

Sôbre o comportamento mitótico e meiótico de cromossomas policêntricos ou com ponto de inserção difuso *

F. G. BRIEGER
e
WARWICK E. KERR

Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"
Universidade de São Paulo

ÍNDICE

1) Pareamento das pontas heterocromáticas	180
2) Migração de substância cromática	182
3) Anáfase Mitótica	183
4) Divisão e separação dos cromatídios irmãos na meiose	185
Abstract	189
Bibliografia	190
Explicação das figuras	192

(*) — Entregue à publicação em 19-5-49. Trabalho apresentado à "II Semana de Genética" em 10-2-1949.

INTRODUÇÃO

Devido termos em mãos bom material citológico resolvemos fazer alguns estudos sobre cromossomas policêntricos ou com ponto de inserção difuso, que recentemente têm sido alvo de grande interesse, para esclarecer certos detalhes no comportamento dos cromossomas de *Ascaris megalocéphala* Cloq., com suas duas variedades: *univalens* e *bivalens*. É estranhável, como também o acha White (1946 pág. 193), que um material tão favorável a estudos citológicos como *A. megalocéphala* não tenha sido revisto por nenhum investigador moderno.

Usámos para nossas observações lâminas de tubos ováricos de *Ascaris megalocéphala* Cloq., tanto da variedade *univalens* como da *bivalens* e também lâminas de testículos de *Tityus bahiensis*.

O material de *Ascaris* foi fixado por C. Belar em 1926, pela técnica descrita em sua publicação de 1928: foi cortado em 1937, tendo sido colorido com Hematoxilina de Heidenhain. Em seis lâminas foi utilizado como contra-corrente Orange G. Desde então essas lâminas, preparadas em Piracicaba, têm sido utilizadas nas aulas práticas.

Os testículos de *Tityus bahiensis* foram fixados com Dubosc-Brasil, cortados com 12 μ , e coloridos com Hematoxilina de Heidenhain ou Aceto-orceína.

1) PAREAMENTO DAS PONTAS HETEROCROMÁTICAS

As regiões situadas ao redor do centrômero em *D. melanogaster* são heterocromáticas, e nos cromossomas salivares encontram-se fundidas. Por essa e outras razões considera-se que as regiões heterocromáticas não se atraem especificamente, ponto a ponto, como o fazem as partes eucromáticas.

Apesar das pontas dos cromossomas de *Ascaris megalocéphala* serem, por sua atuação nas primeiras divisões da clivagem, consideradas como heterocromáticas, não encontramos estudo algum relatando o seu pareamento inespecífico.

NOTA — Infelizmente, há ainda muita discussão e dúvida com respeito a grafia de numerosos termos técnicos. Mesmo em dicionários modernos admite-se para o termo 'cromossoma' o emprêgo de um ou dois α no centro da palavra e não faremos questão neste ponto, aceitando a forma preferida pela Comissão de Redação dos Anais. Aditem-se nos dicionários as desinências *a*, *o* e *io*, e damos preferência à primeira, pois parece ser regra geral que os termos gregos, que terminam em *ma* no nominativo e em *matos* no genitivo, passam para o português sem alteração da desinência, como, por exemplo, em *dogma*, *programa*, *tenia*, *teorema*, *cinema*, *cromonema*, *soma*, *dilema*, etc.

Achamos porém que os casos freqüentemente encontrados em *Ascaris* nas primeiras divisões da clivagem, (tanto assim que nos desenhos de Boveri (1909) encontrámos diversas figuras como as nossas) nos fornecem a mais bela prova de inespecificidade do pareamento da heterocromatina.

São os seguintes os casos que verificámos de pareamento das pontas heterocromáticas.

I — variedade *univalens*

a) pareamento de uma das pontas heterocromáticas de um cromossoma com a de outro — Fig. 1 e 2 (Apud Boveri 1909, fig 2a. e 43a.).

b) pareamento de ambas as pontas heterocromáticas de um cromossoma com ambas de outro. (Fig. 3 Apud Boveri 1909, fig. 3a.).

c) Pareamento de uma ponta heterocromática de um cromossoma com a outra ponta do mesmo cromossoma. (Fig. 4, (Apud Boveri, 1909 fig. 4a.)

d) idem caso c, porém, em ambos os cromossomas. (Fig. 5 Apud Boveri, 1909 fig. 6a.).

e) pareamento de uma ponta heterocromática consigo mesma. Fig. 6 (original).

f) pareamento de 3 pontas heterocromáticas juntas. Fig. 7 (Apud Boveri 1909, fig. 7a.).

g) pareamento de uma ponta heterocromática com outra do mesmo cromossoma porém em posição inversa. (Fig. 8) (original).

II — variedade *bivalens*

a) vista polar da primeira metáfase mitótica vendo-se todos os cromossomas isolados. Fig. 9 (original).

b) uma ponta heterocromática pareada com outra de outro cromossoma. Fig. 10 (original).

c) As duas pontas heterocromáticas de um cromossoma pareadas com duas de outro cromossoma; os outros dois cromossomas com três pontas pareadas juntas. Fig. 11 (original).

d) 4 pontas de 2 cromossomas pareadas em conjunto. Fig. 12 (original).

e) pareamento de uma ponta heterocromática na parte mediana de outra. Figs. 13 e 14 (original).

f) pareamento de duas pontas do mesmo cromossoma. Fig. 15 (original).

g) Outras combinações de tipos já descritos. Figs. 16, 17 e 18 (originais).

Podemos verificar também que nas anáfases as últimas

partes que se separam são as pontas heterocromáticas, devido ao forte pareamento que há entre elas (Figs. 19, 20 e 21).

Outras combinações poderiam ser citadas, porém aqui demos um conjunto das mais interessantes.

2) MIGRAÇÃO DE SUBSTANCIA CROMATICA

Temos conhecimento de diversos organismos que possuem métodos particulares para expulsão de substâncias cromáticas. Assim acontece em *Pediculopsis graminum*, em alguns *Lepidoptera* e *Trichoptera*.

Walton (1924) verificou que todos os *Ascaridae* possuem eliminação das pontas heterocromáticas nas primeiras divisões de clivagem se bem que somente os cromossomas de *A. megalcephala* sejam policêntricos. Estudando com detalhe como se dá a eliminação das pontas heterocromáticas, dos cromossomas de *Ascaris megalcephala*, vimos que com a perda dessas pontas, os cromossomas perdem também matéria cromática que emigra da parte eucromática para a heterocromática.

Verificámos em primeiro lugar que nos cromossomas meióticos de *Ascaris megalcephala* a proporção entre as partes heterocromáticas e eucromáticas é pequena, cada ponta medindo aproximadamente $1/4$ do comprimento total, e vai aumentando gradativamente até a divisão mitótica em que se dá a eliminação, em que cada ponta alcança até a proporção de $2/5$ do comprimento total do cromossoma. Pensámos primeiramente que estivéssemos diante de um caso semelhante aos de Hinton (1942) e Pavan (1946), em que a proporção entre as partes eu e heterocromáticas é muito maior nos cromossomas mitóticos que nos cromossomas salivares. Porém, puzemos tal idéia de lado, verificando que essa proporção varia conforme analisamos a 1a., 2a. ou 3a. divisão da clivagem.

Verificámos também o seguinte: os cromossomas no início da metáfase da 1a. divisão da clivagem têm uma forma regular cilíndrica (Fig. 8, 9, 11, 13, 14, 15 e 18); a medida que se vai adiantando a fase, os cromossomas vão engrossando levemente nas pontas (Fig. 10, 12 e 17) as quais na anáfase possuem um aspecto de clava (Fig. 19). Na segunda divisão êsse aspecto é mais acentuado (Fig. 22) até que, no momento da perda das pontas heterocromáticas, estas assemelham-se a uma gota alongada (Fig. 23 e 24). As partes eucromáticas diminuem visivelmente de largura, para menos de sua metade e tomam coloração mais leve. (Fig. 22).

Finalmente inicia-se o destacamento das pontas heterocromáticas que às vezes termina somente na divisão subsequente.

Esse engrossamento das pontas, concomitante com a diminuição da largura da região eucromática, interpretámo-lo como migração da substância cromática existente nas partes eucromáticas para as extremidades que deverão ser perdidas, constituindo portanto um processo especial dos *Ascaridae* para eliminar a substância cromática da qual não terão necessidade nas divisões subsequentes.

Não observámos qualquer eliminação cromática nas células da linha germinativa; na segunda divisão mitótica percebe-se qual a célula que pertence à linha germinativa por ter suas extremidades heterocromáticas em forma de clava porém, bem menos acentuada que nas células da linha somática.

3) ANÁFASE MITÓTICA

Foi observado nas anáfases de diversos organismos, um comportamento cromossômico diferente daquele mais comumente observado, isto é, os cromossomas em vez de terem um ponto de inserção, facilmente localizado pela maneira de ligar-se ao fuso e ir aos pólos, são policêntricos ou possuem ponto de inserção por todo o cromossoma. São desses tipos os cromossomas de:

a) *Luzula purpurea* Link :

Os cromossomas desta *Juncaceae* não possuem centrômero localizado e na anáfase dirigem-se para os pólos com as extremidades voltadas para eles. Submetendo sementes em germinação à ação de raio-X, D. de Castro, A. da Câmara e Nydia Malheiros (1948) obtiveram uma grande fragmentação dos cromossomas ($n = 3$). Todos êsses fragmentos tomam lugar na placa equatorial e dividem-se, comportando-se através de divisões celulares sucessivas como cromossomas legítimos, levando os autores a concluir que o centrômero é espalhado por todo o cromossômio. Em outras espécies do gênero *Luzula* os cromossomas na anáfase comportam-se como em *L. purpurea* (Malheiros e Gardé, 1947).

b) *Steatococcus tuberculatus* Morr :

Também os cromossomas dêstes coccídeos executam a anáfase com as extremidades voltadas para o pólo, e quando submetidos à ação do raio-X (Hughes-Schrader e Ris, 1941) tiveram seus cromossomas fragmentados sendo que, todos

êles, atuavam como cromossomas independentes na mitose, sendo capazes de proceder diversas divisões com sucesso. Esse caso levou Schrader a confirmar sua hipótese de que os cromossomas do *Steatococcus* e demais coccídeos possuem centrómero "difuso".

c) *Homoptera e Heteroptera* :

O tipo de centrómero difuso descrito acima não é restrito aos coccídeos, porém é encontrado também entre os *Homoptera* e *Heteroptera* (Hughes-Schrader, 1948).

d) *Tityus bahiensis* Perty :

Como nos casos anteriores, seus cromossomas executam a anáfase com extremidades voltadas para os polos; devido a variação encontrada no número de cromossomas nessa espécie (Piza, 1948), somos levados a crer que seus cromossomas sejam compostos, ou que se está processando uma evolução dentro da espécie por fragmentação do n. básico ($n = 3$), como parece ser o caso em *Luzula*, (Malheiros e Gardé, 1947). Também em *Tityus* a fragmentação por raio-X veio provar satisfatoriamente que estamos em um caso de cromossomas policêntricos; assim foi verificado por Rhoades e Kerr (1949) que, irradiando diversos machos de *Tityus bahiensis* Perty, verificaram que os cromossomas fragmentados vão aos pólos nas anáfases meióticas como o fazem os cromossomas inteiros. Nem um caso de ponte foi observado, se bem que seria de esperar um ou outro caso a exemplo do que acontece em *Luzula* em que os fragmentos de cromossomas possuem grande poder de aglutinação. (Castro, Câmara e Malheiros), 1948.

e) *Ascaris megalocephala univalens* Cloq. :

Os cromossomas deste organismo são indubitavelmente policêntricos, como é evidenciado tanto pelo seu comportamento nas primeiras clivagens, como pelas experiências de White (1936) que submetendo as células germinativas de *Ascaris* à ação do raio-X verificou que seus cromossomas são fragmentados e que todos os fragmentos da região mediana ligam-se ao fuso na divisão seguinte.

Em nossos estudos sobre o comportamento cromossômico de *Ascaris megalocephala* Cloq. verificamos que, em essência, seus cromossomas não afastam-se do tipo observado em *Luzula*, coccídeos, *Homoptera*, *Heteroptera* e *Tityus bahiensis*.

Assim, no início da primeira anáfase mitótica a parte eucromática dirige-se para os pólos com suas extremidades vol-

tadas para êles, não obstante o pêso das pontas heterocromáticas (fig. 19). Quando porém a anáfase se adianta, o esforço para separar as pontas heterocromáticas faz com que a parte eucromática fique menos curva (Fig. 21) ou plana (Fig. 20) ou mesmo com suas extremidades voltadas para a placa equatorial.

Porém, assim que se separem as partes heterocromáticas, novamente as extremidades da parte eucromática voltam-se para os pólos (Fig. 22 e 25). Também antes da eliminação das pontas heterocromáticas, agora cheias de substância cromática emigrada da parte eucromática, esta última, devido ao pêso das primeiras torna-se aproximadamente plana, porém assim que começa o destacamento das pontas heterocromáticas e a fragmentação da parte eucromática, todos os fragmentos colocam-se equidistantes do pólo, num perfeito arco de círculo (Fig. 23 e 24).

Muitas vezes, principalmente na primeira anáfase onde a migração da substância cromática começa a ser acentuada o cromossoma não tem forma regular porém é em zig-zags. Entretanto, mesmo nestes casos as extremidades da parte eucromática estão em plano mais elevado. Notamos às vezes, no início da fragmentação, na região mediana, segmentos mais coloridos que outros. Supomos que se em cada uma dessas regiões ficarem diversos centrómeros elas terão mais facilidades de irem aos polos, sendo portanto responsáveis pelo leve zig-zag da parte eucromática; porém, quando essa parte já completou sua fragmentação, não há mais tais desajustamentos, cada fragmento tendo seu centrómero, e o arco em tórno do centrosso-ma por parte dos fragmentos é perfeito.

4) DIVISÃO E SEPARAÇÃO DOS CROMATÍDIOS IRMÃOS NA MEIOSE

Considera-se como regra geral, tanto em plantas como em animais, que do diplonema até a segunda metáfase encontram-se pareados dois cromossomas já divididos cada um pelo menos em dois cromatídios, exceto nas regiões de inserção. Em espécies possuidoras de grandes cromossomas, como *Lilium*, *Hya-cinthus*, *Tulipa*, etc., podemos observar, na primeira anáfase, as regiões de inserção já próximas dos pólos possuindo 4 braços separados que correspondem às duas pontas de cada cromatídio. Da intercinese até a segunda metáfase aos cromossomas

apresentam-se com frequência em forma de cruz, sendo a região de inserção o ponto de cruzamento e os braços as pontas dos dois cromátídios. Tal configuração é muito visível em milho, devido a região de inserção não colorir-se com acetocarmim.

Nas espécies de cromossomas com ponto de inserção difuso ou policêntricos observamos um comportamento diferente: os cromátídios irmãos são nitidamente separados a partir da paráfase (prometáfase) em *Luzula*, *Coccideos*, e *Tityus bahiensis* e a partir da anáfase em *Ascaris megalocéphala*. Estes casos veremos detalhadamente como segue:

a) Nos coccídeos (literatura completa Hughes-Scharader, 1948) foi observado que já na metáfase cada bivalente é representado por 4 cromátídeos.

b) Em *Luzula purpurea* Link. Malheiros, Castro e Câmara (1947) demonstraram que os cromátídios irmãos já se encontram visivelmente divididos na paráfase (prometáfase). Na primeira anáfase, nesta *Juncaceae* com $n = 3$, puderam contar 6 cromossomas que iam para cada pólo, isto é, 3×2 cromátídios separados. Na segunda anáfase e na primeira divisão post-meiótica, êsses autores não mais observaram a divisão dos cromátídios.

c) *Tityus bahiensis* Perty:

Ao fim da diacinese observámos apenas 3 cromossomas em cada núcleo, com aproximadamente o dôbro do comprimento dos cromossomas metafásicos, mais finos e irregularmente distribuídos. Os dois cromossomas pareados em cada bivalente estão ligados muito intimamente de maneira a não poderem ser identificados òticamente. Logo após a dissolução da membrana nuclear (paráfase) os bivalentes parecem ter ainda a mesma estrutura. À medida porém que a paráfase progride, torna-se visível que os bivalentes são formados de 4 cromátídios (Fig. 26).

Em alguns casos parecem apenas divididos em um plano que corresponde ao plano equatorial do fuso em formação. Na metáfase, em vista polar, todos os 3 cromossomas aparecem duplos, estando as duas metades muito próximas uma da outra (Fig. 27).

Em vista lateral podemos ver os cromossomas com dois cromátídios nitidamente separados por um espaço relativamente grande (Fig. 28). Vendo os cromossomas pela pontas,

ou em seção ótica, pudemos observar que os 4 cromatídios aparecem quase equidistantes (Fig. 28 e 29) um pouco mais separados segundo o plano equatorial, estando portanto levemente separados em dois pares. Durante a anáfase, êsses dois pares de cromatídios afastam-se mais do plano equatorial mantendo-se porém unidos aos seus parceiros.

Não vimos telófases ou intercineses, porém na paráfase da segunda divisão meiótica, os cromatídios são às vezes bem unidos e às vezes um tanto separados (Fig. 30). Sua posição relativa parece não obedecer qualquer ordem. Na metáfase da segunda divisão encontramos, em vista lateral, um cromatídio acima e outro abaixo do plano equatorial (Fig. 31) e em vista polar vê-se somente um cromatídio, que esconde o parceiro sob sí. A anáfase inicia-se então normalmente, e não encontramos anáfases mais avançadas ou telófases que permitissem uma melhor inspeção. Por enquanto não encontramos indícios de uma nova divisão dos cromatídios, como se dá em alguns cocídeos.

d) *Ascaris megalcephala bivalens* Cloq :

Costuma-se interpretar tôdas as figuras da divisão meiótica, tanto da primeira como da segunda divisão, como metáfases I ou anáfases I e II com os gemini paralelos e separados por um espaço de aproximadamente uma vez sua largura. Um estudo detalhado conduziu-nos a uma outra interpretação e começaremos a discutir da metáfase da primeira divisão meiótica em diante, pois estágios anteriores não foram encontrados em nossas lâminas. Para evitar qualquer dúvida de interpretação, utilizamos somente a variedade *bivalens* para êstes estudos.

Na metáfase I vemos somente os dois bivalentes, sem qualquer sinal de separação interna (Fig. 32). Dividem-se normalmente em dois na anáfase e separam-se em direção aos pólos (Fig. 33 e 34), sendo interessante notar que num grande número de figuras só vimos centrossoma no pólo mais próximo à membrana externa, ficando o fuso aberto em direção ao interior da célula (Fig. 34). Na maioria das figuras em nossas lâminas, momentos antes da expulsão dos cromossomas no primeiro corpúsculo polar, há uma divisão dos 4 cromossomas anafásicos em 8 cromatídios (Fig. 35). Por êste motivo é que não nos utilizámos da variedade *univalens*, pois sempre nos deixaria em dúvida se estaríamos em frente de uma anáfase da variedade *bivalens* ou não. Atribuímos falta de observação dêste detalhe pelos pesquisadores passados à utilização da variedade *univalens*, que para outros estudos é melhor.

Na fig. 36 vemos a expulsão do primeiro corpúsculo polar, sendo expelidos 4 cromatídios provenientes da divisão supra citada. Na fig. 37 apanhámos a mesma fase em vista polar, em dois planos, para mostrar que estamos lidando com cromossômios inteiros e não com fragmentos. Às vezes, contudo, um ou outro cromossômio não se divide, ou divide-se atrasadamente; ilustrando isso, desenhámos a fig. 38 que nos mostra dois pares que se separaram bem e dois que não estão bem separados.

A fig. 39 mostra uma fase muitas vezes interpretada como anáfase II, porém pela posição do centrossoma, pelo fuso desorganizado e pela forma do corpúsculo polar sabemos que é o fim da primeira divisão e início da segunda. A metáfase segunda apresenta-se com quatro cromossomas equidistantes dois a dois (Fig. 40). Não observamos segunda divisão de cromossomas na anáfase II de *Ascaris*, porém há expulsão de somente dois cromossomas no segundo corpúsculo polar, e não de 4 como no primeiro (Fig. 41). Os dois cromossomas expelidos ficam sempre perto do núcleo feminino haplóide, que agora foi formado. Nota-se com frequência a presença de nucléolos no núcleo feminino e de condriossomas no núcleo masculino (Fig. 42). Apesar dêste nosso esquema ser o mais frequente, observado na quase totalidade dos casos, notamos duas figuras que fugiram a êle. Tratava-se de uma expulsão do primeiro corpúsculo polar sem divisão aparente dos cromossomas (Fig. 43) e uma metáfase II com dois cromossomas (Fig. 44) em vez de quatro, como é a regra. Atribuimos isso a distúrbios produzidos pelo processo artificial a que foram submetidos êstes ovos antes da fixação.

Em *Steatococcus*, *Ascaris* e *Tityus* os cromossomas na 1.ª divisão metafásica dão-nos um aspecto rígido e não são torcidos um em volta do outro, não nos dando quaisquer indicações sôbre a possível existência de quiasmas. Em *Luzula*, Castro, Câmara e Malheiros (1947) observaram a presença de quiasmas (em geral dois terminais por bivalente) até na paráfase. Em alguns coccídeos Hughes-Schrader (1948) observou a existência de quiasmas. White (1942) sugere a possibilidade de quiasmas termalizados em *Ascaris*. Queremos evidenciar que nos 4 grupos citados, em cada bivalente encontramos os 4 cromatídios mais ou menos equidistantes e paralelos o mesmo sucedendo com os dois cromatídios da primeira anáfase. Em *Llaveiella* (Hughes-Schrader, 1931) foi verificado que cada cromossoma pareado divide-se em 4 cromatídios enquanto que em outros coccídeos, *Luzula*, *Tityus bahiensis*, *Ascaris megalcephala*, somente foi observada uma divisão. Em vista po-

rém do que explicamos sôbre a diacinese em *Tityus*, onde não nos foi possível nem sequer observar os dois cromossomas pareados, não podemos decidir se ocorre ou não uma segunda divisão dos cromatídios os quais ficariam invisíveis devido a união íntima dos elementos.

Não sabemos ainda o suficiente sôbre a natureza das forças de atração entre cromossomas de modo que pueremos a penas sugerir o problema, representado neste caso pelo pareamento dos cromatídios, sem entrar porém em especulações.

Hughes-Schrader nos seus estudos em *Coccoidea* e Castro, Câmara e Malheiros (1917) em *Luzula* afirmam que a primeira divisão meiótica é sempre equatorial. Em *Ascaris* e *Tityus* não podemos fazer tal afirmativa pois no primeiro não vimos qualquer prófase e em *Tityus*, como já mencionámos, não se vê plano de divisão algum na diacinese.

Concluimos dêste nosso estudo que com leves diferenças de interpretação, quanto se são cromossomas policêntricos ou com centrômero difuso, os cromossomas de *Ascaris megalocephala*, *Luzula*, *Tityus bahiensis*, coccideos *Heteroptera* e *Homoptera* se comportam todos do mesmo modo.

ABSTRACT

Material: Studies were made mainly with *Ascaris megalocephala* Cloq. *univalens* and *bivalens*, and also with *Tityus bahiensis* Perty.

1) Somatic pairing of heterochromatic regions. The heterochromatic ends of the somatic chromosomes in *Ascaris* show a very strong tendency for unspecific somatic pairing which may occur between parts of different chromosomes (Figs. 1, 2, 3, 7, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 18.), between the two ends of the same chromosome either directly (Figs. 4, 5, 7, 8, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18) or inversely (Fig. 8, in the arrow) and also within a same chromosomal arm (Fig. 6).

2) During the early first cleavage division the chromosomes are an isodiametric cylinder (Figs. 6, 9, 11, 13, 14). But in later metaphase the ends become club shaped (Figs. 1, 2, 3, 4, 5, 7, 10) which is interpreted as the beginning of migration of chromatic substance from the central euchromatic region towards the heterochromatic regions. This migration becomes more and accentuated in anaphase (Figs. 19, 22, 23) and in the vegetative cells where euchromatic region loses more and more staining power, especially in the intersitial zones between the individual small spherical chromosomes into which the euchromatic region desintegrates. The emigrated chroma-

tin material is finally eliminated with the heterochromatic chromosome ends (Fig. 23 and 24).

3) It seems a general rule that during mitotic anaphase all chromosomes with diffuse or multiple spindle fiber attachment (*Ascaris*, *Tityus*, *Luzula*, *Steatococcus*, *Homoptera* and *Heteroptera* in general) move to the poles in the form of an U with precedence of the chromosomal ends. In *Ascaris*, the heterochromatic regions are pulled passively towards the poles and only the euchromatic central portion may be U-shaped (Fig. 19, 22, 25). While in the other species this U-shape is perfect since the beginning of anaphase, giving the impression that movement towards the poles begins at both ends of a chromosome simultaneously, this is not the case in *Ascaris*. There the euchromatic region is at first U-shaped, passing then to form a straight or zig-zag line and becoming again U-shaped during late anaphase. This is explained by the fact that the ends of the euchromatic regions have to pull the weight of the passive heterochromatic portions.

4) While it is generally accepted that, during first meiotic division until second anaphase, all attachment regions remain either undivided or at least united closely, this is not the case in chromosomes with diffused or multiple attachment. Here one clearly sees in all cases so far studied four parallel chromatids at first metaphase. In *Luzula* and *Tityus* (for *Tityus* all figs. 26 to 31) this division is already quite clear in paraphase (pro-metaphase) and it cannot be said whether in other species the division in sister chromatids is already present, but not visible at this stage.

During first anaphase the sister chromatids of *Tityus* remain more or less in contact, while in *Luzula* and especially in *Ascaris* they are quite separated. Thus one can count in late anaphase or telophase of *Ascaris megalcephala bivalens*, nearly always, four separate chromosomes near each pole, or a total of eight chromatids per division figure (Figs. 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41).

BIBLIOGRAFIA

BELAR, C. — 1928 — Die Technik der descriptiven Cytologie, Methodik der Wissenschaftlichen Biologie. pp. 639-735, Berlin.

BOVERI, TH. — 1909 — Die Blastomerenkerne von *Ascaris megalcephala* und die Theorie der Chromosomenindivi-

- dualitát. Arch. fur Zellf. 3 (1-2) : 184, 222-267, 5 estampas. Leipzig.
- CASTRO, D. DE, CAMARA, A. DA, e MALHEIROS, NYDIA — 1948 — X-Rays in the centromere problem of *Luzula purpurea* Link. Abstract Book Eighth International Congress of Genetics, Stockholm, pp. 20-21.
- HINTON, T. — 1942 — A comparative study of certain heterochromatic regions in the meiotic and salivary gland chromosomes of *Drosophila melanogaster*. Genetics 27 : 119-127.
- HUGHES-SCHRADER, SALLY — 1948 — Cytology of Coccids (*Coccoidea-Homoptera*). Advances in Genetics II : 127-203. Academic Press Inc., New York.
- HUGHES-SCHRADER, S. e RIS, H. — 1941 — The diffuse spindle attachment of coccids verified by the mitotic behaviour of induced chromosome fragments. J. exp. Zool. 87 : 429-456.
- MALHEIROS, NYDIA, CASTRO, DUARTE DE, e CAMERA, A. — 1947 — Cromosomas sem centromero localizado. O caso da *Luzula purpurea* Link. Agronomia Luzitana, 9 (1) : 51-74, 8 estampas.
- MALHEIROS, NYDIA, e GARDE, ALBERTO — 1947 — 1947 — Contribuições para o estudo citológico do gênero *Luzula* Link. Agronomia Luzitana, 9 (1) : 75-79, 1 estampa.
- PAVAN, C. — 1946 — The types of heterochromatin in *Drosophila nebulosa*. Proc. Nat. Ac. Sci, 32 : 137-145.
- PIZA, S. DE TDLÉDO — 1948 — Chromosomal races and types of Scorpions — Abstract Book Eighth International Congress of Genetics, Stockholm pp. 104.
- RHOADES, M. M., and KERR, W. E. — 1949 — A note on centromere organization. Proc. Nat Acad. Sc. 35 (3) : 129-132, March.
- WALTON, A. C. — 1924 — Studies on Nematode gametogenesis. Z. Zell. u. Gewebelehre, 1: 167-239.

WHITE, M. J. D. — 1936 — The Chromosome cycle of *Ascaris megalcephala*. Nature, Lond., 137-783.

WHITE, M. J. D. — 1945 — Animal Cytology & Evolution, University College, London.

EXPLICAÇÃO DAS FIGURAS

Figs. 1-8: Diversas modalidades de pareamento das pontas heterocromáticas. Primeiras e segundas divisões da clivagem em *Ascaris megalcephala* var. *univalens*. As Figs. 1, 2, 3, 4, 5 e 7 foram extraídas de Boveri (1909), onde têm, respectivamente, os números: 2a., 43a., 3a., 4a., 6a. e 7a.

Figs. 9-18: Idem para *Ascaris megalcephala* var. *bivalens*.

Figs. 19-25: Detalhes da anáfase em *Ascaris megalcephala* (neste caso var. *univalens*). As figuras 20, 21 e 25 foram feitas na escala colocada entre as figuras 20 e 21 e as demais colocada entre as figs. 23 e 24. As figs. 21 e 22 mostram anáfases da II divisão clivática. As demais mostram estágios iniciais (19) até finais (23) da primeira divisão da clivagem.

Figs. 26-31: Paráfase (26), metáfases primeiras (27, 28 e 29), telófase primeira (30), e metáfase II (31), em *Tityus bahiensis* Perty.

Figs. 32-44: Ovogênese em *Ascaris megalcephala* var. *bivalens*. Metáfase I (32), anáfase I (33, 34, 35), expulsão do primeiro corpúsculo polar (36, 37, 38), intérfase (39) metáfase II (40), expulsão do II corpúsculo polar (41), dois cromossomas já expulsos no segundo corpúsculo polar, vendo-se, assinalado, o nucléolo, (42), expulsão do primeiro corpúsculo polar sem divisão aparente dos cromossomas (43) metáfase II só com dois cromossomas em vez de quatro (44).



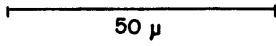
1



2



3



50 μ



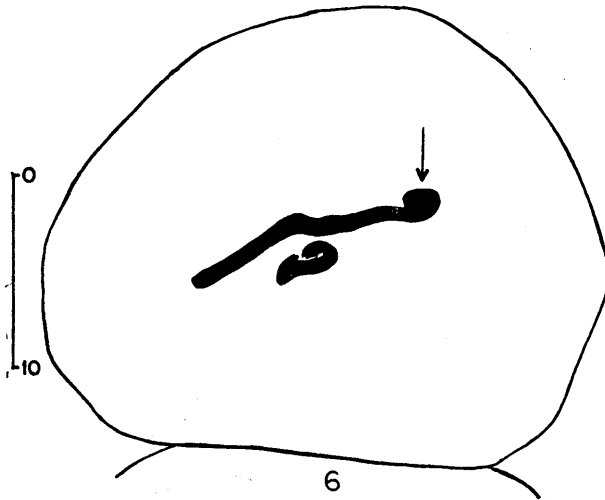
4



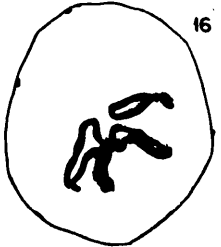
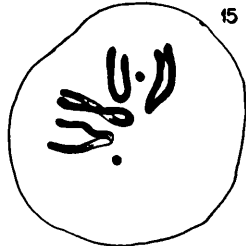
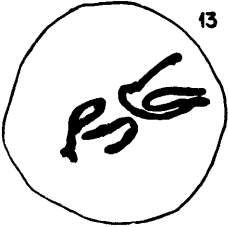
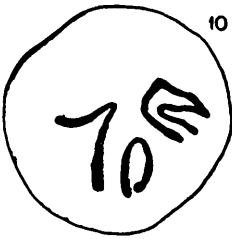
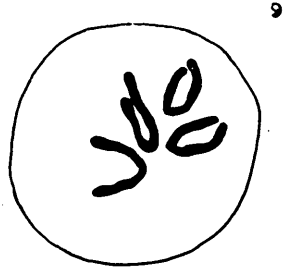
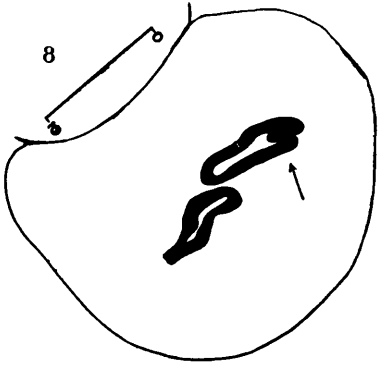
5

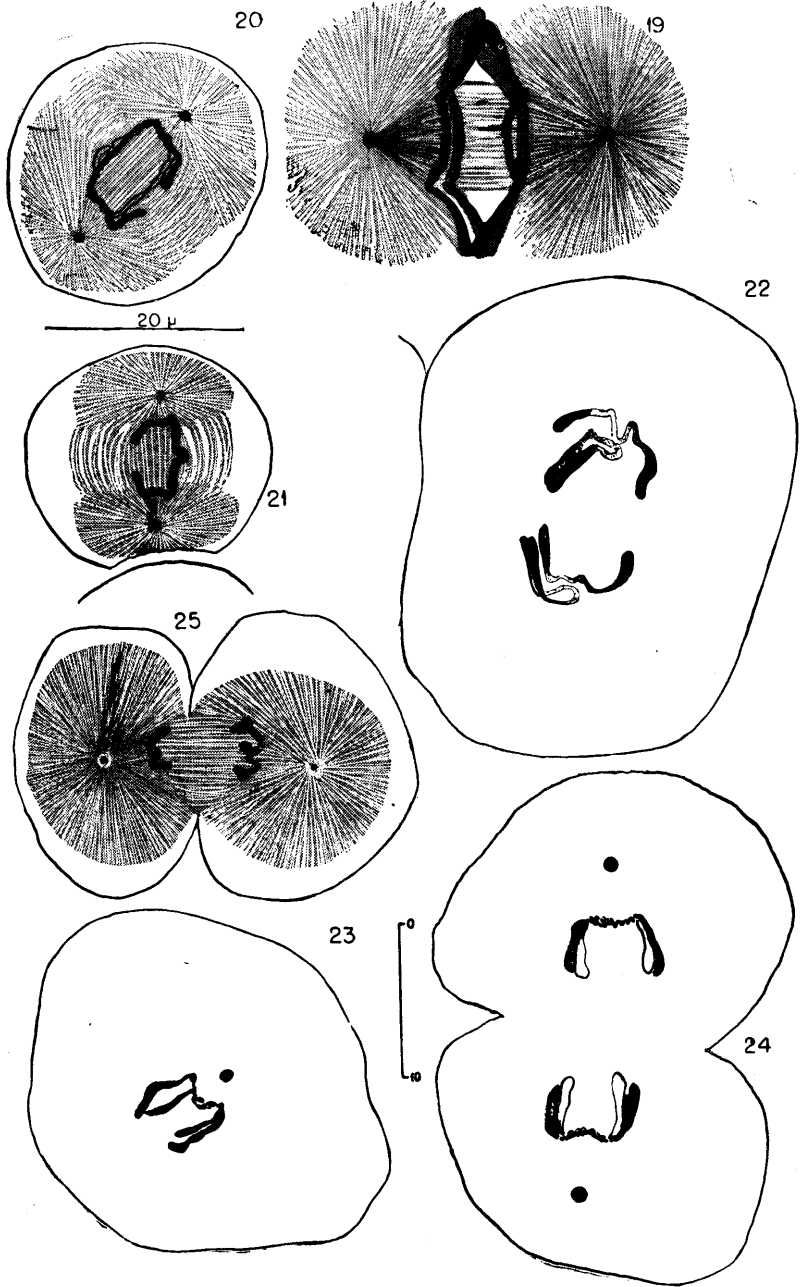


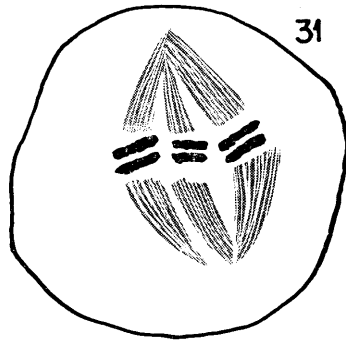
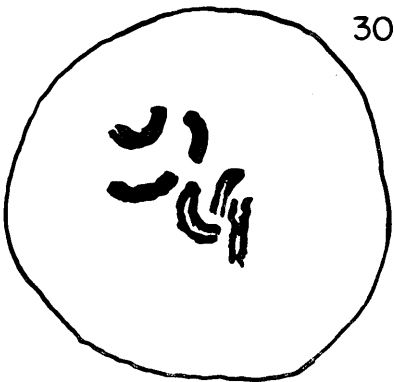
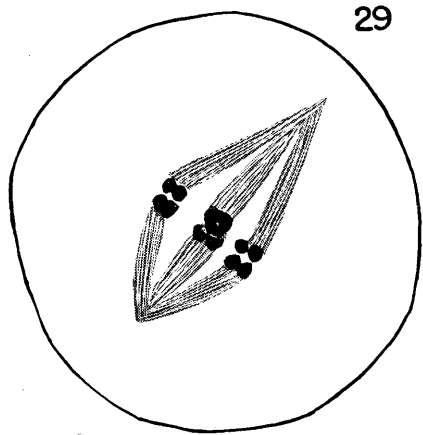
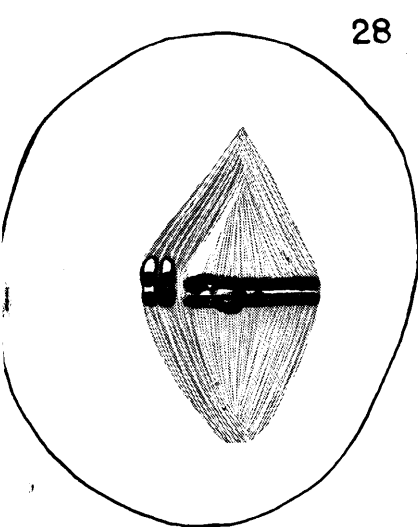
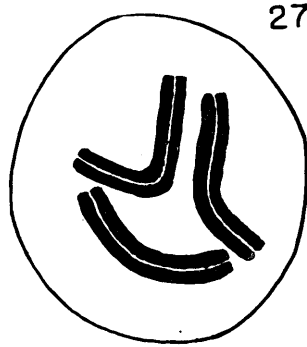
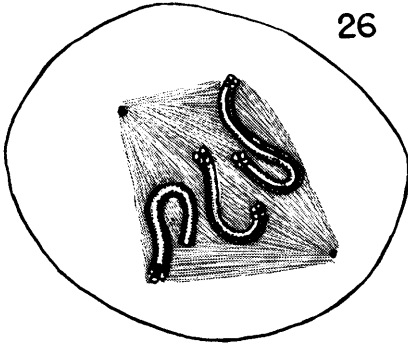
7

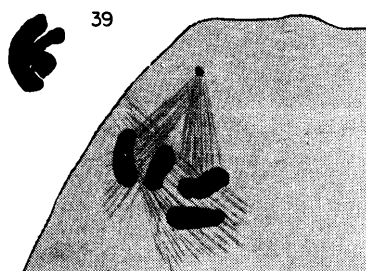
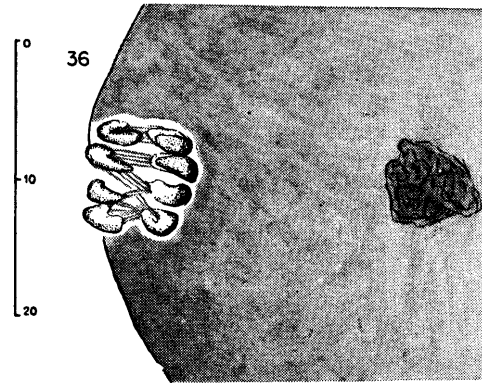
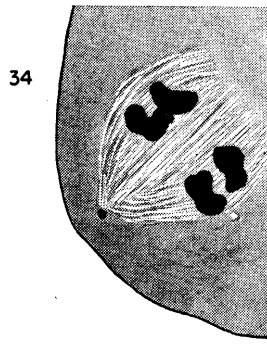
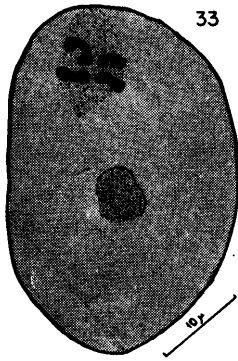
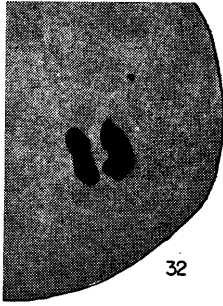


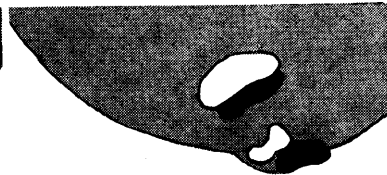
6





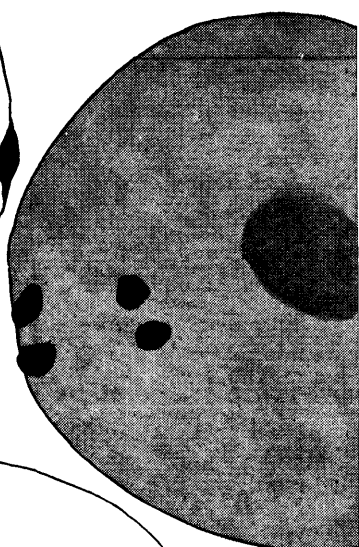
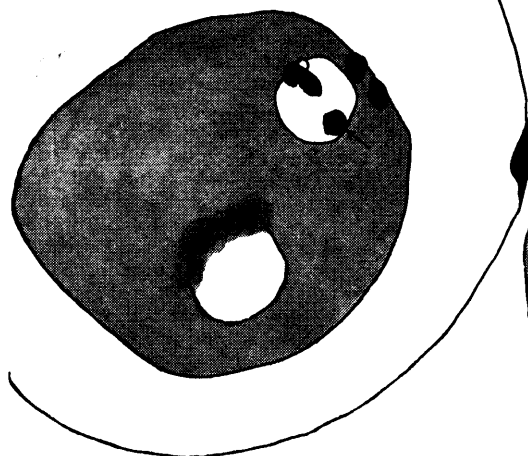
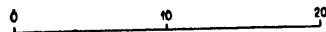






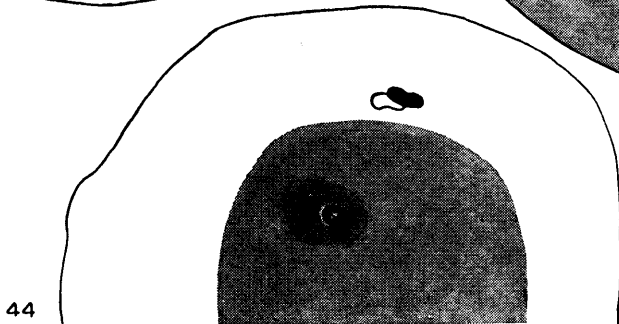
40

41



42

43



44