos nessa espécie. As semelhanças morfológicas hemipenianas entre as duas espécies aqui estudadas e a descrita por Silva e Ávila-Pires (2013) para *G. venetacauda* e suas diferenças com relação às espécies de *Ameivula* reforçam a proposta de Goicoechea *et al.* (2016) de que o grupo de *A. littoralis* representaria um gênero distinto. Devido à morfologia externa das espécies da subfamília Teiinae ser conservativa (Silva e Ávila-Pires 2013; Harvey, Ugueto e Gutberlet 2012), a morfologia hemipeniana descrita no presente estudo pode funcionar como uma fonte adicional de caracteres taxonômicos para auxiliar na diagnose das espécies dentro do gênero *Glaucomastix* e entre os gêneros *Glaucomastix* e *Ameivula*.

14. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arias, F., C.M. De Carvalho, M.T. Rodrigues, and H. Zaher. 2011. Two new species of *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae) from the Caatinga, Northwest Brazil. *Zootaxa* 2787:34–54. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2787.1.3>
- Arias, F., C.M. De Carvalho, H. Zaher, and M.T. Rodrigues. 2014a. A New Species of *Ameivula* (Squamata, Teiidae) from Southern Espinhaço Mountain Range, Brazil. *Copeia* 95:95–105. DOI: <https://doi.org/10.1643/CH-13-037>
- Arias, F.J., M.T. Junior, R. Recoder, C.M. De Carvalho, H. Zaher, and M.T. Rodrigues. 2014b. Whiptail lizards in South America : a new *Ameivula* (Squamata, Teiidae) from Planalto dos Gérais , Eastern Brazilian Cerrado. *Amphibia-Reptilia* 35:227–242.
- Arias, F.J., R. Recoder, B. Beatriz, Á. Eduardo, E.M. Quipildor, F. Lobo, and M.T. Rodrigues. 2018. Diversity of teiid lizards from Gran Chaco and Western Cerrado (Squamata:Teiidae). *Zoologica Scripta* 47:144–158. DOI: <https://doi.org/10.1111/zsc.12277>
- Arnold, E.N. 1986. The hemipenis of lacertid lizards (Reptilia:Lacertidae): structure, variation and systematic implications. *Journal of Natural History* 20:1221–1257. DOI: <https://doi.org/10.1080/00222938600770811>
- Cabrera, M.R., S. Carreira, D.O. Di-Pietro, and P.C. Rivera. 2019. A new species of *Contomastix* (Squamata, Teiidae) supported by total evidence, with remarks on diagnostic characters defining the genus. *Journal of Herpetology* 29:23-36.
- Cosendey, B.N, C.F.D. Rocha, and V.A. Menezes. 2016. Population density and conservation status of the teiid lizard *Cnemidophorus littoralis*, an endangered species endemic to the sandy coastal plains (restinga habitats) of Rio de Janeiro state, Brazil. *Journal of Coastal Conservation* 20:97–106. DOI 10.1007/s11852-016-0421-4
- Costa, H. C., P.C.A. Garcia, and H. Zaher. 2016. The correct authorship and date of lizard names Teiinae, Tupinambinae, and Gymnophthalmidae. *Zootaxa* 4132:295–300. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4132.2.13>
- Costa, H.C., and R.S. Bérnils. 2018. Répteis do Brasil e suas Unidades Federativas: Lista de espécies. *Herpetologia Brasileira* 7:11–57.
- D'Angiolella, A., J. Klaczko, M.T. Rodrigues, and T.C.S. Avila-Pires. 2016. Hemipenial morphology and diversity in South American anoles (Squamata: Hemipenial morphology and diversity in South American. *Canadian Journal of Zoology* 1982:251–256. DOI:

<https://doi.org/10.1139/cjz-2015-0194>

- De-Lima, A.K.S., I.P. Paschoaletto, L. De Oliveira Pinho, P. Benmamman, and J. Klaczko. 2019. Are hemipenial traits under sexual selection in *Tropidurus* lizards? Hemipenial development, male and female genital morphology, allometry and coevolution in *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae). *PLoS One* 14:1–17. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219053>
- Dias, E.J.R., C.F.D. Rocha, and D. Vrcibradic. 2004. Thermal Ecology, Activity Patterns, and Microhabitat Use by Two Sympatric Whiptail Lizards (*Cnemidophorus abaetensis* and *Cnemidophorus ocellifer*) from Northeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 38(4):586–588. DOI: <http://dx.doi.org/10.1670/80-03N>
- Dias, E.J.R., C.F.D. Rocha, and D. Vrcibradic. 2002. New *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae) from Bahia State, Northeastern Brazil. *Copeia* 2002:1070–1077.
- Dougherty, L.R., I.A. Rahman, E.R. Burdfield-Steel, E. V. Ginny Greenway, and D.M. Shuker. 2015. Experimental reduction of intromittent organ length reduces male reproductive success in a bug. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282:1–8. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0724>
- Dowling, H.G., and J.M. Savage. 1960. A guide to the snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics. *Zoologica (New York)* 45:17–27.
- Giugliano, L.G., R.G. Collevatti, and G.R. Colli. 2007. Molecular dating and phylogenetic relationships among Teiidae (Squamata) inferred by molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45:168–179. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.05.017>
- Goicoechea, N., D. Frost, I. Riva, K. Pellegrino, J. Sites-Jr, M. Rodrigues, and J. Padial. 2016. Molecular systematics of teioid lizards (Teioidea/Gymnophthalmoidea: Squamata) based on the analysis of 48 loci under tree-alignment and similarity-alignment. *Cladistics* 32:624–671.
- Guerra-fuentes, R.A., J.C. Costa, A. Missassi, and A.L. da C. Prudente. 2017. Muscular evolution of hemipenis in Imantodini snakes (Squamata : Dipsadidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 1–15. DOI: <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx091/4735149>
- Harvey, M.B., G.N. Ugueto, and R.L. Gutberlet. 2012. Review of Teiid Morphology with a Revised Taxonomy and Phylogeny of the Teiidae (Lepidosauria: Squamata). *Zootaxa* 3459:1–156.
- Klaczko, J., C.A. Gilman, and D.J. Irschick. 2017. Hemipenis shape and hindlimb size are

- highly correlated in Anolis lizards Hemipenis shape and hindlimb size are highly correlated in Anolis lizards. *Biol. J. Linn. Soc.* 122:627–634. DOI: <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blx104>
- Kohler, G., J.R. McCranie, K.E. Nicholson, and J. Kreutz. 2003. Geographic variation in hemipenial morphology in *Norops humilis* (Peters 1863), and the systematic status of *Norops quaggulus* (Cope 1885) (Reptilia, Squamata, Polychrotidae). *Senckenbergiana Biologica* 82: 213-222.
- Kuntner, M., R. Cheng, S. Kralj-fi, C. Liao, J.M. Schneider, and M.A. Elgar. 2016. The evolution of genital complexity and mating rates in sexually size dimorphic spiders. *Evolutionary Biology* 16:1–9. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0821-y>
- Manzani, P.R., and A.A. Abe. 1988. Sobre dois novos métodos de preparo do hemipênis de Serpentes. *Memórias do Instituto Butantan* 8(1):15–20.
- Menezes, V.A., and C.F.D. Rocha. 2011. Thermal ecology of five *Cnemidophorus* species (Squamata:Teiidae) in east coast of Brazil. *Journal of Thermal Biology* 36:232-238.
- Menezes, V.A., and C.F.D. Rocha. 2013. Geographic distribution , population densities , and issues on conservation of whiptail lizards in restinga habitats along the eastern coast of Brazil. North. *North-Western Journal of Zoology* 9:337–344.
- Menezes, V.A., V.C. Amaral, M.V. Sluys, and C.F.D. Rocha. 2006. Diet and foraging of the endemic lizard *Cnemidophorus littoralis* (Squamata, Teiidae) in the restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ. *Brazilian Journal of Biology* 66(3): 803-807.
- Nunes, P.M.S., A. Fouquet, F.F. Curcio, P.J.R. Kok, and M.T. Rodrigues. 2012. Cryptic species in *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Squamata: Gymnophthalmidae) revealed by hemipenial morphology and molecular data. *Zoological Journal of the Linnean Society* 166:361–376. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2012.00846.x>
- Presch, W. 1974. Evolutionary relationships and biogeography of the macroteiid lizards (Family Teiidae, Subfamily Teiinae). *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 73:23–32.
- Presch, W. 1983. The lizard family Teiidae: is it a monophyletic group? *Zoological Journal of the Linnean Society* 77:189–197. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1983.tb00529.x>
- Reeder, T., C. Cole, and H. Dessauer. 2002. Phylogenetic Relationships of Whiptail Lizards of the Genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): A Test of Monophyly, Reevaluation of Karyotypic Evolution, and Review of Hybrid Origins. *American Museum of Natural*

History 3365:1–61.

- Rivas, G.A., P.M.S. Nunes, J.R. Dixon, W.E. Schargel, J.R. Caicedo, T.R. Barros, E.G. Camargo, and C.L. Barrio-amorós. 2012. Taxonomy, Hemipenial Morphology, and Natural History of Two Poorly Known Species of *Anadia* (Gymnophthalmidae) from Northern South America. *Journal of Herpetology* 46:33–40. DOI: <https://doi.org/10.1670/10-139>
- Rocha, C.F.D., A.F.B. Araújo, D. Vrcibradic, and E.M.M. Da Costa. 2000. New *Cnemidophorus* (Squamata; Teiidae) from Coastal Rio de Janeiro State, Southeastern Brazil. *Copeia* 2000:501–509.
- Rosário, I.R., R.M.L. Santos, F. Arias, C.F.D. Rocha, E.J. Dos Reis Dias, C.M. De Carvalho, and M.T. Rodrigues. 2019. Phylogeography of the endangered sand dune whiptail lizard *Glaucomastix abaetensis* (Dias, Rocha & Vrcibradic, 2002) with the description of a new species. *Zootaxa* 4624:451–477. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4624.4.1>
- Sánchez-Martínez, P.M., M.P. Ramírez-Pinilla, E. Meneses-Pelayo, and P.M.S. Nunes. 2019. Hemipenial morphology of nine South American species of *Mabuya* (Scincidae: Lygosominae) with comments on the morphology of the family. *The Anatomical Record* 1–14. DOI: <https://doi.org/10.1002/ar.24329>
- Silva, M.B., and T.C.S. Ávila-Pires. 2013. The genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae) in State of Piauí, northeastern Brazil, with description of a new species. *Zootaxa* 3681:455–477. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3681.4.8>
- Silva, M.B., M.A. Ribeiro-Júnior, and T.C.S. Ávila-Pires. 2018 A New Species of *Tupinambis* Daudin, 1802 (Squamata: Teiidae) from Central South America. *Journal of Herpetology* 52(1):94–110.
- Sinclair, A.W., S.E. Glickman, L. Baskin, and G.R. Cunha. 2016. Anatomy of Mole External Genitalia: Setting the Record Straight. *The Anatomical Record* 299:385–399. DOI: <https://doi.org/10.1002/ar.23309>
- Teixeira-Filho, P.F., C.F.D. Rocha, and S.C. Ribas. 2003. Relative feeding specialization may depress ontogenetic, seasonal, and sexual variations in diet: the endemic lizard *Cnemidophorus littoralis* (Teiidae). *Brazilian Journal of Biology* 63:321–328. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1519-69842003000200017>
- Tucker, D.B., G.R. Colli, L.G. Giugliano, S.B. Hedges, C.R. Hendry, E.M. Lemmon, A.R. Lemmon, J.W. Sites, and R.A. Pyron. 2016. Methodological congruence in phylogenomic analyses with morphological support for teiid lizards (Sauria: Teiidae). *Molecular*

Phylogenetics and Evolution 103:75–84. DOI:
<https://doi.org/10.1016/j.ympcv.2016.07.002>

Zaher, H. 1999. Hemipenial morphology of the South American Xenodontine snakes, with a proposal for monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of Colubroid hemipenes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 240:168. DOI:
[https://doi.org/10.1016/s1098-3015\(11\)72087-3](https://doi.org/10.1016/s1098-3015(11)72087-3)

15. APÊNDICE II: Material Analisado

A) *Glaucmastix abaetensis*:

Camaçari, Guarajuba, BA, Brasil (n= 7): GJ31; GJ47; GJ80; VAM53; VAM60; VAM62; VAM69.

Cedidos por: Dra. Vanderlaine Menezes – Laboratório de Ecologia de Vertebrados, Universidade do Estado do Rio de Janeiro (DECOL - UERJ)

B) *Glaucmastix littoralis*:

Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Carapebus, RJ, Brasil (n= 10): PELD460; PELD634; PELD649; PELD650; PELD665; PELD748; PELD760; PELD795; PELD1930; PELD2743.

Cedidos por: Equipe de Herpetologia do Projeto de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD) das Restingas e Lagoas Costeiras do Norte Fluminense (RLac).

Restinga da Barra de Maricá, Maricá, RJ, Brasil (n= 6): OU106; OU107; OU110; ST100; VAM99; VAM129.

Grussái, São João da Barra, RJ, Brasil (n= 4): GS01; GS10; GS21; GS38;

Cedidos por: Dra. Vanderlaine Menezes – Laboratório de Ecologia de Vertebrados, Universidade do Estado do Rio de Janeiro (DECOL - UERJ)

16. CONSIDERAÇÕES FINAIS GERAIS

O uso da morfologia hemipeniana em estudos taxonômicos tem aumentado consideravelmente nos últimos dez anos. A metodologia de remoção, preparação e preenchimento hemipeniano de lagartos teídeos segue as propostas realizadas para preparações hemipenianas de serpentes. O mesmo foi observado para terminologia hemipeniana que seguia a mesma usada para serpentes até o ano de 2012, quando Harvey e colaboradores readequaram a terminologia hemipeniana para lagartos teídeos. Cerca de 30% (n= 51) das 170 espécies de lagartos teídeos possuem sua morfologia hemipeniana descrita até o momento. De modo geral, podemos concluir que os lagartos teídeos apresentam um hemipênis bilobado, com lobos curtos, sulco espermático de orientação centrípeta e dois tipos de ornamentações que estão presentes na maior parte das espécies (n= 46 e n= 45, respectivamente): lamelas e projeções apicais.

A análise, descrição e comparação da morfologia hemipeniana dos indivíduos de ambos os táxons avaliados neste estudo (*G. abaetensis* e *G. littoralis*) evidencia caracteres morfológicos hemipenianos semelhantes, havendo diferenças morfológicas interespecíficas somente no que diz respeito aos números de lamelas proximais e distais no corpo do hemipênis. Os hemipênis de *G. abaetensis*, *G. littoralis* e *G. venetacauda* são semelhantes em relação ao formato do corpo e tipos de ornamentações observadas, mas são diferentes dos hemipênis do clado-irmão do gênero (*Ameivula*), sendo sugestivo de que esses caracteres possam ser diagnósticos para o gênero *Glaucomastix*.

Vale ressaltar que embora o número de trabalhos que abordem o assunto tenha aumentado nos últimos anos, a falta de padronização na metodologia e terminologia utilizada pode dificultar a comparação dos caracteres hemipenianos entre diferentes táxons. Além disso, trabalhos cujo foco principal seja a descrição e comparação da morfologia hemipeniana ainda são escassos para o grupo. As variações intra e interespecíficas nas estruturas hemipenianas dos táxons estudados demonstram que a utilização do hemipênis pode ser um caráter adicional em estudos taxonômicos com táxons cuja morfologia externa é semelhante, como ocorre, por exemplo, em lagartos da subfamília Teiinae.

