

CITOGÊNÉTICA DE AVES. III. CROMOSSOMOS SEXUAIS E DIGAMETIA EM AVES

ALDO WALDRIGUES*

RESUMO

Revisão bibliográfica que visa apresentar os prováveis mecanismos cromossômicos envolvidos na determinação do sexo na classe Aves. São abordados aspectos relativos à digametia em aves, bem como quanto à forma, tamanho, função e evolução dos cromossomos sexuais Z e W.

INTRODUÇÃO

As primeiras análises citogenéticas em material de aves, evidenciaram ser a fêmea o sexo heterogamético desta classe de vertebrados; porém, o mecanismo cromossômico proposto foi o do tipo δ ZZ: η ZO (Guyer, em 1916; Hance, em 1926; Susuki, em 1930; White, em 1932; Popoff, em 1933; Sokolow, em 1936; Unger, em 1936; Pogossianz, em 1937; Riley, em 1938; Yamashina, em 1944; apud MATTHEY⁽³⁴⁾). YAMASHINA⁽⁶¹⁾ admitiu que o número diplóide de cromossomos em *Gallus domesticus* era 78 para machos e 77 para fêmeas, e NEWCOMER⁽³⁵⁾ concluiu ser a digametia nesta espécie do tipo ZO.

Jentsh, em 1935, ao estudar *Melopsittacus undulatus* e *Shiwago*, em 1932, em *Meleagris gallopavo* e *Gallus domesticus*, mencionaram a presença de um cromossomo sexual W nas fêmeas destas espécies (segundo MATTHEY⁽³⁴⁾). No entanto, OHNO⁽³⁶⁾, trabalhando com material de *Gallus domesticus* e VAN BRINK⁽¹²⁾, em *Melopsittacus undulatus* e *Passer domesticus*, não conseguiram identificar o cromossomo sexual W nestas espécies. Estes autores concluíram, então, que se o mesmo existisse, não seria possível identificá-lo.

OS CROMOSSOMOS SEXUAIS W e Z

A demonstração da presença de um cromossomo W, em fêmeas de *Gallus domesticus* foi feita, pela primeira vez, por FREDERIC⁽¹⁶⁾, que

observou, em células de galinhas, um cromossomo acrocêntrico ímpar (chamou-o de Y) e que seria o 7o. ou o 8o. em tamanho. Este resultado foi mais tarde confirmado por estudos autorradiográficos em cromossomos da medula óssea de galinhas (SCHMID⁽⁴⁸⁾). No entanto, Schmid o descreveu como sendo mais submetacêntrico do que acrocêntrico, posteriormente confirmado por KRISHAN & SHOFFNER⁽²⁸⁾, porém com tamanho variando entre o 9o. e o 10o. par de cromossomos.

Desde então numerosos autores vêm detectando a presença de um cromossomo W em fêmeas de diferentes espécies de aves *Carinatae* (ROTHFELS et alii⁽⁴⁶⁾; OHNO et alii⁽³⁹⁾; TALLURI & VEGNI⁽⁵⁹⁾; KRISHAN et alii⁽²⁷⁾; RAY-CHAUDHURI et alii⁽⁴⁴⁾; RENZONI & VEGNI-TALLURI⁽⁴⁵⁾; TAKAGI & MAKINO⁽⁵⁸⁾; KRISHAN & SHOFFNER⁽²⁸⁾; HAMMAR^(21, 22); BLOOM^(6, 7); JOVANOVIĆ & ATKINS⁽²⁶⁾; ITOH et alii⁽²⁴⁾; JOVANOVIĆ⁽²⁵⁾; SHOFFNER⁽⁵⁰⁾; SRIVASTAVA & MISRA⁽⁵²⁾; BULATOVA & PANOVA⁽¹⁴⁾; DE LUCCA^(29, 30); HAMMAR & HERLIN⁽²³⁾; RAY-CHAUDHURI⁽⁴³⁾; PRASAD & PATNAIK⁽⁴¹⁾; BHUNIA & SULTANA⁽⁴⁾; RYTTMAN et alii⁽⁴⁷⁾; VIEIRA DA COSTA et alii⁽⁶⁰⁾; WALDRIGUES & FERRARI^(63, 64)).

BLOOM & MACERA⁽⁸⁾, por fluorescência com quinacrina, detectaram a presença da "cromatina W" em núcleos interfásicos de fêmeas de *Meleagris gallopavo*.

Apesar da redução em tamanho que, provavelmente, o cromossomo W sofreu

durante seu processo evolutivo, ele necessariamente não é um cromossomo pequeno, chegando, em algumas espécies de aves, a ser tão grande quanto o cromossomo sexual Z (RENZONI & VEGNI-TALLURI⁽⁴⁵⁾; BULATOVA & PANOVA⁽¹⁴⁾; DE BOER^(9, 10); AU et alii⁽²⁾; DE LUCCA & AGUIAR⁽³²⁾; WALDRIGUES & FERRARI⁽⁶³⁾), ou mesmo se mostrar equivalente em tamanho ao primeiro par (RENZONI & VEGNI-TALLURI⁽⁴⁵⁾; BULATOVA⁽¹³⁾; DE BOER^(9, 10)). Porém, nas espécies de aves até agora analisadas, o cromossomo W nunca se mostrou maior do que o Z.

Susuki, em 1930 (apud BLOOM⁽⁷⁾), foi o primeiro pesquisador a identificar a posição do cromossomo Z (como o de número 5) em *Gallus domesticus*. Na maioria das espécies de aves, o cromossomo Z é o 4o. ou 5o. em tamanho, exibindo notável consistência em morfologia e conteúdo de DNA. Em inúmeras espécies de aves e répteis analisadas citogeneticamente, o cromossomo sexual Z mediu $2,3\mu\text{m}^2$ e $3\mu\text{m}^2$ de área, constituindo, aproximadamente, 10% do genoma (OHNO et alii⁽³⁹⁾).

STEFOS & ARRIGHI⁽⁵³⁾, obtiveram o padrão de bandas C em oito espécies de aves, e verificaram que aparecia sempre um cromossomo totalmente heterocromático em células de fêmeas. No entanto, tal característica não era visível em células de machos. Verificaram que o cromossomo heterocromático correspondia ao cromossomo W e não ao Z em heteroplicnose positiva, como predito por OHNO et alii⁽³⁸⁾.

*Professor Doutor do Departamento de Biologia Geral - CCB - FUEL.

Devido ao fato de variar tanto em tamanho quanto em forma, acredita-se que o cromossomo W tenha passado por maiores modificações do que o cromossomo Z, durante a evolução cariotípica das aves.

FUNÇÃO DOS CROMOSSOMOS SEXUAIS

A replicação tardia do cromossomo W, em fêmeas de aves, foi observada por vários autores (SCHMID⁽⁴⁸⁾; GALTON & BREDBURY⁽¹⁹⁾; BIANCHI & MOLINA⁽⁵⁾; STEFOS & ARRIGHI⁽⁵³⁾; TAKAGI et alii⁽⁵⁷⁾; WANG & SHOFFNER⁽⁶⁵⁾; STOCK et alii⁽⁵⁵⁾). Também diversos pesquisadores, ao se utilizarem de técnicas especiais de coloração, verificaram que o cromossomo W é heterocromático, da mesma forma como o são vários microcromossomos (STEFOS & ARRIGHI⁽⁵³⁾; WANG & SHOFFNER⁽⁶⁵⁾; AU et alii⁽²⁾; STOCK & MENGDEN⁽⁵⁵⁾; RYTMAN et alii⁽⁴⁷⁾). STEFOS & ARRIGHI⁽⁵⁴⁾, trabalhando com DNA repetitivo de *Gallus domesticus* e realizando hidridações *in situ* com RNA marcado por timidina tritiada, concluíram que o cromossomo W tem um conteúdo muito grande de DNA repetitivo.

Portanto, a heterocromatina do cromossomo W em aves, parece ter as mesmas propriedades da heterocromatina constitutiva dos cromossomos de mamíferos. Somente não se obtiveram evidências de ser esta heterocromatina geneticamente inativa. No entanto, a presença em fêmeas de *Gallus domesticus*, de um antígeno idêntico (ou com reação cruzada) ao antígeno H-Y de camundongos, foi demonstrada por GILMOUR⁽²⁰⁾, BACON & CRAIG⁽³⁾ e WACHTEL et alii⁽⁶²⁾. Portanto, se o cromossomo W estiver direta ou indiretamente ligado à síntese deste antígeno de histocompatibilidade, presente em fêmeas de aves (o que as evidências experimentais parecem confirmar), se deve admitir que, se ele se apresentar geneticamente inativo, não deverá ser ao longo de toda a sua estrutura e/ou durante todo o ciclo vital das aves.

ABDEL-HAMEED & SHOFFNER⁽¹⁾, estudando o cariótipo de quinze intersexos de *Gallus domesticus*, observaram, em treze deles, um cariótipo triploide 3A-ZZW; enquanto nos outros havia mosaïcismo dos cromossomos sexuais. Todos os intersexos apresentavam as gônadas (ovotestis) direita e esquerda, com exceção de

dois deles, em que havia a ausência da gônada direita. Portanto, o fato de ser portador do cromossomo sexual W não fez com que estes animais se desenvolvessem em fêmeas normais. Isto levou estes dois autores a admitirem não ser o cromossomo W, fortemente determinante do sexo feminino em galinhas. McCARREY & ABBOT⁽³³⁾ consideram que o mecanismo de determinação sexual em galinhas, e, provavelmente, em aves em geral, seria diferente do encontrado em mamíferos, talvez se assemelhando mais ao mecanismo operante em *Drosophila*, isto é, dependente da proporção entre os cromossomos Z e o número de lotes autossômicos presentes: o mesmo já não ocorre em mamíferos em geral, pois nos casos descritos de triploidia humana com cariótipos 3A-XXY, os pacientes (intersexos) mostraram ter gônadas masculinas (BÖÖK & SANTESSON⁽¹¹⁾; FERRIER et alii⁽¹⁵⁾; SCHIBLDER & MIKANO⁽⁴⁹⁾). Portanto, em mamíferos o cromossomo Y (que seria correspondente ao cromossomo W de aves) parece ter um papel fortemente masculinizante, enquanto o W de aves parece não ter um papel tão feminilizante assim. Deve-se ressaltar, contudo, que as aves analisadas por ABDEL-HAMEED & SHOFFNER⁽¹⁾ eram portadoras de alterações cariotípicas, as quais poderiam causar desequilíbrios no balanceamento gênico, e este teria sido, então, o responsável pela não diferenciação sexual feminina normal nestas aves (DE LUCCA⁽³¹⁾).

EVOLUÇÃO DOS CROMOSSOMOS SEXUAIS DAS AVES

Os mecanismos cromossômicos de determinação sexual operantes em mamíferos e pássaros deixam o sexo homogamético com mais material cromossômico do que o sexo heterogamético. O material cromossômico extra parece conferir uma vantagem às aves do sexo homogamético (machos) em termos de viabilidade e expressão de fatores de plumagem com herança ligada ao sexo (GALTON⁽¹⁸⁾). Tal não se verificaria em mamíferos devido ao mecanismo de compensação de dose, o qual leva a um balanço genético aproximado entre os sexos.

Segundo GALTON⁽¹⁸⁾, esta discrepância entre mamíferos e aves, na expressão do material cromossômico extra do sexo homogamético, pode refletir diferentes origens evolutivas do mecanismo de determinação do sexo, sendo a restri-

ção de certos fatores determinantes sexuais, a um determinado cromossomo, o principal requisito para a manutenção do tipo de bissexualidade desses animais. GALTON⁽¹⁸⁾ acha que possivelmente a diferença em tamanho dos cromossomos sexuais possa ser um fator importante para evitar permutas entre estes elementos.

GALTON⁽¹⁸⁾ formulou a seguinte hipótese para explicar a diferenciação dos cromossomos sexuais em mamíferos:

a) O evento inicial na evolução dos cromossomos sexuais, a partir de um par de autossomos homólogos, teria sido uma translocação não balanceada entre os membros deste par de autossomos, a qual acarretaria um elemento grande e um pequeno;

b) O cromossomo translocado grande viria se transformar no cromossomo X, enquanto o pequeno, no cromossomo Y;

c) Neste pequeno cromossomo (futuro Y) estariam presentes os fatores essenciais para a determinação sexual, enquanto os demais fatores responsáveis pela masculinização teriam sido acumulados neste cromossomo durante o curso da evolução dos mamíferos. O abrupto desenvolvimento dos cromossomos sexuais de tamanho grosseiramente desigual, levaria a uma imediata restrição de quaisquer *loci* responsáveis pela determinação sexual a um outro cromossomo sexual;

d) Ocorreria a inativação de um dos cromossomos X nas células somáticas de fêmeas.

GALTON⁽¹⁸⁾, baseando-se no fato de haver expressão fenotípica diferente para alguns caracteres de plumagem com herança ligada ao sexo (machos heterozigotos e fêmeas homozigotas mostram somente pequenas evidências de atividade gênica, em contraste com o efeito manifestado pelos machos homozigotos), admitiu que a evolução dos cromossomos sexuais em pássaros tenha seguido os seguintes passos:

a) Redução gradual em tamanho de um dos dois autossomos do par homólogo que viria formar o par sexual;

b) Restrição dos *loci* determinantes sexuais aos cromossomos de tamanho diferente (W).

Porém, a verificação da ausência de heteromorfismo no par de cromossomos sexuais de Ratitae feita por TAKAGI et alii⁽⁵⁷⁾, sugere que o par sexual homomórfico, presente nos ancestrais das aves, possa também ter se conservado sem diferenciação morfológica.

OHNO⁽³⁷⁾, baseando-se nos mecanismos de determinação sexual de várias espécies de vertebrados, postulou a seguinte hipótese para a evolução dos cromossomos sexuais:

a) Inicialmente, num dos homólogos do par homomórfico, haveria um acúmulo de genes que seriam responsáveis pelo sexo heterogamético;

b) A diferenciação morfológica do par de cromossomos homomórficos seria realizado por uma inversão pericêntrica, a qual estabeleceria um mecanismo de isolamento.

Por outro lado, SINGH et alii⁽⁵¹⁾ sugeriram que a heterocromatização constituiria o primeiro passo na diferenciação dos cromossomos sexuais, sendo mais importante do que o estabelecimento de alterações estruturais. STOCK & MENGDEN⁽⁵⁶⁾, ao estudarem o padrão de bandamento G do cromossomo Z em *Gallus domesticus*, *Columbia livia*, *Galirex porphyreolophus* e *Streptopelia risoria* observaram que estes padrões mostravam homologia. As diferenças en-

tre espécies de ordens diferentes teriam sido causadas por adição de heterocromatina.

PATHAK & STOCK⁽⁴⁰⁾, ao compararem os padrões de bandamento G, mostraram que o cromossomo X de várias espécies de mamíferos apresentavam sempre duas bandas principais. Estes autores concluíram que a variabilidade morfológica deste elemento poderia ser atribuída a inversões peri e paracêntricas e mesmo à adição de heterocromatina. FREDGA⁽¹⁷⁾ admite que o acúmulo de heterocromatina na evolução dos cromossomos sexuais, possa ter ocorrido às expensas de translocações da cromatina de autossomos para os futuros cromossomos sexuais com posterior heterocromatização.

O cromossomo Z de diferentes espécies de aves aparece com morfologia variável (de metacêntrico a telocêntrico; RAY-CHAUDHURI⁽⁴²⁾), no entanto, o tamanho deste elemento, em répteis e aves, se mostra praticamente igual (TR entre 7,2 e 9,3% do lote haplóide;

OHNO et alii⁽³⁹⁾). Isto sugere que o cromossomo Z original se tenha mantido em sua quase totalidade pelas atuais espécies de aves, e que se a seleção do par de cromossomos homólogos, que viria se tornar o par sexual ZW, tenha sido feita num ancestral primitivo, comum a répteis e aves (DE LUCCA⁽³¹⁾).

CONCLUSÃO

Concluindo, se pode dizer que o papel exato desempenhado pelo cromossomo sexual W, no mecanismo de determinação do sexo nas aves, ainda não está completamente elucidado, porém, está definitivamente estabelecido ser a digametia do tipo σ ZZ: ρ ZW, para o grupo de Carinatae. Para as Ratitae, ainda não foi detectado dimorfismo sexual cromossômico (TAKAGI et alii⁽⁵⁷⁾), o que poderia representar um antigo passo evolucionário na diferenciação morfológica dos cromossomos sexuais de Aves (TAKAGI et alii⁽⁵⁷⁾; BLOOM⁽⁷⁾).

ABSTRACT

Bibliographic review presenting the probable chromosomal mechanisms involved in the sex determination of birds. This paper discusses some aspects concerning digamety, morphology, size, function and evolution of Z and W sex chromosomes of birds.

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq e FUEL pela ajuda financeira recebida para a execução do presente trabalho.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

01. ABDEL-HAMEED, F. & SHOFFNER, R.N. Intersexes and sex determination in chickens. *Science*, (172): 962-964, 1971.
02. AU, W.; FECHHEIMER, N.S.; SOUKUP, S. Identification of the sex chromosomes in the bald eagle. *Canad. J. Genet. Cytol.*, (17): 187-191, 1975.
03. BACON, L.D. & CRAIG, J.V. Variability of response to the female histocompatibility antigen in chickens. *Transplantation*, (7): 387-393, 1969.
04. BHUNYA, S.P. & SULTANA, T. Somatic chromosome complements of four passerine birds and their karyological relationship. *Caryologia*, (32): 299-309, 1979.
05. BIANCHI, N.O. & MOLINA, O.J. Chronology and pattern of replication in bone marrow chromosomes of *Gallus domesticus*. *Chromosoma*, (21): 387-397, 1967.
06. BLOOM, S.E. A current list of chromosome numbers and variations for species of the avian subclass Carinatae. *J. Hered.*, (60): 217-220, 1969.
07. _____. Current knowledge about the W chromosome of birds. *Avian Chrom. Newslet.*, (2): 1-15, 1973.
08. BLOOM, S.E. & MACERA, M. Fluorescence detection of the W-body in turkey interphase nuclei. *Avian Chrom. Newslet.*, (3): 1-7, 1974.
09. BOER, L.E.M. de. Karyological heterogeneity in the Falconiformes (Aves). *Experientia*, (31): 1138-1139, 1975.
10. _____. The somatic chromosome complements of 16 species of Falconiformes (Aves) and the karyological relationships of the order. *Genetica*, (46): 77-113, 1976.
11. BÖÖK, J.A.C. & SANTESSON, B. Malformation syndrome in man associated with triploidy (69 chromosomes). *Lancet*, (i): 858-859, 1960.
12. BRINK, J.M. van. L'expression morphologique de la digamétie chez les Sauropsidés et les Monotremés. *Chromosoma*, (10): 1-72, 1959.
13. BULATOVA, N.S. Unusually large sex chromosomes in some larks (Aves: Alaudidae). *Mammal. Chromos. Newslet*, (14): 150-151, 1973.
14. BULATOVA, N.S. & PANOV, E.N. Comparative analysis of karyotypes of 18 species family Turdidae (Aves). *Caryologia*, (26): 229-244, 1973.
15. FERRIER, P.; FERRIER, S.; STALDER, D.; BUHLER, E.; BAMATTER, F.; KLEIN, D. Congenital asymetry associated with diploid-triploid mosaicism and large satellites. *Lancet*, (i): 80-82, 1964.
16. FREDERIC, J. Contribution à l'étude du caryotype chez le poulet. *Arch. Biol.*, (72): 185-209, 1961.
17. FREGDA, K. Unusual sex chromosomes inheritance in mammals. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B*, (259): 15-36, 1970.
18. GALTON, M. Evolution of sex chromosomes in mammals and birds. *Lancet*, (ii): 1397-1398, 1966.
19. GALTON, M. & BREDBURY, P.R. DNA replication patterns of the sex chromosomes of the pigeon (*Columba livia domestica*). *Cytogenetics*, (5): 295-306, 1966.

20. GILMOUR, D.G. Histocompatibility antigen in the heterogametic sex in the chicken. *Transplantation*, (5): 699-706, 1967.
21. HAMMAR, B. The karyotype of nine birds. *Hereditas*, (55): 367-385, 1966.
22. _____. The karyotype of thirty one birds. *Hereditas*, (65): 29-58, 1970.
23. HAMMAR, B. & HERLIN, M. Karyotype of four bird species of the order Passeriformes. *Hereditas*, (80): 177-184, 1975.
24. ITOH, M.; IKEUCHI, T.; SIMBA, H.; MORI, M.; SASAKI, M.; MAKINO, S. A comparative karyotype study in fourteen species of birds. *Japan J. Genet.*, (44): 163-170, 1969.
25. JOVANOVIĆ, V. Chromosome cytology in the class Aves. *Hague*, (30): 134, 1970. (Abstract - XV International Ornithological Congress).
26. JOVANOVIĆ, V. & ATKINS, L. Karyotype of four passerine birds belonging to the families Turdidae, Mimidae and Corvidae. *Chromosoma*, (26): 388-394, 1969.
27. KRISHAN, A.; HAIDEN, G.J.; SHOFFNER, R.N. Mitotic chromosomes and the W sex chromosome of the great horned owl (*Bubo V. virginianus*). *Chromosoma*, (17): 258-263, 1965.
28. KRISHAN, A. & SHOFFNER, R.N. Sex chromosomes in the domestic fowl (*Gallus domesticus*), turkey (*Meleagris gallopavo*) and Chinese pheasant (*Phasianus colchicus*). *Cytogenetics*, (5): 53-63, 1966.
29. LUCCA, E.J. de. *Citotaxonomia e evolução do cariótipo de Columbiformes brasileiro*. Botucatu, Universidade Estadual Júlio de Mesquita Filho, 1973. Tese (Doutoramento) Faculdade de Ciências Médicas e Biológicas de Botucatu - Departamento de Genética.
30. _____. Cariótipo de 14 espécies de aves das ordens Columbiformes, Galliformes, Passariformes e Tinamiformes. *Rev. Bras. Pesq. Méd. Bio.*, (7): 253-263, 1974.
31. _____. Determinação cromossômica do sexo nas aves. *Ciênc. Cult.*, (30): 791-798, 1978.
32. LUCCA, E.J. de. & AGUIAR, M.L.R. de. Chromosomal evolution in Columbiformes (Aves). *Caryology*, (29): 59-68, 1976.
33. McCARREY, J.R. & ABBOTT, U.R. Mechanisms of genetic sex determination, gonadal sex differentiation, and germ-cell development in animals. *Adv. Genet.*, (20): 217-289, 1979.
34. MATTHEY, R. *Les chromosomes des vertébrés*. F. Rouge-Lausanne, Librairie de L'Université, 1949.
35. NEWCOMER, E.H. The mitotic chromosomes of the domestic fowl. *J. Hered.*, (48): 227-234, 1957.
36. OHNO, S. Sex chromosomes and microchromosomes of *Gallus domesticus*. *Chromosoma*, (11): 484-498, 1961.
37. _____. Sex chromosomes and sex-linked genes. In: _____. *Monographs on endocrinology*. Berlin-Heidelberg, New York, Springer-Verlag, 1967. v.1.
38. OHNO, S.; KAPLAN, W.D.; KINOSITA, R. On the sex chromatin of *Gallus domesticus*. *Exp. Cell Res.*, (19): 180-183, 1960.
39. OHNO, S.; STENIUS, C.; CHRISTIAN, L.C.; BEČAK, W.; BEČAK, M.L. Chromosomal uniformity in the avian subclass Carinatae. *Chromosoma*, (15): 280-282, 1964.
40. PATHAK, S. & STOCK, A.D. The sex chromosomes of mammals: karyological homology as revealed by banding techniques. *Genetics*, (78): 703-714, 1974.
41. PRASAD, R. & PATNAIK, C. Karyotypes of five passerine birds belonging to Family Proceidae. *Caryologia*, (30): 361-368, 1977.
42. RAY-CHAUDHURI, R. Cytotaxonomy and chromosome Evolution in Birds. In: CHIARELLI, A.B. & CAPANNA, E. *Cytotaxonomy and vertebrate evolution*. London, Academic Press, 1973. p. 283-425.
43. _____. Karyotype studies of some indian birds. *Nucleus*, (19): 86-91, 1976.
44. RAY-CHAUDHURI, S.P.; RAY-CHAUDHURI, R.; SHARMA, T. The W chromosome in the females of two species of birds. *Chromosoma*, (20): 151-154, 1966.
45. RENZONI, A. & VEGNI-TALLURI, M. The karyograms of some Falconiformes and Strigiformes. *Chromosoma*, (20): 133-150, 1966.
46. ROTHFELS, K.H.; ASPDEN, M.; MOLLISON, M. The W chromosome of the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. *Chromosoma*, (14): 459-467, 1963.
47. RYTTMAN, H.; TEGELSTROM, H.; JANSSON, H. G - and C - banding in four related *Larus* species (Aves). *Hereditas*, (91): 143-148, 1979.
48. SCHMID, W. DNA replication patterns of the heterochromosomes in *Gallus domesticus*. *Cytogenetics*, (1): 344-352, 1962.
49. SCHINDLER, A. & MIKANO, K. Triploidy in man. Report of case and a discussion on etiology. *Cytogenetics*, (9): 116-130, 1970.
50. SHOFFNER, R.N. *Chromosome Atlas: fishes, amphibians reptiles and birds*. Berlin-Heidelberg, New York, Springer-Verlag, 1971.
51. SINGH, L.; PURDON, I.F.; JONES, K.W. Satellite DNA and evolution of the sex chromosomes. *Chromosoma*, (59): 43-62, 1976.
52. SRIVASTAVA, M.D.L. & MISRA, M. Somatic chromosomes of *Streptopelia decaoto*. *J. Hered.*, (62): 373-374, 1971.
53. STEFOS, K. & ARRIGHI, F.E. The heterochromatin nature of the W chromosome in birds. *Exp. Cell Res.*, (68): 228-231, 1971.
54. _____. Repetitive DNA of *Gallus domesticus* and its cytological locations. *Exp. Cell Res.*, (83): 9-14, 1974.
55. STOCK, A.D.; ARRIGHI, F.E.; STEFOS, K. Chromosome homology in birds: banding patterns of the chromosomes of the domestic chicken, ring-necked dove and domestic pigeon. *Cytogenet. Cell Genet.*, (13): 410-418, 1974.
56. STOCK, A.D. & MANGDEN, G.A. Chromosome banding pattern conservatism in birds and nonhomology of chromosome banding pattern between birds, turtles, snakes and amphibians. *Chromosoma*, (50): 69-77, 1975.
57. TAKAGI, N.; ITOH, M.; SASAKI, M. Chromosome studies in four species of Ratitae (Aves). *Chromosoma*, (36): 281-291, 1972.
58. TAKAGI, N. & MAKINO, S. A revised study on the chromosomes of three species of birds. *Caryology*, (19): 443-445, 1966.
59. TALLURI, M.V. & VEGNI, L. Fine resolution of the karyogram of the quail *Coturnix coturnix japonica*. *Chromosoma*, (17): 264-272, 1965.
60. VIEIRA da COSTA, J.R.; WALDRIGUES, A.; FERRARI, I. Estudo cariotípico em *Volatinia jacarina* (Fringillidae, Passariformes). *Ciênc. Cult.*, (31): 03-G.1.6, supl., 1979.
61. YAMASHINA, M.Y. Karyotype studies in birds. I. Comparative morphology of chromosomes in seventeen races

- of domestic fowl. *Cytologia*, (13): 270-296, 1944.
62. WACHTEL, S.S.; KOO, G.G.; BOYSE, E.A. Evolutionary conservation of H-Y ("male") antigen. *Nature*, (254): 270-272, 1975.
63. WALDRIGUES, A. & FERRARI, I. Estudo cromossômico em *Crotophaga ani* (Aves). *Ciênc. Cult.*, (31): 03-G.1.5., supl. 1979.
64. _____. Estudo cromossômico em *Guira guira* (Aves). *Ciênc. Cult.*, (32): 267-G.1.6., supl., 1980.
65. WANG, N. & SHOFFNER, R.N. Trypsin G – and C – banding for interchange analysis and sex identification in the chicken. *Chromosoma*, (47): 61-69, 1974.
-