

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

MORFOLOGIA DA CLOACA E DO
APARELHO COPULADOR DE *Cairina moschata*
(ANATIDAE: ANSERIFORMES)
COM IMPLICAÇÕES SISTEMÁTICAS

Bruno Henrique Barbosa Fehlberg

Belo Horizonte

Março, 2015

BRUNO HENRIQUE BARBOSA FEHLBERG

MORFOLOGIA DA CLOACA E DO
APARELHO COPULADOR DE *Cairina moschata*
(ANATIDAE: ANSERIFORMES)
COM IMPLICAÇÕES SISTEMÁTICAS

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais como requisito parcial para obtenção para o título de mestre em Zoologia.

Orientação: Germán Arturo Bohórquez Mahecha

Belo Horizonte

Março, 2015

À minha família de nascença e aos meus amigos, que são a família que escolhi. Sem vocês, isso seria menor.

“Era melhor ter ido ver o filme do Pelé”

Chaves

AGRADECIMENTOS:

Agradecer. São tantas as pessoas que desejo agradecer...

Seria difícil saber por onde começar se não fosse pela minha família. Em primeiro lugar, agradeço aos meus pais pelo carinho e amor incondicionais. Vocês são tudo na minha vida. Agradeço igualmente à minha irmã, por ser a compilação dos meus pais em todos os aspectos. Também te amo!

Ao meu sobrinho, Nicholas, por ser esse moleque lindo. Gostaria muito que você já soubesse ler. Ao meu cunhado, Leozinho da Bahia por ser essa eterna marmota, e um irmão mais velho.

Aos amigos caóticos: Saulo, Moita, Guma, Fazanas, Akemi, Fafá, Morais, Ursa, Fleufa, e Roriz. Mesmo com meus sumiços, eu sei que vocês sempre me tiveram como um companheiro. Vocês são demais!

Aos amigos do Treloso Recheado: Gingola, Tampa e Di. Muito obrigado pela redução da minha expectativa de vida. Porém, se minha vida não vai ser tão longa, certamente ela só é tão feliz por conta de vocês.

Ao Zói e fam

Aos "Amiguiu": Goiás, Caio, Pedrão, Calitra, Prezzuntinho, Russo, Véia, Chico, Xexéu, Pomarola, Leles, Empada, Bê, Perillo, Cajuru, Manjuba, Manguaça, Bigode...se faltou alguém, me agridam depois.

Aos Inacredibleables, pelo puro rock'n roll caótico, desenfreado e desavinado. Nós seremos maiores do que rugby no Brasil!

Aos malucos que me cercam vez em quando: Java, Paulo, João Pena. Valeu!

À todos os amigos da Bio, por tantas risadas e prosas sérias.

Às meninas que tanto me alegram e embelezam todos os movis: Carina, Fê e Marina. Mulherada ponta firme!

À toa a galerinha do Laboratório de Herpetologia. Pessoas incríveis que me ensinaram tanto. Em especial, Paulo Garcia, por ser um amigo e professor tão especial. Obrigado também Mari! Suas aparições no laboratório são sempre extremamente divertidas.

À Walls, Kud, Colorado e outras, pelo enriquecimento do meu sangue através de lúpulo.

Ao Pink Floyd por me acompanhar nas noitadas de dissertação.

À Andrea, Lucas e Gustavo por me adotarem com tanto carinho.

Um agradecimento especial à mulher mais incrível que eu conheço. Companheira, amiga, carinhosa, compreensiva... Muitas das coisas importantes que eu faço, eu faço com o seu apoio e faço por que você me deixa assim: um besta de tão feliz! Nat, te amo demais!

Obrigado ao Professor German. Incrível como em tão pouco tempo a gente aprende tanto! Quem é Wikipédia perto desse cara...Obrigado por tudo.

Agradeço à CAPES pelo apoio financeiro.

Obrigado a todos que me ajudaram na realização desse trabalho. Seja diretamente, seja indiretamente ou, simplesmente, me ajudando a ser tão feliz!

Graaaaaaaaaazie! (Renzo Gorlami)

Resumo

Foram estudadas as cloacas e os falos de 12 exemplares de *Cairina moschata*, o pato do mato, com o objetivo de identificar e descrever principais aspectos morfológicos, determinar o provável mecanismo de ereção do falo e identificar caracteres que possam servir para as análises filogenéticas das aves dentro dos amniotas. Os estudos foram conduzidos a partir de dissecações, injeções vasculares de gelatina e técnicas histológicas de rotina. A cloaca de *C. moschata* apresenta-se dividida em três compartimentos, coprodeo, urodeo e proctodeo separados pelas pregas coprourodeal e uroproctodeal. O coprodeo é a continuação dilatada do reto e sua parede é formada pelas túnicas mucosa, submucosa e muscular. Este compartimento encontra-se revestido por epitélio simples cilíndrico com células caliciformes e uma bem desenvolvida túnica muscular da mucosa que delimita a lamina própria. As paredes do urodeo apresentam estrutura similar ao coprodeo e nele desembocam o ureter em um óstio arredondado e o ducto deferente através de uma papila cônica. O proctodeo encontra-se revestido por epitélio pseudo estratificado cilíndrico de tipo secretor e abundantes células caliciformes e não apresenta muscular da mucosa. Nos exemplares adultos a bolsa cloacal encontra-se completamente regredida. No assoalho deste compartimento encontra-se o falo dentro de uma bolsa fibrosa. O falo é formado por uma base, fossa ejaculatória, corpos vasculares para cloacais, porção tubular do falo formado pelas partes fixa e eversível. A base encontra-se sustentada pelo corpo fibrocartilaginoso. O falo ereto por ingurgitamento linfático everte em forma de espiral. Caudalmente, o proctodeo se abre para o exterior através do óstio cloacal. Foram identificados dezessete caracteres morfológicos que foram utilizados para a elaboração das árvores filogenéticas. Foi elaborado um cenário evolutivo e três análises filogenéticas baseadas nos mais recentes estudos filogenéticos de Amniota. A nomenclatura e as modificações morfológicas da cloaca e o órgão copulador dos amniotas são discutidos.

Palavras chave: cloaca, órgão copulador, Amniota, Aves, Anseriformes.

Abstract

The cloacae and the phallus of 12 specimens of the Muscovy duck *Cairina moschata* were studied in order to identify and describe the main morphological characteristics, determine its mechanism of erection of the phallus and identify characters that can contribute to phylogenetic analyzes of birds within the amniotes. The studies were conducted from dissections, vascular injections of gelatin and routine histological techniques. The cloacae of *C. moschata* are divided into three compartments, coprodeum, urodeum and proctodeum separated by coprourodeal and uroproctodeal folds. The coprodeum is dilated and continued with the rectum. The wall is formed by mucosa, submucosa and muscular tunics. This compartment is coated by single cylindrical epithelium with goblet cells and a well-developed muscular layer of the mucosa. The urodeum walls have similar structure to coprodeum. In this compartment the ureter opens in a rounded ostium and the vas deferens opens through a conical papilla. The proctodeum is coated by cylindrical pseudo stratified epithelium of secretory type and abundant goblet cells and shows muscular mucosa. In adult specimens the cloacae bursa is completely regressed. On the floor of this compartment is located the phallus within a fibrous bag. The phallus is formed by base, ejaculatory cavity, vascular bodies and tubular portion of the phallus. This is formed by fixed and everted portions. The base is sustained by fibro cartilaginous body. The erect phallus is everted in spiral form through the vent. Caudally, the proctodeum opens to the outside through the vent orifice. Seventeen morphological characters that were used for the preparation of phylogenetic trees were identified. An evolutionary scenario and three phylogenetic analyzes based on the most recent phylogenetic studies of Amniota was made. The nomenclature and the morphological changes of the cloacae and the copulatory organ of amniotes are discussed.

Key words: cloacae, copulatory organ, Amniota, Aves, Anseriformes.

1- INTRODUÇÃO

Apesar do crescente conhecimento dos aspectos reprodutivos dos amniotas muitas lacunas permanecem presentes na literatura. O aparelho copulador tem sido utilizado como ferramenta filogenética em estudos com vários grupos de metazoários, como por exemplo, moluscos, artrópodes e mamíferos (LEONARD, J. L. & CÓRDOBA-AGUILAR, A., 2010). A maioria dos animais que utilizam a fertilização interna como meio de reprodução possui um órgão intromitente que carrega o esperma do macho para o trato reprodutivo da fêmea, uma inovação chave na conquista do meio terrestre. Nem todos esses órgãos intromitentes são órgãos genitais de origem cloacal, a exemplo do cláspere nos tubarões, que são nadadeiras pélvicas modificadas para levar o esperma para o trato genital da fêmea. Apesar de essas estruturas desempenharem um papel importante na evolução da fertilização interna, o desenvolvimento de uma estrutura genital nova, o órgão copulador, ocorre apenas em amniotas (GREDLER *et al.*, 2014) e em uma linhagem de anfíbios (WAKE, M., 1972). A morfologia dos órgãos intromitentes é amplamente variada, o que indica uma rápida evolução dessas estruturas, entre e dentro dos diferentes clados (GREDLER *et al.*, 2014). Essas diferenças e similaridades contribuem para as frequentes discussões sobre a possibilidade de o órgão copulador ter evoluído independentemente em cada grupo, ou se nele existem estruturas homólogas derivadas do órgão copulador de um ancestral comum (KELLY, 2004).

Nas aves, os órgãos genitais masculinos são compostos por testículos, epidídimos e ductos deferentes. Estes desembocam no urodeu, o compartimento médio da cloaca, através de uma papila cônica: a paplia do ducto deferente. Não são encontradas glândulas seminais, bulbo-uretrais ou prostáticas como ocorre em mamíferos (NISHIYAMA, 1955; LAKE, 1957; KNIGHT, 1970; KUDO *et al.*, 1975; GUNAWARDANA & SCOTT, 1978; YAMANO, 1981).

Em certos grupos de aves, como nos galiformes, anseriformes, ratitas e tinamiformes, está presente, na cloaca, um órgão de cópula, ou fálus, de morfologia

variada, podendo ser intromitente ou não intromitente (KING, 1981b). Em tinamiformes (OLIVEIRA, 2000), galiformes (KING, 1981B; KUDO et al., 1975) e anseriformes (GUZSAL, 1974; FUJIHARA et al., 1976), a ereção do fálus é promovida por ingurgitamento linfático do tecido erétil do fálus, diferente do que ocorre em mamíferos, nos quais a ereção é sanguínea (KNIGHT, 1970; GUSZAL, 1974). A linfa é produzida pelo corpo vascular paraocloacal (CVP), estrutura presente na parede ventrolateral da cloaca, considerado um importante órgão reprodutor acessório (NISHIYAMA, 1955; KNIGHT, 1970; GUZSAL, 1974; FUJIHARA et al., 1976).

O pato do mato *Cairina moschata* (Linnaeus, 1758), pertence à família Anatidae, ordem Anseriformes (DONNE-GOUSSÉ, 2002). É uma espécie neotropical que, devido à sua antiga domesticação, atualmente está distribuída por todo o mundo. Os animais adultos apresentam dimorfismo sexual, especialmente em relação ao tamanho. A plumagem, em ambos os sexos, é negra com reflexos verdes e brilho arroxeadado no dorso e asas. Crista de penas como uma juba na cabeça. Asas adornadas com penas brancas. Nos machos a face apresenta pele negra e nua, com grandes carúnculas vermelhas, especialmente ao redor dos olhos. Estas carúnculas aumentam de tamanho com a idade. O bico é negro, exceto por uma faixa branca azulada, com a ponta curva. Pernas curtas e pés grandes e negros. Olhos apresentam coloração marrom amarelada (KEAR, 2005). Por conta da grande distribuição e domesticação desses patos, ficou difícil a definição das características desses animais, pois, várias raças, cada uma com características adaptativas inerentes ao local de sua origem, podem ser encontradas (GOIS et al., 2012; YAKUBU et al., 2009; YAKUBU, 2010). São animais amplamente usados como fonte de proteínas por diversos povos, embora ainda subutilizados (GOIS et al., 2012). Devido a essa ampla distribuição, à facilidade na obtenção de exemplares e à relação desses animais com o grupo basal de aves, os Paleognatas, a espécie *Cairina moschata* foi escolhida para a realização do presente estudo.

São objetivos desta dissertação: identificar o tipo de órgão copulador e a existência de corpo vascular paraocloacal de *C. moschata*. Identificadas essas estruturas, serão descritas as morfologias macroscópica e microscópica de ambos. Será feita, também, uma descrição geral da cloaca, a fim de facilitar a localização topográfica do

fálus e estruturas associadas. Os resultados serão comparados com outros estudos semelhantes sobre Chelonia, Crocodylia, Aves, Squamata e Mammalia.

2 - REVISÃO BIBLIOGRÁFICA:

2.1 - OS ANSERIFORMES:

Os Galloanserae compreendem as galinhas, patos e similares, sendo considerados como um grupo monofilético e grupo irmão de todas as outras espécies de Neognatas, ocupando quase todas as principais regiões biogeográficas do mundo (SORENSEN et al., 2003; CACRAFT et al. 2004). De acordo com Dickinson (2003), esse grupo consiste em oito famílias e 452 espécies, tipicamente separados em “patos” (Anseriformes) e “galinhas” (Galliformes), e são consideradas aves de grande importância socioeconômica.

A ordem Anseriformes é de distribuição global e constituída de três famílias: Anatidae com 46 gêneros e 158 espécies, Anhimidae, com 2 gêneros e 3 espécies, e Anseranatidae com 1 gênero e 1 espécie (GILL, 1994, LIVEZEY, 1997b; DICKINSON, 2003; EO et al., 2009). Em geral são aves de hábitos aquáticos, mas a dependência desse hábito varia amplamente entre as espécies. Cisnes e gansos, por exemplo, alimentam-se na terra, a uma certa distância da água, enquanto a maioria dos patos forrageiam dentro ou perto da água (EO et al., 2009). A família Anatidae, mais numerosa dentre os Anseriformes, compreende os patos, gansos e cisnes, e está dispersa por todo o globo. Compreende duas subfamílias: Anserinae, com 5 gêneros, e Anatinae, com 17 gêneros.

Os Anserinae apresentam pouco ou nenhum dimorfismo sexual nas plumagens, vocalizações e comportamento. Apesar disso, o comportamento frente a ameaças é complexo, variando grandemente, e possui grande valor nas inferências de relações intratribais (DELACOUR, 1945; JOHNSGARD, 1960d). Esses animais apresentam apenas uma muda de penas por ano, após o período reprodutivo, na qual todas as penas são substituídas. Entretanto, as penas de voo são perdidas quase que simultaneamente, impedindo que o animal voe por um período de algumas semanas. Em todas as espécies, a parte sem penas do tarso apresenta um padrão reticulado de escamas. Nenhuma espécie apresenta coloração iridescente, nem mesmo nas asas (JOHNSGARD, 2010).

Os Anatinae tendem a variar os pares de acasalamento todo o ano, o que gera implicações genéticas e evolutivas. Por conta disso os animais apresentam duas plumagens anuais, sendo uma delas de acasalamento, geralmente mais elaborada nos

machos, além dos padrões de coorte tendem a uma maior elaboração e diversidade, principalmente em machos (DELACOUR, 1945; JOHNSGARD, 1960d). Os cantos dos adultos são, em geral, muito diferentes entre machos e fêmeas. Isto se deve a diferenças sexuais na estrutura da siringe e, em alguns casos, da traqueia. A superfície frontal do tarso apresenta um padrão linearmente arranjado de escamas. Colorações iridescentes são muito comuns, principalmente em machos, e restritas à região das asas nas fêmeas. Não existem registros de machos auxiliando na incubação dos ovos, mas a participação deles na criação da ninhada é conhecida e apresenta variações entre as tribos (JOHNSGARD, 2010).

2.2 - *Cairina moschata*:

Cairina moschata é uma espécie da tribo Cairinini, subfamília Anatini. Essas relações são suportadas por caracteres morfológicos, comportamentais e moleculares (JOHNSGARD, 1975; DONNE-GOUSSÉ, 2002) (Fig. 1). Donkin (1989) forneceu uma descrição geral desse pato que, apesar de muito domesticado e bem distribuído, permanece pouco estudado. Existem poucas informações à respeito da biologia desses animais em populações selvagens, mas existe uma estimativa de que existem cerca de 100.000 a 1.000.000 de patos selvagens pelo mundo (KEAR, 2005).

2.3 - CONSIDERAÇÕES GERAIS SOBRE CLOACA E ÓRGÃO COPULADOR:

A cloaca é uma estrutura integrativa complexa, onde o segmento final dos tratos digestivo e urogenital se abrem. A ocorrência de cloaca é registrada em Mixinae, elasmobrânquios, dipnoicos, anfíbios, répteis, aves e em mamíferos monotremados (BERTIN, 1958; ROMER, 1970; WAKE, 1972; KENT, 1973; KING, 1981a). Uma cloaca reduzida persiste inclusive em marsupiais (KARDONG, 2012). Em geral, a cloaca é constituída por três câmaras ou compartimentos (GADOW, 1887), o coprodeo, o urodeo e o proctodeo (GERHARDT, 1933; KARDONG, 2012; KING; MCLELLAND, 1981).

O órgão copulador é encontrado em alguns vertebrados. Ele auxilia o processo de fertilização interna (KING, 1981a). Em anfíbios, os machos de cecílias (*Gymnophiona*) possuem uma cloaca eversível (KÜHNEL, 2010). Referida como *phallopeu*, essa estrutura serve como um órgão intromitente que permite a fertilização interna (GOWER & WILKINSON, 2002). TONUTTI (1931, 1933) descreveu diferenças interespecíficas na morfologia das estruturas cloacais, e especulou sobre os mecanismos de eversão do *phallopeu*, chegando a sugerir que todos os órgãos intromitentes de Amniota derivaram diretamente dessa estrutura. Em anfíbios anuros, *Ascaphus truei* STEJNEGER, 1899, utiliza uma cauda proeminente como um órgão intromitente (JAMIESON *et al.*, 1993).

Em Squamata, a cloaca encontra-se separada em coprodeo, urodeo e proctodeo, sendo este separado do reto pela prega rectocoprodeal. A prega coprourodeal separa o coprodeo do urodeo enquanto que a prega uroproctodeal separa o urodeo do proctodeo. No urodeo são encontradas as desembocaduras dos ductos urogenitais, dorsalmente, na papila urogenital (GADOW, 1877; KING, 1981a). Os órgãos intromitentes, ou hemipênis, são duplos e únicos entre os Amniota (KING, 1981a). No desenvolvimento embrionário, os squamata apresentam três pares externos de protuberâncias genitais. Com base na posição anatômica, podemos separar as protuberâncias cloacais anteriores, a protuberância do hemifalo e protuberâncias cloacais posteriores. As protuberâncias cloacais anteriores e posteriores se fundem e originam, respectivamente, os lábios anterior e posterior da cloaca. As protuberâncias do hemifalo permanecem adjacentes à membrana cloacal e, à medida que o animal se desenvolve, cada um se diferencia em hemifalo (hemipênis ou hemiclitoris) (GREDLER, 2014a,c). Em repouso, o hemipênis é um saco de fundo cego, alojado na base da cauda dentro de um divertículo posterior à cloaca (ARNOLD, 1896a). Esses órgãos possuem sulcos espermáticos em suas superfícies dorsais, que transportam o esperma do macho para a fêmea (DOWLING & SAVAGE, 1960). São estruturas muito ornamentadas, algumas vezes pontiagudas (KLUGE, 1982; BÖHME & ZIEGLER, 2009). Muitos esquamatas apresentam elementos ósseos, parecidos com o báculo dos mamíferos, que sustentam o hemipênis durante a cópula (KLUGE, 1982; ARNOLD, 1986a; CARD & KLUGE, 1995). A ereção é realizada por ingurgitamento sanguíneo e linfático (DOWLING & SAVAGE, 1960; ARNOLD, 1986a; KELLY, 2002, 2004),

Nas tartarugas, apesar da pequena distinção existente entre os compartimentos cloacais, é notável a separação entre coprodeo e reto por uma prega rectocoprodeal circular. Uma nova cavidade, o seio urogenital, recebe os ductos urogenitais, e abre-se dorsalmente no urodeo (KING, 1981a). Em quelônios, os machos possuem pênis simples, localizados ventro medialmente no proctodeo. O ducto espermático se estende da abertura uretral na parede anterior do sino urogenital até a glândula. A glândula nos pênis de tartarugas apresentam extrema variação morfológica, desde uma simples ponta cônica em tartarugas marinhas até uma glândula ornada e penta lobada como em *Trionyx* (ZUG, 1966). Existem dois corpos vasculares eréteis: o corpo esponjoso, tecido flexível que rodeia o sulco, e os corpos cavernosos, altamente vascularizados e que se expandem quando há aumento do fluxo sanguíneo (KING, 1981^a; KELLY, 2002, 2004). O corpo vascular das tartarugas, assim como em mamíferos, promove o aumento do comprimento e da largura da estrutura fálica. Fibras colágenas nas paredes dos tecidos eréteis são arranjadas de maneira axial ortogonal (em ângulos de 0° e 90°). Essas fibras aumentam a resistência do pênis (ex.: dobras durante a cópula), atuando como um reforço no esqueleto hidrostático (KELLY, 2002, 2004). Fêmeas apresentam uma estrutura semelhante ao pênis, porém rudimentar, que se mantém dentro da cloaca e não é protrátil (KARDONG, 2012)

Em crocodilos, assim como em tartarugas, os compartimentos cloacais não são muito definidos, sendo que o coprodeo e o urodeo se fundem em uma única câmara: a câmara coprourodeal. Os ureteres se abrem dorsolateralmente nesta câmara e os ductos urogenitais de desembocam próximos à parte cranial do falo (GADOW, 1887). Os crocodilianos apresentam um órgão copulador também ímpar, como em quelônios e mamíferos, de posição mediana, localizado na parede ventral do proctodeo. Seu corpo vascular é fibroso, o que não permite aumento de tamanho e espessura com ingurgitamento de fluidos, sendo essa limitação sanada pela presença de tecido erétil em sua base (GADOW, 1887; McCANN, 1946, KELLY, 2013). Fêmeas apresentam uma estrutura semelhante ao pênis, porém rudimentar, que se mantém dentro da cloaca e não é protrátil (KARDONG, 2012)

A cloaca pode ser encontrada em mamíferos monotremados e em marsupiais, embora reduzida nos últimos (KARDONG, 2012). Nos monotremata, o coprodeo é separado do urodeo pela prega coprourodeal. Este se separa do proctodeo pela prega

uroproctodeal. Os ductos urogenitais se desemboca no seio urogenital, o qual conecta a bexiga urinária ao urodeo. A urina passa diretamente no urodeo, mas o sêmen passa por um ducto espermático encontrado no pênis (GADOW, 1887). Nos mamíferos, o órgão copulador masculino é o pênis. Ele é formado por três corpos de tecido erétil. Dois deles, os corpos cavernosos, estão localizados na parte dorsal do órgão, e são revestidos por um tecido conjuntivo, não expansível, chamado túnica albugínea (KARDONG,2002). As fibras de tecido conjuntivo são dispostas de maneira transversal, o que confere resistência e evita que o órgão se dobre durante a cópula (KELLY, 1997a). A estrutura dos corpos cavernosos é composta por espaços venosos separados por trabéculas de fibras de tecido conjuntivo e musculatura lisa. O corpo erétil restante é denominado corpo esponjoso. Este está localizado ventralmente e envolve a uretra. Em sua parte distal, ele se dilata e forma a glândula do pênis. A estrutura do corpo esponjoso se assemelha à dos corpos cavernosos, porém com maior quantidade de fibras elásticas. (KARDONG, 2012). A ereção do pênis é um processo hemodinâmico controlado por impulsos nervosos que atuam sobre os músculos lisos das artérias do pênis e sobre as fibras musculares lisas das trabéculas dos corpos cavernosos (JUNQUEIRA, 2013).

Em aves, a cloaca é dividida em três compartimentos interconectados – o coprodeo, o urodeo e o proctodeo. Esses compartimentos são delimitados, respectivamente, pelas pregas retocoprodeal, coprourodeal e uroproctodeal. O coprodeu é o segmento cranial da cloaca e recebe as fezes que chegam pelo reto. O urodeu é considerado o compartimento urinário e recebe a urina pelos ureteres. Esse segmento também contém as desembocaduras dos ductos genitais, sejam ductos deferentes ou ovidutos. Finalmente, o proctodeu é o segmento que comunica a cloaca com o exterior do corpo e, em alguns grupos de aves e répteis, abriga o órgão copulatório, ou o falo (KING, 1981a, OLIVEIRA & MAHECHA, 1996; KUCHEL & FRANKLIN, 2000).

As aves apresentam a maior variação de morfologia genital de todos os amniota. Essa variação vai desde a maior proporção de pênis por tamanho do corpo dentre qualquer vertebrado até a ausência total do órgão (McCRACKEN *et al.*, 2001; BRENNAN *et al.*, 2008). Apenas alguns grupos de aves, incluindo os Galliformes, Anseriformes, as ratitas e os Tinamiformes, possuem órgão copulador verdadeiro, que pode ser intromitente ou não intromitente (KING, 1981a, BRISKIE &

MONTGOMERIE, 1997). Apesar da notável perda do órgão sexual na maioria das aves, ainda não existem hipóteses bem suportadas para explicar esse fato (BRENNAN, 2013). O falo das aves possui uma porção fixa e uma porção erétil. A ereção do falo em aves é promovida por engurgitamento linfático dos corpos fibrolinfáticos. Essa linfa é produzida pelo corpo vascular paracloacal (CVP), estrutura presente na parede ventrolateral da cloaca, considerado um importante órgão reprodutor acessório (KNIGHT, 1970; GUZSAL, 1974; OLIVEIRA & MAHECHA, 2000; BRENNAN & PRUM, 2012).

3 - Material e Métodos:

Para a realização desse trabalho foram utilizados 06 exemplares machos e 1 exemplar fêmea, adultos, de *Cairina moschata* (Linnaeus, 1758). Os exemplares foram adquiridos de criadores locais. Os animais foram sedados e eutanasiados com overdose de “ketamina®”. Imediatamente após a morte, a cloaca dos animais foi cirurgicamente retirada e colocada em solução fixadora. Todos os animais foram destinados a dissecações para estudos macroscópicos da cloaca e estruturas do órgão copulador. Após a realização dos estudos macroscópicos, espécimes foram submetidos a técnicas de rotina para análises microscópicas. Em dois exemplares foram realizadas injeções vasculares de látex através da aorta torácica

Para efetuar as dissecações dos animais destinados a estudos macroscópicos da cloaca, inicialmente, os exemplares foram colocados em decúbito dorsal e submetidos a uma incisão em volta da cloaca. A seguir, foi seccionando transversalmente o reto e os envoltórios peritoneais para a retirada da cloaca, acompanhada pelos envoltórios conjuntivos e sua musculatura. Imediatamente após esses procedimentos, os órgãos retirados foram fixados em formol neutro tamponado (NBF) a 10% por 24 h e estocados em etanol a 70.

Para o estudo das características histológicas da cloaca, foram obtidas secções transversais desde a base até a abertura cloacal. Os fragmentos assim obtidos foram submetidos aos seguintes procedimentos histológicos de rotina: desidratação em série crescente de etanol, diafanização em xilol, infiltração e inclusão orientada em parafina.

Com o objetivo de preservar a continuidade das estruturas, foram feitos cortes com seriação parcial e espessura de 4 a 8 micrômetros, utilizando micrótomo Microm HM 310®. Após a microtomia, os cortes foram destinados a colorações histológicas de hematoxilina eosina (HE) e tricrômico de Mason, coloração histoquímica pelo ácido periódico-reactivo de Schiff e coloração de fibras elásticas (LILLIE & FULLMER, 1976). Pequenos fragmentos de áreas especificamente selecionadas foram incluídas em glicol metacrilato Technovit7100®, cortadas em micrótomo Microm HM 310® com espessura de 1 a 3 micrômetros e coradas em azul de toluidina borato de sódio a 10% de acordo com as instruções do fabricante.

As estruturas anatômicas foram documentadas através de desenhos esquemáticos e fotografias obtidas com câmera fotográfica digital AxioCam da Zeiss ®. Uma vez que não existe nomina anatômica zoológica, as denominações das estruturas descritas seguem no possível, as recomendações da Nomina Anatomica Avium (Baumel et al.) e Nomina Anatomica Veterinaria (INTERNATIONAL COMMITTEE ON VETERINARY GROSS ANATOMICAL NOMENCLATURE).

4- Resultados

4.1 - Anatomia da cloaca:

A cloaca encontra-se localizada parcialmente na porção caudal da cavidade celômica, ventral à musculatura sub-lombar, pigóstilo e glândula uropigiana. Lateralmente, ela é limitada pelos ísquios e pubes e, ventralmente, pelos músculos abdominais. Cranialmente a cloaca constitui a continuação do reto, do qual se diferencia pelo grande aumento no diâmetro.

Após abertura da parede dorsal da cloaca, é possível observar a separação desta em três compartimentos delimitados por pregas transversais da mucosa. Em sentido craniocaudal, os compartimentos cloacais são o coprodeu, o urodeu e o proctodeu. Externamente, não é possível se distinguir essa compartimentalização (Fig. 2).

4.1.1 - Coprodeu:

O coprodeu é o compartimento cloacal que está em continuidade com o reto. Seu limite cranial não é bem definido, uma vez que não foi observada a presença da prega retocoprodeal, nem qualquer outra estrutura macroscópica que evidencie esses limites (Fig. 3). A mucosa que reveste a porção terminal do reto e o coprodeu apresentam vilosidades, com ápices arredondados, regularmente organizadas. Embora haja diferenças entre o pregueamento dessas duas regiões, a maior diferença entre eles é o maior diâmetro do coprodeu, uma vez que o pregueamento pode variar de acordo com a preparação da peça.

4.1.2 - Urodeu:

O urodeu é o compartimento cloacal médio, o qual, em *C. moschata*, compreende apenas uma pequena faixa transversal da cloaca, limitada cranialmente pela prega coprourodeal e, caudalmente, pela prega uroproctodeal (Fig. 4) Em indivíduos jovens as duas pregas são bem evidentes e individualizadas em toda sua extensão (Fig. 5)

Depois de penetrar na parede da cloaca, o ducto deferente contorna lateralmente o urodeu, onde torna-se mais retilíneo. Quando este ducto atinge a superfície ventrolateral, ele se dilata e forma o receptáculo do ducto deferente, que se estreita

novamente e desemboca no urodeo através da papila do ducto deferente (Fig. 4). A papila é cônica e projeta-se medialmente na fossa ejaculatória. A fossa ejaculatória corresponde à porção mais cranial, e dilatada, do sulco ejaculatório e encontra-se no assoalho do urodeo.

4.1.3 - Proctodeo

O proctodeo é o compartimento caudal da cloaca, situado entre a prega uroproctodeal e a abertura cloacal. Neste compartimento encontram-se a bolsa cloacal e as estruturas fáticas que serão descritas separadamente (Figs. 4 e 5).

O proctodeo é recoberto por pele, pigmentada dorsal e ventralmente, e contendo relativamente poucos folículos penáceos. Sob a pele está presente o músculo esfíncter cloacal. Este é um grande músculo, que circunda externamente a cloaca, desde a transição coprourodeal até a abertura cloacal.

A mucosa da cavidade do proctodeo apresenta características variadas, dependendo da faixa etária do animal e da estrutura por ele recoberta. Estas são a bolsa cloacal, dorsolateralmente, e a base do falo, ventralmente.

4.1.4 - Bolsa Cloacal:

A bolsa cloacal é uma estrutura que apresenta vários graus de regressão, de acordo com a idade do indivíduo analisado. Em exemplares juvenis, a bolsa cloacal se encontra dorsal à cavidade proctodeal (Fig. 5). Nos exemplares adultos examinados, a bolsa cloacal apresenta-se completamente regredida.

4.1.5 - Abertura Cloacal:

Caudalmente ao proctodeo, a parede da cloaca delimita a abertura cloacal, que é a abertura externa da cloaca. A parede dessa abertura é formada por um lábio dorsal e um ventral, que são contínuos e sem demarcação definida. Cada lábio compreende duas porções. A porção cranial apresenta um aspecto plano, enquanto a porção caudal possui um aspecto rugoso.

O lábio dorsal sofre um espessamento em sua porção mediana, formando uma protuberância arredondada que se projeta ventralmente. Por conta disso, a fenda cloacal possui o formato de uma letra U (Fig. 6).

4.2 - Anatomia do órgão copulador:

Consideramos como aparelho copulador, em *C. moschata*, os componentes do falo e os corpos vasculares paracloacais. A inclusão dos CVP nesse conjunto é justificável pela íntima relação e continuidade morfofuncional com as estruturas fállicas.

4.2.1 - Falo:

O falo de *C. moschata* é do tipo intromitente, eversível com cavidade tubular, formado por uma base fixa e por uma porção tubular enovelada. Associados a essas estruturas, também estão presentes a fossa ejaculatória, o sulco ejaculatório, e o ligamento elástico (Fig. 7, 8 e 9). O corpo fibroso é de consistência dura, porém flexível. Ele apresenta formato triangular com base cranial, situada ao nível do urodeo. O ápice se dirige caudalmente e está formado por duas projeções que se curvam envolta da porção tubular do falo. O corpo do corpopfibroso é côncavo dorsalmente e sustenta o falo quando está em repouso no assoalho do proctodeo.

Em adultos, quando em repouso, tanto a parte fixa quanto a parte eversível do falo ficam alojadas dentro da bolsa do falo (Fig. 2 e 4). O falo em juvenis apresenta aspecto vermiforme (Fig. 5).

4.2.2 - Base do falo:

A base do falo é a porção visível no assoalho do proctodeu e consiste de uma saliência cônica, ligeiramente achatada em animais em repouso sexual. Ela é a continuação medial da prega uroproctodeal e projeta-se caudalmente, ocupando parte da cavidade do proctodeo. A metade cranial da base do falo é fixa no assoalho desse compartimento e é mais larga do que a porção caudal, que é livre.

Na superfície dorsal da base do falo observa-se a fossa ejaculatória que apresenta formato triangular com base cranial onde encontra-se limitada pela prega uroproctodeal com o sulco ejaculatório (Figs. 2 e 4). Esse sulco se estende até a extremidade livre do órgão copulador. O sulco ejaculatório divide dorsalmente a base do falo em duas partes assimétricas, sendo a esquerda maior do que a direita e dirigida caudalmente para a direita.

Estudos com anseriformes sugerem que a base do falo seja sustentada por corpos fibrosos (MÜLLER, 1908; LIEBE, 1914; GEHARDT, 1933), também denominados lamelas cartilaginosas (GUZSAL, 1974) ou corpo fibrocartilaginoso (KING, 1981b). Através de cortes histológicos, observamos que, em *C. moschata*, essa estrutura apresenta aspecto fibrocartilaginoso, com grande quantidade de células e fibras (Figs, 22 e 24).

4.2.3 - Porção tubular do falo:

A porção tubular do falo não é visível na cavidade cloacal nos animais em repouso sexual e encontra-se dividida em uma porção eversível e uma porção fixa (Figs. 7, 8 e 9). A porção eversível começa na extremidade caudal da base do falo, dirigindo-se cranialmente. Ela encontra-se com a porção fixa, sem demarcação definida entre elas, na parede ventral do proctodeo.

A porção tubular do falo é enovelada e fica envolta por uma capsula conjuntiva, a bolsa fálica, e se aloja em uma cavidade no assoalho do proctodeo.

4.2.4 - Falo em ereção:

Após estímulo manual da cloaca de dois espécimes, foi possível atingir uma eversão parcial da porção tubular do falo, que emergiu da abertura cloacal, dispondo-se em forma de “saca rolhas”. Dessa forma a porção do falo ereto visível externamente é formada pela base fixa e pela porção evaginada do falo (Fig. 10).

Na extremidade cranial da porção evaginada do falo encontra-se uma abertura, ou ádito, que se comunica com o interior da porção tubular fixa do falo, que constitui a cavidade do órgão ereto. Esse ádito apresenta bordas pregueadas em quase toda sua extensão, salve na região do sulco ejaculatório (Fig. 11).

4.2.5 - Corpos Vasculares Paracloacais (CVP):

Os corpos vasculares paracloacais são estruturas pares situadas no assoalho do urodeu, alcançando a porção caudal da base do corpo fibroso. Elas situam-se caudolateralmente aos receptáculos dos ductos deferentes. Dorsalmente aos CVP,

distingue-se uma fina cápsula que recobre cranialmente a porção de comunicação dos CVP.

Macroscopicamente, os CVP apresentam uma massa compacta interna, ou cerne. Nas preparações com látex injetado na base do falo, via parenteral, observou-se o preenchimento das cavidades do CVP, indicando uma continuidade destas estruturas entre si e com o falo (Figs. 2, 4, 7, 8 e 9).

5- Histologia da cloaca e órgão copulador

5.1- Histologia da Cloaca:

Na cloaca masculina de *C. moschata* os compartimentos cloacais e órgão copulador apresentam características histológicas individuais.

5.1.1 – Coprodeo:

A parede do coprodeo está formada pelas túnicas mucosa, submucosa e serosa. Essa última túnica somente é encontrada na transição do reto com o coprodeo, onde esse compartimento encontra-se peritonizado. A mucosa do coprodeo apresenta vilosidades de formato variável. O lúmen desse compartimento cloacal geralmente é encontrado pregueado. O epitélio de revestimento é cilíndrico simples com células caliciformes e linfócitos intraepiteliais (Fig. 12). As células cilíndricas são altas com citoplasma acidófilo e finamente granuloso. Os núcleos dessas células são arredondados ou ovais, vesiculosos e com dois nucléolos evidentes. As células caliciformes apresentam base estreita e ápice dilatado com grânulos de secreção abundantes. A lâmina própria está constituída por tecido conjuntivo frouxo abundante com abundantes fibroblastos, plasmócitos e mastócitos. É também encontrada grande quantidade de linfócitos isolados ou agregados.

A muscular da mucosa é espessa, bem definida. Externamente à muscular da mucosa, é encontrada a túnica submucosa, formada por tecido conjuntivo frouxo com muitos vasos sanguíneos. A túnica muscular está formada por duas espessas camadas musculares lisas interna e externa, separadas por uma fina camada de tecido conjuntivo frouxo. A camada interna é formada por fibras orientadas no sentido circular, enquanto que na camada externa essas fibras estão dispostas em sentido longitudinal.

5.1.2- Urodeo:

A parede ventral do urodeo é formada pela fossa ejaculatória e apresenta mucosa pregueada recoberta por epitélio pseudoestratificado cilíndrico (Figs. 13 e 14). O tecido conjuntivo subepitelial é frouxo com intensa vascularização. Mais profundamente encontra-se uma camada de tecido conjuntivo denso desordenado seguido de uma

camada de músculo liso que se continua com a musculatura externa do coprodeo. O teto e as paredes do urodeo estão formados pela prega uroproctodeal e estão recobertos por epitélio simples cilíndrico com células caliciformes. Nas paredes laterais urodeo são encontradas as porções finais do ureter (Fig.15) e dos ductos deferentes (Fig. 16).

Após penetrar na parede do urodeo, o ducto deferente se dilata formando o receptáculo do ducto deferente para logo desembocar no ápice de uma papila de formato cônico que se projeta no lúmen deste compartimento (Fig. 16). Neste nível, o ducto deferente apresenta epitélio simples cilíndrico. O ureter, antes de penetrar na parede do urodeo, apresenta mucosa pregueada e revestida de epitélio simples cilíndrico de aspecto secretor. A mucosa é muito estreita e as camadas musculares estão formadas por uma delgada camada circular interna e uma espessa camada longitudinal externa.

5.1.3- Proctodeo:

O epitélio de revestimento do proctodeo é do tipo pseudoestratificado cilíndrico com células caliciformes (Fig. 15 e 17). As células cilíndricas apresentam citoplasma secretor basófilo e núcleo oval vesiculoso com nucléolo geralmente único. As células basais são menores com núcleo arredondado. Nesse epitélio foram identificados linfócitos intraepiteliais e, plasmócitos intraepiteliais. A túnica mucosa é formada por tecido conjuntivo frouxo e apresenta grande número de linfócitos dispersos ou agregados (Fig.17). Também foram identificados mastócitos em abundância e especialmente ocasionais melanócitos subepiteliais. Não foi evidenciada a camada muscular da mucosa. A porção tegumentar do proctodeo já na abertura cloacal, apresenta epitélio de revestimento estratificado pavimentoso não queratinizado, no qual as camadas das células superficiais são achatadas (Figs. 18 e 19). As camadas das células intermediárias são pouco numerosas, sendo três ou quatro. A camada basal é mais evidente, tendo a maioria das células forma cúbica.

5.2- Falo:

5.2.1- Base do falo:

A base do falo encontra-se recoberta por epitélio estratificado pavimentoso não queratinizado. A lâmina própria da base do falo é formada por uma camada de tecido

conjuntivo frouxo subepitelial e uma camada de tecido conjuntivo denso nesta lâmina própria foram evidenciados freqüentes corpúsculos de Herbst (Fig. 17, 20 e 21).

Segue-se uma região com amplos espaços linfáticos revestidos de endotélio e atravessados por trabéculas de tecido conjuntivo denso dispostas em diferentes sentidos. No interior da base do falo encontra-se o corpo fibroso (Figs. 22, 23 e 24). Esta estrutura encontra-se envolvida por uma fina cápsula formada por uma fina camada de tecido conjuntivo denso. A maior parte deste corpo fibroso é formado por tecido fibrocartilaginoso com as bordas formadas por tecido conjuntivo denso entremeado de tecido adiposo. O corpo fibroso presta inserção ao ligamento elástico o qual também se prende na porção eversível do falo (Figs. 23, 25, 26 e 27).

5.2.2- Porção tubular do falo:

A porção tubular do falo apresenta duas partes bem distintas histologicamente, a porção eversível e a porção fixa. Ambas localizadas no interior da bolsa fállica formada por tecido conjuntivo denso.

A porção eversiva do falo é continua com a base do falo. Ela é revestida por tecido epitelial estratificado pavimentoso não queratinizado e em sua superfície é possível identificar o sulco ejaculatório (Figs. 28, 29 e 30). No falo em repouso esta porção apresenta seu interior revestido por tecido epitelial estratificado pavimentoso não queratinizado e o sulco ejaculatório torna-se interno. A porção eversiva do falo encontra-se envolvida por abundante tecido elástico que participa da formação do ligamento elástico.

A porção tubular fixa do falo é continua com a porção eversível e está revestida internamente por epitélio pseudo estratificado cilíndrico com aspecto secretor (Fig. 31). No interior da porção tubular fixa do falo são encontrados amplos espaços linfáticos dilatados no falo ereto e colabados no falo em repouso (Figs. 17, 27 e 32). Estes espaços comunicam com os espaços da base do falo.

5.2.3- Corpos Vasculares Paracloacais:

Os corpos vasculares paracloacais estão situados no assoalho do urodeo e se estendem até a base do falo. Estes corpos vasculares apresentam uma massa compacta interna ou cerne circundada por amplas cavidades linfática com trabéculas conjuntivas que lhe proporcionam um aspecto esponjoso (Figs. 33 e 34). O cerne desta estrutura é formado por um emaranhado de vasos sanguíneos de diferentes diâmetros originados de uma grossa artéria e envolvidos por tecido conjuntivo com abundantes linfócitos (Fig. 35).

6- Discussão:

Para a identificação de homólogias, é necessário que sejam observadas a posição anatômica, a função e a origem embrionária das estruturas. Em trabalhos sobre estruturas cloacais, em especial sobre o tubérculo genital embriológico, diversos autores (GREDLER; SANGER; COHN, 2014; GREDLER; SEIFERT; COHN, 2014; GREDLER et al., 2014; HERRERA; BRENNAN; COHN, 2014; HERRERA; COHN, 2014; LARKINS; COHN, 2014; LEAL; COHN, 2014) observam as estruturas dos animais considerando-os em posição bípede. Dessa forma, o sulco do tubérculo fálico, que nos tetrápodes se encontra voltado para o dorso do animal, é descrito como sendo ventral. Ao utilizarmos as nomenclaturas das *Nomina Anatomica Veterinaria* (INTERNATIONAL COMMITTEE ON VETERINARY GROSS ANATOMICAL NOMENCLATURE, 2012) e *Nomina Anatomica Avium* (BAUMEL et al., 1993), passamos a considerar a posição anatômica dos animais como estando em pé, apoiado pelos quatro membros. Isso implica em que as estruturas voltadas para o dorso do animal sejam consideradas dorsais. Da mesma forma, estruturas voltadas para o ventre são consideradas ventrais. Estruturas voltadas para a cabeça são consideradas craniais e as voltadas para a cauda, caudais. Conforme proposto por GRONDONA (2015) e LIEM et al. (2012), órgãos e estruturas apenas receberam o mesmo nome caso tenham sido considerados homólogos.

6.1- Redes ou plexos vasculares:

Redes ou plexos vasculares são estruturas que apresentam muitas conformidades, dependendo das funções que desempenham (DYCE; SACK; WENSING, 2004; KONIG; LIEBICH, 2011). Na literatura, pouco se observa detalhamentos sobre as redes vasculares. Essas estruturas são profundamente detalhadas apenas nos pênis de mamíferos, sendo apresentadas como corpos cavernosos e corpos esponjosos (JUNQUEIRA; CARNEIRO, 2013). Neste estudo, seguimos a classificação proposta por Grondona: propomos que os plexos vasculares presentes nos órgãos copuladores sejam denominados corpos vasculares.

Existem dois tipos de corpos vasculares: os eréteis e os não eréteis. Corpos vasculares eréteis são encontrados em Testudines e em mamíferos, e os não eréteis são

os corpos presentes no falo de crocodilianos e também os corpos vasculares paracloacais, presentes na base do falo das aves.

Os corpos cavernosos são compostos por grandes lacunas venosas, separadas por trabéculas de fibras conjuntivas e fibras de musculatura lisa, e são envolvidos por uma espessa camada de tecido conjuntivo, não expansível, chamada túnica albugínea. O corpo esponjoso, por sua vez, é formado por pequenas lacunas venosas regulares, separadas por fibras de tecido conjuntivo, principalmente elásticas, e fibras de musculatura lisa. O corpo esponjoso envolve a uretra e se dilata distalmente para formar a glândula. (JUNQUEIRA; CARNEIRO, 2013; NICKEL; SCHUMMER; SEIFERLE, 1973; VAUGHAN; CZAPLEWSKI; RYAN, 1999).

Os corpos eréteis dos Testudines são formados por um plexo vascular envolto por tecido conjuntivo denso. Semelhante ao que ocorre com o corpo esponjoso, o corpo erétil se dilata em sua parte terminal e forma uma glândula, com espaços sanguíneos atravessados por trabéculas fibroelásticas, sem fibras musculares lisas, revestidas por endotélio.

Em crocodilianos, os corpos não eréteis estão distribuídos pelo interior do corpo fibroso do falo. As fibras predominantes são as colágenas, não elásticas, o que impede que o órgão torne-se erétil, mesmo com o ingurgitamento sanguíneo do corpo. A origem do sangue, responsável pelo preenchimento dos corpos vasculares não eréteis, são os corpos cavernosos extra-fálicos (KELLY, 2013).

Corpos vasculares paracloacais são compostos por um plexo vascular central com pequenos seios linfáticos internos que confluem na periferia, formando os grandes espaços linfáticos que conduzem a linfa para o falo. Os espaços linfáticos são limitados por finas trabéculas de tecido conjuntivo, ricos em células. Os CVP estão localizados lateralmente ao proctodeo.

6.2- Tecidos rígidos do órgão copulador

Os órgãos copuladores intromitentes possuem, em seu interior, estruturas rígidas de tecido conjuntivo. Em mamíferos, o pênis apresenta tecido fibrocavernoso e esponjoso (DYCE; SACK; WENSING, 2004; JUNQUEIRA; CARNEIRO, 2013). Em

tartarugas, o falo apresenta corpo fibroelástico (KELLY, 2002; GRONDONA, 2015). Os crocodilianos apresentam falo com fibras elásticas em abundância, e poucas fibras colágenas, com presença de espaços sanguíneos (KELLY, 2013). Algumas aves possuem corpo fibroso, com grande quantidade de células, rodeado por linfa (KING, 1981).

6.3- Órgão Copulador:

Entende-se como órgão copulador a estrutura do sistema genital que realiza a cópula. Alguns pesquisadores denominam, indistintamente, para mamíferos, tartarugas, crocodilianos e aves, o órgão copulador como pênis ou falo. Para serpentes e lagartos, o termo utilizado é hemipênis. Diante da ausência de uma distinção para essas estruturas, propomos formalmente, nesse trabalho, a utilização do termo “pênis” para o órgão copulador de mamíferos, e do termo “falo” para o órgão copulador de tartarugas e arcossauros, como sugerido por Grondona, 2015.

Como medida distintiva, consideramos o pênis como o órgão copulador masculino formado por dois corpos cavernosos eréteis rodeados por túnica albugínea, um corpo esponjoso erétil, glândula, glândulas anexas e prepúcio. O pênis se encontra inserido no arco isquiático através dos músculos isquicavernosos e possui músculo retrator do pênis, formado de musculatura lisa (JUNQUEIRA; CARNEIRO, 2013; NICKEL; SCHUMMER; SEIFERLE, 1973; VAUGHAN; CZAPLEWSKI; RYAN, 1999).

No presente estudo, consideramos o falo como o órgão copulador masculino de Testudines e Archosauria. O falo é formado por um tecido erétil suportado por um corpo fibroso, um sulco ejaculatório dorsal, canais peritoneais e um sistema que retrai o falo para dentro da cloaca (GRONDONA, 2015).

Em aves que apresentam falo desenvolvido, o corpo fibroso pode apresentar duas conformações. Em tinamídeos e alguns cracídeos, o corpo fibroso é altamente celular e não intromitente. Em avestruzes, o corpo fibroso é altamente celular e intromitente. No assoalho do urodeo encontram-se os corpos vasculares paracloacais. Essas estruturas são corpos não eréteis, repletos de cavidades linfáticas que drenam linfa para as cavidades linfáticas do sulco ejaculatório, que é uma estrutura simples e aberta,

promovendo a ereção deste. (OLIVEIRA, 2000). Grande parte do fluido ejaculado provém da linfa proveniente dos corpos vasculares paracloacais (NISHIYAMA, 1955). O falo possui um ligamento elástico que promove sua retração para o interior da cloaca. Em algumas aves, além do ligamento elástico, um músculo retrator também participa desse processo (OLIVEIRA, 2000). Não foram observados canais peritoneais nos falos das aves (OLIVEIRA, 1994).

Em crocodilianos, o órgão copulador é ímpar e mediano, situando-se na parede ventral do proctodeo, e não é recoberto por nenhum tipo de bolsa. O falo é formado por um corpo fibroso intromitente, com cavidades vasculares não eréteis. Essas cavidades vasculares são cercadas por finas camadas de musculatura lisa e fibras colágenas (KELLY, 2013). O órgão é rígido e essa rigidez é compensada pela presença de tecido erétil em sua base que, quando enrijecido, altera a posição do falo de retraído para protraído (MCCANN, 1946). O sulco ejaculatório é simples, aberto, e se estende desde a base do falo até a sua porção mais cranial (REESE, 1924). O falo apresenta uma pseudoglande, que é um processo do sulco ejaculatório. Os canais peritoneais se estendem desde a base até o segundo terço do corpo do falo, onde se desembocam em uma papila cônica e achatada (GRONDONA, 2015).

6.4- Sulco Ejaculatório:

O termo sulco ejaculatório é utilizado para denominar sulcos que conduzem o ejaculado, que consiste de sêmen e outras secreções. Na literatura, essa estrutura pode ser também denominada sulco fálico, sulco seminal ou sulco espermático.

Em aves, a fossa ejaculatória recebe os ductos deferentes. O sêmen, juntamente à linfa, é transportado pelo sulco ejaculatório. Em testudines, o sulco ejaculatório transporta o sêmen juntamente à secreções da papila do ducto deferente e dos canais peritoneais. Nos crocodilianos, durante processos de sexagem, foi observado que a cloaca estava preenchida por um fluido semelhante ao fluido peritoneal. É possível que o sulco ejaculatório conduza sêmen e líquido peritoneal, como proposto por GRONRONA, 2015.

Em mamíferos, diferentemente de Archosauria e Testudines, o ejaculado é conduzido pela uretra, estrutura homóloga ao sulco ejaculatório. Diferentemente do sulco, a uretra é um tubo fechado.

6.5- Morfologia Comparativa:

Em Lissamphibia, o ducto urinário é originado do ducto arquinefrítico ou mesonefrítico. O ducto testicular é um ducto novo, formado pela evaginação do epitélio do celoma embrionário. Esses dois ductos possuem desembocadura próxima no futuro urodeo. Os testículos e rins opistonéfricos estão dorsais na cavidade do corpo. (KARDONG, 2012; LIEM et al., 2012). Em cecílias, a cloaca é linear e formada pelo urodeo e falodeo. O falodeo é o órgão copulador das Gymnophiona, sendo encontrado apenas nesse grupo. Essa estrutura é uma evaginação da cloaca, que possui dois sulcos dorsolaterais. Sua ereção se dá através dos plexos vasculares. O músculo retrator cloacal, também apenas encontrado em cecílias, é responsável pela retração do órgão copulador (GOWER; WILKINSON, 2002, WAKE, 1972). Por estes motivos, os ductos urinários, ductos genitais não podem ser considerados homólogos com os ureteres e ductos deferentes dos amniotas. Da mesma forma o local de desembocadura destes ductos, denominado urodeo, não é homólogo do urodeo dos amniotas.

Em Amniota, o ureter é originado do brotamento do ducto arquinefrítico. O ducto arquinefrítico, por sua vez, origina o ducto deferente. O ureter e o ducto deferente desembocam no futuro urodeo (KARDONG, 2012; LIEM et al., 2012). A cloaca embrionária, sinapomórfica de Amniota, pode ser observada no estágio de aparecimento da membrana cloacal, do septo urorretal e dos brotamentos precursores do tubérculo genital (GRONDONA, 2015);

Em aves, o ureter e ducto deferente desembocam separadamente, dorsalmente no urodeo (GADOW, 1887; KARDONG, 2012). Não se forma seio urogenital, ou este regride. É possível que a fossa ejaculatória seja a porção caudal do seio urogenital aberto. A cloaca se abre no proctodeo (DE OLIVEIRA; MAHECHA, 1996). O falo apresenta corpo fibroso não intromitente, com sulco ejaculatório eversível intromitente, e corpos vasculares paracloacais. A retração do falo pode ser realizada por musculatura estriada esquelética (OLIVEIRA; MAHECHA, 2000) ou apenas por ligamento elástico,

como em evidenciado no presente trabalho em *C. moscata*. A ereção, em aves, é puramente linfática.

Fundamentados nas descrições anatômicas encontradas na literatura, nos achados do presente trabalho e nas propostas de Grondona (2015) foram determinados caracteres para a análise das implicações filogenéticas dos amniotas.

Em Mammalia, durante parte do seu desenvolvimento embrionário, o ureter e o ducto deferente se convergem em um único ducto (Caracter 2:0) e desembocam na região do trígono vesical (Caracter 0:0; 1:0) (HYTTEL et al., 2010). O ducto deferente apresenta glândulas do tipo seroso (Caracter 13:0). Os rins metanéfricos permanecem dorsais na cavidade corporal (Caracter 5:0). Os testículos não sofrem descenso (Caracter 6:0), ou sofrem descenso variável, cranial à abertura pélvica (Caracter 6:2) ou no escroto (Caracter 6:1) (DYCE; SACK; WENSING, 2004; VAUGHAN; CZAPLEWSKI; RYAN, 1999). No estágio embrionário, a membrana urorretal se desenvolve, formando o septo urorretal que, adicionado a células do mesênquima, forma o seio urogenital (Caracter4:0). A parte caudal do seio urogenital dá origem à uretra (Caracter 3:0)(HYTTEL et al., 2010). Em Eutheria, a cloaca regride. O reto persiste com sua abertura, o ânus (Caracter 12:1). Em Prototheria e Metatheria existem variações da cloaca não bem estudadas (KARDONG, 2012). O pênis é derivado dos brotamentos do tubérculo genital que se desenvolvem medial ao brotamento dos membros inferiores, mais próximos à membrana cloacal, com uretra dorsal embrionária (GREDLER; SANGER; COHN, 2014; HERRERA; BRENNAN; COHN, 2014; LARKINS; COHN, 2014). O pênis possui músculo retrator, caracterizado como músculo liso. A ereção é promovida por ingurgitamento sanguíneo com pequena contribuição linfática (Caracter 10:0) (NICKEL; SCHUMMER; SEIFERLE, 1973).

Em Squamata, o ureter e o ducto deferente desembocam dorsal e separadamente no urodeo (Caracteres 0:1; 1:1; 2:1). Rins e testículos permanecem dorsais na cavidade do corpo (Caracteres 5:0; 6:0) (DYCE; SACK; WENSING, 2004; KARDONG, 2012). A membrana urorretal não se desenvolve (Caracter 4:1). Em lagartos e cobras, pelo menos três pares externos de brotamentos genitais/cloacais se formam ao longo das bordas laterais da cloaca que dão origem ao lábio cranial da cloaca, aos hemipênis, e aos lábios caudais da cloaca. Em Squamata, os brotamentos genitais surgem próximos ao

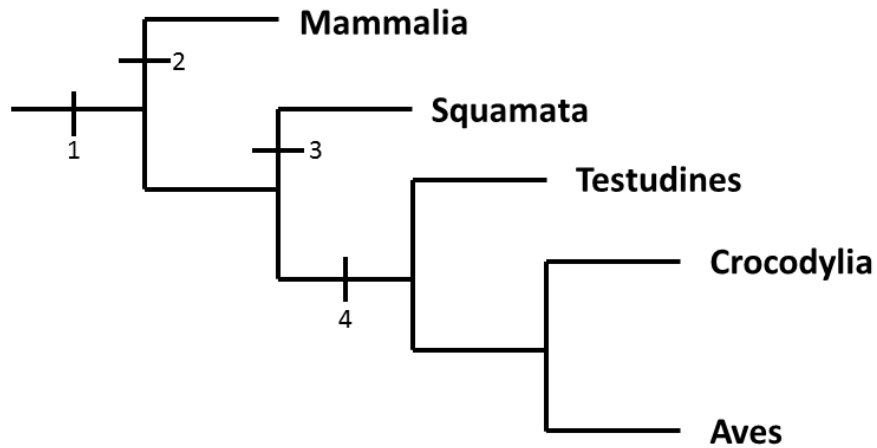
brotamento primitivo dos membros inferiores, diferentemente dos outros amniotas, formando o hemipênis (Caracter 11:1) no adulto. O sulco ejaculatório do hemipênis é duplo e aberto (Caracter 3:1), já que cada hemipênis possui seu próprio sulco (GREDLER; SANGER; COHN, 2014; GREDLER et al., 2014). A ereção do hemipênis é efetuada pelo engurgitamento dos seios sanguíneos com trabéculas com contribuição dos corações linfáticos, sendo portanto mista (Caracter 10:2) (COTTA, 2000). A cloaca se abre no proctodeo (GREDLER et al., 2014). O músculo retrator e protator do hemipênis é estriado esquelético (GADOW, 1887).

Em Testudines, o ureter e o ducto deferente desembocam separadamente (Caracter 2:1) na face lateral do seio urogenital (Caracter 0:2). Caudalmente, o seio urogenital origina o sulco ejaculatório e, cranialmente, o ducto da bexiga urinária. Por esse fato, a porção que conecta a bexiga urinária ao seio urogenital não pode ser denominada trígono vesical como nos mamíferos, por essas estruturas não serem homólogas. O ducto deferente apresenta glândulas do tipo mucoso (Caracter 13:1). Rins e testículos sofrem descenso cranial à abertura da pelve (Caracter 5:1; 6:2). A cloaca é proctodeal, ou seja, o proctodeo fisiologicamente recebe urina, sêmen e fezes e anatomicamente, a urina e sêmen são separados das fezes até chegar no proctodeo. Possuem falo fibroelástico não erétil, com copos vasculares eréteis, pseudoglande e sulco ejaculatório dorsal. Possuem canais peritoneais.

Em Crocodilia, o ureter e o ducto deferente não se convergem em um único ducto (Caracter 2:1). O ureter desemboca dorsalmente no coprodeo (Caracter 0:3) (OLIVEIRA et al., 2004) e o ducto deferente desemboca lateralmente na parte cranial do seio urogenital (Caracter 1:2). O caminho dessas modificações não está relatado na literatura. É possível que o ureter ou o urodeo tenham migrado dorsalmente. Rins e testículos sofrem descenso até a parte cranial da pelve (Caracteres 5:0; 6:2). Não apresentam bexiga. A região cranial do seio urogenital continua como sulco ejaculatório dorsal. A cloaca se abre no proctodeo. Possui falo com corpo fibroso intromitente com corpos não eréteis (Caracter 8:1) e pseudoglande. Possuem canais peritoneais e o falo se origina do brotamento do tubérculo genital (GREDLER et al., 2014).

7- Cenário Evolutivo:

Com base nos caracteres levantados no presente estudo, propomos um cenário evolutivo para a cloaca e órgãos copuladores dos Amniota viventes.



- 1- Cloaca embrionária**
- 2- Pênis**
- 3- Hemipênis**
- 4- Falo**

Essa árvore é consistente considerando os recentes estudos de filogenia desses grupos, utilizando-se dados moleculares (CHIARI et al., 2012; CRAWFORD et al., 2012, 2014; FONG et al., 2012; HEDGES, 2012; IWABE et al., 2005). Frente a esse cenário, propomos as seguintes sinapomorfias: a cloaca embrionária é sinapomórfica para os Amniota; O pênis é sinapomorfia de Mammalia; O hemipênis é sinapomorfia de Squamata; O falo é sinapomorfia de Archosaura e Testudines.

Espera-se que caracteres de morfologia da cloaca e órgãos copuladores sejam incluídos em análises integrativas.

8- Conclusões:

A cloaca de *C. moschata* apresenta a morfologia da cloaca clássica, descrita por Gadow em 1887. Esta é dividida em coprodeo, urodeo e proctodeo, sendo que os ductos urogenitais desembocam-se no urodeo.

O falo de *C. moschata* se assemelha muito ao falo descrito para outras aves. Em comparação com o falo de *N. maculosa*, é possível observar diferenças no mecanismo de retração. No presente estudo foi observado apenas ligamento elástico como promotor da retração enquanto Oliveira (2002) relata a existência de ligamento elástico e músculo retrator em *N. maculosa*.

O falo de *C. moschata* é protrudente, intromitente e formado por corpo fibrocartilaginoso e um corpo erétil.

Os estudos filogenéticos reforçaram hipóteses de que Archosauria e Testudines são grupos irmãos.

AC: Abertura cloacal

BF: Base do falo

Bf: Base do falo

BF: Bolsa do falo

C: Coprodeo

CF: Corpo fibroso

CFC: Corpo fibrocartilaginoso

CFE: Cápsula fibroelástica

CH: Corpúsculo de Herbst

CVP: Corpo vascular paraclacal

EL: Espaços linfáticos

Ep: Epitélio

FE: Fossa ejaculatória

FJ: Falo juvenil

FP: Folículo penáceo

LE: Ligamento elástico

LSE: Lábio do sulco ejaculatório

M: Musculatura

MALT: Tecido linfoide associado à mucosa

PCU: Prega coprourodeal

PD: Papila do ducto deferente

Pe: Peritônio

PE: Porção versível

Pf: Parte fixa do falo

PF: Porção fixa

PV: Plexos vasculares

R: Reto

Ru: Ruga do falo

SE: Sulco ejaculatório

SF: Sulco do falo

TC: Tonsilas cloacais

U: Ureter

V: Vaso sanguíneo

VLC: Vasos linfáticos centrais

VLP: Vasos linfáticos periféricos

0. Desembocadura do ureter

0 – Trígono vesical

1 – Urodeo

2 – Seio urogenital

3 – Coprodeo

1. Desembocadura do ducto deferente

0 – Trígono vesical

1 – Urodeo

2 – Seio urogenital

3 – Fossa ejaculatória

2. Ducto deferente e ureter convergem em um único ducto

0 – Sim

1 – Não

3. Sulco ejaculatório

0 – Fechado (uretra)

1 – Duplo aberto

2 – Simples aberto

4. Membrana urorretal

0 – se desenvolve e forma o seio urogenital

1 – não se desenvolve

2 – se desenvolve e forma a parte genital do seio urogenital

3 – inicia seu desenvolvimento e regride

5. Descenso renal

0 – Ausente

1 – Presente

6. Descenso testicular

0 – Não sofre descenso

1 – Descenso escrotal

2 – Descenso cranial à abertura da pelve

7. Corpos vasculares erécteis

0 – Ausente

1 – Presente

8. Corpos vasculares não erécteis

0 – Ausente

1 – Presente

9. Corpo fibroso

0 – Intromitente

1 – Não intromitente

10. Tipo de ereção do órgão copulador

0 – Predominantemente sanguínea

1 – Linfática

2 – Mista

11. Hemipênis

0 – Ausente

1 – Presente

12. Ânus

0 – Ausente

1 – Presente

13. Glândulas do ducto deferente, tipo

0 – seroso

1 – mucoso

14. Pseudoglande

0 – Ausente

1 – Presente

15. Canais peritoneais

0 – Ausente

1 – Presente

16. Retração do órgão copulador promovida por ligamento elástico

0 – Ausente

1 – Presente

17. Próstata

0 – Ausente

1 – Presente

FIGURA 1. Relações filogenéticas entre *C. moschata* e outros Anatidae. Adaptado de Johnsgard, 1975.

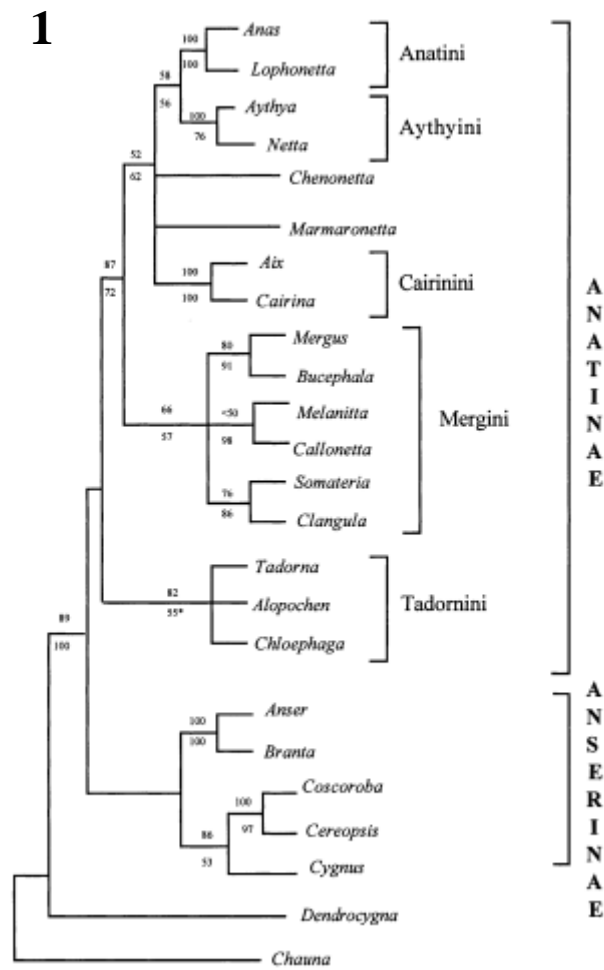
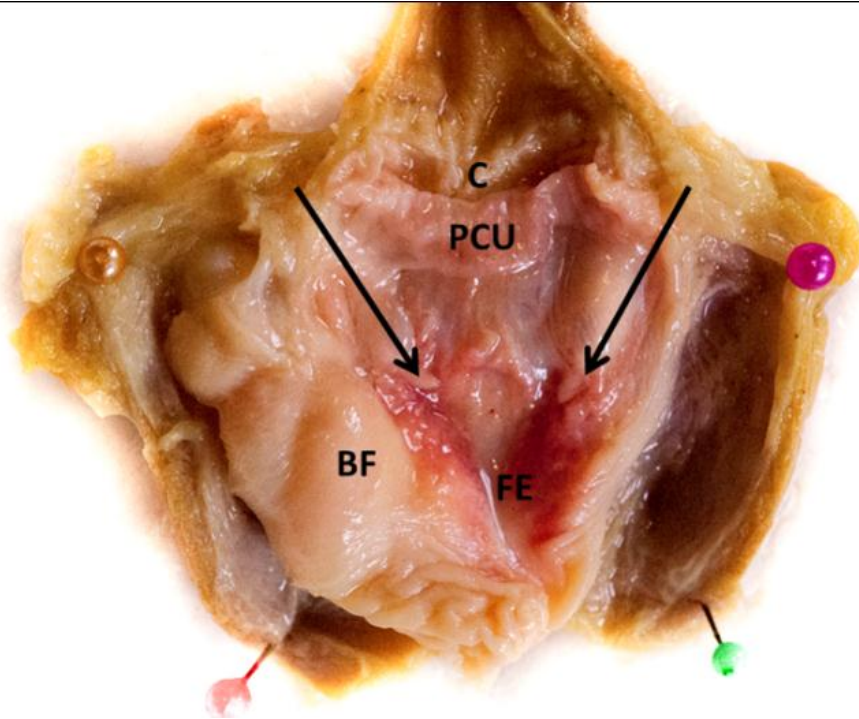


FIGURA 2. Vista dorsal da cloaca de indivíduo adulto com o falo em repouso. Em detalhe estão a prega coprourodeal (PCU), a bolsa do falo (BF) e a fossa ejaculatória (FE). As setas indicam as duas papilas dos ductos deferentes.

FIGURA 3. Vista dorsal da cloaca de indivíduo adulto, com o falo em repouso. Em detalhe estão o reto (R), o coprodeo (C), o ureter (U) e o peritônio (Pe).

2



3

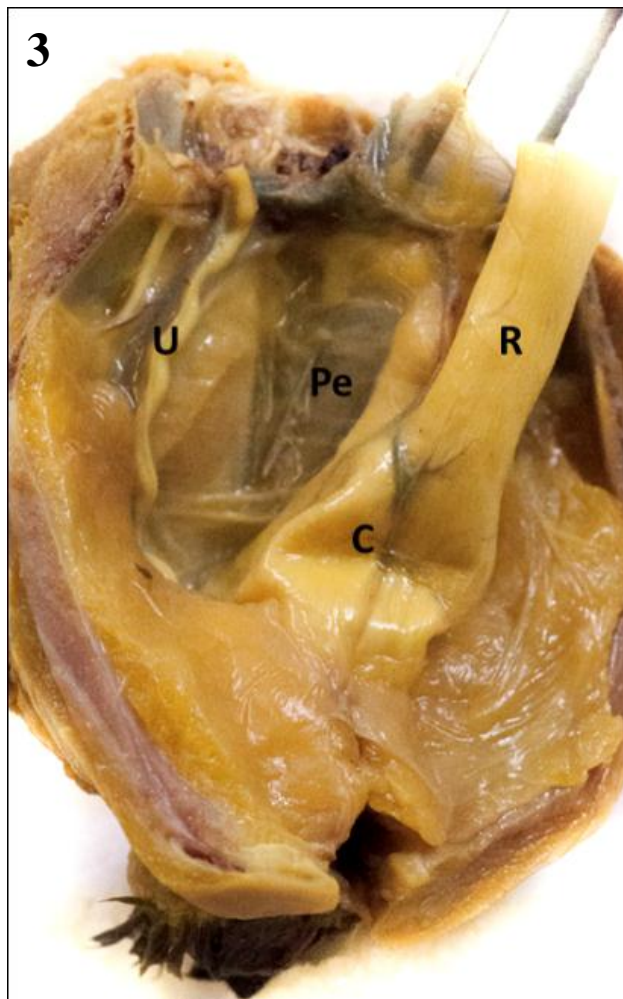


FIGURA 4. Vista dorsal da cloaca de indivíduo adulto com o falo em repouso. Em detalhe estão a prega coprourodeal (PCU), a bolsa do falo (BF) e a fossa ejaculatória (FE). As setas indicam as duas papilas dos ductos deferentes.

FIGURA 5. (foto 4) Vista dorsal da cloaca de indivíduo juvenil. A coloração amarelada se deve à fixação em líquido de Bouin. Na foto estão destacados o reto (R), a abertura cloacal (AC) e o falo juvenil (FJ), que não encontra-se envolto pela bolsa do falo.

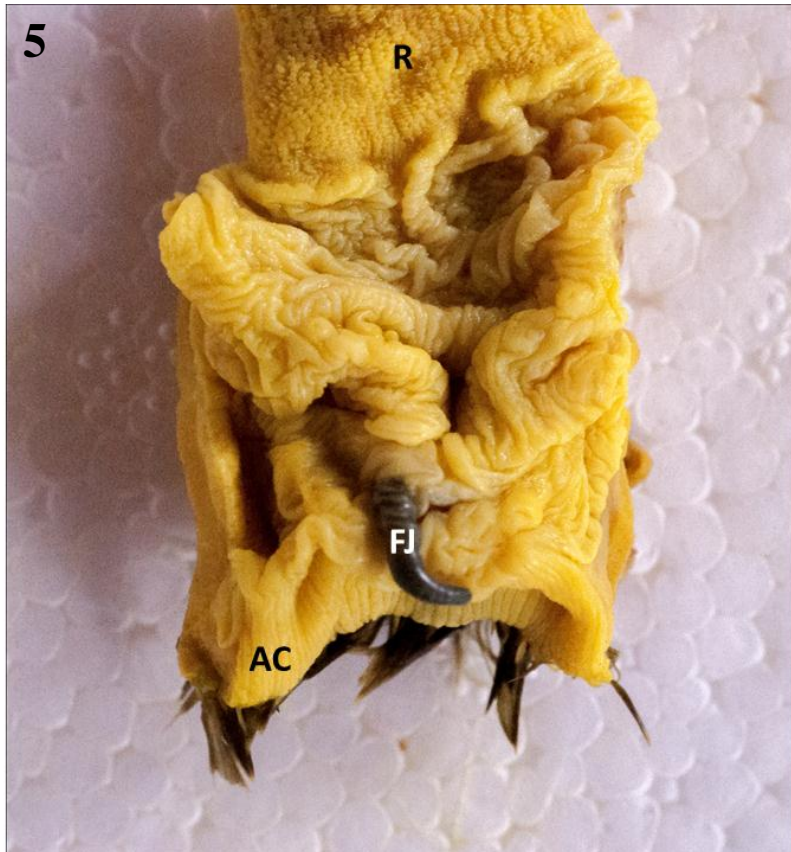
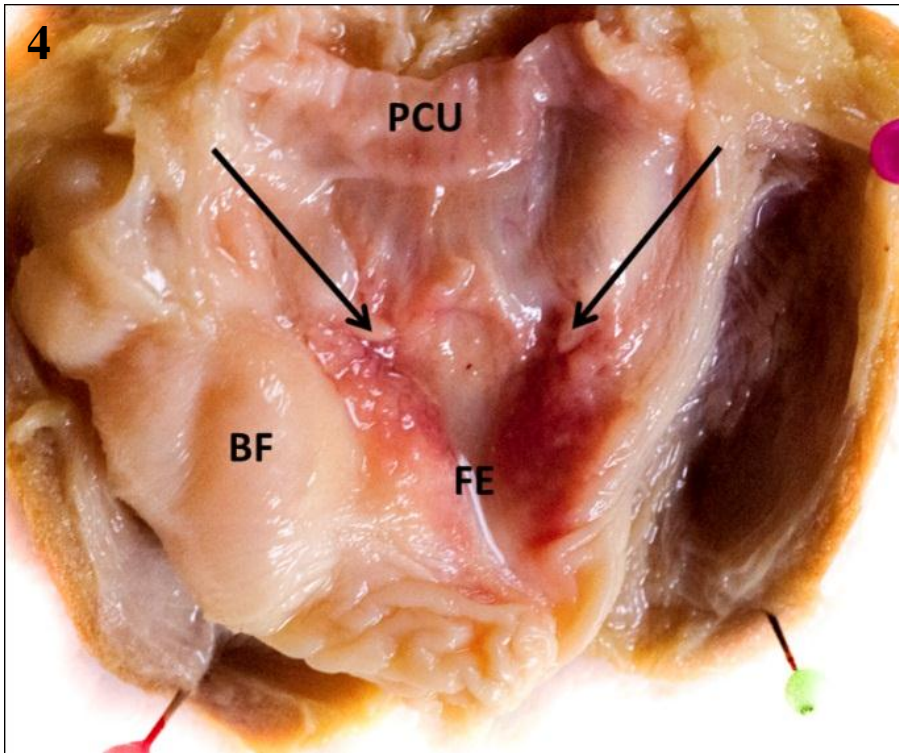


FIGURA 6. Abertura cloacal de macho adulto de *C. moschata*. A seta aponta para uma papila do ducto deferente.

FIGURA 7. Vista ventral da cloaca de indivíduo adulto, com o falo em repouso. A bolsa do falo foi retirada. Na foto estão destacados o falo em sua porção fixa (PF) e porção eversível (PE), o ligamento elástico (LE) e os corpos vasculares paracloacais (CVP). É possível observar um acúmulo de material avermelhado nos CVP, referente ao látex usado na perfusão do animal.

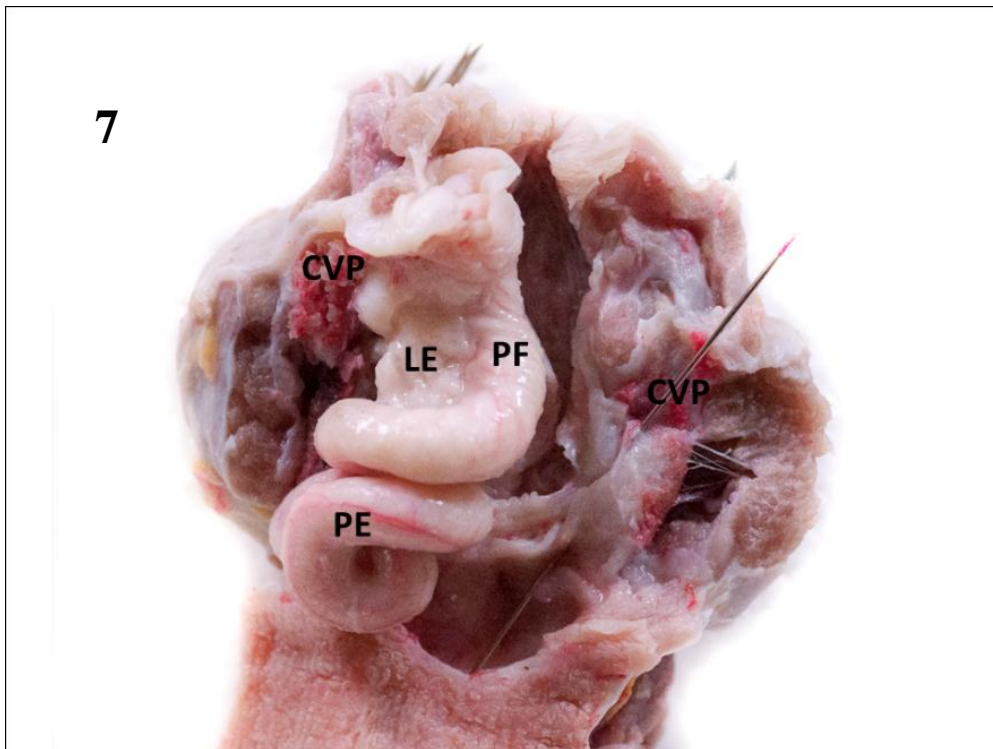
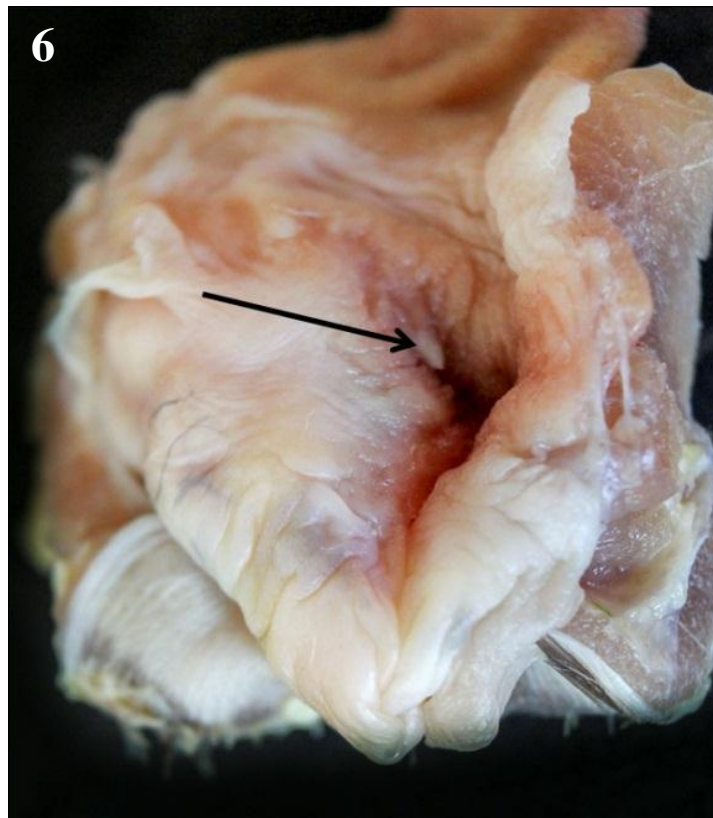
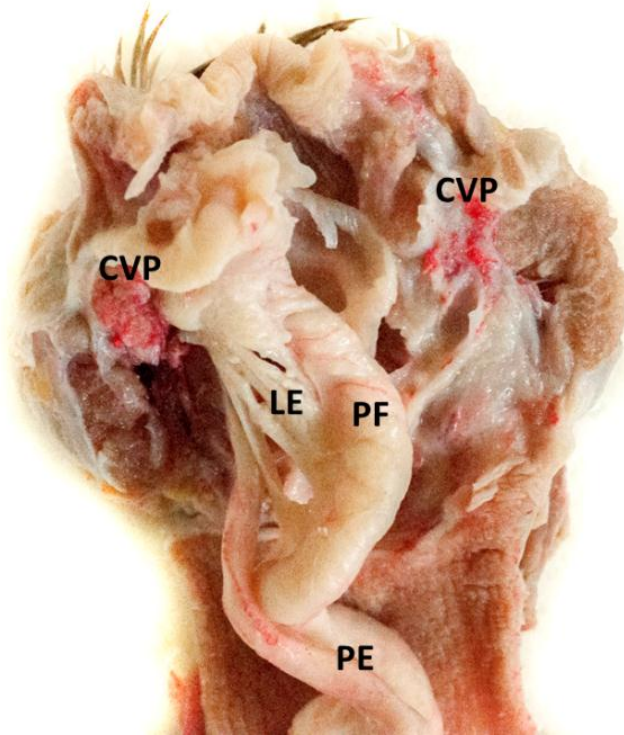


FIGURA 8. Vista ventral da cloaca de indivíduo adulto, com o falo em repouso. A bolsa do falo foi retirada. Na foto estão destacados o falo em sua porção fixa (PF) e porção eversível (PE), o ligamento elástico (LE) e os corpos vasculares paracloacais (CVP). É possível observar um acúmulo de material avermelhado nos CVP, referente ao látex usado na perfusão do animal.

FIGURA 9. Vista ventral da cloaca de indivíduo adulto, com o falo em repouso. A bolsa do falo foi retirada. Na foto estão destacados o falo em sua porção fixa (PF) e porção eversível (PE), o ligamento elástico (LE) e um corpo vascular paracloacal (CVP). É possível observar um acúmulo de material avermelhado nos CVP, referente ao látex usado na perfusão do animal.

8



9

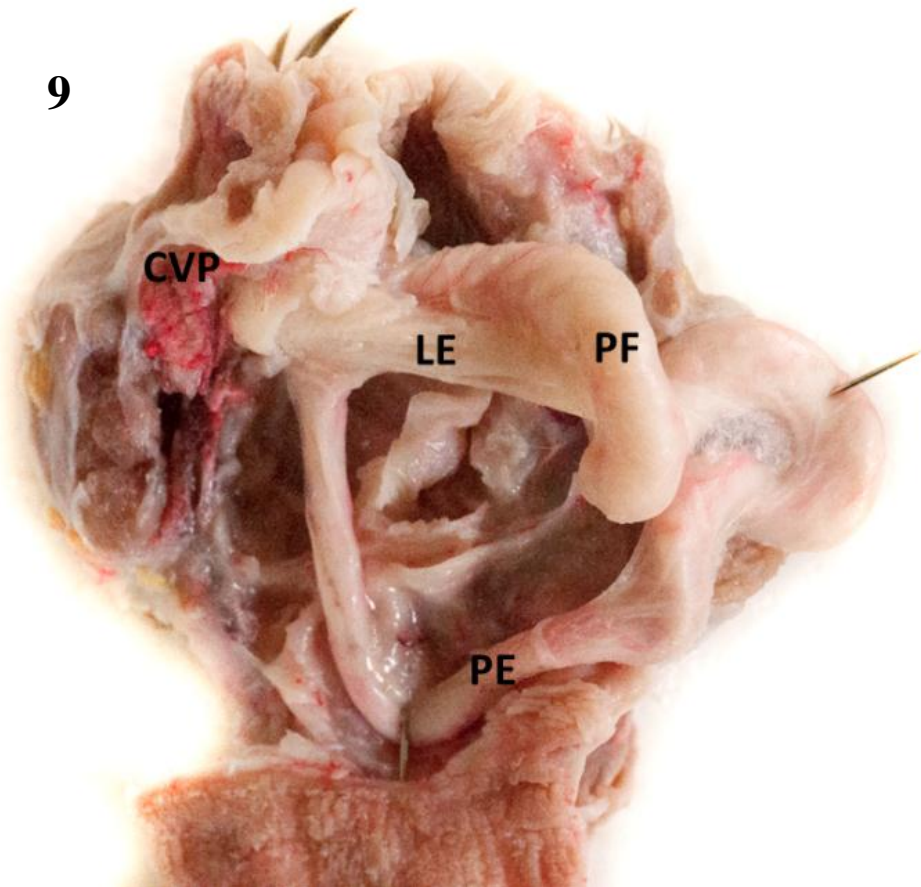
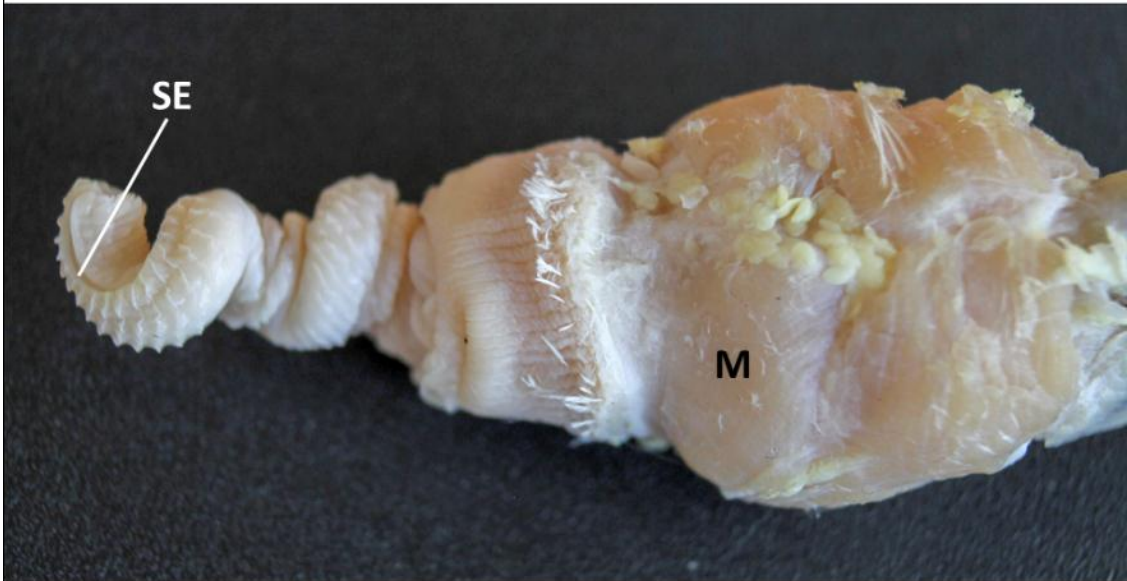


FIGURA 10. Vista dorsal da cloaca de indivíduo adulto, com falo ereto. A musculatura cloacal foi mantida. Na foto estão destacados o sulco ejaculatório (SE) e a musculatura da cloaca (M).

FIGURA 11. Destaque para a parte mais cranial do falo em ereção. Na foto estão destacados o sulco ejaculatório (SE), as rugas do falo (seta) e o ádito da cavidade tubular do falo (ponta de flecha). O sulco espermático se estende até a cavidade do ádito da cavidade tubular.

10



11

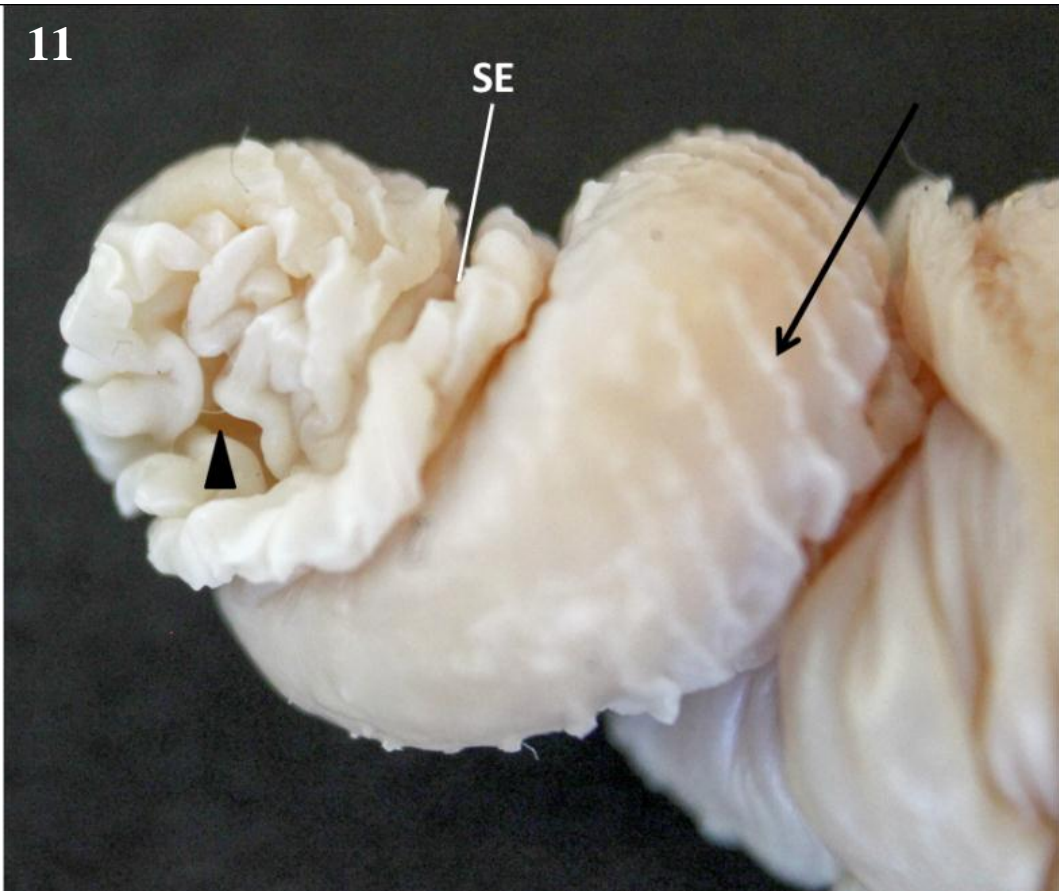


FIGURA 12. Fotomicrografia da cloaca na porção do coprodeo. Inclusão em metacrilato. Coloração: Azul de Tuloidina. Aumento: 40x. Na foto está em destaque o epitélio do coprodeo (EP), composto por células cilíndricas e com a presença de algumas células caliciformes.

FIGURA 13. Fotomicrografia da cloaca na transição entre urodeo e proctodeo. Inclusão em parafina. Coloração: HE. Aumento: 40x. Na foto estão destacados o epitélio do proctodeo (P) e tonsilas cloacais (TC). A seta indica a transição entre os epitélios do urodeo e proctodeo.

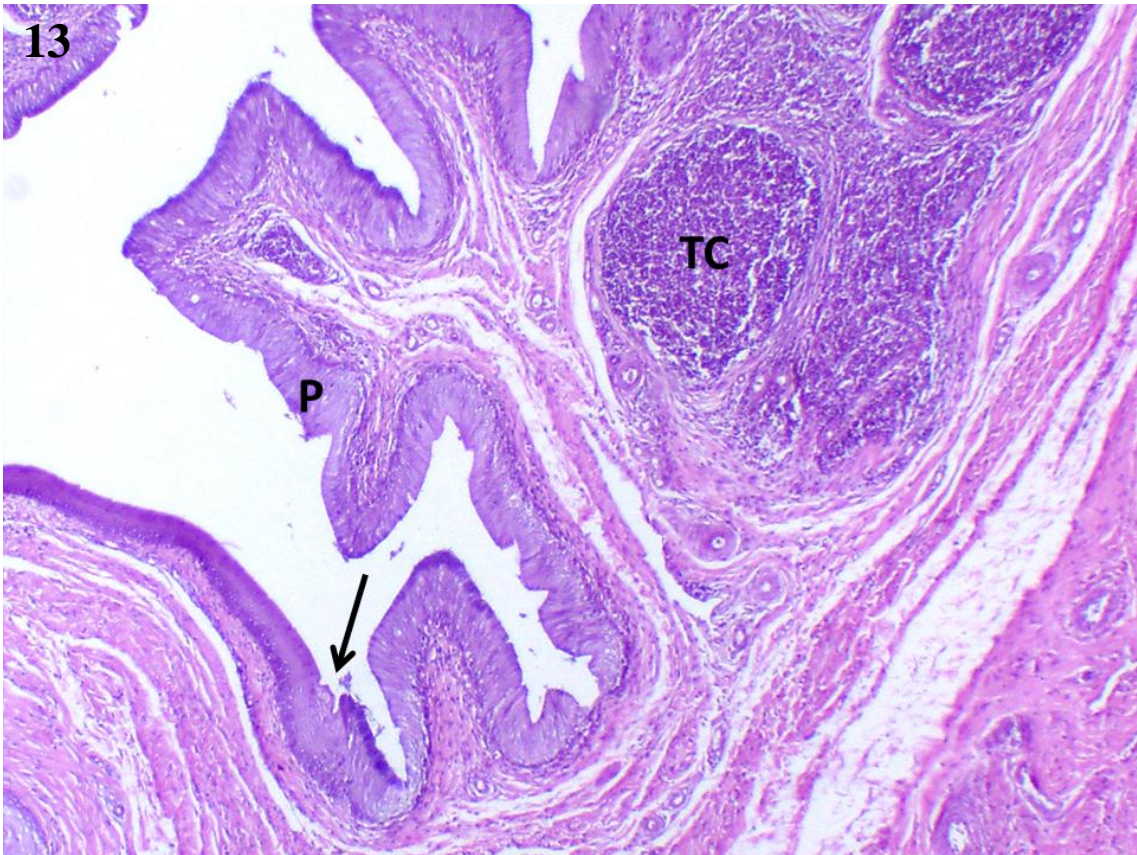
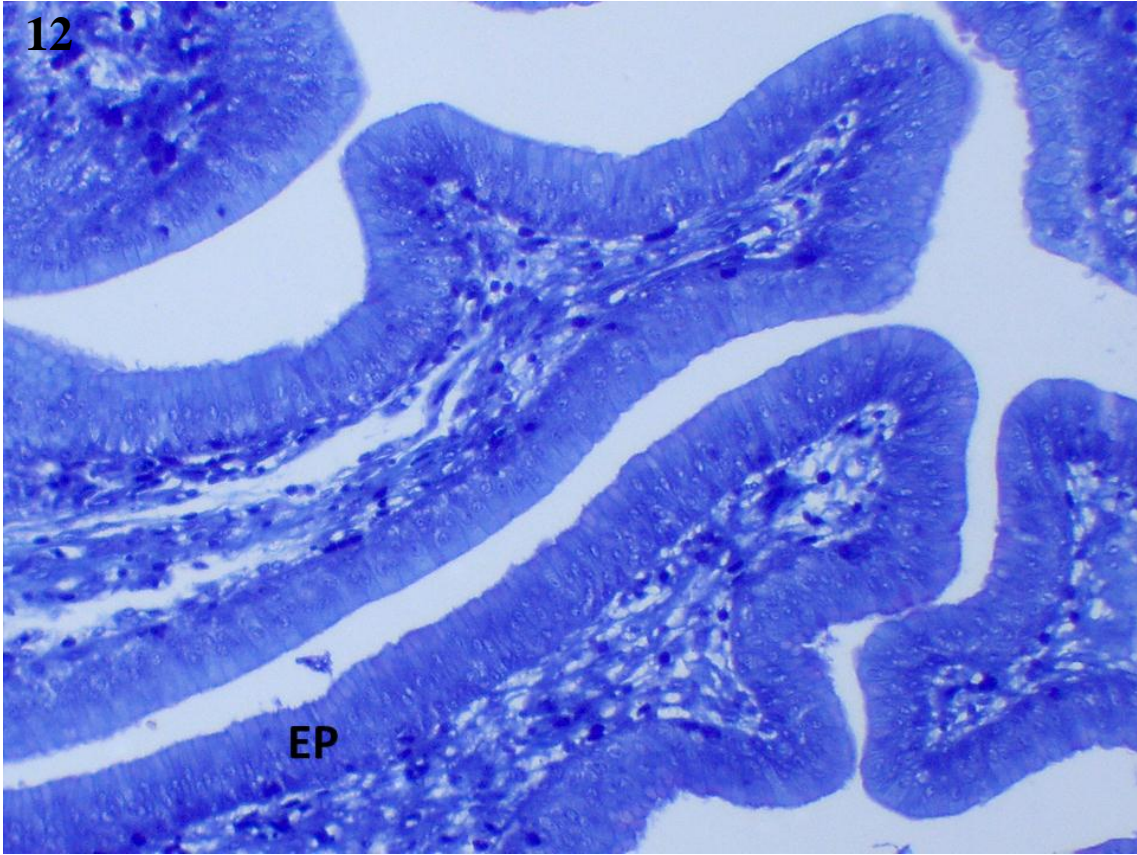


FIGURA 14. Fotomicrografia da cloaca na transição entre urodeo e proctodeo. Inclusão em parafina. Coloração: HE. Aumento: 40x. Na foto estão destacados os epitélios do urodeo (U) e do (P). É possível se observar a transição entre as duas regiões.

FIGURA 15. Fotomicrografia do ureter. Inclusão em parafina. Coloração: HE. Aumento: 100x. Na foto está destacada a luz do ureter (Ur).

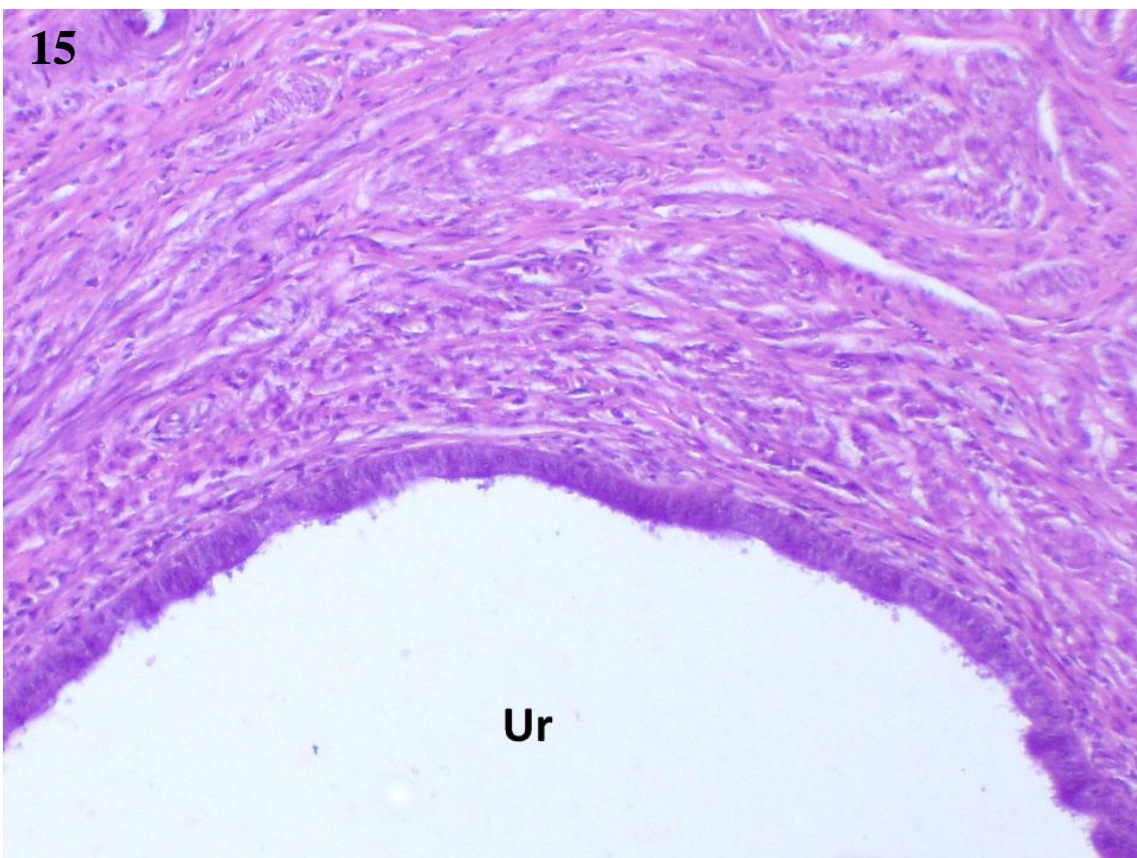
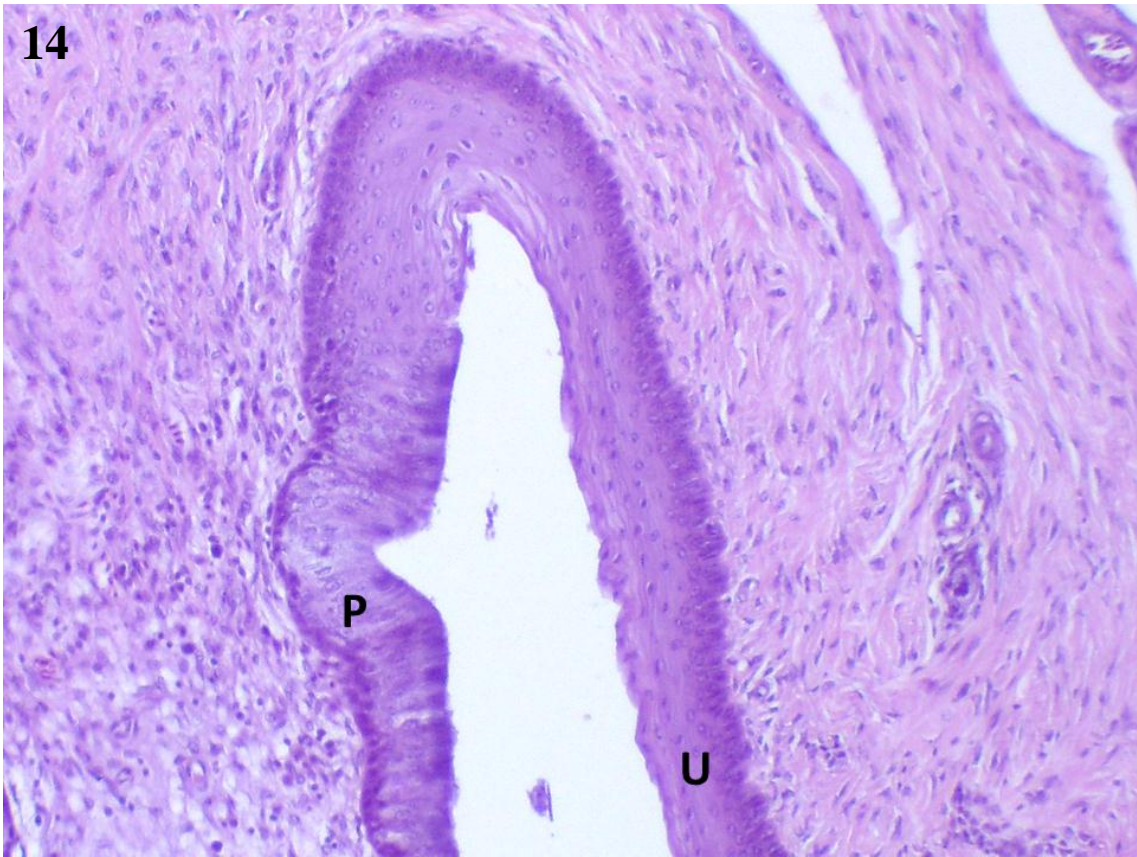


FIGURA 16. Fotomicrografia da cloaca na altura do urodeo. Inclusão em parafina. Coloração: HE. Aumento: 40x. Na foto estão destacados a papila do ducto deferente (PD), o ducto deferente (DD) e o epitélio da papila do ducto deferente (Ep).

FIGURA 17. Corte histológico da porção caudal do falo. Inclusão em parafina. Coloração: Tricrômico de Gomori. Aumento: 40x. Na foto estão destacados as porções fixas do falo (PF), tonsilas cloacais (TC) e um Corpúsculo de Herbst (CH).

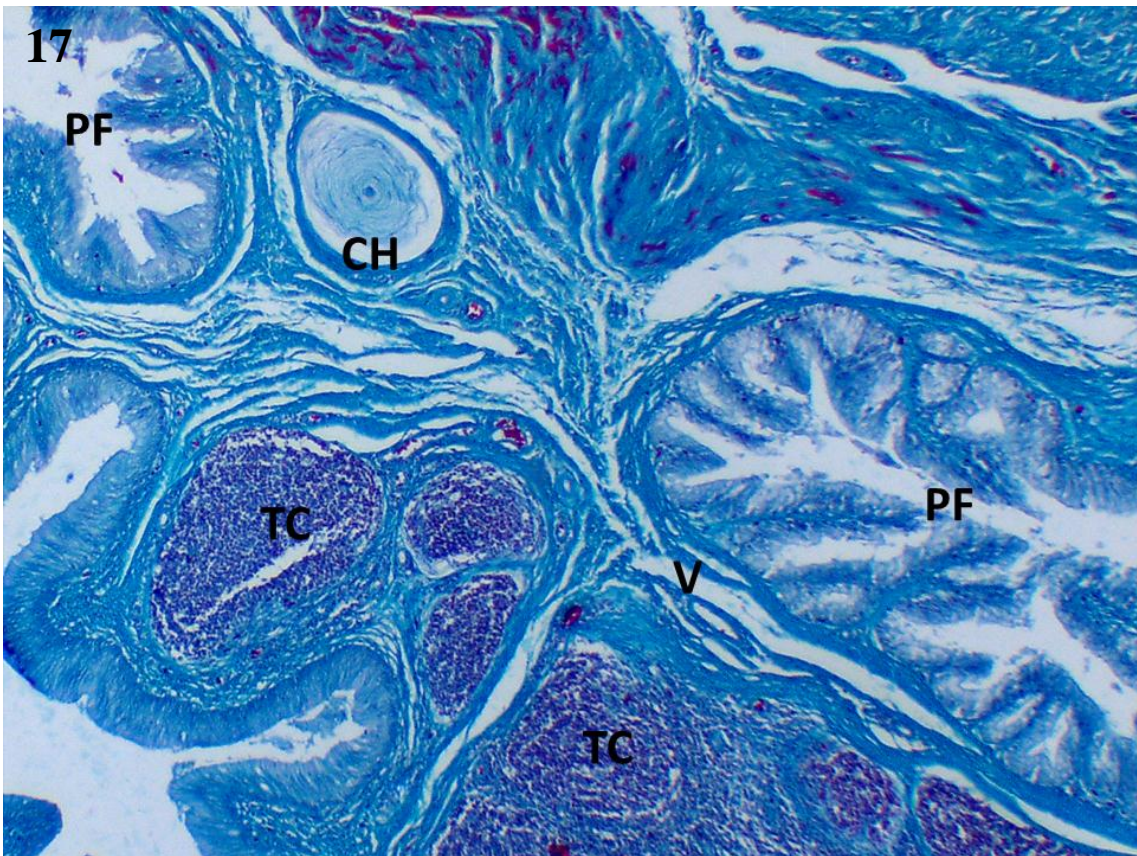
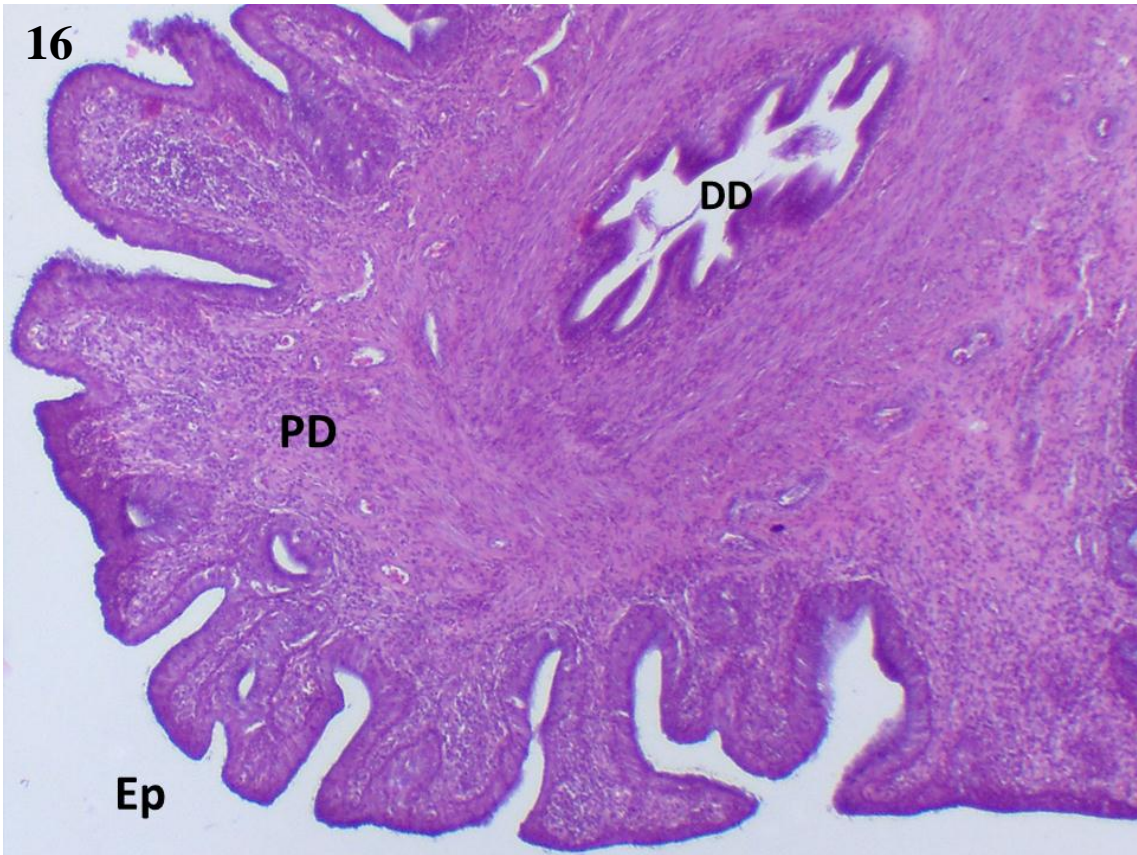


FIGURA 18. Fotomicrografia região da abertura da cloaca. Inclusão em parafina. Coloração: HE. Aumento: 40x Na foto estão destacados a abertura cloacal (AC) e o epitélio da cloaca (Ep). Não foi possível detectar a presença de glândulas cloacais em nenhum dos espécimes utilizados nesse estudo.

FIGURA 19. Fotomicrografia da região próxima à abertura cloacal. Inclusão em parafina. Coloração: HE. Aumento: 40x. Na foto estão destacados o epitélio da abertura cloacal (Ep) e um tecido linfoide associado à mucosa (MALT).

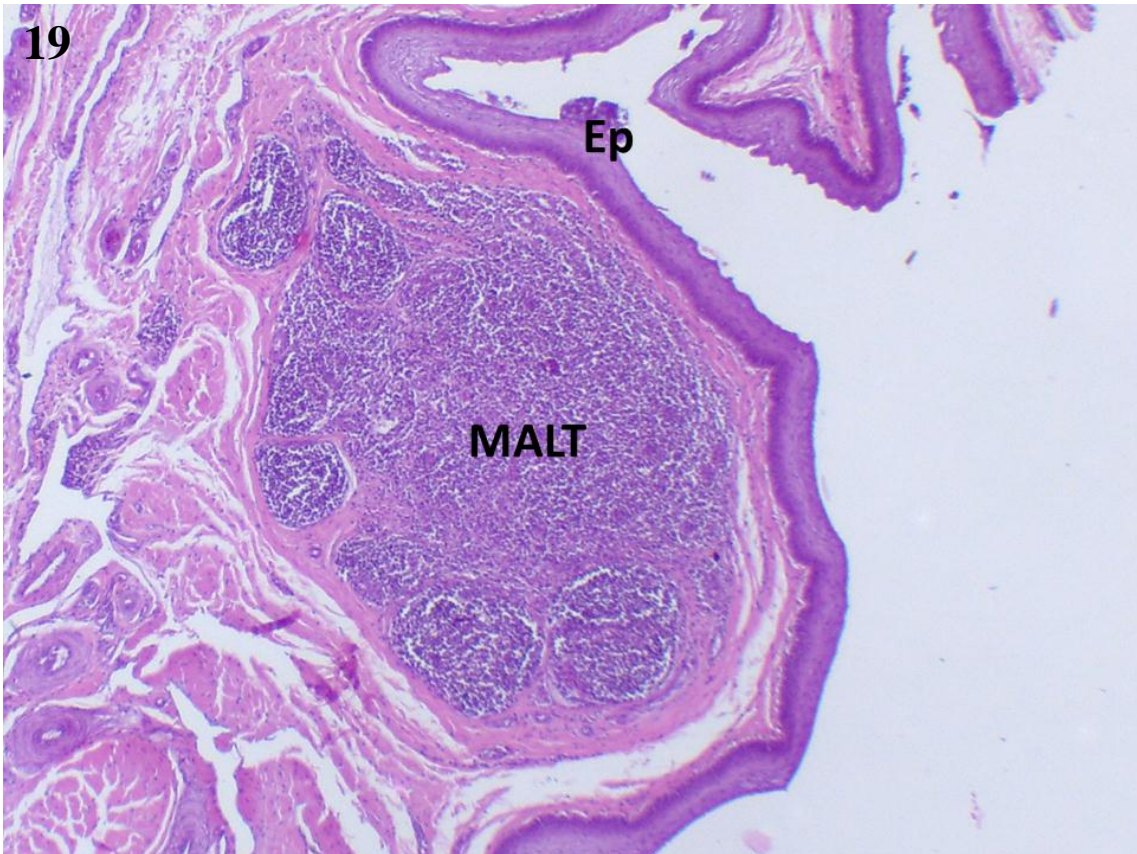
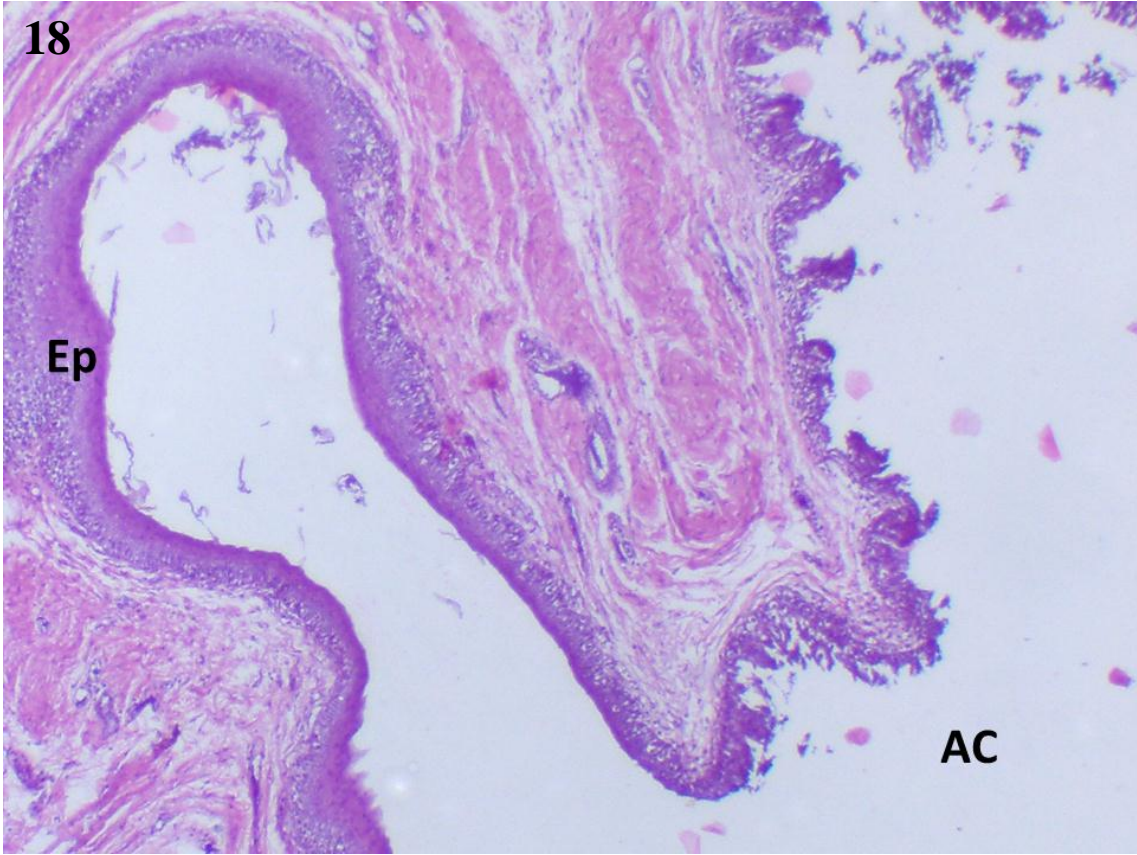


FIGURA 20. Fotomicrografia da porção da base do falo. Inclusão em parafina. Coloração: HE. Aumento: 100x. Na foto está destacado um corpúsculo de Herbst (CH).

FIGURA 21. Fotomicrografia da base do falo. Inclusão em parafina. Coloração: HE. Aumento: 40x. Na fotografia estão destacados a base do falo (Bf) e a parte fixa do falo (Pf).

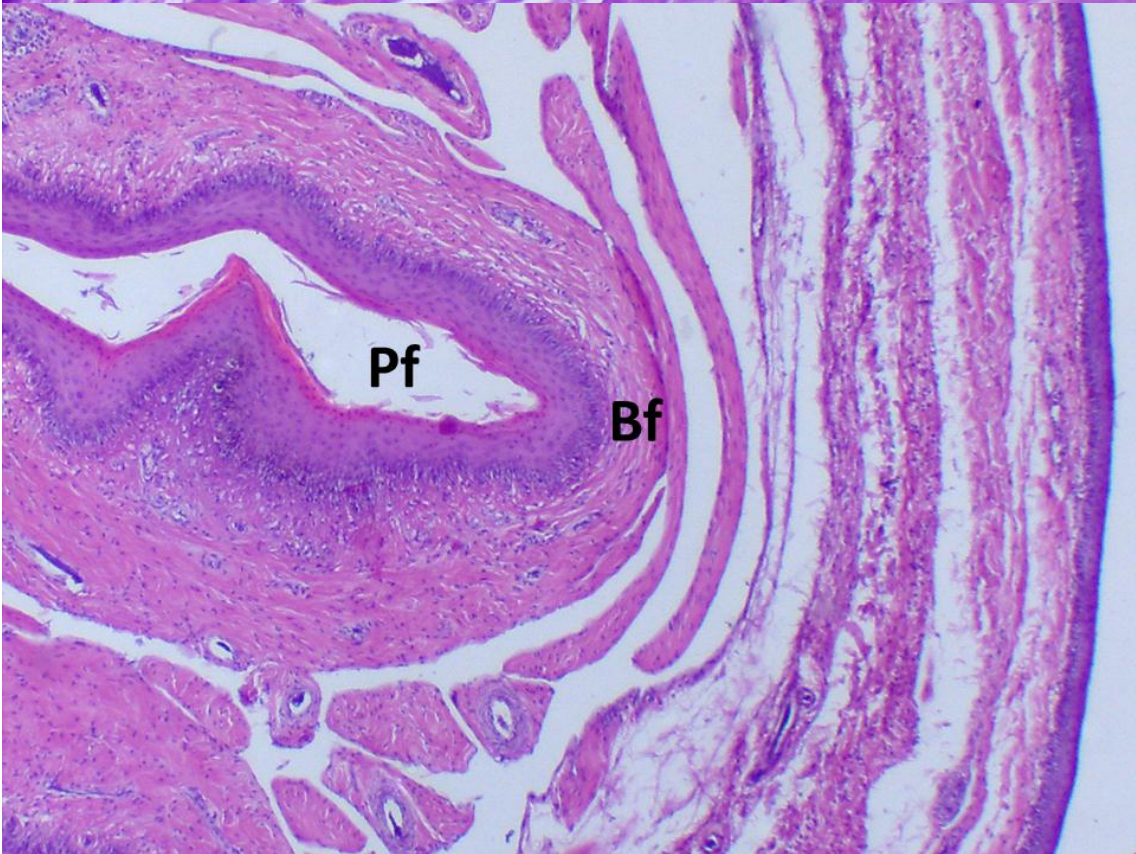
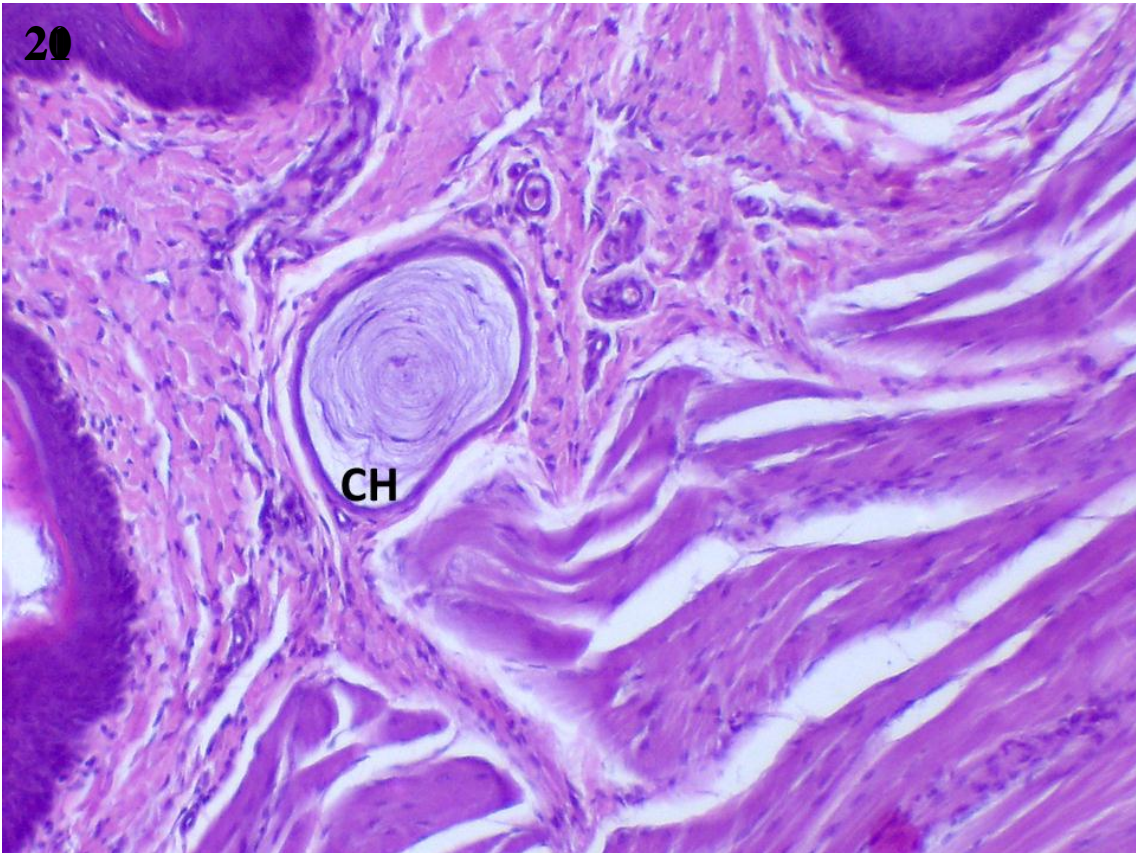


FIGURA 22. Fotomicrografia da base do falo. Inclusão em parafina. Coloração: HE. Aumento: 40x. Na fotografia está destacado o corpo fibrocartilaginoso (CFC) do falo.

FIGURA 23. Fotomicrografia da extremidade caudal do falo. Inclusão em parafina. Coloração: HE. Aumento: 40x. Na fotografia estão destacados o ligamento elástico (LE) e o corpo fibrocartilaginoso (CFC).

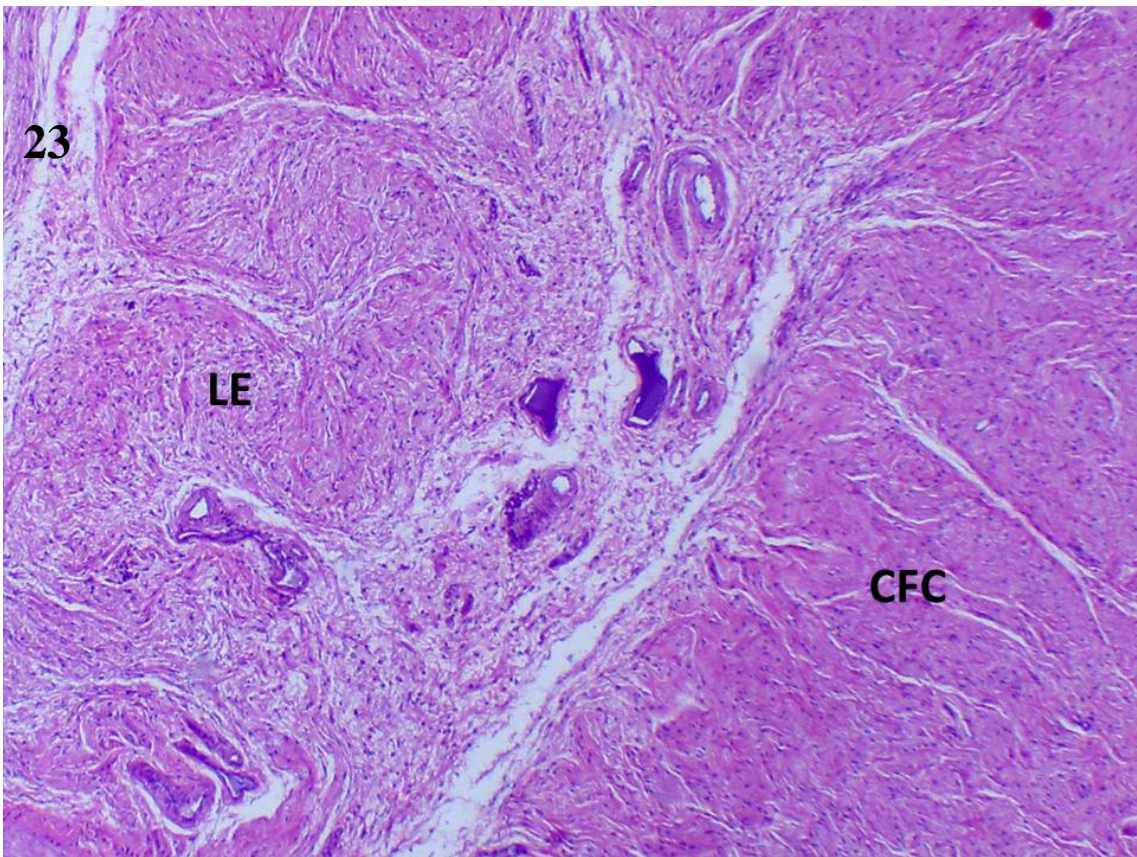
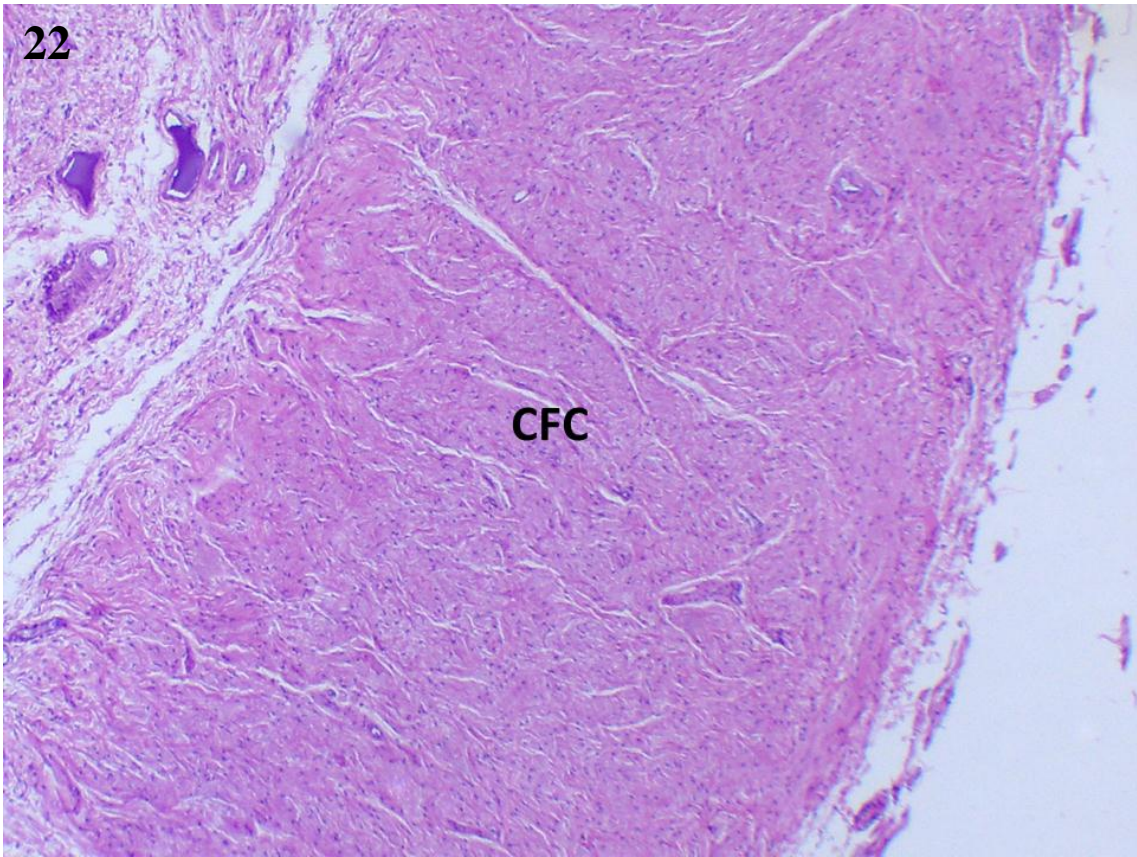


FIGURA 24. Fotomicrografia da base do falo. Inclusão em metacrilato. Coloração: Azul de Tuloidina. Aumento: 100x. Na foto está destacado o ligamento fibrocartilaginoso (LFC), com grande abundância de fibras e células.

FOTO 25. Fotomicrografia de corte histológico da base do falo. Inclusão em parafina. Coloração: Verhoeff. Aumento: 100x. Na foto estão destacados o corpo fibroso (CF) e a cápsula fibroelástica (CFE) que o envolve.

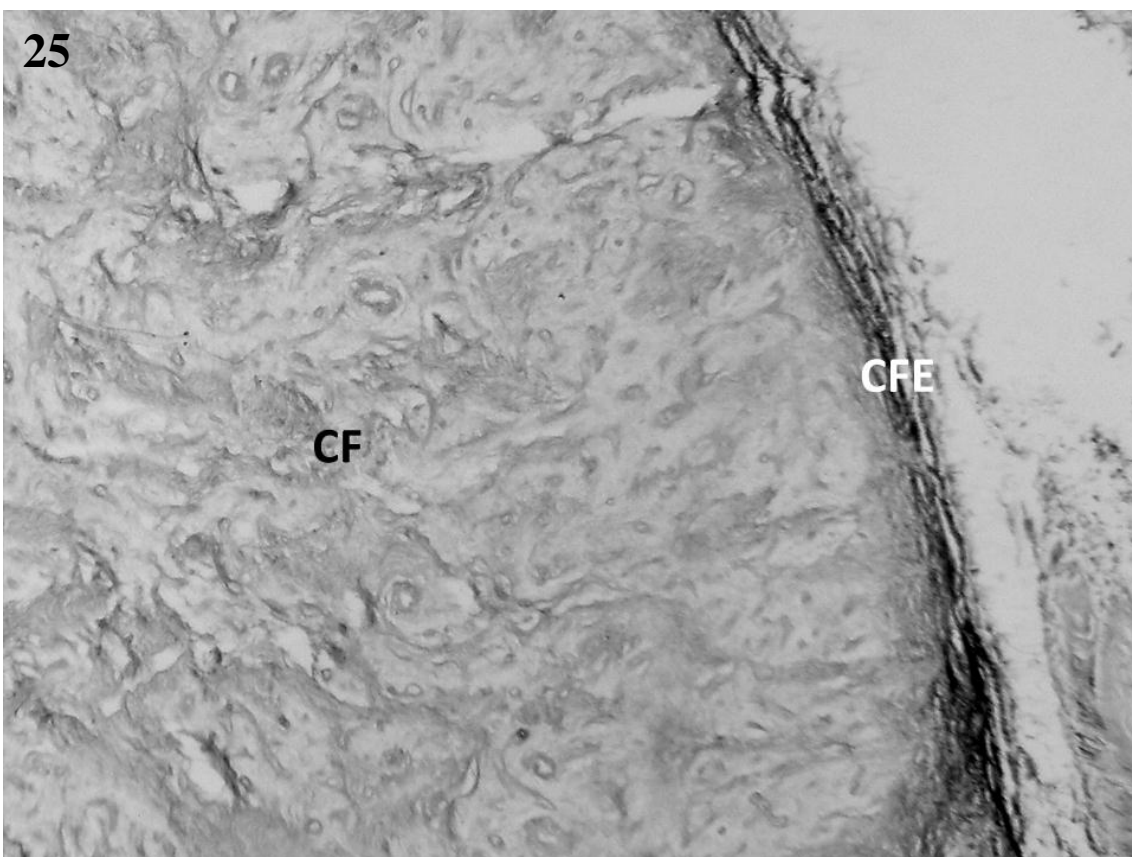
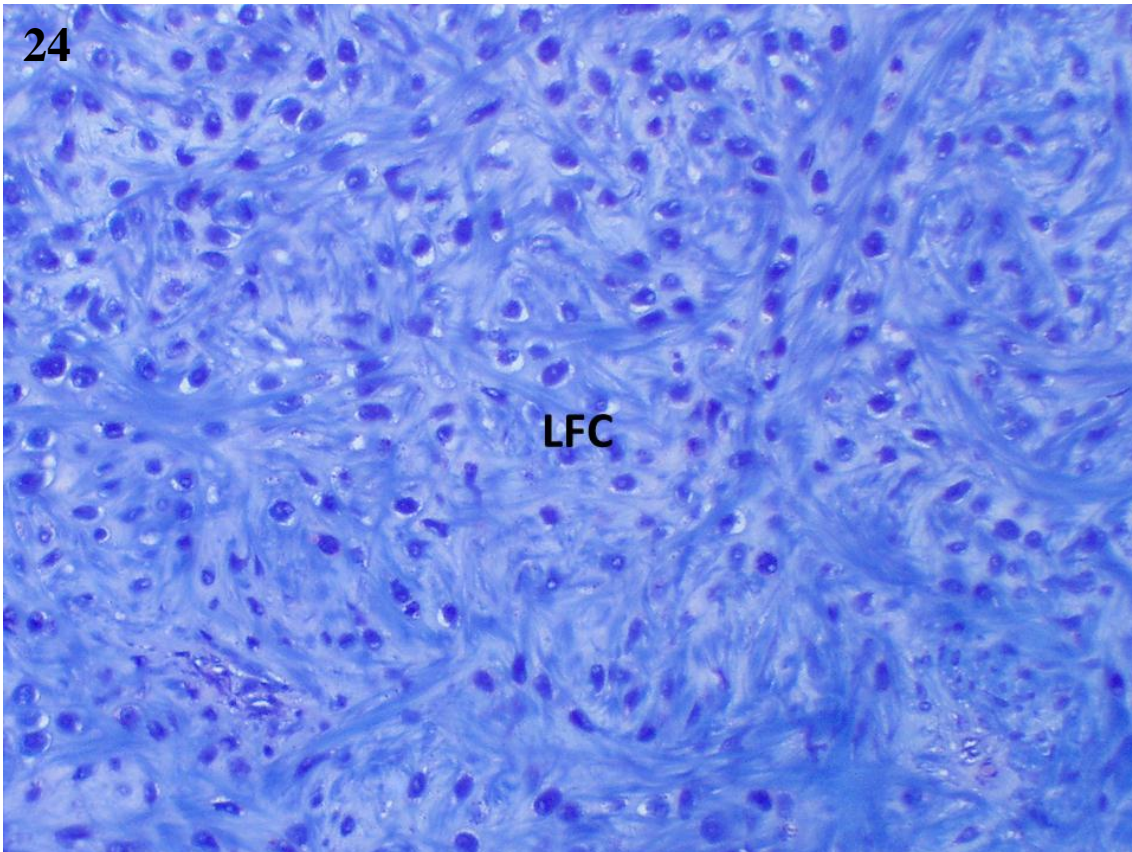


FIGURA 26. Corte histológico da base do falo. Inclusão em parafina. Coloração: Verhoeff. Aumento: 40x. Na foto estão destacados as porções fixas do falo (PF) e o ligamento elástico (LE) que se liga a elas.

FIGURA 27. Corte histológico da base do falo. Inclusão em parafina. Coloração: Tricrômico De Gomori. Aumento: 40x .Na foto estão destacadas as porções fixas do falo (PF), a cápsula elástica que as cercam (CE) e espaços linfáticos (EL) da base do falo.

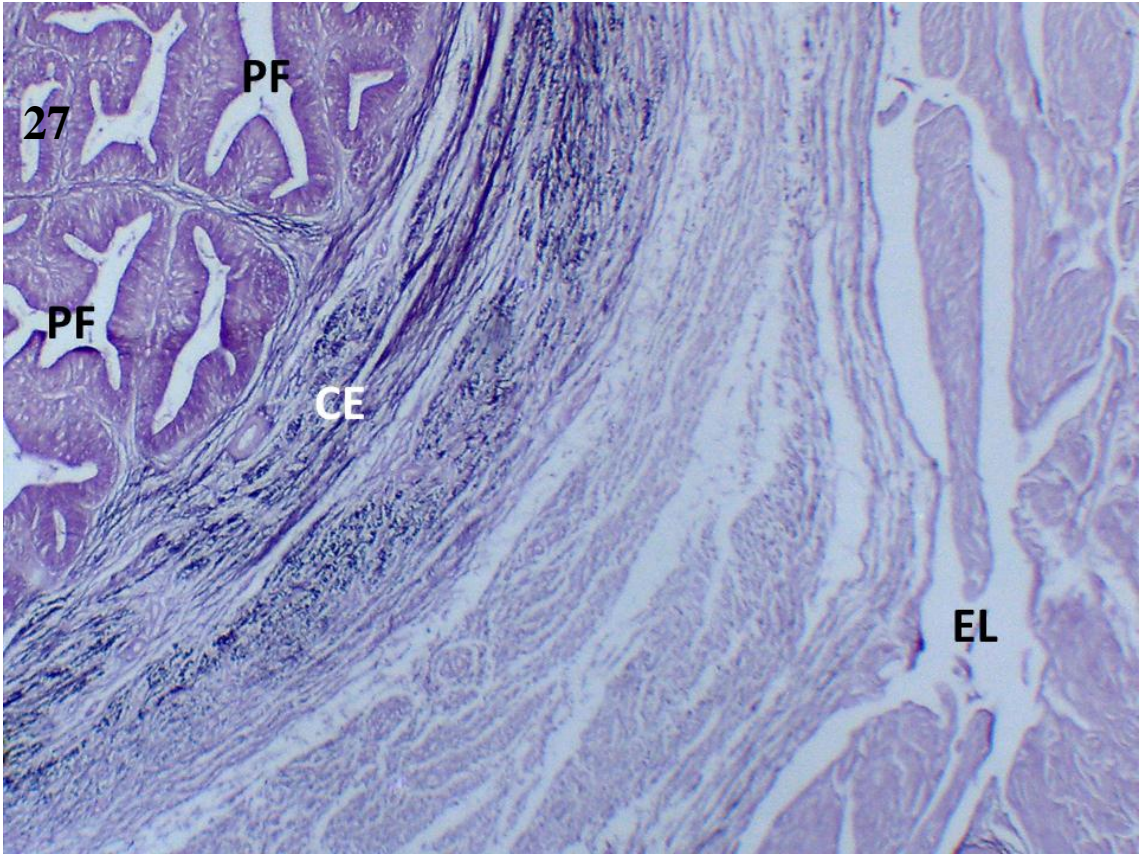
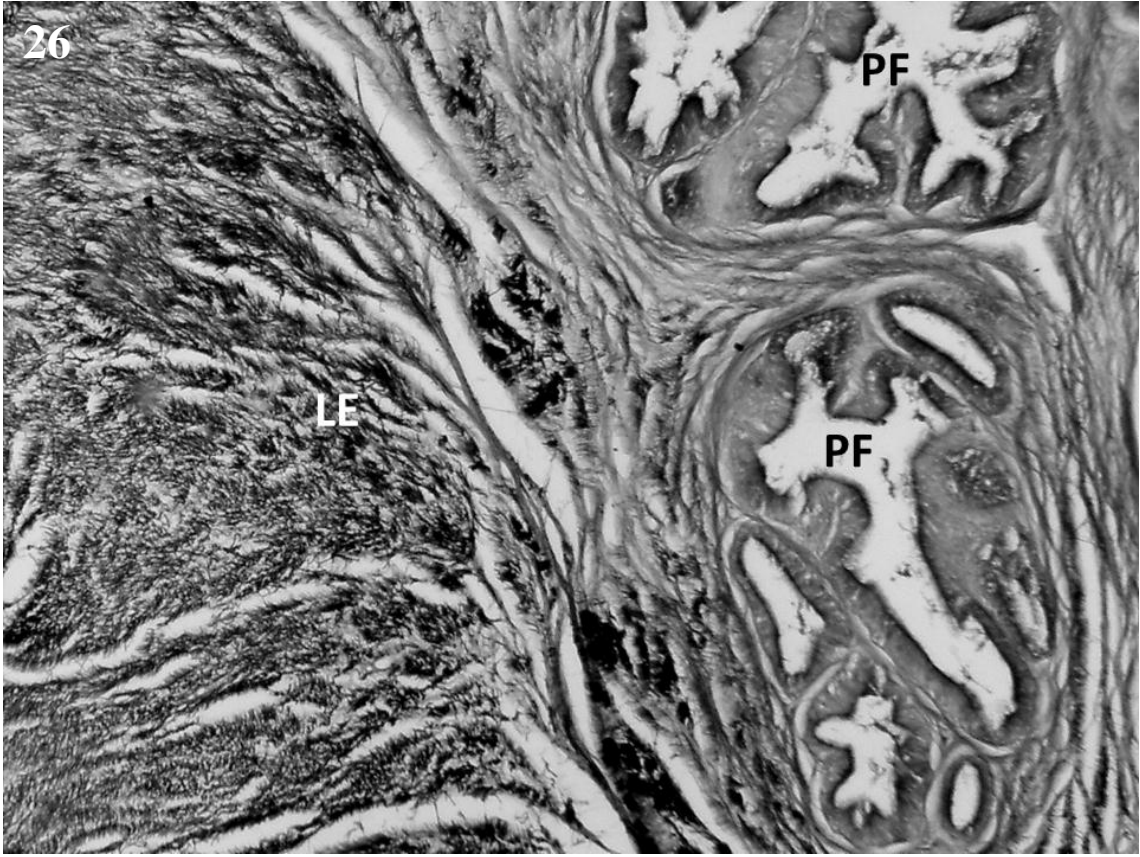


FIGURA 28. Fotomicrografia de corte histológico do falo em porção medial. Inclusão em metacrilato. Coloração: Azul de Tuloidina. Aumento: 40x. . Na foto estão destacados os dois lábios do sulco espermático (LSE), o sulco espermático (SE) e os espaços linfáticos (EL) do falo.

FIGURA 29. Fotomicrografia de corte histológico do falo em porção medial. Inclusão em metacrilato. Coloração: Azul de Tuloidina. Aumento: 40x. Na foto está em destaque um grande espaço linfático (EL).

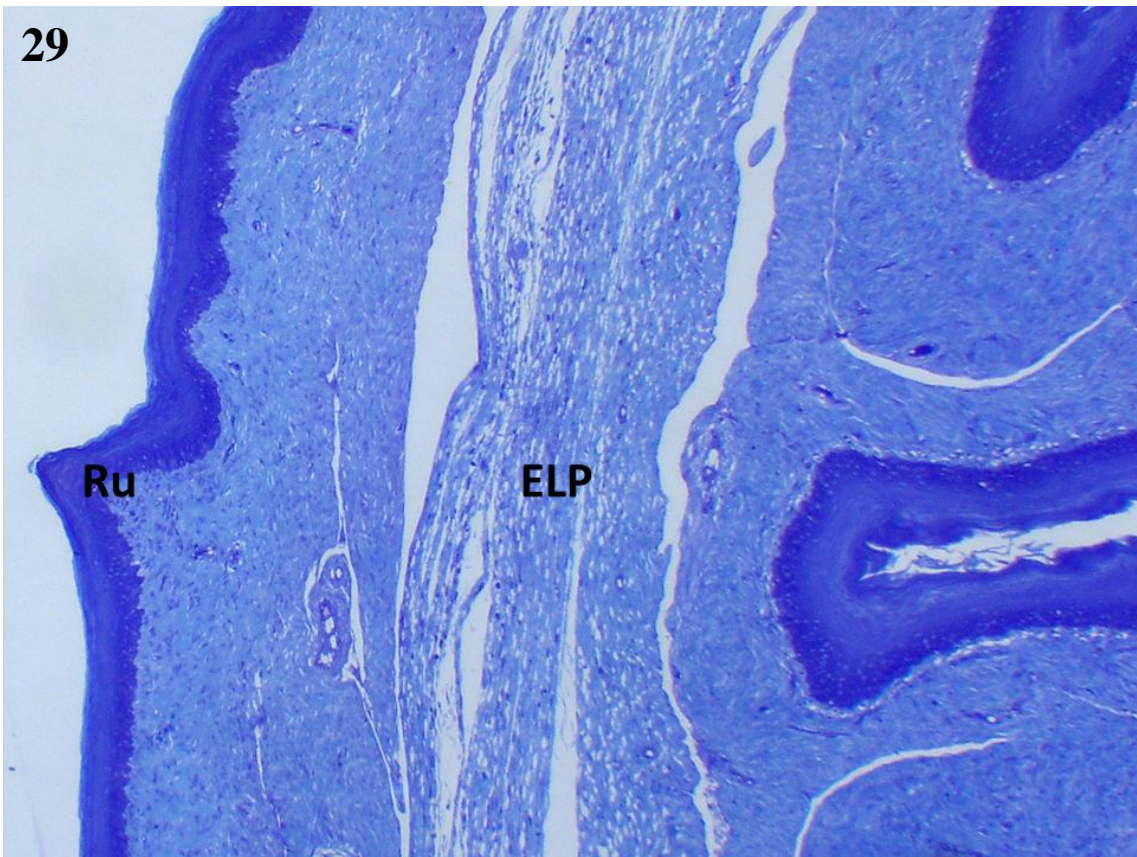
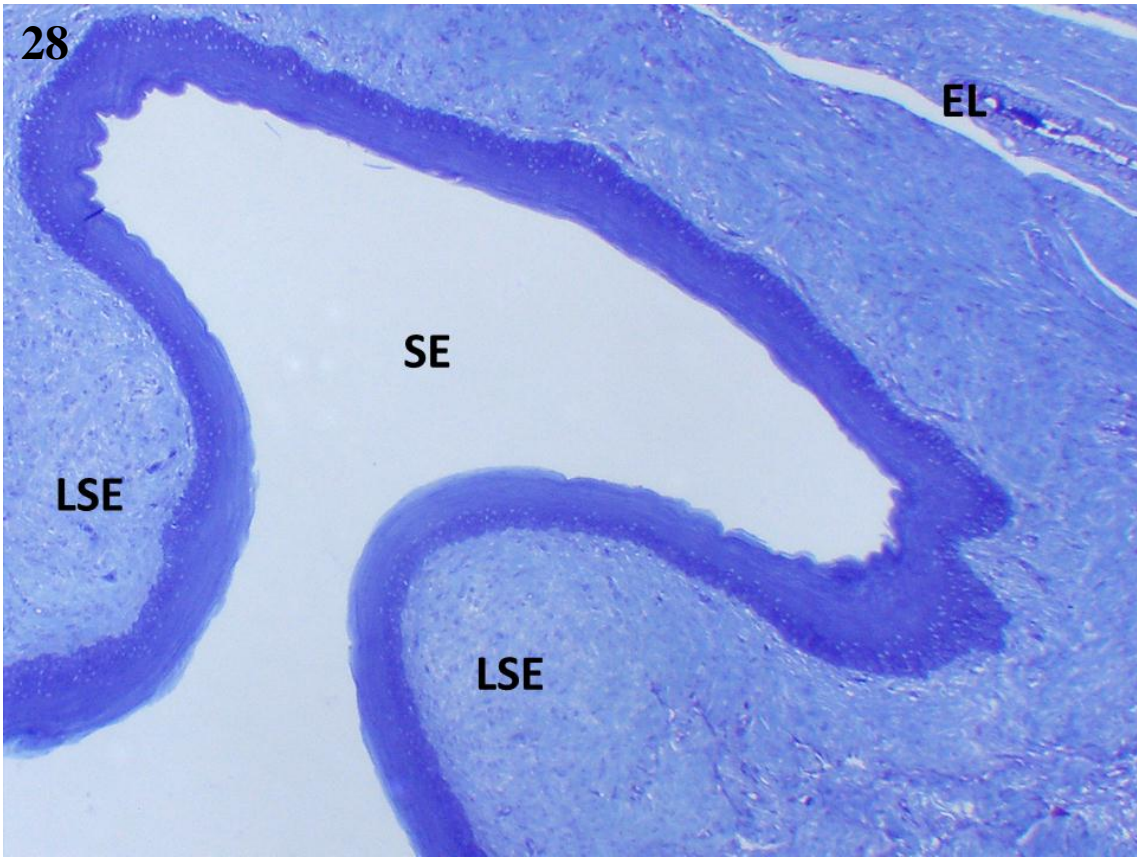


FIGURA 30. Fotomicrografia da porção medial do falo. Inclusão em parafina. Coloração: HE. Aumento: 40x. Na fotografia estão destacados as pregas do falo (P), os espaços linfáticos das pregas (EL) e as rugas do falo (Ru).

FIGURA 31. Fotomicrografia de corte da porção fixa do falo. Inclusão em parafina. Coloração: HE. Aumento: 40x. Na foto estão destacados o corpo fibroso (CF) e a porção fixa do falo (PF).

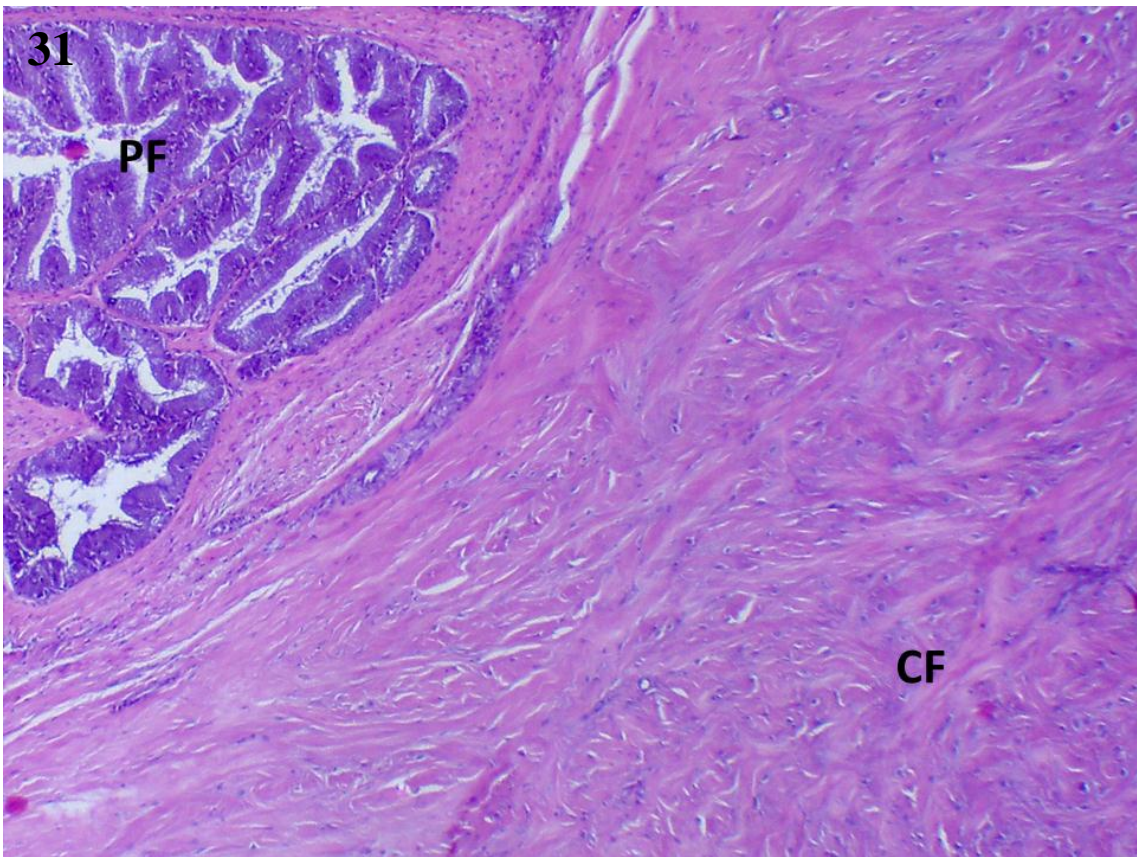
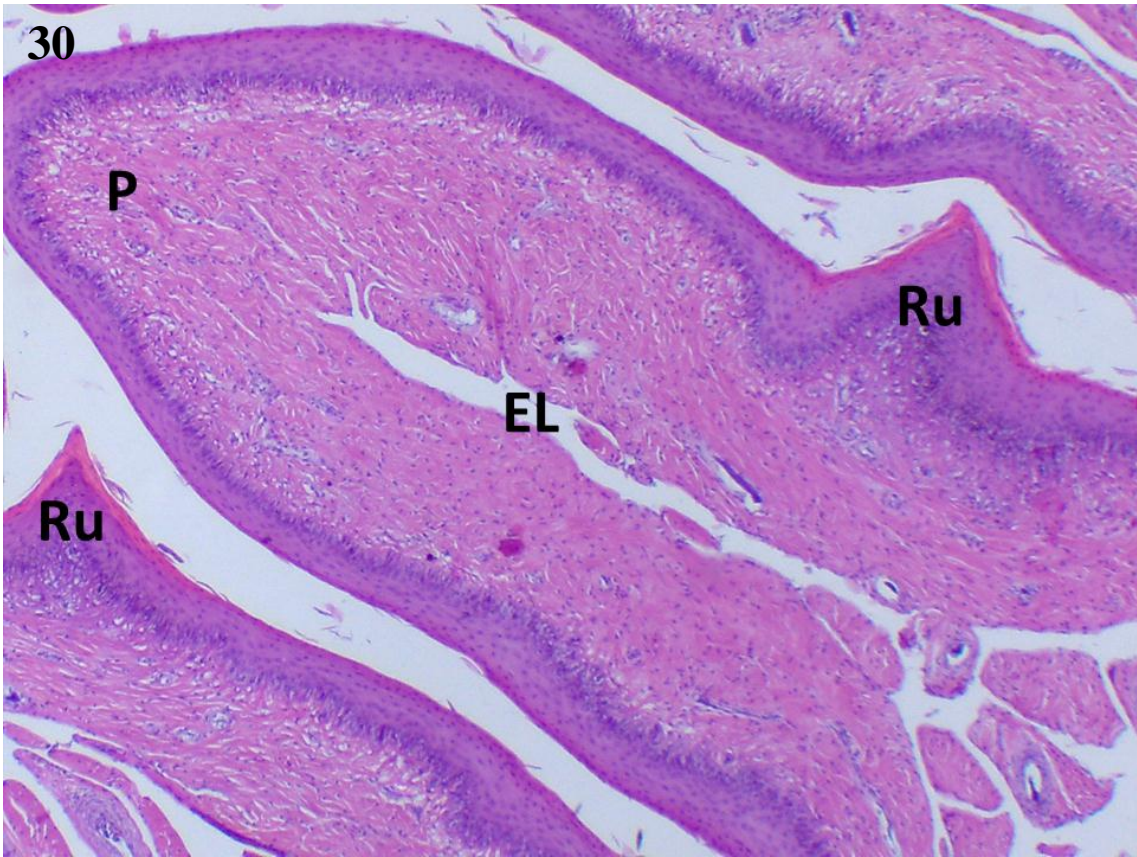


FIGURA 32. Fotomicrografia do corte histológico da porção fixa do falo. Inclusão em parafina. Coloração: HE. Aumento: 40x. Na foto estão destacados a porção fixa do falo (PF), a cápsula de tecido fibroso que envolve a porção fixa (C) e espaços linfáticos (EL).

FIGURA 33. Fotomicrografia da região da base do falo. Inclusão em parafina. Coloração: HE. Aumento: 40x. Na foto está destacado um corpo vascular paracloacal (CVP).

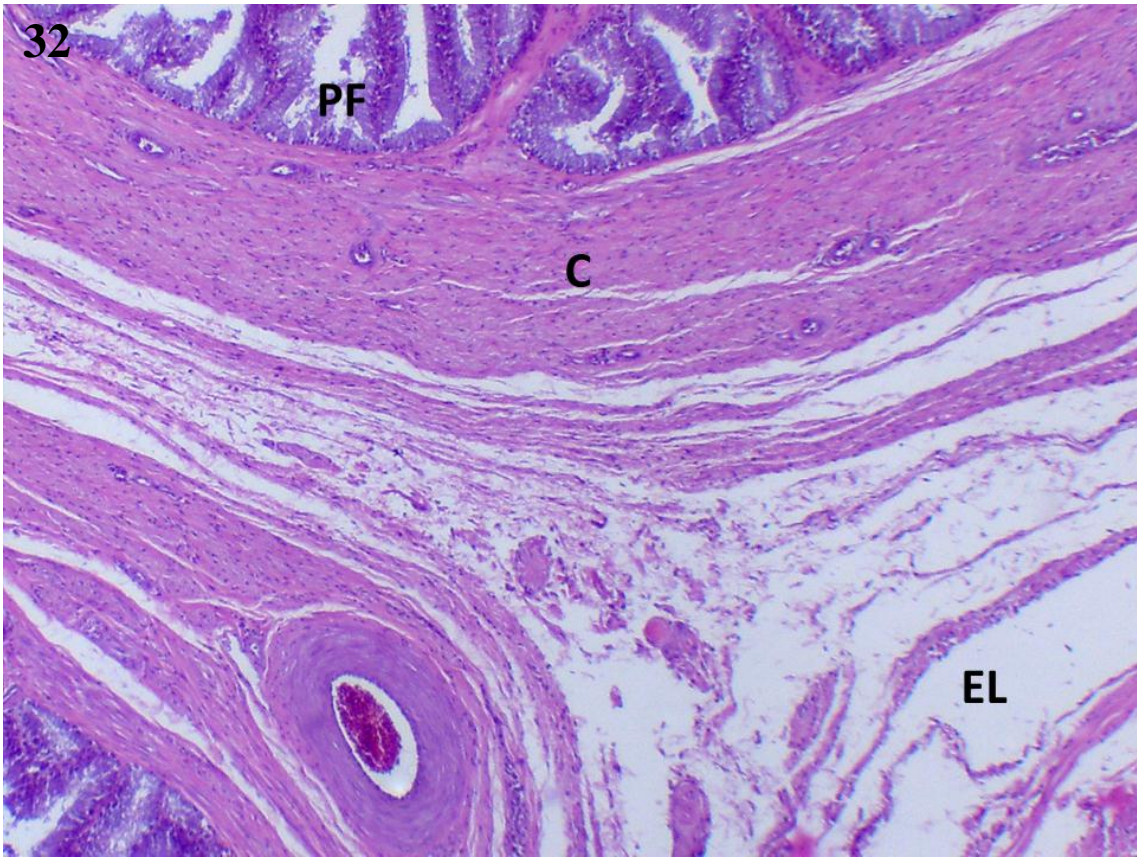
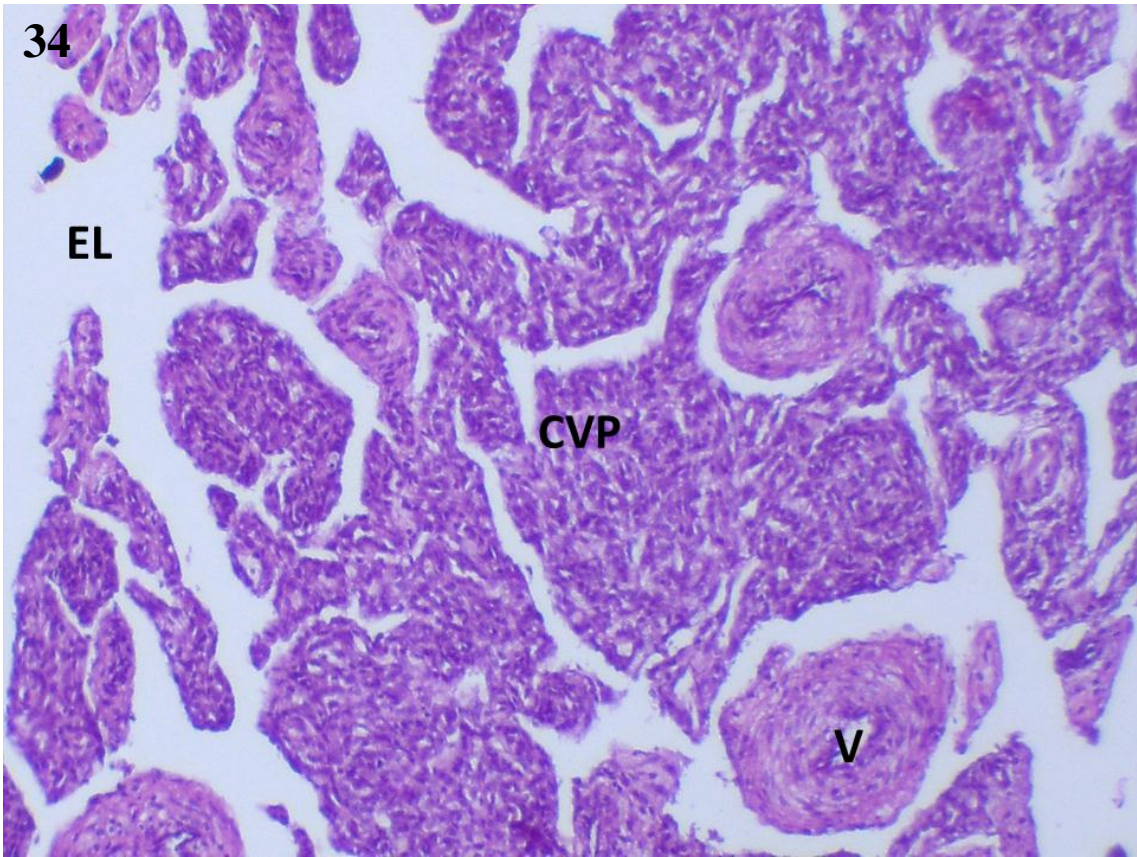


FIGURA 34. Fotomicrografia de corte histológico da cloaca na porção próxima à base do falo. Inclusão em parafina. Coloração: HE. Aumento: 100x. Na foto estão destacados o corpo vascular paracloacal (CVP), um vaso sanguíneo (V) próximo ao CVP e espaços linfáticos (EL).

FIGURA 35. Fotomicrografia de corte histológico da porção caudal do falo. Inclusão em parafina. Coloração: HE. Aumento: 40x. Na foto estão destacados o corpo vascular paracloacal (CVP) e um vaso sanguíneo (V).



Referências Bibliográficas:

- Ah-King, M., & Nylin, S. (2010). Sex in an Evolutionary Perspective: Just Another Reaction Norm. *Evolutionary Biology*, 37, 234–246. doi:10.1007/s11692-010-9101-8
- Amann, R. P., & Veeramachaneni, D. N. R. (2007). Cryptorchidism in common eutherian mammals. *Reproduction*, 133, 541–561. doi:10.1530/REP-06-0272
- Babonis, L. S., Womack, M. C., & Evans, D. H. (2012). Morphology and putative function of the colon and cloaca of marine and freshwater snakes. *Journal of Morphology*, 273, 88–102. doi:10.1002/jmor.11009
- Baskin, L. S. (2000). Hypospadias and urethral development. *The Journal of Urology*, 163(March), 951–956. doi:10.1097/00005392-200003000-00076
- Beck, L. a., & Wade, J. (2008). Steroid receptor expression in the developing copulatory system of the green anole lizard (*Anolis carolinensis*). *General and Comparative Endocrinology*, 157, 70–74. doi:10.1016/j.ygcen.2008.03.019
- Bertelli, S., Giannini, N. P., & Goloboff, P. a. (2002). A phylogeny of the tinamous (aves: palaeognathiformes) based on integumentary characters. *Systematic Biology*, 51(6), 959–979. doi:10.1080/10635150290156006
- Blaschko, S. D., Cunha, G. R., & Baskin, L. S. (2012). Molecular mechanisms of external genitalia development. *Differentiation*, 84(3), 261–268. doi:10.1016/j.diff.2012.06.003
- Brands, E. (2000). Normal Development of the Male, 183(November 1998), 172–183.
- Brennan, P. L. R. (2013). Genital evolution: Cock-a-doodle-don't. *Current Biology*, 23(12), R523–R525. doi:10.1016/j.cub.2013.04.035
- Brennan, P. L. R., Birkhead, T. R., Zyskowski, K., Van Der Waag, J., & Prum, R. O. (2008a). Independent evolutionary reductions of the phallus in basal birds. *Journal of Avian Biology*, 39(May), 487–492. doi:10.1111/j.0908-8857.2008.04610.x
- Brennan, P. L. R., Birkhead, T. R., Zyskowski, K., Van Der Waag, J., & Prum, R. O. (2008b). Independent evolutionary reductions of the phallus in basal birds. *Journal of Avian Biology*, 39(May), 487–492. doi:10.1111/j.0908-8857.2008.04610.x
- Brennan, P. L. R., & Prum, R. O. (2012a). The erection mechanism of the ratite penis. *Journal of Zoology*, 286, 140–144. doi:10.1111/j.1469-7998.2011.00858.x
- Brennan, P. L. R., & Prum, R. O. (2012b). The erection mechanism of the ratite penis. *Journal of Zoology*, 286, 140–144. doi:10.1111/j.1469-7998.2011.00858.x

- Brennan, P. L. R., Prum, R. O., McCracken, K. G., Sorenson, M. D., Wilson, R. E., & Birkhead, T. R. (2007). Coevolution of male and female genital morphology in waterfowl. *PLoS ONE*, 2(5). doi:10.1371/journal.pone.0000418
- Butler, C. M., Shaw, G., & Renfree, M. B. (1999). Development of the penis and clitoris in the tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *Anatomy and Embryology*, 199, 451–457. doi:10.1007/s004290050243
- Cabe, P. R. (1993). European Starling (*Sturnus vulgaris*). *The Birds of North America Online*, 585–594. doi:10.2173/bna.48
- Cann, J., Legler, J. (1994). The Mary River Tortoise; a new genus and species of short-necked Chelid from Queensland, Australia (Testudines:Pleuroduria). *Chelonian Conservation and Biology*.
- Caspers, G. J., Uit de Weerd, D., Wattel, J., & de Jong, W. W. (1997). alpha-Crystallin sequences support a galliform/anseriform clade. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 7(2), 185–188. doi:10.1006/mpev.1996.0384
- Caspers, G., Weerd, D. Uit De, Wattel, J., & Jong, W. W. De. (1997a). a-Crystallin Sequences Support a Galliform / Anseriform Clade. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 7(2), 185–188.
- Caspers, G., Weerd, D. Uit De, Wattel, J., & Jong, W. W. De. (1997b). a-Crystallin Sequences Support a Galliform / Anseriform Clade. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 7(2), 185–188.
- Chiari, Y., Cahais, V., Galtier, N., & Delsuc, F. (2012). Phylogenomic analyses support the position of turtles as the sister group of birds and crocodiles (Archosauria). *BMC Biology*, 10(1), 65. doi:10.1186/1741-7007-10-65
- Ching, S. T., Cunha, G. R., Baskin, L. S., Basson, M. A., & Klein, O. D. (2014). Coordinated activity of *spry1* and *spry2* is required for normal development of the external genitalia. *Developmental Biology*, 386(1), 1–11. doi:10.1016/j.ydbio.2013.12.014
- Coker, C. R., McKinney, F., Hays, H., Briggs, S. V, & Cheng, K. M. (2002). Intromittent organ morphology and testis size in relation to mating system in waterfowl. *The Auk*, 119(2), 403–413. doi:10.1642/0004-8038(2002)119
- Crawford, N. G., Parham, J. F., Sellas, A. B., Faircloth, B. C., Glenn, T. C., Papenfuss, T. J., ... Simison, W. B. (2014). A phylogenomic analysis of turtles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 83, 250–257. doi:10.1016/j.ympev.2014.10.021
- Das, M., & Purkayastha, J. (2012). Insight into hemipenial morphology of five species of *Hemidactylus* Oken , 1817 (Reptilia : Gekkonidae) of Guwahati , Assam , India. *Hamadryad*, 36(1), 32–37.

- DeBraga, M., & Rieppel, O. (1997). Reptile phylogeny and the interrelationships of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *120*, 281–354. doi:10.1111/j.1096-3642.1997.tb01280.x
- Donne-gouss, C., & Laudet, V. (2002). A molecular phylogeny of anseriformes based on mitochondrial DNA analysis, *23*, 339–356.
- Dugas-Ford, J., Rowell, J. J., & Ragsdale, C. W. (2012). Cell-type homologies and the origins of the neocortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(42), 16974–16979. doi:10.1073/pnas.1204773109
- Eo, S. H., Bininda-Emonds, O. R. P., & Carroll, J. P. (2009). A phylogenetic supertree of the fowls (Galloanserae, Aves). *Zoologica Scripta*, *38*(December 2008), 465–481. doi:10.1111/j.1463-6409.2008.00382.x
- Field, D. J., Gauthier, J. a., King, B. L., Pisani, D., Lyson, T. R., & Peterson, K. J. (2014). Toward consilience in reptile phylogeny: MiRNAs support an archosaur, not lepidosaur, affinity for turtles. *Evolution and Development*, *16*, 189–196. doi:10.1111/ede.12081
- Fong, J. J., Brown, J. M., Fujita, M. K., & Boussau, B. (2012). A Phylogenomic Approach to Vertebrate Phylogeny Supports a Turtle-Archosaur Affinity and a Possible Paraphyletic Lissamphibia. *PLoS ONE*, *7*(11). doi:10.1371/journal.pone.0048990
- Fox, J. E., Starcevic, M., Kow, K. Y., Burow, M. E., & McLachlan, J. a. (2001). Nitrogen fixation. Endocrine disrupters and flavonoid signalling. *Nature*, *413*(September), 128–129. doi:10.1038/35093163
- Frank-Hoeflich, K., Silveira, L. F., Estudillo-López, J., García-Koch, a. M., Ongay-Larios, L., & Piñero, D. (2007). Increased taxon and character sampling reveals novel intergeneric relationships in the Cracidae (Aves: Galliformes). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, *45*(October 2006), 242–254. doi:10.1111/j.1439-0469.2007.00396.x
- Gadow, H. (1887). Remarks on the Cloaca and on the Copulatory Organs of the Amniota. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *178*(January), 5–37. doi:10.1098/rstb.1887.0002
- Gallo, C. B. M., Costa, W. S., Furriel, A., Bastos, A. L., & Sampaio, F. J. B. (2013). Development of the penis during the human fetal period (13 to 36 weeks after conception). *Journal of Urology*, *190*(5), 1876–1883. doi:10.1016/j.juro.2013.05.050
- Gallo, C. B. M., Costa, W. S., Furriel, A., Bastos, A. L., & Sampaio, F. J. B. (2014). Modifications of Erectile Tissue Components in the Penis during the Fetal Period, *9*(8), 1–8. doi:10.1371/journal.pone.0106409

- Gredler, M. L., Larkins, C. E., Leal, F., Lewis, a. K., Herrera, A. M., Perriton, C. L., ... Cohn, M. J. (2014a). Evolution of External Genitalia: Insights from Reptilian Development. *Sexual Development*, 311–326. doi:10.1159/000365771
- Gredler, M. L., Larkins, C. E., Leal, F., Lewis, a. K., Herrera, A. M., Perriton, C. L., ... Cohn, M. J. (2014b). Evolution of External Genitalia: Insights from Reptilian Development. *Sexual Development*, 311–326. doi:10.1159/000365771
- Gredler, M. L., Sanger, T. J., & Cohn, M. J. (2014). Development of the Cloaca, Hemipenes, and Hemiclitores in the Green Anole, *Anolis carolinensis*. *Sexual Development: Genetics, Molecular Biology, Evolution, Endocrinology, Embryology, and Pathology of Sex Determination and Differentiation*. doi:10.1159/000363757
- Gredler, M. L., Seifert, A. W., & Cohn, M. J. (2014). Morphogenesis and Patterning of the Phallus and Cloaca in the American Alligator , *Alligator mississippiensis*. doi:10.1159/000364817
- Green, R. E., Braun, E. L., Armstrong, J., Earl, D., Nguyen, N., Hickey, G., ... Ray, D. a. (n.d.). Three crocodylian genomes reveal ancestral patterns of evolution among archosaurs. doi:10.1126/science.1254449
- Greenbaum, E. (2002). A standardized series of embryonic stages for the emydid turtle *Trachemys scripta*. *Canadian Journal of Zoology*, 80(1968), 1350–1370. doi:10.1139/Z02-111
- Grigg, G., & Gans, C. (1993). Morphology & Physiology of the Crocodylia. *Fauna of Australia Vol 2A Amphibia and Reptilia*.
- Gunderson, M. P., Bermudez, D. S., Bryan, T. a., Degala, S., Edwards, T. M., Kools, S. a E., ... Guillette, L. J. (2004). Variation in sex steroids and phallus size in juvenile American alligators (*Alligator mississippiensis*) collected from 3 sites within the Kissimmee-Everglades drainage in Florida (USA). *Chemosphere*, 56, 335–345. doi:10.1016/j.chemosphere.2004.01.020
- Guo, C., Sun, Y., Guo, C., MacDonald, B. T., Borer, J. G., & Li, X. (2014). Dkk1 in the peri-cloaca mesenchyme regulates formation of anorectal and genitourinary tracts. *Developmental Biology*, 385(1), 41–51. doi:10.1016/j.ydbio.2013.10.016
- Haddrath, O., & Baker, a. J. (2012). Multiple nuclear genes and retroposons support vicariance and dispersal of the palaeognaths, and an Early Cretaceous origin of modern birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(September), 4617–4625. doi:10.1098/rspb.2012.1630
- Haraguchi, R., Suzuki, K., Murakami, R., Sakai, M., Kamikawa, M., Kengaku, M., ... Yamada, G. (2000). Molecular analysis of external genitalia formation: the role of fibroblast growth factor (Fgf) genes during genital tubercle formation. *Development (Cambridge, England)*, 127, 2471–2479.

- Hedges, S. B. (2012). Amniote phylogeny and the position of turtles. *BMC Biology*, *10*, 64. doi:10.1186/1741-7007-10-64
- Helbing, C. C., Crump, K., Bailey, C. M., Kohno, S., Veldhoen, N., Song, Y., ... Guillette, L. J. (2007). Characterization of Inhibitor of Growth 2 tumor suppressor in Alligator mississippiensis, its conservation in Archosauria, and response to thyroid stimulating hormone. *Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology*, *146*, 279–288. doi:10.1016/j.cbpb.2006.11.021
- Herrera, A. M., Brennan, P. L. R., & Cohn, M. J. (2014). Development of Avian External Genitalia : Interspecific Differences and Sexual Differentiation of the Male and Female Phallus. doi:10.1159/000364927
- Herrera, A. M., & Cohn, M. J. (2014). Organization of the External Genitalia, 1–6. doi:10.1038/srep06896
- Herrera, A. M., Shuster, S. G., Perriton, C. L., & Cohn, M. J. (2013a). Developmental basis of phallus reduction during bird evolution. *Current Biology*, *23*, 1065–1074. doi:10.1016/j.cub.2013.04.062
- Herrera, A. M., Shuster, S. G., Perriton, C. L., & Cohn, M. J. (2013b). Developmental basis of phallus reduction during bird evolution. *Current Biology*, *23*(12), 1065–1074. doi:10.1016/j.cub.2013.04.062
- Hickman, P. C., Roberts, S. L., Keen, L. S., Larson, A., Anson, H & Eisenhour, J. D. (2008). Amniote origins and nonavian reptiles. *Zoology*, 563–584. Retrieved from http://highered.mcgraw-hill.com/sites/dl/free/0072970049/535419/hic70049_ch26_563_584.pdf
- Hill, R. V. (2005). Integration of morphological data sets for phylogenetic analysis of Amniota: the importance of integumentary characters and increased taxonomic sampling. *Systematic Biology*, *54*(4), 530–547. doi:10.1080/10635150590950326
- Hsieh, C., Liu, S., Hsu, G., Chen, H., Molodysky, E., Chen, Y., & Yu, H. (2012). physiology : Clinical implications for physicians and, *18*(7), 118–125.
- Hutchinson, M. N., Skinner, a., & Lee, M. S. Y. (2012). Tikiguania and the antiquity of squamate reptiles (lizards and snakes). *Biology Letters*, *8*(January), 665–669. doi:10.1098/rsbl.2011.1216
- Hynes, P. J., & Fraher, J. P. (2004). The development of the male genitourinary system. I. The origin of the urorectal septum and the formation of the perineum. *British Journal of Plastic Surgery*, *57*, 27–36. doi:10.1016/j.bjps.2003.08.019
- Ikemoto, T., & Park, M. K. (2006). Molecular and evolutionary characterization of the GnRH-II gene in the chicken: Distinctive genomic organization, expression pattern, and precursor sequence. *Gene*, *368*, 28–36. doi:10.1016/j.gene.2005.10.004

- Iwabe, N., Hara, Y., Kumazawa, Y., Shibamoto, K., Saito, Y., Miyata, T., & Katoh, K. (2005). Sister group relationship of turtles to the bird-crocodylian clade revealed by nuclear DNA-coded proteins. *Molecular Biology and Evolution*, 22(4), 810–813. doi:10.1093/molbev/msi075
- Janes, D. E., Organ, C. L., Fujita, M. K., Shedlock, A. M., & Edwards, S. V. (2010). Genome evolution in Reptilia, the sister group of mammals. *Annual Review of Genomics and Human Genetics*, 11, 239–264. doi:10.1146/annurev-genom-082509-141646
- Johnson, K. P., & Sorenson, M. D. (1998). Comparing molecular evolution in two mitochondrial protein coding genes (cytochrome b and ND2) in the dabbling ducks (Tribe: Anatini). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 10(1), 82–94. doi:10.1006/mpev.1997.0481
- Johnston, S. D., Smith, B., Pyne, M., Stenzel, D., & Holt, W. V. (2007). One-sided ejaculation of echidna sperm bundles. *The American Naturalist*, 170(6), E162–E164. doi:10.1086/522847
- Junqueira, L. C., & Carneiro, J. (2008). *Histologia Basica 11Edicao - Junqueira e Carneiro.pdf*.
- KARDONG, K. V. VERTEBRATES: COMPARATIVE ANATOMY, FUNCTION, EVOLUTION.** 6th. ed. NY: McGraw-Hill, 2012.
- Kelly, D. a. (2002a). The functional morphology of penile erection: tissue designs for increasing and maintaining stiffness. *Integrative and Comparative Biology*, 42, 216–221. doi:10.1093/icb/42.2.216
- Kelly, D. a. (2002b). The functional morphology of penile erection: tissue designs for increasing and maintaining stiffness. *Integrative and Comparative Biology*, 42, 216–221. doi:10.1093/icb/42.2.216
- Kelly, D. a. (2004). Turtle and mammal penis designs are anatomically convergent. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 271 Suppl , S293–S295. doi:10.1098/rsbl.2004.0161
- Klonisch, T., Fowler, P. a., & Hombach-Klonisch, S. (2004). Molecular and genetic regulation of testis descent and external genitalia development. *Developmental Biology*, 270, 1–18. doi:10.1016/j.ydbio.2004.02.018
- Kuchel, L. J., & Franklin, C. E. (2000). Morphology of the cloaca in the estuarine crocodile, *Crocodylus porosus*, and its plastic response to salinity. *Journal of Morphology*, 245, 168–176.
- Kuratani, S., Kuraku, S., & Nagashima, H. (2011). Evolutionary developmental perspective for the origin of turtles: The folding theory for the shell based on the

- developmental nature of the carapacial ridge. *Evolution and Development*, 13, 1–14. doi:10.1111/j.1525-142X.2010.00451.x
- Laubichler, M. D. (2000). Homology in Development and the Development of the Homology Concept1. *American Zoologist*, 40, 777–788. doi:10.1668/0003-1569(2000)040[0777:HIDATD]2.0.CO;2
- Livezey, B. C. (1995). Phylogeny and comparative ecology of stiff-tailed ducks (Anatidae: Oxyurini). *The Wilson Bulletin*, 107(2), 214–234.
- Livezey, B. C., & Zusi, R. L. (2007). Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149(i), 1–95. doi:10.1111/j.1096-3642.2006.00293.x
- Malvasio, A., Gomes, N., & Farias, E. C. (1999). Identificação sexual através do estudo anatômico, 16(1), 91–102.
- Martin, B. T., Bernstein, N. P., Birkhead, R. D., Koukl, J. F., Mussmann, S. M., & Placyk, J. S. (2013). Sequence-based molecular phylogenetics and phylogeography of the American box turtles (*Terrapene* spp.) with support from DNA barcoding. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 68(1), 119–134. doi:10.1016/j.ympev.2013.03.006
- Matiuzzi, W. (2007). Redescrção da anatomia craniana e pós-craniana do fóssil *Bauruemys elegans* (Suárez , 1969) do Cretáceo Superior da Bacia Bauru e seu posicionamento filogenético dentro da Epifamília Podocnemidinura (Testudines, Pelomedusoides)., 206.
- Mc Cracken, K. G. (1985). The 20-cm spiny penis of the Argentine lake duck (*Oxyura vittata*). *The Auk*, 117, 820–825. doi:http://dx.doi.org/10.1642/0004-8038(2000)117[0820:TCSPOT]2.0.CO;2
- McPherson, F. J., & Chenoweth, P. J. (2012). Mammalian sexual dimorphism. *Animal Reproduction Science*, 131(3-4), 109–122. doi:10.1016/j.anireprosci.2012.02.007
- Museu, S. (n.d.). Disciplina : Ornitologia Básica.
- Nacional, A., & Extinção, A. (n.d.). Galliformes.
- Nagashima, H., Kuraku, S., Uchida, K., Kawashima-Ohya, Y., Narita, Y., & Kuratani, S. (2012). Body plan of turtles: An anatomical, developmental and evolutionary perspective. *Anatomical Science International*, 87, 1–13. doi:10.1007/s12565-011-0121-y
- Nali, R. C., Faivovich, J., & Prado, C. P. a. (2014). The occurrence of unpigmented mature oocytes in *Hypsiboas* (Anura : Hylidae). *Salamandra*, 50(April), 53–56. Retrieved from

[http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:The+occurrence+of+unpigmented+mature+oocytes+in+Hypsiboas+\(+Anura+:+Hylidae+\)#5](http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:The+occurrence+of+unpigmented+mature+oocytes+in+Hypsiboas+(+Anura+:+Hylidae+)#5)

- Nesbitt, S. J. (2011). The Early Evolution of Archosaurs: Relationships and the Origin of Major Clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 352(352), 1–292. doi:10.1206/352.1
- Ohya, Y. K., Kuraku, S., & Kuratani, S. (2005). Hox code in embryos of Chinese soft-shelled turtle *Pelodiscus sinensis* correlates with the evolutionary innovation in the turtle. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 304(December 2004), 107–118. doi:10.1002/jez.b.21027
- Oliveira, C. A. De. (2000). ANNALS OF ANATOMY Morphology of the copulatory apparatus of the spotted tinamou, 161–169.
- Oliveira, R. L., Nogueira, J. C., Mahecha, G. a B., & Oliveira, C. a. (2012). Seasonal variation in estrogen receptor ER α , but not ER β , androgen receptor and aromatase, in the efferent ductules and epididymis of the big fruit-eating bat *Artibeus lituratus*. *General and Comparative Endocrinology*, 179(1), 1–13. doi:10.1016/j.ygcen.2012.06.028
- Patton, J. L. (2004). ORDERS AND FAMILIES OF LIVING MAMMALS A lab manual for Mammalogy ,.
- Peters, J. L., McCracken, K. G., Zhuravlev, Y. N., Lu, Y., Wilson, R. E., Johnson, K. P., & Omland, K. E. (2005). Phylogenetics of wigeons and allies (Anatidae: Anas): The importance of sampling multiple loci and multiple individuals. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35, 209–224. doi:10.1016/j.ympev.2004.12.017
- Peterson, C. C., & Greenshields, D. (2001). Negative test for cloacal drinking in a semi-aquatic turtle (*Trachemys scripta*), with comments on the functions of cloacal bursae. *Journal of Experimental Zoology*, 290(July 2000), 247–254. doi:10.1002/jez.1055
- Petiot, A., Perriton, C. L., Dickson, C., & Cohn, M. J. (2005). Development of the mammalian urethra is controlled by Fgfr2-IIIb. *Development (Cambridge, England)*, 132, 2441–2450. doi:10.1242/dev.01778
- Pigozzi, M. I. (2011). Diverse stages of sex-chromosome differentiation in tinamid birds: Evidence from crossover analysis in *Eudromia elegans* and *Crypturellus tataupa*. *Genetica*, 139, 771–777. doi:10.1007/s10709-011-9581-1
- Porto, M., de Oliveira, M. A., Pissinatti, L., Rodrigues, R. L., Rojas-Moscoso, J. A., Cogo, J. C., ... de Nucci, G. (2013). The Evolutionary Implications of Hemipenial Morphology of Rattlesnake *Crotalus durissus terrificus* (Laurent, 1768) (Serpentes: Viperidae: Crotalinae). *PLoS ONE*, 8(6). doi:10.1371/journal.pone.0066903
- Puppo, V. (2013). Anatomy and physiology of the clitoris, vestibular bulbs, and labia minora with a review of the female orgasm and the prevention of female sexual

- dysfunction. *Clinical Anatomy*, 26(November 2012), 134–152. doi:10.1002/ca.22177
- Radwan, D. M., & Kamel, E. I. (2011). A histological and immunohistochemical study on human penile cavernosal tissue with viewpoints of venogenic erectile dysfunction. *The Egyptian Journal of Histology*, 34, 92–102. doi:10.1097/01.EHX.0000395195.49207.98
- Sabatini, S., Kurtzman, N. a, & Spohn, M. (1995). Effects of pH on calcium transport in turtle bladder. *American Journal of Kidney Diseases : The Official Journal of the National Kidney Foundation*, 26(5), 866–872.
- Sánchez-Martínez, P. M., Ramírez-Pinilla, M. P., & Miranda-Esquivel, D. R. (2007a). Comparative histology of the vaginal-cloacal region in Squamata and its phylogenetic implications. *Acta Zoologica*, 88(October), 289–307. doi:10.1111/j.1463-6395.2007.00282.x
- Sánchez-Martínez, P. M., Ramírez-Pinilla, M. P., & Miranda-Esquivel, D. R. (2007b). Comparative histology of the vaginal-cloacal region in Squamata and its phylogenetic implications. *Acta Zoologica*, 88(October), 289–307. doi:10.1111/j.1463-6395.2007.00282.x
- Santos, D. O., Moreira, L. R., Tonhati, H., & Caparroz, R. (2012). Isolation and characterization of ten novel microsatellite loci in the red-winged tinamou (*Rhynchotus rufescens*, Tinamiformes, Aves) and cross-Amplification in other tinamous. *Molecular Biology Reports*, 39, 4837–4840. doi:10.1007/s11033-011-1277-1
- Seifert, A. W., Bouldin, C. M., Choi, K.-S., Harfe, B. D., & Cohn, M. J. (2009). Multiphasic and tissue-specific roles of sonic hedgehog in cloacal septation and external genitalia development. *Development (Cambridge, England)*, 136, 3949–3957. doi:10.1242/dev.042291
- Seifert, A. W., Harfe, B. D., & Cohn, M. J. (2008). Cell lineage analysis demonstrates an endodermal origin of the distal urethra and perineum. *Developmental Biology*, 318, 143–152. doi:10.1016/j.ydbio.2008.03.017
- Seifert, A. W., Harfe, B. D., & Cohn, M. J. (2011). NIH Public Access, 318(1), 143–152. doi:10.1016/j.ydbio.2008.03.017.Cell
- Seifert, A. W., Yamaguchi, T., & Cohn, M. J. (2009). Functional and phylogenetic analysis shows that Fgf8 is a marker of genital induction in mammals but is not required for external genital development. *Development (Cambridge, England)*, 136, 2643–2651. doi:10.1242/dev.036830
- Seifert, A. W., Zheng, Z., Ormerod, B. K., & Cohn, M. J. (2010). Sonic hedgehog controls growth of external genitalia by regulating cell cycle kinetics. *Nature Communications*, 1(3), 23. doi:10.1038/ncomms1020

- Seney, M. L., Kelly, D. a., Goldman, B. D., Šumbera, R., & Forger, N. G. (2009). Social structure predicts genital morphology in African mole-rats. *PLoS ONE*, 4(10). doi:10.1371/journal.pone.0007477
- Shedlock, A. M., Botka, C. W., Zhao, S., Shetty, J., Zhang, T., Liu, J. S., ... Edwards, S. V. (2007). Phylogenomics of nonavian reptiles and the structure of the ancestral amniote genome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(8), 2767–2772. doi:10.1073/pnas.0606204104
- Smith, J. V., Braun, E. L., & Kimball, R. T. (2013). Ratite nonmonophyly: Independent evidence from 40 novel loci. *Systematic Biology*, 62(0), 35–49. doi:10.1093/sysbio/sys067
- Steinhardt, R. a, Epel, D., Carroll, E. J., & Yanagimachi, R. (1991). *Methods in Cell Biology* (Vol. 36, pp. 581–605). doi:10.1016/S0091-679X(08)60298-8
- Suh, a., Churakov, G., Ramakodi, M. P., Platt, R. N., Jurka, J., Kojima, K. K., ... Schmitz, J. (2014). Multiple lineages of ancient CR1 retroposons shaped the early genome evolution of amniotes. *Genome Biology and Evolution*. doi:10.1093/gbe/evu256
- Tschopp, P., Sherratt, E., Sanger, T. J., Groner, A. C., Aspiras, A. C., Hu, J. K., ... Tabin, C. J. (2014a). A relative shift in cloacal location repositions external genitalia in amniote evolution ´ 1,4,5 ,. doi:10.1038/nature13819
- Tschopp, P., Sherratt, E., Sanger, T. J., Groner, A. C., Aspiras, A. C., Hu, J. K., ... Tabin, C. J. (2014b). A relative shift in cloacal location repositions external genitalia in amniote evolution ´ 1,4,5 ,. doi:10.1038/nature13819
- Tschopp, P., Sherratt, E., Sanger, T. J., Groner, A. C., Aspiras, A. C., Hu, J. K., ... Tabin, C. J. (2014c). A relative shift in cloacal location repositions external genitalia in amniote evolution ´ 1,4,5 ,. doi:10.1038/nature13819
- Tullberg, B. S., Ah-King, M., & Temrin, H. (2002). Phylogenetic reconstruction of parental-care systems in the ancestors of birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 357(March), 251–257. doi:10.1098/rstb.2001.0932
- Van Dijk, P.P., Harding, J. & Hammerson, G. a. (2011a). *Trachemys scripta*. IUCN 2013. *IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1*. doi:10.1159/000363631
- Van Dijk, P.P., Harding, J. & Hammerson, G. a. (2011b). *Trachemys scripta*. IUCN 2013. *IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1*. doi:10.1159/000363631
- Van Tuinen, M., Sibley, C. G., & Hedges, S. B. (2000). The early history of modern birds inferred from DNA sequences of nuclear and mitochondrial ribosomal genes. *Molecular Biology and Evolution*, 17, 451–457.

- Viana, G. V. R. (2007). Técnicas para Construção de Árvores Filogenéticas, 175.
- Wang, C., Gargollo, P., Guo, C., Tang, T., Mingin, G., Sun, Y., & Li, X. (2011). Six1 and Eya1 are critical regulators of peri-cloacal mesenchymal progenitors during genitourinary tract development. *Developmental Biology*, 360(1), 186–194. doi:10.1016/j.ydbio.2011.09.020
- Wang, Z., Pascual-Anaya, J., Zadissa, A., Li, W., Niimura, Y., Huang, Z., ... Irie, N. (2013). The draft genomes of soft-shell turtle and green sea turtle yield insights into the development and evolution of the turtle-specific body plan. *Nature Genetics*, 45(6), 701–6. doi:10.1038/ng.2615
- Weiss, D. a., Rodriguez, E., Cunha, T., Menshenina, J., Barcellos, D., Chan, L. Y., ... Cunha, G. (2012). Morphology of the external genitalia of the adult male and female mice as an endpoint of sex differentiation. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 354(1-2), 94–102. doi:10.1016/j.mce.2011.08.009
- Werneburg, I., & Sánchez-Villagra, M. R. (2009). Timing of organogenesis support basal position of turtles in the amniote tree of life. *BMC Evolutionary Biology*, 9, 82. doi:10.1186/1471-2148-9-82
- Yamada, G., Satoh, Y., Baskin, L. S., & Cunha, G. R. (2003a). Cellular and molecular mechanisms of development of the external genitalia. *Differentiation*, 71(8), 445–460. doi:10.1046/j.1432-0436.2003.7108001.x
- Yamada, G., Satoh, Y., Baskin, L. S., & Cunha, G. R. (2003b). Cellular and molecular mechanisms of development of the external genitalia. *Differentiation*, 71(8), 445–460. doi:10.1046/j.1432-0436.2003.7108001.x
- Yamada, G., Suzuki, K., Haraguchi, R., Miyagawa, S., Satoh, Y., Kamimura, M., Chen, Y. (2006). Molecular genetic cascades for external genitalia formation: An emerging organogenesis program. *Developmental Dynamics*, 235(April), 1738–1752. doi:10.1002/dvdy.20807
- Yamaguchi, K., Kiyokawa, J., & Akita, K. (2008). Developmental processes and ectodermal contribution to the anal canal in mice. *Annals of Anatomy*, 190, 119–128. doi:10.1016/j.aanat.2007.08.001
- Yang, Y., & Jiang, Y. (2011). Anatomy and Histology of cloaca in African ostrich (*Struthio camelus*). *2011 International Conference on Remote Sensing, Environment and Transportation Engineering*, 8058–8060. doi:10.1109/RSETE.2011.5964023
- Ziegler, T., & Olbort, S. (2007). Genital Structures and Sex Identification in Crocodiles. *Crocodile Specialist Group Newsletter*, 26, 16–17.