



Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília
Departamento de Ciências Fisiológicas
Pós-Graduação em Zoologia
Laboratório de Anatomia Comparativa de Vertebrados

**EVOLUÇÃO DA GENITÁLIA MASCULINA EM LAGARTOS DO
GÊNERO *TROPIDURUS* GRUPO *SPINULOSUS* (SQUAMATA,
TROPIDURIDAE)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília como requisito para a obtenção do título de Doutor em Zoologia.

Piktor Benmaman

Orientadora: Dra. Julia Klaczko

Co-orientador: Dr. Helio Ricardo da Silva

Brasília, DF

2019

À minhas filhas, Yara e Pilar

ÍNDICE

ÍNDICE	2
LISTA DE FIGURAS.....	3
LISTA DE TABELAS.....	5
AGRADECIMENTOS.....	6
RESUMO	8
INTRODUÇÃO.....	1
O HEMIPÊNIS.....	3
<i>TROPIDURUS</i>	6
O ESTUDO DA GENITÁLIA MASCULINA DE LAGARTOS DO GRUPO <i>TROPIDURUS SPINULOSUS</i>	10
OBJETIVOS	13
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	14
METODOLOGIA	14
MATERIAL DE ESTUDO.....	15
PREPARO DOS HEMIPÊNIS E DESCRIÇÃO.....	18
LEVATAMENTO DE CARACTERES MORFOLÓGICOS DOS HEMIPÊNIS	19
MEDIDAS.....	19
DISTÂNCIA GENÉTICA.....	21
ANÁLISES ESTATÍSTICAS.....	24
RESULTADOS	27
DESCRIÇÃO DOS HEMIPÊNIS.....	27
CARACTERES HEMIPENIANOS.....	44
DESCRIÇÃO QUANTITATIVA DOS HEMIPENIS	51
DISCUSSÃO.....	58
REFERÊNCIAS.....	62
APÊNDICE I	73
APÊNDICE II - medidas genitais e não genitais Log transformadas para as análises.....	75

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Espécies de <i>Tropidurus gr. spinulosus</i> . Fotos cedidas pelo Dr. André Luiz de Carvalho.	8
Figura 2 Mapa de localidade das espécies de <i>Tropidurus gr spinulosus</i> utilizadas no estudo.	9
Figura 3 Filogenia atual (não publicada) cedida pelo Dr. André Luiz de Carvalho. Destacado em vermelho o grupo <i>Tropidurus spinulosus</i>	17
Figura 4. Medidas retiradas dos hemipênis com o auxílio do programa ImageJ. <i>Tropidurus sp nova</i> (UFMT 2648). A: Face assulcada. B: Face sulcada.	20
Figura 5 Medidas retiradas dos lagartos com o auxílio de paquímetro.....	21
Figura 6 Caracteres hemipenianos (<i>Tropidurus sp nova</i> UFMT2648)	28
Figura 7 Hemipênis da espécie <i>Plica plica</i> (UFMT-R212). A : Face assulcada. B : Face sulcada.....	29
Figura 8 Hemipênis da espécie <i>Tropidurus callathelys</i> (MZUSP 106303). A : Face assulcada. B : Face sulcada.....	30
Figura 9 Hemipênis da espécie <i>Tropidurus sp nova</i> (UFMT 2648). A : Face assulcada. B : Face sulcada.	32
Figura 10 Hemipênis da espécie <i>Tropidurus guarani</i> (MZUSP 106251). A : Face assulcada. B : Face sulcada.....	33
Figura 11. Hemipênis da espécie <i>Tropidurus lagunablanca</i> (MNHNP 11463). A: Face assulcada. B: Face sulcada.	35
Figura 12. Hemipênis da espécie <i>Tropidurus spinulosus</i> (MNHNP 11761). A : Face assulcada. B : Face sulcada.....	37
Figura 13. Hemipênis da espécie <i>Tropidurus tarara</i> (MNHNP 11290). A : Face assulcada. B : Face sulcada.	39
Figura 14. Hemipênis da espécie <i>Tropidurus teyumirim</i> (MNHNP 12045). A : Face assulcada. B : Face sulcada.....	41
Figura 15. Hemipênis da espécie <i>Tropidurus xantochilus</i> (UFMT 408). A : Face assulcada. B : Face sulcada.....	43
Figura 16. Caracteres hemipenianos utilizados para descrever a variação morfológica. A : <i>Tropidurus sp nova</i> , face assulcada (UFMT2648) – no detalhe do disco apical face sulcada. B : <i>Tropidurus callathelys</i> , face assulcada (MZUSP 106303). C : <i>Tropidurus teyumirim</i> , face assulcada (MNHNP 12045). D : <i>Plica plica</i> , face assulcada (UFMT-R212).....	47
Figura 17 – A : Caráter “Franja” plotado na árvore filogenética do grupo. B : Caráter “Crista” plotado na árvore filogenética do grupo. C : Caráter “Cálice” plotado na árvore filogenética do grupo. D : Caráter “Disco Apical” plotado na árvore filogenética do grupo. E : Caráter “Ornamento Base Lobo” plotado na árvore filogenética do grupo. F : Caráter “Formato Hemipênis” plotado na árvore filogenética do grupo.....	50

Figura 18. Gráficos da correlação entre CRC e medidas não genitais e genitais. A: comprimento da cabeça x CRC. B: Comprimento do fêmur x CRC. C: comprimento da pata traseira x CRC. D: Largura do tronco do hemipênis x CRC. E: Comprimento do tronco do hemipênis x CRC. F: Comprimento do lobo do hemipênis x CRC. G: Comprimento do hemipênis x CRC.....	52
Figura 19. Gráficos da correlação entre CRC e médias das medidas não genitais e genitais. A : comprimento do Hemipênis x CRC. B : Largura do Tronco do hemipênis x CRC. C : comprimento do tronco do hemipênis x CRC. D : comprimento do hemipênis x CRC. E : Comprimento da cabeça x CRC. F : Comprimento do fêmur x CRC. G : Comprimento da pata traseira x CRC.	54
Figura 20 Gráfico da correlação (A) entre as distâncias de Mahalanobis do corpo e as distâncias genéticas e (B) entre as distâncias de Mahalanobis do hemipênis e as distâncias genéticas.....	55
Figura 21 Gráficos da correlação entre os resíduos das medidas genitais pelos resíduos das medidas não genitais. A : resíduo do comprimento do hemipênis x resíduo do tamanho do fêmur. B : resíduo do comprimento do hemipênis x resíduo do tamanho da pata traseira. C : resíduo da largura do tronco x resíduo do tamanho do fêmur. D : resíduo da largura do tronco x resíduo do tamanho da pata traseira. E : resíduo do comprimento do tronco x resíduo do tamanho do fêmur F : resíduo do comprimento do tronco x resíduo do tamanho da pata traseira. G : resíduo do comprimento do lobo x resíduo do tamanho do fêmur. H : resíduo do comprimento do lobo x resíduo do tamanho da pata traseira.	57

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Lista das espécies do grupo <i>Tropidurus spinulosus</i> , com sua distribuição.	15
Tabela 2: distância genética dos Táxons.....	23
Tabela 3. Médias das medidas por população.....	25
Tabela 4: Distância de Mahalanobis para cada taxon.....	26
Tabela 5 Caracteres encontrados para o grupo <i>Tropidurus spinulosus</i> e grupo externo (<i>Plica plica</i>).....	44
Tabela 6 Correlação entre CRC e medidas genitais e não genitais.	51
Tabela 7 Correlação entre CRC e médias das medidas genitais e não genitais.....	53
Tabela 8 distância Mahalanobis das variáveis genitais e não genitais foi comparada com a divergência genética.	55
Tabela 9 análise de sinal filogenético dos resíduos.....	56
Tabela 10 correlação entre os resíduos das medidas genitais pelos resíduos das medidas não genitais.....	56

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos aqueles que direta ou indiretamente participaram desta empreitada, aos colegas Isabela que trabalhou intensamente na confecção das pranchas fotográficas dos hemipênis, ao Wellington que ajudou na confecção do mapa de localidades das espécies e na montagem de todo o equipamento fotográfico e ao Anderson e à Patricia que colaboraram na montagem dos hemipênis e evitaram, em diversos momentos, que eu entrasse em desespero total nas diversas dificuldades enfrentadas, ao amigo Dr. André Luiz de Carvalho, que colaborou intensamente na confecção desta tese, enviando todo o material examinado, à Professora Dra. Veronica Slobodian que colaborou com a estatística apresentada. Agradeço ainda a todos os colegas do Laboratório de Anatomia Comparativa de Vertebrados, mesmo aqueles que, sem saber, colaboraram de alguma forma.

À minha esposa, Andréa, que me apoiou nos momentos mais difíceis e à minha mãe, que sempre me incentivou a trilhar os caminhos acadêmicos.

Em especial gostaria de agradecer ao Professor Dr. Antônio Sebben, que me ajudou nos primeiros passos dessa caminhada. Ao co-orientador e amigo Dr. Helio Ricardo da Silva, que a 17 anos vem me orientando e me incentivando a desbravar as trilhas do conhecimento. À minha orientadora, Professora Dra. Julia Klaczko,

que aceitou o desafio de me orientar restando apenas dois anos para a elaboração de um projeto e defesa desta tese, sem sua ajuda nunca teria chegado onde cheguei.

Gostaria de agradecer ainda às Coleções Herpetológicas do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP); Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay (MNHNP) e a Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT) por cederem o material examinado e a CAPES pela bolsa de Estudos.

RESUMO

A grande variação morfológica da genitália masculina em animais com fertilização interna é bem documentada. Embora a morfologia deste órgão seja bem compreendida e amplamente utilizada em estudos de sistemática e para o reconhecimento de espécies, as questões relativas as forças que geram sua divergência e evolução ainda são debatidas entre os estudiosos do tema, sem que assunto tenha gerado consenso. Neste trabalho, exploramos a variação morfológica do hemipênis das espécies de lagartos do gênero *Tropidurus*, do grupo *spinulosus*. Espécies deste grupo apresentam populações numerosas e conspícuas em áreas de vegetação aberta. O grupo compreende nove espécies, com atributos ecológicos e morfológicos muito semelhantes, e por esta razão é um grupo ideal para estudar variação morfológica dos hemipênis e com base nesses dados inferir que mudanças podem ser consideradas as mais importantes associadas aos processos diversificação. Apresentamos aqui a descrição detalhada da morfologia hemipeniana, evolução dos caracteres genitais no processo de diversificação das espécies do grupo e a relação alométrica do hemipênis com relação ao tamanho do corpo.

Nossos dados mostraram que os caracteres hemipenianos, dentro do grupo de estudo, se apresentam extremamente variáveis e as estruturas, de forma geral, não são diagnósticas. Diferente do encontrado por Klaczko e colaboradores (2017), nossos resultados

não foram capazes de identificar ação pleiotrópica associada à evolução hemipeniana. Acreditamos que o grupo escolhido por nós se trate de um grupo ainda em processo de especiação e, provavelmente esses padrões ainda não estão bem fixados nas populações analisadas.

Palavras chave: Hemipênis, Seleção Sexual, Evolução, Métodos Filogenéticos Comparativos, *Tropidurus*.

INTRODUÇÃO

O tema da evolução da genitália masculina em animais com fertilização interna tem merecido a atenção de diversos pesquisadores por décadas. Estes órgãos, que apresentam grande variação de cunho morfológico, aparentemente evoluíram de forma rápida e divergente, especialmente quando suas morfologias são comparadas as de outras estruturas. A principal consequência desta diversidade morfológica relaciona-se a ampla utilização em estudos de sistemática e taxonomia, em muitos casos sendo a única característica morfológica capaz de diagnosticar espécies crípticas (Eberhard, 1985; 2010; Arnqvist e Thornhill, 1998; Rowe e Arnqvist, 2011; Klaczko *et al.*, 2015; Nunes *et al.* 2012).

Apesar da grande quantidade de descrições morfológicas de genitálias disponíveis ainda há controvérsias sobre as forças evolutivas que geram e mantêm tamanha variação. Existem ao menos três hipóteses explicativas desta diversidade, que não são necessariamente excludentes. São elas: (a) chave-fechadura (Arnqvist, 1997), (b) pleiotropia (Mayr, 1963) e (c) seleção sexual (Eberhard, 2010).

A hipótese chave-fechadura foi originalmente proposta na era pré-Darwina e por muito tempo foi considerada a explicação mais adequada para a evolução da genitália (ver síntese dos principais trabalhos em Arnqvist, 1997). Esta hipótese postula que o isolamento

mecânico seleciona uma dada genitália masculina (a chave) que se ajusta precisamente à genitália feminina (a fechadura). Desta forma, um padrão espécie-específico invariante e único, que serviria principalmente como uma barreira à hibridizações deve ter evoluído e se fixado. Estudos comparativos, apresentam um forte argumento para refutar esta hipótese. Entre os elementos apresentados cita-se variação intraespecíficas, onde machos de uma mesma espécie apresentam genitália variável entre populações (Klaczko e Stuart 2015 e Klaczko *et al.* 2017); e casos de hibridização tem sido frequentemente citados na literatura, sendo mais comuns do que se imaginava (Eberhard, 1985 e 2010; Shapiro e Poter, 1989).

A hipótese pleiotrópica, proposta por Mayr (1963), postula que traços da genitália evoluem de maneira neutra ou quase neutra. A evolução da genitália seria o resultado indireto da evolução de caracteres geneticamente correlacionados que, por efeito pleiotrópico de um ou mais genes que codificam caracteres genitais e de morfologia geral, podem ocasionar mudanças simultâneas em diversos traços; explicando assim, a variação rápida, porém não direcional, da genitália (Mayr, 1963; Arnqvist, 1997; Reinhardt, 2009). Essa hipótese tem pouco suporte, principalmente pela dificuldade em se definir possíveis caracteres são controlados por um conjunto de genes. No entanto, recentemente, Klaczko e colaboradores (2017) mostraram uma estreita correlação entre a forma da genitália de lagartos do gênero *Anolis* e o tamanho das

patas posteriores, sugerindo um efeito pleiotrópico, associado à seleção sexual na evolução da genitália do grupo.

A hipótese de diversidade morfológica hemipeniana associada a seleção sexual é atualmente a mais aceita (Eberhard, 2010). Este modelo sugere que as estruturas da genitália evoluam para garantir sucesso na reprodução, levando a uma alta taxa de diversificação das genitálias (Eberhard, 2010). Como a hipótese de seleção sexual pode ser desdobrada em hipóteses menores, como a seleção sexual por escolha críptica da fêmea, que pressupõe que a genitália masculina evolua para melhor estimular a fêmea; e a seleção sexual por conflito entre sexos, onde machos e fêmeas estejam em uma corrida para controle das “decisões” reprodutivas (Arnqvist, 1997; Eberhard 2010; Sota e Tanabe, 2009). Diversos estudos reforçam a sugestão de ação da seleção sexual na diversificação das genitálias (Klaczko, 2017; Eberhard 2010).

O HEMIPÊNIS

Lagartos e serpentes (Squamata) apresentam uma genitália masculina distinta, que consiste de um par de estruturas eversíveis, em forma de tubo, chamadas de hemipênis, que se encontram na região anterior da cauda. Durante a cópula, um dos órgãos se enche de linfa e sangue e é evertido, mostrando a face interna do órgão, que é ornamentada. Os hemipênises apresentam um sulco por onde o esperma é transportado durante a cópula, chamado de *sulco*

espermático. Durante a cópula apenas um dos órgãos é inserido na cloaca da fêmea (Arnold, 1986; Tokarz e Slowinski, 1999).

A morfologia hemipeniana varia muito na forma, tamanho e ornamentação. São descritas espécies com hemipênis com forma unilobada, semibilobada ou bilobada; podendo ser ornamentado por cálices, papilas, espinhos, espículas, babados, etc. (Dowling e Savage, 1960). Com tanta variação, não é surpreendente que a morfologia do hemipênis tenha sido extensivamente utilizada para fins sistemáticos no grupo (Dowling e Duellman, 1978; Zaher, 1999; Myers e Donnelly, 2001; Schargel e Castoe, 2003; Schargel *et al.*, 2005, Arnold, 1983; 1986; Köhler e Hahn, 2012); e algumas espécies com indivíduos muito semelhantes externamente, tenham sido reconhecidas com base na morfologia hemipeniana (Nunes *et al.*, 2012).

Hemipênises são amplamente estudados entre as espécies de Serpentes, sendo utilizados em estudos de taxonomia e filogenia (Klaczko *et al.* 2014). No entanto, apenas recentemente estudos sistemáticos descrevendo a variação na morfologia hemipeniana de lagartos vem se tornando mais frequentes (Nunes *et al.* 2012, Dangionela *et al.* 2016, Klaczko *et al.* 2015 e 2017, Kohler e Hahn 2012).

Apesar da grande quantidade de descrições da morfologia hemipeniana, poucos estudos discutem os fatores que favorecem o

surgimento e manutenção da variação dos hemipênis (Arnold, 1986; Klaczko *et al.* 2017). Nunes *et al.* (2012), em um estudo amplo entre os Squamatas ápodos, demonstraram que a presença de espinhos ornamentando a genitália masculina não tem relação direta com a redução ou perda completa das patas.

Recentemente, Klaczko e colaboradores (2017) em um estudo da forma dos hemipênis de lagartos do gênero *Anolis*, utilizando morfometria geométrica, propuseram que evolução dos hemipênis se dá por uma combinação de fatores: seleção sexual que atua promovendo a variação e diversificação hemipeniana, enquanto que a pleiotropia tem um papel de seleção estabilizadora. Lagartos nos estágios iniciais do desenvolvimento ontogenético, apresentam um único bulbo que posteriormente dará origem a genitália e aos membros posteriores (De-Lima *et al.* 2019), confirmando a possibilidade da pleiotropia, agindo como seleção estabilizadora, estar atuando como fator na evolução dos hemipênis de lagarto. Em serpentes, o bulbo está presente, mas as patas não, sugerindo que a ausência de patas, nas serpentes, funcionaria como um relaxamento na seleção estabilizadora, permitindo um aparecimento de hemipênis mais variável, estando apenas sob influência da seleção sexual (Klaczko *et al.* 2017).

TROPIDURUS

A família Tropiduridae está amplamente distribuída na América do Sul, Caribe e Galápagos (Silva e Araujo, 2008), e apresenta cerca de 45 espécies distribuídas em sete gêneros: *Eurolophosaurus*, *Plica*, *Stenocercus*, *Strobilurus*, *Tropidurus*, *Uracentron* e *Uranoscodon* (Frost *et al.* 2001, Rodrigues, 1987; Frost, 1992; Cei, 1993)

O gênero *Tropidurus* apresenta cerca de 30 espécies, que ocorrem predominantemente em áreas abertas na América do Sul (Frost *et al.* 2001; Rodrigues, 1987; Vitt, 1993). A ampla distribuição geográfica e grande número de espécies, faz com que a sistemática do grupo seja complexa, e vem sendo revisitada em estudos recentes, baseados em dados morfológicos e moleculares (Carvalho, 2013, 2016).

As espécies do gênero foram divididas por Frost e colaboradores (2001) em quatro grupos distintos: grupo *T. bogerti*, grupo *T. semitaeniatus*, grupo *T. spinulosus* e grupo *T. torquatus*. Neste estudo os autores combinaram uma análise molecular (mtDNA) e caracteres morfológicos para construir uma filogenia abrangente.

O grupo *Tropidurus spinulosus* foi, inicialmente, proposto por Frost *et al.* (2001) e agrupava cinco espécies: *T. callathelys* Harvey e Gutberlet, 1998, *T. guarani* Alvarez *et al.*, 1994, *T. melanopleurus* Boulenger, 1902, *T. spinulosus* (Cope, 1862), e *T. xanthochilus* Harvey e Gutberlet, 1998. Em revisões recentes da sistemática dos

Tropidurus, Carvalho (2016) propõe a inclusão de mais três espécies ao grupo: *T. lagunablanca* Carvalho, 2016, *T. tarara* Carvalho, 2016 e *T. teyumirim* Carvalho, 2016. Finalmente, uma nova espécie para o grupo está em fase final de descrição, *T. sp nova* (Carvalho *et al.* In prep.). Assim, atualmente o grupo inclui o total de nove espécies nominais, com a relação filogenética ainda sendo estudada (Dr André Luiz de Carvalho, comunicação pessoal). Nesse estudo (ainda não publicado) deve ser proposto a criação de um novo gênero que vai abranger as espécies de *Tropidurus* do grupo *spinulosus*. Este novo gênero tem como grupo irmão o gênero *Plica*.

As espécies do grupo *Tropidurus spinulosus* (Figura 1) são caracterizadas por apresentar uma linha média-vertebral saliente, escamas formando uma crista dorsal que se estende desde a região pós-occipital até a região proximal, medial, ou porção distal da cauda (Carvalho, 2016). Apresentam tufo de espinhos ao lado do pescoço além de dobras cutâneas marcantes e bolsas de ácaros distribuídas em diferentes áreas do corpo como: antero-gular, pescoço antetemporal, dorsolateral, gular, entre outras. (Carvalho, 2016 e Frost *et al.*, 1989).

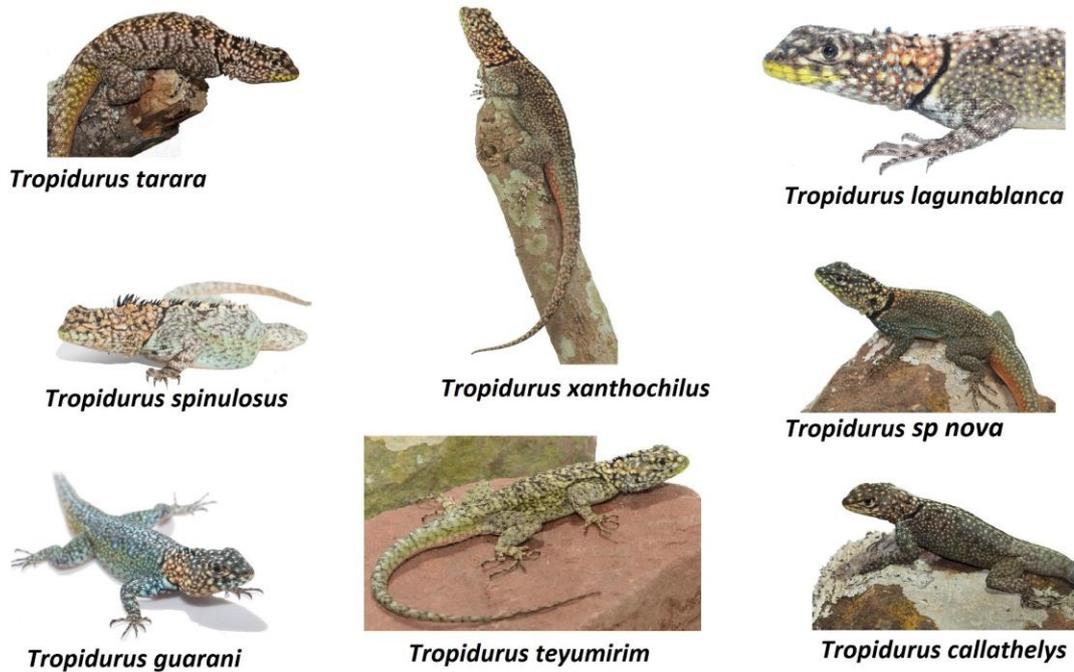


Figura 1. Espécies de *Tropidurus gr. spinulosus*. Fotos cedidas pelo Dr. André Luiz de Carvalho.

As espécies ocorrem nos ambientes abertos da região cisandina tropical e subtropical da América do Sul, estão distribuídas entre cinco países, incluindo áreas no norte da Argentina, leste da Bolívia, Brasil central, áreas ao leste e oeste do Paraguai e parte meridional do Peru (Carvalho, 2016) (Figura 2).

No último século, alguns estudos se debruçaram sobre a ecologia de espécies do gênero *Tropidurus*. Espécies do grupo *Tropidurus spinulosus* podem ser observadas ocupando diversos micro-habitats, como rochas graníticas (Martori & Aun, 1994) ou troncos de árvores (Vitt, 1991; Colli, et al., 1992) e, de forma geral, sua dieta é composta basicamente por insetos (Vitt, 1991; Colli et al., 1992;

Martello e Aun, 1994), no entanto Colli e colaboradores (1992) encontraram material vegetal em estômagos de *T. spinulosus*.

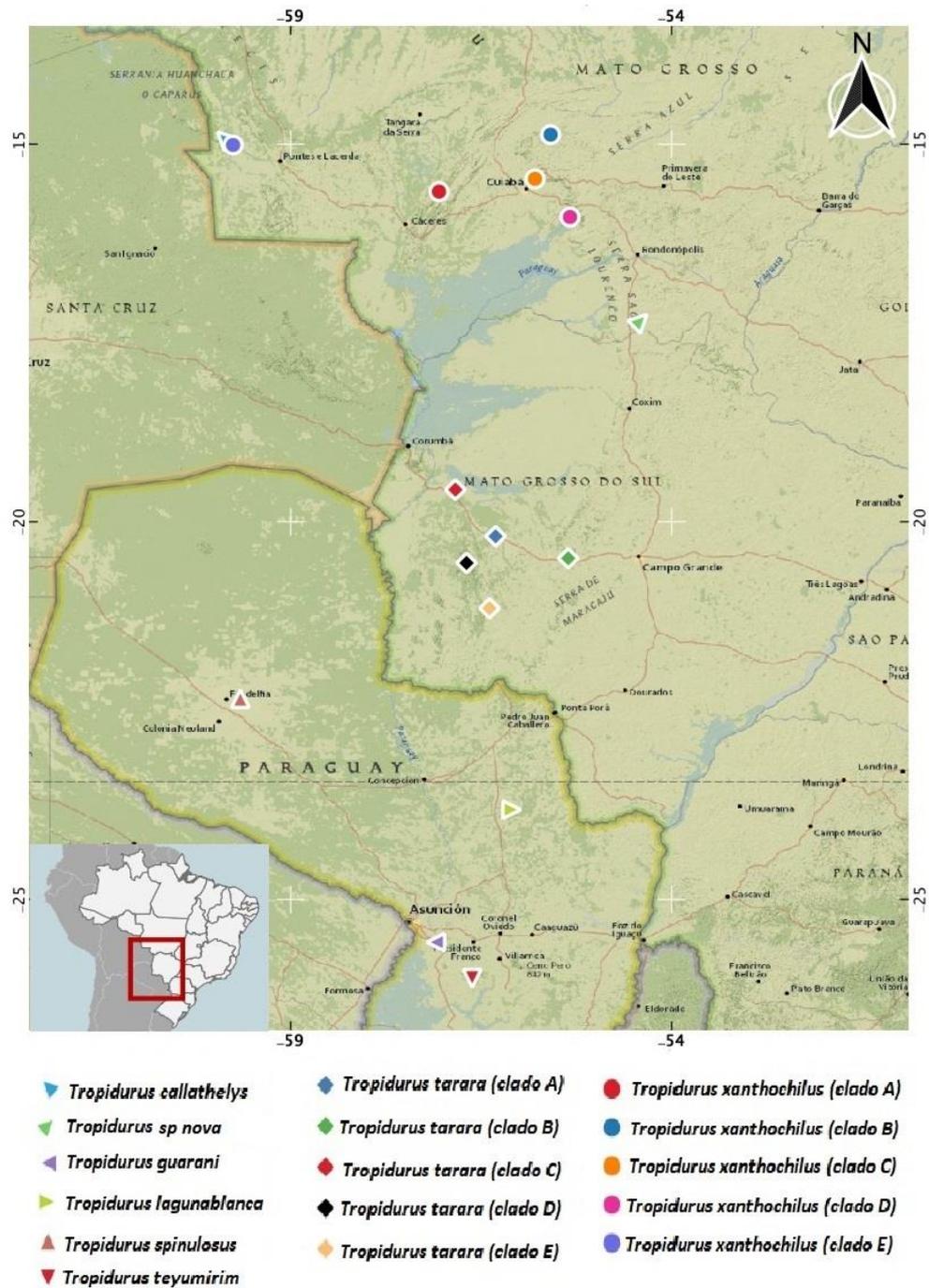


Figura 2 Mapa de localidade das espécies de *Tropicurus gr spinulosus* utilizadas no estudo.

O ESTUDO DA GENITÁLIA MASCULINA DE LAGARTOS DO GRUPO *TROPIDURUS SPINULOSUS*

O hemipênis pode ser particularmente útil na diferenciação de espécies estreitamente relacionadas onde a morfologia geral do corpo é altamente conservada (Keogh, 1999, Klaczko e Stuart, 2015). Foi utilizado para definir famílias dentro de Serpentes e mais recentemente em estudos de espécies de lagartos (Jadin e Parkhill, 2011).

O gênero *Tropidurus* é amplamente estudado nos diferentes campos da biologia: ecologia, genética, padrão dos espermatozoides, filogeografia, etc. Entretanto, pouco se sabe sobre a variação morfológica dos hemipênis. Frost e colaboradores (2001), que apresentam a análise de 93 caracteres morfológicos, apenas incluíra três associados a morfologia hemipeniana dos lagartos (a saber: presença e ausência de disco apical, tamanho do lobo e ornamentação na base dos lobos). Mais recentemente, De-Lima e colaboradores (2019) investigam o desenvolvimento hemipenial e examinam o padrão ontogenético e alométrico estático do hemipênis de *Tropidurus torquatus*. No entanto, além desses artigos, não há trabalhos descrevendo ou estudando a variação nos hemipênis no gênero.

Entre os lagartos do gênero *Tropidurus*, aqueles no grupo *Tropidurus spinulosus* são considerados com diversificação recente,

com espécies morfológicamente muito semelhantes e pouca variação genética (Dr. André Luiz de Carvalho, comunicação pessoal). Por esta razão, assumindo-se que esta hipótese esteja correta, este representa um grupo ideal para estudos de variação morfológica hemipeniana, já que se pode acessar o processo de especiação via análise filogenética para inferir as possíveis hipóteses que explicam a variação observada.

O estudo qualitativo e descritivo da variação dos hemipênis nas espécies grupo *spinulosus* pode auxiliar a diagnosticar espécies novas, que tal como conhecidas atualmente representam complexos de espécies crípticas. Bem como, auxiliar a definir os grupos interespecíficos que ainda mostram baixa sustentação na filogenia atual.

Adicionalmente, o estudo da relação alométrica de uma estrutura com o tamanho do corpo é reconhecido por dar indícios dos processos que geram a variação morfológica. De forma geral, estruturas que apresentam alometria positiva, isto é, são maiores do que o esperado pelo tamanho do corpo, estariam sob influência de seleção sexual. Nesse caso, o tamanho aumentado da estrutura seria utilizado como referência de bons genes pela fêmea (Eberhard *et al.* 1998). No entanto, Eberhard (2009) em um trabalho de revisão sobre o tamanho de estruturas genitais de artrópodos em relação ao tamanho corporal dos indivíduos, observou que grande parte das

estruturas genitais medidas (196 das 206) apresentaram alometria negativa, com machos pequenos apresentando estruturas genitais relativamente grandes e machos grandes com genitais relativamente pequenos. Baseado neste resultado, Eberhard postulou a teoria “*one size fit all*”, que o tamanho da genitália masculina se manteria constante na população, referente ao tamanho médio da genitália da fêmea, permitindo um melhor ajuste e estímulo copulatório.

Klaczko e colaboradores (2015), estudando a variação na morfologia hemipeniana de espécies do gênero *Anolis*, demonstraram que caracteres hemipenianos evoluem seis vezes mais rápido do que outros traços morfológicos não-genitais e, portanto, podem estar diretamente relacionados ao isolamento reprodutivo e ao processo de especiação. Desta forma, é de se hipotetizar, que as espécies do grupo *spinulosus* apresentem o hemipênis espécie-específico, passível de diagnosticar clados monofiléticos dentro do grupo.

Nas últimas décadas estudos tem se intensificado para entender os mecanismos presentes na evolução genital (Wojcieszek *et al.* 2012). Estudos investigando padrões dentro de espécies e entre populações permitem testar diretamente a importância relativa dos processos de seleção sexual e reconhecimento de espécies na evolução da genitália (por exemplo, Garnier *et al.* 2005; Song e Wenzel 2008; Polihronakis 2009; Sauer e Hausdorf 2009 Arnqvist 1997, 1998; Arnqvist *et al.* 1997; Sirot, 2003). Sendo possível lançar

luz sobre quais mecanismos seletivos conduzem a evolução genital determinando o modo de seleção entre populações divergentes de uma única espécie.

Estudo recente (Dr. André Luiz de Carvalho, comunicação pessoal) envolvendo o grupo *Tropidurus spinulosus* parece indicar que essas espécies tiveram sua diversificação recente, com espécies morfológicamente muito semelhantes e pouca variação genética (Dr. André Luiz de Carvalho, comunicação pessoal). Nesse sentido, este parece ser um grupo ideal para se estudar os mecanismos que conduzem a evolução do hemipênis durante o processo de especiação, e as possíveis hipóteses que explicam a variação observada.

Finalmente, a análise dos hemipenes deste grupo, pode auxiliar na escolha das melhores hipóteses sobre as forças que geram variação na genitália, separando entre os três diferentes modelos (chave fechadura, seleção sexual e pleiotropia associada a seleção sexual).

OBJETIVOS

O objetivo geral deste trabalho é descrever e quantificar variação na morfologia dos hemipênis das espécies do grupo *Tropidurus spinulosus*. Levantar e codificar caracteres morfológicos que possam diagnosticar as espécies do grupo, e mapeá-los na

hipótese filogenética molecular do grupo. E assim, gerar dados que auxiliem na discussão sobre as forças evolutivas que geram e mantêm a diversidade de genitália masculina em lagartos.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1) Descrever a morfologia da genitália masculina das espécies de *Tropidurus* grupo *spinulosus*;
- 2) Levantar caracteres hemipenianos com o objetivo de diagnosticar as espécies descritas para o grupo;
- 3) Mapear os caracteres hemipenianos na filogenia molecular do grupo e assim compreender a evolução destes caracteres.
- 4) Descrever a morfologia hemipeniana quantitativamente, através de medidas lineares;
- 5) Descrever o padrão de alometria evolutiva dos hemipênis de *Tropidurus* gr *spinulosus*;
- 6) Comparar as a taxa de diversificação morfológica com a diversificação genética das espécies.

METODOLOGIA

MATERIAL DE ESTUDO

Foram extraídos, preparados e analisados os hemipênis de 95 espécimes abrangendo oito das nove espécies descritas para o grupo *Tropidurus spinulosus* (Tabela 1). A espécie *Plica plica* (dois espécimes) foi analisada como grupo externo, por ser um dos representantes mais próximos ao grupo, e aquele que tivemos acesso, segundo a proposta filogenética molecular (Figura 3).

Tabela 1: Lista das espécies do grupo *Tropidurus spinulosus*, com sua distribuição.

Espécie	Autor	Distribuição
<i>Tropidurus callathelys</i>	Harvey e Gutberlet, 1998	Bolivia, Brasil
<i>Tropidurus sp nova</i>	Carvalho In prep.	Brasil
<i>Tropidurus guarani</i>	Alvarez <i>et al.</i> , 1994	Brasil, Paraguai
<i>Tropidurus lagunablanca</i>	Carvalho, 2016	Paraguai
<i>Tropidurus spinulosus</i>	(Cope, 1862)	Argentina, Bolivia, Paraguai
<i>Tropidurus tarara</i>	Carvalho, 2016	Paraguai
<i>Tropidurus teyumirim</i>	Carvalho, 2016	Paraguai
<i>Tropidurus xanthochilus</i>	Harvey e Gutberlet, 1998	Bolivia

Os espécimes analisados foram obtidos através de empréstimos de coleções herpetológicas nacionais e estrangeiras, a saber (acrônimos entre parênteses): Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, SP (**MZUSP**); Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay (**MNHNP**), Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Mato Grosso (**UFMT**). A lista completa do

material analisado, com as respectivas localidades de coleta dos espécimes, e números de coleção, encontra-se na Apêndice I.

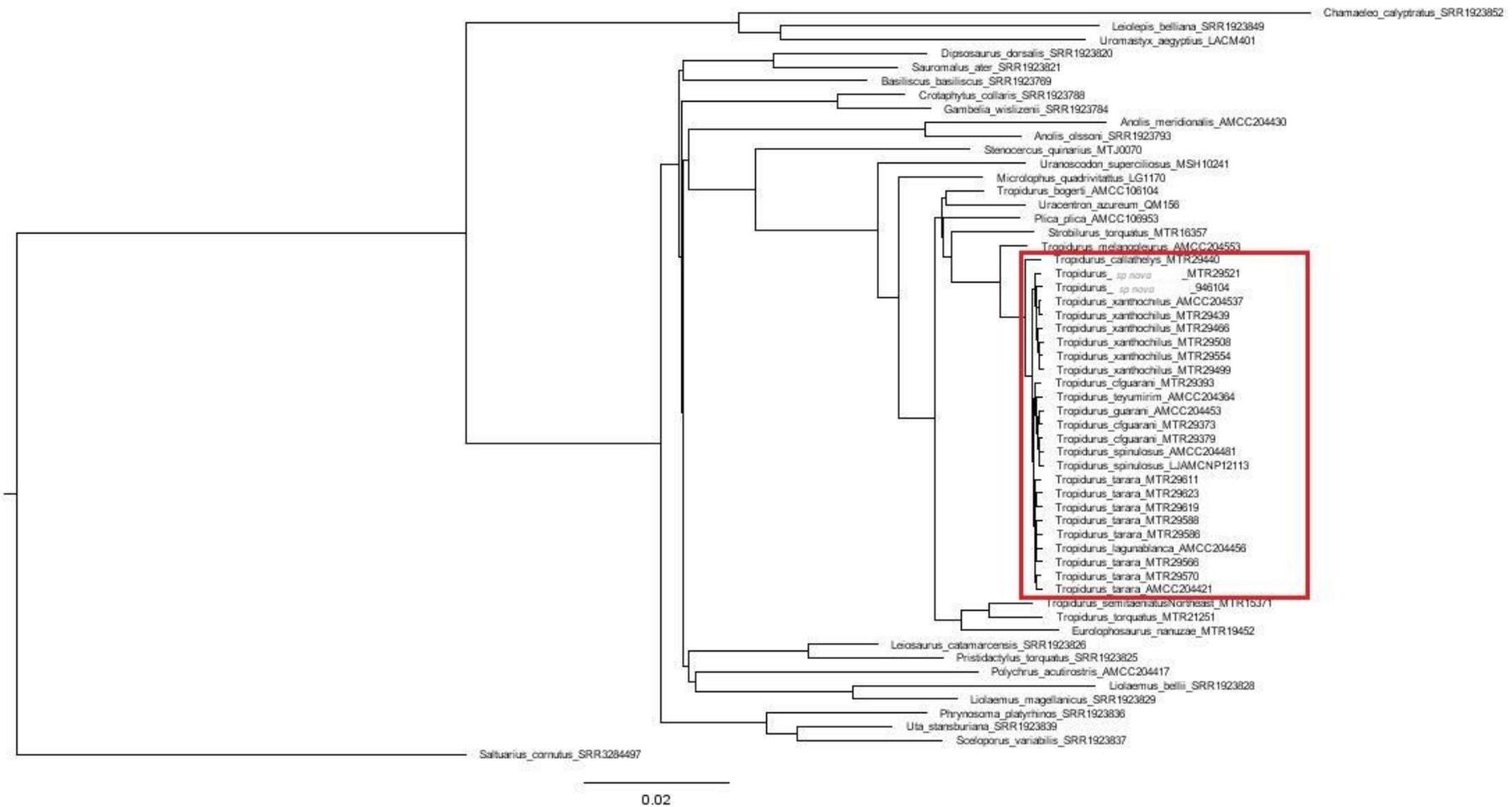


Figura 3 Filogenia atual (não publicada) cedida pelo Dr. André Luiz de Carvalho. Destacado em vermelho o grupo *Tropidurus spinulosus*

PREPARO DOS HEMIPÊNIS E DESCRIÇÃO

Os hemipênis de *Tropidurus* são diminutos e ornamentados por pequenas e delicadas estruturas (cálices e espículas) (Frost *et al.*, 2001). Desta forma, seu preparo foi feito com a máxima cautela afim de não alterar, romper ou danificar a estrutura do órgão. Os hemipênis foram preparados usando o método descrito por Zaher e Prudente (2003). Um dos dois hemipênis foi retirado do espécime, e submerso em uma solução de KOH 2% durante 10 a 30 minutos, ou até tornar-se flexível e translúcido; depois lavado em água para se retirar o excesso do produto. O órgão foi evertido manualmente, com auxílio de uma pinça. Uma vez evertido, o órgão foi preenchido com vaselina colorida para permitir a melhor visualização das estruturas de ornamentação.

Todos os hemipênis foram fotografados com câmera digital Cânon 40D objetiva de 100mm, acoplada a um estéreo-microscópio Nikon C-LEDS. Todas as imagens foram editadas com o auxílio do software GIMP.

A terminologia utilizada para descrever as estruturas hemipenianas seguiu o empregado por Dowling e Savage (1960), Zaher (1999), Myers e Donnelly (2001), Myers *et al.* (2009), Nunes *et al* (2012) e Dangionella *et al.* 2016

LEVATAMENTO DE CARACTERES MORFOLÓGICOS DOS HEMIPÊNIS

Foram descritos caracteres da morfologia hemipeniana com objetivo de descrever a variação observada e levantar caracteres que auxiliem na classificação e taxonomia do grupo *Tropidurus spinulosus*. Os caracteres levantados foram codificados como caracteres discretos, e a matriz elaborada no programa Mesquite (Maddison e Maddison, 2018).

Para visualizar a história evolutiva dos caracteres obtidos nós plotamos na árvore filogenética molecular do grupo a evolução dos caracteres, utilizando o método de parcimônia, no programa Mesquite (Maddison e Maddison, 2018). A árvore é resultado da análise filogenética de marcadores moleculares sendo quatro mitocondrial (12S, 16S, CO1, Cytb) e seis loci nucleares (BACH1, kif24, NTF3, PRLR, PTPN, SNCAIP) (Dr. André Luiz de Carvalho comunicação pessoal).

MEDIDAS

Foram tiradas medidas do corpo dos lagartos com o auxílio de paquímetro digital e dos hemipênis a partir das imagens no programa ImageJ. As medidas obtidas foram:

Hemipênis:

Comprimento (compTronco) e de largura (largTronco) do tronco do hemipênis, comprimento do Lobo (compLobo) e comprimento do hemipênis, medido pela soma de compTronco+compLobo (hemiTotal) (Figura 4).

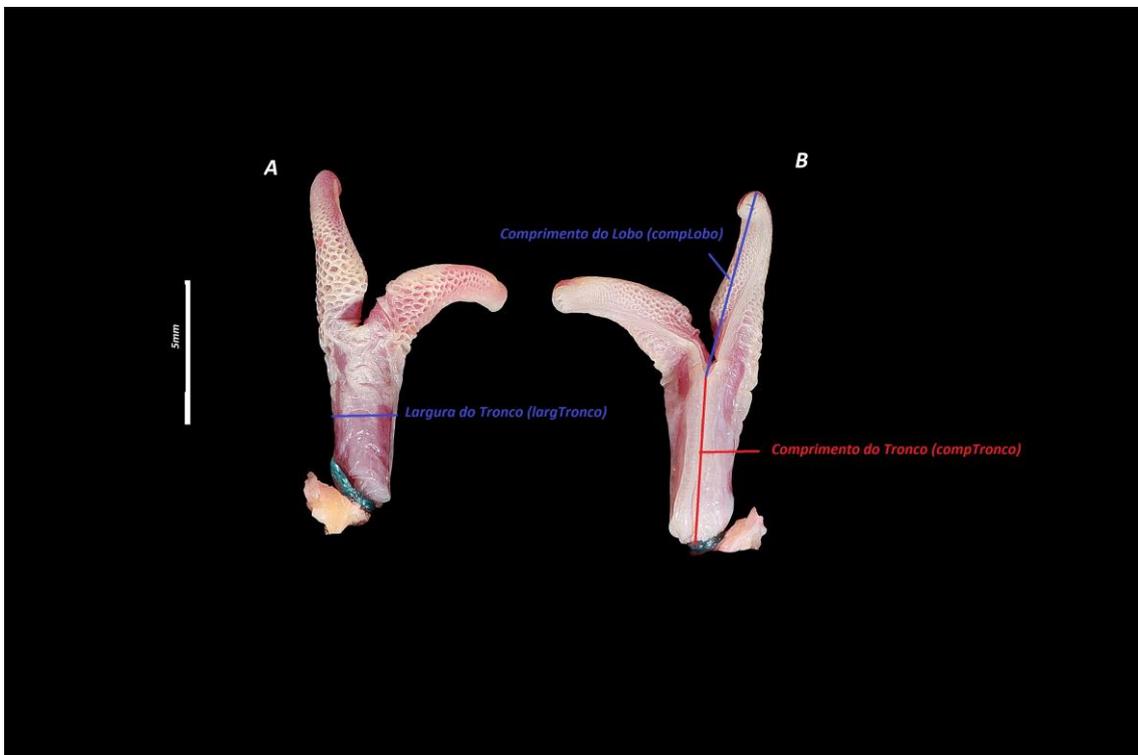


Figura 4. Medidas retiradas dos hemipênis com o auxílio do programa ImageJ. *Tropidurus sp nova* (UFMT 2648). A: Face assulcada. B: Face sulcada.

Corpo do Lagarto:

Comprimento rostro-cloacal (CRC), tamanho da cabeça (compCabeca), comprimento do fêmur (compCoxa) e comprimento da pata traseira (compPe) (Figura 5).

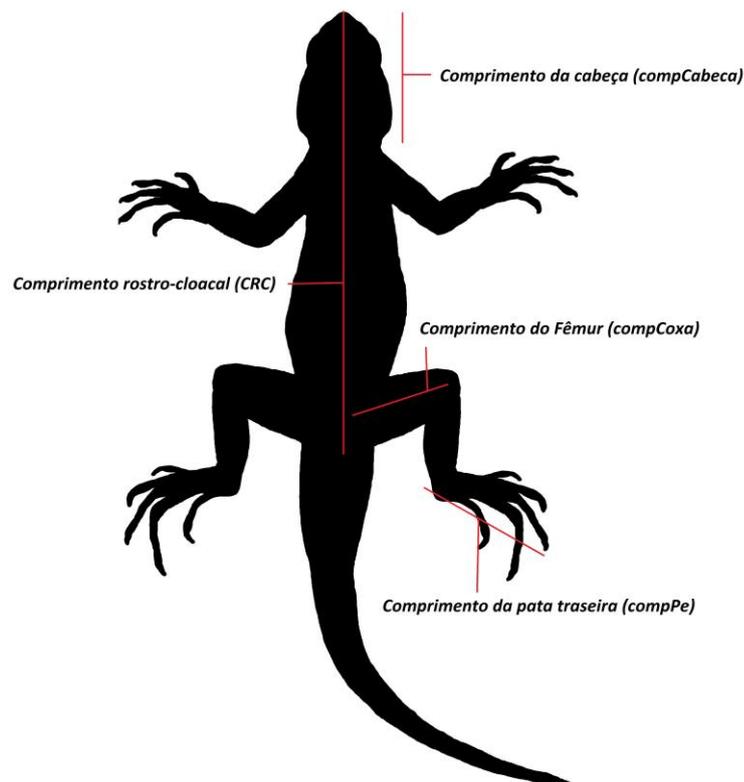


Figura 5 Medidas retiradas dos lagartos com o auxílio de paquímetro.

DISTÂNCIA GENÉTICA

A partir da árvore gentilmente cedida pelo Dr. André Luiz de Carvalho (não publicado), calculamos a distância patrística entre

cada um dos táxons analisados (Tabela 2) utilizando o pacote *ape* no programa R (Revell, 2010).

Tabela 2: distância genética dos Táxons

	<i>Tropidurus callathelys</i>	<i>Tropidurus sp nova</i>	<i>Tropidurus xanthochilus E</i>	<i>Tropidurus xanthochilus A</i>	<i>Tropidurus xanthochilus B</i>	<i>Tropidurus xanthochilus C</i>	<i>Tropidurus xanthochilus D</i>	<i>Tropidurus teyumirim</i>	<i>Tropidurus guarani</i>	<i>Tropidurus spinulosus</i>	<i>Tropidurus tarara A</i>	<i>Tropidurus tarara B</i>	<i>Tropidurus tarara C</i>	<i>Tropidurus tarara D</i>	<i>Tropidurus tarara E</i>	<i>Tropidurus lagunablanca</i>
<i>Tropidurus callathelys</i>	0	0,004093	0,004195	0,004231	0,004373	0,004247	0,004357	0,004311	0,004285	0,0044	0,004125	0,004215	0,004162	0,004213	0,004283	0,004202
<i>Tropidurus sp nova</i>	0,004093	0	0,001906	0,001942	0,002084	0,001958	0,002068	0,002768	0,002742	0,002857	0,002582	0,002672	0,002619	0,00267	0,00274	0,002659
<i>Tropidurus xanthochilus E</i>	0,004195	0,001906	0	0,001316	0,001458	0,001332	0,001442	0,00287	0,002844	0,002959	0,002684	0,002774	0,002721	0,002772	0,002842	0,002761
<i>Tropidurus xanthochilus A</i>	0,004231	0,001942	0,001316	0	0,001272	0,001146	0,001256	0,002906	0,00288	0,002995	0,00272	0,00281	0,002757	0,002808	0,002878	0,002797
<i>Tropidurus xanthochilus B</i>	0,004373	0,002084	0,001458	0,001272	0	0,000956	0,001066	0,003048	0,003022	0,003137	0,002862	0,002952	0,002899	0,00295	0,00302	0,002939
<i>Tropidurus xanthochilus C</i>	0,004247	0,001958	0,001332	0,001146	0,000956	0	0,00074	0,002922	0,002896	0,003011	0,002736	0,002826	0,002773	0,002824	0,002894	0,002813
<i>Tropidurus xanthochilus D</i>	0,004357	0,002068	0,001442	0,001256	0,001066	0,00074	0	0,003032	0,003006	0,003121	0,002846	0,002936	0,002883	0,002934	0,003004	0,002923
<i>Tropidurus teyumirim</i>	0,004311	0,002768	0,00287	0,002906	0,003048	0,002922	0,003032	0	0,001696	0,001811	0,002352	0,002442	0,002389	0,00244	0,00251	0,002429
<i>Tropidurus guarani</i>	0,004285	0,002742	0,002844	0,00288	0,003022	0,002896	0,003006	0,001696	0	0,001479	0,002326	0,002416	0,002363	0,002414	0,002484	0,002403
<i>Tropidurus spinulosus</i>	0,0044	0,002857	0,002959	0,002995	0,003137	0,003011	0,003121	0,001811	0,001479	0	0,002441	0,002531	0,002478	0,002529	0,002599	0,002518
<i>Tropidurus tarara A</i>	0,004125	0,002582	0,002684	0,00272	0,002862	0,002736	0,002846	0,002352	0,002326	0,002441	0	0,001676	0,001623	0,001804	0,001874	0,001793
<i>Tropidurus tarara B</i>	0,004215	0,002672	0,002774	0,00281	0,002952	0,002826	0,002936	0,002442	0,002416	0,002531	0,001676	0	0,001529	0,001894	0,001964	0,001883
<i>Tropidurus tarara C</i>	0,004162	0,002619	0,002721	0,002757	0,002899	0,002773	0,002883	0,002389	0,002363	0,002478	0,001623	0,001529	0	0,001841	0,001911	0,00183
<i>Tropidurus tarara D</i>	0,004213	0,00267	0,002772	0,002808	0,00295	0,002824	0,002934	0,00244	0,002414	0,002529	0,001804	0,001894	0,001841	0	0,00141	0,001617
<i>Tropidurus tarara E</i>	0,004283	0,00274	0,002842	0,002878	0,00302	0,002894	0,003004	0,00251	0,002484	0,002599	0,001874	0,001964	0,001911	0,00141	0	0,001687
<i>Tropidurus lagunablanca</i>	0,004202	0,002659	0,002761	0,002797	0,002939	0,002813	0,002923	0,002429	0,002403	0,002518	0,001793	0,001883	0,00183	0,001617	0,001687	0

ANÁLISES ESTATÍSTICAS

As medidas genitais e não genitais foram Log transformadas para as análises. Uma regressão exploratória foi feita entre as medidas e o tamanho do corpo (CRC) utilizando todos os indivíduos analisados (Apêndice II).

Posteriormente foi feita a média das medidas por população. A relação entre as medidas genitais e não genitais e o tamanho do corpo foi verificada por meio de uma análise de regressão (Tabela 3).

Os resíduos obtidos da análise de regressão foram utilizados para calcular a distância de Mahalanobis entre as espécies (Tabela 4). Esta análise é baseada nas correlações entre variáveis onde padrões podem ser identificados e analisados, basicamente ela calcula a distância entre o valor apresentado e a média de todos os valores.

Analisamos o sinal filogenético das medidas obtidas utilizando a árvore de filogenia molecular dos clados gentilmente cedida pelo Dr. André Luiz de Carvalho. Calculamos o sinal filogenético da morfologia dos hemipênis utilizando a estatística K de Blomberg *et al.*, (2003), no pacote Phytools, no programa R (Revell, 2010). A estatística K pode indicar pouco sinal filogenético ($K \ll 1$), sinal filogenético ($K \approx 1$), ou sinal maior do que esperado pelo movimento Browniano ($K \gg 1$). Para testar se os dados estão ou não estruturados na filogenia (K

> 0), nós permutamos a ordem das espécies em 1000 árvores e recalculamos os valores de K; com isso obtivemos uma distribuição para K com a qual calculamos sua significância.

Finalmente, afim de verificar a possível correlação entre as medidas lineares e não lineares fizemos uma OLS entre os resíduos das medidas genitais versus o resíduo das medidas de perna e pé. As análises foram feitas no programa JMP (free trial) e no programa R.

Tabela 3. Médias das medidas por população

ID	Média de LOG CRC	Média de LOG larguraTronco	Média de LOG compTronco	Média de LOG complobo	Média de LOG compCabeca	Média de LOG compCoxa	Média de LOG comPe	Média de LOG HemiTotal
<i>T callathelys</i>	1.903154015	0.259012533	0.432790553	0.670916259	1.356850401	1.246917452	1.361145358	0.894869657
<i>T sp nova</i>	1.968658974	0.240836177	0.591792841	0.672811658	1.420808682	1.315108745	1.442374585	0.940091704
<i>T guarani</i>	1.99257991	0.325126879	0.47047833	0.733480272	1.437233386	1.324797571	1.458231489	0.942917985
<i>T lagunablanca</i>	1.932066807	0.229839454	0.474279831	0.610707119	1.364535881	1.245200771	1.410121491	0.849892856
<i>T spinulosus</i>	1.979023717	0.320059417	0.609584872	0.779055628	1.416056906	1.283021388	1.450948293	1.011564473
<i>T tarara A</i>	1.993090851	0.340664368	0.59559696	0.770756109	1.428737413	1.31485825	1.468839376	1.018064824
<i>T tarara B</i>	2.007062997	0.354478832	0.485417508	0.790780385	1.457233532	1.331089818	1.478554816	1.013258665
<i>T tarara C</i>	2.103083169	0.440408495	0.670977713	0.88402826	1.539848165	1.463641587	1.540115183	1.071882007
<i>T tarara D</i>	1.952127565	0.334673744	0.584144708	0.760845905	1.402107272	1.291778678	1.43003325	1.008600172
<i>T tarara E</i>	1.90239324	0.196224028	0.518573982	0.682499637	1.354688103	1.242029075	1.394192047	0.916006512
<i>T teyumirim</i>	1.942623723	0.230673529	0.563998823	0.736534265	1.391120258	1.261284993	1.407536638	0.982723388
<i>T xanthochilus A</i>	1.991574001	0.135734929	0.403401912	0.758267687	1.442322701	1.305972429	1.473140141	0.917153753
<i>T xanthochilus B</i>	1.992613898	0.302281328	0.500231441	0.775435723	1.427226634	1.315186311	1.482409803	0.983626287
<i>T xantochilus C</i>	1.933385942	0.153694528	0.384555675	0.648770834	1.383544449	1.255808679	1.421763233	0.837496669
<i>T xantochilus D</i>	2.038563338	0.288053246	0.545750959	0.85468798	1.479925528	1.369109822	1.508305394	1.041424268
<i>T xantochilus E</i>	2.034628457	0.33243846	0.59439255	0.851258	1.463743721	1.344981414	1.493736802	1.04257512

Tabela 4: Distância de Mahalanobis para cada taxon

Espécies	largTronco	compTronco	compLobo	hempTotal	compCabeca	compCoxa	compPe
<i>Tropidurus_callathelys</i>	0.063674026	-0.01739241	0.021919338	0.012827379	0.009949827	0.034638929	-0.025564472
<i>Tropidurus_sp nova</i>	-0.029255981	0.072521947	-0.062616466	-0.016710368	0.00720652	0.018092626	-0.000051824
<i>Tropidurus_guarani</i>	0.027736371	-0.074021921	-0.033510581	-0.04118468	-0.000726694	-0.00316281	-0.00454136
<i>Tropidurus_lagunablanca</i>	0.001505937	-0.006397388	-0.076439088	-0.065147143	-0.011805657	-0.004479508	-0.001180704
<i>Tropidurus_spinulosus</i>	0.038139111	0.079382307	0.029951635	0.042933281	-0.008099339	-0.027402623	-0.00029406
<i>Tropidurus_tarara_A</i>	0.042690779	0.050557821	0.003091089	0.03337903	-0.009742941	-0.013763088	0.005631936
<i>Tropidurus_tarara_B</i>	0.04056036	-0.074358021	0.004679671	0.012626677	0.004525792	-0.015605969	0.003463082
<i>Tropidurus_tarara_C</i>	0.016912694	0.009929927	-0.028767274	-0.038336314	-0.01063382	-0.007266453	-0.016648468
<i>Tropidurus_tarara_D</i>	0.083447077	0.082309453	0.047230321	0.070665141	0.005338511	0.016147686	0.001667968
<i>Tropidurus_tarara_E</i>	0.00175371	0.069193406	0.034506529	0.034832495	0.008562201	0.030734695	0.00812931
<i>Tropidurus_teyumirim</i>	-0.009707442	0.072187249	0.035458625	0.055634944	0.004028953	-0.002051774	-0.012744957
<i>Tropidurus_xanthochilus_A</i>	-0.160507645	-0.140037409	-0.007395909	-0.065800884	0.005386906	-0.020686703	0.011222888
<i>Tropidurus_xanthochilus_B</i>	0.004852033	-0.044304657	0.008400024	-0.000515168	-0.010768054	-0.012818037	0.019608045
<i>Tropidurus_xanthochilus_C</i>	-0.076144373	-0.097512833	-0.040115919	-0.079048838	0.005859678	0.004421959	0.009339021
<i>Tropidurus_xanthochilus_D</i>	-0.061813123	-0.047247908	0.027023812	0.00484143	-0.004857993	-0.018334989	0.006420402
<i>Tropidurus_xanthochilus_E</i>	-0.012937459	0.005543793	0.028785752	0.010483981	-0.017033038	-0.037373212	-0.004801297

RESULTADOS

DESCRIÇÃO DOS HEMIPÊNIS

As espécies do grupo *Tropidurus spinulosus* apresentam hemipênis em formato de "T" ou "Y", bilobados, com sulco espermático em forma de "Y" bifurcando-se na base dos lobos e terminando distalmente no disco apical. A base hemipenial não apresenta ornamentos. O tronco pode apresentar, lateralmente, uma franja que se alarga na base dos lobos e é contínua com a ornamentação dos lobos. Os lobos são totalmente ornamentados com cálices, com exceção da região entre os lobos, que pode ser nua ou apresentar um pequeno acúmulo de tecido conjuntivo (crista). Os cálices são pronunciados na face assulcada e diminuem de tamanho distalmente, sendo bastante reduzidos perto da região apical. Disco apical pode ou não estar presente (Figura 6).



Figura 6 Caracteres hemipenianos (*Tropidurus sp. nova* UFMT2648)

O grupo externo, representado por dois espécimes de lagartos da espécie *Plica plica*, apresenta hemipênis em formato de “T” bilobados, com sulco espermático bifurcando-se na base dos lobos e terminando distalmente no disco apical. A base hemipenial é nua. O tronco, diferente do encontrado em espécies do grupo *Tropidurus spinulosus*, não apresenta, lateralmente, franja que se alarga na base dos lobos e é contínua com a ornamentação dos lobos. Os lobos são ornamentados com cálices, com exceção da base dos lobos, que, diferente do encontrado em espécies do grupo *Tropidurus spinulosus*, não apresenta ornamentação. A região entre os lobos apresenta um pequeno acúmulo de tecido conjuntivo (crista). Os cálices são pronunciados na face assulcada e diminuem de tamanho distalmente,

sendo bastante reduzidos perto da região apical. A espécie, diferente do encontrado no grupo *Tropidurus spinulosus*, não possui disco apical. (Figura 7)



Figura 7 Hemipênis da espécie *Plica plica* (UFMT-R212). **A**: Face assulcada. **B**: Face sulcada.

Tropidurus callathelys

Tropidurus callathelys apresenta o hemipênis em formato de “T”, bilobado. O sulco espermático surge proximalmente, bifurcando-se ao nível dos lobos e terminando distalmente no disco apical. A base hemipenial é nua e ligeiramente espessa. Ambas as faces sulcadas e assulcadas do tronco são nuas, embora marcadas lateralmente pela presença de uma franja que se alarga na base dos lobos e é contínua com a ornamentação dos lobos. Os lobos são totalmente ornamentados com cálices, com exceção da região sulcada e da base onde se separam (região assulcada). Os cálices que recobrem o lobo são rasos e discretos na superfície da região assulcada, diminuem de tamanho distalmente, sendo bastante reduzidos perto da região apical. Apresenta disco apical ornamentado com papilas (Figura 8).



Figura 8 Hemipênis da espécie *Tropidurus callathelys* (MZUSP 106303). **A**: Face assulcada. **B**: Face sulcada.

Tropidurus sp nova

Tropidurus sp nova apresenta o hemipênis em formato de "Y", bilobado. O sulco espermático surge proximalmente, bifurcando-se ao nível dos lobos e terminando distalmente no disco apical. A base hemipenial é nua e ligeiramente espessa. Ambas as faces sulcadas e assulcadas do tronco são nuas, embora marcadas lateralmente pela presença de uma franja que se alarga na base dos lobos e é contínuo com a ornamentação dos lobos. Os lobos são totalmente ornamentados com cálices, com exceção da região sulcada e da base onde se separam (região assulcada), que apresenta uma pequena crista no ponto exato onde os lobos se separam. Os cálices são pronunciados na superfície da região assulcada e diminuem de tamanho distalmente, sendo bastante reduzidos perto da região apical. Apresenta disco apical ornamentado com papilas (Figura 9).



Figura 9 Hemipênis da espécie *Tropidurus sp nova* (UFMT 2648). **A**: Face assulcada. **B**: Face sulcada.

Tropidurus guarani

Tropidurus guarani apresentam hemipênis em formato de “Y”, bilobados. O sulco espermático surge proximalmente, bifurcando-se ao nível dos lobos e terminando distalmente no disco apical. A base hemipenial é ligeiramente espessa e possui cálices pouco pronunciados na face assulcada. Ambas as faces sulcadas e assulcadas do tronco são nuas, podendo ser marcadas lateralmente pela presença de uma franja que se alarga na base dos lobos e é contínuo com a ornamentação dos lobos. Os lobos são totalmente ornamentados com cálices, com exceção da região sulcada e da base onde se separam (região assulcada). Esses cálices são rasos e discretos na superfície da região assulcada e diminuem de tamanho distalmente, sendo bastante reduzidos perto da região apical. Apresenta disco apical com ornamentos (papilas). (Figura 10)



Figura 10 Hemipênis da espécie *Tropidurus guarani* (MZUSP 106251). **A**: Face assulcada. **B**: Face sulcada.

Tropidurus lagunablanca

Tropidurus lagunablanca apresentam hemipênis em formato de “Y”, bilobados. O sulco espermático surge proximalmente, bifurcando-se ao nível dos lobos e terminando distalmente no disco apical. A base hemipenial é nua e ligeiramente espessa. Ambas as faces sulcadas e assulcadas do tronco são nuas, embora marcadas lateralmente pela presença de uma franja que se alarga na base dos lobos e é contínuo com a ornamentação dos lobos. Os lobos são totalmente ornamentados com cálices, com exceção da região sulcada e da base onde se separam (região assulcada), que apresenta uma pequena crista no ponto exato onde os lobos se separam. Esses cálices são profundamente pronunciados na superfície da região assulcada e diminuem de tamanho distalmente, sendo bastante reduzidos perto da região apical. Apresenta disco apical ornamentado com papilas (Figura 11).



Figura 11. Hemipênis da espécie *Tropidurus lagunablanca* (MNHN 11463). **A**: Face assulcada. **B**: Face sulcada.

Tropidurus spinulosus

Tropidurus spinulosus apresentam hemipênis em formato de “T”, bilobados. O sulco espermático surge proximalmente, bifurcando-se ao nível dos lobos e terminando distalmente no disco apical. A base hemipenial é nua e ligeiramente espessa. Ambas as faces sulcadas e assulcadas do tronco são nuas, não apresentam franjas laterais como visto em outras espécies do grupo. Os lobos são totalmente ornamentados com cálices, com exceção da região sulcada e da base onde se separam (região assulcada), não apresenta crista no ponto exato onde os lóbulos se separam. Esses cálices são profundamente pronunciados na superfície da região assulcada e diminuem de tamanho distalmente, sendo bastante reduzidos perto da região apical. Apresenta disco apical ornamentado com papilas. (Figura 12)



Figura 12. Hemipênis da espécie *Tropidurus spinulosus* (MNHNP 11761). **A**: Face assulcada. **B**: Face sulcada.

Tropidurus tarara

Tropidurus tarara apresenta o hemipênis em formato de “T” ou “Y”, bilobado. O sulco espermático surge proximalmente, bifurcando-se ao nível dos lobos e terminando distalmente no disco apical. A base hemipenial é nua e ligeiramente espessa. Ambas as faces sulcadas e assulcadas do tronco são nuas, sendo marcadas lateralmente pela presença de uma franja que se alarga na base dos lobos e é contínuo com a ornamentação dos lobos. Os lobos são totalmente ornamentados com cálices, com exceção da região sulcada e da base onde se separam (região assulcada), onde pode apresentar crista no ponto exato onde os lobos se separam ou ser completamente nua. Esses cálices podem ser rasos e discretos ou profundamente pronunciados na superfície da região assulcada e diminuem de tamanho distalmente, sendo bastante reduzidos perto da região apical. Pode apresentar disco apical com ornamentos, alguns indivíduos não apresentaram disco apical. (Figura 13)

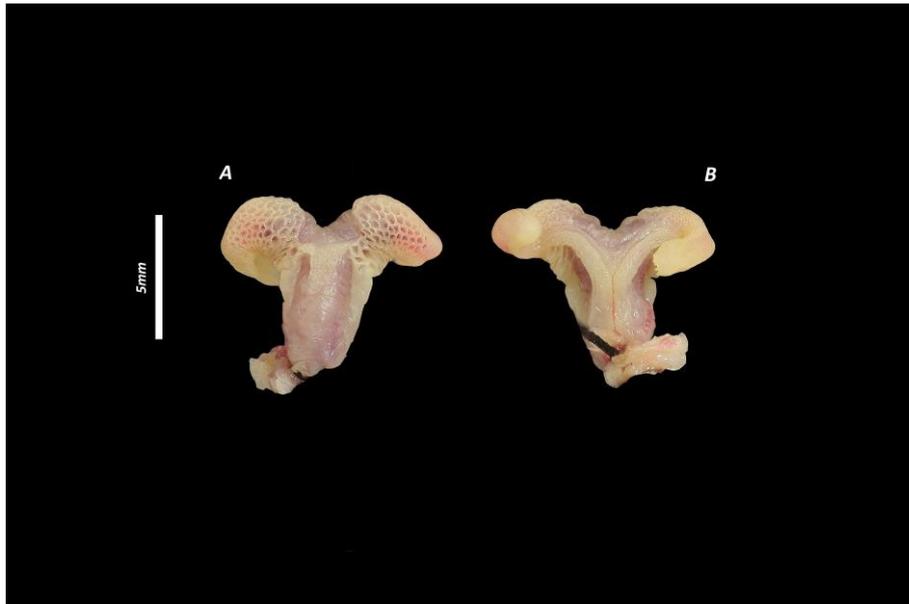


Figura 13. Hemipênis da espécie *Tropidurus tarara* (MNHNP 11290). **A**: Face assulcada. **B**: Face sulcada.

Tropidurus teyumirim

Tropidurus teyumirim apresentam hemipênis em formato de “Y”, bilobados. O sulco espermático surge proximalmente, bifurcando-se ao nível dos lobos e terminando distalmente no disco apical. A base hemipenial é nua e ligeiramente espessa. Ambas as faces sulcadas e assulcadas do tronco são nuas, embora marcadas lateralmente pela presença de uma franja que se alarga na base dos lóbulos e é contínuo com a ornamentação dos lobos. Os lobos são totalmente ornamentados com cálices, com exceção da região sulcada e da base onde se separam (região assulcada) que apresenta uma pequena crista no ponto exato onde os lobos se separam. Esses cálices são rasos e discretos na superfície da região assulcada e diminuem de tamanho distalmente, sendo bastante reduzidos perto da região apical. Não apresenta disco apical (Figura 14).



Figura 14. Hemipênis da espécie *Tropidurus teyuirim* (MNHNP 12045). **A**: Face assulcada. **B**: Face sulcada.

Tropidurus xanthochilus

Tropidurus xanthochilus apresentam hemipênis em formato de “T” ou “Y”, bilobados. O sulco espermático surge proximalmente, bifurcando-se ao nível dos lobos e terminando distalmente no disco apical. A base hemipenial é nua e ligeiramente espessa. Ambas as faces sulcadas e assulcadas do tronco são nuas, embora marcadas lateralmente pela presença de uma franja que se alarga na base dos lobos e é contínuo com a ornamentação dos lobos. Os lobos são totalmente ornamentados com cálices, com exceção da região sulcada e da base onde se separam (região assulcada), onde pode apresentar crista no ponto exato onde os lobos se separam ou ser completamente nua. Esses cálices podem ser rasos e discretos ou profundamente pronunciados na superfície da região assulcada e diminuem de tamanho distalmente, sendo bastante reduzidos perto da região apical. Pode ou não apresentar disco apical ornamentado com papilas (Figura 15).

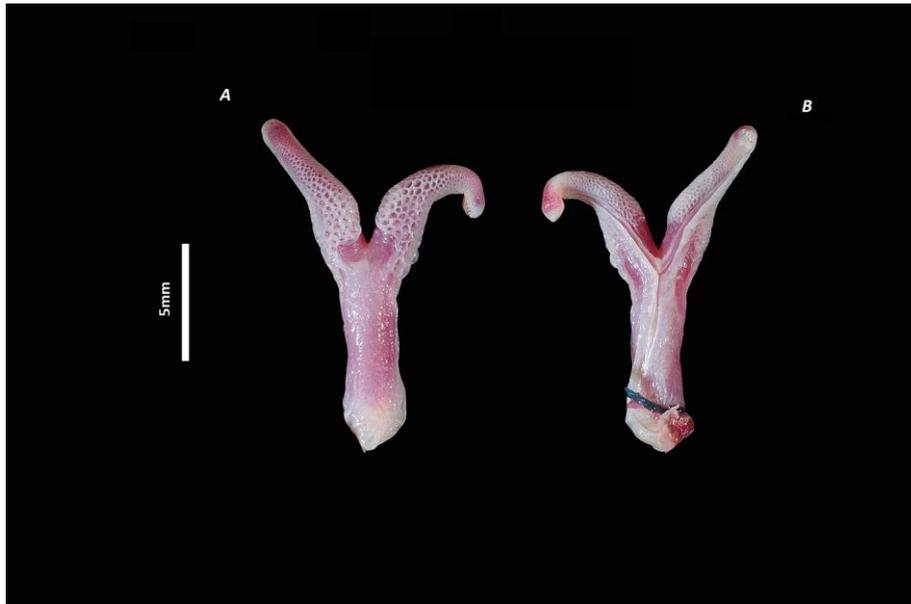


Figura 15. Hemipênis da espécie *Tropidurus xantochilus* (UFMT 408). **A**: Face assulcada. **B**: Face sulcada.

CARACTERES HEMIPENIANOS

Com base nos estudos morfológicos foram propostos seis caracteres dos hemipênis (Figura 16), sendo dois presentes na região do tronco (face assulcada), três nos lobos e relacionado a forma geral do órgão (Tabela 5).

Tabela 5 Caracteres encontrados para o grupo *Tropidurus spinulosus* e grupo externo (*Plica plica*)

Caráter	Franja	Crista	Cálice	Disco apical	Ornamentos base lobo	Formato Hemipênis
<i>Plica plica</i>	Ausente	Discreta	Robusto	Ausente	Ausente	T
<i>Tropidurus callathelys</i>	Presente	Ausente	Discreto	Presente	Presente	T
<i>Tropidurus sp nova</i>	Presente	Robusta	Robusto	Presente	Presente	Y
<i>Tropidurus guarani</i>	Presente	Ausente	Discreto	Presente	Presente	Y
<i>Tropidurus lagunablanca</i>	Presente	Robusta	Robusto	Presente	Presente	Y
<i>Tropidurus spinulosus</i>	Ausente	Ausente	Robusto	Presente	Presente	T
<i>Tropidurus tarara - A</i>	Presente	Robusta	Robusto	Ausente	Presente	Y
<i>Tropidurus tarara - B</i>	Presente	Robusta	Robusto	Ausente	Presente	Y
<i>Tropidurus tarara - C</i>	Presente	Robusta	Robusto	Presente	Presente	Y
<i>Tropidurus tarara - D</i>	Presente	Ausente	Robusto	Presente	Presente	T
<i>Tropidurus tarara - E</i>	Presente	Ausente	Robusto	Presente	Presente	T
<i>Tropidurus teyumirim</i>	Presente	Discreta	Discreto	Ausente	Presente	Y
<i>Tropidurus xanthochilus - A</i>	Presente	Ausente	Robusto	Ausente	Presente	Y
<i>Tropidurus xanthochilus - B</i>	Presente	Robusta	Robusto	Presente	Presente	Y
<i>Tropidurus xanthochilus - C</i>	Presente	Robusta	Robusto	Ausente	Presente	Y
<i>Tropidurus xanthochilus - D</i>	Presente	Ausente	Robusto	Ausente	Presente	Y
<i>Tropidurus xanthochilus - E</i>	Presente	Ausente	Discreto	Ausente	Presente	T

Caráter 1- Franja: (0) ausente e (1) presente

Continuação das ornamentações dos cálices nos lobos, as franjas aparecem nas laterais dos troncos dos hemipênis. Estão presentes nas espécies *Tropidurus callathelys*, *T. guarani*, *T. sp nova*, *T. lagunablanca*, *T. tarara*, *T. teyumirim* e *T. xanthochilus* e ausentes nas espécies *T. spinulosus* e *Plica plica* (Grupo Externo).

Caráter 2- Crista: (0) ausente, (1) robusta e (2) discreta

Acumulo de tecido conjuntivo na face assulcada na região onde se dividem os lobos. Variando de "robusta" (nas espécies *Tropidurus sp nova* e *T. lagunablanca*) à "discreta" (nas espécies *T. guarani*, *T. teyumirim* e *Plica plica* – Grupo Externo). O caráter é ausente nas espécies *T. callathelys* e *T. spinulosus*. Nas espécies *T. tarara* e *T. xanthochilus* o caráter varia, podendo estar presente ou ausente.

Caráter 3- Cálices: (0) discretos e (1) robustos

Cálices ornamentando os lobos. Presente em todos os espécimes analisados. Podem ser protuberantes e profundos (robustos) (observado nas espécies *Tropidurus sp nova*, *T. lagunablanca*, *T. spinulosus* e *Plica plica* – Grupo Externo) ou discretos e rasos (observado nas espécies *T. callathelys*, *T. guarani*, *T. teyumirim*). Nas espécies *T. tarara* e *T. xanthochilus* o caráter varia, podendo aparecer em ambos os estados.

Caráter 4- Disco Apical: (0) ausente e (1) presente

O disco apical, quando presente, apresenta papilas na porção superior. Está presente nas espécies *Tropidurus callathelys*, *T. guarani*, *T. sp nova* e *T. spinulosus*, e ausente nas espécies *T. lagunablanca*, *T. teyumirim* e *Plica plica* (Grupo Externo). Nas

espécies *T. tarara* e *T. xanthochilus* o caráter varia, podendo estar presente ou ausente.

Caráter 5- Ornamentos na base do lobo: (0) ausente e (1) presente

A base do lobo pode ser nua, como na espécie *Plica plica* (Grupo Externo), ou ornamentada com cálices, como nas espécies *Tropidurus callathelys*, *T. sp nova*, *T. spinulosus*, *T. lagunablanca*, *T. teyumirim*, *T. tarara*, *T. xanthochilus* e *T. guarani*.

Caráter 6- Formato do hemipênis: (0) Y e (1) T

O hemipênis pode ter o formato de "T", como nas espécies *Plica plica* (Grupo Externo), *Tropidurus callathelys* e *T. spinulosus*, ou formato de "Y", como nas espécies *T. guarani*, *T. sp nova*, *T. lagunablanca* e *T. teyumirim*. Nas espécies *T. tarara* e *T. xanthochilus* os dois estados do caráter foram observados.

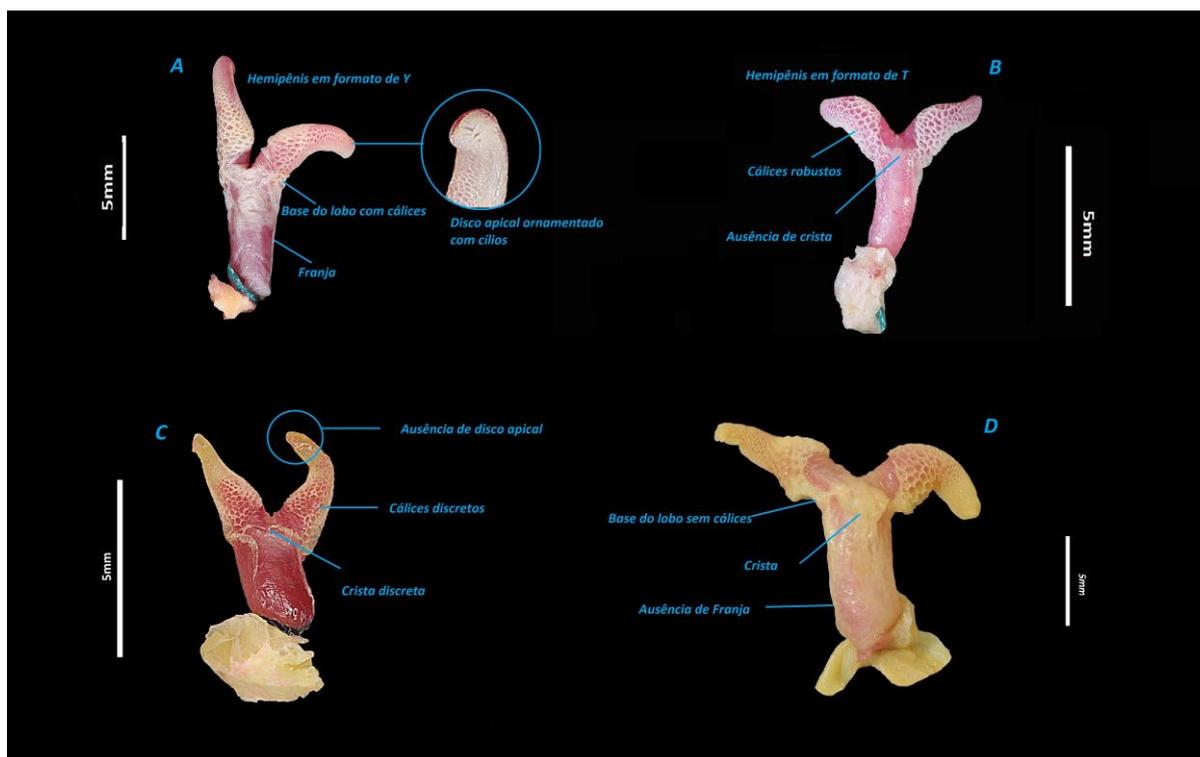


Figura 16. Caracteres hemipenianos utilizados para descrever a variação morfológica. **A**: *Tropidurus* sp. nova, face assulcada (UFMT2648) – no detalhe do disco apical face sulcada. **B**: *Tropidurus callathelys*, face assulcada (MZUSP 106303). **C**: *Tropidurus teyumirim*, face assulcada (MNHNP 12045). **D**: *Plica plica*, face assulcada (UFMT-R212).

Quando plotado na árvore filogenética (Figura 17 **A**), o caráter **franja**, que é encontrado nos clados (*Tropidurus callathelys*, *T. sp. nova*, *T. lagunablanca*, *T. teyumirim*, *T. xanthochilus* – clados A, B, C, D e E- e *T. tarara* – clados A, B, C, D e E) é sinapomórfico, com reversão dentro do clado para o grupo *Tropidurus spinulosus*. A única exceção é *T. spinulosus*, que não possui franja no tronco do hemipênis, o que parece indicar que essa estrutura surgiu nos grupos mais recentes dentro da irradiação do grupo *T. spinulosus*. Este caráter não está presente na espécie *Plica plica* (grupo externo).

Já o caráter **crista**, ao ser plotado na árvore filogenética (Figura 17 **B**), É homoplástico, sendo a condição ancestral para o clado ausente. Em seu estado "presente" define o grupo das espécies *T. tarara* (clados A, B e C). Já a ausência de **crista** define os grupos das espécies *T. tarara* (clados D e E) e o grupo monofilético contendo as espécies *T. guarani* e *T. spinulosus*. A espécie *Plica plica* (grupo externo) e *T. teyumirim* apresentam o caráter em estado secundário (discreto).

O caráter **cálice**, plotado na filogenia (Figura 17 **C**), em seu estado "Robusto" é plesiomórfico, presente no GE. O estado apomórfico "discreto" é homoplástico e não suporta grupos. Aparece "robusto" para grupo das espécies *T. tarara* (todos os clados) e *T. lagunablanca*. Também aparece "robusto" para o grupo com a espécie *T. xanthochilus* (Clados A, B, C e D). Aparece "ausente" para o grupo das espécies *T. guarani* e *T. teyumirim*.

O caráter **disco apical**, quando plotado na filogenia (Figura 17 **D**), em seu estado primário (presente) define o grupo das espécies *T. tarara* (clados D e E) e o grupo das espécies *T. guarani* e *T. spinulosus*. Quando ausente, define os grupos das espécies *T. xanthochilus* (exceto o clado B que apresenta disco apical com papilas).

O caráter **ornamento na base do lobo**, quando plotado na filogenia (Figura 17 **E**), em seu estado primário (presente) define o grupo *Tropidurus spin*

ulosus (e todos os seus clados), separando-o do Grupo Externo.

Por fim, o caráter **formato do hemipênis**, quando plotado na filogenia (Figura 17 **F**), em seu estado secundário ("Y") define o grupo das espécies *T. xanthochilus* (clados A, B, C e D) e o grupo das espécies *T. tarara* (clados A, B e C).

Dessa forma, observando como se apresentam na árvore filogenética, os caracteres **crista, cálice, disco apical e formato hemipênis**, não é possível determinar se esses caracteres podem representar sinapomorfia de um clado mais inclusivo, com diversas perdas secundárias dessa condição ou, alternativamente, se essas estruturas surgiram de forma independente dentro da irradiação do grupo *T. spinulosus*.

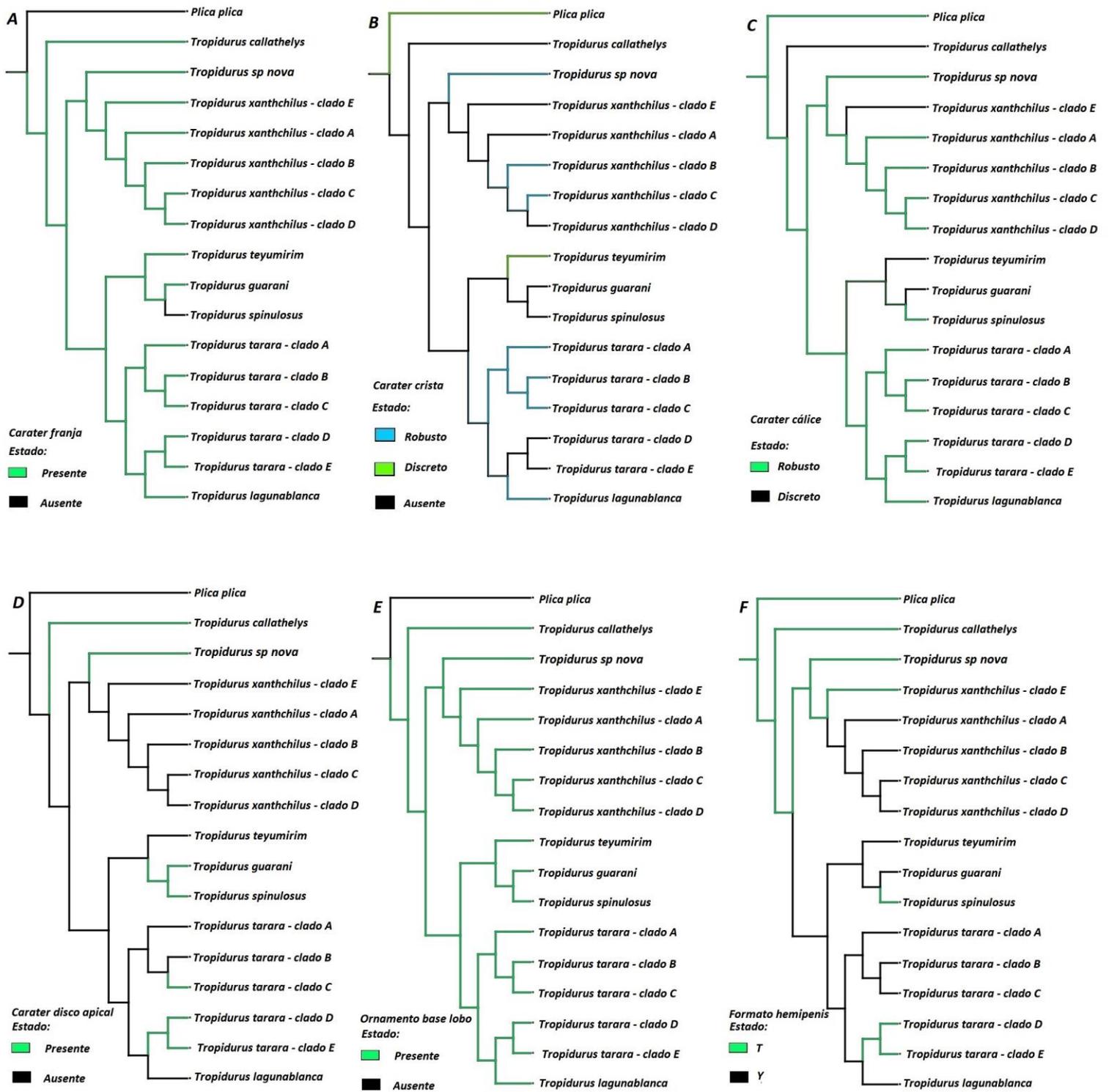


Figura 17 – **A:** Caráter “Franja” plotado na árvore filogenética do grupo. **B:** Caráter “Crista” plotado na árvore filogenética do grupo. **C:** Caráter “Cálice” plotado na árvore filogenética do grupo. **D:** Caráter “Disco Apical” plotado na árvore filogenética do grupo. **E:** Caráter “Ornamento Base Lobo” plotado na árvore filogenética do grupo. **F:** Caráter “Formato Hemipênis” plotado na árvore filogenética do grupo.

DESCRIÇÃO QUANTITATIVA DOS HEMIPENIS

A análise de regressão das medidas genitais e não genitais versus o CRC de todos os exemplares analisados demonstrou clara correlação entre o tamanho da cabeça, perna traseira e pata traseira com o tamanho do corpo (Figuras 18 A, B, C), com o R^2 variando entre 0.91-0.96 (Tabela 6). Já a análise entre as medidas genitais e o CRC, mostraram também uma correlação, no entanto não tão significantes como nos dados não genitais (Figuras 18 C, D, E; Tabela 6).

Tabela 6 Correlação entre CRC e medidas genitais e não genitais.

	R^2	F ratio (Model)	F ratio (Error)	F ratio (C.Total)	Std Error (intercept)	Std Error (CRC)	t Ratio (intercept)	t Ratio (CRC)	Prob> ITI (intercept)	Prob> ITI (CRC)
compCabeça	0.958746	2114.845	Prob>F	<,0001*	0.03883	0.019642	-9.42	45.99	<,0001*	<,0001*
compCoxa	0.926896	1153.804	Prob>F	<,0001*	0.054487	0.027562	-10.02	33.97	<,0001*	<,0001*
compPe	0.910735	928.441	Prob>F	<,0001*	0.051136	0.025867	-2.12	30.47	0.0366*	<,0001*
largTronco	0.426981	0.67808	Prob>F	<,0001*	0.193151	0.097705	-6.72	8.23	<,0001*	<,0001*
compTronco	0.176937	19.5626	Prob>F	<,0001*	0.299098	0.151297	-2.63	4.42	0.0100*	<,0001*
compLobo	0.4356	70.2331	Prob>F	<,0001*	0.193233	0.097746	-4.49	8.38	<,0001*	<,0001*
hemipTotal	0.416994	65.0876	Prob>F	<,0001*	0.181516	0.091819	-2.77	8.07	0.0069*	<,0001*

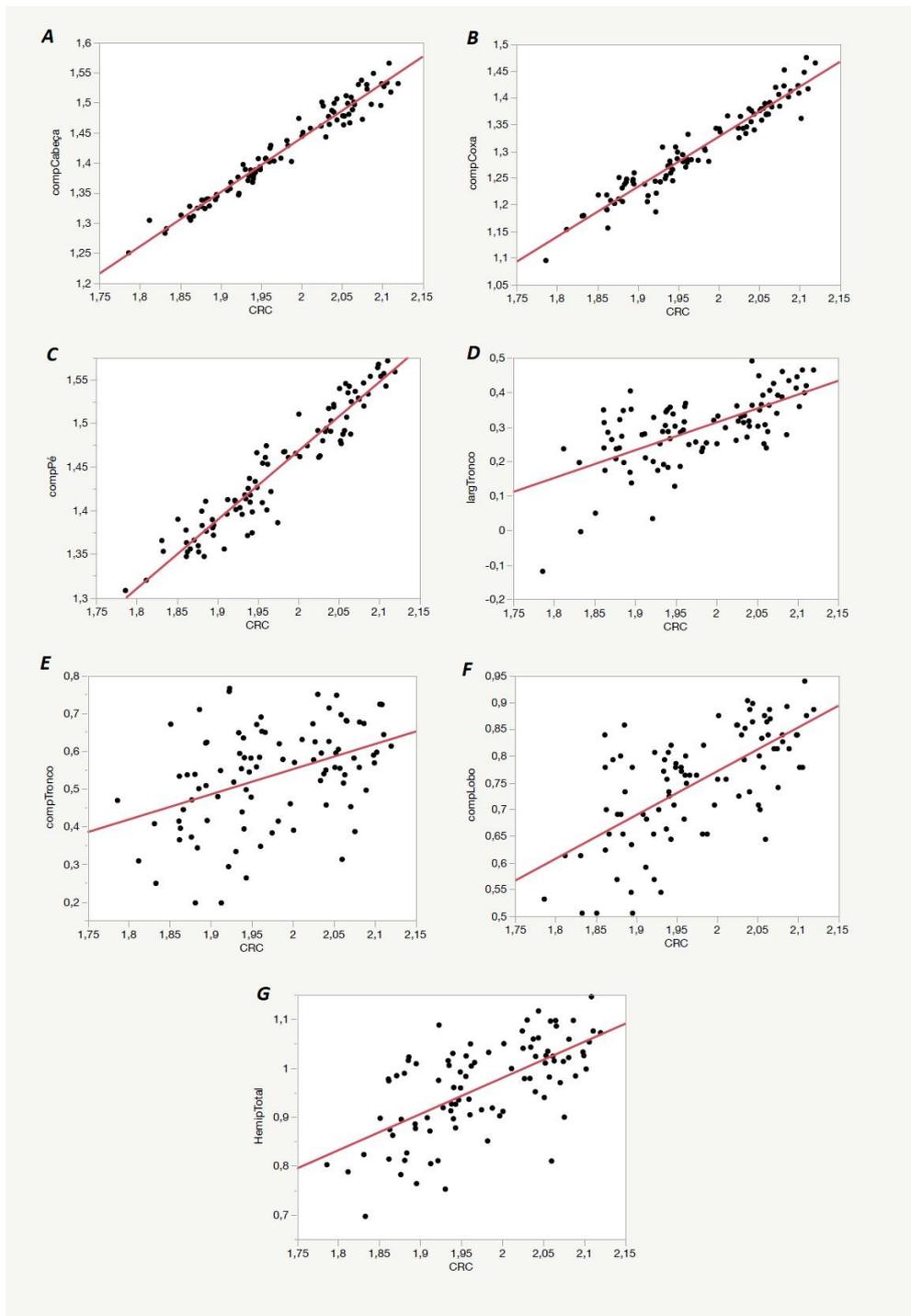


Figura 18. Gráficos da correlação entre CRC e medidas não genéticas e genéticas. **A:** comprimento da cabeça x CRC. **B:** Comprimento do fêmur x CRC. **C:** comprimento da pata traseira x CRC. **D:** Largura do tronco do hemipênis x CRC. **E:** Comprimento do tronco do hemipênis x CRC. **F:** Comprimento do lobo do hemipênis x CRC. **G:** Comprimento do hemipênis x CRC.

A análise de regressão das médias das medidas por espécie versus o tamanho do corpo, mostrou resultado semelhante ao encontrado com todas os espécimes (Figura 19 e Tabela 7). Afim de se tirar o efeito do tamanho do corpo das medidas analisadas, os resíduos foram salvos para serem utilizados nas análises posteriores.

Tabela 7 Correlação entre CRC e médias das medidas genitais e não genitais.

	R ²	F ratio (Model)	F ratio (Error)	F ratio (C.Total)	Std Error (intercept)	Std Error (CRC)	t Ratio (intercept)	t Ratio (CRC)	Prob> ITI (intercept)	Prob> ITI (CRC)
compCabeca	0.977714	658.0789	Prob>F	<,0001*	0.079027	0.039694	-7.48	25.65	<,0001*	<,0001*
compCoxa	0.925242	185.6485	Prob>F	<,0001*	0.189021	0.094942	-6.61	13.63	<,0001*	<,0001*
compPe	0.965277	416.9871	Prob>F	<,0001*	0.082928	0.041653	-2.8	20.42	0.0135*	<,0001*
largTronco	0.634958	26.0912	Prob>F	0.0001*	0.444799	0.223415	-4.44	5.11	0.0005*	0.0001*
compTronco	0.504797	15.2906	Prob>F	0.0014*	0.536993	0.269722	-2.9	3.91	0.0110*	0.0014*
compLobo	0.856648	89.6372	Prob>F	<,0001*	0.277463	0.139365	-6.71	9.47	<,0001*	<,0001*
hemipTotal	0.748403	44.619	Prob>F	<,0001*	0.340162	0.170857	-3.79	6.68	0.0018*	<,0001*

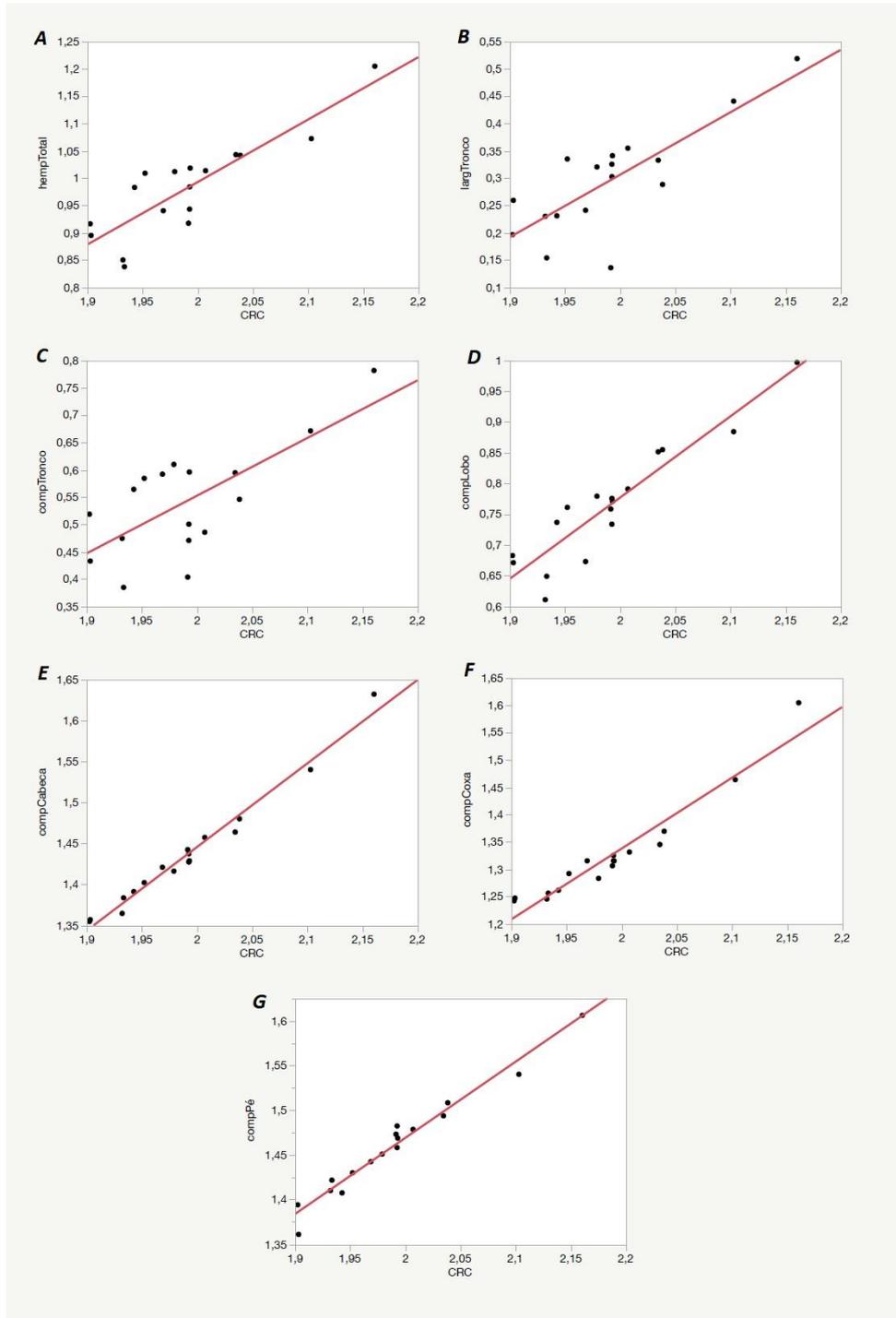


Figura 19. Gráficos da correlação entre CRC e médias das medidas não genitais e genitais. **A:** comprimento do Hemipênis x CRC. **B:** Largura do Tronco do hemipênis x CRC. **C:** comprimento do tronco do hemipênis x CRC. **D:** comprimento do hemipênis x CRC. **E:** Comprimento da cabeça x CRC. **F:** Comprimento do fêmur x CRC. **G:** Comprimento da pata traseira x CRC.

A distância Mahalanobis das variáveis genitais e não genitais foi comparada com a divergência genética calculada pela distância patrística da árvore. Os resultados não mostram correlação entre as distâncias, nem mesmo um acúmulo de variação nos clados mais distantes geneticamente (Figura 20, Tabela 8).

Tabela 8 distância Mahalanobis das variáveis genitais e não genitais foi comparada com a divergência genética.

	R ²	F ratio (Model)	F ratio (Error)	F ratio (C.Total)	Std Error (intercept)	Std Error (CRC)	t Ratio (intercept)	t Ratio (CRC)	Prob> ITI (intercept)	Prob> ITI (CRC)
corpo x gen	0.03347	0.4502	Prob>F	0.514	6.065861	97.64308	-0.44	0.67	0.6683	0.514
hemp x gen	0.000256	0.0033	Prob>F	0.9548	9.343359	150.4015	0.15	0.06	0.8808	0.9548

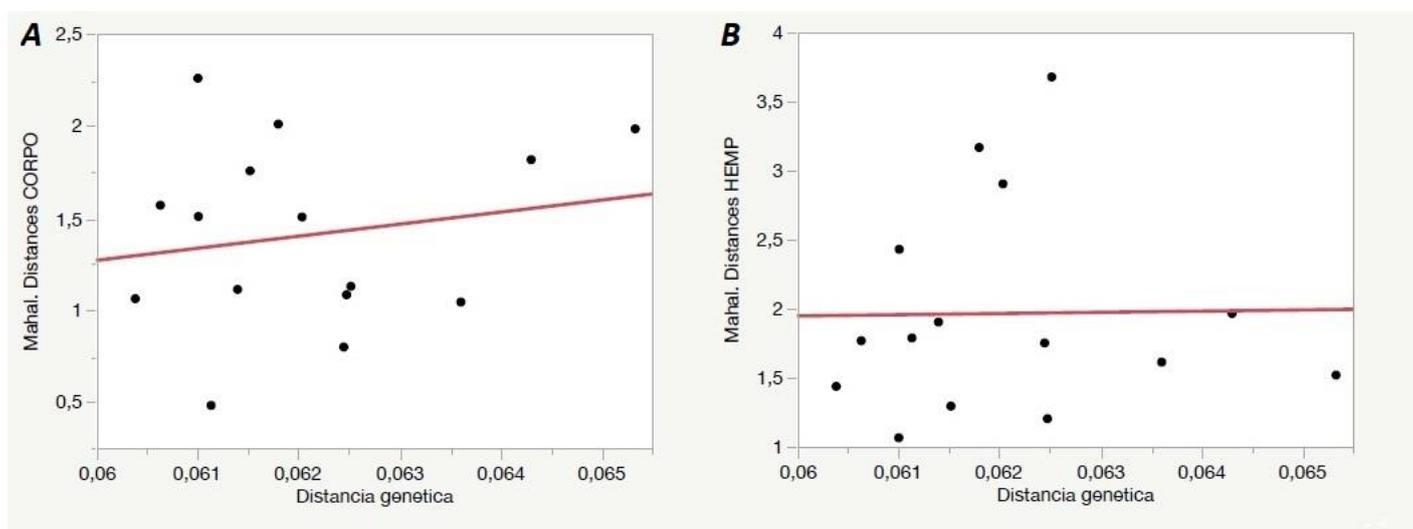


Figura 20 Gráfico da correlação **(A)** entre as distâncias de Mahalanobis do corpo e as distâncias genéticas e **(B)** entre as distâncias de Mahalanobis do hemipênis e as distâncias genéticas.

A análise de sinal filogenético dos resíduos não mostrou sinal na genitália ou nas medidas do corpo (tabela 9). Assim, as análises seguintes não utilizaram métodos filogenéticos comparativos.

Tabela 9 análise de sinal filogenético dos resíduos

Medidas	valores de K	p
hempTotal	0.1173157	0.666
compLobo	0.1167824	0.648
comTronco	0.1299397	0.512
largTronco	0.1868797	0.150
compCabeca	0.4203092	0.009
comCoxa	0.8870708	0.001
compPe	0.1679994	0.252

Finalmente, não encontramos correlação entre os resíduos das medidas genitais e não genitais (Figura 21, Tabela 10).

Tabela 10 correlação entre os resíduos das medidas genitais pelos resíduos das medidas não genitais

	R²	F ratio (Model)	F ratio (Error)	F ratio (C.Total)	Std Error (intercept)	Std Error (CRC)	t Ratio (intercept)	t Ratio (CRC)	Prob> ITI (intercept)	Prob> ITI (CRC)
Residuals hempTotal X Residuals compCoxa	0.035409	0.5506	Prob>F	0.4695	0.010967	0.456356	0	0.74	1	0.4695
Residuals hempTotal X Residuals compPe	0.016977	0.259	Prob>F	0.6182	0.011072	1.050077	0	-0.51	1	0.6182
Residuals largTronco X Residuals compCoxa	0.088329	1.4533	Prob>F	0.2467	0.013942	0.580134	0	1.21	1	0.2467
Residuals largTronco X Residuals compPe	0.166065	2.987	Prob>F	0.1045	0.013334	1.264687	0	-1.73	1	0.1045
Residuals compTronco X Residuals compCoxa	0.121021	2.0652	Prob>F	0.1712	0.016527	0.687707	0	1.44	1	0.1712
Residuals compTronco X Residuals compPe	0.070856	1.1439	Prob>F	0.3017	0.016992	1.61162	0	-1.07	1	0.3017
Residuals compLobo X Residuals compCoxa	0.000103	0.0015	Prob>F	0.9692	0.009108	0.37899	0	-0.04	1	0.9692
Residuals compLobo X Residuals compPe	0.000628	0.0094	Prob>F	0.9239	0.009106	0.863617	0	-0.1	1	0.9239

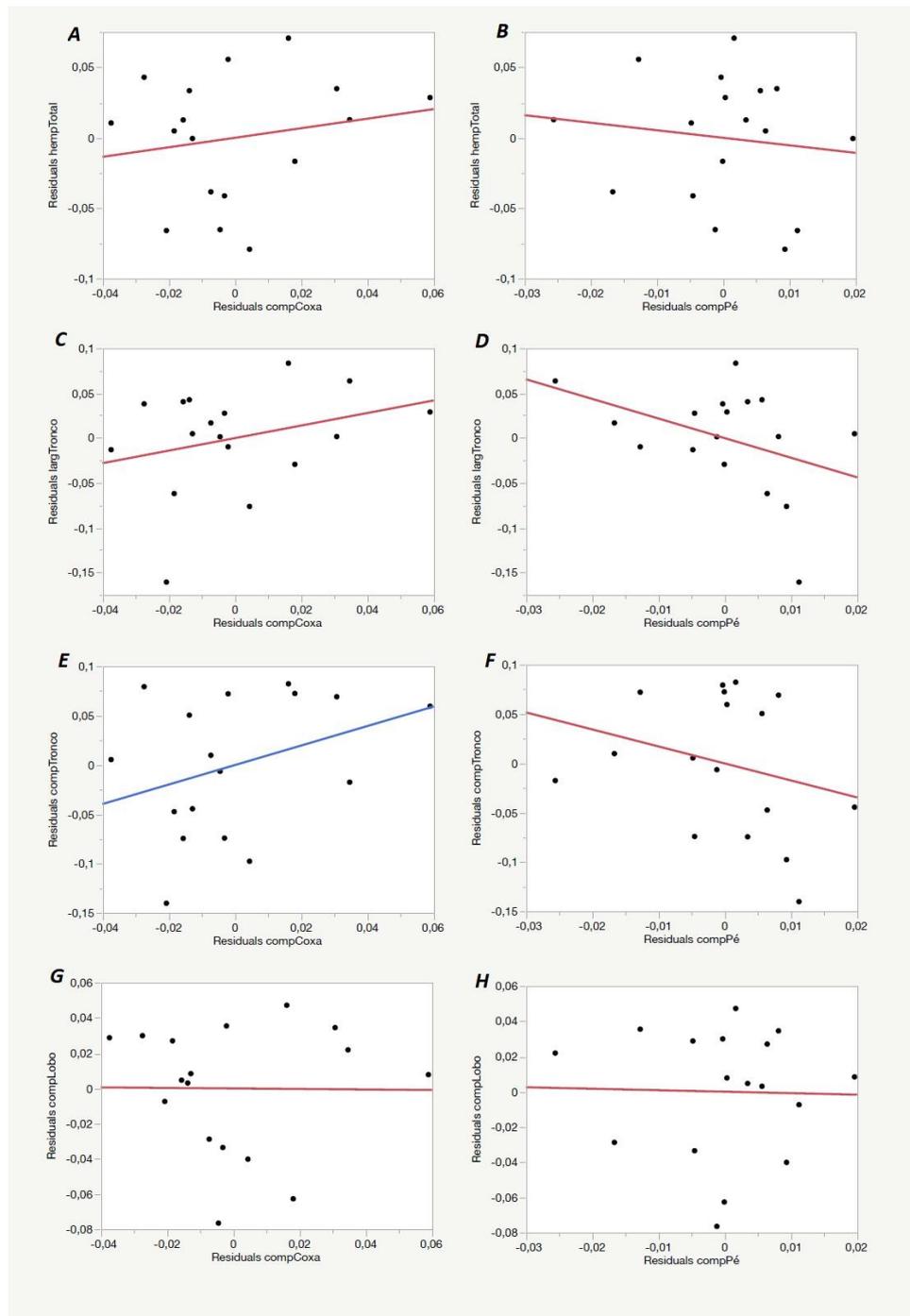


Figura 21 Gráficos da correlação entre os resíduos das medidas genitais pelos resíduos das medidas não genitais. **A:** resíduo do comprimento do hemipênis x resíduo do tamanho do fêmur. **B:** resíduo do comprimento do hemipênis x resíduo do tamanho da pata traseira. **C:** resíduo da largura do tronco x resíduo do tamanho do fêmur. **D:** resíduo da largura do tronco x resíduo do tamanho da pata traseira. **E:** resíduo do comprimento do tronco x resíduo do tamanho do fêmur **F:** resíduo do comprimento do tronco x resíduo do tamanho da pata traseira. **G:** resíduo do comprimento do lobo x resíduo do tamanho do fêmur. **H:** resíduo do comprimento do lobo x resíduo do tamanho da pata traseira.

DISCUSSÃO

O monofiletismo da família Tropiduridae, bem como seu provável relacionamento com a família Iguanidae (Rodrigues 1986, 1987, 1988; Frost, 1992; Frost *et al.*, 2001, Carvalho., 2013, 2016), ainda não são temas que atingiram consenso e o debate sobre o tema ainda persiste (Macey *et al.* 1997 e Schulte *et al.* 1998). Embora os caracteres hemipenianos aqui levantados, sirvam como índices que reforçam o reconhecimento de alguns táxons, não aparecem como sinapomorfia exclusiva de nenhum dos clados.

Frost e colaboradores (2001) utilizaram três caracteres hemipenianos (a saber: presença e ausência de disco apical, tamanho do lobo e ornamentação na base dos lobos) e a partir deste trabalho, propõem o grupo *Tropidurus spinulosus*, agrupando nele as cinco espécies conhecidas na época (*T. callathelys*, *T. guarani*, *T. melanopleurus*, *T. spinulosus* e *T. xanthochilus*) no entanto o monofiletismo do grupo só é suportado pela análise molecular.

Neste trabalho, além dos caracteres “presença e ausência de disco apical” e “ornamentação na base dos lobos” descritos por Frost e colaboradores (2001), levantamos mais quatro caracteres (Franja, Crista, Cálice e Formato do hemipênis). O caráter o tamanho do lobo, descrito por Frost e colaboradores (2001) não foi incluído por ser difícil de codificação, e dependendo da preparação do órgão pode ser mal interpretado. Desta forma, optamos por manter uma análise de

tamanho das partes do hemipênis no próximo capítulo, que conta com uma análise merística dos hemipênis.

Os caracteres hemipenianos se mostraram extremamente variáveis, dentro e fora dos clados e muita desta variação ocorre em indivíduos de uma mesma espécie em populações diferentes. As estruturas, de forma geral, não são diagnósticas para os táxons estudados, isso se deve, provavelmente, por termos nos deparado com um grupo recente, ainda em processo de especiação, onde as variações ainda não foram fixadas entre as espécies (Klaczko e Stuart 2015).

Dessa forma, com base na filogenia disponível para o grupo (Dr. André Luiz de Carvalho, comunicação pessoal), não é possível determinar se a presença de estruturas no hemipênis podem representar sinapomorfia de um clado mais inclusivo, com diversas perdas secundárias dessa condição ou, alternativamente, se essas estruturas surgiram de forma independente dentro da irradiação da família (Figura 17).

Klaczko e colaboradores (2017) encontraram correlação entre o tamanho dos membros posteriores e a morfologia dos hemipênis de espécies do gênero *Anolis*, sugerindo que a pleiotropia poderia estar associada à evolução hemipeniana, especialmente na presença de membros posteriores, provavelmente como resultado da associação regulatória e genética entre o desenvolvimento dos membros posteriores e da genitália. Nossos resultados não foram

capazes de identificar esse padrão para as espécies aqui analisadas. Acreditamos que o grupo escolhido por nós se trate de um grupo ainda em processo de especiação e, provavelmente esses padrões ainda não estão bem fixados nas populações analisadas. Provavelmente, aumentando o N amostral analisados poderíamos melhor entender os processos envolvidos.

Domingos (2009), em sua dissertação de mestrado (não publicada) analisou 44 populações de *Gymnodactylus amarali* e encontrou correlação entre caracteres morfológicos de foliose e variáveis ambientais (como temperatura e precipitação). Seus dados indicaram que parte da variação morfológica poderia ser explicada pela variação da temperatura. Não avaliamos variáveis ambientais, no entanto, buscando essas informações, acreditamos que parte das variações morfológicas encontradas em nossas análises poderiam ser explicadas por variações ambientais.

Por fim, nossos resultados demonstram que a morfologia dos hemipênis não é estável e varia dentro das espécies do grupo, não corroborando a hipótese de evolução da genitália por chave fechadura, que sugere uma genitália espécie-específica, invariável, que se encaixa perfeitamente na genitália feminina. Concluímos também que a evolução morfológica dentro do grupo *Tropidurus spinulosus* ainda é uma lacuna aberta. Provavelmente nos deparamos com um grupo de diversificação muito recente, ou ainda no processo

de especiação. Os dados de distribuição geográfica como altitude, associados à dados climáticos, como temperatura e umidade, podem auxiliar a entender como se deu a evolução dos hemipênis no grupo.

REFERÊNCIAS

- Arnold, E.N. 1983. Osteology, genitalia and the relationships of *Acanthodactylus* (Reptilia: Lacertidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*, 44: 291–339.
- Arnold, E.N. 1986. Why copulatory organs provide so many useful taxonomic characters: the origin and maintenance of hemipenial differences in lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 29, 263-281.
- Arnqvist, G. 1997. The evolution of animal genitalia: distinguishing between hypotheses by single species studies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60: 365-379.
- Arnqvist, G. 1998. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. *Nature* 393: 784– 786.
- Arnqvist, G., Thornhill, R. 1998. Evolution of animal genitalia: patterns of phenotypic and genotypic variation and condition dependence of genital and non-genital morphology in water strider. *Genetics Research Cambridge*, 71: 193-212.
- Arnqvist, G., Thornhill, R., Rowe, L. 1997. Evolution of animal genitalia: morphological correlates of fitness components in a water strider. *Journal of Evolutionary Biology*, 10: 613– 640.

- Blomberg, S.P., Garland, T., Ives, A.R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57: 717-745.
- Böhme, W. 1991. New findings on the hemipenial morphology of monitor lizards and their systematic implications. *In*: Böhme, W. & Horn, H.-G. (Ed), *Advances in monitor research. Mertensiella*, 2, 42-49.
- Böhme, W., Ziegler, T. 1997. A taxonomic review of the *Varanus* (*Polydaedalus*) *niloticus* (Linnaeus, 1766) species complex. *Herpetology Journal*, 7(4): 155-162.
- Carvalho, A.L.G. 2013. On the distribution and conservation of the South American lizard genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata: Tropiduridae). *Zootaxa* 3640 (1): 42-56.
- Carvalho, A.L.G. 2016. Three new species of the *Tropidurus spinulosus* group (Squamata: Tropiduridae) from eastern Paraguay. *American Museum Novitates*. BioOne, 3853: 1-44.
- Cei, J.M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. *Herpetofauna de las selvas subtropicales, puna y pampas*. Museo Regionale di scienze naturali, Torino. Monografia XIV, 949 pp.
- Colli, G.R., Araújo, A.F.B., Silveira, R., Roma, F. 1992. Niche partitioning and morphology of two syntopic *Tropidurus* (Sauria:

Tropiduridae) in Mato Grosso, Brazil. *Journal Herpetology*, 26, 66-69.

D'Angiolella, A.B., Klaczko, J., Rodrigues, M.T.U., Pires, T.C.S.A. 2016. Hemipenial morphology and diversity in South American anoles (Squamata: Dactyloidae). *Canadian Journal of Zoology*, p. 251-256.

De-Lima, A.K.S., Paschoaletto, I.P., Pinho, L.D.O., Benmamman, P., Klaczko, J. 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(7): e0219053.

Dowling, H.G., Duellman, W.E. 1978. *Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories*. Herpetology Information Search System, New York.

Dowling, H.G., Savage, J.M. 1960. A guide to snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics. *Zoologica* 45:17-28.

Eberhard, W.G. 1985. *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Eberhard, W.G. 2009. Evolution of genitalia: theories, evidence, and new directions. *Genetica* (2010) 138:5-18.

- Eberhard, W.G. 2010. Evolution of genitalia: theories, evidence, and new directions. *Genetica* 138: 5-18.
- Eberhard, W.G., Huber, B.A., Rodriguez S, Briceño, R.D., Salas, I., Rodriguez, V. 1998. One size fits all? Relationships between the size and degree of variation in genitalia and other body parts in twenty species of insects and spiders. *Evolution* 52: 415-431.
- Franco, F.F., Soto, I.M., Sene, F.M., Manfrin, M.H. 2008. Phenotypic variation of the aedeagus of *Drosophila serido* Vilela & Sene (Diptera: Drosophilidae). *Neotropical Entomology* 37: 558-563.
- Frost, D.R. 1992. Phylogenetic analysis and taxonomy of the *Tropidurus* group of lizards (Iguania: Tropiduridae). *American Museum Novitates*, 3033: 1-68.
- Frost, D.R., Etheridge, R. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *University of Kansas Natural History Museum Miscellaneous Publication* 81: 1-65.
- Frost, D.R., Rodrigues, M.T., Grant, T., Titus, T.A. 2001. Phylogenetics of the lizard genus *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae: Tropidurinae): direct optimization, descriptive efficiency, and sensitivity analysis of congruence between molecular data and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 21, no. 3, p. 352-371.

- Garnier, S., Magniez-Jannin, F., Rasplus, J.Y., Alibert, P. 2005. When morphometry meets genetics: inferring the phylogeography of *Carabus solieri* using Fourier analyses of pronotum and male genitalia. *Journal of Evolutionary Biology*, 18:269–280.
- Hankison, S.J., Ptacek, M.B. 2008. Geographical variation of genetic and phenotypic traits in the Mexican sailfin mollies, *Poecilia velifera* and *P. petenensis*. *Molecular Ecology*, 17: 2219– 2233.
- Hosken, D.J., Stockley, P. 2004. Sexual selection and genital evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 87-93.
- Jadin, R.C., Parkhill, R.V. 2011. Hemipenis descriptions of *Mastigodryas* (Serpentes: Colubrinae) from northern Middle America, with comments on the use of hemipenial data in phylogenetics. *Herpetology Notes*, vol. 4: 207-210.
- Keogh, J.S. 1999. Evolutionary implications of hemipenial morphology in the terrestrial Australian elapid snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 125: 239-278.
- Klaczko, J., Casey, A.G., Duncan, J.I. 2017. Hemipenis shape and hindlimb size are highly correlated in *Anolis* lizards, *Biological Journal of the Linnean Society*, Vol. 122, Issue 3, 25 October 2017, Pages 627–634.
- Klaczko, J., Ingram, T., Losos, J. 2015. Genitals evolve faster than other traits in *Anolis* lizards. *Journal of Zoology* 295: 44–48.

- Klaczko, J., Montingelli, G., Zaher, H.A. 2014. combined morphological and molecular phylogeny of the genus *Chironius* Fitzinger, 1826 (Serpentes: Colubridae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 171, p. 656-667.
- Klaczko, J., Stuart, Y. 2015. Hemipenial Allometry in *Anolis grahami*. *Journal of Herpetology*, v. 49, p. 462-467.
- Köhler, G. 2010. A revision of the Central American species related to *Anolis pentaprion* with the resurrection of *A. beckeri* and the description of a new species (Squamata: Polychrotidae). *Zootaxa*, 2354: 1–18.
- Köhler, G., Batista, A., Veselý, M., Ponce, M., Carrizo, A., Lotzkat, S. 2012. Evidence for the recognition of two species of *Anolis* formerly referred to as *A. tropidogaster* (Squamata: Dactyloidae). *Zootaxa*, 3348: 1–23.
- Köhler, J., Hahn, M. 2012. Divergent evolution of hemipenial morphology in two cryptic species of mainland anoles related to *Anolis polylepis*. *Salamandra* 48:1–11.
- Lüpold, S., McElligott, A.G., and Hosken, D.J. 2004. Bat genitalia: allometry, variation and good genes. *Biological Journal of the Linnean Society*. 83(4): 497–507.
- Macey, J.R; Larson, A.; Ananjeva, N.B. Papenfuss, T.J. 1997. Evolutionary Shifts in Three Major Structural Features of the

Mitochondrial Genome Among Iguanian Lizards. *Journal Molecular Evolutionary* (1997) 44:660–674.

Maddison, W.P., Maddison, D.R. 2018. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.51 <http://www.mesquiteproject.org>

Martori, R., Aun, L. 1994. Aspects of the ecology of a population of *Tropidurus spinulosus*. *Amphibia Reptilia* 15, 3: 17-326.

Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

Myers, C.W., Donnelly, M.A. 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.

Myers, C.W., Fuenmayor, R.G., Jadin, R.C. 2009. New species of lizards from Auyantepui and La Escalera in the Venezuelan Guyana, with notes on 'microteiid' hemipenes (Squamata: Gymnophthalmidae). *American Museum Novitates* 3660: 1- 31.

Nicholls, J.A., Austin, J.J., Moritz, C., Goldizen, A.W. 2006. Genetic population structure and call variation in a passerine bird, the Satin Bowerbird, *Ptilonorhynchus violaceus*. *Evolution* 60: 1279–1290.

- Nunes, P.M.S., Fouquet, A., Curcio, F.F., Kok, P.J.R., Rodrigues, M.T. 2012. Cryptic species in *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Squamata: Gymnophthalmidae) revealed by hemipenial morphology and molecular data. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166 (2), 361–376.
- Polihronakis, M. 2009. Hierarchical comparative analysis of genetic and genitalic geographical structure: testing patterns of male and female genital evolution in the scarab beetle *Phyllophaga hirticula* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 96:135–149.
- R Development Core Team. 2010. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>
- Reinhardt, K. 2009. Natural selection and genital variation: a role for the environment, parasites and sperm ageing? *Genetica*, 138 (1): 119-127.
- Rodrigues, M.T. 1986. Um novo *Tropidurus* com crista dorsal do Brasil, com comentarios sobre suas relacoes, distribucao e origem (Sauria, Iguanidae). *Papeis Avulsos de Zoologia*, 36: 171-179.
- Rodrigues, M.T. 1987. Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao Sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia*, 31: 105-230.

- Rodrigues, M.T. 1988. Distribution of lizards of the genus *Tropidurus* in Brazil (Sauria, Iguanidae). In W. R. Heyer and P. E. Vanzolini (eds.), *Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns*, pp. 305-315.
- Rodriguez, Jr., Weiss, D.A., Yang, J.H., Menshenina, J., Ferretti, M., Cunha, T.J., Barcellos, D., Chan, L.Y. 2011. Risbridger, G.; Cunha, G.R.; Baskin, L.S. 2011. New insights on the morphology of adult mouse penis. *Biology of Reproduction*, v. 85, p. 1216-1221.
- Rowe, L., Arnqvist, G. 2011. Sexual selection and the evolution of genital shape and complexity in water striders. *Evolution*. 66-1: 40-54.
- Sauer, J., Hausdorf, B. 2009. Sexual selection is involved in speciation in a land snail radiation on Crete. *Evolution* 63:2535-2546.
- Schulte, I.I., Macey, J.A., Larson, A.J.R., Papenfuss, T.J. 1998. Molecular tests of phylogenetic taxonomies: a general procedure and a way to use four subfamilies of the Iguanidae lizard family. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 10 (3), 367-376.
- Shapiro, A., Porter, A.H. 1989. The lock-and-key hypothesis evolutionary and biosystematic interpretation of insect genitalia. *The Annual Review of Entomology*, 34: 231-245.

- Silva, V.N., Araújo, A.F B. 2008. *Ecologia dos Lagartos Brasileiros*. 1ª ed. Technical Books, Rio de Janeiro, 271 p.
- SIMMONS, M.N., JONES, J.S. 2007. Male genital morphology and function: an evolutionary perspective. *Journal of Urology*, v. 177, p. 1625-1631.
- Sirot, L. K. 2003. The evolution of insect mating structures through sexual selection. *Florida Entomologist*, 86: 124– 133.
- Song, H.J., Wenzel, J.W. 2008. Mosaic pattern of genital divergence in three populations of *Schistocerca lineata* Scudder, 1899 (Orthoptera: Acrididae: Cyrtacanthacridinae). *Biological Journal of the Linnean Society* 94:289–301.
- Vitt, L.J. 1991. An introduction to the ecology of Cerrado lizards. *Journal Herpetology* 25, 79-90.
- Vitt, L.J. 1993. Ecology of isolated open-formation *Tropidurus* (Reptilia: Tropiduridae) in Amazonian lowland rain forest. *Can. Journal Zoology* 71:2370-2390.
- Wojcieszek, J.M., Austin, P., Harvey, M.S., Simmons, L.W. 2012. Micro-CT scanning provides insight into the functional morphology of millipede genitalia. *Journal Zoology*, 287:91–5.
- Zaher, H. 1999. Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic

xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. Bulletin of the American Museum of Natural History. 240:1–168.

Zaher, H., Prudente, A.L.C. 2003. Hemipenes of *Siphlophis* (Serpentes, Xenodontinae) and techniques of hemipenial preparation in snakes: a response to Dowling. Herpetological Review 34: 302–307.

APÊNDICE I

Material analisado

Plica plica: UFMT-R 212; UFMT-R 8396.

Tropidurus callathelys: MZUSP 106281; MZUSP 106285; MZUSP 106286; MZUSP 106288; MZUSP 106292; MZUSP 106293; MZUSP 106294; MZUSP 106296; MZUSP 106303.

Tropidurus sp nova: MZUSP 106356; MZUSP 106364; MZUSP 106367; MZUSP 106378; UFMT-R 2648; UFMT-R 8777.

Tropidurus guarani: MNHNP 4360; MNHNP 7839; MZUSP 106240; MZUSP 106251; MZUSP 106254; MZUSP 106255; MZUSP 106258; UFMT-R 2761.

Tropidurus lagunablanca: MNHNP 11463; MNHNP 11756.

Tropidurus spinulosus: MNHNP 11758; MNHNP 11761; MNHNP 11765; MNHNP 4038; MNHNP 4216; MNHNP 7901; MNHNP 7902; MNHNP 7905; MNHNP 8045; UFMT-R 193.

Tropidurus tarara A: MZUSP 106402; MZUSP 106404; MZUSP 106406; MZUSP 106409; MZUSP 106447; MZUSP 106449; MZUSP 106451; MZUSP 106452; MZUSP 106453; MZUSP 106454.

Tropidurus tarara B: MZUSP 106462; MZUSP 106463; MZUSP 106464.

Tropidurus tarara C: MZUSP 106455; MZUSP 106460; MZUSP 106461.

Tropidurus tarara D: MZUSP 106413; MZUSP 106434; MZUSP 106435; MZUSP 106436; MZUSP 106441; MZUSP 106443; MZUSP 106445.

Tropidurus tarara E: MZUSP 106423; MZUSP 106426; MZUSP 106428; MZUSP 106429.

Tropidurus teyumirim: MNHNP 6666; MNHNP 6669; MNHNP 7864; MNHNP 7886; MNHNP 7889; MNHNP 7907; MNHNP 8507.

Tropidurus xanthochilus A: MZUSP 106310; MZUSP 106312.

Tropidurus xanthochilus B: MZUSP 106344; MZUSP 106346; MZUSP 106349; MZUSP 106351; MZUSP 106352; UFMT-R 2763; UFMT-R 2764; UFMT-R 2766; UFMT-R 406; UFMT-R 407; UFMT-R 408; UFMT-R 410; UFMT-R 6888.

Tropidurus xanthochilus C: MZUSP 106397; MZUSP 106400.

Tropidurus xanthochilus D: MZUSP 106322; MZUSP 106331; MZUSP 106334; MZUSP 106336; MZUSP 106342; UFMT-R 2650.

APÊNDICE II - medidas genitais e não genitais Log transformadas para as análises.

ID	tombo	comp Cabeca	comp Coxa	compPe	larg Tronco	comp Tronco	comp Lobo	Hemi Total	CRC	LOG de comp Cabeca	LOG de comp Coxa	LOG de compPe	LOG de larg TroncoL	LOGde comp Tronco	LOG de comp Lobo	LOG de hemi Total	LOG CRC
<i>T callathelys</i>	MZUSP 106281	24.48	20.28	24.86	1.78	2.15	3.50	5.65	85.23	1.388811	1.307068	1.395501	0.25042	0.332438	0.544068	0.752048	1.930592
<i>T callathelys</i>	MZUSP 106285	24.42	18.7	23.51	2.01	3.57	4.60	8.17	86.55	1.387746	1.271842	1.371253	0.303196	0.552668	0.662758	0.912222	1.937267
<i>T callathelys</i>	MZUSP 106286	24.19	18.41	23.68	1.84	3.14	4.40	7.54	87.70	1.383636	1.265054	1.374382	0.264818	0.49693	0.643453	0.877371	1.943
<i>T callathelys</i>	MZUSP 106288	25.55	19.16	24.32	1.80	2.41	5.80	8.21	94.33	1.407391	1.282396	1.385964	0.255273	0.382017	0.763428	0.914343	1.97465
<i>T callathelys</i>	MZUSP 106292	20.14	14.22	20.90	1.72	2.03	4.10	6.13	64.88	1.304059	1.1529	1.320146	0.235528	0.307496	0.612784	0.78746	1.812111
<i>T callathelys</i>	MZUSP 106293	22.58	17.29	22.69	1.89	3.01	4.90	7.91	81.01	1.353724	1.237795	1.355834	0.276462	0.478566	0.690196	0.898176	1.908539
<i>T callathelys</i>	MZUSP 106294	21.86	17.28	22.25	1.87	2.20	4.50	6.70	76.50	1.33965	1.237544	1.34733	0.271842	0.342423	0.653213	0.826075	1.883661
<i>T callathelys</i>	MZUSP 106296	20.36	16.50	22.25	1.73	3.41	6.00	9.41	72.73	1.308778	1.217484	1.34733	0.238046	0.532754	0.778151	0.97359	1.861714
<i>T callathelys</i>	MZUSP 106303	21.77	17.79	22.52	1.72	2.95	4.90	7.85	75.31	1.337858	1.250176	1.352568	0.235528	0.469822	0.690196	0.89487	1.876853
<i>T sp nova</i>	MZUSP 106356	22.09	18.15	24.16	1.37	2.60	3.20	5.80	78.62	1.344196	1.258877	1.383097	0.136721	0.414973	0.50515	0.763428	1.895533
<i>T sp nova</i>	MZUSP 106364	31.21	23.15	29.00	2.07	4.21	5.30	9.51	106.41	1.494294	1.364551	1.462398	0.31597	0.624282	0.724276	0.978181	2.026982
<i>T sp nova</i>	MZUSP 106367	29.76	21.99	29.19	2.08	2.88	5.10	7.98	99.27	1.473633	1.342225	1.465234	0.318063	0.459392	0.70757	0.902003	1.996818
<i>T sp nova</i>	MZUSP 106378	28.65	23.20	29.78	1.98	4.27	5.70	9.97	102.60	1.457125	1.365488	1.473925	0.296665	0.630428	0.755875	0.998695	2.011147
<i>T sp nova</i>	UFMT-R 2648	27.72	21.98	30.18	2.13	5.63	6.90	12.53	107.22	1.442793	1.342028	1.479719	0.32838	0.750508	0.838849	1.097951	2.030276
<i>T sp nova</i>	UFMT-R 8777	20.55	16.50	24.54	1.12	4.69	3.20	7.89	70.99	1.312812	1.217484	1.389875	0.049218	0.671173	0.50515	0.897077	1.851197
<i>T guarani</i>	MNHNP 4360	24.44	17.54	25.02	2.27	1.83	6.60	8.43	87.73	1.388101	1.24403	1.398287	0.356026	0.262451	0.819544	0.925828	1.943148
<i>T guarani</i>	MNHNP 7839	30.49	22.63	30.94	2.07	3.54	5.40	8.94	109.68	1.484157	1.354685	1.49052	0.31597	0.549003	0.732394	0.951338	2.040127
<i>T guarani</i>	MZUSP 106240	26.84	21.43	28.37	2.33	4.49	5.60	10.09	91.66	1.428783	1.331022	1.452859	0.367356	0.652246	0.748188	1.003891	1.96218
<i>T guarani</i>	MZUSP 106251	25.51	20.29	27.11	2.17	3.50	5.10	8.60	88.47	1.40671	1.307282	1.43313	0.33646	0.544068	0.70757	0.934498	1.946796
<i>T guarani</i>	MZUSP 106254	31.52	24.47	31.00	2.46	3.58	6.00	9.58	114.09	1.498586	1.388634	1.491362	0.390935	0.553883	0.778151	0.981366	2.057248
<i>T guarani</i>	MZUSP 106255	27.34	20.21	29.30	1.69	2.59	4.50	7.09	95.96	1.436799	1.305566	1.466868	0.227887	0.4133	0.653213	0.850646	1.98209
<i>T guarani</i>	MZUSP 106258	24.46	19.85	26.68	2.00	3.00	6.10	9.10	88.95	1.388456	1.297761	1.426186	0.30103	0.477121	0.78533	0.959041	1.949146
<i>T guarani</i>	UFMT-R 2761	29.26	23.41	32.11	2.02	2.05	4.40	6.45	114.79	1.466274	1.369401	1.50664	0.305351	0.311754	0.643453	0.80956	2.059904

ID	tombo	comp Cabeca	comp Coxa	compPe	larg Tronco	comp Tronco	comp Lobo	Hemi Total	CRC	LOG de comp Cabeca	LOG de comp Coxa	LOG de compPe	LOG de larg TroncoL	LOGde comp Tronco	LOG de comp Lobo	LOG de hemi Total	LOG CRC
<i>T lagunablanca</i>	MNHNP 11463	25.23	19.07	28.88	1.79	3.78	4.50	8.28	97.23	1.401917	1.280351	1.460597	0.252853	0.577492	0.653213	0.91803	1.9878
<i>T lagunablanca</i>	MNHNP 11756	21.24	16.22	22.89	1.61	2.35	3.70	6.05	75.22	1.327155	1.210051	1.359646	0.206826	0.371068	0.568202	0.781755	1.876333
<i>T spinulosus</i>	MNHNP 11758	21.10	15.91	23.23	1.83	3.44	6.20	9.64	74.35	1.324282	1.20167	1.366049	0.262451	0.536558	0.792392	0.984077	1.871281
<i>T spinulosus</i>	MNHNP 11761	31.68	21.11	28.89	2.29	3.77	7.20	10.97	105.99	1.500785	1.324488	1.460748	0.359835	0.576341	0.857332	1.040207	2.025265
<i>T spinulosus</i>	MNHNP 11765	24.08	18.63	26.62	2.20	2.74	5.70	8.44	86.71	1.381656	1.270213	1.425208	0.342423	0.437751	0.755875	0.926342	1.938069
<i>T spinulosus</i>	MNHNP 4038	30.03	22.78	29.96	2.23	5.60	5.00	10.60	113.03	1.477555	1.357554	1.476542	0.348305	0.748188	0.69897	1.025306	2.053194
<i>T spinulosus</i>	MNHNP 4216	22.20	15.34	25.73	1.58	5.73	3.70	9.43	83.62	1.346353	1.185825	1.41044	0.198657	0.758155	0.568202	0.974512	1.92231
<i>T spinulosus</i>	MNHNP 7901	33.63	22.95	35.76	2.28	3.95	6.00	9.95	126.49	1.526727	1.360783	1.553398	0.357935	0.596597	0.778151	0.997823	2.102056
<i>T spinulosus</i>	MNHNP 7902	26.81	20.00	29.33	1.73	4.16	6.60	10.76	96.24	1.428297	1.30103	1.467312	0.238046	0.619093	0.819544	1.031812	1.983356
<i>T spinulosus</i>	MNHNP 7905	32.92	26.08	37.26	2.62	4.40	7.50	11.90	129.00	1.51746	1.416308	1.571243	0.418301	0.643453	0.875061	1.075547	2.11059
<i>T spinulosus</i>	MNHNP 8045	22.33	16.63	25.18	2.12	5.84	6.40	12.24	83.73	1.348889	1.220892	1.401056	0.326336	0.766413	0.80618	1.087781	1.922881
<i>T spinulosus</i>	UFMT-R 193	20.35	15.54	23.85	2.23	2.59	6.90	9.49	72.65	1.308564	1.191451	1.377488	0.348305	0.4133	0.838849	0.977266	1.861236
<i>T tarara A</i>	MZUSP 106402	34.14	28.00	36.02	2.91	5.30	6.00	11.30	127.60	1.533264	1.447158	1.556544	0.463893	0.724276	0.778151	1.053078	2.105851
<i>T tarara A</i>	MZUSP 106404	20.15	14.31	22.52	1.49	2.48	5.00	7.48	72.94	1.304275	1.15564	1.352568	0.173186	0.394452	0.69897	0.873902	1.862966
<i>T tarara A</i>	MZUSP 106406	33.88	26.40	35.14	2.43	3.60	6.90	10.50	120.45	1.529943	1.421604	1.545802	0.385606	0.556303	0.838849	1.021189	2.080807
<i>T tarara A</i>	MZUSP 106409	33.99	25.59	36.91	2.78	3.70	6.90	10.60	125.67	1.531351	1.40807	1.567144	0.444045	0.568202	0.838849	1.025306	2.099232
<i>T tarara A</i>	MZUSP 106447	23.30	19.09	27.33	2.23	4.31	6.40	10.71	87.04	1.367356	1.280806	1.43664	0.348305	0.634477	0.80618	1.029789	1.939719
<i>T tarara A</i>	MZUSP 106449	23.46	17.71	26.17	1.93	4.45	5.90	10.35	85.90	1.370328	1.248219	1.417804	0.285557	0.64836	0.770852	1.01494	1.933993
<i>T tarara A</i>	MZUSP 106451	25.27	18.61	28.88	1.95	3.83	4.80	8.63	91.06	1.402605	1.269746	1.460597	0.290035	0.583199	0.681241	0.936011	1.959328
<i>T tarara A</i>	MZUSP 106452	29.04	23.91	30.17	2.80	3.93	6.30	10.23	112.79	1.462997	1.37858	1.479575	0.447158	0.594393	0.799341	1.009876	2.052271
<i>T tarara A</i>	MZUSP 106453	25.54	19.06	28.45	1.92	4.68	5.90	10.58	90.35	1.407221	1.280123	1.454082	0.283301	0.670246	0.770852	1.024486	1.955928
<i>T tarara A</i>	MZUSP 106454	23.88	18.14	26.16	1.93	3.82	5.30	9.12	87.26	1.378034	1.258637	1.417638	0.285557	0.582063	0.724276	0.959995	1.940815
<i>T tarara B</i>	MZUSP 106462	21.77	16.04	24.14	2.09	1.57	4.90	6.47	76.06	1.337858	1.205204	1.382737	0.320146	0.1959	0.690196	0.810904	1.881156
<i>T tarara B</i>	MZUSP 106463	34.45	25.45	33.77	2.18	3.81	6.50	10.31	118.67	1.537189	1.405688	1.528531	0.338456	0.580925	0.812913	1.013259	2.074341

ID	tombo	comp Cabeça	comp Coxa	compPe	larg Tronco	comp Tronco	comp Lobo	Hemi Total	CRC	LOG de comp Cabeça	LOG de comp Coxa	LOG de compPe	LOG de larg TroncoL	LOGde comp Tronco	LOG de comp Lobo	LOG de hemi Total	LOG CRC
<i>T tarara B</i>	MZUSP 106464	31.38	24.12	33.45	2.54	4.78	7.40	12.18	116.33	1.496653	1.382377	1.524396	0.404834	0.679428	0.869232	1.085647	2.065692
<i>T tarara C</i>	MZUSP 106455	33.30	28.29	33.07	2.88	4.75	6.70	11.45	120.55	1.522444	1.451633	1.519434	0.459392	0.676694	0.826075	1.058805	2.081167
<i>T tarara C</i>	MZUSP 106460	36.77	29.83	34.85	2.50	5.29	8.70	13.99	128.37	1.565494	1.474653	1.542203	0.39794	0.723456	0.939519	1.145818	2.108464
<i>T tarara C</i>	MZUSP 106461	34.01	29.15	36.20	2.91	4.10	7.70	11.80	131.71	1.531607	1.464639	1.558709	0.463893	0.612784	0.886491	1.071882	2.119619
<i>T tarara D</i>	MZUSP 106413	32.46	23.97	30.70	2.31	4.02	6.80	10.82	113.59	1.511349	1.379668	1.487138	0.363612	0.604226	0.832509	1.034227	2.05534
<i>T tarara D</i>	MZUSP 106434	32.08	23.38	33.21	3.09	4.22	7.30	11.52	110.62	1.506234	1.368845	1.521269	0.489958	0.625312	0.863323	1.061452	2.043834
<i>T tarara D</i>	MZUSP 106435	22.23	17.30	23.53	2.24	4.20	6.00	10.20	78.55	1.346939	1.238046	1.371622	0.350248	0.623249	0.778151	1.0086	1.895146
<i>T tarara D</i>	MZUSP 106436	28.20	21.66	28.94	2.14	3.71	7.50	11.21	100.44	1.450249	1.335658	1.461499	0.330414	0.569374	0.875061	1.049606	2.001907
<i>T tarara D</i>	MZUSP 106441	21.07	17.00	25.07	1.73	3.45	6.30	9.75	75.98	1.323665	1.230449	1.399154	0.238046	0.537819	0.799341	0.989005	1.880699
<i>T tarara D</i>	MZUSP 106443	21.77	17.64	23.99	2.53	3.22	4.30	7.52	78.38	1.337858	1.246499	1.38003	0.403121	0.507856	0.633468	0.876218	1.894205
<i>T tarara D</i>	MZUSP 106445	21.80	17.51	24.52	1.47	4.18	3.50	7.68	78.30	1.338456	1.243286	1.38952	0.167317	0.621176	0.544068	0.885361	1.893762
<i>T tarara E</i>	MZUSP 106423	17.78	12.44	20.34	0.76	2.94	3.40	6.34	61.15	1.249932	1.09482	1.308351	-0.11919	0.468347	0.531479	0.802089	1.786396
<i>T tarara E</i>	MZUSP 106426	20.46	16.11	22.70	1.92	2.78	4.50	7.28	73.54	1.310906	1.207096	1.356026	0.283301	0.444045	0.653213	0.862131	1.866524
<i>T tarara E</i>	MZUSP 106428	33.88	26.24	34.37	2.66	2.83	6.50	9.33	117.61	1.529943	1.418964	1.53618	0.424882	0.451786	0.812913	0.969882	2.070444
<i>T tarara E</i>	MZUSP 106429	21.28	17.67	23.78	1.57	5.13	5.40	10.53	76.95	1.327972	1.247237	1.376212	0.1959	0.710117	0.732394	1.022428	1.886209
<i>T teyumirim</i>	MNHNP 6666	24.94	17.46	25.30	1.49	3.29	5.00	8.29	84.71	1.396896	1.242044	1.403121	0.173186	0.517196	0.69897	0.918555	1.927935
<i>T teyumirim</i>	MNHNP 6669	25.48	19.63	25.64	1.53	3.61	6.00	9.61	90.28	1.406199	1.29292	1.408918	0.184691	0.557507	0.778151	0.982723	1.955592
<i>T teyumirim</i>	MNHNP 7864	25.28	19.21	26.40	1.77	4.46	5.80	10.26	92.52	1.402777	1.283527	1.421604	0.247973	0.649335	0.763428	1.011147	1.966236
<i>T teyumirim</i>	MNHNP 7886	26.56	18.99	25.15	2.28	4.90	6.30	11.20	91.45	1.424228	1.278525	1.400538	0.357935	0.690196	0.799341	1.049218	1.961184
<i>T teyumirim</i>	MNHNP 7889	22.74	16.03	24.88	1.90	3.53	3.90	7.43	81.63	1.35679	1.204934	1.39585	0.278754	0.547775	0.591065	0.870989	1.91185
<i>T teyumirim</i>	MNHNP 7907	23.62	18.77	25.67	1.52	2.47	5.40	7.87	87.19	1.37328	1.273464	1.409426	0.181844	0.392697	0.732394	0.895975	1.940467
<i>T teyumirim</i>	MNHNP 8507	23.86	17.93	25.90	1.55	3.92	6.20	10.12	86.12	1.37767	1.25358	1.4133	0.190332	0.593286	0.792392	1.005181	1.935104
<i>T xanthochilus A</i>	MZUSP 106310	32.27	23.37	34.25	1.73	3.27	7.30	10.57	115.23	1.508799	1.368659	1.534661	0.238046	0.514548	0.863323	1.024075	2.061566
<i>T xanthochilus A</i>	MZUSP 106312	23.76	17.51	25.80	1.08	1.96	4.50	6.46	83.48	1.375846	1.243286	1.41162	0.033424	0.292256	0.653213	0.810233	1.921582

ID	tombo	comp Cabeça	comp Coxa	compPe	larg Tronco	comp Tronco	comp Lobo	Hemi Total	CRC	LOG de comp Cabeça	LOG de comp Coxa	LOG de compPe	LOG de larg TroncoL	LOGde comp Tronco	LOG de comp Lobo	LOG de hemi Total	LOG CRC
<i>T xanthochilus B</i>	MZUSP 106344	30.24	23.34	35.09	1.78	4.97	7.50	12.47	114.46	1.480582	1.368101	1.545183	0.25042	0.696356	0.875061	1.095866	2.058654
<i>T xanthochilus B</i>	MZUSP 106346	31.41	25.19	34.13	1.89	4.71	7.80	12.51	122.03	1.497068	1.401228	1.533136	0.276462	0.673021	0.892095	1.097257	2.086467
<i>T xanthochilus B</i>	MZUSP 106349	30.06	23.74	34.63	2.00	3.60	5.10	8.70	112.50	1.477989	1.375481	1.539452	0.30103	0.556303	0.70757	0.939519	2.051153
<i>T xanthochilus B</i>	MZUSP 106351	31.28	26.44	36.59	2.58	3.88	6.90	10.78	125.38	1.495267	1.422261	1.563362	0.41162	0.588832	0.838849	1.032619	2.098228
<i>T xanthochilus B</i>	MZUSP 106352	35.36	25.82	35.76	2.71	3.13	6.50	9.63	122.78	1.548512	1.411956	1.553398	0.432969	0.495544	0.812913	0.983626	2.089128
<i>T xanthochilus B</i>	UFMT-R 2763	25.21	19.28	29.78	2.06	2.22	5.80	8.02	91.32	1.401573	1.285107	1.473925	0.313867	0.346353	0.763428	0.904174	1.960566
<i>T xanthochilus B</i>	UFMT-R 2764	24.73	19.29	29.24	1.34	3.81	6.00	9.81	88.88	1.393224	1.285332	1.465977	0.127105	0.580925	0.778151	0.991669	1.948804
<i>T xanthochilus B</i>	UFMT-R 2766	23.28	16.45	25.84	1.62	1.57	4.80	6.37	81.80	1.366983	1.216166	1.412293	0.209515	0.1959	0.681241	0.804139	1.912753
<i>T xanthochilus B</i>	UFMT-R 406	21.25	15.47	23.07	2.05	2.31	4.20	6.51	72.76	1.327359	1.18949	1.363048	0.311754	0.363612	0.623249	0.813581	1.861893
<i>T xanthochilus B</i>	UFMT-R 407	19.17	15.07	23.20	1.57	2.55	4.10	6.65	67.82	1.282622	1.178113	1.365488	0.1959	0.40654	0.612784	0.822822	1.831358
<i>T xanthochilus B</i>	UFMT-R 408	29.59	21.84	32.99	2.30	5.18	7.90	13.08	110.67	1.471145	1.339253	1.518382	0.361728	0.71433	0.897627	1.116608	2.04403
<i>T xanthochilus B</i>	UFMT-R 410	21.85	17.43	25.73	2.22	3.16	7.20	10.36	76.82	1.339451	1.241297	1.41044	0.346353	0.499687	0.857332	1.01536	1.885474
<i>T xanthochilus B</i>	UFMT-R 6888	29.66	24.19	33.67	2.46	2.43	5.50	7.93	118.98	1.472171	1.383636	1.527243	0.390935	0.385606	0.740363	0.899273	2.075474
<i>T xantochilus C</i>	MZUSP 106397	29.98	21.51	30.93	2.05	3.32	6.20	9.52	108.05	1.476832	1.33264	1.49038	0.311754	0.521138	0.792392	0.978637	2.033625
<i>T xantochilus C</i>	MZUSP 106400	19.51	15.10	22.55	0.99	1.77	3.20	4.97	68.10	1.290257	1.178977	1.353147	-0.00436	0.247973	0.50515	0.696356	1.833147
<i>T xantochilus D</i>	MZUSP 106322	28.90	22.01	31.00	1.82	4.70	7.20	11.90	105.76	1.460898	1.34262	1.491362	0.260071	0.672098	0.857332	1.075547	2.024321
<i>T xantochilus D</i>	MZUSP 106331	30.77	24.58	34.83	1.93	3.44	6.90	10.34	115.66	1.488127	1.390582	1.541953	0.285557	0.536558	0.838849	1.014521	2.063183
<i>T xantochilus D</i>	MZUSP 106334	31.69	24.32	30.71	2.30	4.80	7.70	12.50	116.11	1.500922	1.385964	1.48728	0.361728	0.681241	0.886491	1.09691	2.06487
<i>T xantochilus D</i>	MZUSP 106336	31.54	23.73	31.80	2.00	2.86	7.70	10.56	109.79	1.498862	1.375298	1.502427	0.30103	0.456366	0.886491	1.023664	2.040563
<i>T xantochilus D</i>	MZUSP 106342	30.68	23.92	32.86	1.86	3.46	8.00	11.46	109.07	1.486855	1.378761	1.516668	0.269513	0.539076	0.90309	1.059185	2.037705
<i>T xantochilus D</i>	UFMT-R 2650	27.79	21.95	32.37	1.78	2.45	5.70	8.15	100.17	1.443889	1.341435	1.510143	0.25042	0.389166	0.755875	0.911158	2.000738
<i>T xantochilus E</i>	MZUSP 106284	29.09	22.13	31.17	2.15	3.93	7.10	11.03	108.30	1.463744	1.344981	1.493737	0.332438	0.594393	0.851258	1.042576	2.034628

