

DIFERENCIAÇÃO MORFOLÓGICA DAS GÔNADAS EM LARVAS DE *DERMATOBIA HOMINIS* (DIPTERA: CUTEREBRIDAE)

EDY DE LELLO, LUIS A. TOLEDO & ELISA A. GREGÓRIO

O trabalho descreve o desenvolvimento morfológico das gônadas, durante os três períodos larvais da Dermatobia hominis. Em larvas do 1º e 2º instar com a metodologia empregada, de dissecação sob lupa, foi impossível individualizá-las, mas elas aparecem nos cortes totais dessas larvas, como um pequeno aglomerado celular envolto por uma túnica acelular, medindo ao redor de 30 µm de diâmetro nas primeiras, e 54 µm nas segundas. Microscopicamente, apresentam células com dois tipos de núcleos, uns grandes arredondados e frouxos e outros menores, e ovóides; nas larvas mais jovens ambos os tipos nucleares se misturam enquanto que nas mais velhas os maiores permanecem no interior e os menores se ajeitam ao redor da gônada e entre os maiores. Anatomicamente a distinção entre testículo e ovário ocorre em larvas do 3º instar com peso a partir de 400mg.

A larva da *Dermatobia hominis*, conhecida vulgarmente pelo nome de berne no Brasil, desenvolve-se no subcutâneo de vários hospedeiros dos quais sem dúvida o principal é o gado bovino. Seus ovos são veiculados por outros dípteros (Morales, 1911, apud Pinto, 1930; Neiva & Gomes, 1917; Artigas & Serra, 1965), na superfície dos quais ocorre o desenvolvimento embrionário, o qual à temperatura de 25°C e 92,5% de umidade leva de 5 a 10 dias (Moya-Borja, 1966). Ao pousar o forético sobre o hospedeiro, as larvas abandonam o invólucro do ovo e penetram rapidamente através de um folículo piloso indo alojar-se no subcutâneo, mantendo um orifício respiratório com o exterior. A larva recém-nascida tem a cutícula esbranquiçada, mede de 1,0 a 1,6mm de comprimento por 0,3 a 0,6mm de largura; apresenta apenas uma abertura respiratória em cada espiráculo posterior e a região cefálica levemente mais larga. Segundo Moya-Borja (1966) esse 1º instar dura de 6 a 8 dias. Neiva & Gomes (1917) relatam que uma larva após 8 dias no subcutâneo do cão mede 4,3 por 1,0mm e pesa 3mg. No 2º instar começa o crescimento larval evidenciado pelo intumescimento dos 2º e 3º segmentos torácicos e dos quatro primeiros abdominais, enquanto que os posteriores continuam alongados; de acordo com Moya-Borja (1966) esse período dura de 10 a 16 dias. No 3º instar a larva cresce muito chegando a pesar 630mg quando em cachorros (Neiva & Gomes, 1917) até 890mg como encontramos entre as coletadas em bois. Ao final do período larval, deixam espontaneamente o hospedeiro para penetrar o solo onde pupam. A larva "madura" tem a cutícula amarelada e mede ao redor de 2 por 1 cm.

Não existem características externas que possam diferenciar a larva macho da fêmea. A única referência que encontramos a esse respeito é de Neiva & Gomes (1917) que após infestação experimental no cão afirmam que as larvas "maduras" pesando entre 614 a 632mg deram ímago fêmea e entre 467 e 494mg deram machos.

Neste trabalho analisamos o desenvolvimento morfológico das gônadas em todos os instares larvais.

Trabalho parcialmente financiado pela FAPESP (Proc. 04 Biol. 74/80) e realizado no Departamento de Morfologia, Instituto Básico de Biologia Médica e Agrícola – Universidade Estadual Paulista, 18600 Botucatu, São Paulo, SP, Brasil.

Recebido para publicação em 5 de setembro e aceito em 18 de novembro de 1983.

MATERIAL E MÉTODOS

Larvas foram extraídas, à mão, de gado naturalmente infestado no campo. Traçadas ao laboratório elas eram separadas em L₂ (larvas no 2º instar) e L₃ (larvas no 3º instar), uma vez que é muito difícil por esse procedimento conseguir L₁ (larvas no 1º instar). Estas eram conseguidas no laboratório, da seguinte maneira: as larvas “maduras” eram postas para pupar em caixas contendo uma camada de 5 a 7 cm de terra úmida. Após o nascimento das ímagos cerca de dois a três casais, juntamente com algumas moscas domésticas, eram transferidas para uma caixa de madeira de 35 x 35 x 35 cm com paredes de tela; no fundo da caixa era colocada uma fina camada de terra ou papel de filtro, um pequeno vidro cheio de algodão embebido em água para proporcionar umidade e algumas tiras de papel cruzando no sentido da altura para que as moscas nelas pudessem pousar. Os ovos quer tivessem sido depositados nas moscas domésticas, quer nas tiras de papel, eram removidos, com auxílio de um pincel, sobre lamínulas, as quais eram transferidas para uma câmara úmida em uma estufa a 27°C. As L₁ começavam a nascer a partir do 5º dia de incubação.

As L₂ e L₃ eram separadas em lotes de pesos semelhantes e dissecadas no mesmo dia ou no máximo até 24 horas após a coleta, tempo esse que conseguiam sobreviver muito bem. As L₁ logo após o nascimento, as L₂ e L₃ com peso abaixo de 200 mg foram fixadas inteiras e cortadas em série. As L₃ acima de 200 mg eram dissecadas sob a lupa, em solução fisiológica para insetos. Para tanto eram presas com um alfinete entomológico pela região cefálica, com a parte dorsal para cima, em placa de dissecção (placa de petri contendo uma mistura de cera e parafina), com uma tesoura para microdissecção era feito um corte longitudinal desde os espiráculos posteriores até a região cefálica, a cutícula era rebatida e presa lateralmente com alfinetes entomológicos. Para facilitar a localização e visualização das gônadas, gotejava-se sobre a larva assim aberta azul de metileno a 1:10.000. Uma vez localizadas, as gônadas eram desenhadas no local com auxílio da câmara clara; em outras ocasiões eram retiradas, juntamente com as estruturas vizinhas, transferidas para uma lâmina, e então desenhadas.

Para estudo histológico, as gônadas foram fixadas (Helly, Carnoy ou Bouin Alcolóico), incluídas, cortadas em série e coradas (Hematoxilina-Eosina, Tricrômico de Masson, PAS, Feulgen e VMP).

RESULTADOS

1 – Localização

Embora a bibliografia forneça informações a respeito da localização das gônadas nas larvas dos Diptera, sabemos que ela varia dentro das espécies. Em nosso material nas L₁ e L₂ só puderam ser localizadas em cortes de larvas totais. Puderam ser localizadas e dissecadas sob lupa em L₃ com peso superior a 200 mg. Conforme descrito em Material e Métodos, após cortada e rebatida a cutícula, ficavam expostos dois terços dorsais e posteriores da larva. Quanto mais idosa a larva, mais desenvolvida aparece uma densa camada de células do corpo gorduroso em forma de fitas largas em primeiro plano, cobrindo as vísceras. Descartada essa primeira camada, ficavam evidentes as porções do intestino médio e posterior, os túbulos de Malpighi, as porções posteriores das glândulas salivares, outras fitas mais profundas do corpo gorduroso e vários ramos traqueais. Existem dois troncos traqueais principais que correm lateralmente à parede interna larval, desde a abertura anal até os espiráculos anteriores. Desses troncos partem ramos secundários os quais vão se subdividindo à medida que penetram a intimidade dos tecidos. O segundo ramo secundário, de cada lado, desde a abertura anal, aprofunda-se em direção à região ventral, subdividindo-se em dois que podem ser chamados de interno e externo. O ramo interno atravessa uma fita do corpo gorduroso localizada no terço posterior da larva. É nesse local que se encontra a gônada. A coloração pelo azul de metileno ajuda sua localização e des-

taca um anel fibroso envolvendo a traquéia e ao mesmo tempo prendendo a gônada por sua porção posterior. Desse pólo destaca-se ainda delicado cordão que toma a direção medial e posterior da larva, perdendo-se entre as células do corpo gorduroso. Chamaremos porção posterior ou proximal da gônada aquela que está voltada para a parte posterior da larva e de anterior ou apical a região oposta. Os dois ramos traqueais secundários e as fitas de tecido gorduroso são sem dúvida pontos de referência importantes para a localização das gônadas.

2 – Desenvolvimento anatômico e histológico

Em cortes totais de L_1 , com cerca de $6 \mu\text{m}$ de espessura, as gônadas aparecem em 5 a 6 cortes sucessivos, como pequeno aglomerado celular envolto por material acelular. Algumas células têm núcleos arredondados, grandes e claros enquanto os demais são menores, levemente ovóides. O material amorfo que envolve a gônada continua pelo cordão que a prende ao ramo da traquéia.

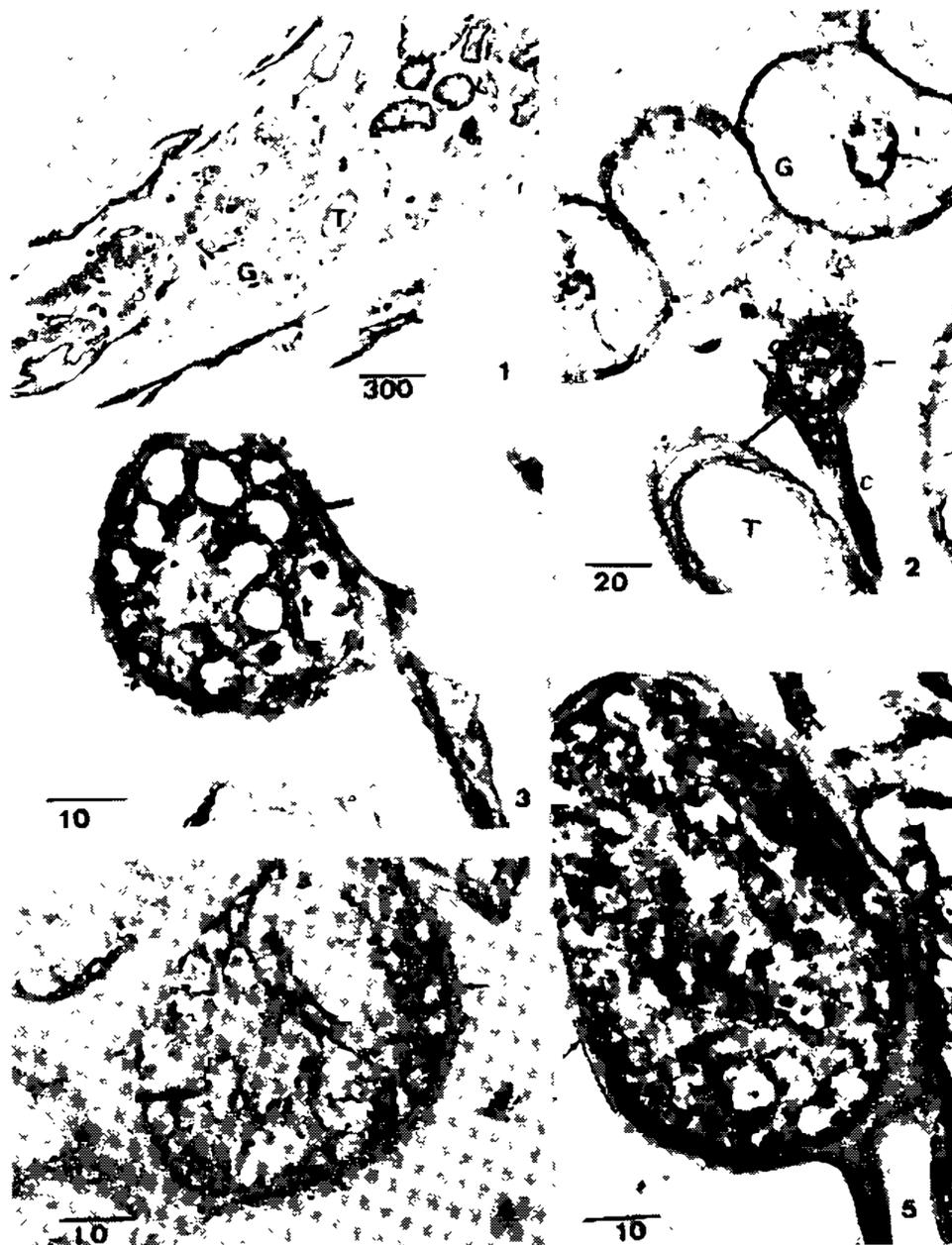
Das L_2 também foram examinados cortes totais e, naquelas pesando ao redor de 30mg, as gônadas aparecem em cerca de 9 cortes sucessivos de $6 \mu\text{m}$, donde podemos concluir que ela deve medir ao redor de $54 \mu\text{m}$ de diâmetro (Fig. 1). A gônada é envolvida por uma membrana acelular acidófila, sua túnica externa. Em determinados locais ela é contínua com a membrana que une as células do corpo gorduroso. Na porção basal da gônada, tal túnica continua-se por um cordão celular sólido; parte desse cordão envolve o ramo traqueal junto ao qual a gônada permanece, e outra porção se aprofunda no corpo gorduroso em direção póstero-interior do corpo animal (Fig. 2). Nessa figura ainda pode-se notar que ao corte a gônada é bem menor que uma célula do corpo gorduroso. Encontramos dois tipos fundamentais de células nas gônadas de larvas nessa fase: umas de núcleos arredondados grandes e claros, com a cromatina acolada à carioteca, medindo ao redor de $7 \mu\text{m}$ de diâmetro, e outras de núcleos ovóides medindo $3,5$ a $4 \mu\text{m}$. Os primeiros estão espalhados no interior e pertencem às células goniais enquanto que os outros ficam logo abaixo da túnica externa ou entre as células goniais e representam as células somáticas da gônada (Fig. 3).

Em larvas no 3º instar (L_3) pesando ao redor de 50mg, as gônadas são um pouco maiores que suas correspondentes L_2 pesando 30mg. Nessa fase além dos dois tipos celulares já descritos aparecem outros núcleos achatados que denominamos oblongos. Em algumas larvas, a gônada torna-se ligeiramente ovóide e mostra uma tentativa de separação em duas zonas, uma distal (aproximadamente um terço da região apical) e outra proximal. Os núcleos arredondados permanecem na zona proximal, os oblongos se ajeitam na periferia e no limite entre as duas zonas e os ovóides aparecem nas duas zonas (Fig. 4).

As L_3 pesando entre 100 e 200mg, ainda possuem corpo alongado e a cutícula clara. O corpo gorduroso é formado por células claras e transparentes medindo cerca de $200 \mu\text{m}$. Nelas, a gônada aparece como um ponto impossível de ser dissecada. Ao corte algumas apresentam forma ovóide medindo de $75 \times 50 \mu\text{m}$ envoltas pela túnica acelular com cerca de $3 \mu\text{m}$ de espessura. Os três tipos de núcleos permanecem, sendo os maiores ou goniais arredondados com mais ou menos $7 \mu\text{m}$ de diâmetro e espalhados por toda a gônada, os oblongos revestem internamente a gônada e os ovóides misturam-se com as células goniais (Fig. 5).

Em espécimes pesando entre 250 e 300mg, enquanto cada célula de tecido gorduroso mede cerca de $300 \mu\text{m}$ a gônada é uma pequena esfera, medindo ao redor de $100 \mu\text{m}$ de diâmetro (Fig. 6).

Nas larvas pesando entre 350 a 400mg, enquanto o corpo gorduroso continua praticamente inalterado, a gônada cresce, medindo cerca de $200 \mu\text{m}$, permanecendo sempre presa ao anel que envolve a traquéia e sobre as células do corpo gorduroso (Fig. 7). Ao corte observa-se que ela é revestida pela túnica acelular sob a qual existe uma camada



Abreviaturas usadas nas figuras: c = cordão celular sólido; g = gônada; i = intestino; o = ovário; t = testículo; ob = células oblongas no limite entre a zona apical e basal; G = célula do tecido gorduroso; T = traquéia; seta menor = túnica externa; seta maior = célula gonial. Escala em micrômetros.

Fig. 1 - Corte longitudinal em larva de 2º instar pesando 30mg; a seta indica uma das gônadas e sua relação com as demais estruturas da larva. Fig. 2 - Pormenor da Fig. 1. Fig. 3 - Corte passando pelo centro da gônada de uma larva em 2º instar pesando 30mg. Fig. 4 - Corte passando pelo centro da gônada de uma larva em 3º instar pesando ao redor de 50mg. Fig. 5 - Corte passando pelo centro da gônada de uma larva em 3º instar pesando ao redor de 200mg.

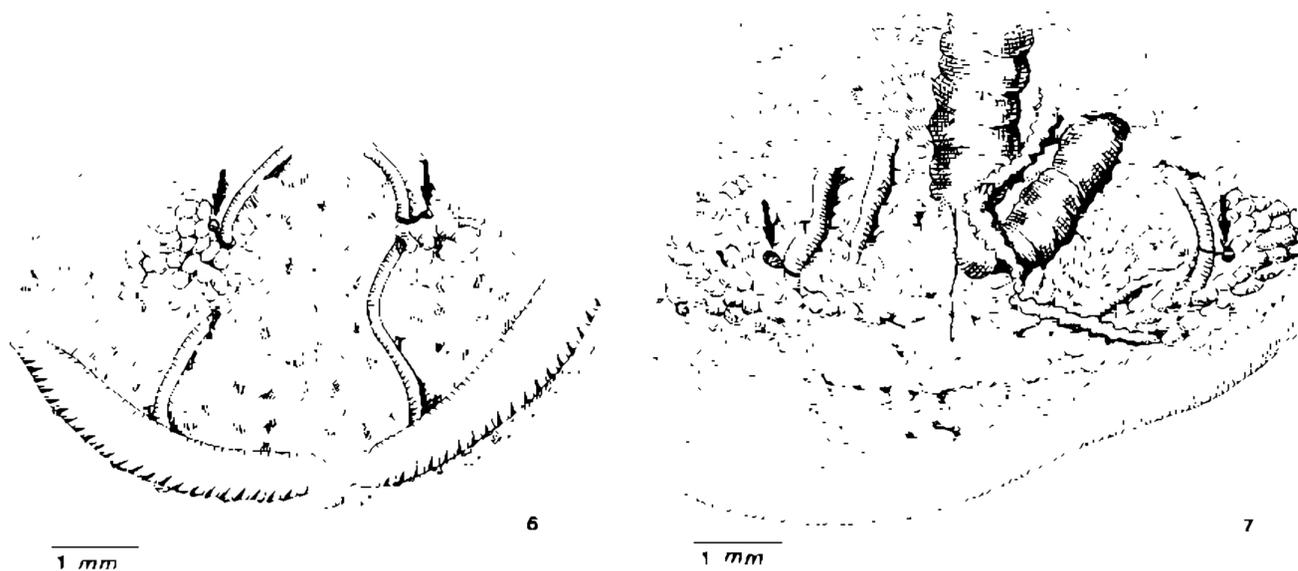


Fig. 6 - Esquema mostrando a localização e tamanho das gônadas (setas) em larva no 3º instar pesando entre 250 a 300mg. Fig. 7 - Esquema mostrando a localização e tamanho das gônadas (setas) em larva no 3º instar pesando entre 350 e 400mg.

de núcleos oblongos e condensados, dando a impressão de formar um epitélio pavimentoso; internamente misturam-se núcleos grandes arredondados (goniais) e ovóides (somáticos) (Fig. 8).

Larvas pesando entre 400 e 500mg têm corpo ovóide e a cutícula bem amarelada. O corpo gorduroso é bem desenvolvido não havendo, entretanto, alteração do tamanho de cada célula. As gônadas chegam a medir de 200 a 250 μm e apresentam nítidas diferenças anatômicas. Algumas mantêm a forma arredondada ou levemente ovóide sem qualquer outra característica, enquanto que outras apresentam uma espécie de sulco no terço apical, o qual pode ser melhor notado quando se utiliza o corante vital durante a dissecação (Fig. 9). Os cortes passando pela porção mediana mostram que o sulco esboçado anatomicamente é formado histologicamente por células oblongas que se arranjam obliquamente ao eixo maior da gônada dividindo-a em duas zonas: uma apical compreendendo um terço do total da gônada e outra basal. Na zona apical, junto à delicada túnica que envolve a gônada, encontra-se vacúolos e núcleos em picnose, além de secreção acidófila entre as células. As duas zonas separadas pelo sulco possuem células de núcleos ovóides e arredondados sendo que na zona basal alguns núcleos apresentam degeneração (Fig. 10).

Em larvas com peso de 500mg, tidas já como maduras, encontramos definitivamente os dois tipos de gônadas. Uma de forma ligeiramente ovóide, de cor branca, homogênea, e medindo cerca de 350 μm de eixo maior por 300 μm de eixo menor: elas se desenvolverão em testículos (Fig. 11). Outras são ligeiramente maiores de forma elipsóide medindo ao redor de 500 μm de eixo maior por 300 μm de eixo menor e apresentando em seu terço superior um sulco que separa a gônada em duas zonas distintas: elas se desenvolverão em ovários (Fig. 12).

DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

As primeiras fases do desenvolvimento pós-embriônico das gônadas dos insetos têm sido relativamente pouco estudadas. A maioria dos trabalhos se refere ao desenvolvimento durante a fase de pupa (Bodenstein, 1950; Guynot & Naville, 1933; Dureau-Hagege, Lender & Sauzin, 1963; King, Robinson & Smith, 1956; Perje, 1948; Ramade, 1962 apud Leloup, 1974; King, 1970 e muitos outros). Com referência aos Diptera em particular talvez seja o trabalho de Aboim (1945), com *Drosophila melanogaster*, o primeiro a esboçar a evolução histológica das gônadas desde as primeiras fases. Nada existe na literatura com referência à *D. hominis*, provavelmente devido às dificuldades que se tem para estudá-la.

Compararemos nossos resultados com alguns da literatura. Escolhemos para tanto as descrições de outras quatro espécies de Diptera: a *Hipoderma bovis* e a *Hipoderma lineatum*; a *Calliphora erythrocephala* e a *Drosophila melanogaster*. As duas primeiras por se tratar também de um parasita do gado; a *C. erythrocephala* que tem sido objeto de muito estudo e a *D. melanogaster* por ser provavelmente o díptero mais estudado no laboratório, sob todos os aspectos, principalmente no que diz respeito às gônadas.

Em nenhuma das três primeiras espécies foi diferenciado o sexo em L₁, seja do ponto de vista anatômico, seja histológico, embora Leloup (1974) adiantasse que em *Calliphora* as gônadas que estavam “dentro” do corpo gorduroso se desenvolviam como testículos enquanto outras que apareciam “sobre” as células do corpo gorduroso se desenvolviam como ovários. As referências sobre *Drosophila* são diferentes, e Cooper (1950) demonstra que pode-se facilmente distinguir os sexos em larvas recém-nascidas observadas intactas e vivas sob lupa. Segundo o mesmo, pode-se ver por transparência da cutícula o par de gônadas no terço posterior da cavidade larval; o testículo é duas vezes maior que o ovário, mais transparente e de forma mais ovóide.

O mais minucioso exame externo da larva da *Dermatobia* em todas as suas fases não permitiu que definíssemos os respectivos sexos.

Histologicamente Aboim (1945) diferencia as gônadas de *Drosophila* em L₁ afirmando que o testículo é inteiramente envolvido por um delicado envelope ou túnica externa que exhibe alguns núcleos achatados e que continua entre as células adiposas; no

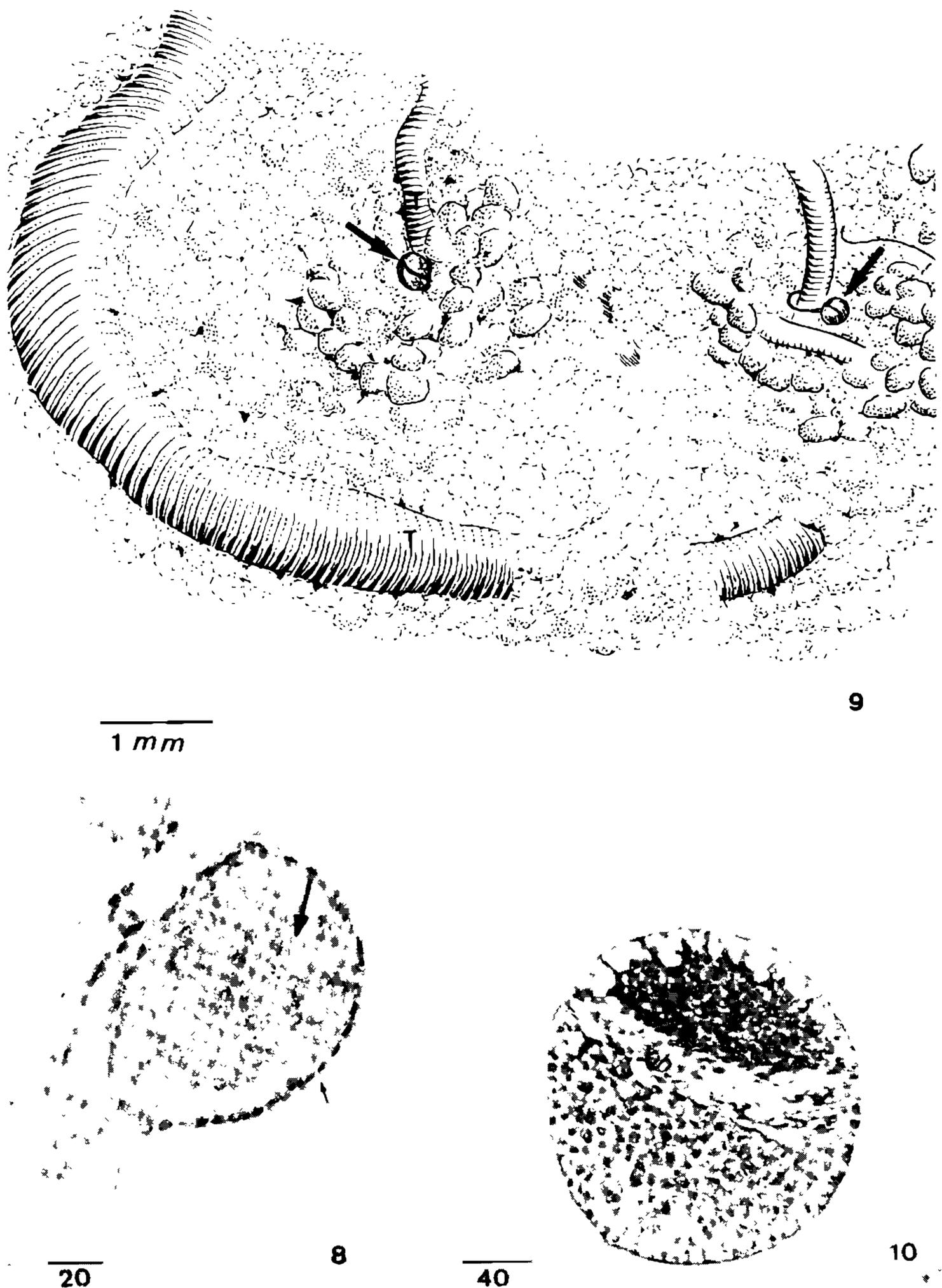


Fig. 8 – Corte longitudinal passando pelo primeiro terço da gônada de larva no 3º instar pesando entre 350 a 400mg. Fig. 9 – Esquema mostrando a localização e tamanho das gônadas (setas) em larva no 3º instar pesando entre 400 e 500mg. Fig. 10 – Corte longitudinal passando pelo centro da gônada referida na Fig. 9.

pólo posterior da gônada essa túnica forma uma espécie de cordão que penetra o corpo gorduroso. Descreve ainda quatro tipos celulares, as apicais formando pequeno conjunto na porção distal do testículo, as espermatogônias logo abaixo das apicais, em seguida os

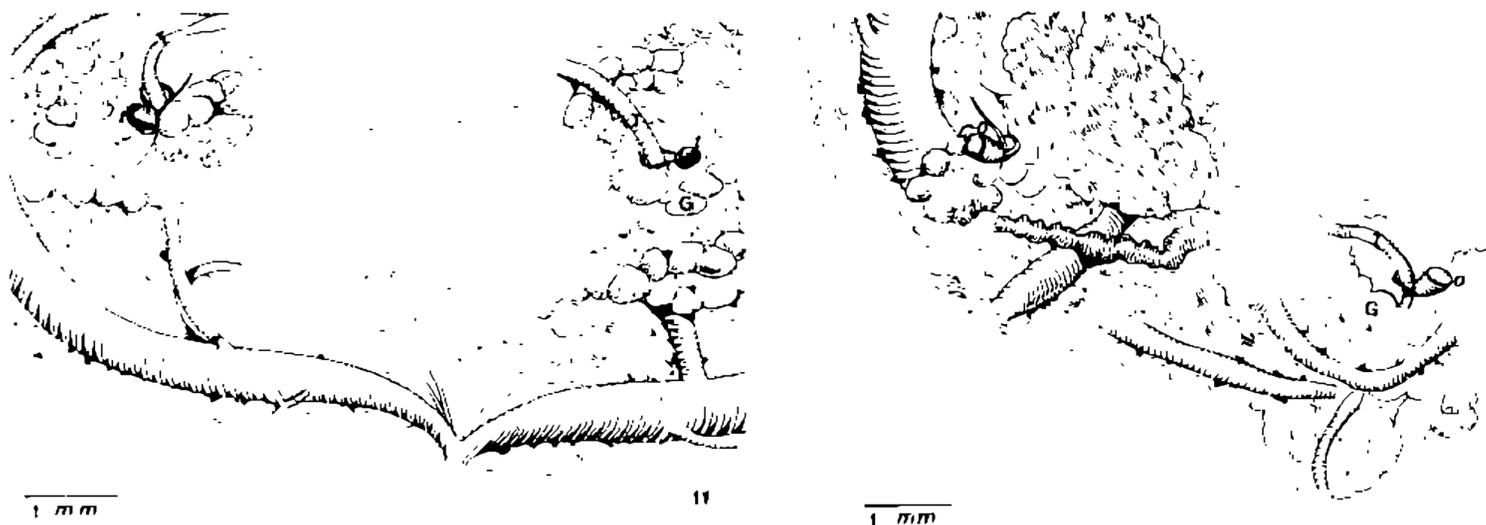


Fig. 11 – Esquema mostrando a localização e tamanho dos testículos em larva no 3º instar pesando entre 500 e 550mg. Fig. 12 – Esquema mostrando a localização e tamanho dos ovários em larva no 3º instar pesando entre 500 e 550mg.

espermátocitos arranjados mais ou menos em cistos e finalmente as células da calota, também formando pequeno conjunto na porção basal da gônada. Para os ovários descreve dois tipos de células, as goniais, grandes, irregularmente esféricas ou poliédricas, espalhadas por toda a gônada e as somáticas, bem menores, que se dispõem na periferia da gônada e entre as células germinativas, dividindo-as em grupos celulares.

Boulard (1967) descreve três tipos celulares nas gônadas de *L₁* de *Hipoderma*: as goniais, grandes de núcleos arredondados e dois tipos somáticos, denominadas ovóides e oblongas; estas últimas se arranjam sob uma bainha externa que envolve a gônada enquanto que as outras duas se misturam em seu interior. Nossas observações em *Dermatobia* são mais concordantes com as de Leloup (1974) para *Calliphora* onde o mesmo descreve nessa fase apenas dois tipos celulares: as germinativas, de núcleos grandes arredondados e as somáticas de núcleos ovóides que se misturam sob uma túnica externa. Do pólo basal da gônada, se prolonga o interior do corpo do animal um cordão celular sólido, chamado de “cordão genital” por Leloup (1974) e de “ligamento superior” por Boulard (1967).

Enquanto ainda não distinguimos os sexos em larvas de *Dermatobia* durante todo o 2º instar, Leloup (1974) e Boulard (1967) o fazem em seus respectivos objetos de estudo. Assim, o primeiro descreve que as gônadas das *L₂* jovens (com cerca de 4mg) diferem das *L₁* em *Calliphora* pelo tamanho, que aumenta cerca de cinco vezes, e por um notável arranjo dos dois tipos celulares, quando as somáticas tendem a formar um amontoado em um dos pólos da gônada. Ao final dessa fase, em larvas com 10mg, as gônadas que permanecem sobre o tecido gorduroso tomam o esboço de um ovário com forma globulosa enquanto que as que permanecem no interior do mesmo tornam-se piriformes esboçando os testículos.

Em *Hipoderma*, segundo Boulard (1967), a organogênese das gônadas se inicia em *L₂*, embora ainda no princípio desta fase não se consiga distinguir os sexos histologicamente. Isso torna-se possível a partir da metade desse período quando se nota a evolução precoce do testículo com o acúmulo das células somáticas ovóides nos dois pólos, basal e apical, e as oblongas revestindo internamente a gônada e separando as células apicais das demais. Ao final do 2º instar o testículo já é caracterizado por apresentar três zonas denominadas apical, subapical e basal. As células somáticas oblongas permanecem sob a bainha externa do testículo e contribuem para formar a bainha interna do mesmo; também constituem um extrato celular fino que isola na porção apical as células ovóides. Estas por seu turno estarão localizadas na porção acima referida e receberão o nome de células apicais e se vacuolizarão mostrando nos vacúolos secreção PAS⁺. Na zona subapical ou central, essas células se misturam com as goniais e recebem o nome de células inters-

ticiais e tornam-se distintas das primeiras. À medida que o estágio progride essas células se acolam a uma célula gonial tomando o aspecto de uma célula cística. As células somáticas que se acumulam na porção basal da gônada darão origem às células do espermiduto. Em L₂ o ovário da *Hipoderma* mantém o estado indiferenciado mais tempo que o testículo.

Nesse período de L₂, segundo Aboim (1945), as gônadas da *Drosophila* continuam com as características de L₁ apenas aumentando de tamanho. Em L₃ as células do ovário se arranjam de maneira a dividir a gônada em duas regiões, uma constituindo o terço apical com células pequenas somáticas e outra ocupando o resto do ovário onde ficam as células goniais.

O 3º instar é sem dúvida o decisivo para a caracterização dos sexos em *Dermatobia*, para a caracterização do ovário de *Hipoderma* e *Drosophila* e total nitidez dos dois sexos de *Calliphora*.

Conforme mostram nossos resultados, as gônadas durante o 3º instar em *Dermatobia* crescem de 50 µm para 500 µm. Esse crescimento é também acompanhado de modificações externas conforme referido nos resultados. Aquela que vai se desenvolver em ovário apresenta um sulco que é oblíquo ao eixo ântero-posterior da gônada separando-a em um terço apical e dois terços proximais. A que vai desenvolver em testículo mostra-se arredondada ou levemente ovóide sem sulcos externos ao fim do período larval.

Essa organogênese é gradual e pode ser seguida à medida que as larvas aumentam seu peso. Já nas menores larvas desse período foi possível distinguir nas gônadas três tipos de células: as de núcleos redondos, grandes e claros, com a cromatina junto à membrana nuclear que são as gônias e as com núcleos ovóides e oblongos que são as somáticas. Em algumas gônadas tais núcleos se arranjavam de maneira a iniciar uma separação da mesma em duas zonas (Fig. 4). Como algumas gônadas mostram a separação e outras não, supomos que esta separação seja o início de diferenciação do ovário.

Com mais precisão a diferenciação se caracteriza nas L₃ acima de 350mg. Os ovários da *Dermatobia* nesta fase são comparados aos de *Hipoderma* quando ainda estão no início de L₃ mas perfeitamente correlacionadas em aspecto e grau de desenvolvimento às gônadas da *Calliphora*.

Em *Dermatobia* a diferenciação do testículo não é precoce em relação à diferenciação do ovário como acontece em *Hipoderma*. Ao contrário, além de crescer menos não há ainda um arranjo interno celular dentro do mesmo.

Podemos concluir que a caracterização morfológica das gônadas pode ser feita após dissecação apenas no 3º instar e com segurança naquelas com peso superior a 400mg.

SUMMARY

Morphological development of the gonads during the three larval instars of *Dermatobia hominis* is described. It was impossible to individualize the gonads on the first (L₁) and second (L₂) instars, by dissection under stereoscopic microscope. They appear in whole sections, as a small cellular cluster surrounded by a tunica, not exceeding 30 µm in diameter in L₁ and 60 µm in L₂. Histologically they show two types of cells, one with large round nuclei and other with small ovoid ones; these latter are located under the tunica and among the former. In the third instar the larvae grow considerably and gain weight from 50 to 900mg. In larva weighting between 100 to 200mg, under the stereoscope the gonads appear as a small dot; in larvae weighting between 250 to 350mg they appear as two transparent spheres of approximately 100 µm of diameter. The anatomical distinction between testicle and ovary is only possible in larvae weighting 400mg or more. This anatomical distinction is followed by rearrangements of the different types of cells.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABOIM, A.N., 1945. Développement embryonnaire et post-embryonnaire des gonades normales et agamétiques de *Drosophila melanogaster*. *Rev. Suisse Zool.*, 52(3) :53-154.
- ARTIGAS, P.T. & SERRA, R.G., 1965. Portadores de ovos de *Dermatobia hominis* (L.Jr. 1781). Atualização da lista de foréticos com enumeração de novos agentes transmissores do "berne". *Ci e Cult.*, 17(1) :21-32.
- BODENSTEIN, D., 1950. The postembryonic development of *Drosophila*. In Demerec, M. ed. "Biology of *Drosophila*" :275-367, New York & London.
- BOULARD, C.H., 1967. Étude du développement post-embryonnaire des gonades d'*Hipoderma* (Diptere: Oestridae). Thèse du Doctorat 3^e cycle, l'Université de Paris.
- COOPER, K.W., 1950. Normal spermatogenesis in *Drosophila*, in Demerec, M. "Biology of *Drosophila*" :1-61, New York & London.
- DUVEAU-HAGEGE, J.R.; LENDER, T.H. & SAUZIN, M.J., 1963. Données sur l'ovogénèse de *Galleria melonella*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 88(4) :422-431.
- GUYNOT, E. & NAVILLE, A., 1933. Les bases cytologiques de la théorie du "crossing-over". Les premières phases de l'ovogénèse de *Drosophila melanogaster*. *La Cellule*, 42 :212-231.
- KING, R.G., 1970. Ovarian development in *Drosophila melanogaster*. Academic Press, New York & London, 227 pp.
- KING, R.G.; ROBINSON, A.C. & SMITH, R.F., 1956. Ovogenesis in adult *Drosophila melanogaster*. *Growth. USA*, 20(2) :121-157.
- LELOUP, A.M., 1974. Morphogénèse des gonades chez *Calliphora erythrocephala*. Étude descriptive. *La Cellule*, 70(1) :52-93.
- MORALES, R., 1911. El Nacional, in Pinto, C., 1930.
- MOYA-BORJA, G., 1966. Estudios sobre la biología morfología y esterilization del torsalo, *Dermatobia hominis* (L., Jr.). Tese M.S. Inst. Interamer., Ci Agrícolas de la OEA. Centro de Enseñanza y Investigación. Turrialba, Costa Rica.
- NEIVA, A. & GOMES, J.F., 1917. Biología da mosca do berne (*Dermatobia hominis*) observada em todas as suas fases. *An. Paulistas de Med. e Cirurgia*, 8(9) :197-209.
- PERJE, A.M., 1948. Studies in the spermatogenesis in *Musca domestica*. *Hereditas Lund*. 34 :209-232.
- PINTO, C., 1930. Tratado de Parasitologia. Arthropodes parasitas e transmissores de doenças. Livr. Papel e Letho. Typogr. Pimenta de Mello & C. Rio de Janeiro.
- RAMADE, F., 1962. Étude du développement post-embryonnaire du testicule et la spermatogénèse chez l'asticot de *Musca domestica* L. Thèse de la Faculté des Sciences de l'Université de Paris. Imprimerie Alençonnaise, Alençon, 63 pp.