



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Zoologia

UnB

Variações morfológicas nos hemipenes de
Gymnodactylus Spix 1825 (Squamata,
Phyllodactylidae)

Autor: Welington de Araújo Coelho
Orientadora: Dra. Julia Klaczko

Brasília-DF
2020

Wellington de Araújo Coelho

VARIAÇÕES MORFOLÓGICAS NOS HEMIPENES DE *GYMNODACTYLUS* SPIX 1825
(SQUAMATA, PHYLLODACTYLIDAE)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia da Universidade de Brasília como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Orientadora: Julia Klaczko

Brasília
2020



Universidade de Brasília

Wellington de Araújo Coelho

Variações morfológicas nos hemipenes de *Gymnodactylus* Spix 1825 (Squamata,
Phyllodactylidae)

Esta Dissertação foi julgada adequada para obtenção do Título de Mestre e aprovada em sua forma final pelo Programa de Pós-graduação em Zoologia.

Professora Dra. Julia Klaczko

Orientadora

Universidade de Brasília - UnB

Professor Dr. Pedro Murilo Sales Nunes

Membro Externo, não vinculado ao Programa

Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

Professor Dr. Reuber Albuquerque Brandão

Membro Interno, vinculado ao Programa

Universidade de Brasília - UnB

Professor Dr. José Roberto Pujol Luz

Membro Suplente

Universidade de Brasília - UnB

À “dona Maria” Sueli de Araújo, minha mãe.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a minha família que sempre me apoia em tudo que me meto a fazer, sei que estive ausente nos últimos meses, até mais meses que cabem em um ano só, mas esse mestrado não foi apenas o projeto que apresento aqui, foi também um período em que pude aprender coisas novas, conhecer pessoas, compartilhar e trabalhar bastante.

Sou extremamente grato à minha orientadora Julia Klaczko por ter aceitado orientar uma pessoa totalmente desconhecida “caindo de paraquedas” em sua sala depois de um e-mail, e com quem aprendi bastante (“bastante” já resume muita coisa que não caberia aqui).

Ao Anderson, Patrícia e Piktör por diversas horas de conversa no laboratório, algumas delas até tarde da noite, sobre “genitálias” e não só dos duplos sentidos que esse tema trás, mas também sobre de tudo um pouco, até o que poderíamos “inventar” para melhorar os trabalhos no laboratório.

Às pessoas que fizeram o campo de Serra da Mesa acontecer, Reuber, Daniel (Velho-do-rio), Rogerio, Ana Cecília, Bia, Zé (Menino-do-rio), Maud, Larissa e Sara que trabalharam muito capinando e quebrando cupinzeiros isolados do mundo por alguns dias, principalmente a Larissa e Sara que puderam ficar até o final.

À Juliana e ao Pedro Paulo por me acompanharem no campo, que mesmo não encontrássemos nenhum *Gymnodactylus*, foi muito boa a companhia de vocês.

À todas as pessoas do “Anato Team”, Verônica, Isabela, Ana Carolina, Gabriel, Aninha, não vai dar pra listar todos aqui, que agradeço por ter aprendido muito e por ter tido a oportunidade de ter compartilhado alguma coisa.

Ao professor Miguel, à Juliana e ao André por terem me recebido e ajudado na USP. Apesar dos poucos dias que estive aí, as conversas ajudaram bastante.

À Bell e ao Arthur Sena que que nas inúmeras horas de campo me incentivaram a fazer uma pós-graduação.

À CAPES pela bolsa, à UnBCerrado por ter financiado parte do projeto, e ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da UnB pelo apoio financeiro e logístico. Agradeço também a todos que contribuíram, direta ou indiretamente, para a realização deste trabalho (e pelos fatores conexos), e as amizades que fiz nestes dois anos de mestrado.

“Mude.

Mas comece devagar, porque a direção é mais importante que a velocidade.

Mude de caminho, ande por outras ruas, observando os lugares por onde você passa.

Veja o mundo de outras perspectivas.

Descubra novos horizontes.

Não faça do hábito um estilo de vida.

Ame a novidade.

Tente o novo todo dia.

O novo lado, o novo método, o novo sabor, o novo jeito, o novo prazer, o novo amor.

Busque novos amigos, tente novos amores.

Faça novas relações.

Experimente a gostosura da surpresa.

Troque esse monte de medo por um pouco de vida.

.....

Mude.

Dê uma chance ao inesperado.

....

Lembre-se de que a Vida é uma só, e decida-se por arrumar um outro emprego, uma nova ocupação, um trabalho mais prazeroso, mais digno, mais humano.

....

Você conhecerá coisas melhores e coisas piores, mas não é isso o que importa.

O mais importante é a mudança, o movimento, a energia, o entusiasmo.

Só o que está morto não muda!”

RESUMO

Os hemipênis evoluem de forma rápida quando comparado com outras estruturas morfológicas. São amplamente utilizados para estudos em sistemática e evolução, como traço importante para diagnosticar espécies, gêneros e famílias, inclusive para diferenciar espécies crípticas. No intuito de compreender a diversidade morfológica dos hemipênis das lagartixas do gênero *Gymnodactylus*, eu dividi este trabalho em dois capítulos. No primeiro capítulo descrevo a morfologia dos hemipênis do gênero analisando 11 de 16 das taxa conhecidos para o gênero. A morfologia dos hemipênis de *Gymnodactylus* segue a forma básica dos geckonídeos, apresentando tronco comprido e ápice volumoso, podendo ser bilobados ou semibilobados, ornamentados por cálices. O tronco, na sua maioria, não apresenta ornamentações. As principais diferenças entre as espécies estão na forma em que essas estruturas estão arranjadas, na maneira em que os cálices cobrem o lobo na face assulcada, bem como nas ornamentações da faixa (depressão) dos lobos. Os hemipênis das possíveis espécies crípticas se mostraram bastante distintos, corroborando a importância deste órgão para diagnosticar espécies. No segundo capítulo exploro a evolução rápida nos hemipênis dos *Gymnodactylus amarali* isolados nas ilhas formadas pelo enchimento do reservatório de Serra da Mesa em Minaçu-GO. Em pouco mais de 20 anos ocorreram mudanças alométricas na morfologia dos hemipênis das populações das ilhas. As populações nas ilhas apresentaram alometria negativa nos lobos dos hemipênis e expressiva variação fenotípica, um possível indicador de oportunidade para seleção associada à seleção sexual destes animais.

Palavras-chave: Hemipênis; morfologia; espécies crípticas; evolução, evolução rápida.

ABSTRACT

Hemipenis evolve quickly when compared to other morphological structures. They are widely used for studies in systematics and evolution, as an important feature to diagnose species, genera, and families, including to differentiate cryptic species. In order to understand the morphological diversity of the hemipenis of the geckos of the genus *Gymnodactylus*, I divided this work into two chapters. In the first chapter, I describe the morphology of the hemipenis of the genus by analyzing 11 of 16 of the known rates for the genus. The morphology of the *Gymnodactylus* hemipenis follows the basic shape of the common geckos, presenting a long trunk and a voluminous apex, which can be bilobed or semi-bilobed, decorated with chalices. The trunk, for the most part, has no ornamentation. The main differences between species are in the way in which these structures are arranged, in the way in which the chalices cover the lobe on the stricken face, as well as in the ornamentation of the band (depression) of the wolves. The hemipenis of the possible cryptic species proved to be quite distinct, corroborating the importance of this organ for diagnosing species. In the second chapter, I explore the rapid evolution in the hemipenis of *Gymnodactylus amarali* isolated on the islands formed by the filling of the Serra da Mesa reservoir in Minaçu-GO. In just over 20 years, there were allometric changes in the hemipenis morphology of island populations. The populations on the islands showed negative allometry in the lobes of the hemipenis and significant phenotypic variation, a possible indicator of opportunity for selection associated with the sexual selection of these animals.

Keywords: Hemipenis; morphology; cryptic species; evolution, rapid evolution.

SUMÁRIO

Introdução Geral	15
Capítulo I – Variação na morfologia dos hemipênis do gênero <i>Gymnodactylus</i> Spix 1825	20
Introdução	20
Material e Métodos	24
Resultados	28
<i>Gymnodactylus darwinii</i>	31
<i>Gymnodactylus</i> sp.1	32
<i>Gymnodactylus</i> sp.2	33
<i>Gymnodactylus</i> sp.3	34
<i>Gymnodactylus geckoides</i>	35
<i>Gymnodactylus amarali</i>	37
Clado B	37
Clado C	38
Clado D	39
Clado E	40
Clado F	41
Clado G	42
Discussão	44
Capítulo II – Alometria nos hemipênis de <i>Gymnodactylus amarali</i> Barbour 1925 em populações isoladas por 23 anos em ilhas artificiais no Brasil central	48
Introdução	48
Material e Métodos	51
Resultados	55
Discussão	60

Conclusões.....	63
-----------------	----

Referências Bibliográficas.....	64
---------------------------------	----

Lista de Ilustrações e Figuras

Figura 1 – Indivíduo de <i>Gymnodactylus amarali</i> Barbour 1925, onde é possível se observar umas das características diagnósticas, dedos nus (sem lamelas). Foto: Welington de Araújo Coelho.....	20
Figura 2 – Mapa de distribuição das espécies de <i>Gymnodactylus</i> , adaptada de Cassimiro (2010) e Domingos <i>et al.</i> (2014), seguindo as localidades descritas pelos autores.	22
Figura 3 – Arvore do gênero <i>Gymnodactylus</i> Spix 1825 construída por notação parentética através dos dados disponíveis em Cassimiro (2010) e Domingos <i>et al.</i> (2014).	23
Figura 4 – Identificação das faces e partes do hemipênis de <i>Gymnodactylus amarali</i> – Clado B.	27
Figura 5 – Vista geral dos hemipênis das espécies de <i>Gymnodactylus</i> do grupo <i>darwinii</i> . A) <i>Gymnodactylus dawinii</i> ; B) <i>Gymnodactylus</i> sp.1; C) <i>Gymnodactylus</i> sp.2; e D) <i>Gymnodactylus</i> sp.3.....	29
Figura 6 – Vista geral dos hemipênis das espécies de <i>Gymnodactylus</i> do grupo <i>geckoides</i> que envolvem <i>G. geckoides</i> e <i>G. amarali</i> e seus Clados.....	30
Figura 7 – Hemipênis de <i>Gymnodactylus darwinii</i> . Indivíduo MTR 12450, provenientes da Floresta Nacional dos Goytacazes, Linhares - ES.....	31
Figura 8 – Hemipênis de <i>Gymnodactylus</i> sp.1. Indivíduo MRT 16143, proveniente de Canavieiras – BA.....	32
Figura 9 – Hemipênis de <i>Gymnodactylus</i> sp.2. Indivíduo 973243. proveniente da Mata do Catolé, Maceió - AL.	34
Figura 10 – Hemipênis de <i>Gymnodactylus</i> sp.3, possível espécie nova. Indivíduo UFMG 02175, proveniente do Sul do seguimento setentrional da Cadeia do Espinhaço, Grão Mogol - MG.	35

Figura 11 – Hemipênis de <i>Gymnodactylus geckoides</i> . Indivíduo LACV 3288, proveniente de Mossoró - RN.	36
Figura 12 – Hemipênis de <i>Gymnodactylus amarali</i> do Clado B. Indivíduo LACV 3236, proveniente de Nova Xavantina - MT.	37
Figura 13 – Hemipênis de <i>Gymnodactylus amarali</i> do Clado C. Indivíduo CHUNB 67393, proveniente de Pirenópolis - Goiás.....	38
Figura 14 – Hemipênis de <i>Gymnodactylus amarali</i> do Clado D. Indivíduo CHUNB 67393, proveniente de Minaçu - GO.	40
Figura 15 – Hemipênis de <i>Gymnodactylus amarali</i> do Clado E. Indivíduo CHUNB 63298, proveniente de Barra do Graças, Mato Grosso.....	41
Figura 16 – Hemipênis de <i>Gymnodactylus amarali</i> do Clado F. Indivíduo CHUNB 11514, proveniente de Palmas - TO.	42
Figura 17 – Hemipênis de <i>Gymnodactylus amarali</i> do Clado G. Indivíduo CHUNB 37088, proveniente de Paranã, Tocantins.	43
Figura 18 - Pontos de coleta de Amorim et al. (2017) em 2011 no reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás. Ilhas (I) 34, 35, 37, 38 e X, e áreas de margem (M) 1, 2, 3, 4 e 5. Figura original retirada do material suplementar de Amorim et al. (2017).	51
Figura 19 - Figura de exemplo das medidas tomadas nos indivíduos (esquerda) e nos hemipênis (direita) de <i>Gymnodactylus amarali</i> de Serra da Mesa-GO.	53
Figura 20 – Box plot evidenciando a distribuição dos dados não log-transformados de cada medida nas ilhas e margem.	56
Figura 21 – Regressões lineares comparando traços não genitais (Largura da Cabeça, Comprimento do Fêmur e Comprimento da Tíbia) e genitais (Comprimento, largura do Logo e Tronco dos Hemipênis) transformados em logaritmos versus o Comprimento rostro-cloacal (CRC) nas Ilhas e Margem em Serra da Mesa.	57

Lista de Tabelas

Tabela 1 - Espécimes analisados do gênero <i>Gymnodactylus</i> com suas respectivas identificações com acrônimo das coleções, estado do hemipênis aos ser removido e localidade.	25
Tabela 2 – Estatística descritiva para traços genitais e não genitais: Média (mm), Desvio Padrão (DP) e Coeficiente Intraclasse (ICC), mostrando receptibilidade.	55
Tabela 3 – Resultados do teste-t para diferenças nas medidas entre ilhas e margem.....	56
Tabela 4 – Resultado da ANCOVA para diferenças entre Ilhas e Margem, Estatísticas de F e valores P para cada traço analisado.	58
Tabela 5 - Estatísticas descritiva da regressão das características versus tamanho do corpo (CRC). Em que: <i>b</i> - Coeficiente alométrico (coeficiente de inclinação) da OLS; <i>r</i> ² - coeficiente de determinação; <i>P</i> - significância do desvio da inclinação de 1; CV - coeficiente de variação (%); e CV' - coeficiente de variação que o traço teria se o tamanho do corpo fosse mantido constante (porcentagem da dispersão ao redor do eixo principal).....	59

VARIAÇÕES MORFOLÓGICAS NOS HEMIPENES DE
GYMNODACTYLUS SPIX 1825 (SQUAMATA,
PHYLLODACTYLIDAE)

Introdução Geral

Em animais de fecundação interna, a genitália, além da relação direta com reprodução, tem grande papel no processo de especiação, pois mudanças evolutivas na morfologia genital podem afetar a compatibilidade reprodutiva entre populações, levando ao isolamento reprodutivo e, conseqüentemente, à especiação (Langerhans, Anderson, & Heinen-Kay, 2016). A genitália masculina evolui de forma rápida e divergente. No entanto, ainda temos compreensão limitada de como a evolução genital influencia na forma e na velocidade da especiação (Eberhard, 2011; Klaczko, Ingram, & Losos, 2015).

A genitália masculina é comumente utilizada em estudos evolutivos, uma vez que é um órgão fácil de acesso e manipulação, ao contrário da genitália feminina, formada por tecidos moles e alojada internamente no corpo da fêmea (Simmons, 2014). Além disso, a genitália masculina é muito variável em forma e tamanho, sendo mais variável e divergente do que outras estruturas morfológicas. Mesmo em grupos próximos, a genitália masculina apresenta alto grau de diferenciação, conferindo alto potencial taxonômico (Arnold, 1986; Eberhard, 2009; Langerhans *et al.*, 2016).

Dentre as principais proposições sobre a evolução da genitália, a hipótese da “chave-fechadura” foi proposta na era pré-Darwiniana, por Dufour em 1848 (Arnqvist, 1997; Simmons, 2014), e possui apelo intuitivo de um encaixe mecânico. Segundo esta hipótese, a forma da genitália masculina evolui para ser espécie-específica, invariável e única (a chave), se encaixando adequadamente na genitália feminina (a fechadura). Desta forma, impede o acasalamento entre espécies diferentes, propiciando o isolamento reprodutivo pré-copulatório (Arnqvist, 1997).

Darwin (1871) no livro “*The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*”, separa os traços sexuais em primários, ao se referir às genitálias feminina e masculina, e traços secundários, relacionados ao dimorfismo sexual, sugerindo que a seleção sexual atua

principalmente nesses traços secundários, o que exclui a genitália da seleção sexual (Arnqvist, 1997).

Mais de 100 anos depois, o biólogo Ernst Mayr sugere, em seu livro de 1963 “*Animal species and evolution*”, que traços da genitália evoluem de maneira neutra ou quase neutra. Segundo ele, os órgãos genitais são estruturas protegidas da seleção natural, uma vez que não estão em interação direta com o meio, e assim, livres para divergir de forma aleatória, sob efeito de pleiotropia (um gene regulando vários fenótipos). Assim, segundo Mayr, a variação da genitália é um resultado da evolução de caracteres geneticamente correlacionados, que codificam tanto características de morfologia geral quanto características genitais. Mudanças nos caracteres morfológicos sob efeito de seleção ao meio causam variações na morfologia genital de forma dependente, mas não direcional (Arnqvist, Thornhill, & Rowe, 1997; Hosken & Stockley, 2004; Simmons, 2014).

Uma das primeiras discussões que incluem a genitália na seleção sexual foi feita por William Eberhard, em 1985, propõem que a genitália masculina evolui por seleção críptica das fêmeas (*Cryptic Female Choice*), ou seja, por seleção sexual pós-cópula. Esta hipótese propõe que a morfologia dos órgãos genitais masculinos funcione como dispositivos táteis para estimular a fêmea, no qual alguns “desenhos genitais masculinos” podem ser favorecidos, pois resultam em estimulação mais efetiva da fêmea ou se ajustam mecanicamente de maneira mais apropriada à morfologia genital feminina. A seleção da genitália masculina se daria logo após o início da cópula pelas fêmeas, e sua escolha favoreceria algumas formas, ou tamanhos, em detrimento de outros (Eberhard, 2010a).

A escolha críptica de fêmeas não só diz respeito à seleção sexual na evolução genital, mas abre discussão sobre quais dos sexos tem o controle sobre a reprodução. Segundo esta hipótese, as fêmeas tem mecanismos de escolha, manipulando quais eventos reprodutivos são bem-sucedidos ou não, em diferentes estágios do processo reprodutivo, através de mecanismos

físicos ou químicos, para controlar o sucesso de um macho em fertilizar seus óvulos (Eberhard, 1991, 2010a).

Anos mais tarde, Göran Arnqvist em 1997, propôs que a variação na forma das genitálias seria resultado do conflito entre os sexos para o controle das decisões reprodutivas. Segundo esta hipótese, denominada hipótese de co-evolução sexual antagônica (*Sexual Antagonistic Co-evolution*), ou conflito sexual, existe uma guerra armamentista entre os sexos, de forma que os traços genitais masculinos e femininos seriam resultado direto de co-evolução (Arnqvist, 1997). Mudanças na morfologia genital para neutralizar as características sexuais do sexo oposto podem levar ao sucesso reprodutivo. Com isso, novas características adquiridas pelos machos acarretam em mudanças nas fêmeas, visando garantir sua escolha sobre quais machos irão fecundá-la (Arnqvist, 1997; Siva-Jothy & Stutt, 2003; Eberhard, 2010a).

Separar essas hipóteses e defini-las de forma clara é um desafio, dado que possivelmente a evolução da morfologia genital seja resultado da interação de diferentes forças e varie de grupo para grupo (Klaczko, Gilman, & Irschick, 2017). Em Squamata (lagartos e serpentes), a genitália masculina, chamada de hemipênis, é reconhecida por ser muito variável, apresentando diferentes formas, diferentes ornamentações e possui evolução rápida (Eberhard, 2010b; Klaczko *et al.*, 2015).

Hemipênis são um par de estruturas tubulares invertidos dentro do corpo, localizados na base da cauda, que são evertidos apenas no momento da cópula, sendo utilizado um por vez, de forma alternada (Halliday, 1994). Estas estruturas vem sendo tradicionalmente utilizadas em sistemática e evolução, como traço importante para diferenciar espécies crípticas e mesmo diagnosticar espécies, gêneros e famílias (Cope, 1896; Böhme & Ziegler, 2009; Jadin & Parkhill, 2011; Nunes *et al.*, 2012; da Silva *et al.*, 2013; Kohler, Townsend, & Petersen, 2016).

Apesar dos muitos estudos focados na descrição morfológica dos hemipênis, ainda se sabe pouco sobre os processos que geram a variação encontrada. Um estudo recente com

lagartos caribenhos do gênero *Anolis* mostrou que hemipênis podem evoluir até seis vezes mais rápido do que qualquer outra característica não-genital, sugerindo que estes órgãos estão sob efeito da seleção sexual (Klaczko *et al.*, 2015). Por outro lado, uma análise da forma da genitália sugeriu que os hemipênis estão correlacionados com a morfologia dos membros posteriores, sugerindo efeito combinado da pleiotropia e da seleção sexual na sua evolução (Klaczko *et al.*, 2017).

O uso de hemipênis na diagnose de espécies de lagartos é relativamente recente quando comparada ao seu uso em serpentes, mas vários estudos recentes utilizaram o órgão como fonte de caráteres morfológicos para distinção e diagnose de novas espécies (Harvey, Ugueto, & Gutberlet, 2012; Colli *et al.*, 2015; D'Angiolella *et al.*, 2016; Kohler *et al.*, 2016; Quipildor, Quinteros, & Lobo, 2018).

No entanto, são desconhecidas descrições de hemipênis de lagartos do gênero *Gymnodactylus*, sendo este o primeiro trabalho visando caracterizar a variação morfológica nos hemipênis nas espécies do gênero, bem como investigar a sua variação intraespecífica das genitálias masculinas em populações isoladas de *G. amarali* em linhas artificiais a mais de 20 anos.

CAPÍTULO I

VARIAÇÃO NA MORFOLOGIA DOS HEMIPÊNIS DO
GÊNERO *GYMNODACTYLUS* SPIX 1825

Capítulo I – Variação na morfologia dos hemipênis do gênero *Gymnodactylus* Spix 1825

Introdução

Os Gekkotas, grupo que inclui desde pigopodídeos (geckos apodas) até lagartixas de parede comuns, é uma das linhagens mais basais de lagartos (Gamble *et al.*, 2012). No Brasil estão representados por três famílias, superficialmente semelhantes. A família a Gekkonidae possui dois gêneros e seis espécies, Sphaerodactylidae com 16 espécies distribuídas em seis gêneros e Phyllodactylidae com quatro gêneros e 12 espécies (Costa & Bérnils, 2018). Na família Phyllodactylidae o gênero *Gymnodactylus* Spix 1825 (Figura 1), é exclusivamente brasileiro, diagnosticável por não possuírem dilatações ou lamelas nos dedos (Cassimiro, 2010).



Figura 1 – Indivíduo de *Gymnodactylus amarali* Barbour 1925, onde é possível se observar umas das características diagnósticas, dedos nus (sem lamelas). Foto: Wellington de Araújo Coelho.

Vanzolini (2004) em uma revisão taxonomica do gênero *Gymnodactylus* reconheceu três espécies como válidas: *G. guttulatus* Vanzolini, 1982, *G. geckoides* Spix 1825, *G. darwinii* (Gray 1845), sendo esta últimas consideradas subespecies de *G. geckoides* juntamente com e *G. geckoides amarali* Barbour 1925. Posteriormente, Vanzolini (2005) descreveu *G. carvalhoi*. Cassimiro e Rodrigues (2009) reavaliam o status taxonômico desta espécie, sinonimizando-a a *G. amarali*, e no mesmo trabalho, descrevem *G. vanzolinii* (Cassimiro & Rodrigues, 2009).

Desde então são reconhecidas cinco espécies de distribuição bem conhecida (Figura 2), sendo *Gymnodactylus geckoides* Spix 1825 restrito à Caatinga; *G. amarali* Barbour 1925 ao Cerrado; *G. darwinii* (Gray 1845) à Mata Atlântica; *G. guttulatus* Vanzolini, 1982 aos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço em Minas Gerais; e *G. vanzolinii* Cassimiro & Rodrigues, 2009 conhecido somente das vizinhanças de Mucugê, Serra do Sincorá, na Chapada Diamantina, Bahia (Vanzolini, 2004, 2005; Cassimiro & Rodrigues, 2009; Domingos *et al.*, 2014).

Cassimiro (2010) fez grande revisão sistemática do gênero com base em caracteres morfológicos e moleculares. Neste trabalho foram evidenciados dois clados com altos índices de suporte, sendo um deles denominado grupo “*darwinii*” (contendo *G. darwinii*, *G. guttulatus*, *G. vanzolinii*, e três outras espécies, ainda não descritas), e o grupo “*geckoides*” (contendo *G. amarali*, *G. geckoides* e uma terceira espécie ainda não descrita). Domingos *et al.* (2014) em uma análise de dados morfológicos e moleculares da espécie *G. amarali*, recuperaram oito clados monofiléticos e divergentes, sugerindo uma especiação críptica para esta espécie. No entanto, estas novas espécies não foram nomeadas. Sendo assim, o número de táxons dentro gênero, incluindo as novas linhagens, passa de cinco para 16 (Figura 3).

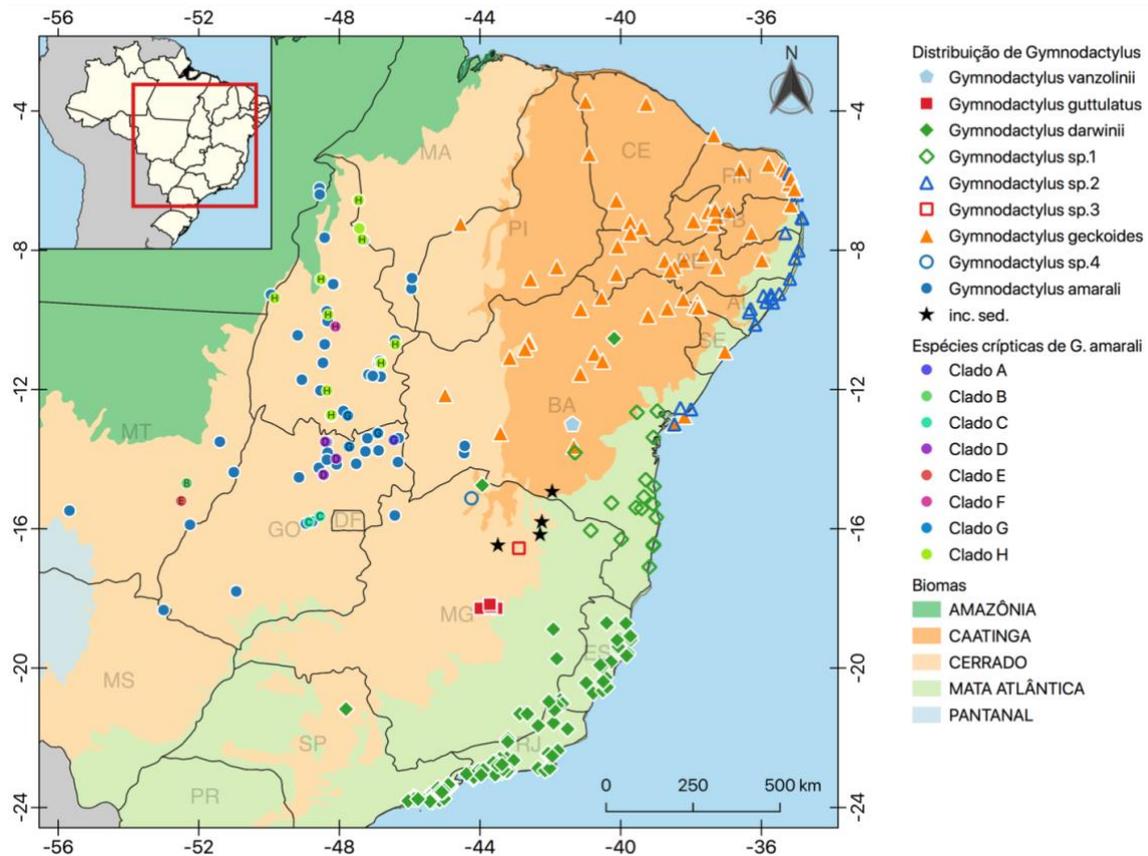


Figura 2 – Mapa de distribuição das espécies de *Gymnodactylus*, adaptada de Cassimiro (2010) e Domingos *et al.* (2014), seguindo as localidades descritas pelos autores.

Linhagens crípticas, como as recuperadas por Domingos *et al.* (2014), são dois ou mais clados distintos que foram classificados como uma única espécie devido à sua similaridade morfológica. Na maioria das vezes, estas espécies são diagnosticadas somente através de técnicas moleculares (Pfenninger & Schwenk, 2007). Contudo, o uso de caracteres hemipenianos tem se mostrado efetivo para distinção e diagnose de espécies crípticas (Kohler, Dehling, & Kohler, 2010; Nunes *et al.*, 2012; Myers & McDowell, 2014).

Este capítulo tem como objetivo descrever a variação na morfologia do hemipênis em lagartos do gênero *Gymnodactylus* Spix 1825, a partir dos táxons apontados nos estudos de Cassimiro (2010) e Domingos *et al.* (2014) e com isso se verificar se estes são validados por uma morfologia hemipeniana distinta e assim, contribuir com o acréscimo de caracteres que possam distinguir os táxons do gênero.

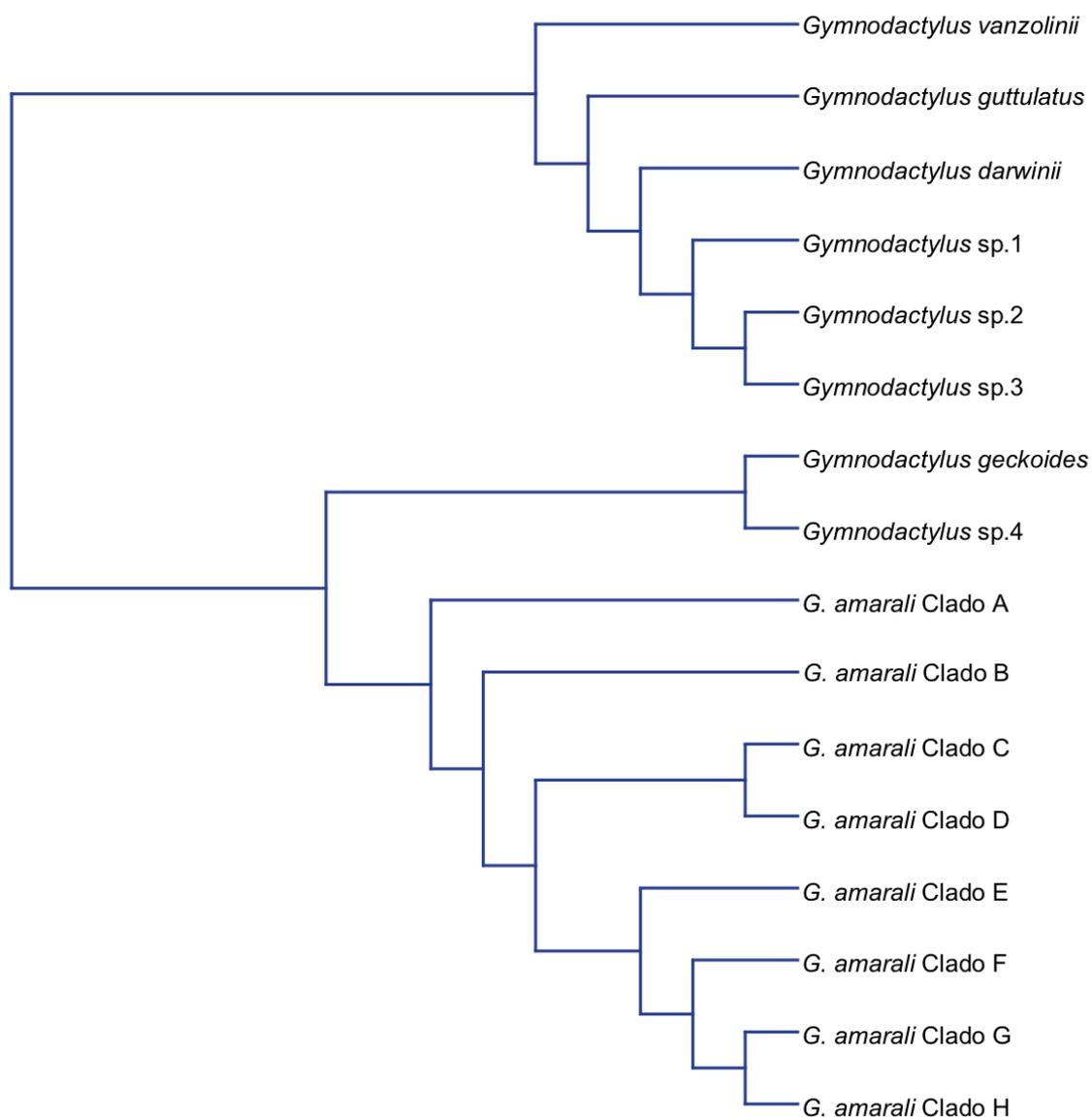


Figura 3 – Arvore do gênero *Gymnodactylus* Spix 1825 construída por notação parentética através dos dados disponíveis em Cassimiro (2010) e Domingos *et al.* (2014).

Material e Métodos

A caracterização das variações morfológicas dos hemipênis nas espécies do gênero *Gymnodactylus* foi feita de a partir da remoção, preparo e análise dos hemipênis de 37 espécimes provenientes das coleções zoológicas do Laboratório de Anatomia Comparada de Vertebrados da Universidade de Brasília (LACV), Laboratório de Fauna e Unidades de Conservação da Universidade de Brasília (LAFUC), Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB), Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e de colaboradores, como Miguel Trefaut Rodrigues, numeração de campo (MTR). A escolha das populações foi feita a partir das localidades analisadas por Cassimiro (2010) e Domingos *et al.* (2014). Os táxons foram nomeados de acordo com os autores citados anteriormente. Os vouchers de cada indivíduo analisado se encontram na Tabela 1.

Analisei 11 taxa dos 16 reconhecidos para *Gymnodactylus*, correspondendo a aproximadamente 70% das linhagens conhecidas. Não obtivemos o empréstimo de espécimes de *G. guttulatus*, da localidade de Diamantina-MG, uma vez a espécie é rara e há pouco exemplares disponíveis em coleções.

Foram removidos apenas um dos hemipênis de cada espécime, sendo selecionados preferencialmente aqueles que se encontravam total ou parcialmente evertidos, em melhores condições de preparação. Os machos que não estavam com hemipênis evertidos foram sexados com base na identificação da glândula proctodeal posterior (De-lima *et al.* 2018).

A remoção e preparação dos hemipênis seguiu uma combinação de técnicas descritas em D'Angiolella *et al.* (2016). Nos espécimes que os hemipênis não foram evertidos quando fixados, a remoção se deu por meio de um pequeno corte longitudinal na base da cauda para expor o hemipênis a ser removido. Para aqueles que estavam parcialmente evertidos ou totalmente evertidos, a remoção se deu na base do hemipênis na cloaca.

Tabela 1 - Espécimes analisados do gênero *Gymnodactylus* com suas respectivas identificações com acrônimo das coleções, estado do hemipênis aos ser removido e localidade.

Espécie	Coleção ID	Estado ao ser removido	Localidade, Município - UF
<i>Gymnodactylus darwinii</i>	MTR 12157	Não Evertido	Floresta Nacional dos Goitacazes, Linhares - ES
<i>Gymnodactylus darwinii</i>	MTR 12078	Não Evertido	Floresta Nacional dos Goitacazes, Linhares - ES
<i>Gymnodactylus darwinii</i>	MTR 12247	Não Evertido	Floresta Nacional dos Goitacazes, Linhares - ES
<i>Gymnodactylus darwinii</i>	MTR 12450	Não Evertido	Floresta Nacional dos Goitacazes, Linhares - ES
<i>Gymnodactylus</i> sp.1	MTR 16216	Não Evertido	Canavieiras - BA
<i>Gymnodactylus</i> sp.1	MTR 16229	Evertido	Canavieiras - BA
<i>Gymnodactylus</i> sp.1	MTR 16143	Evertido	Canavieiras - BA
<i>Gymnodactylus</i> sp.1	MTR 16188	Evertido	Santa Luzia - BA
<i>Gymnodactylus</i> sp.1	MTR 13663	Parcialmente Evertido	Trancoso - BA
<i>Gymnodactylus</i> sp.1	MTR 13501	Parcialmente Evertido	Trancoso - BA
<i>Gymnodactylus</i> sp.2	UFMG 1327	Não Evertido	Prado - BA
<i>Gymnodactylus</i> sp.2	UFMG 1328	Não Evertido	Prado - BA
<i>Gymnodactylus</i> sp.2	- 973243	Parcialmente Evertido	Mata do Catolé, Maceió - AL
<i>Gymnodactylus</i> sp.2	- 983515	Parcialmente Evertido	Mata do Catolé, Maceió - AL
<i>Gymnodactylus</i> sp.2	- 983493	Parcialmente Evertido	Mata do Catolé, Maceió - AL
<i>Gymnodactylus</i> sp.2	- 59069	Não Evertido	Timbaúba - PE
<i>Gymnodactylus</i> sp.2	- 59070	Não Evertido	Timbaúba - PE
<i>Gymnodactylus</i> sp.2	- 59071	Não Evertido	Timbaúba - PE
<i>Gymnodactylus</i> sp.3	UFMG 02175	Não Evertido	Sul do seg. setentrional da Cadeia do Espinhaço, Grão Mogol - MG
<i>Gymnodactylus</i> sp.3	UFMG 02391	Não Evertido	Sul do seg. setentrional da Cadeia do Espinhaço, Grão Mogol - MG
<i>Gymnodactylus</i> sp.3	UFMG 02207	Evertido	Sul do seg. setentrional da Cadeia do Espinhaço, Grão Mogol - MG
<i>Gymnodactylus geckoides</i>	LACV 3282	Evertido	Fazenda Experimental UFERSA, Mossoró - RN
<i>Gymnodactylus geckoides</i>	LACV 3288	Evertido	Fazenda Experimental UFERSA, Mossoró - RN
<i>Gymnodactylus amarali</i> Clado B	LACV 3236	Não Evertido	Nova Xavantina - MT
<i>Gymnodactylus amarali</i> Clado B	CHUNB 55883	Não Evertido	Nova Xavantina - MT
<i>Gymnodactylus amarali</i> Clado B	CHUNB 55887	Não Evertido	Nova Xavantina - MT
<i>Gymnodactylus amarali</i> Clado B	CHUNB 55889	Não Evertido	Nova Xavantina - MT
<i>Gymnodactylus amarali</i> Clado C	CHUNB 38645	Não Evertido	Cocalzinho de Goiás - GO
<i>Gymnodactylus amarali</i> Clado C	CHUNB 38646	Não Evertido	Cocalzinho de Goiás - GO
<i>Gymnodactylus amarali</i> Clado C	CHUNB 67441	Não Evertido	Pirenópolis - GO

<i>Gymnodactylus amarali</i> Clado C	CHUNB 67393	Não Evertido	Pirenópolis - GO
<i>Gymnodactylus amarali</i> Clado D	CHUNB 00832	Não Evertido	Minaçu - GO
<i>Gymnodactylus amarali</i> Clado D	CHUNB 00833	Não Evertido	Minaçu - GO
<i>Gymnodactylus amarali</i> Clado E	CHUNB 63197	Não Evertido	Barra do Garça - MT
<i>Gymnodactylus amarali</i> Clado E	CHUNB 63198	Não Evertido	Barra do Garça - MT
<i>Gymnodactylus amarali</i> Clado F	CHUNB 11514	Não Evertido	Palmas - TO
<i>Gymnodactylus amarali</i> Clado G	CHUNB 37088	Não Evertido	Paraná - TO

Os hemipênis parcialmente evertidos ou não evertidos foram evertidos manualmente utilizando pinças de pontas arredondadas, após os hemipênis ficarem imersos em água morna entre 5 e 10 minutos, até que se tornem maleáveis para facilitar a eversão manual. O material muito velho ou ressecado foi imerso em solução de Hidróxido de Potássio (KOH) em concentração de 2%, por cerca de 20 minutos. Em alguns casos foi feita a injeção cuidadosa de solução de KOH a 1,5% na cavidade central do hemipênis. Para melhor visualização das estruturas de ornamentação, os hemipênis removidos foram preenchidos com vaselina colorida por corante não solúvel em álcool.

Cabe ressaltar que muitos dos hemipênis tiveram de ser evertidos manualmente por estarem totalmente invertidos no corpo dos espécimes ou por estarem apenas parcialmente evertidos (Tabela 1). Nesta eversão manual buscou-se preservar o máximo possível das características dos hemipênis a serem descritos aqui.

Após a preparação, os hemipênis foram fotografados imersos em solução de álcool 70% e foram obtidas imagens das faces sulcada (com sulco-espermático), assulcada (contrária ao sulco espermático) e laterais, com câmera Nikon D7100, objetiva Nikon AF-S VR Micro-Nikkor 105mm f/2.8G IF-ED, com lente close-up Raynox Dcr-250 para maior ampliação.

Os caracteres apontados nas descrições seguem a terminologia hemipenial básica descritos por Dowling & Savage (1960), Klaver & Böhme (1986), Keogh (1999) e Zaher (1999). Devido ao fato de que vários destes termos serem em inglês, optei por adaptá-los para evitar interpretações duvidosas ou imprecisas.

Os hemipênis são divididos em tronco e lobo, sendo o tronco a parte do corpo do hemipênis alongada que sustenta o lobo que, por sua vez, é a parte apical do órgão. A divisão entre tronco e lobo quando distinguíveis, seja por diferenças de formato, constrição lateral ou por ornamentação característica e chamada de “Capítulo”, aqui foram utilizados os termos “capitulado” referindo-se aos hemipênis com essa divisão bem clara, e “não capitulado” quando essa divisão não é evidente. Para forma do hemipênis se seguiu o proposto por Dowling & Savage (1960) que divide em duas formas básicas, forma simples sem divisão dos lobos; bilobados, quando se tem uma divisão clara dos lobos; uma terceira forma empregada é proveniente de “*shallowly-forked*” utilizado por Keogh (1999) que aqui chamados de semi-bilobados, que é quando não há uma divisão tão grande no lobo, levemente bilobado, com a largura do lobo perceptivelmente maior que a da base do hemipênis.

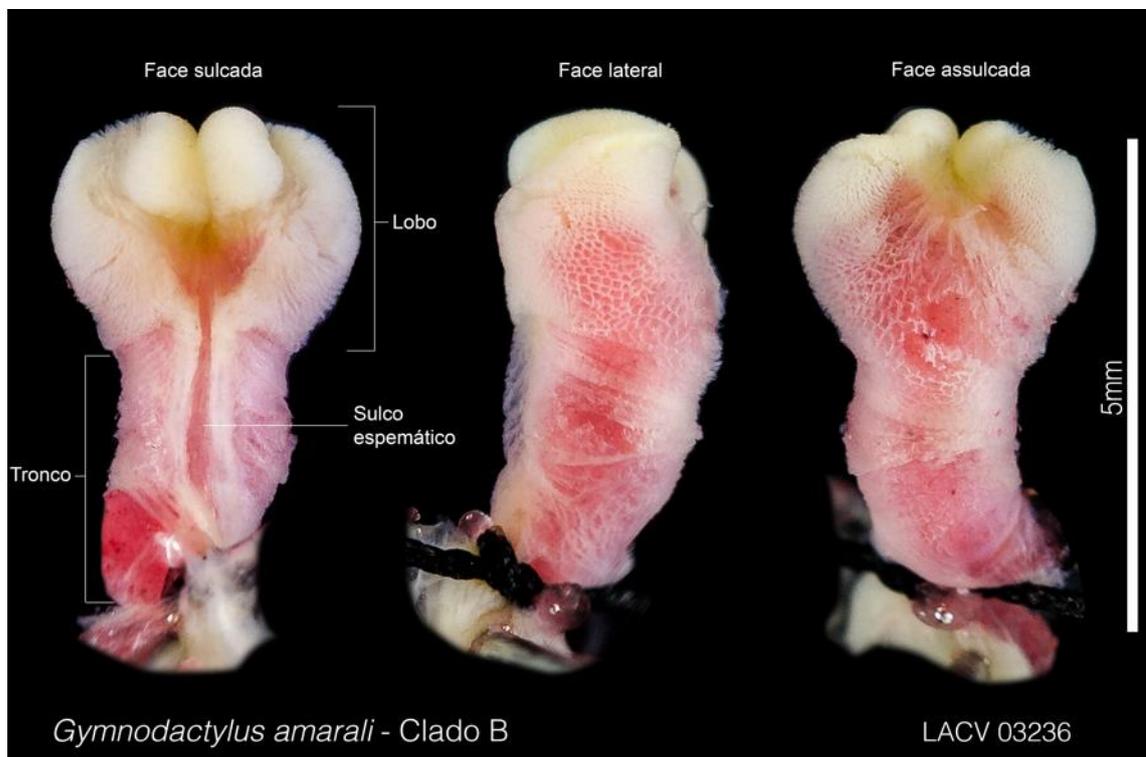


Figura 4 – Identificação das faces e partes do hemipênis de *Gymnodactylus amarali* – Clado B.

O sulco espermático, é o canal de transporte de espermatozoides que fica na superfície do hemipênis. Pode ser simples e indiviso ou se bifurcar em dois canais separados nos lobos. É delimitado por uma porção de pele mais carnosa chamada “lábios” que podem ser “profundos”, quando é evidente um sulco entre os lábios, ou “raso”, quando não há sulco entre os lábios. O sulco também serve de referência para identificar a face ventral do hemipênis, “sulcada”, e a face oposta ou “assulcada” (Figura 4).

As ornamentações que cobrem o órgão podem ser homogêneas e uniformes, porém o mesmo tipo de ornamentação pode variar de tamanho e forma e possuir micro-ornamentações (Dowling & Savage, 1960). Os tipos de ornamentações aqui podem variar em três tipos básicos, “cálices”, “papilas” e “franjas”. Cálices são ornamentações composta por um complexo de cristas unidas em certos pontos e chegam a se assemelharem a células de uma colmeia. Podem também apresentar pequenas depressões complexas em forma de copo com bordas salientes. Acima das cristas que formam o cálice podem existir micro-ornamentações. Papilas são pequenas projeções carnudas arredondadas na extremidade e não calcificadas.

Resultados

Os hemipênis das espécies de *Gymnodactylus* são semibilobados, com lobos cerca de um terço do comprimento total do hemipênis e ornamentados por cálices que possuem ou não papilas como micro-ornamentações. Ambos os lobos possuem uma faixa depressiva ornamentada na face sulcada que, em algumas espécies, se comunica com o sulco espermático. As ornamentações na face assulcada do lobo podem estar presentes somente as extremidades do lobo, na metade do lobo ou em toda sua superfície, sendo que algumas espécies apresentam, no ápice do lobo, uma protuberância de pele (Figura 5 e 6). O sulco espermático pode ter sua porção terminal em uma parte nua entre os lobos, enquanto em outras espécies o sulco segue

entre os lobos. No tronco, o sulco espermático podendo ser profundo ou rasos é bem delimitado por lábios que, em algumas espécies são ornamentados por cálices. O tronco é liso e sem ornamentações na maioria das espécies. Quando ornamentados, possuem alguns poucos cálices próximos à base e apresentam textura estriada.

As diferenças interespecíficas ficam por conta da forma que as ornamentações se distribuem no lobo do hemipênis, variando a forma que cobrem a face assulcada do lobo, se totalmente, parcial ou somente nas extremidades do lobo. Não foram notadas diferenças importantes entre os grupos filogenéticos (Figura 3) *darwinii* (Figura 5) e *geckoides* (Figura 6). A seguir apresento as descrições dos hemipênis de cada táxon.



Figura 5 – Vista geral dos hemipênis das espécies de *Gymnodactylus* do grupo *darwinii*. A) *Gymnodactylus darwinii*; B) *Gymnodactylus* sp.1; C) *Gymnodactylus* sp.2; e D) *Gymnodactylus* sp.3.

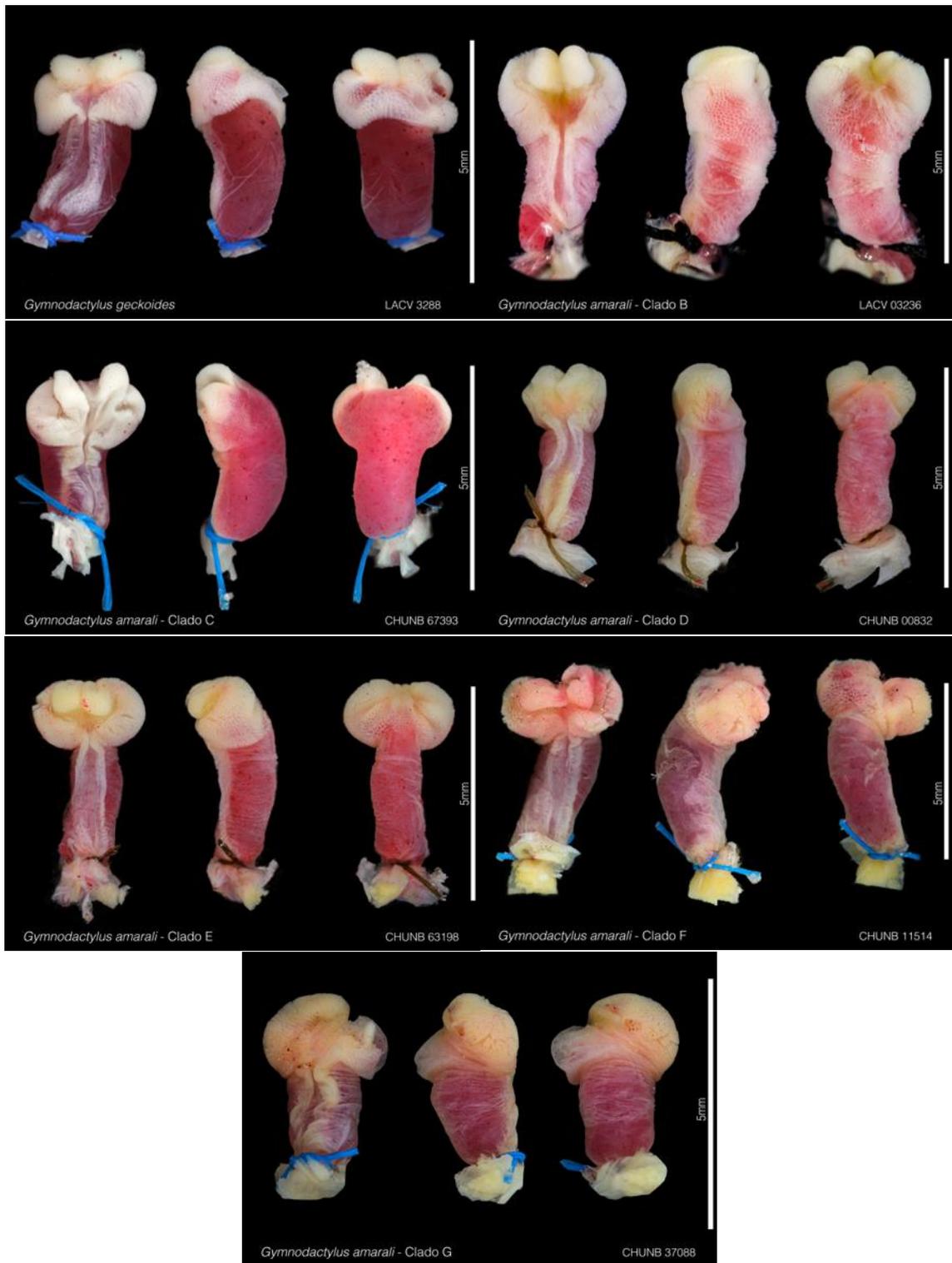


Figura 6 – Vista geral dos hemipênis das espécies de *Gymnodactylus* do grupo *geckoides* que envolvem *G. geckoides* e *G. amarali* e seus Clados.

GYMNODACTYLUS DARWINII

Espécimes utilizados na descrição são provenientes na Floresta Nacional dos Goytacazes, Linhares, estado do Espírito Santo (Tabela 1). Nenhum dos indivíduos foi fixado com hemipênis evertido, sendo a eversão feita manualmente.

Os hemipênis de *Gymnodactylus darwinii* são semibilobados e não capitulados. Seu tronco é longo e liso, de forma cilíndrica, com sulco espermático raso delimitado por lábios sulcais. O lobo é mais largo que o tronco, totalmente sem ornamentações. As extremidades dos lobos possuem maior volume de pele. O sulco espermático se alarga ao chegar entre os lobos e termina entre os lobos, em uma porção de forma triangular (Figura 7).



Figura 7 – Hemipênis de *Gymnodactylus darwinii*. Indivíduo MTR 12450, provenientes da Floresta Nacional dos Goytacazes, Linhares - ES

GYMNODACTYLUS SP.1

Depositados na coleção como *Gymnodactylus darwinii*, indivíduos provenientes de Canavieiras, Santa Luzia e Trancoso, no Estado da Bahia (Tabela 1). Dos seis indivíduos analisados, três indivíduos já estavam com hemipênis totalmente evertido, sendo que apenas um hemipênis foi evertido manualmente.

Os hemipênis de *Gymnodactylus sp.1* são semibilobados e capitulados. Seu tronco é longo, de forma cilíndrica e com sulco espermático bem delimitado por lábios sulcais bem desenvolvidos, ornamentado por cálices, que segue desde a base do hemipênis até à base dos lobos. Na face assulcada do tronco há algumas franjas que se alinham aleatoriamente localizadas apenas próximo à base do hemipênis, o desenho formado por essas franjas se difere em cada indivíduo analisado de *Gymnodactylus sp.1*.



Figura 8 – Hemipênis de *Gymnodactylus sp.1*. Indivíduo MRT 16143, proveniente de Canavieiras – BA.

Lobo mais largo que tronco, ornamentado por cálices micro-ornamentados por papilas. Na face sulcada do lobo os cálices são pequenos, fazendo que suas cristas fiquem mais próximas. Há uma faixa ornamentada por franjas em cada lobo que não se comunicam com o sulco espermático. O sulco espermático se prolonga da base do hemipênis até uma área nua na parte apical, entre os lobos. Cada faixa ornamentada se prolonga da região entre os lobos, onde é mais larga, até ao ápice do lobo, onde forma um sulco profundo. Os cálices são maiores na face assulcada dos lobos, fazendo com que as cristas fiquem mais separadas e cobrindo todo lobo, exceto por uma parte com uma projeção de pele nua entre os lobos (Figura 8).

GYMNODACTYLUS SP.2

Indivíduos identificados na coleção como *Gymnodactylus darwinii*, provenientes dos municípios de Prado-BA, Maceió-AL e Timbaúba-PE (Tabela 1). Dos oito indivíduos analisados, três indivíduos já estavam com hemipênis evertido, e em cinco a eversão foi manual.

Os hemipênis de *Gymnodactylus sp.2* são semibilobados e capitulados, muito semelhantes aos de *Gymnodactylus*. Seu tronco é longo, cilíndrico, com sulco espermático delimitado por lábios sulcais desenvolvidos. Lábios sulcais ornamentado por cálices, que seguem até se unirem à base do lobo. Na face assulcada do tronco há algumas franjas que se alinham aleatoriamente localizadas apenas próximo à base do hemipênis sendo ausentes nas laterais, o desenho formado por essas franjas se difere em cada indivíduo analisado de *Gymnodactylus sp.2*. Esses cálices são ausentes na metade do tronco, sendo a outra metade nua. Lobo mais largo que tronco, ornamentado por cálices micro-ornamentados por papilas. Os cálices são menores na face sulcada do lobo, fazendo que suas cristas fiquem próximas uma das outras. Faixas ornamentadas por franjas em cada lobo, que não se comunicam com o sulco espermático. O sulco espermático se prolonga da base do hemipênis até uma área nua na parte apical, entre os lobos. As faixas ornamentadas começam entre os lobos de uma certa largura e

vai em direção ao ápice do lobo com a mesma largura. Na face assulcada dos lobos, os cálices são maiores fazendo com que as cristas fiquem mais separadas e cobrindo todo lobo, com exceção de uma parte com uma projeção de pele nua entre os lobos (Figura 9).

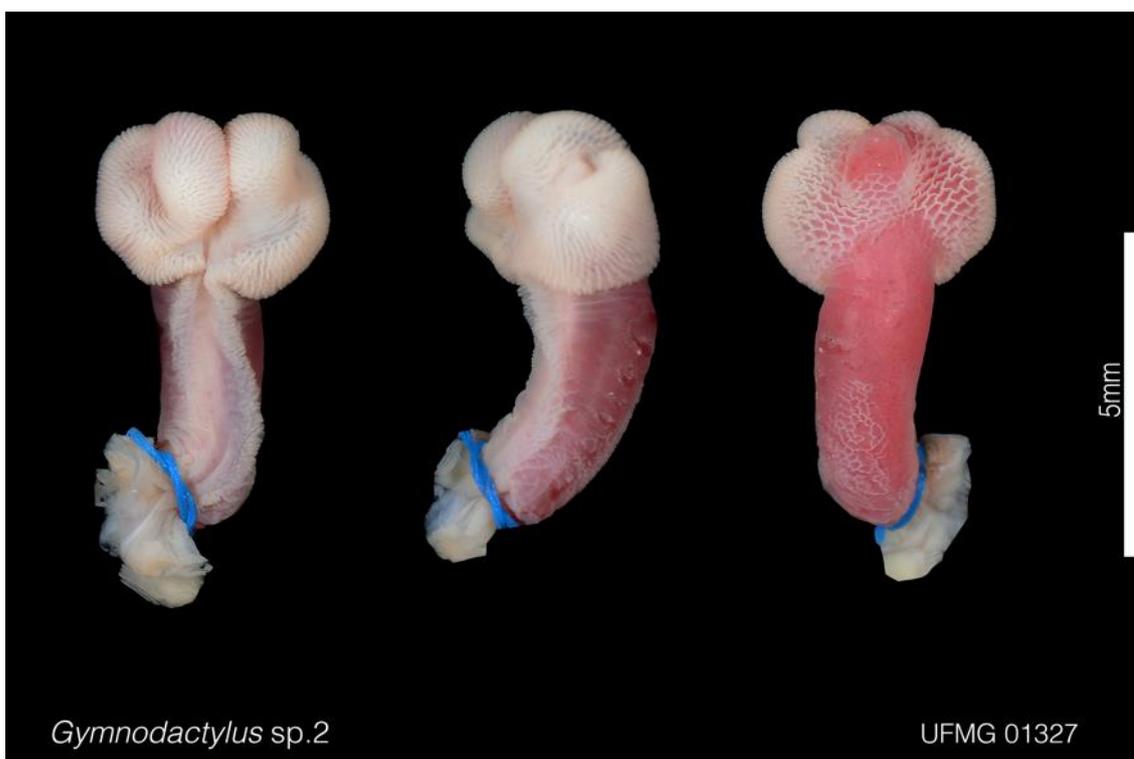


Figura 9 – Hemipênis de *Gymnodactylus* sp.2. Indivíduo 973243. proveniente da Mata do Catolé, Maceió - AL.

***GYMNODACTYLUS* SP.3**

Indivíduos identificados na coleção como *Gymnodactylus* aff. *guttulatus*, provenientes do Sul do seguimento setentrional da Cadeia do Espinhaço, município de Grão Mogol no estado de Minas Gerais. Dos três indivíduos analisados, apenas um estava com hemipênis previamente evertido (Tabela 1).

Os hemipênis de *Gymnodactylus* sp.3 são semibilobados e capitulados. Seu tronco é longo e cilíndrico, com sulco espermático delimitado por protuberâncias volumosas de pele. O sulco espermático é superficial, totalmente desprovido de ornamentações. Lobo mais largo que

tronco, ornamentados por cálices sem micro-ornamentações, na face sulcada esses cálices são de mesmo tamanho com sulcos nos lobos sem comunicação com o sulco espermático, na lateral esses cálices começam a aumentar de tamanho até ficarem bem maiores e rasos na face assulcada. Na região central do lobo, na face assulcada, os cálices se adensam e formam um “V”, mais alto no centro, formando uma protuberância de pele. O sulco espermático se desenvolve da base do hemipênis até uma área nua na parte superior do lobo. (Figura 10).



Figura 10 – Hemipênis de *Gymnodactylus* sp.3, possível espécie nova. Indivíduo UFMG 02175, proveniente do Sul do seguimento setentrional da Cadeia do Espinhaço, Grão Mogol - MG.

GYMNODACTYLUS GECKOIDES

Os espécimes utilizados na descrição são provenientes na Fazenda Experimental da Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA), Mossoró – RN, e estão depositados na coleção de referência do LACV (Tabela 1). Os dois indivíduos utilizados na descrição tiveram seus hemipênis previamente evertidos no momento da fixação.

Os hemipênis de *Gymnodactylus geckoides* são semibilobados e capitulados. Seu tronco é longo e cilíndrico, com sulco espermático delimitado por lábios sulcais desenvolvidos. Lábios sulcais são ornamentados por cálices somente na região mais próxima à cloaca, todo o restante do tronco é totalmente desprovido de ornamentações. Lobo mais largo que o tronco, ornamentado por cálices micro-ornamentados por papilas. Os cálices são pequenos na face sulcada do lobo, fazendo que as cristas fiquem justas. Há uma faixa ornamentada por franjas em cada lobo, que se comunicam com o sulco espermático. O sulco espermático termina em uma área nua entre os lobos. Os cálices são pouco maiores na face assulcada dos lobos, fazendo com que as cristas fiquem mais separadas, cobrindo todo lobo. Há uma região onde a ornamentação é menos densa, havendo uma projeção de pele nua entre os lobos na face assulcada (Figura 11).



Figura 11 – Hemipênis de *Gymnodactylus geckoides*. Indivíduo LACV 3288, proveniente de Mossoró - RN.

GYMNODACTYLUS AMARALI

Clado B

Os espécimes analisados são provenientes em Nova Xavantina-MT e nenhum dos hemipênis estavam previamente evertidos, sendo posteriormente evertidos. Foi acrescentado um espécime não analisado por Domingos et al. (2014) da mesma localidade (Tabela 1).

Os hemipênis de *Gymnodactylus amarali* Clado B são semibilobados e capitulados. Seu tronco é longo e cilíndrico, com sulco espermático profundo, delimitado por lábios sulcais desenvolvidos. Por todo o tronco há textura estriada, sem forma definida.



Figura 12 – Hemipênis de *Gymnodactylus amarali* do Clado B. Indivíduo LACV 3236, proveniente de Nova Xavantina - MT.

Lobo mais largo que o tronco, ornamentado por cálices micro-ornamentados por papilas. Os cálices são pequenos na face sulcada do lobo, fazendo que suas cristas fiquem próximas uma das outras. Em cada lobo há uma faixa ornamentada por papilas ligadas ao o

sulco espermático. O sulco espermático se prolonga entre a base do hemipênis à área nua entre os lobos. Os cálices são maiores na face assulcada dos lobos, fazendo com que as cristas fiquem mais separadas e cobrindo todo lobo (Figura 12).

Clado C

Os espécimes analisados são provenientes dos municípios de Cocalzinho de Goiás e Pirenópolis, ambos no estado de Goiás. Nenhuma dos hemipênis não estavam previamente evertidos, sendo todos evertidos manualmente após a remoção (Tabela 1).

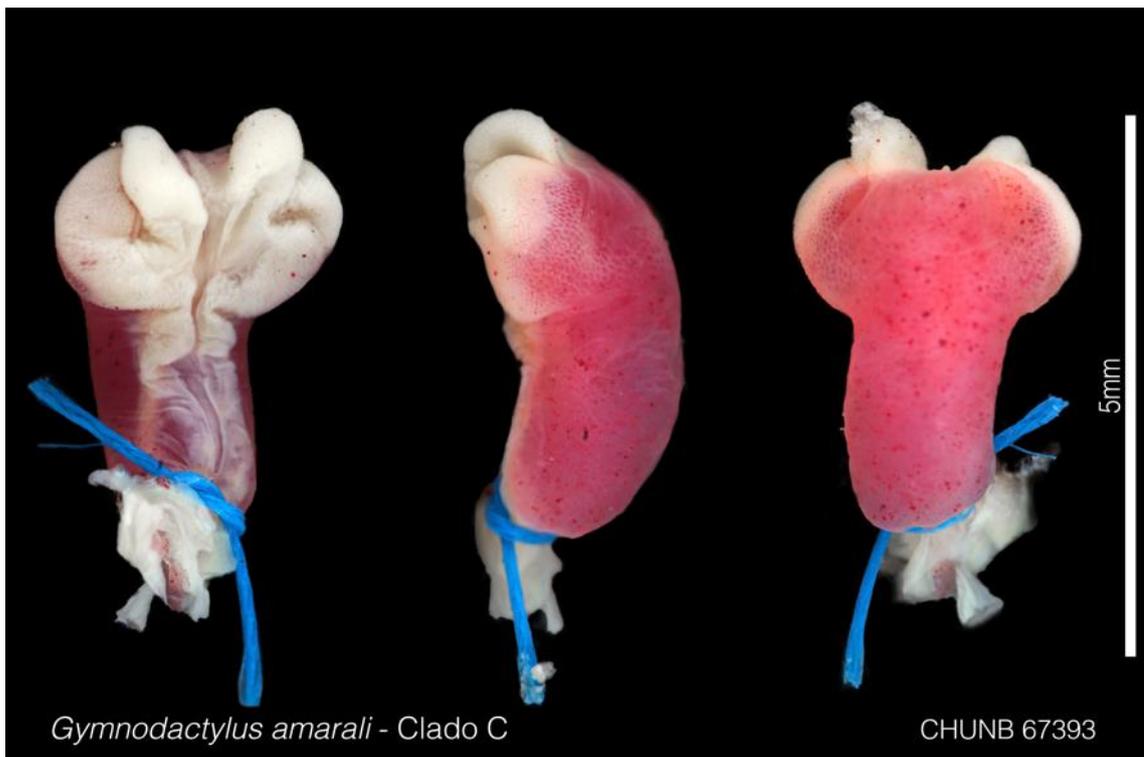


Figura 13 – Hemipênis de *Gymnodactylus amarali* do Clado C. Indivíduo CHUNB 67393, proveniente de Pirenópolis - Goiás.

Os hemipênis de *Gymnodactylus amarali* Clado C são semibilobados e não capitulados. Seu tronco é longo de forma cilíndrica com sulco espermático bem delimitado por lábios sulcais bem desenvolvidos com sulco espermático profundo, todo o restante do tronco (lateral e face assulcada) nu. Lobo mais largo que tronco, ornamentado por cálices micro-ornamentados por

papilas. Na face sulcada do lobo, os cálices são pequenos fazendo que suas cristas fiquem justas, há uma faixa ornamentada por franjas em cada lobo que não se comunica com o sulco espermático, tendo esse sulco passando direto por entre os lobos e termina em uma área nua na parte superior do lobo. Face assulcada do lobo com algumas poucas ornamentações nas laterais tendo o restante nu (Figura 13).

Clado D

Os espécimes analisados são provenientes do município de Minaçu, norte do estado de Goiás, e nenhuma dos hemipênis não estavam previamente evertidos, sendo todos evertidos manualmente após a remoção. Foi acrescentado um espécime não analisado por Domingos et al. (2014) porém da mesma localidade (Tabela 1).

Os hemipênis de *Gymnodactylus amarali* Clado D são semibilobados e não capitulados. Seu tronco é longo de forma cilíndrica com sulco espermático bem delimitado por lábios sulcais bem desenvolvidos com sulco espermático raso, todo o restante do tronco há uma certa textura estriada, sem forma definida. Lobo um pouco mais largo que tronco, região do lobo se diferencia com o tronco por meio de uma leve reentrância. Na face sulcada do lobo o sulco espermático fica mais largo e se divide para cada lobo. Na face assulcada do lobo há alguns cálices somente nas extremidades do lobo, o restante do lobo coberto pela mesma textura do tronco (Figura 14).



Figura 14 – Hemipênis de *Gymnodactylus amarali* do Clado D. Indivíduo CHUNB 67393, proveniente de Minaçu - GO.

Clado E

Os dois espécimes analisados são provenientes em Barra do Garça-MT e nenhum dos hemipênis estavam previamente evertidos, sendo todos evertidos manualmente após a remoção (Tabela 1).

Os hemipênis de *Gymnodactylus amarali* Clado F são semibilobados e capitulados. Seu tronco é longo de forma cilíndrica com sulco espermático bem delimitado por lábios sulcais bem desenvolvidos com sulco espermático superficial. Todo o restante do tronco há uma certa textura estriada, sem forma definida. Lobo mais largo que tronco, ornamentado por cálices micro-ornamentados por papilas. Na face sulcada do lobo, os cálices são pequenos fazendo que suas cristas fiquem justas, há uma faixa ornamentada ornamentado por franjas em cada lobo que se comunicação com o sulco espermático que termina entre os lobos. Na face assulcada dos

lobos, os cálices são maiores fazendo com que as cristas fiquem mais separadas, na porção central entre lobos e tronco não totalmente coberta por ornamentação (Figura 15).



Figura 15 – Hemipênis de *Gymnodactylus amarali* do Clado E. Indivíduo CHUNB 63298, proveniente de Barra do Graças, Mato Grosso.

Clado F

Analisei apenas um espécime deste clado. Como, seu hemipênis não estava previamente evertido, precisei everter manualmente (Tabela 1). Um dos lobos foi furado durante a preparação, mas sem prejudicar as estruturas usadas para a descrição.

Os hemipênis de *Gymnodactylus amarali* Clado F são semibilobados e capitulados. Seu tronco é longo de forma cilíndrica com sulco espermático bem delimitado por lábios sulcais bem desenvolvidos com sulco espermático superficial. Todo o restante do tronco há uma certa textura estriada, sem forma definida. Lobo mais largo que tronco, ornamentado por cálices

micro-ornamentados por papilas. Na face sulcada do lobo, os cálices são pequenos fazendo que suas cristas fiquem justas, há uma faixa ornamentada ornamentado por papilas em cada lobo que se comunicação com o sulco espermático que termina entre os lobos. Na face assulcada dos lobos, os cálices são maiores fazendo com que as cristas fiquem mais separadas e cobrindo todo lobo (Figura 16).



Figura 16 – Hemipênis de *Gymnodactylus amarali* do Clado F. Indivíduo CHUNB 11514, proveniente de Palmas - TO.

Clado G

Assim como no Clado F analisei apenas um espécime deste clado, no qual o hemipênis não estava previamente evertido, sendo evertido manualmente após a remoção (Tabela 1). Havia um grande corte no hemipênis em um dos lobos, provavelmente feito pela agulha no momento que o espécime foi fixado.

Os hemipênis de *Gymnodactylus amarali* Clado G são semibilobados e capitulados. Seu tronco é longo de forma cilíndrica com sulco espermático bem delimitado por lábios sulcais

bem desenvolvidos com sulco espermático superficial. Todo o restante do tronco há uma certa textura estriada, sem forma definida. Lobo mais largo que tronco, ornamentado por cálices micro-ornamentados por papilas. Na face sulcada do lobo, os cálices são pequenos fazendo que suas cristas fiquem justas, há uma faixa ornamentada ornamentado por franjas em cada lobo que se comunicação com o sulco espermático que termina entre os lobos. Na face assulcada dos lobos, os cálices seguem o mesmo padrão da face sulcada como os cálices pequenos e justos, cobrindo somente o lobo tendo a porção central nua (Figura 17).



Figura 17 – Hemipênis de *Gymnodactylus amarali* do Clado G. Indivíduo CHUNB 37088, proveniente de Paranã, Tocantins.

Discussão

A morfologia dos hemipênis de *Gymnodactylus* segue a forma básica dos geckonídeos, sendo claviforme (“*club-shaped*”), com tronco comprido e ápice volumoso, possuindo ou não dois lobos (Glaw *et al.*, 2006; Rösler & Böhme, 2006). Os hemipênis do gênero *Gymnodactylus* possuem cálices como principal ornamentação, cobrindo o lobo e tronco na sua maioria sem ornamentações. As principais diferenças estão na forma em que essas estruturas estão arrançadas, na maneira como os cálices cobrem o lobo na face assulcada, e nas ornamentações da faixa dos lobos. Mesmo com a ausência de quatro espécies do gênero, as diferenças aqui encontradas são consistentes para diferenciar as espécies, incluindo as crípticas.

Muitos dos hemipênis analisados foram evertidos apenas parcialmente ou não foram evertidos no momento da fixação, dificultando a sua preparação posterior. Os hemipênis fixados apresentam tecido enrijecido devido ao tempo mantidos preservados em álcool. Para deixá-los mais maleáveis para a eversão, os coloquei em água morna ou KOH, para o tecido se tornar frágil e fácil de romper o que ajudou na eversão. No entanto, esse procedimento não prejudicou a identificação de estruturas importantes para diferenciar os hemipênis das espécies, sendo possível avaliar parte significativa das estruturas hemipenianas de valor sistemático (Zaher & Prudente, 2003; Andonov *et al.*, 2017).

Não encontrei diferenças que separem os dois grupos (*darwinii* e *geckoides*) por caracteres hemipenianos. Esses grupos, nomeados por Cassimiro (2010), foram recuperados em análises moleculares, não havendo diagnose morfológicas que eles. Vanzolini (2004, 2005) relacionava a distribuição das espécies de *Gymnodactylus* diretamente associada aos grandes domínios morfoclimáticos, com *G. geckoides* relacionado à caatinga, *G. darwinii* à Mata Atlântica, *G. amarali* ao cerrado e *G. guttulatus* aos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço. No entanto, esta distribuição deve ser interpretada com cautela, visto que em algumas localidades são registradas espécies em simpatria (Cassimiro 2010).

O uso de caracteres hemipenianos para diagnosticar espécies crípticas tem grande importância para a sistemática, como alguns estudos com lagartos já demonstraram (Kohler *et al.*, 2010; Nunes *et al.*, 2012). Em lagartos dos gêneros *Iphisa* e *Anolis*, a adição das características da morfologia hemipenial às descrições formais demonstram a sua importância na discriminação de espécies próximas (Kohler *et al.*, 2010, 2016; Köhler, Hahn, & Köhler, 2012; Nunes *et al.*, 2012; D'Angiolella *et al.*, 2016).

No presente estudo encontramos características diagnósticas para as linhagens identificadas por Domingos *et al.* (2014), que estão na forma em que o sulco espermático passa ou termina entre os lobos e na maneira de como as ornamentações cobrem o lobo na face assulcada.

Dentre as características hemipenianas encontradas, as linhagens sp.1 e sp.2, possuem grande semelhança superficialmente, se diferenciando apenas na forma da faixa ornamentada nos lobos, sendo espécies com distribuição muito próximas. A espécie *Gymnodactylus* sp.3, representada como grupo irmão na filogenia de Cassimiro (2010), apesar da estreita relação filogenética com as sp.1 e sp.2 (Figura 3) é distante geograficamente (Figura 2), possui um hemipênis muito distinto, com tronco totalmente desprovido de ornamentações, um sulco no lobo na face sulcada sem comunicação com o sulco espermático e na região central do lobo, na face assulcada, os cálices se adensam e formam um “V” que no centro é mais alta formando uma protuberância de pele.

O contrário também ocorreu, espécies crípticas dos B e E possuem uma distância genética de 20% são de localidades próximas, 50 km de distância uma da outra, mas uma restrita a planaltos e outra a planícies, tendo cerca de 300m de diferença altitudinal entre elas (Domingos *et al.*, 2014). A morfologia dos hemipênis deste dois clados é semelhante, mas é possível distinguir diferenças nas ornamentações na faixa ornamentada no lobo da face sulcada e na forma na qual os cálices cobrem o lobo na face assulcada. No clado B a faixa é ornamentada

por papilas e os cálices cobrem todo o lobo na face assulcada, já no Clado E a faixa é ornamentada por franjas e os cálices cobrem somente metade do centro do lobo na face assulcada. O mesmo ocorre com os clados F e G (5% divergentes no *cytb* e 0,08% no *KIF24*) que são do mesmo município, Palmas-TO, separados por altitudes diferentes, nos hemipênis as diferenças estão por conta de como os cálices cobrem a face assulcada e o clado G não cobre todo o lobo (Figura 17).

A identificação imprecisa de espécies pode acarretar diversos problemas que põem em risco diversos ramos do conhecimento. O gênero *Gymnodactylus* apresenta grande diversidade (Cassimiro 2010, Domingos *et al.* 2014) e ainda carece de revisão sistemática ampla visando a descrição das novas linhagens, aumentando de cinco para 16 o número de espécies válidas. Nossas observações indicam que os hemipênis de *Gymnodactylus* apoiam a diagnose das espécies do gênero e devem ser incluídas nas futuras descrições.

CAPÍTULO II

ALOMETRIA NOS HEMIPÊNIS DE *GYMNODACTYLUS*
AMARALI BARBOUR 1925 EM POPULAÇÕES ISOLADAS
POR 23 ANOS EM ILHAS ARTIFICIAIS NO BRASIL
CENTRAL

Capítulo II – Alometria nos hemipênis de *Gymnodactylus amarali* Barbour 1925 em populações isoladas por 23 anos em ilhas artificiais no Brasil central

Introdução

Estudos alométricos da genitália masculina demonstram que o tamanho dos órgãos mudam de tamanho em relação à variação no tamanho do corpo, sugerindo que a alometria é uma maneira indireta de avaliar o papel da seleção sexual na evolução e diversificação desses órgãos, uma vez que traços selecionados sexualmente geralmente mostram alometria positiva e alta variação fenotípica (Eberhard *et al.*, 1998; Bernstein & Bernstein, 2002; Eberhard, 2009).

Boa parte dos estudos com alometria genital são com invertebrados e encontraram alometria negativa entre o tamanho genital em relação ao tamanho corporal, ou seja, quando o corpo do animal é pequeno, a genitália masculina tende a crescer mais do que o corpo (Eberhard, 2009). Tais estudos sugerem que os animais passaram por seleção sexual estabilizadora do tamanho da genitália, chamada de “*one size fits all*” (um tamanho para todos), que restringe o tamanho do órgão copulador em proporção ao tamanho do médio do canal genital feminino, com a vantagem de permitir a cópula com fêmeas de diferentes tamanhos (Eberhard, 2009).

Klaczko & Stuart (2015) utilizaram alometria para examinar o padrão alométrico de duas subespécies alopátricas de lagarto *Anolis grahami grahami* e *A. g. aquarum*, comparando características genitais e não genitais, e constataram que uma das subespécies apresentava padrão alométrico negativo. Essas diferenças na genitália podem levar ao isolamento reprodutivo no futuro, uma vez que o encaixe mecânico entre genitálias masculinas e femininas também é um mecanismo de reconhecimento intraespecífico (Klaczko *et al.*, 2015).

Lagartos caribenhos do gênero *Anolis* apresentaram taxa de evolução até seis vezes mais rápida da genitália masculina, o hemipênis, quando comparado a outras características

morfológicas não genitais, sugerindo que estes órgãos estejam evoluindo sob efeito da seleção sexual (Klaczko *et al.*, 2015). Por outro lado, uma análise da forma sugeriu que os hemipênis também estão correlacionados com mudanças nos membros posteriores, sugerindo também um papel da pleiotropia na evolução do hemipênis de lagartos (Klaczko *et al.*, 2017).

Evolução rápida em lagartos já foi descrita outras vezes, como em *Anolis carolinensis* nas pequenas ilhas da Flórida, onde foi observado dedos maiores após 20 gerações, como adaptação em resposta a mudança para poleiros mais altos após a introdução experimental do competidor *Anolis sagrei* (Stuart *et al.*, 2014). Outro exemplo de evolução rápida foi apresentada pelo lagarto *Podarcis sicula*, introduzido em uma ilha na Croácia onde foram encontradas diferenças na morfologia da cabeça, força de mordida e estrutura do trato digestivo após 36 anos da introdução (Herrel *et al.*, 2008).

No Brasil temos um exemplo de evolução rápida em que a morfologia cefálica de *Gymnodactylus amarali* nas populações das ilhas formadas pelo reservatório de Serra da Mesa apresentar cabeças proporcionalmente maiores que populações da margem e passaram a incluir presas de tamanho maior em sua dieta (Amorim *et al.* 2017).

O reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, localizada na região norte de Goiás, vem sendo, desde 1996 (ano de enchimento do reservatório), palco de pesquisas sobre os efeitos da fragmentação de hábitat sobre a herpetofauna (Brandão & Araújo, 2008; Lins, 2013; Eloy de Amorim, 2015). Isso se deu pelo fato de que, durante o enchimento do reservatório, foram formadas mais de 280 ilhas, de tamanhos variáveis (Brandão, 2002). Ao longo de 20 anos de estudo foram registradas extinções de algumas espécies nas ilhas formadas pelo enchimento do reservatório (Eloy de Amorim, 2015).

Uma das hipóteses levantadas Amorim *et al.* (2017) é de que a extinção nas ilhas de espécies competidoras de maior tamanho corporal e que se alimentavam de presas maiores representou um relaxamento ecológico, permitindo maior expansão do nicho realizado por *G.*

amarali. Esses resultados sugerem que circunstâncias específicas, como a insularização de populações moldam traços morfológicos de espécies em comunidades ecológicas e ilustram que as populações podem responder rápida e de forma paralela, visto que ocorreu nas demais ilhas estudadas, a mudanças ecológicas previsíveis (Eloy de Amorim *et al.*, 2017).

Da mesma forma que ocorreu a rápida mudança da morfologia cefálica de *G. amarali* nas populações das ilhas formadas pelo reservatório de Serra da Mesa (Amorim *et al.* 2017), é provável que a insularização nesse sistema tenha promovido também mudanças morfológicas no hemipênis da espécie, visto que hemipênis podem evoluir rapidamente. Neste capítulo verifiquei se há alometria nos traços hemipeniais nos machos de *Gymnodactylus amarali* comparando entre ilhas e margens da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa.

Material e Métodos

Analisei os hemipênis 30 indivíduos de *Gymnodactylus amarali* do Reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, sendo 19 provenientes das ilhas e 11 das margens, disponibilizados pelo Laboratório de Fauna e Unidades de Conservação da Universidade de Brasília (LAFUC-UnB). Para se evitar os problemas com eversão incompleta dos hemipênis, utilizei espécimes provenientes de coleta realizada em junho de 2019, onde os espécimes coletados foram fixados com formalina a 10% e os hemipênis evertidos durante a fixação do espécime. Esta coleta se deu em 9 dos 10 pontos amostrados por Amorim et al.(2017) em 2011. Devido ao nível baixo da barragem, a ilha X (Figura 18) estava se comunicando totalmente com a margem e, por este motivo, os indivíduos desta ilha foram retirados das análises.

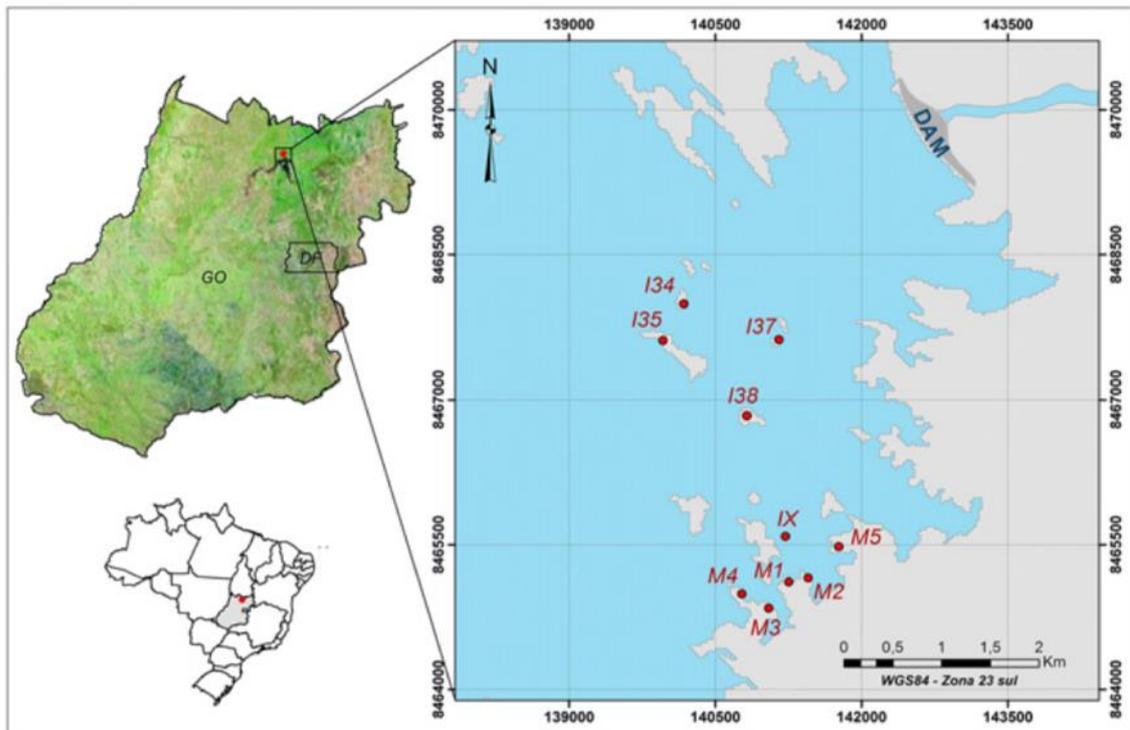


Figura 18 - Pontos de coleta de Amorim et al. (2017) em 2011 no reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás. Ilhas (I) 34, 35, 37, 38 e X, e áreas de margem (M) 1, 2, 3, 4 e 5. Figura original retirada do material suplementar de Amorim et al. (2017).

O preparo dos hemipênis se deu no Laboratório de Anatomia Comparativa de Vertebrados da Universidade de Brasília (LACV-UnB). Removi apenas um dos hemipênis de cada indivíduo, preferencialmente o esquerdo, por um corte na base do hemipênis na cloaca, de forma a não danificar nenhuma escama e/ou a genitália. Após a remoção avalei se os hemipênis estavam totalmente evertidos. Caso negativo, a eversão foi feita manualmente, empurrando os lobos como descrito no capítulo anterior. Quando totalmente evertidos, os hemipênis foram preenchidos com vaselina colorida com corante não miscível em álcool, para melhor visualização das estruturas de ornamentação e preservados em álcool 70%.

Foram tomadas quatro medidas morfológicas não genitais com paquímetro digital: (1) comprimento rostro-cloacal (CRC), (2) a maior largura da cabeça, (3) comprimento do fêmur, tomado pelo ventre a partir do ponto de inserção da coxa com o corpo até o joelho, e (4) comprimento da tíbia, tomado a partir da base do calcanhar até o joelho (Figura 19a).

Por se tratarem de órgãos muito pequenos, as dimensões dos hemipênis foram tomadas por meio das imagens digitalizadas, utilizando o software ImageJ versão 1.8.0 (Rasband, 2016), a partir de fotografias feitas com os hemipênis emersos em solução de álcool 70% e fotografadas a face do sulco-espermático, a face assulcada (face oposta ao sulco espermático) e a face lateral, com câmera Nikon D7100, objetiva Nikon AF-S VR Micro-Nikkor 105mm f/2.8G IF-ED, utilizando lente close-up Raynox Dcr-250. O tamanho total do hemipênis foi medido traçando uma linha imaginária através do ápice dos lobos e usamos a medida da distância entre a linha imaginária e a base do hemipênis. A largura nos lobos dos hemipênis foi obtida medindo a maior extremidade lobos, enquanto a largura no tronco hemipenial foi obtida medindo a área central do corpo do hemipênis (Figura 19b).

Cada medida foi tomada 10 vezes para os traços hemipeniais e 5 vezes para os não hemipeniais, e foi calculado Coeficiente de Correlação Intraclasse (ICC) para avaliar a precisão

das repetições. As análises estatísticas subsequentes foram feitas com a média de cada medida log transformadas.

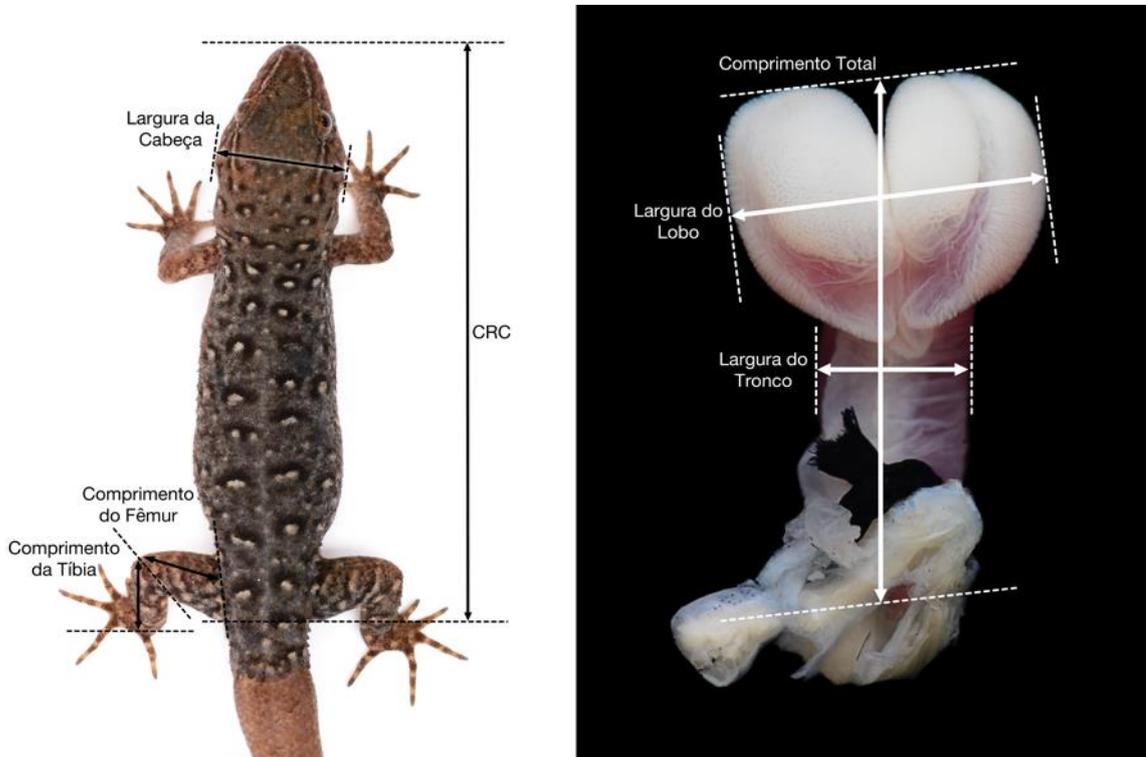


Figura 19 - Figura de exemplo das medidas tomadas nos indivíduos (esquerda) e nos hemipênis (direita) de *Gymnodactylus amarali* de Serra da Mesa-GO.

A fim de descrever e comparar a variação do tamanho nos traços genitais e não genitais das ilhas e margem do reservatório de Serra da Mesa, verifiquei as relações alométricas através do coeficiente de alometria (b) em relação à medida corporal (CRC) (Eberhard *et al.*, 1998). Essas relações alométricas são dadas por meio da inclinação do coeficiente de alometria “ b ” (*slope*) de uma regressão linear dos valores da medida de um traço morfológico contra o tamanho corporal (aqui medido como CRC) entre múltiplos indivíduos de uma população. São considerados isométricos quando $b = 1$, indicando que o traço tem crescimento igual ao crescimento do corpo; alometria positiva quando $b > 1$, o que indica que o traço tem taxa de crescimento maior que o corpo; e alometria negativa quando $b < 1$, indicando que o traço tem taxa de crescimento menor que a do corpo. Cada uma das medidas genitais e não genitais foram

analisadas para determinar se o coeficiente alométrico era significativamente diferente da isometria ($b_{OLS} = 1$) usando a função de teste de inclinação no pacote Smatr (Warton *et al.*, 2012) no software estatístico R (R Core Team, 2019). Para testar se as inclinações e intercepções alométricas entre Ilhas e Margem são diferentes usei análise de covariância (ANCOVA).

Para saber se as relações alométricas diferem entre os traços hemipeniais e não-hemipeniais utilizai o Coeficiente de Variação (CV), onde quantificamos a variação fenotípica, que nada mais é que a dispersão de uma medida em torno da sua média, calculada como o desvio padrão de cada característica dividida pela sua média, obtidos a partir de dados não transformados (Eberhard *et al.*, 1998). Estimamos a dispersão em torno do eixo maior reduzido utilizando a equação $CV' = (y) \times (1 - r^2)^{1/2}$, que é nada mais que o coeficiente de variação que o traço teria se o tamanho do corpo fosse mantido constante (Eberhard *et al.*, 1998; Eberhard, 2009).

Resultados

O tamanho (CRC) médio dos machos das ilhas ($n= 19$; $X = 42,26$; $dp = 2,79$) e dos machos da margem ($n= 11$; $X = 42,06$; $dp = 3,20$) não diferente ($t = 0,172$, $df = 18,719$, $p\text{-value} = 0,865$). O mesmo ocorreu em toda as medidas obtidas (Tabela 2 e Tabela 3). Um boxplot foi montado para se observar a variação dos dados brutos, nos quais são observados alguns *outliers* no comprimento do fêmur e tíbia nos indivíduos das ilhas (Figura 20).

Tabela 2 – Estatística descritiva para traços genitais e não genitais: Média (mm), Desvio Padrão (DP) e Coeficiente Intraclasse (ICC), mostrando receptibilidade.

	n	Média (mm)	DP	ICC
ILHAS	19			
CRC		42,258	2,789	0,99
Largura da Cabeça		8,368	0,675	0,98
Comprimento do Fêmur		7,065	0,466	0,95
Comprimento da Tíbia		3,672	0,281	0,99
Comprimento total do Hemipênis		4,388	0,707	0,93
Largura do Lobo do Hemipênis		2,835	0,405	0,93
Largura do Tronco do Hemipênis		1,551	0,099	1,00
MARGEM	11			
CRC		42,059	3,200	1,00
Largura da Cabeça		8,457	0,598	0,97
Comprimento do Fêmur		7,223	0,667	0,99
Comprimento da Tíbia		3,575	0,357	0,83
Comprimento total do Hemipênis		4,373	0,529	0,92
Largura do Lobo do Hemipênis		2,690	0,289	0,92
Largura do Tronco do Hemipênis		1,590	0,162	1,00

Tabela 3 – Resultados do teste-t para diferenças nas medidas entre ilhas e margem.

	t	DP	p
CRC	0,172	18,719	0,865
Largura da Cabeça	-0,374	23,205	0,712
Comprimento do Fêmur	-0,691	15,751	0,499
Comprimento da Tíbia	-0,558	21,278	0,583
Comprimento total do Hemipênis	0,064	25,960	0,949
Largura do Lobo do Hemipênis	-0,724	14,435	0,481
Largura do Tronco do Hemipênis	1,138	26,564	0,265

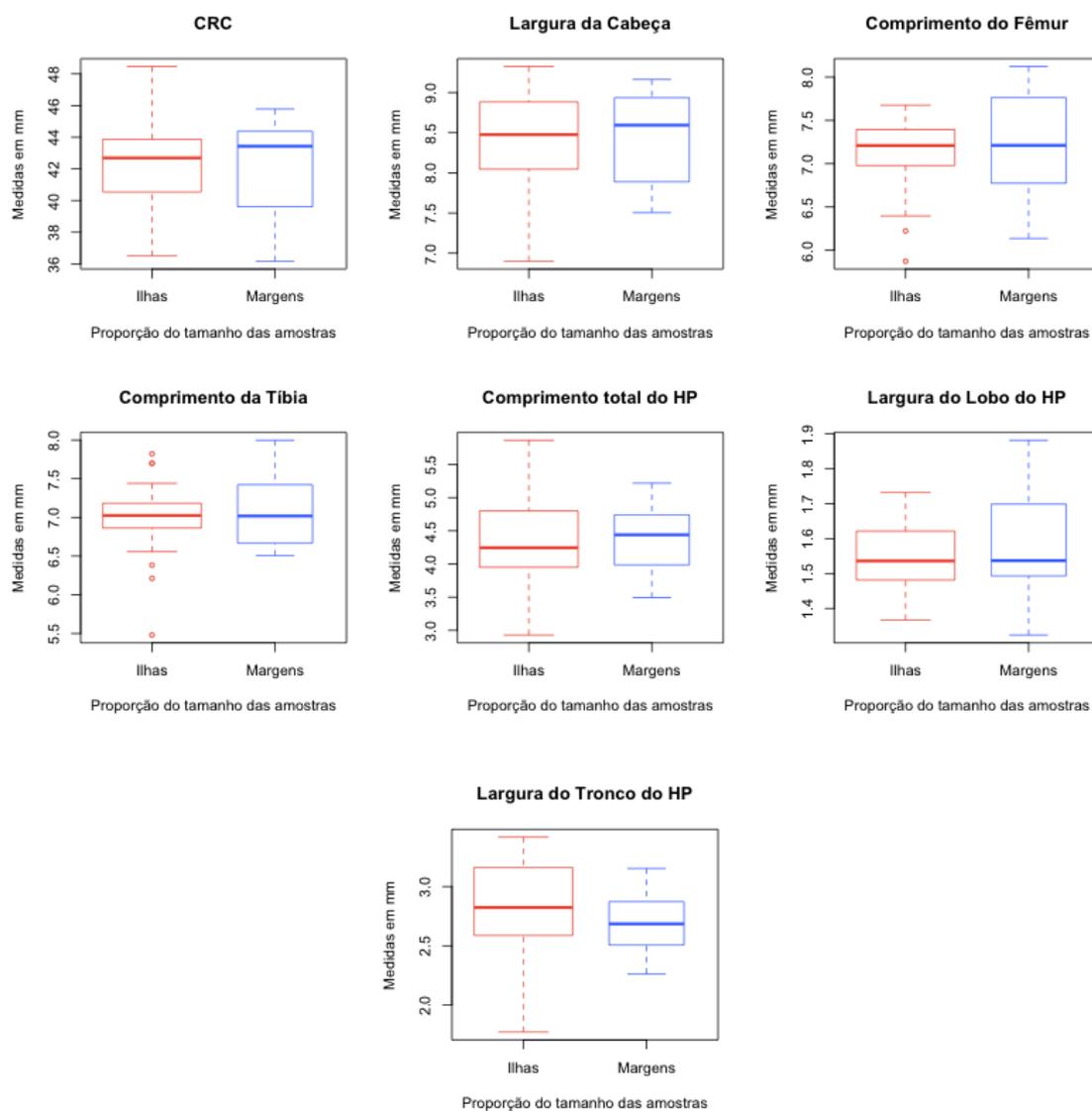


Figura 20 – Box plot evidenciando a distribuição dos dados não log-transformados de cada medida nas ilhas e margem.

A partir das regressões (Figura 21) notei que há diferenças na largura da cabeça dos lagartos entre ilhas e margem. Essa diferença também é notada na largura do lobo e tronco do hemipênis. No entanto, não entrei diferenças para os coeficientes de inclinação entre ilhas e margem, exceto para da largura da cabeça ($P < 0,0001$) e para largura do tronco ($P = 0,010$) (Tabela 4).

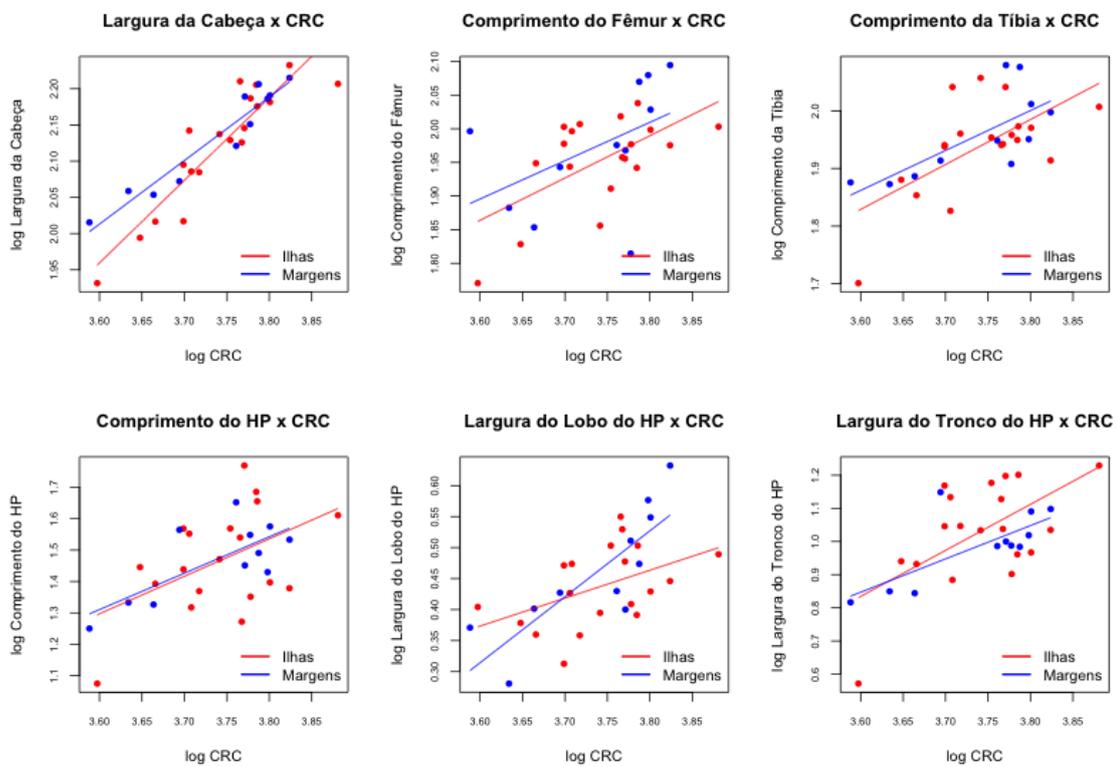


Figura 21 – Regressões lineares comparando traços não genitais (Largura da Cabeça, Comprimento do Fêmur e Comprimento da Tibia) e genitais (Comprimento, largura do Logo e Tronco dos Hemipênis) transformados em logaritmos verses o Comprimento rostro-cloacal (CRC) mas Ilhas e Margem em Serra da Mesa.

Tabela 4 – Resultado da ANCOVA para diferenças entre Ilhas e Margem, Estatísticas de **F** e valores **P** para cada traço analisado.

Ilhas vs Margem	Coeficiente de Inclinação (<i>b</i>)		Intercepto	
	F	P	F	P
Largura da Cabeça	2,468	0,128	25,327	<0,0001
Comprimento do Fêmur	0,025	0,875	0,198	0,660
Comprimento da Tíbia	0,065	0,802	1,400	0,247
Comprimento total do Hemipênis	0,002	0,962	3,083	0,090
Largura do Lobo do Hemipênis	3,685	0,066	2,264	0,144
Largura do Tronco do Hemipênis	0,392	0,537	7,716	0,010

Das análises separadas entre ilhas e margens, as medidas não hemipeniais nas ilhas apresentam coeficiente de inclinação menores que $b > 1$, com exceção da largura da cabeça ($b = 1,141$). Para as margens, todas as medidas não hemipeniais apresentam coeficiente de inclinação menores que $b > 1$, e nenhuma destas medidas mostraram significância para $b \neq 1$ (Tabela 5). Para medidas hemipeniais nas ilhas, o comprimento total do hemipênis e a largura do tronco do hemipênis apresentaram coeficiente de inclinação maiores que 1 ($b > 1$), entretanto não significativas ($P = 0,719$ e $0,407$, respectivamente). No entanto, largura do lobo apresentou alometria negativa ($b < 1$) sendo significativa ($P = 0,017$) (Tabela 5). Para as margens, essas medidas hemipeniais apresentaram coeficiente de inclinação maiores que 1 ($b > 1$), porém não significativos.

As medidas de variação fenotípica mostraram traços hemipeniais com CV mais altos que os corporais, tanto nas Ilhas quanto na Margem (Tabela 5). Os CV dos traços hemipeniais variaram entre 5,5 e 14%, com CV médio de 8,7%, enquanto os valores corporais variaram entre 1,9 e 7,6 %, com CV médio de 4,9%. A dispersão ao redor do eixo principal (CV') apresentou valores gerais menores, tendo o mesmo padrão observado com os traços hemipeniais, mostrando valores mais altos do que os traços não hemipeniais (Tabela 5). Nas ilhas, os valores de CV se mostram maiores quando comparados com as margens,

principalmente para comprimento total e largura do tronco, com 14,02 e 11,46% respectivamente, sendo nas margens 8,31 e 7,47% para os mesmos traços (Tabela 5).

Tabela 5 - Estatísticas descritiva da regressão das características versus tamanho do corpo (CRC). Em que: *b* - Coeficiente alométrico (coeficiente de inclinação) da OLS; *r*₂ - coeficiente de determinação; P - significância do desvio da inclinação de 1; CV - coeficiente de variação (%); e CV' - coeficiente de variação que o traço teria se o tamanho do corpo fosse mantido constante (porcentagem da dispersão ao redor do eixo principal).

	<i>b</i>	<i>r</i> ₂	P	CV	CV'
ILHAS					
Largura da Cabeça	1,141	0,829	0,276	3,409	0,690
Comprimento do Fêmur	0,628	0,366	0,081	5,221	2,090
Comprimento da Tíbia	0,778	0,388	0,363	6,237	2,422
Comprimento total do Hemipênis	1,192	0,232	0,719	14,023	6,194
Largura do Lobo do Hemipênis	0,450	0,217	0,017	5,533	2,507
Largura do Tronco do Hemipênis	1,388	0,352	0,407	11,465	4,630
MARGEM					
Largura da Cabeça	0,877	0,919	0,190	1,936	0,286
Comprimento do Fêmur	0,570	0,227	0,251	7,573	3,569
Comprimento da Tíbia	0,692	0,517	0,201	5,209	1,853
Comprimento total do Hemipênis	1,159	0,536	0,668	8,309	2,805
Largura do Lobo do Hemipênis	1,064	0,673	0,802	5,524	1,669
Largura do Tronco do Hemipênis	1,004	0,521	0,990	7,469	2,577

Discussão

O resultado Amorim et al. (2017) incita a ideia de que mudanças rápidas decorrentes da insularização podem também levar a mudanças morfológicas nos hemipênis, uma vez já se observou se trata de um órgão que evolui rapidamente (Klaczko *et al.*, 2015).

Apesar do tempo curto de isolamento, pouco mais de 20 anos, foi suficiente para ocorrer mudanças no padrão alométrico dos hemipênis das populações das ilhas em Serra da Mesa. Nossos resultados mostram que as populações das ilhas apresentam alometria negativa ($b_{OLS} < 1$) significativa nos lobos dos hemipênis, enquanto as populações na margem mostram valores semelhantes à isometria. A alometria negativa foi também observado por Klaczko & Stuart (2015) com lagartos *Anolis* e em diversos grupos de artrópodes (Eberhard, 2009), diferentes da alometria positivas encontradas para outros vertebrados (Kinahan *et al.*, 2007; Eberhard, 2009; Retief *et al.*, 2013).

Alometria negativa nos traços genitais sugerem que a genitália possui tamanho médio semelhante dentro da população, independente do tamanho do corpo, tendendo para um tamanho único - “*one size fits all*” (Eberhard *et al.*, 1998). Este padrão é mais bem explicado pela escolha críptica das fêmeas, onde órgãos genitais masculinos têm função estimuladora e as fêmeas escolhem usar espermatozóides de machos com capacidades estimulantes superiores (Eberhard 2010).

O fato de terem sido observadas mudanças somente nos lobos e não em outras partes do hemipênis pode ser explicada por sua morfologia. O lobo apresenta largura muito maior que o tronco, e é no lobo que estão as principais diferenças morfológicas do gênero (Capítulo 1), sugerindo que o lobo está mais sujeito a mudanças evolutivas que o tronco. O mesmo é descrito na morfologia de outros Gekkotas (Glaw *et al.*, 2006; Rösler & Böhme, 2006). Assim, podemos inferir que as fêmeas podem escolher machos com base no tamanho relativo do lobo, talvez usando seu tamanho como um indicador de bons genes (Klaczko & Stuart, 2015).

De-Lima *et al.* (2019) analisando lagartos *Tropidurus torquatus*, mostrou que o lobo apresenta um padrão alométrico positivo durante a ontogenia, onde os lobos sofrem rápido crescimento nos estágios embrionários tardios. Essas mudanças distintas nas taxas de crescimento das diferentes partes dos hemipênis podem ser reflexo de diferentes pressões seletivas em diferentes partes dos hemipênis e na variação morfológica dos órgãos (De-Lima *et al.*, 2019).

A alta variação fenotípica, um possível indicador de oportunidade para seleção, tem sido associada à seleção sexual (Pomiankowski & Moller, 1995; Eberhard, 2009). A variação fenotípica (CV) para traços hemipeniais foram mais altos, com média 8,7%, quando comparados com os valores dos traços não hemipeniais, com média 4,9%, sugerindo que a seleção sexual pode estar causando diferenciação na morfologia genital (Pomiankowski & Moller, 1995; Eberhard, 2009). Esses valores foram mais altos nas ilhas do que nas margens principalmente para comprimento total e largura do tronco, com 14,02 e 11,46% respectivamente, sendo nas margens 8,31 e 7,47% para os mesmos traços, indicando possível oportunidade para seleção. *Gymnodactylus amarali* foi uma das espécies de lagarto que apresentou níveis mais altos de assimetria flutuante nas ilhas de Serra da Mesa (Lins 2013). Isso sugere que, apesar do grande número de indivíduos, as populações de *G. amarali* ainda estão passando por algum tipo de estresse, provavelmente genético. Mudanças como estas podem afetar a morfologia hemipenial visto a relação dos membros posteriores com hemipênis durante o desenvolvimento, que compartilham a mesma base morfogenética (Tschopp *et al.*, 2014), sugerindo que a evolução hemipenial possa ocorrer por pleiotropia (Klaczko *et al.*, 2017).

Nosso resultado mostra que mudanças nos padrões alométricos podem ocorrer nos hemipênis de uma espécie de lagarto isolada a poucos anos. Embora não possamos determinar

os processos subjacentes à divergência observada nos hemipênis, nosso trabalho representa um passo para esclarecer os processos responsáveis pela evolução hemipenial.

Conclusões

1. Os hemipênis do gênero *Gymnodactylus* varia bastante entre as espécies, podendo ser uma ferramenta importante para se identificar espécies, mesmo para espécies crípticas;
2. Os hemipênis de *Gymnodactylus amarali* das ilhas de Serra da Mesa estão sob seleção, apresentando alometria negativa no lobo dos hemipênis e alto índice de variação no comprimento e largura do tronco dos hemipênis;
3. As variações interespecíficas estão na forma que estão arranjadas as estruturas enquanto as variações intraespecíficas são mais sutis, sendo expressa por diferenças no tamanho dos lobos.

Referências Bibliográficas

- Andonov K, Natchev N, Kornilev Y V. & Tzankov N. 2017.** Does Sexual Selection Influence Ornamentation of Hemipenes in Old World Snakes? *Anatomical Record* **300**: 1680–1694.
- Arnold EN. 1986.** The hemipenis of lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae): Structure, variation and systematic implications. *Journal of Natural History* **20**: 1221–1257.
- 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, 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.
- Bernstein S & Bernstein R. 2002.** Allometry of male genitalia in a species of soldier beetle: Support for the one-size-fits-all hypothesis. *Evolution* **56**: 1707–1710.
- Böhme W & Ziegler T. 2009.** A review of iguanian and anguimorph lizard genitalia (squamata: Chamaeleonidae; Varanoidea, shinisauridae, xenosauridae, anguinae) and their phylogenetic significance: Comparisons with molecular data sets. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **47**: 189–202.
- Brandão RA. 2002.** Monitoramento das populações de lagartos (Sauria) no Aproveitamento Hidrelétrico de Serra da Mesa, Minaçu, Goiás.
- Brandão RA & Araújo AFB. 2008.** Changes in anuran species richness and abundance resulting from hydroelectric dam flooding in Central Brazil. *Biotropica* **40**: 263–266.
- Cassimiro J. 2010.** Sistemática e filogenia do gênero *Gymnodactylus* Spix, 1825 (Squamata: Gekkota: Phyllodactylidae) com base em caracteres morfológicos e moleculares.
- Cassimiro J & Rodrigues MT. 2009.** A new species of lizard genus *Gymnodactylus* Spix, 1825 (Squamata: Gekkota: Phyllodactylidae) from Serra do Sincorá, northeastern Brazil, and the status of *G. carvalhoi* Vanzolini, 2005. *Zootaxa* **52**: 38–52.

- Colli GR, Hoogmoed MS, Cannatella DC, Cassimiro J, Gomes JO, Ghellere JM, Nunes PMS, Pellegrino KCM, Salerno P, De Souza SM & Rodrigues MT. 2015.** Description and phylogenetic relationships of a new genus and two new species of lizards from Brazilian Amazonia, with nomenclatural comments on the taxonomy of Gymnophthalmidae (Reptilia: Squamata). *Zootaxa* **4000**: 401–427.
- Cope ED. 1896.** On the Hemipenes of the Sauria. *Academy of Natural Sciences* **48**: 461–467.
- Costa HC & Bérnils RS. 2018.** Répteis do Brasil e suas Unidades Federativas: Lista de espécies Henrique. *Herpetologia Brasileira* **8**: 11–50.
- D'Angiolella A, Klaczko J, Miguel Trefaut Rodrigues & Teresa C. S. Avila-Pires. 2016.** Hemipenial morphology and diversity in South American anoles (Squamata: Dactyloidae). *Canadian Journal of Zoology* **94**: 251–256.
- Darwin C. 1871.** *The descent of man, and selection in relation to sex*. London.
- De-lima AKS, Maia F, Bicalho C, Chaves SB, Pic-taylor A, Sebben A & Klaczko J. 2018.** A new scent organ for *Gymnodactylus* lizards (Squamata: Phyllodactylidae) and an updated evolutionary scenario for the origin of squamate epidermal glands. *Biological Journal of the Linnean Society* **XX**: 1–15.
- De-Lima AKS, Paschoaletto IP, Pinho L de O, Benmaman 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**: 1–17.
- Domingos FMCB, Bosque RJ, Cassimiro J, Colli GR, Rodrigues MT, Santos MG & Beheregaray LB. 2014.** Out of the deep: Cryptic speciation in a Neotropical gecko (Squamata, Phyllodactylidae) revealed by species delimitation methods. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **80**: 113–124.
- Dowling HG & Savage JM. 1960.** *Zoologica*; scientific contributions of the New York

- Zoological Society. *Zoologica : New York Zoological Society*. **45**: 17–27.
- Eberhard WG. 1991.** Copulatory courtship and cryptic female choice in insects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **66**: 1–31.
- Eberhard WG, Huber BA, Rodriguez S. RL, Briceno RD, 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.
- Eberhard WG. 2009.** Static allometry and animal genitalia. *Evolution* **63**: 48–66.
- Eberhard WG. 2010a.** Evolution of genitalia: Theories, evidence, and new directions. *Genetica* **138**: 5–18.
- Eberhard WG. 2010b.** Rapid Divergent Evolution of Genitalia. In: Leonard J, Cordoba-Aguilar A, eds. *The evolution of primary sexual characters in animals*. Oxford, U.K.: Oxford Univ. Press, 40–78.
- Eberhard WG. 2011.** Experiments with genitalia: A commentary. *Trends in Ecology and Evolution* **26**: 17–21.
- Eloy de Amorim M. 2015.** Insularização do Cerrado: Comunidade de lagartos e respostas adaptativas de *Gymnodactylus amarali* em ilhas artificiais no reservatório da UHE Serra da Mesa.
- Eloy de Amorim M, Schoener TW, Santoro GRCC, Lins ACR, Piovina-Scott J & Brandão RA. 2017.** Lizards on newly created islands independently and rapidly adapt in morphology and diet. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **114**: 8812–8816.
- Gamble T, Greenbaum E, Jackman TR, Russell AP & Bauer AM. 2012.** Repeated origin and loss of adhesive toepads in Geckos. *PLoS ONE* **7**.
- Glaw F, Kosuch J, Henkel FW, Sound P & Böhme W. 2006.** Genetic and morphological variation of the leaf-tailed gecko *Uroplatus fimbriatus* from Madagascar, with description of a new giant species. *Salamandra* **42**: 129–144.

- Halliday T. 1994.** Mating and Bith. In: Halliday T, ed. *Animal Behavior*. University of Oklahoma Press, 21–27.
- Harvey MB, Ugueto GN & Gutberlet RL. 2012.** *Review of Teiid Morphology with a Revised Taxonomy and Phylogeny of the Teiidae (Lepidosauria: Squamata)*.
- Herrel A, Huyghe K, Vanhooydonck B, Backeljau T, Breugelmans K, Grbac I, Van Damme R & Irschick DJ. 2008.** Rapid large-scale evolutionary divergence in morphology and performance associated with exploitation of a different dietary resource. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**: 4792–4795.
- Hosken DJ & Stockley P. 2004.** Sexual selection and genital evolution. *Trends in Ecology and Evolution* **19**: 87–93.
- Jadin RC & 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* **4**: 207–210.
- Keogh JS. 1999.** Evolutionary implications of hemipenial morphology in the terrestrial Australian elapid snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society* **125**: 239–278.
- Kinahan AA, Bennett NC, O’Riain MJ, Hart L & Bateman PW. 2007.** Size matters: Genital allometry in an African mole-rat (Family: Bathyergidae). *Evolutionary Ecology* **21**: 201–213.
- Klaczko J, Gilman CA & Irschick DJ. 2017.** Hemipenis shape and hindlimb size are highly correlated in Anolis lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* **122**: 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 & Stuart Y. 2015.** Hemipenial Allometry in Anolis grahami. *Journal of Herpetology* **49**: 462–467.

- Klaver C & Böhme W. 1986.** Phylogeny and classification of the Chamaeleonidae (Sauria) with special reference to hemipenis morphology. *Bonn Zool. Monogr* **22**: 1–64.
- Kohler G, Dehling DM & Kohler J. 2010.** Cryptic species and hybridization in the *Anolis polylepsis* complex, with the description of a new species from the Osa Peninsula, Costa Rica (Squamata: Polychrotidae). *Zootaxa* **38**: 23–38.
- Köhler J, Hahn M & Köhler G. 2012.** Divergent evolution of hemipenial morphology in two cryptic species of mainland anoles related to *Anolis polylepsis*. *Salamandra* **48**: 1–11.
- Kohler G, Townsend JH & Petersen CBP. 2016.** A taxonomic revision of the *Norops tropidonotus* complex (Squamata, Dactyloidae), with the resurrection of *N. spilorhipis* (Álvarez del Toro and Smith, 1956) and the description of two new species. *Mesoamerican Herpetology* **3**: 8–41.
- Langerhans RB, Anderson CM & Heinen-Kay JL. 2016.** Causes and Consequences of Genital Evolution. *Integrative and Comparative Biology* **56**: 741–751.
- Lins ACR. 2013.** Condição corporal e assimetria flutuante de lagartos em áreas de Cerrado contínuas e fragmentadas na UHE Serra da Mesa , Minaçu , GO. *Universidade de Brasília*.
- Myers CW & McDowell SB. 2014.** New Taxa and Cryptic Species of Neotropical Snakes (Xenodontinae), with Commentary on Hemipenes as Generic and Specific Characters. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **385**: 1–112.
- Nunes PMS, Fouquet A, Curcio FF, Kok PJR & Rodrigues MT. 2012.** Cryptic species in *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Squamata: Gymnophthalmidae) revealed by hemipenial morphology and molecular data. *Zoological Journal of the Linnean Society* **166**: 361–376.
- Pellegrino KCM, Dos Santos RML, Rodrigues MT, Laguna MM, Amaro RC & Yonenaga-Yassuda Y. 2010.** Chromosomal evolution in the Brazilian geckos of the genus *Gymnodactylus* (Squamata, Phyllodactylidae) from the biomes of Cerrado, Caatinga and Atlantic rain forest: Evidence of Robertsonian fusion events and supernumerary

- chromosomes. *Cytogenetic and Genome Research* **127**: 191–203.
- Pfenninger M & Schwenk K. 2007.** Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. *BMC Evolutionary Biology* **7**: 1–6.
- Pomiankowski A & Moller AP. 1995.** A resolution of the lek paradox. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **260**: 21–29.
- Quipildor M, Quinteros AS & Lobo F. 2018.** Structure, variation, and systematic implications of the hemipenes of liolaemid lizards (Reptilia: Liolaemidae). *Canadian Journal of Zoology* **96**: 987–995.
- R Core Team. 2019.** R: A language and environment for statistical computing. In: R Foundation for Statistical Computing.
- Rasband WS. 2016.** ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA.
- Retief TA, Bennett NC, Kinahan AA & Bateman PW. 2013.** Sexual selection and genital allometry in the Hottentot golden mole (*Amblysomus hottentotus*). *Mammalian Biology* **78**: 356–360.
- Rösler H & Böhme W. 2006.** Peculiarities of the hemipenes of the gekkonid lizard genera *Aristelliger* Cope, 1861 and *Uroplatus* Duméril, 1806. In: M. Vences, Köhler J, Ziegler T, Böhme W, eds. *Herpetologia Bonnensis II.*, 121–124.
- da Silva MB, de Lima-Filho GR, Cronemberger ÁA, Carvalho LS, Manzani PR & Vieira JB. 2013.** Description of the hemipenial morphology of *Tupinambis quadrilineatus* Manzani and Abe, 1997 (Squamata, Teiidae) and new records from PiauÍ, Brazil. *ZooKeys* **361**: 61–72.
- Simmons LW. 2014.** Sexual selection and genital evolution. *Austral Entomology* **53**: 1–17.
- Siva-Jothy MT & Stutt AD. 2003.** A matter of taste: Direct detection of female mating status in the bedbug. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **270**: 649–652.
- Stuart YE, Campbell TS, Hohenlohe PA, Reynolds RG, Revell LJ & Losos JB. 2014.** Rapid

- evolution of a native species following invasion by a congener. *Science* **346**: 463–466.
- Tschopp P, Sherratt E, Sanger TJ, Groner AC, Aspiras AC, Hu JK, Pourquié O, Gros J & Tabin CJ. 2014.** A relative shift in cloacal location repositions external genitalia in amniote evolution. *Nature* **516**: 391–394.
- Vanzolini PE. 2004.** On the geographical differentiation of *Gymnodactylus geckoides* Spix, 1825 (Sauria, Gekkonidae): Speciation in the Brazilian caatingas. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias* **76**: 663–698.
- Vanzolini PE. 2005.** On *Gymnodactylus amarali* Barbour, 1925, with the description of a new species (Sauria, Gekkonidae). *Anais da Academia Brasileira de Ciencias* **77**: 595–611.
- Warton DI, Duursma RA, Falster DS & Taskinen S. 2012.** smatr 3- an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution* **3**: 257–259.
- Zaher H. 1999.** *Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes.*
- Zaher H & Prudente ALC. 2003.** Hemipenes of *Siphlophis* (Serpentes, Xenodontinae) and Techniques of Hemipenial Preparation in Snakes: A Response to Dowling. *Herpetological Review* **34**: 302–307.