

CITOGENÉTICA DE AVES. II. CARACTERÍSTICAS DOS CROMOSSOMOS

ALDO WALDRIGUES*

RESUMO

Revisão bibliográfica onde são apresentadas as principais características pertinentes ao cariótipo das aves. Abordam-se aspectos referentes aos macro e microcromossomos, à distribuição da heterocromatina, à região organizadora do nucleólo, e ao relacionamento cariotípico entre aves e outros animais.

INTRODUÇÃO

Inúmeros são os trabalhos que mostram uma grande uniformidade cariotípica em aves, não apenas quanto ao conteúdo de DNA nas várias espécies analisadas (ATKIN et alii⁽⁶⁾; BACHMANN et alii⁽⁷⁾; COMINGS & MATTOCCIA⁽²⁵⁾), como também quanto ao número diplóide de cromossomos (cerca de 80% das espécies analisadas apresentam de 76 a 84 cromossomos somáticos) e à presença de macrocromossomos e microcromossomos (OHNO et alii⁽⁵⁰⁾; BLOOM⁽¹²⁾; WHITE⁽⁷⁶⁾; RAY-CHAUDHURI⁽⁵²⁾; SRB⁽⁶³⁾; SHOFFNER^(59, 60)).

O cariótipo das aves apresenta caracteristicamente um elevado número diplóide de cromossomos (de 60 a 80), que, de acordo com seus tamanhos, são comumente agrupados em duas classes: macrocromossomos (geralmente de 6 a 8 pares), sendo os demais microcromossomos. Dentre as espécies de aves, citogeneticamente descritas, a única em que não se verificou a presença de microcromossomos é *Tyto alba* (Strigidae), cariotipada por RENZONI & VEGNI-TALLURI⁽⁵⁴⁾. O cariótipo desta espécie é peculiar não só por não apresentar microcromossomo, como também por possuir somente cromossomos acrocêntricos, com exceção dos cromossomos Z e W. Infelizmente não há dados sobre o conteúdo de DNA nuclear desta espécie.

MACROCROMOSSOMOS E MICROCROMOSSOMOS

TAKAGI & SASAKI⁽⁶⁸⁾ propuseram o critério de classificar como macrocromossomo todo aquele que apresentar um tamanho relativo (TR) igual ou maior que 5%, e como microcromossomo o que apresentar um TR abaixo desse valor.

Em geral os macrocromossomos são de fácil visualização e caracterização morfológica e métrica. Os microcromossomos são pequenos (menores do que 1μ DE LUCCA⁽³⁹⁾) e, atualmente, ainda de impraticável classificação em grupos. Em sua maioria, os microcromossomos parecem ser acrocêntricos. Diante desta observação, FORD & WOOLLAN⁽²⁸⁾ propuseram que todos os microcromossomos fossem admitidos como sendo acrocêntricos, o que permitiria calcular, com alguma aproximação, o Número Fundamental de Braços Cromossômicos (NF) das espécies. Este parâmetro biológico, formulado por MATTHEY⁽⁴¹⁾, tem se mostrado muito importante para estudos evolutivos a nível cromossômico.

O tamanho reduzido, a aparente inconstância numérica na distribuição dos mesmos nas placas metafásicas, além do fato de até então serem conhecidos apenas seis grupos de ligação em *Gallus domesticus* (correspondentes aos seis pares de macrocromossomos), levaram NEWCOMER & BRANT⁽⁴⁶⁾ e NEWCOMER⁽⁴⁵⁾ a sugerirem que os microcromossomos não fossem verdadeiros cromossomos, mas, sim, "acessórios supranumerários" (cromossomóides) com centrômero difuso. Esses autores também sugeriram que os micro-

cromossomos fariam parte do "pool" de ácidos nucleicos utilizados na replicação cromossômica.

Posteriormente, no entanto, sua natureza cromossômica foi totalmente confirmada por vários pesquisadores (VAN BRINK & UBBELS⁽¹⁵⁾; VAN BRINK⁽¹⁴⁾; OHNO⁽⁴⁷⁾; KRISHAN & SHOFFNER⁽³⁴⁾; BHATNAGAR⁽⁹⁾).

BULATOVA & PANOVA⁽¹⁹⁾ constataram a estabilidade do número de microcromossomos em aves, a despeito das dificuldades de detecção desses elementos. Segundo RAY-CHAUDHURI⁽⁵²⁾ entre 30,4% e 42,7% do genoma das aves estaria contido nos microcromossomos.

FORD & WOOLLAN⁽²⁸⁾ demonstraram que, em *Gallus domesticus*, macro e microcromossomos se comportavam da mesma maneira tanto na mitose quanto na meiose. Esses autores observaram também que na meiose não havia diferença na formação de bivalentes tanto entre os pares dos cromossomos maiores quanto entre os dos menores.

HETEROCROMATINA E EUCROMATINA

MONTGOMERY, em 1904 e 1906, ao estudar o hemíptero *Pyrrhocoris*, chamou de heteropicnose ao fenômeno da condensação precoce dos cromossomos; HEITZ, em 1928 e 1929 propôs os termos "heterocromatina" para designar as regiões que permanecem condensadas, formando cromocentros no núcleo interfásico e, "eucromatina" pa-

* Prof. Dr. do Departamento de Biologia Geral Centro de Ciências Biológicas Fundação Universidade Estadual de Londrina.

ra as regiões não condensadas (apud HAMERTON⁽³⁰⁾).

Segundo BROWN⁽¹⁷⁾, a heterocromatina pode ser classificada em dois tipos: heterocromatina constitutiva, aquela que ocorre nas mesmas posições dos dois cromossomos homólogos (por exemplo, a heterocromatina presente nos autossomos), e heterocromatina facultativa, a que ocorre somente em um dos dois componentes de um par de homólogos (o cromossomo X inativo, em heteroplicnose positiva, formando o corpúsculo da cromatina sexual em núcleos interfásicos de fêmeas de mamíferos).

A heterocromatina constitutiva apresenta como características gerais: a replicação tardia, a inatividade gênica e uma grande quantidade de DNA repetitivo (LIMA-DE-FARIA⁽³⁷⁾; TAYLOR⁽⁶⁹⁾; HSU^(31, 32, 33); BROWN⁽¹⁷⁾; SCHMID⁽⁵⁸⁾; BRITTEN & KOHNE⁽⁶⁹⁾; LIMA-DE-FARIA & JAWORSKA⁽³⁸⁾; ARRIGHI et alii^(2, 4); LEE & YUNIS^(35, 36); SIEGEL et alii⁽⁶¹⁾; WALKER⁽⁷³⁾; YASMINEH & YUNIS⁽⁷⁰⁾; YUNIS & YASMINEH⁽⁷¹⁾; COMINGS⁽²³⁾; ARRIGHI & SAUNDERS⁽³⁾; LYON⁽⁴⁰⁾; SINGH et alii⁽⁶²⁾; BIANCHI⁽¹⁰⁾; MIKLOS & JOHN⁽⁴²⁾). Nem todas estas características são obrigatórias a todas as regiões de heterocromatina constitutiva, pois ARRIGHI et alii⁽¹⁾ demonstraram que nas bandas C do mamífero *Cricetulus griseus* existe pouco ou nenhum DNA repetitivo.

Por processos de desnaturação-renaturação de material de várias espécies de aves, ARRIGHI & STEFOS⁽⁵⁾ detectaram heterocromatina na região centromérica de muitos microcromossomos. Estes autores também verificaram que nos macrocromossomos a heterocromatina era muito pouco ou estava ausente. Resultados semelhantes também foram obtidos por WANG & SHOFFNER⁽⁷⁴⁾ e STOCK et alii⁽⁶⁵⁾. Entretanto, estes autores mostraram que o cromossomo sexual W é o mais heterocromático do complemento cromossômico.

RAMAN et alii⁽⁵¹⁾ ao estudarem a distribuição da heterocromatina constitutiva em *Columba livia*, *Sturnus contra*, *Nettapus coromandelianus* e *Turdoides striatus*, verificaram que este tipo de cromatina estava localizada em maior quantidade nos macrocromossomos, com exceção de *C. livia*, em que ela se localizava preferentemente nos microcromossomos. Em *N. coromandelianus* a heterocromatina estava restri-

ta à região pericentromérica dos macrocromossomos; em *S. contra* era encontrada em todos os macrocromossomos, e também em alguns microcromossomos; em *T. striatus* tanto os macrocromossomos como também quase todos os microcromossomos apresentavam-na na região pericentromérica. Os mesmos autores concluíram ainda que a heterocromatina constitutiva das aves apresenta uma heterogeneidade na distribuição entre esses dois tipos de cromossomos, ao contrário dos mamíferos, nos quais todos os centrômeros são heterocromáticos.

COMINGS & MATTOCIA⁽²⁴⁾ ao estudarem os microcromossomos de *Coturnix coturnix japonica*, em prófases e metáfases de fibroblastos cultivados, observaram que esses cromossomos eram heterocromáticos e organizadores nucleolares, e, por auto-radiografia, apresentavam replicação tardia. Os microcromossomos dessa espécie pareciam, então, diferir daqueles de *Gallus domesticus*, que também são organizadores de nucléolos mas não são heterocromáticos (OHNO⁽⁴⁷⁾; OHNO et alii⁽⁴⁹⁾) e nem se replicam tardiamente (SCHMID⁽⁵⁷⁾; DONNELLY & NEWCOMER⁽²⁷⁾; SCHCHERBAKOV⁽⁵⁶⁾; BIANCHI & MOLINA⁽¹¹⁾; CLEM ENTE^(20, 21)).

Em pombos domésticos (*Columba livia domestica*), GALTON & BREDBURY⁽²⁹⁾ e ARRIGHI & STEFOS⁽⁵⁾ também verificaram que os microcromossomos eram heterocromáticos e de replicação tardia.

BROWN & JONES⁽¹⁸⁾, utilizando-se da técnica de hibridação "in situ" com RNA radioativo complementar, observaram que o DNA satélite era rico em G-C repetitivo e se localizava preferentemente nos microcromossomos de *Coturnix coturnix japonica*. Essa localização do DNA repetitivo G-C nos microcromossomos fornece evidência da participação desses cromossomos na organização dos nucléolos.

STEFOS & ARRIGHI⁽⁶⁴⁾, ao estudarem o DNA de *Gallus domesticus*, fracionando-o por sonicação ou por desnaturação, com posterior reassociação, observaram que a heterocromatina das células dessa espécie contém uma grande quantidade de DNA repetitivo (17%), porém, ainda assim, menor que a quantidade relativa encontrada no genoma dos mamíferos (30-40%). Estes autores observaram também que este tipo de cromatina localiza-se preferentemente nos centrômeros dos microcromossomos e no cromossomo

sexual W. Os microcromossomos parecem, então, conter mais DNA repetitivo do que os macrocromossomos, e também os cistrons ribossomais parecem estar neles situados.

RYTTMAN et alii⁽⁵⁵⁾, ao analisarem os microcromossomos de quatro espécies do gênero *Larus* (Charadriiformes), utilizando-se de técnicas de bandamento G e C, acharam que estes cromossomos possuíam quantidades variadas de heterocromatina, e, em geral, mais heterocromatina do que os macrocromossomos (com exceção do cromossomo W). Estes autores verificaram também que os microcromossomos pareciam possuir mais heterocromatina do que euromatina, sendo, possivelmente, constituídos quase que exclusivamente de heterocromatina. Ainda, segundo estes autores, as regiões eucromáticas dos maiores microcromossomos seriam constituídas de DNA rico em pares de bases G-C. Tal sugestão estaria de acordo com os achados de COMINGS & WYANDT⁽²⁶⁾ em microcromossomos de *Coturnix coturnix japonica*.

A origem dos microcromossomos é ainda uma incógnita. Para DE LUCCA⁽³⁹⁾, a hipótese de que eles tenham surgido em decorrência de translocações entre telocêntricos, originando metacêntricos e um pequeno fragmento portador de um centrômero que seria então o microcromossomo, não é satisfatória. Essa hipótese não seria plausível para as espécies em que ocorrem quase que somente macrocromossomos telocêntricos, mas que, mesmo assim, não apresentam número de microcromossomos menor do que o encontrado nas espécies que contam com vários metacêntricos e submetacêntricos.

DE LUCCA⁽³⁹⁾ acha que, na maioria das espécies onde predominam macrocromossomos dos tipos telocêntrico e subteloecêntrico, há uma redução gradual no tamanho dos cromossomos, tornando difícil se estabelecer o limiar de início dos microcromossomos. No entanto, nas espécies onde predominam os cromossomos metacêntricos entre os maiores pares, o que se verifica é uma redução abrupta em tamanho, quando se compara os macro com os microcromossomos, o que facilita sobremaneira a identificação destes últimos.

REGIÃO ORGANIZADORA DOS NUCLÉOLOS (NOR)

BLOOM et alii⁽¹³⁾, ao estudarem embriões haplóides, diplóides e tri-

plóides, bem como adultos diplóides de *Gallus domesticus*, verificaram que havia um nucléolo por conjunto haplóide de cromossomos e que, quando havia um alelo extra para o locus do grupo sanguíneo B, também havia um nucléolo extra nas células estudadas (da polpa das penas), sugerindo uma possível trissomia para o locus B e a banda NOR. Em embriões tetrassômicos, originados por cruzamento de machos e fêmeas trissômicos para esse locus, eram observados quatro microcromossomos marcados pela prata. Estes autores concluíram existir uma possível ligação genética entre a NOR e esse locus B, e propuseram que ambos estariam num mesmo microcromossomo cujo tamanho estava entre o 15o. e o 18o. elemento.

COMINGS & MATTOCCIA⁽²⁴⁾ interrogam o porquê da existência de microcromossomos em aves e também o porquê deles serem organizadores de nucléolos. Estes autores acreditam que, embora atualmente seja difícil responder a essas questões, a concentração de DNA ribossômico nos microcromossomos heterocromáticos de *Coturnix* pode conferir a essa espécie alguma flexibilidade na regulação dos genes responsáveis pela síntese de RNA ribossômico, com pouco efeito para o resto do genoma.

RELACIONAMENTO CARIOTÍPICO DA CLASSE AVES

Freqüentemente, no estudo do curso da evolução, se faz menção aos "elos perdidos". A expressão dá a idéia de uma forma extinta que se situa filogeneticamente entre dois grupos de seres vivos, no presente, claramente separados um do outro. Na maioria dos casos, essa forma intermediária não foi preservada, mas a ave do Jurássico "*Archeopteryx litographia*" provavelmente seja o elo preservado entre répteis e aves (MOODY⁽⁴³⁾). Colber, em 1951 (segundo MOODY⁽⁴³⁾), formulou a hipótese de que as aves tenham surgido durante o Mesozóico (Jurássico), a partir de um grupo de répteis denominados Thecodontes. A hipótese de que as aves tenham se originado dos répteis é amplamente viável e aceita, devido às inúmeras evidências acumuladas neste sentido.

REIG⁽⁵³⁾ formulou a hipótese de que as aves tenham se originado da super-ordem Archosauria, cujo único representante vivo é o crocodilo. No entanto, o número de cromossomos dos

crocodilos é relativamente baixo, quando comparado com o dos Chelonia, sendo que o maior número diplóide de cromossomos (42) desses animais é observado nas espécies com muitos acrocêntricos (COHEN & CLARK⁽²²⁾).

Os estudos citogenéticos comparativos entre répteis e aves, mostram uma certa analogia das aves com as cobras, em alguns aspectos, e com os quelônios, em outros: as serpentes possuem, em média, oito pares de macrocromossomos e dez de microcromossomos (BEČAK et alii⁽⁸⁾). Apesar da diferença entre o número diplóide de cromossomos de aves e cobras, esses dois grupos de animais apresentam, aproximadamente, o mesmo conteúdo de DNA por núcleo (ATKIN et alii⁽⁶⁾). Além disso, as serpentes e as aves apresentam semelhança no mecanismo cromossômico de determinação do sexo, pois, em ambos os grupos, é a fêmea o sexo heterogamético: machos ZZ, fêmeas ZW (BEČAK et alii⁽⁸⁾). Estes autores formularam a hipótese de que as aves e cobras se originaram filogeneticamente de um mesmo ancestral, e que seus cromossomos Z não mudaram substancialmente desde o Jurássico.

Os répteis apresentam cromossomos menores e também uma menor quantidade de DNA nuclear do que a grande maioria dos anfíbios (MORESCALCHI⁽⁴⁴⁾). Segundo este autor, os Chelonia possuem um número relativamente alto de cromossomos (de 50 a 60) com muitos microcromossomos, sendo que os *Squamata* (Sauria e Ophidia) mostram um menor número de cromossomos (de 26 a 50).

Para MORESCALCHI⁽⁴⁴⁾, as aves mostram um cariótipo tipicamente "queloniano", por possuírem um grande número de cromossomos (mais de 60), com muitos acrocêntricos e muitos micromossomos. Segundo este pesquisador, a presença da digametia masculina em alguns Sauria, os quais, com certeza, estão mais próximos dos Ophidia do que das Aves, acrescentava evidências a esta sua hipótese. O fato dos Chelonia, Crocodilia, muitos Sauria e Ophidia primitivos não mostrarem cromossomos sexuais, torna provável que a gênese desses elementos nos répteis tenha sido relativamente recente (WITSCHI⁽⁷⁵⁾). MORESCALCHI⁽⁴⁴⁾ acha provável que os cromossomos sexuais das aves tenham se desenvolvido independentemente dos cromossomos sexuais das cobras. Tal desenvolvimento também deve ter ocorrido depois que as aves e crocodilos se diferenciaram

dos seus ancestrais comuns, pois estes últimos não apresentam cromossomos sexuais detectáveis. Outra evidência de que os cromossomos sexuais das aves tenham se desenvolvido após a separação dos progenitores das Aves e dos Crocodilia, é o fato de haverem aves (Ratitae) em que não se observa a diferenciação entre seus cromossomos sexuais (TAKAGI et alii⁽⁶⁷⁾).

MORESCALCHI⁽⁴⁴⁾ formulou a hipótese de que as aves apresentam um cariótipo de aspecto relativamente primitivo, dado o grande número de cromossomos e de microcromossomos que apresentam, cuja semelhança cromossômica com os quelônios pode indicar tratar-se de uma forma cariotípica primitiva conservada, possivelmente mais semelhante a dos Archosauria do que a dos atuais Crocodilia.

A análise do cariótipo de aves e répteis, através dos processos de diferenciação longitudinal dos cromossomos ainda é bastante limitada, e, conseqüentemente, conclusões definitivas seriam um tanto quanto precoces. TAKAGI & SASAKI⁽⁶⁸⁾ compararam entre si os padrões de bandas G de onze espécies de aves, e confrontaram também com os de uma espécie de tartaruga. Devido às semelhanças observadas entre os três maiores cromossomos, estes autores concluíram que os pássaros são extremamente conservativos em relação a este tipo de padrão de bandas cromossômicas, e que teriam se mantido nestes três cromossomos durante a maior parte dos últimos 100 milhões de anos, pois encontraram homologia entre os padrões de banda nas aves e aqueles observados no réptil.

No entanto, STOCK & MENDEN⁽⁶⁶⁾, ao analisarem os padrões de bandas G em aves, observaram que a homologia entre as ordens analisadas era limitada aos cinco maiores braços cromossômicos e ao cromossomo Z. Porém, mesmo nestes cinco braços, puderam detectar a presença de inversões peri e paracêntricas. Estes autores também compararam os padrões de bandamento obtidos em aves com os de uma espécie de tartaruga, cinco espécies de cobras e um espécie de anfíbio. Não encontraram qualquer homologia nestas comparações, pondo em dúvida o íntimo relacionamento cromossômico proposto para Aves e Chelonia (MORESCALCHI⁽⁴⁴⁾); TAKAGI & SASAKI⁽⁶⁸⁾ e para Aves e Ophidia (BEČAK et alii⁽⁸⁾); OHNO⁽⁴⁸⁾).

WALDRIGUES⁽⁷²⁾, ao analisar citogeneticamente 4 espécies de aves da or-

dem Cuculiformes (*Guira guira*, *Crotophaga ani*, *Crotophaga major* e *Piaya cayana*) observou uma semelhança cariotípica maior das espécies da Sub-família Crotophaginae entre si, do que entre qualquer espécie desta sub-família e *P. cayana* que pertence à Sub-fa-

mília Phaenicophaeinae. Estes estudos também mostraram que o conservadorismo cromossômico é maior em relação às características morfológicas, métricas e numéricas, do que de bandamento G, e que os maiores macrocromossomos mostram maior homologia

do que os menores. Os dados obtidos por Waldrigues sugerem que os rearranjos cromossômicos envolvidos na evolução cariotípica dos Cuculiformes parecem ser: inversões para a pericêntricas, translocação robertsoniana e adição de heterocromatina-G.

ABSTRACT

Bibliographic review presenting the principle characteristics pertaining to the avian karyotype and dealing with aspects referential to macro and microchromosomes, the distribution of heterochromatin, nucleolus organizing region and the karyotypic relationship between birds and other animals.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Peter W. Estcott pelas críticas oferecidas ao manuscrito, e ao CNPq pelos recursos parciais oferecidos para a realização deste trabalho.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 01 - ARRIGHI, F.E.; HSU, T.C.; PATHAK, S.; SAWADA, H. The sex chromosomes of Chinese Hamster: constitutive heterochromatin deficiency in repetitive DNA sequences. *Cytogenet. Cell Genet*, 13: 268-274, 1974.
- 02 - ARRIGHI, F.E.; HSU, T.C.; SAUNDERS, P.O.; SAUNDERS, G.F. Localization of repetitive DNA in the chromosomes of *Microtus agrestis* by means of "in situ" hybridization. *Chromosoma*, 32: 224-236, 1970.
- 03 - ARRIGHI, F.E. & SAUNDERS, G.F. The relationship between DNA and constitutive heterochromatin with special reference to man. In: MODERN aspects of cytogenetics: constitutive heterochromatin in man. Symposia Medica Hoeschst, 1973.
- 04 - ARRIGHI, F.E.; SAUNDERS, P.O.; SAUNDERS, G.F.; HSU, T.G. Distribution of repetitive DNA in human chromosomes. *Experientia*, 27: 964-966, 1971.
- 05 - ARRIGHI, F.E. & STEFOS, K. Heterochromatin nature of W chromosomes of birds. *Exp. Cell Res.*
- 06 - ATKIN, N.B.; MATTINSON, G.; BEČAK, W.; OHNO, S. The comparative DNA contents of 19 species of placental mammals, reptiles and birds. *Chromosoma*, 17: 1-10, 1965.
- 07 - BACHMANN, K.; HARRINGTON, B.A.; CRAIG, V.P. Genome size in birds. *Chromosoma*, 37: 405-516, 1972.
- 08 - BEČAK, E.; BEČAK, M.L. MARGARETH, H.R.S.; OHNO, S. Close karyotypic kinship between reptilian suborder Serpentes and the class Aves. *Chromosoma*, 15: 606-617, 1964.
- 09 - BHATNAGAR, M.K. *Cytogenetics studies on some Avian species*. Guelph, Universidade de Guelph, 1968. Tese (Doutoramento) Universidade de Guelph.
- 10 - BIANCHI, N.O. *Duplicação cromossômica y heterocromatina a nível molecular y citológico*. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico (OEA), 1978. 98 p. (Série de Biología, n. 19).
- 11 - BIANCHI, N.O. & MOLINA, O.J. Chronology and pattern of replication in bone marrow chromosomes of *Gallus domesticus*. *Chromosoma*, 21: 387-397, 1967.
- 12 - BLOOM, S.E. A current list of chromosome numbers and variations for species of the avian subclass Carinatae. *J. Hered.*, 60: 217-220, 1969.
- 13 - BLOOM, S.E. *Smaller P. macron. J. Hered.*
- 14 - BRINK, J.M. van. L'expression morphologique de la digamétie chez les sauropsidiens et les monotremes. *Chromosoma*, 10: 1-72, 1959.
- 15 - BRINK, J.M. van & UBBELS, G.A. La question des hétérochromosomes chez les sauropsidiens: Oiseaux. *Experientia*, 12: 162-164, 1956.
- 16 - BRITTEN, R.J. & KOHNE, D.E. Repeated sequences in DNA. *Science*, 161: 526-540, 1968.
- 17 - BROWN, S.W. Heterochromatin. *Science*, 151: 417-425, 1966.
- 18 - BROWN, S.E. & JONES, K.W. Localization of the satellite DNA in the chromosomes of the Japanese quail by "in situ" hybridization. *Chromosoma*, 38: 313-318, 1972.
- 19 - BULATOVA, N.S. & PANOV, E.N. Comparative analysis of karyotypes of 18 species family Turdidae (Aves). *Caryologia*, 26: 229-244, 1973.
- 20 - CLEMENT, W.M. Autoradiographic studies of the chromosomes of the domestic fowl. *Genetics*, 61: s11s, 1969.
- 21 - CLEMENT, W.M. DNA replication patterns in the chromosomes of the domestic fowl. *Cytologia*, 36: 168-172, 1970.
- 22 - COHEN, M.M. & CLARK, H.F. The chromosomes of five Crocodylian species. *Cytogenetics*, 6: 193-203, 1967.
- 23 - COMINGS, D.E. The structure and function of chromatin. *Adv.*

- Hum. Genet.*, 3: 237-431, 1972.
- 24 - COMINGS, D.E. & MATTOCCIA, E. Studies fo microchromosomes and a G-C rich DNA satellite in the quail. *Chromosoma*, 30: 202-214, 1970.
- 25 - COMINGS, D.E. & MATTOCCIA, E. DNA of mammalian and avian heterochromatin. *Exp. Cell. Res.*, 71: 113-131, 1972.
- 26 - COMINGS, D.E. & WYANDT, H.E. Reverse banding of Japanese quail microchromosomes. *Exp. Cell. Res.*, 90: 183-185, 1976.
- 27 - DONNELLY, G.M. & NEWCOMER, E.H. Autoradiographic patterns in cultured leukocytes of the domestic fowl. *Exp. Cell. Res.*, 30: 363-368, 1963.
- 28 - FORD, E.H.R. & WOOLAN, D.H.M. Testicular chromosomes of *Gallus domesticus*. *Chromosoma*, 15: 568-578, 1964.
- 29 - GALTON, M. & BREDBURY, P.R. DNA replication patterns of the sex chromosomes of the pigeon (*Columba livia domestica*). *Cytogenetics*, 5: 295-306, 1966.
- 30 - HAMERTON, J.L. *Human cytogenetics*. New York Academic Press, 1971. p. 131-191.
- 31 - HSU, T.C. Differential rate in RNA syntesis between euchromatin and heterochromatin. *Exp. Cell., Res.*, 27: 332-334, 1962.
- 32 - HSU, T.C. Mammalian chromosomes "in vitro". XVIII. DNA replication sequence in the Chinese hamster. *J. Cell. Biol.*, 23: 53-62, 1964.
- 33 - HSU, T.C. Longitudinal differentiation of chromosomes. *Ann Rev. Genet.*, 7: 153-156, 1973.
- 34 - 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.
- 35 - LEE, J.C. & YUNIS, J.J. Constitutive heterochromatin during early embryogenesis of *Microtus agrestis*. *Exp. Cell. Res.* 5: 339-341, 1970.
- 36 - LEE, J.C. & YUNIS, J.J. A developmental study of constitutive heterochromatin of *Microtus agrestis*. *Chromosoma*, 32: 237-250, 1971.
- 37 - LIMA-DE-FARIA, A. Incorporation of tritiated thymidine into meiotic chromosomes. *Science*, 130: 85-160, 1959.
- 38 - LIMA-DE-FARIA, A. & JAWORSKA, H. Late DNA synthesis in heterochromatin. *Nature*, 217: 138-142, 1968.
- 39 - LUCCA, E.J. de Microcromossomos e cromossomos sexuais em aves. *Rev. Brasil. Biol.*, 37: 241-246, 1977.
- 40 - LYON, M.F. Gene and chromosome inactivation. *Genetics*, 78: 305-309, 1974.
- 41 - MATTHEY, R. *Les chromosomes des vertébrés*. Librairie de L'Université, F. Rouge-Lausanne, 1949.
- 42 - MIKLOS, G.L.G. & JOHN, B. Heterochromatin and satellite DNA in man: properties and prospects. *Am. J. Hum. Genet.*, 31: 264-280, 1979.
- 43 - MOODY, O.A. A evolução refletida no registro geológico: era mesozóica. In: *INFORMAÇÃO à Evolução*. Rio de Janeiro, Universidade de Brasília, Livros Técnico e Científicos, 1975. p. 149-87.
- 44 - MORESCALCHI, A. Karyology and vertebrate phylogeny. *Boll. Zool.* 37: 1-28, 1970.
- 45 - NEWCOMER, E.H. The mitotic chromosomes of the domestic fowl. *J. Hered.*, 48: 227-234, 1957.
- 46 - NEWCOMER, E.H. & BRANT, J.W.A. Spermatogenesis in the domestic fowl. *J. Hered.*, 45: 79-87, 1954.
- 47 - OHNO, S. Sex chromosomes and microchromosomes of *Gallus domesticus*. *Chromosoma*, 11: 484-498, 1966.
- 48 - OHNO, S. Sex chromosomes and sex-linked genes. In: *MONOGRAPHS on endocrinology*. Springer-Verlag, berlin, 1067. v. 1.
- 49 - ONO, S.; CHRISTIAN, L.C.; STENIUS C. Nucleolus-organizing in microchromosomes of *Gallus domesticus*. *Exp. Cell. Res.*, 27: 612-614, 1962.
- 50 - OHNO, S.; STENIUS, C.; CHRISTIAN, L.C. BEÇAK, W.; BEÇAK, M.L. Chromosomal uniformity in the avian subclass Carinatae. *Chromosoma*, 15: 280-282, 1964.
- 51 - RAMAN, R.; JACOB, M.; SHARMA, T. Heterogeneity in distribution of constitutive heterochromatin in four species of birds. *Genetica*, 48: 61-65, 1978.
- 52 - RAY-CHAUDHURI, R. Cytotaxonomy and chromosome evolution in birds. CHIARELLI, A.B. & CAPANNA, E. (orgs.). *Cytotaxonomy and vertebrate evolution*. London, Academic Press, 1973. p. 425-83.
- 53 - REIG, O.A. Archosaurian Reptiles: a new Hypothesis on their origin. *Science*, 157: 565-568, 1967.
- 54 - RENZONI, A. & VEGNI-TALLURI, M. The karyograms of some Falconiformes and Strigiformes. *Chromosoma*, 30: 133-150, 1966.
- 55 - RYTTMAN, H.; TEGELSTROM, H.; JANSSON, H. G-and C-banding in four related *Larus* species (Aves). *Hereditas*, 91: 143-148, 1979.
- 56 - SCHCHERBAVOV, E.S. A study of meiotic chromosomes in the spermatogenesis of domestic fowl. *Cytogenetics*, 6: 24-29, 1964.
- 57 - SCHMID, W. DNA replication partens of the heterochromosomes in *Gallus domesticus*. *Cytogenetics*, 1: 344-352, 1962.
- 58 - SCHMID, W. Heterochromatin in mammals. *Arch. Julius Klaus-Stift Vererbungs Forsch.*, 42: 1-60, 1967.
- 59 - SHOFFNER, R.N. Chromosome of birds. In Busch, H. *The Cell nucleus*. New York, Academic Press, 1974. v. 2. p. 223-61.
- 60 - SHOFFNER, R. N. Chromosomal polymorphisms and heteroploidy in birds. *Nucleus*, 20: 112-118, 1977.
- 61 - SIEGER, M.; PERA, F.; SCHWARZACHER, H.G. Genetic inactivity of the heterochromatin and heteropycnosis in *Microtus agrestis*. *Chromosoma*, 29: 349-364, 1970.
- 62 - SINGH, L.; PURDON, I.F.; JONES, K.W. Satellite DNA and evolution of the sex chromosomes. *Chromosoma*, 59: 43-62, 1976.
- 63 - SRB, V. Avian chromosomes and diploid numbers of some species (List of literary data accessible at present). *Avian Chrom. Newslet.*, 3: 16-33, 1974.
- 64 - STEFOS, K. & ARRIGHI, F.E. Repetitive DNA of *Gallus domesticus* and cytological locations. *Exp. Cell. Res.*, 83: 9-14, 1974.
- 65 - 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 pigen. *Cytogenet. Cell. Genet.*, 13: 410-410, 1974.
- 66 - STOCK, A. D. & MENGDEN, G.A. Chromosome banding pattern conservatism in birds and nonhomology of chromosome banding pattern between birds, turtles, snakes and amphians. *Chromosoma*, 50: 69-77, 1975.
- 67 - TAKAGI, N.; ITOH, M.; SASAKI, M. Chromosomes studies in four species of Ratitae (Aves). *Chromosoma*, 36: 281-291, 1972.
- 68 - TAKAGI, N. & SASAKI, M. A phylogenetic study of bird karyotypes. *Chromosoma*, 46: 91-120, 1974.
- 69 - TAYLOR, H.J. Asynchronous duplication of chromosomes in cultures cells of chinese hamster. *J. Biphys. Biochem. Cytol.*, 7: 455-464, 1960.
- 70 - YASMINEH, W.G. & YUNIS, J.J. Repetitive DNA of *Microtus agrestis*. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 43: 580-587, 1971.
- 71 - YUNIS, J.J. & YANSMINEH, W.G. Heterochromatin satellite DNA and cell function. *Science*, 174: 1200-1209, 1971.
- 72 - WALDRIGUES, A. *Estudo cromossômico de alguns Cuculiformes americanos*. Ribeirão Preto, Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, 1980. p. 212. Tese. (Doutoramento) Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto.
- 73 - WLKER, P.M.B. "Repetitive" DNA in higher organism. *Prog. Biophys. Mol. Biol.*, 23: 147-190, 1971.
- 74 - WANG, N. & SHOFFNER, R.N. Trypsin G-banding for interchange analysis and sex identification in the chicken. *Chromosoma*, 47: 61-69, 1974.
- 75 - WHITE, M.J.D. *Animal cytology and evolution*. 3.ed. Cambridge, University Press. 1978.
- 76 - WITSCHI, E. Age of sex-determining mechanisms in vertebrates. *Science*, 180: 372-375, 1959.
-