

# Comportamento dos cromossô- mios na meiose de *Euryophthal- mus rufipennis* Laporte (Hemiptera- Pyrrhocoridae)

S. de Toledo Piza Jor.

*Professor de Zoologia, Anato-  
mia e Fisiologia da Escola Su-  
perior de Agricultura "Luiz de  
Queiroz" — Universidade de  
São Paulo*

## ÍNDICE

Introdução .....	28	Segunda divisão .....	34
Material e métodos .....	29	Discussão .....	36
Mitoses espermatogoniais ..	29	Summary and conclusions ..	49
Primeira divisão meiósica ..	30	Literatura citada .....	52

## INTRODUÇÃO

Em 1935, SCHRADER, analisando o comportamento do heterocromossômio do *Protenor* introduziu, na morfologia dos cromossômios dos Hemípteros, um conceito inteiramente novo relativo ao cinetocore. Para aquêle autor, a função universalmente desempenhada por organelas localizadas em situação definida e constante nos cromossômios quer dos animais, quer das plantas, poderia ser, nos Hemípteros, desenvolvida ao longo de tôda a extensão dos cromossômios. O cinetocore deixaria assim de ser localizado, para se tornar difuso. Entretanto, os fatos que serviram de base para a interpretação de SCHRADER são, na minha opinião, contraditórios, e porisso mesmo, pouco concludentes. Já na segunda divisão dos espermátocitos do *Protenor* encontrou aquêle autor uma situação em franca oposição ao que fôra observado na primeira e que o levara à idéia da inserção difusa. O que a discussão de SCHRADER mostrou de maneira inequívoca é que o heterocromossômio do *Protenor* se comporta de modo diferente do que seria de esperar de cromossômios providos de um único ponto de inserção localizado. Mas isso não prova ser essa conduta devida a um cinetocore difuso.

A descoberta de cromossômios normalmente providos de um ponto de inserção em cada extremidade (PIZA 1939, 1941, 1943), veio abrir a porta a uma interpretação diferente do comportamento dos cromossômios dos Hemípteros, de pleno acôrdo com os fatos e que torna inteligível a conduta aparentemente contraditória do heterocromossômio do *Protenor* nas duas divisões meiósicas. (Cf. PIZA 1943a).

A presença de fibras ao longo de tôda a face dos cromossômios voltada para os pólos e o comportamento de fragmentos experimentalmente produzidos em Coccídeos e Afídeos (HUGHES-SCHRADER & RIS 1941, RIS 1942, HUGHES-SCHRADER 1942) não me parecem fornecer argumentos comprobatórios do cinetocore difuso, porquanto, conforme veremos, poderão ser explicados de uma outra maneira.

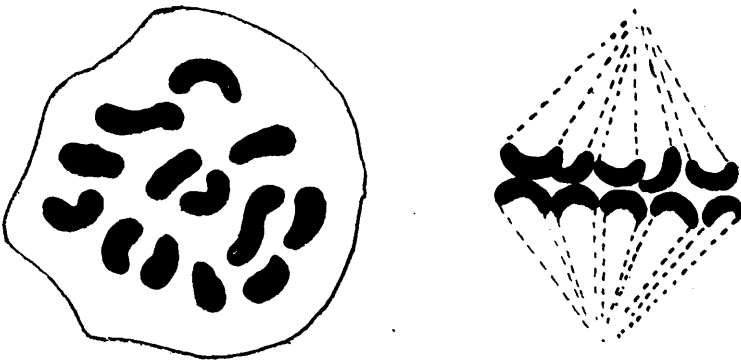
No presente trabalho procurarei discutir os pontos de interesse geral para a perfeita compreensão da mecânica dos cromossômios dos Hemípteros, à luz de novos fatos colhidos do estudo da meiose de um interessante Pyrrhocorídeo.

## MATERIAL E MÉTODOS

Cerca de 20 machos de *Euryophthalmus rufipennis* Laporte, um dos Pyrrhocorídeos mais comuns entre nós, colhidos nos arredores da Escola sobre *Senecio brasiliensis* Less., foram dissecados sob Ringer e os testículos imediatamente fixados em Allen-Bouin e Zenker, incluídos em parafina, cortados com 10-12 micra e coloridos pela hematoxilina de Heidenhain e pelo Feulgen. Observações preliminares foram feitas pelo método daorceina acética.

## MITOSES ESPERMATOGONIAIS

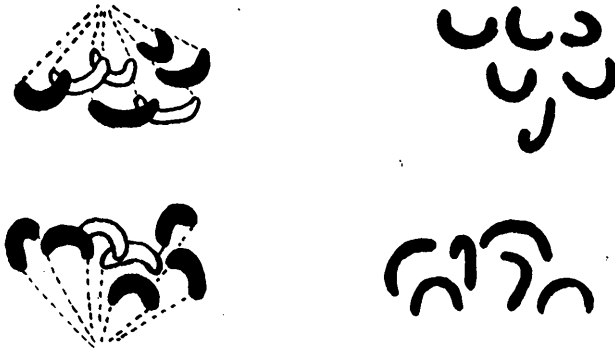
As mitoses espermatogoniais se desenvolvem da prófase à metáfase sem nenhuma particularidade digna de nota. Os cromossômios metafásicos, em número de 13 (12 autossômios + X), são de tamanhos diferentes e se apresentam mais ou menos recurvados. (Fig. 1). A anáfase, pelo contrário, revela uma particularidade verdadeiramente notável. É que os cromossômios, assim que iniciam a separação, ainda na zona equatorial, já se mostram fortemente recurvados para os pólos, aos quais se prendem pelas extremidades. (Fig. 2). Uns mais, outros menos encurvados, todos caminham com as pontas para a frente, até alcançarem os pólos. (Fig. 3). A abertura do arco



Figs. 1-2 — Metáfase e começo da anáfase do espermatogônio. (X 4300.)

formado pelos cromossômios e a distância dos seus diferentes pontos com relação aos pólos variam, sugerindo que a influência polar se faz sentir exclusivamente, ou pelo menos mais intensamente, nas extremidades.

Em algumas células os cromossômios se apresentam mais finos e mais longos do que geralmente, permitindo nessas condições apreciar-se a maneira desusada em como eles se curvam para os pólos. (Fig. 4).



Figs. 3-4 — Anáfases avançadas do espermatogônio. (X 4300).

### PRIMEIRA DIVISÃO MEIÓICA

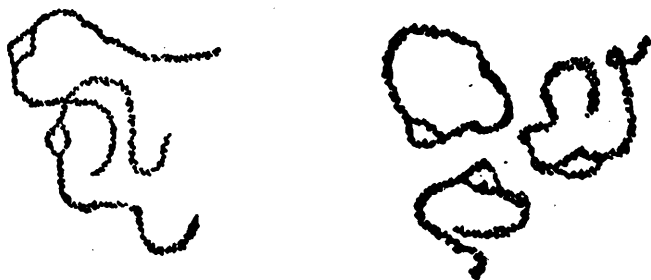
Espermatócitos primários com o núcleo inteiramente ocupado por finíssimos filamentos são considerados como no estado leptotene. Núcleos contendo um novêlo formado por filamentos finos e grossos em nada diferem daqueles que se encontram na zigófase das meioses ortodoxas. A sinizese se processa por uma retração do novêlo cromático, que deixa livre grande parte da cavidade nuclear. O estado paquitene é extraordinariamente claro: os cromossômios são formados por dois filamentos paralelos separados por um estreito espaço perfeitamente visível.

O exame dessas primeiras fases não deixa dúvida alguma de que o pareamento se tenha efetuado segundo o comprimento dos cromossômios.

O estado confuso do núcleo não pôde ser analisado. Porém,

como nesse estado os cromossômios pareados afrouxam a sua união e se distendem, bem pode êle ser considerado, como fez WILSON (1925), como correspondendo à fase diplotene.

**Formação das tétrades** — Depois do estado confuso os cromossômios reaparecem com a forma de espessos cordões constituídos por duas metades estreitamente unidas em tôda a sua extensão, menos numa pequena região mediana onde permanecem separadas. Desde que os bivalentes deixam distinguir as suas extremidades pode-se observar que elas se acham em geral dirigidas para o mesmo lado, às vezes muito próximas uma da outra e até mesmo reunidas em configurações anulares. (Figs. 5, 6 e 7). Nunca, porém, uma das metades dos biva-

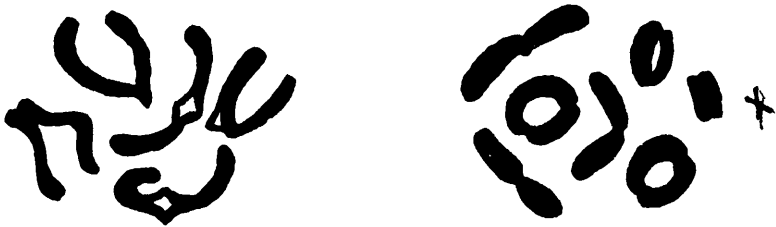


Figs. 5-6 — Espermatócitos primários com bivalentes ainda muito alongados. Em 6, um bivalente em anel. (X 3700).

lentes se aplica sobre a outra, o que mostra tratar-se de um efeito das pontas, tal como assinalou SCHRADER (1940) no caso de *Rhytidolomia*. Esses anéis, uma vez construídos, permanecem até a diacinese. (Fig. 8). A tendência para reunir as pontas é aqui mais pronunciada do que nos Coreídeos recentemente estudados (PIZA 1945), porquanto pude constatar figuras diacínéticas até com quatro tétrades em anel. Estes aspectos, entretanto, estão longe de constituir a regra em *Euryophthalmus*.

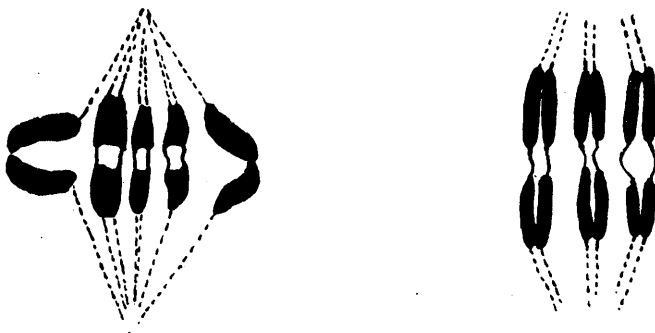
A região mediana dos bivalentes pré-diacinéticos ora se apresenta como dois finos cordões paralelos, ora em forma de losango, ora, enfim, com os ângulos laterais condensados em curtos braços de cruz. As tétrades diacínéticas são bem mais

longas do que as que em geral se observam nos Hemipteros, apresentando-se porisso dobradas na região mediana (Figs. 7 e 8). Essa dobradura elas conservam até a metáfase. Em algu-



Figs. 7-8 — Pré-diacinese e diacinese, esta última com três tetrades anulares. (X 3700).

mas células pode-se constatar que as duas metades laterais das tetrades se apresentam separadas por um espaço relativamente amplo e isso tanto na diacinese como na metáfase. (Fig. 10). Alguns aspectos em que as tetrades não se mostram muito condensadas revelam a existência de trabéculas de cromatina passando de um lado para outro, como já foi referido em *Diactor*, e sugerem a existência de quiasmas, indicando, assim que os cromossômios já se acham divididos ao longo do seu comprimento. (Fig. 13). O mesmo se depreende de certas



Figs. 9-10 -- Comêço da anáfase aos espermatócitos primários. (X 4200).

figuras raras e dificilmente analisáveis como as representadas na Fig. 14.

O sexo-cromossômio, que de todos é o menor elemento, apresenta-se, na diacinese, longitudinalmente dividido e às vezes com os seus cromatídios separados por um largo espaço. (Fig. 8, x).

**Metáfase** — No final da diacinese as tétrades anulares que porventura existirem abrem-se, devendo corresponder, na metáfase, àquelas que se apresentam mais dobradas que de ordinário. Tôdas as tétrades, bem mais longas que largas, recurvadas segundo os meridianos do fuso e por conseguinte com a concavidade voltada para dentro, prendem-se aos pólos por ambas as extremidades, ficando com a abertura mediana no plano do equador. (Figs. 9 e 10). O cromossômio sexual, bastan-



Figs. 11-12 — Metáfase e anáfase da segunda divisão. (X 2750 e 5000).

te contraído, nem sempre se encontra exatamente nesse plano. A metáfase sendo, porém, como em geral, uma fase de grande duração, na qual se processa a orientação dos cromossômios, é de se presumir que mais cedo ou mais tarde o sexo-cromossômio acabe por alcançar o plano equatorial antes que a anáfase se tenha iniciado.

A anáfase não tem qualquer particularidade merecedora de menção especial. Processa-se com relativa rapidez, movendo-se os heterocromossômios sincronicamente com os autossômios. É possível, conforme algumas figuras sugerem, que o heterocromossômio, orientando-se mal, seja incapaz de se dividir normalmente, formando pontes.

## SEGUNDA DIVISÃO

No final da anáfase primária os cromossômios se encostam uns nos outros para logo se afastarem e constituírem a placa metafásica da segunda divisão. Não há propriamente uma telófase e nem uma intérfase. As metáfases, vistas dos pólos, exibem 6 autossômios dispostos em círculo estreito e regular em volta do heterocromossômio que ocupa exatamente o centro. (Fig. 11). As vistas laterais mostram que todos os autossômios são tetradiformes, isto é, providos de uma cintura transversal e de uma levíssima estria clara longitudinal, ambas medianas.

Os movimentos executados pelos autossômios desde que eles começam a se desunir para formar uma placa metafásica perpendicular à da primeira divisão, sugerem que eles se abrem segundo o plano de pareamento, a iniciar da extremidade em que se encontram os cinetocores, até ficarem perfeitamente distendidos no sentido do novo fuso. Os centrossômios não foram observados. Entretanto, é muito provável que a abertura dos autossômios acompanhe o afastamento dos centrossômios com os quais os cinetocores se acham relacionados, de sorte que ao se constituírem os pólos para a segunda divisão, já todos os cromossômios se encontram perfeitamente orientados.

Não só na metáfase, mas também na anáfase, pode-se reconhecer a linha longitudinal que corresponde ao plano de separação dos cromatídios dos cromossômios que se estão afastando.

O heterocromossômio, nas vistas laterais da metáfase, tem a forma característica de um fuso, de cujos vértices se destaca, para ambos os lados, um conectivo cromossomal de espessura variável. (Fig. 12). Temos aqui, com uma clareza parti-

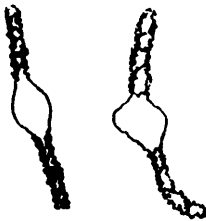


Fig. 13 — Tétrades pré-diacinéticas com aspectos que sugerem quiasmas. (X 6000).



Fig. 14 — Tétrades um pouco antes da diacinese, mostrando divisão longitudinal dos cromossômios. (X 6000).



cularmente notável, uma esplêndida demonstração da influência dos pólos sobre as extremidades do cromossômio. E a julgar pela espessura dos conectivos que se destacam dos vértices opostos do heterocromossômio, êle não pode deixar de ser aí provido de cinetocores altamente ativos. A favor dessa interpretação fala também a sua perfeita orientação, passando o plano do equador exatamente pela sua parte mediana.

Na anáfase, o heterocromossômio, sempre ligado a ambos os pólos, passa somente para um deles. Observa-se frequentemente que o heterocromossômio, ao invés de fugir do plano equatorial para um ou para outro lado, se distende num longo fuso cujos vértices acompanham as placas anafásicas. (Figs. 15 e 16). Isso mostra que os cinetocores são atraídos para os pó-



Figs. 15-16 — Comportamento normal do heterocromossômio na anáfase da segunda divisão. (X 5000).

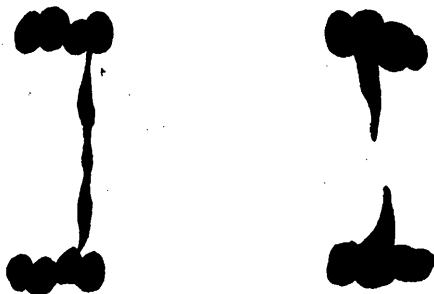
los opostos e que se torna bastante difícil ao heterocromossômio decidir-se por um ou por outro. Muitas vezes êle forma uma longa ponte que acaba se fragmentando. (Figs. 17 e 18).

Na telófase, após a reconstituição da membrana nuclear, os cromossômios vão adquirindo um contôrno poligonal, vão-se pondo em ligação uns com os outros por meio de conectivos que se destacam de suas partes angulosas e vão aos poucos perdendo a sua individualidade morfológica.

Da segunda divisão resultam espermatídios com 6 autosômios e com 6 autossômios mais X.

Conforme procurarei mostrar ao discutir os fatos aqui des-

critos, a separação dos cromatídios esboçada pela linha longitudinal que se observa na metáfase e na anáfase da segunda divisão. somente ocorrerá na meiose da geração seguinte.



Figs. 17-18 — Comportamento anormal do heterocromossômio na anáfase da segunda divisão (X 5000).

### DISCUSSAO

**Mitoses espermatogoniais** — As mitoses espermatogoniais não têm até agora merecido atenção especial dos investigadores que trabalham com Hemípteros, por serem elas consideradas como destituídas de interêsse para a solução dos importantes problemas oferecidos pela meiose desses insetos. Entretanto, a controvertida questão da inserção dos cromossômios ao fuso pode, segundo penso, encontrar nelas o seu esclarecimento.

Desde que SCHRADER (1935), ao analisar o comportamento do heterocromossômio do *Protenor* introduziu a idéia de cinetocore difuso, alguns fatos têm aparecido das investigações de HUGHES-SCHRADER & RIS (1941), RIS (1942), HUGHES-SCHRADER (1942), que parecem confirmar aquela idéia. PIZA, porém, baseado em seus estudos com o *Tityus bahiensis* (1939, 1941, 1943), e ultimamente com diversas espécies de Coreídeos (1945), tem procurado mostrar, que nos casos em que o cinetocore parece difuso, trata-se na realidade de dois cinetocores localizados nas extremidades dos cromossômios. Assim, a assunção de um ci-

netocore difuso estaria de acôrdo com o comportamento do heterocromossômio na primeira divisão do espermatócito do *Protenor*, mas não corresponderia de modo algum à conduta daquele elemento na divisão heterocinética, isto é, na segunda divisão. Pelo contrário, assumindo-se que o heterocromossômio possui um cinetocore em cada extremidade, facilmente se compreenderão os motivos pelos quais na primeira divisão êle se movimenta paralelamente ao plano equatorial e na segunda paralelamente ao eixo do fuso. (Cf. PIZA 1943a). De outro lado, a acentuada repulsão em ambas as extremidades dos bivalentes do *Tityus* na metáfase da primeira divisão dos espermatócitos e a pronunciada curvatura para os pólos que efetuam os cromossômios na anáfase tanto da primeira como da segunda divisão e bem assim, conforme mostrou ZAMITH (1945), também nas mitoses somáticas, falam em favor da existência de um cinetocore em cada extremidade, a despeito da presença de fibras ao longo de todo o corpo. Uma curvatura igualmente pronunciada para os pólos foi assinalada por HUGHES-SCHRADER & RIS (1941) no final da anáfase do espermatócito do *Steatococcus* e foi por êles interpretada como sendo devida ao efeito da pressão que os cones polares exercem sobre os cromossômios. Êsses autores procuraram interpretar da mesma maneira o comportamento dos cromossômios do *Tityus*, achando que o que se passa com o nosso escorpião seria simplesmente uma exagerada expressão do fenômeno observado no *Steatococcus*. Porém, foi mostrado (PIZA 1943a) que o estreitamento dos cones polares seria incapaz de encurvar cromossômios de cinetocore difuso da maneira descrita em *Steatococcus* e *Tityus*, isto é, com as extremidades dirigidas para os pólos. Se de fato a curvatura dos cromossômios se devesse ao estreitamento dos cones polares seria de se esperar de cromossômios com inserção difusa e que se movimentam paralelamente ao plano equatorial, que êsses elementos, ao alcançar a parte estreita do fuso, se encurvassem com a convexidade para os pólos e não com a concavidade. A curvatura em sentido contrário, ou seja com ambas as pontas voltadas para o pólo, como realmente se dá, só poderá ser compreendida, aceitando-se a existência de cinetocores terminais.

Um pouco mais tarde HUGHES-SCHRADER (1942) interpreta da mesma maneira os fatos por ela observados no *Nautococcus* (Coccídeo). Na mesma ocasião RIS (1942) observou idêntico comportamento nos cromossômios de *Tamalia* (Afi-deo), passando, porém, a interpretar o fenômeno de maneira diferente. Atribuiu a curvatura para os pólos a um

encurtamento proporcional das fibras cromossômicas durante a anáfase, o que tenderia a fazer com que os diferentes pontos dos cromossômios se mantivessem a igual distância do pólo correspondente. Os cromossômios tornar-se-iam então tanto mais curvos quanto mais se aproximassem dos pólos. Em seguida HUGHES-SCHRADER (1944) de novo descreve o fenômeno nas mitoses somáticas de *Puto* (Coccideo), sem mais acrescentar qualquer comentário a respeito.

Vê-se por aí, que o chamado cinetocore difuso cada vez mais se generaliza, parecendo ser a regra nos Coccídeos e Afídeos. No que respeita aos Hemipteros, entretanto, a interpretação dos fatos deve ser outra. Nesses insetos, conforme mostrou PIZA (1945), tudo leva a crer tratar-se realmente de dois cinetocores terminais em cada cromossômio. O presente trabalho dá disso esplêndida confirmação. Os cromossômios espermatozoidais de *Euryophthalmus*, como em nenhum outro Hemiptero até agora estudado, mostram, de maneira muito clara, curvatura para os pólos em consequência de uma causa operante nas extremidades. Ao contrário do que se tem observado em Coccídeos e Afídeos, cujos cromossômios se separam paralelamente para só se encurvarem no final da anáfase, os cromossômios espermatozoidais de *Euryophthalmus* rompem a marcha para os pólos já encurvados para eles. É evidente que neste caso não se pode invocar a explicação de HUGHES-SCHRADER & RIS baseada no estreitamento dos cones polares e nem também a explicação de RIS de um encurtamento proporcional das fibras que se inserem ao longo dos cromossômios. Cromossômios equatoriais, que iniciam o movimento para os pólos já encurvados e com ambas as extremidades prêsas a eles por fibras bem visíveis, devem possuir cinetocores terminais. De outro lado, a forma dos cromossômios que se aproximam dos pólos mostra que eles podem apresentar-se mais fechados ou mais abertos e às vezes com uma das extremidades mais perto do pólo do que a outra ou com a parte mediana mais longe do que as extremidades. Tudo isso seria dificilmente compreensível à luz da teoria do cinetocore difuso. Aliás, pode-se afirmar, que a interpretação de RIS não tem o valor de uma explicação, não passando de uma simples descrição de fatos. Dizer-se que os cromossômios tornam-se cada vez mais curvos em consequência de um encurtamento proporcional das fibras do fuso é, na verdade, descrever o que se passa, sem dar qualquer esclarecimento acêrca das causas que fazem com que as fibras terminais se encurtem proporcionalmente mais que as intercalares. É, além disso, de notar-se, que

apesar do encurtamento proporcional das fibras, os cromossômios movem-se a princípio paralelamente, para só mais tarde se encurvarem da maneira descrita. Isso mostra que de um certo ponto para diante a velocidade relativa do encurtamento das fibras se altera de maneira notável para fazer as extremidades dos cromossômios tomarem a dianteira relativamente ao resto dos corpo. Onde residirá a causa disso? RIS não a aponta. Eu, da minha parte, interpretaria um tal comportamento dos cromossômios como sendo devido à existência de um cinetocore (centro de atividade) em cada extremidade, e que os cromossômios não se curvam desde o início da anáfase por serem mais resistentes nessa ocasião e por estarem sujeitos a uma repulsão generalizada que auxilia a solicitação que os pólos exercem sobre os cinotocores. Mais tarde, diminuindo a resistência com o progresso da anáfase e decrescendo a intensidade da ação repulsiva em consequência do aumento da distância, os cromossômios, sob a ação dos pólos em suas extremidades, curvar-se-iam para eles.

**Meiose** — Da análise do trabalho de SCHRADER (1940) conclui que os cromossômios de *Rhytidolomia* também possuem cinetocores terminais, embora aquele autor tenha figurado a tétrade maior, que se apresenta dobrada ao meio por efeito da atração das pontas, com fibras ao longo de todo o corpo, o que corresponde ao esquema de RIS (1942) para cromossômios longos de Hemipteros. A tétrade menor, que não se dobra, apresenta-se desde o início com os cinetocores terminais voltados para pólos opostos. O comportamento dos autossômios na segunda divisão fala por sua vez de maneira muito convincente a favor de cinetocores nas extremidades.

O que se passa com os cromossômios diacinéuticos e metafásicos de *Rhytidolomia* assemelha-se tanto ao que se observa com *Euryophthalmus*, que se torna impossível pensar-se numa interpretação diferente para cada caso. Em geral os cromossômios diacinéuticos desta última espécie, apesar de longos e dobrados pela região da abertura mediana, que é um ponto de menor resistência, conservam as suas extremidades sempre livres. Algumas vezes, porém, essas extremidades se mostram unidas numa ou mais tétrades, o que lhes dá a forma de anel. Embora tétrades desta configuração se observem até o final da diacinese, parece evidente que elas se tenham originado mais cedo. Realmente, depois do estado confuso e bem antes do início da diacinese, quando os bivalentes são ainda muito alongados, figuras em anel, semelhantes às já

assinaladas em *Leptoglossus* e *Pachylis* (PIZA 1945), foram várias vezes observadas. O que parece fora de dúvida é que se trate exclusivamente de uma influência das pontas, tal como SCHRADER admitiu para o caso de *Rhytidolomia*, por quanto os anéis permanecem abertos até o final da diacinese. sem que jamais as suas metades se unam ao longo da sua extensão. É interessante notar aqui, que da união das extremidades livres algumas vezes resulta uma abertura semelhante à mediana, o que dá ao conjunto o aspecto de dois elementos ligados por quiasmas terminais.

A metáfase é nos Hemípteros uma fase de longa duração. Os cromossômios, já contraídos ao máximo, levam um certo tempo para se orientar, o que indica prolongada ação dos pólos. Deve-se considerar terminada essa fase, quando tôdas as tétrades se encontrem no plano equatorial definitivamente arranjadas para a separação. Em *Euryophthalmus*, no final da metáfase, as tétrades, corretamente orientadas, são ainda encurvadas. As tétrades anulares desmancham-se no final da diacinese em consequência da separação das extremidades que se haviam unido, devendo corresponder aos elementos mais dobrados que se observam em algumas metáfases ou anáfases incipientes. Metáfases típicas, com tétrades em anel, não foram observadas. No começo da anáfase as tétrades muito dobradas aumentam progressivamente o seu ângulo e depois iniciam a separação. O ângulo formado pelas tétrades conforma-se ao ângulo formado pelos meridianos do fuso, razão pela qual a sua abertura se acha sempre voltada para dentro. (Cf. SCHRADER 1940).

Com as tétrades autossomais de *Rhytidolomia* parece passar-se exatamente a mesma cousa. A abertura da tétrade maior sempre pelas extremidades situadas na parte interna do fuso, indica a presença de cinetocores nessas extremidades, como aliás se verifica com a tétrade menor, que sem se dobrar, orienta-se desde o início com as pontas dirigidas para pólos opostos paralelamente ao eixo do fuso. Na segunda divisão os autossômios de *Rhytidolomia* se comportam como os cromossômios ortodoxos providos de um cinetocore terminal: colocam-se com o maior eixo no plano do equador, iniciam a separação pela extremidade provida de cinetocore, que se curva para os pólos, e continuam-na de maneira usual, até que se tornem paralelas ao eixo do fuso.

Que os cromossômios de *Euryophthalmus* e *Rhytidolomia* sejam providos de cinetocores terminais, parece não restar dúvida alguma. Fica porém em aberto a questão de saber-se se as

tétrades desses dois Hemípteros são formadas por cromossômios pareados ao longo do seu comprimento e nesse caso providos de um cinetocore em cada extremidade, tal como foi descrito neste trabalho para a primeira das espécies e anteriormente (PIZA 1945) para diversas espécies de Coreídeos; se são formadas por cromatídios homólogos, como foi descrito por SCHRADER (1940) para a segunda espécie e nesse caso providos de um único cinetocore terminal, ou, finalmente, se cada uma das espécies constitui um caso especial diferente do outro.

Com relação a *Euryophthalmus* e bem assim aos Hemípteros estudados em meu trabalho anterior (PIZA 1945), podemos afirmar, baseados em observações, que qualquer hipótese que se procure formular para esclarecer o comportamento dos cromossômios, conduzirá sempre ao mesmo resultado, ou seja, à existência de cinetocores terminais localizados nas extremidades voltadas para os pólos. Em caso algum se poderia pensar que essas extremidades correspondessem ao comprimento de cromossômios extremamente encurtados, cujo eixo maior, paralelo ao eixo do fuso, representasse o primitivo diâmetro dos cromossômios. As minhas observações, nesse particular, dão inteira razão a GEITLER (1937, 1938), segundo o qual, nos Hemípteros, o cinetocore se encontra numa das extremidades dos cromossômios.

Resta agora a discutir a questão da abertura mediana que se observa nos bivalentes depois do estado confuso. É evidente que essa região não corresponde a cinetocores aí localizados, porquanto é justamente essa a parte que fica no equador das células em metáfase. Excluída esta, ficam ainda duas possibilidades. Ou se trata de uma simples abertura na região mediana de cromossômios pareados ao longo do seu comprimento e providos de um cinetocore em cada extremidade, ou então, de pares de cromatídios-irmão unidos pela extremidade acêntrica. Esta última possibilidade poderia resultar de uma verdadeira telossinapse, isto é, de um pareamento pelas pontas, tal como descreve SCHRADER no caso de *Rhytidolomia*, (\*) ou da libertação dos quiasmas, que correndo ao longo dos cromossômios unidos em parassinapse, promovessem a desunião numa das extremidades. Esta é a opinião abraçada por RIS (1942) e HUGHES-SCHRADER, (1944), para *Tamalia* e *Puto* respectivamente.

---

(\*) V. crítica deste ponto em Piza (1943b).

Em todo o material que tenho examinado não se encontra evidência alguma em favor de uma telossinapse e nem sequer qualquer cousa que sugira que semelhante modo de pareamento possa ter-se realizado no estado difuso do núcleo. O pareamento sendo, como é, indubitavelmente do tipo parassináptico, o estado confuso poderia muito bem ser considerado, como fez WILSON (1925), como correspondendo à fase diplotente altamente modificada. Aliás, sendo essa a única fase inexistente na melose dos Hemipteros, ela pode de fato achar-se obscurecida no chamado estado difuso ou confuso. A falta de cinetocore localizado poderia levar os cromossômios a completa separação mesmo que eles se encontrassem ligados por quiasmas. Ficaria entretanto difícil de entender um novo pareamento desta vez entre cromatídios já separados e somente pelas extremidades, uma vez que estas não foram capazes de reter os quiasmas. Além disso, não seria fácil imaginar como pudessem encontrar-se e unir-se as pontas de cromatídios extremamente difusos no interior de um núcleo em estado verdadeiramente confuso. Demais a mais, para se conservarem unidos por uma superfície na verdade insignificante cromossômios enormemente distendidos e que devem executar uma série de complicados movimentos através do chamado período de segunda contração, precisaríamos atribuir à atração das extremidades um valor muito acima daquele que seria lícito esperar das forças operantes nos cromossômios em melose.

A segunda alternativa, isto é, a do escape dos quiasmas numa das extremidades, seria muito mais aceitável. Porém, estaria em desacôrdo com a teoria do cinetocore difuso. A libertação dos quiasmas somente numa extremidade provaria que o cinetocore não é difuso. Em tétrades providas de semelhante tipo de cinetocore os quiasmas devem correr para ambos os lados e pelo menos em alguns casos os cromossômios deveriam ficar inteiramente livres. Mas, evidenciado como ficou pelo estudo de *Euryphthalmus*, de *Rhytidolomia* e de outros Hemipteros, que os cromossômios possuem um cinetocore terminal, a questão dos quiasmas escapando só por uma extremidade tornar-se-ia inteligível. Porém, é claro que os quiasmas devem fugir pela extremidade acêntrica e não por aquela que se prende ao pólo. Parece-me porisso inteiramente errônea toda a interpretação que considere as extremidades livres da tétrades, exatamente aquelas que se acham ligadas aos pólos, como se tendo separado em virtude da libertação de quiasmas. Os quiasmas só poderiam escapar pela extremidade oposta, isto é,



pela que corresponde à abertura mediana que se observa nos bivalentes muitas vezes com grande antecipaçoão.

Posta assim a questão, os cromossômios dos Hemípteros aparecem como perfeitamente ortodoxos: providos de um cinetocore terminal, pareando-se ao longo do comprimento e terminalizando os seu quiasmas da maneira usual. Há porém, aqui, uma particularidade que reputo notável e que me leva a modificar esse conceito relativamente aos cromossômios desses insetos. É que os aspectos sugestivos de quiasmas terminalizados aparecem geralmente na diacinese e na metáfase. Nessa ocasião, porém, os cromossômios já concluíram uma longa e complicada evolução que bem pode haver transformado em pseudo-quiasmas particularidades morfológicas que nada têm que ver com os verdadeiros quiasmas. Realmente, o exame das tétrades nas fases que sucedem ao estado confuso já revela a existência das configurações em cruz que se devem transformar nos aspectos característicos das últimas fases. A multiplicidade de formas com que as figuras de quatro braços se apresentam em algumas espécies mais favoráveis à observação e sobretudo a assimetria dessas figuras, falam conclusivamente contra a idéia de que dois dos ramos das cruces correspondam às extremidades acêntricas dos cromátídios. Qualquer que seja a posição e a extensão dos ramos laterais das configurações em cruz, eles acabam se igualando e se opondo um ao outro nas tétrades diacínéticas e metafásicas. Isso prova que a desigualdade e a assimetria dos braços não se deve a desigualdade dos cromátídios devidas a dupla-translocações. A única maneira de compreender como possam os ramos laterais das figuras em cruz igualar-se e opor-se numa configuração perfeitamente simétrica, é considerando-se as tétrades pré-diacínéticas como formadas por dois cromossômios contínuos providos de um ponto de inserção em cada extremidade e pareados segundo o seu comprimento. Nessas condições os braços laterais poderiam perfeitamente correr ao longo da barra mediana para tornar as tétrades regulares e simétricas. Em favor dessa interpretação já apresentada em trabalhos anteriores (PIZA 1943b, 1946), as mitoses espermatogoniais de *Euryophthalmus* e o comportamento do heterocromossômio desse *Pyrrhocorideo* na segunda divisão meiósica trazem esplêndidas confirmações adicionais.

A abertura mediana tão típica dos bivalentes dos Hemípteros poderia ser compreendida pela acumulação de quiasmas nas extremidades. Conforme assinalai em meu trabalho sobre *Co-reídeos*, pode-se constatar nos estados que precedem a diaci-

nese diversos conectivos fibrilares passando de um lado para outro nas partes mais condensadas dos bivalentes. Se considerarmos essas trabéculas cromáticas como sendo quiasmas, não fica difícil imaginar que esses quiasmas, correndo para as extremidades e não podendo escapar-se em virtude da oposição que lhes oferecem os cinetocores, ficam a pequena distância um do outro, aproximando os cromossômios, que começam por aí a sua condensação. Seriam esses quiasmas que impediriam a repulsão das extremidades e a separação dos cromossômios pelo plano de pareamento. Em consequência disso a ação polar acabaria por orientar os cromossômios paralelamente ao eixo do fuso e a primeira divisão seria uma divisão transversal. No *Tityus bahiensis*, cujos cromossômios possuem igualmente um cinetocore em cada extremidade, o mesmo não se dá, conforme mostrei numa série de publicações (PIZA 1939, 1941, 1943, 1943a), porque, não havendo formação de quiasmas entre os cromossômios pareados, as extremidades destes se repelem desde muito cedo e as tétrades na metáfase se orientam, por efeito dos pólos sobre os cinetocores, distendidas no plano do equador, ou seja, perpendicularmente ao eixo do fuso.

Na ausência de quiasmas poder-se-ia compreender o que se passa com os cromossômios dos Hemipteros, admitindo-se que a força de pareamento que mantém unidas as extremidades dos cromossômios só se relaxaria depois de concluída a primeira divisão.

**Cinetocores ativos e inativos** — Parece fora de qualquer dúvida que a atividade dos cromossômios dependa da atividade dos cinetocores. A atividade destes últimos assemelha-se à atividade de corpúsculos carregados de eletricidade: só se manifesta em presença de outros corpúsculos por sua vez carregados. Assim, um corpúsculo em repouso, com uma certa carga elétrica, seria incapaz de revelar o seu poder de atração ou repulsão a não ser que se encontrasse em presença de um outro corpúsculo igualmente carregado de eletricidade. Com os cinetocores passa-se coisa semelhante. É por isso que os cromossômios que não têm parceiros ou que não se dividem são praticamente inativos, ficando em qualquer posição na célula em metáfase e passando, durante a anáfase, vagarosa e irregularmente, para um ou para outro pólo.

Na anáfase, os cromossômios que se devem separar estão sujeitos a duas ações que se somam para produzir o esperado efeito: a ação repulsiva que um cinetocore exerce sobre

o outro e a ação atrativa que os pólos exercem sobre os cinetocores. Eis aí a razão pela qual a anáfase é em geral uma fase de grande rapidez. E como à medida que uma dessas ações tende a se enfraquecer pelo progressivo afastamento dos cromossômios, a outra tende a aumentar-se pela aproximação dos pólos, o movimento anafásico, até que outros fatores intervenham, processa-se com uma velocidade mais ou menos uniforme. Da diacinese para a metáfase, contrariamente, os cromossômios, já porque estejam pareados, já porque estejam unidos, movimentam-se exclusivamente pela ação dos pólos. Estas fases são porisso de maior duração.

Observações com o *Tityus bahiensis* levaram-se à conclusão de que a atividade dos cinetocores pode reduzir-se, influenciado no pareamento, na orientação e no movimento anafásico dos cromossômios. A dificuldade de se parearem normalmente, o prematuro relaxamento da força de pareamento que leva os cromossômios a se separarem antes da metáfase, a impossibilidade de se orientarem e de se moverem para os pólos, tudo isso pode ser atribuído a alterações no funcionamento dos cinetocores. (Cf. PIZA 1944).

Relativamente ao heterocromossômio dos Hemípteros, a questão parece bem clara. Vimos com relação ao *Diactor bilineatus*, que a inatividade dos cinetocores faz com que o heterocromossômio, da divisão heterocinética, seja incapaz de responder às influências polares, ficando, por conseguinte, estacionado em qualquer posição, enquanto os autossômios se arranjam no equador da célula ou se dirigem para os pólos. Essa inatividade do heterocromossômio se traduz, morfológicamente, pelo fato dêle ficar geralmente no interior de uma vesícula, fora da área do fuso e sem ligação fibrilar com os pólos. Heterocromossômio nessas condições foi recentemente descrito por HUGHES-SCHRADER (1944) também em *Puto*.

Ao contrário do que se passa em *Diactor* e *Puto*, o heterocromossômio de *Euryophthalmus* conserva os seus cinetocores em plena atividade na segunda divisão do espermatócito. Em consequência disso êle se orienta corretamente com o seu maior eixo segundo o eixo do fuso, permanecendo com os autossômios na placa equatorial. A julgar pela espessura das fibras que se destacam de suas extremidades, a reação dos cinetocores às influências polares deve ser considerável. Fortemente solicitado por ambos os pólos, êle se conserva indeciso por muito tempo, até que circunstâncias secundárias venham romper aquele estado de equilíbrio, deslocando-o para um dos lados. Uma leve diferença funcional entre os cinetocores poderia decidir

do rumo do heterocromossômio. A ação desenvolvida entre os pólos e os respectivos cinetocores é, porém, tão grande, que estes últimos acompanham as placas anafásicas à medida que o corpo do heterocromossômio se vai cada vez mais distendendo, o que atesta a dificuldade que ele encontra de tomar o rumo de um dos pólos.

Nas condições assinaladas para *Euryophthalmus* e que se observam também em diversos outros Hemipteros, não se pode esperar encontrar o heterocromossômio na anáfase da segunda divisão, senão nas posições intermediárias com relação às placas que se movem para os pólos. A presença de cinetocores ativos em ambas as extremidades do heterocromossômio é, pois, a causa da sucessão.

**Considerações em torno da divisão transversal** — Por divisão transversal entende-se a divisão segundo um plano perpendicular ao plano de pareamento. Parece não restar dúvida alguma seja este o processo normal que se efetua na divisão dos espermatócitos primários dos Hemipteros por mim estudados e provavelmente de todas as espécies até agora investigadas. Desde os meus primeiros estudos da meiose desses interessantes insetos (PIZA 1943b) venho pensando sobre a origem da dicentricidade dos cromossômios, sem que contudo tivesse encontrado qualquer fato em abono de uma ou de outra das diversas explicações que se poderiam propor. Agora, porém, baseado em suposições inteiramente aceitáveis e nuns tantos fatos muito sugestivos, será possível elaborar uma teoria, que pelo menos sob o ponto de vista da mecânica cromossômica, permitiria compreender o que se passa. Assim, na telófase da primeira divisão e na metáfase que lhe sucede, os cromossômios, nos casos mais favoráveis à observação, apresentam-se quadripartidos, isto é, com uma contração transversal idêntica à observada na metáfase da primeira divisão e uma apagada incisão longitudinal, difícil de ser observada. (Incisão terciária dos autores). O comportamento dos cromossômios após concluída a anáfase dos espermatócitos primários sugere que a cinturinha mediana resulta da separação pela face de pareamento, em virtude da repulsão das extremidades que acabam ficando em posições opostas. É provável que o movimento dos cinetocores seja influenciado pelo afastamento dos centrossômios que vão constituir os pólos para a segunda divisão. Por conseguinte, quando os centrossômios alcançarem a sua posição definitiva nas extremidades do eixo do fuso, os cromossômios estarão conveniente-

mente orientados para a segunda divisão. A separação dos cromossômios a começar dos cinetocores torna-se possível em consequência da terminalização dos quiasmas, que só agora puderam correr das extremidades cêntricas para as extremidades acêntricas resultantes da primeira divisão dos cromossômios, ou do relaxamento da força de pareamento. A fenda longitudinal portanto, representaria a linha de separação dos cromatídios. Da divisão dos cinetocores e separação dos cromatídios ao longo de toda a sua extensão, exceto das extremidades acêntricas que permaneceriam definitivamente soldadas, resultariam iso-cromossômios providos de um cinetocore em cada extremidade. A divisão transversal dos cromossômios corresponderia, pois, na verdade, à separação de cromatídios longitudinalmente divididos numa geração anterior. Este fato comportaria uma ampla discussão, o que deixarei para quando possuir mais informações relativas ao mecanismo aqui proposto. Desde já, porém, quero afirmar, que o processo anormal de fragmentação - fusão - ponte - fragmentação descrito por MC CLINTOCK (1941) no milho e por CARLSON (1941) em gafanhotos, espontâneo no primeiro e induzido pelos raios X no segundo, representa exatamente o fenômeno que se estabeleceu de maneira definitiva, como um processo normal, na meiose dos Hemipteros.

**Fibras fusoriais e atividade cinética de fragmentos cromossômicos** — A atividade cinética dos cromossômios não é limitada ao cinetocore. Aqui, mais uma vez, o cromossômio funciona como um todo, pareando-se, orientando-se, separando-se, enfim, movendo-se ativamente. O que parece bem estabelecido é que toda essa atividade dos cromossômios lhes é conferida pelo cinetocore, a única parte por assim dizer sensível às influências que se operam no meio celular durante a mitose e a meiose e que dão como resultado os movimentos característicos desses processos biológicos. Nada se sabe ainda a respeito do modo de ação do cinetocore. Entretanto, parece claro, do exame de todos os fatos, que a influência de um cinetocore sobre outro ou dos pólos sobre os cinetocores seja, de maneira mais ou menos intensa, comunicada ao cromossômio todo. Seria, a meu ver, errôneo, pensar-se que a separação dos cromossômios na anáfase fôsse exclusivamente determinada por atividades confinadas aos cinetocores e que o corpo dos cromossômios agisse passivamente. Cromossômios longos, com quiasmas ainda não terminalizados, não poderiam, evidentemente, separar-se, se todo o seu corpo não cooperasse ativamente nes-

sa separação. Se assim não fôsse, o ponto de inserção dos cromossômios que ainda se acham estreitamente unidos no plano do equador, não poderia mover-se sincronicamente com o daqueles, que por serem mais curtos, já se libertaram. E no entretanto, os cinetocores de cromossômios livres não levam nenhuma vantagem sobre os cinetocores de cromossômios ainda unidos por larga extensão, deslocando-se conjuntamente para os pólos. Na meiose dos *Phaneropteridae* (*Ortópteros*) temos disso inúmeras provas. (Cf. Figs. 5, 6, 10, 14 de PIZA 1945a). O comportamento do enorme heterocromossômio de *Stilpnochlora marginella* nas divisões espermatogoniais só poderá ser compreendido se aceitarmos que o agente que promove a separação se propague da área de inserção para as extremidades dos cromossômios. Aliás, que uma espécie de onda ativa percorre o corpo dos cromossômios partindo dos cinetocores, parece evidente na fase diplotene da meiose.

O cinetocore pode pois ser considerado como a parte sensível do cromossômio, isto é, a única capaz de ser influenciada pelas condições que se criam na célula durante os períodos de atividade cinética. Fatores diversos e ainda desconhecidos agiriam sobre os cinetocores para ativá-los ou estimulá-los. Eles então elaborariam uma sorte de influxo que correria para as extremidades ao longo do corpo dos cromossômios. O cromossômio funcionaria, pois, à semelhança de um neurônio. O cinetocore, como a célula nervosa, receberia o estímulo e o transformaria em impulso que o corpo do cromossômio conduziria à guisa de axônio. O cromossômio destituído de cinetocore seria como o axônio desligado da célula

nervosa, incapaz de atividade própria. Poderia, porém, conservar uma atividade residual, que mais cedo ou mais tarde se esgotaria. Cabe mais uma vez aqui o paralelo com o neurônio. O impulso que percorre o axônio não se serve dele como um mero instrumento passivo de transporte. A Fisiologia, por meio dos seus métodos, demonstrou que o impulso traduz reações que atestam a coparticipação ativa do axônio e das quais resultam substâncias químicas que chegando, por exemplo, a um músculo, seriam capazes de promover a contração. O corpo do cromossômio poderia ser ativado da mesma maneira pelo impulso partido do cinetocore. E assim como o axônio continua a conduzir por um certo tempo um impulso depois que o estímulo foi suprimido, assim também os fragmentos cromossômicos poderão conservar por tempo variável um resíduo da atividade que lhes conferira o cinetocore

e tanto mais se admitirmos que essa atividade seja, como no axônio, o produto de reações químicas.

Em um trabalho anterior (PIZA 1943a), procurando entender o comportamento dos fragmentos cromossômicos do *Steatococcus* produzidos pela ação dos raios-X, assumi a possibilidade de fragmentação também dos cinetocores, cujas partes se reuniriam aos fragmentos acêntricos dos cromossômios. Sem excluir aquela possibilidade, apresento agora esta outra da atividade residual, que permite igualmente explicar os fatos sem recorrer à idéia de cinetocore difuso. Acresce notar, que assim como um fragmento de Ameba, intelramente destituído de núcleo, pode manter-se em vida por muitos dias (até 30), também os fragmentos cromossômicos poderiam conservar-se ativos, por um tempo variável, na ausência do cinetocore. (Cf. WILSON 1925, pag. 659 e SUMMERS 1941).

A questão das fibras ao longo de todo o corpo dos cromossômios, apresentada como argumento em favor da inserção difusa, já foi por mim discutida relativamente ao *Tityus*. Nos cromossômios ortodoxos do impulso que vem do cinetocore escapa-se pelas extremidades livres, de sorte que a atividade do corpo, no que respeita à produção de fibras, fica restringida quase que exclusivamente à região cêntrica. Nos cromossômios providos de dois cinetocores terminais, a atividade do corpo, se bem que menor que a atividade das extremidades, pode ser suficientemente grande para permitir a formação de fibras. E nesse particular, poderia harmonizar o meu ponto de vista com os dos SCHRADER e sua escola, considerando os cinetocores como organelas localizadas, cuja atividade se traduz por um efeito difuso.

#### SUMMARY AND CONCLUSIONS

In this paper an account is given of the principal facts observed in the meiosis of *Euryophthalmus rufipennis* Laporte which afford some evidence in favour of the view held by the present writer in earlier publications regarding the existence of two terminal kinetochores in Hemipteran chromosomes as well as the transverse division of the chromosomes.

**Spermatogonial mitosis** — From the beginning of prophase until metaphase nothing worthy of special reference was observed. At anaphase, on the contrary, the behavior of the chromosomes deserves our best attention. Indeed, the chromoso-

mes, as soon as they begin to move, they show both ends pronouncedly turned toward the poles to which they are connected by chromosomal fibres. So a premature and remarkable bending of the chromosomes not yet found in any other species of Hemiptera and even of Homoptera points strongly to terminally localized kinetochores. The explanation proposed by HUGHES-SCHRADER and RIS for *Nautococcus* and by RIS for *Tamalia*, whose chromosomes first become bent late in anaphase do not apply to chromosomes which initiate anaphase movement already turned toward the corresponding pole. In the other hand, the variety of positions assumed by the anaphase chromosomes of *Euryophthalmus* with regard to one another speaks conclusively against the idea of diffuse spindle attachments.

**First meiotic division** — Corresponding to the beginning of the story of the primary spermatocytes cells are found with the nucleus entirely filled with leptonema threads. Nuclei with thin and thick threads have been considered as being in the zygotente phase. At the pachytene stage the bivalents are formed by two parallel strands clearly separated by a narrow space. The preceding phases differ in nothing from the corresponding orthodox ones, pairing being undoubtedly of the parasynaptic type.

**Formation of tetrads** — When the nuclei coming from the diffuse stage can be again understood the chromosomes reappear as thick threads formed by two filaments intimately united except for a short median segment. Becoming progressively shorter and thicker the bivalents sometimes unite their extremities forming ring-shaped figures. Generally, however, this does not happen and the bivalents give origin to more or less condensed characteristic Hemipteran tetrads, bent at the weak median region. The lateral duplicity of the tetrads is evident. At metaphase the tetrads are still bent and are connected with both poles by their ends. The ring-shaped diakinesis tetrads open themselves out before metaphase, showing in this way that were not chiasmata that held their ends together. Anaphase proceeds as expected. If we consider the median region of the tetrads as being terminalized chiasmata, then the chromosomes are provided with a single terminal kinetochore. But this it not the case. A critical analysis of the story of the bivalents before and after the diffuse stage points to the conclusion that they are continuous throughout their whole length.



Thence the chromosomes are considered as having a kinetochore at each end.

**Orientation** — There are some evidences that Hemipteran chromosomes are connected by chiasmata. If this is true, the orientation of the tetrads may be understood in the following manner: Chiasmata being hindered to scape by the terminal kinetochores accumulate at the ends of the tetrads, where condensation begins. Repulsion at the centric ends being prevented by chiasmata the tetrads orient themselves as if they were provided with a single kinetochore at each extremity, taking a position parallelly to the spindle axis.

**Anaphase separation** — Anaphase separation is consequently due to a transverse division of the chromosomes.

**Telophase and secund meiotic division** — At telophase the kinetochore repel one another following the moving apart of the centrosomes, the chiasmata slip toward the acentric extremities and the chromosomes rotate in order to arrange themselves parallelly to the axis of the new spindle. Separation is therefore throughout the pairing plane.

**Origin of the dicentricity of the chromosomes** — Dicentricity of the chromosomes is ascribed to the division of the kinetochore of the chromosomes reaching the poles followed by separation and distension of the chromatids which remain fused at the acentric ends giving thus origin to terminally dicentric iso-chromosomes. Thence, the transverse division of the chromosomes, that is, a division through a plane perpendicular to the plane of pairing, actually corresponds to a longitudinal division realized in the preceding generation.

**Inactive and active kinetochores** — Chromosomes carrying inactive kinetochore is not capable of orientation and active anaphasic movements. The heterochromosome of *Diactor bilineatus* in the division of the secondary spermatocytes is justly in this case, standing without fibrillar connection with the poles anywhere in the cell, while the autosomes are moving regularly. The heterochromosome of *Euryophthalmus*, on the contrary, having its kinetochores perfectly active, is correctly oriented in the plane of the equator together with the autosomes and shows terminal chromosomal connection with both poles. Being attracted with equal strength by two opposite poles it cannot decide to the one way or the other remaining

motionless in the equator until some secondary causes (as for instances a slight functional difference between the kinetochores) intervene to break the state of equilibrium. When nothing interferes to aide the heterochromosome in choosing its way it distends itself between the autosomal plates forming a fusiform bridge which sometimes finishes by being broken. Ordinarily, however, the bulky part of the heterochromosome passes to one pole.

**Spindle fibers and kinetic activity of chromosomal fragments** — The kinetochore is considered as the unique part of the chromosome capable of being influenced by other kinetochore or by the poles. Under such influence the kinetochore would be stimulated or activated and would elaborate a sort of impulse which would run toward the ends. In this respect the chromosome may be compared to a neuron, the cell being represented by the kinetochore and the axon by the body of the chromosome. Due to the action of the kinetochore the entire chromosome becomes also activated for performing its kinetic function. Nothing is known at present about the nature of this activation. We can however assume that some active chemical substance like those produced by the neuron and transferred to the effector passes from the kinetochore to the body of the chromosome running down to the ends. And, like an axon which continues to transmit an impulse after the stimulating agent has suspended its action, so may the chromosome show some residual kinetic activity even after having lost its kinetochore. This is another explanation for the kinetic behavior of acentric chromosomal fragments. In the orthodox monocentric chromosomes the kinetic activity is greater at the kinetochore, that is, at the place of origin of the active substance than at any other place. In chromosomes provided with a kinetochore at each end the entire body may become active enough to produce chromosomal fibers. This is probably due to a more or less uniform distribution and concentration of the active substance coming simultaneously from both extremities of the chromosome.

#### LITERATURA CITADA

- CARLSON, J. G. 1941 — Effects of X-radiation on Grasshopper chromosomes. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 9 : 104-112.
- GEITLER, L. 1937 — Die Analyse des Kernbaus und der Kern-

- teilung der Wasserläufer *Gerris lateralis* und *Gerris lacustris* (Hemiptera-Heteroptera) und die Somadifferenzierung. *Zeit. Zellf. mik. Anat.* 26:641-672.
- GETTLER, L. 1938 — Chromosomenbau. Borntraeger, Berlin.
- HUGHES-SCHRADER, S. 1942 — The chromosomes of *Nautococcus schraderae* Vays. and the meiotic division figure of male *livelinae* coccids. *J. Morph.* 70: 261-299.
- HUGHES-SCHRADER, S. 1944 — A primitive coccid chromosome cycle in *Puto* sp. *Biol. Bul.* 87: 167-176.
- HUGHES-SCHRADER, S. and H. RIS 1941 — The diffuse spindle attachment of coccids, verified by the mitotic behavior of induced chromosome fragments. *J. Exp. Zool.* 87: 429-456.
- MC CLINTOCK, B. 1941 — Spontaneous alterations in chromosome size and form in *Zea mays*. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology.* 9: 72-81.
- PIZA, S. de TOLEDO, Jor. 1939 — Comportamento dos cromossômios na primeira divisão dos espermatócitos do *Tityus bahiensis* Sc. *Genet.* 1: 255-261.
- PIZA, S. de TOLEDO, Jor. 1941 — Chromosomes with two spindle attachments in the brazilian scorpion (*Tityus bahiensis* Perty). *J. Hered.* 32 : 423-426.
- PIZA, S. de TOLEDO, Jor. 1943 — Meiosis in the male of the brazilian scorpion *Tityus bahiensis*. *Rev. de Agric.* 18 : 249-276.
- PIZA, S. de TOLEDO, Jor. 1943a — The uselessness of the spindle fibers for moving the chromosomes. *Am. Nat.* 74 : 422-462.
- PIZA, S. de TOLEDO, Jor. 1943b — Fatos velhos e novos em favor da teoria do cromossômio-unidade. *Rev. de Agric.* 18 : 191-207.
- PIZA, S. de TOLEDO, Jor. 1944 — A case of spontaneous end-to-end permanent union of two non-homologous chromosomes in the brazilian scorpion *Tityus bahiensis* accompanied by irregularities in pairing. *Rev. de Agric.* 19: 133-147.
- PIZA, S. de TOLEDO, Jor. 1945 — Estudos citológicos em Hemipteros da família Coreidae. *An. Esc. Sup. Agric. "Luiz de Queiroz"* 2 : 119-148.
- PIZA, S. de TOLEDO, Jor. 1945a — Comportamento do heterocromossômio em alguns Ortópteros do Brasil. *An. Esc. Sup. Agric. "Luiz de Queiroz"* 2 : 173-207.
- RIS, H. 1942 — A cytological and experimental analysis of the meiotic behavior of the univalent X chromosome in the

- bearberry aphid *Tamalia* (= *Phyllaphis*) *coweni* (Ckll).  
**J. Exp. Zool.** 90 : 267-330.
- SCHRADER, F.** 1935 — Notes on the mitotic behavior of long chromosomes. **Gytol.** 6 : 422-430.
- SCRADER, F.** 1940 — The formation of tetrads and the meiotic mitose in the male of *Rhytidolomia senilis* Say (Hemiptera-Heteroptera). **J. Morph.** 67 : 123-141.
- SUMMERS, F. M.** 1941 — The Protozoa in connection with morphogenetic problems. In *Protozoa in biological research*, by Calkins and Summers. **Col. Un. Press.** Pag. 772-817.
- WILSON, E. B.** 1925 — *The cell in development and heredity.* Macmillan, New York.