

家蝇的卵子发生的研究

I. 家蝇卵子发生过程*

张宗炳 白琴华 孙勇如 李怀义 李绍民 苏大昆
(北京大学生物学系)

摘要 叙述了家蝇的卵子发生过程；根据卵室的形状与大小，卵室内卵母细胞的体积与营养细胞的比例，营养细胞核的变化，滤泡细胞的分化，边缘细胞的形成及卵壳形成等标准，将卵子发生分为了十一阶段，第一阶段在卵原区内，称为卵原囊，第二阶段为卵室形成，第三至第五阶段，卵室圆形，主要根据营养细胞核内染色体的形状划分，第六阶段卵室成椭圆形，并开始迅速生长；第七阶段卵母细胞占卵室四分之一，边缘细胞于此时发生。第八阶段卵母细胞占卵室三分之一，在营养细胞上的滤泡细胞开始退化至消失，营养细胞核出现灯刷染色体，第九阶段卵母细胞占卵室二分之一；第十阶段占四分之三，卵壳分泌形成，营养细胞开始退化。第十一阶段，营养细胞及滤泡细胞全部退化消失，形成卵。

描述了卵母细胞、营养细胞与核，滤泡细胞在发育各阶段中的变化，并讨论了其意义。

家蝇的卵子发生过程还没有人作过详尽的研究。Дербенева-Ухова (1952) 只提出了一个卵巢发育阶段的解剖学的描述。

由于近年来对于昆虫不育性药剂的研究都是以家蝇为材料，而多数不育性药剂的作用是对卵子发生过程的抑制；因此有必要对于家蝇卵子发生作详尽的组织学及细胞学观察。LaBrecque 等(1962)在证实了 Apholate 有不育的效果之后，曾初步观察了对卵巢发育的影响，但是他们没有详尽观察卵母细胞及辅助细胞的细胞学改变，也没有与正常情况的细胞学观察作比较。

本文只报导家蝇卵子发生研究的第一部分工作，主要为整个发生过程的不同阶段的划分与区别，以及卵母细胞、营养细胞和滤泡细胞在发生过程中的改变。

一、材料与方法

家蝇 *Musca domestica vicina* Macq. 是由北京西山采集来的，在室内已培养了 20 多代。家蝇饲养在 26°C 恒温室内。幼虫饲料用 100 克小米糠、4 克酵母、10 克奶粉加水配制；在以上量中放入约 400 卵、化蛹时一般可得到 300 多个蛹。成虫饲料用全脂奶粉、白糖和水，分别饲喂。在成虫羽化后第五天放入产卵槽，使其产卵。

家蝇雌虫在羽化后一定时间，在果蝇生理盐水 (Bodenstein, 1946) 中解剖出其卵巢。用 Bouin, Carnoy 及 FAA¹⁾ 三种固定液固定。后两种固定为对 Feulgen 染色之用，一般用 Bouin 固定后用铁苏木精染色，伊红复染。

* 潘维钧同志在研究中协助了实验及显微摄影，谨此志谢。

1) 福尔马林 4 份，95% 酒精 35 份，冰醋酸 1 份，蒸馏水 60 份。

二、觀察與結果

(一) 家蠅卵子發生階段

家蠅的卵子發生在本研究中劃為 11 個階段，其劃分的標準為：(1) 卵室的形狀與大小；(2) 卵室中卵母細胞與營養細胞的相對比例；(3) 營養細胞核的細胞學變化；(4) 濾泡細胞的增多與分化；(5) 其他特點，如邊緣細胞的發生，卵殼的形成等。

家蠅每一個卵巢有 40—60 個卵巢管。每個卵巢管可分為卵原區及卵室兩部分（圖 1）。卵原區近似橢圓形，它的前部是一堆未分化的分裂活躍的細胞（圖 2）。它的後部是卵原囊的形成部位。卵原囊有薄膜與其他細胞分開，卵原囊脫離卵原區出來後，即成為第一卵室。一般卵巢管中有 1—3 個卵室；只有當第一個卵排出以後，第二卵室才開始積累卵黃而長大。同一卵巢中，每個卵巢管的發育進度基本上是一致的。所以家蠅產卵有明顯的周期性。

1. 第一階段 第一階段就是卵室形成前的卵原囊（圖 3），還處在卵原區內。大小（平均寬度×長度）約 40 微米×40 微米。這個階段的特點是：(1) 濾泡細胞還沒有形成完整的一層，包圍着生殖細胞；(2) 營養細胞及卵母細胞還不易分別。理論上，一般在一個卵室內到最後應有卵母細胞一個，營養細胞 15 個。它們的核染色都很淺，每個核內有形狀不規則的染色質塊。濾泡細胞體積較前二者小，核較透明，但有清晰易見的核仁（圖 3）。

2. 第二階段 第二階段是卵室初步形成，濾泡細胞成為完整的一層，包圍了卵母細胞及營養細胞。大小（平均寬度×長度）為 45 微米×60 微米。在本階段中區分卵母細胞及營養細胞仍很困難，似乎後者的核染色較深，細胞體積較大。但是這一階段後期，由於卵母細胞的特殊位置（在卵室的下端），加上核內核仁比較明顯，便易于將其與營養細胞區分（圖 4）。在本階段中，濾泡細胞的大小幾乎與營養細胞相同。

3. 第三階段 由本階段起到第五階段，都凭營養細胞核的特徵來區分。這三個階段的卵室基本上還是圓形的，由第六階段起，才顯著地成為橢圓形。本階段的特徵是營養細胞核中具有許多直的或彎曲的染色質粗線條，染色很深，同時還能在核內看到嗜伊紅的細絲狀的染色網（圖 5），營養細胞的細胞質在本階段有明顯的增大，卵室大小為 60 微米×70 微米。

4. 第四階段 本階段的特徵是營養細胞核內染色質成了幾個小團塊，中間有細絲連接（圖 6、7）。卵室大小 60 微米×70 微米。

5. 第五階段 本階段內，營養細胞核內染色質塊開始分散，成為許多小顆粒，終於充滿了整個核，而成為海綿狀（圖 9、10）。卵室大小為 90 微米×90 微米。這時出現了第二卵室。

必須指出，由第四階段進入第五階段時，有許多過渡情況（圖 8）。特別是在同一個卵室內，有些營養細胞核尚處在第四階段，而另一些已完成分散而成海綿狀。由於這種過渡情況的存在，King 等（1956）曾在果蠅卵子發生中加了一個階段，即營養細胞核兩種情況都存在的階段。

6. 第六階段 由第六階段開始卵母細胞的增大就開始超出營養細胞，也即卵黃開始積累。本階段的主要特徵即卵室不再成圓形，而成為橢圓形（85 微米×130 微米）。濾泡細

胞在本阶段中成为有規則的一层，在开始时細胞分裂頻繁；到結束时开始出現初步的分化（即在卵母細胞周围的滤泡細胞逐漸变成柱形）（图 11, 12）。

7. 第七阶段 本阶段的卵母細胞已占有卵室的四分之一（图 13）；另一主要特征为滤泡細胞的分化，在营养細胞周围的成为鱗片上皮，而在卵母細胞周围的成为柱状上皮。本阶段的第三个重要特征即为边缘細胞的出現，它在营养室頂端发生（由滤泡細胞分化出来），逐漸移入营养細胞之間，最后到达卵母細胞上面（张宗炳等 1963）。卵室大小为 150 微米×240 微米，这时的第二卵室一般已达第四或第五阶段。

8. 第八阶段 本阶段中卵母細胞占卵室的三分之一左右。本阶段的主要特征是，在营养細胞上面的滤泡細胞基本上已退化消失（或成极薄的鱗片）；在卵母細胞周围的滤泡細细胞成为柱状（高达 30 微米），边缘細胞已处在卵母細胞及营养細胞之間（图 14、15）。营养細细胞核中出現灯刷染色体。卵室大小 180 微米×420 微米。

9. 第九阶段 这时卵母細胞占卵室二分之一，营养細细胞体积开始減退，滤泡細细胞也在高度上开始減退，边缘細细胞由两边长入（图 16、17）。卵室大小 200 微米×660 微米。

10. 第十阶段 卵母細细胞占卵室四分之三。但本阶段的主要特征为营养細细胞的核明显退化，由靠近卵母細细胞的一端开始，逐漸向頂端发展。核的形状失去圓滑的椭圓形，染色质浓集，随后核膜消失，細胞核內有时出現液泡（图 18、19），滤泡細细胞也由柱状成为正方形，分泌卵壳已开始。卵室大小为 205 微米×840 微米。第三卵室在此时形成；但第二卵室仍在第五阶段（图 19）。

11. 第十一阶段 卵母細细胞达到最大，占全部卵室（除了少量营养細细胞的殘余之外）。卵母細细胞的核膜最后消失，准备未来的成熟分裂。卵母細细胞外围的滤泡細细胞成为扁平上皮，最后也完全消失（图 20、21）。此时卵室大小即为整个卵的大小（205 微米×1110 微米）。

（二）卵室及卵母細细胞的体积增大

卵室是在第二阶段形成。卵室的平均长度及寬度在各阶段中如表 1。卵母細细胞在卵室中的比例在不同阶段中不同，主要的增长在第六阶段之后。它們的核的增长也見表 1。

表 1 卵室及卵母細细胞营养細细胞核在各阶段中的大小(微米)

阶段	卵室(微米)	卵母细胞(核)	营养细胞(核)	滤泡细胞(核)
1	40×40			
2	45×60	6.1×6.4	6.0×5.8	
3	60×70	7.0×8.2	8.8×7.0	3.5×4.4
4	60×75	8.8×10.5	10.5×10.5	3.5×3.5
5	90×90	10.0×9.5	10.6×12.3	3.5×5.8
6	90×130	18×19.3	19.3×28	3.5×6.7
7	150×240	23×26	44×35	
8	180×420	21×22	54×47	
9	200×660	27×36	52.5×81	
10	205×840	41×55	65×76	
11	205×1110		27×51*	

* 第十一阶段早期

假定用 King (1956) 所建議的公式, $V = 0.523w^2l$, 其中 w 为最大寬度, l 为最大长度, 那么卵室的体积增大, 由第二阶段到第十一阶段約增加了 350 倍。

(三) 卵母細胞在发育中的变化

卵母細胞从开始到成熟, 生长最大; 細胞核的体积, 由第二阶段(6.1×6.4)到第十阶段(55×41), 增加約 1,600 倍; 以其整个体积論, 增加約四万倍(由第二阶段的 10×10 到第十一阶段的 205×1110)。在第五阶段之前, 它們增长速度与营养細胞几乎相同, 但在第六阶段之后速度加快, 大大地超过了营养細胞。

卵母細胞核最初几乎占据整个細胞, 在第二阶段染色似較营养細胞核为深。但在第三阶段, 当营养細胞核中出現染色質块时, 它却只有均匀染色的細絲, 并有一非常明显的核仁(伊紅染色)。在第五、第六阶段中, 核仁在形状及数目上有显著的变化, 一般有多于一个的核仁(图 22), 或有核仁的增生現象。核的位置在靠近营养細胞一端; 細胞質自第六阶段开始有嗜碱性物質的积累, 到第九阶段可以明显看出这些物質的梯度分布, 說明其来源于营养細胞, 因此近营养細胞处染色最深。由第三阶段开始一直到第十阶段, 都能看到有 Fuelgen 染色阳性的异染質聚集(即假核仁, 图 15)。

在第七阶段及第八阶段中, 卵母細胞核往往失去了規則形, 核內明显的区分为一个透明部分及核質部分。第十阶段, 核的形状又恢复正常圓形或椭圓形, 同时核內出現許多細小的染色顆粒。第十一阶段終了时, 核膜消失只能看到細小染色顆粒集合; 同时大量的营养細胞質进入到了卵母細胞中(张宗炳等, 1963)(甚至于在特殊情况下在第九阶段有些营养細胞的核也能进入卵中)。

在第六阶段之后, 卵母細胞中常能看到副核(图 23), 一般只有一个。

(四) 营养細胞在发育中的变化

在第六阶段之前, 营养細胞与卵母細细胞的增长速度大致相同; 在这时间段中, 营养細胞的核較大, 約為細胞質的二分之一到三分之一左右。由第六阶段开始, 細胞質的增加超过了細胞核, 但是营养細细胞核一般比卵母細细胞核为大(表 1)。到第九阶段时, 核質体积的比例約为 1:5 之比, 到第十阶段就开始退化收縮。

由第二阶段到第五阶段之間, 营养細细胞核中染色質有显著的变化; 我們也基本上依据这些特征作为这几个阶段区分的标准。在第三阶段时为粗的线条状(图 5), 到第四阶段成为块状(图 6), 其中有細染色絲連接; 到第五阶段染色物質再分散, 終于成为海綿状(图 9)。此后这一情况一直維持到第八阶段。在 Feulgen 染色中, 后来的阶段染色更深, 說明了 DNA 可能有所增加。在第八、第九阶段中染色質成为灯刷染色体(图 14、15)。在果蝇中似乎这一阶段出現較迟(King 等, 1956)。同时在核中也出現了許多嗜伊紅的小体, 可能是副核仁。营养細细胞核在第九阶段达到最大体积, 与第一阶段相比, 約增大 2,000 倍左右。第十阶段开始看到核的固縮(图 19), 因此染色很深。第十一阶段早期还可看到縮成不規則小块的核(图 20), 后期则已消失。

除了核的变化之外, 細胞質的染色及其中的顆粒似乎也有規律地改变。在第六阶段之后, 嗜碱性物質逐渐增加, 因此染色变深。到第九阶段染色最深, 在这一阶段中可以看到这些物質流入卵母細细胞内。因而在卵母細细胞中看到染色物質的梯度分布(图 16)。

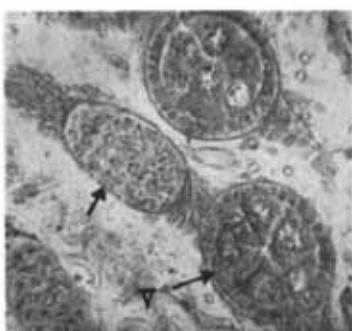


图1 家蝇卵巢管，显示卵原区，下面是一个处于第五阶段的卵室



图2 卵原区，显示细胞分裂
(中期相)

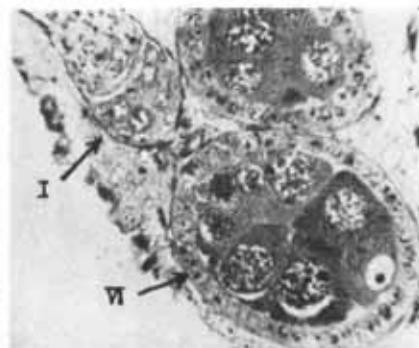


图3 卵子发生第一阶段(卵原囊)，
下面是一个处于第六阶段的卵室

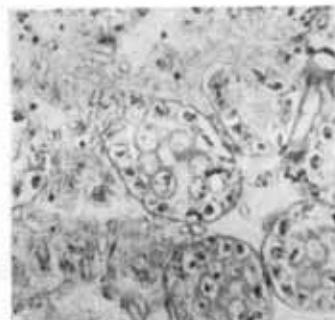


图4 卵子发生第二阶段，显
示外层滤泡细胞与内部营养
细胞大小大致相等

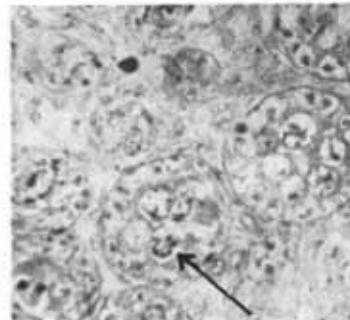


图5 卵子发生第三阶段。注意营养
细胞核中染色体成短线条状
(箭头所示)

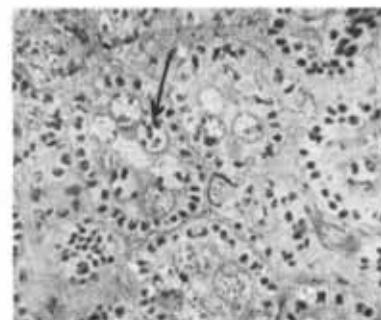


图6 卵子发生第四阶段。注意营养细
胞核中染色体结合成小团块，中间有细
丝相连(箭头所示)

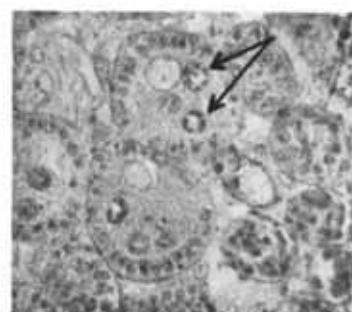


图7 卵子发生第四阶段后期，染色体
小团块开始分散(箭头所示)

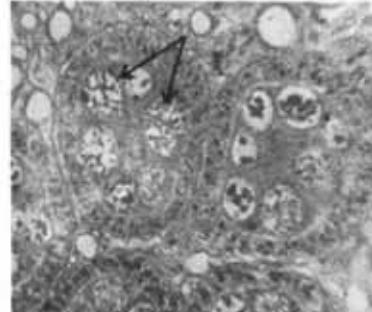


图8 卵子发生第四阶段到第五阶段
的过渡期，显示染色体进一步分散



图9 卵子发生第五阶段



图 10 卵子发生第五阶段后期, 显示营养细胞核的染色体成海绵状。注意滤泡细胞的增殖; 卵室逐渐成椭圆形



图 12 卵子发生第六阶段, 滤泡细胞尚未分化



图 11 卵子发生第六阶段。注意卵室已成为椭圆形



图 13 卵子发生第七阶段。注意滤泡细胞已分化, 卵细胞体积增大



图 14 卵子发生第八阶段, 显示营养细胞核中的灯刷染色体(箭头所示)

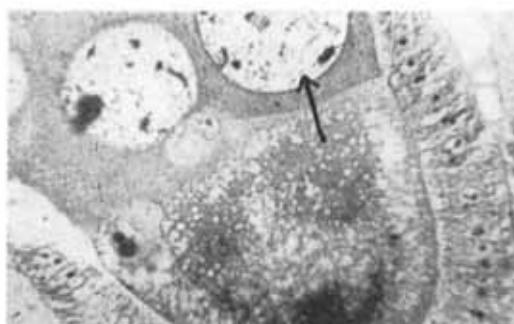


图 15 卵子发生第八阶段, 显示边缘细胞在中央, 卵母细胞核中有一个核仁及一个假核仁, 营养细胞核中有灯刷染色体(箭头所示)



图 16 卵子发生第九阶段, 显示卵母细胞中碱性物质的梯度分布

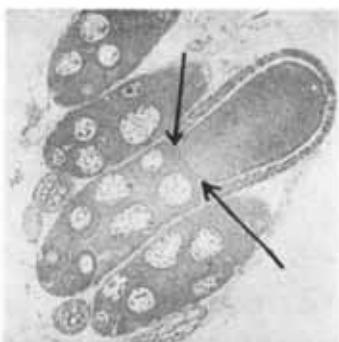


图 17 卵子发生第九阶段, 显示边缘细胞已由二边长入(箭头所示)



图 18 卵子发生的第十阶段显示营养细胞开始退化, 卵母细胞外周有一层嗜碱性物质

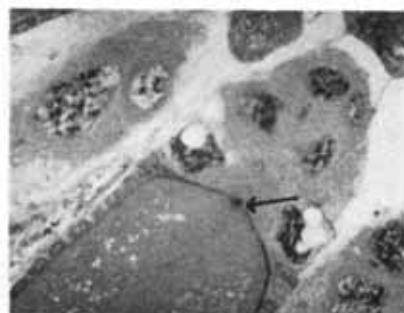


图 19 卵子发生第十阶段, 营养细胞进一步退化, 并显示营养物质由中间流入卵母细胞。注意第二卵室尚在第五阶段



图 20 卵子发生第十一阶段, 营养细胞残余尚存在



图 21 卵子发生第十一阶段



图 22 卵子发生第六阶段, 显示卵母细胞核中二个核仁



图 23 卵子发生第六阶段, 显示卵母细胞核外的副核

(五) 濾泡細胞的变化及边缘細胞的发生

濾泡細胞在卵原囊中首先出現，到第二阶段在卵室外部形成一圈。濾泡細胞在卵子发生过程中最特征的变化就是在第五阶段后期开始有活跃的細胞分裂，数目大为增多(图10)。这个細胞分裂在第四阶段中偶而也能看到。在第七阶段，濾泡細胞发生了分化(图13、14)，在营养細胞上层的成为鱗片状，厚度約1微米。在卵母細胞上层的成柱状，高度在第八阶段时达到30微米以上。第九阶段起，这些柱状的濾泡細胞也縮短成为方形(图17)，并有卵壳分泌(可能在第十阶段时才开始)。

濾泡細胞的核一般处于細胞中心。在卵原囊时期到第二阶段，核仁染色較深，細胞較小，因而易于与营养細细胞区分(图4)。自第三阶段开始，核內染色逐漸加深，呈現浓密的网状結構，充满核內。第五阶段，网状結構消失，此时出現各期分裂相。第六阶段之后，分裂相基本不見，核恢复如第一阶段的情况，其中有深染的核仁。有时还能看見类似无絲分裂的形象。

边缘細细胞是在第七阶段初期出現，在营养細细胞上层的濾泡細细胞中发生，那时营养細细胞上层的濾泡細细胞刚退化为鱗片状。这些边缘細细胞向內移动，終于到达卵母細细胞上面。它们逐漸展开，并且卵母細细胞外的濾泡細细胞同时向內长入，完成了对卵母細细胞的包围。我們将在下一报告中更詳尽地叙述这一过程，因为这个过程在其他昆虫中尚未有詳尽的报导；例如，在果蝇中，King (1956) 就未能觀察到这个过程。

三、討 論

(一) 卵子发生過程的阶段划分問題

King 等(1956)对果蝇卵子发生過程划分为14个阶段。我們对家蝇卵子发生過程只划分为11个阶段。主要的差別在于：(1) King 等的第五阶段，我們刪去了，这个阶段我們認為是第四与第六阶段之間的过渡情况，沒有特殊的特征，因此我們沒有把它单独列出作为一个阶段，因为同样的情况(如第七，第八阶段之間)也可以找到一些过渡情况，但是并没有单独分出来。(2) King 等的第十三及第十四阶段，我們沒有列入，而总归为我們的第十一阶段(相应于 King 等的第十二阶段)。因为家蝇卵的背部沒有附器，因此在营养細细胞退化尽，卵壳完成后即完成了卵子发生。

我們覺得这样的划分比較简单，并且各阶段的特征也比較分明。羽化后的雌蝇，卵巢管中只有一个卵室，一般正处于第五阶段。在以后五天中，发育到成熟(第十一阶段)。在第一卵室发育后(第五阶段后期)，第二卵室出現；在第一卵室发育到第七阶段时，第二卵室达到第四或第五阶段；在第一卵室发育到第十阶段时，第三卵室出現，但第二卵室仍在第五阶段。由此可見：各阶段发育所需的时间約为：

第一阶段到第五阶段开始	二天
第五阶段	一天
第六阶段到第八阶段	二天
第九阶段到第十一阶段	二天

更具体的把每一阶段的时间予以肯定，目前缺少足够的数据，同时也看到还有一定的个体差异。

(二) 营养細胞核的变化及其意义

由第二至第五阶段，我們主要是以营养細胞核的变化为区分特征的。在第八阶段，营养細细胞核內又出現了明显的灯刷染色体。許驥(1952,1953)在对果蝇的研究中，認為卵黃蛋白質的来源是由营养細细胞核合成的先成体所形成的；因此营养核的这一系列变化可能与营养物质的形成有关。許驥及 Hansen (1953)指出，在果蝇中，在卵子发生的第一与第二阶段中，染色体发生联会。大約在第三阶段染色体变粗了，因为每一个染色体复制而分裂为二个染色絲，即我們看到的粗线条(第三阶段)。这些成对的染色体然后延长，而彼此繞在一起，但是在末端依然連接在一起，因此造成了如第四阶段的情况，即染色細絲网連結了較大的染色块。在后一阶段中，这些染色体完全分开了，在細胞核中逐漸分散，成为了海綿状(第五阶段)。这个分散的染色絲到第八阶段出現了側环，表現为灯刷染色体。

許驥及 Hansen (1953) 認为在第五到第八阶段中(果蝇的第六到第九阶段)有 DNA 的增加；而染色体数目不增加。但是 Radkin (1955) 用分光光度計也研究了果蝇的营养細细胞染色体，显示出到側环发生时核酸并无增加。我們用 Feulgen 染色的初步結果看到，DNA 似乎是有增加的現象。

King 等(1956)由另一方面推論，营养細胞中染色体在第五到第八阶段中可能成为多綫期，并且也提出了 Stalker (1954) 在七种果蝇中觀察的結果为証明。在这同时，核內出現了許多核仁，而細胞質內嗜碱性物质也大为增加。这些嗜碱性物质极可能是 RNA，或部分是 RNA，因为姚鑫(1949)报导，果蝇营养細细胞質中的 RNA 在第七到第九阶段中逐渐增加，到第十阶段开始下降。但是在滤泡細胞中并无此下降現象。

我們在这次觀察中，觀察到了在营养細细胞中，細胞核到形成有灯刷染色体之前(第五到第八阶段中)，細胞質中确有嗜碱性物质的增多。但是我們沒有能鉴定营养細细胞中的这些嗜碱性物质是否为 RNA。但是由姚鑫的結果来比較，这是十分可能的。一般認為 RNA 与蛋白質合成有关，而核阮微粒則是蛋白質合成的中心。假如它們进入卵母細胞內，那么估計即为許驥(1952)所假設的卵黃蛋白質的合成中心或先成体。

我們还可以提出，卵母細胞內物质的积累恰好发生在营养細细胞細胞質中嗜碱性物质大量积累之后(这二种嗜碱性物质都是 Feulgen 阴性反应的)。在第五阶段之后，营养細细胞中出現这些物质；在第六阶段之后，卵母細细胞体积就迅速增长。这些嗜碱性物质的出現，正在营养細细胞核內染色体分散为海綿状时；也与一般所認為的，染色体只有伸展时才有积极的生理活动的說法相符合。而卵黃物质最大的增长期，又相应于灯刷染色体出現的时期。由此看来，营养細细胞的細胞核活动，是細胞質內物质合成的前奏，而后者又是卵母細胞中物质积累合成的先决条件。关于营养細细胞內的物质如何进入卵母細细胞中的过程，我們将在另一报告中更詳尽地說明(张宗炳等，1963)。

(三) 滤泡細细胞的变化与营养吸收

滤泡細细胞对于卵母細细胞的营养供給是肯定的。Ries (1932) 早曾报导，在蠅及食毛目昆虫中，滤泡細细胞及卵母細细胞的界限，在某一阶段可能消失，即滤泡細细胞中的物质完全进入卵母細细胞。Bonhag (1957) 在乳草蟾中，用組織化学方法証实了嗜苏丹物质直接由滤泡細细胞进入卵中。

根据我們的觀察可以肯定，滤泡細细胞与卵母細细胞的成长与营养供給有关，但其主要功

能可能不是营养物质的供应。因为我们在观察中只看到了：(1)在卵黄形成初期(第六阶段)，滤泡细胞发生了分化，包围卵母细胞的滤泡细胞迅速长大，而在营养细胞外围的滤泡细胞却退化为鳞状上皮；(2)在第七阶段，滤泡细胞的核都处于间期状态，停止了分裂。这时核内有一个较大的核仁。一般认为，间期核是能积极参与生理活动的；因此，卵黄合成时期与滤泡细胞的活动期似乎十分符合；(3)在卵黄合成的最盛期(第八及第九阶段)，在卵母细胞外面的滤泡细胞不仅体积最大，而且在细胞质内可以看到各种液泡。这在以前的阶段中是极少或没有看到的；到第十阶段，这些液泡又全部消失。液泡形成与消失必然是滤泡细胞有产物给出，但是其作用还不能肯定，也许这些产物进入了卵母细胞，作为一种营养物质，也许是卵壳分泌的先成体。

滤泡细胞可能对于营养细胞的物质供给也有关系。在营养细胞合成活动加强时(第六阶段以后)，在其上层的滤泡细胞成为鳞片状，这可能促使物质由血淋巴液中更容易进入营养细胞中。King & Wilson (1955) 用³²P的试验结果，似乎也说明了这一点。

(四) 卵母细胞的变化及其意义

卵母细胞在第一阶段中，染色体已发生了遗传重组；因此可以说，交换前的成熟分裂前期，大约在第二阶段之前已经完成(Plough, 1917)。我们所能观察到的，一般是一个网状的细胞核，其中有一个明显的Feulgen阳性反应的异染色质块(即假核仁)。自第三阶段到第十阶段中改变不大；主要的变化是染色网在某些阶段(如第六及第七阶段)看得清楚些，在第三及第四阶段不十分清楚。另一个变化是真核仁的改变，在第三阶段就有，但在第五及第六阶段中数目增多。这些变化可以看为在这时期中，卵母细胞也开始了自己的合成活动。

四、总 结

叙述了家蝇的卵子发生过程，把整个过程划分为十一个阶段，由卵原囊到成熟即将排出的卵为止。划分的根据是：卵室的形状、大小，卵室内卵母细胞的体积、与营养细胞的比例，营养细胞核的变化，滤泡细胞的分化以及边缘细胞的发生及卵壳形成等。叙述了卵母细胞、营养细胞及核、滤泡细胞在发育各阶段中的变化，并讨论了其意义。

参 考 文 献

- 张宗炳等 1963 家蝇卵子发生的研究 II. 卵母细胞与辅助细胞的关系。待发表。
 Дербенева-Ухова, В. П. 1952 Мухи и их эпидемиологическое значение. Медгиз.
 Bodenstein, D. 1946 Studies on the development of reproductive organs of *Drosophila melanogaster*. *Biol. Bull.* 91(2):288—94.
 Bonhag, P. F. 1955 Histochemical studies of the ovarian nurse tissues and oocytes of the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus*. II. *J. Morphol.* 97(2):283—306.
 Hsu, W. S. (许骥) 1952 The history of the cytoplasmic elements during vitellogenesis in *Drosophila melanogaster*. *Quart. J. Micro. Sci.* 93(2):191—206.
 Hsu, W. S. (许骥) 1953 The origin of the protein yolk in *Drosophila melanogaster*. *Quart. J. Micro. Sci.* 94(1):23—8.
 Hsu, W. S. (许骥) & R. W. Hansen 1953 The chromosome in the nurse cells of *Drosophila melanogaster*. *Cytologia* 18(3):330—42.
 King, R. C. et al 1956 Oogenesis in adult *Drosophila melanogaster*. *Growth* 20(2):121—57.
 King, R. C. & L. P. Wilson 1955 Studies with radiophosphorus in *Drosophila* V. The phosphorus balance of adult females. *J. Exp. Zool.* 130(1):71—82.

- LaBrecque, G. C. & P. B. Morgan 1963 The effect of Apholate on the ovarian development of houseflies. *J. econ. Ent.* 55(5):626—8.
- Ries, E. 1932 Die Prozesse der Eibildung und des Eiwachstums bei Pediculiden und Mallophagen. *Z. Zellforsch.* 16(3):314.
- Plough, H. H. 1917 The effect of temperature on crossingover in *Drosophila*. *J. exp. Zool.* 24(2):147—209.
- Rudkin, G. T. 1955 The ultraviolet absorption of puffed and unpuffed homologous regions in the salivary gland chromosomes of *Drosophila melanogaster*. (Abs) *Records Genetic Soc. of America* 24: 593.
- Stalker, H. D. 1954 Banded polytene chromosomes in the ovarian nurse cells of adult diptera. *J. Heredity* 45(2):259—64.
- Yao, T. (姚鑫) 1949 Cytochemical studies on the embryonic development of *Drosophila melanogaster*. *Quart. J. micro. Sci.* 90(4):401—9.

STUDIES OF OOGENESIS IN HOUSEFLY

I. STAGES OF OOGENESIS IN HOUSEFLY

CHANG, J. TSUNG-PING, PAI, C. H., SUN, Y. J., LI, H. Y., LI, S. M., & SU, T. K.
(*Department of Biology, Peking University*)

Eleven stages in the oogenesis of the housefly, *Musca domestica vicina* Macq. were distinguished and described respectively, basing upon: (1) the size and shape of the egg chamber, (2) the relative size of the oocyte and the nurse cells, (3) chromosomal changes in the nucleus of the nurse cell, (4) differentiation of the follicular cells, (5) formation of the border cell and (6) secretion of the egg shell. The first stage is still in the germarium, so named the germarial cyst; distinct egg chamber is formed in the second stage. Egg chambers of the 3rd to the 5th stage are round in shape, they are differentiated according to changes of chromosomes in the nurse cell nuclei. Egg chambers of the 6th stage are oval, this stage is the beginning of vitellogenesis, since the size of the oocyte increases rapidly after this stage. The oocyte of the 7th stage occupies approximately one fourth of the egg chamber, border cells make their first appearance in this stage. At the 8th stage, one third of the egg chambers is occupied by the oocyte, around which follicular cells become flattened and gradually degenerate; lampbrush chromosomes can be seen in nuclei of nurse cells at this stage. The oocyte of the 9th stage occupies about one half of the egg chamber, and that of the 10th stage three fourth of the egg chamber, egg shell secretion commences at 10th stage and completes at 11th stage, when nurse cells and follicular cells all degenerate and disappear.

The cytological changes of the oocyte, nurse cell and follicular cell were described for each stage, and their significance discussed.