

微生物遺傳學

D. G. CATCHESIDE

科學出版社

微生物遺傳學

D. G. Cateloeside 著

盛 祖 嘉 譯

科 学 出 版 社

1958

THE GENETICS OF MICRO-ORGANISMS

BY

D. G. CATCHESIDE

*Professor of Genetics, University of Adelaide
Formerly Reader in Plant Cytogenetics, University of Cambridge
Fellow of Trinity College, Cambridge*



LONDON

SIR ISAAC PITMAN & SONS, LTD.

D. G. CATCHESIDE
THE GENETICS OF MICRO-ORGANISMS

Sir Isaac Pitman & Sons, Ltd. London

內 容 提 要

全書共九章,第一章緒論,說明遺傳學所探討的問題以及微生物遺傳學的意義。第二章紅色面包霉及其他真菌的形式遺傳學分析。第三章突變與基因作用 主要以紅色面包霉為材料從基因突變對於生物合成影響的研究探討基因的作用。第四章適應與突變,同樣以紅色面包霉為材料說明自發突變和誘發突變並討論由於突變及選擇作用而發生的適應現象。第五章有性生殖體系,討論菌類及藻類的各種生殖體系 內容涉及性別的型式,它們的遺傳基礎以及性的表現和接合反應等等。第六、七、八、九這四章分別討論酵母菌,原生動物,細菌以及噬菌體的一些遺傳學問題。酵母菌和原生動物方面主要討論細胞質遺傳以及適應酶的問題;細菌和噬菌體方面則主要討論突變和重組合問題,其中以較短的篇幅介紹了細菌的轉化現象。

微 生 物 遺 傳 學

D. G. Catcheside 著

盛 祖 嘉 譯

*

科學出版社出版 (北京朝陽門大街117號)

北京市書刊出版業營業許可證出字第061號

北京西四印刷廠印刷 新華書店總經售

*

1958年10月第一版

書號:1472 字數:172,000

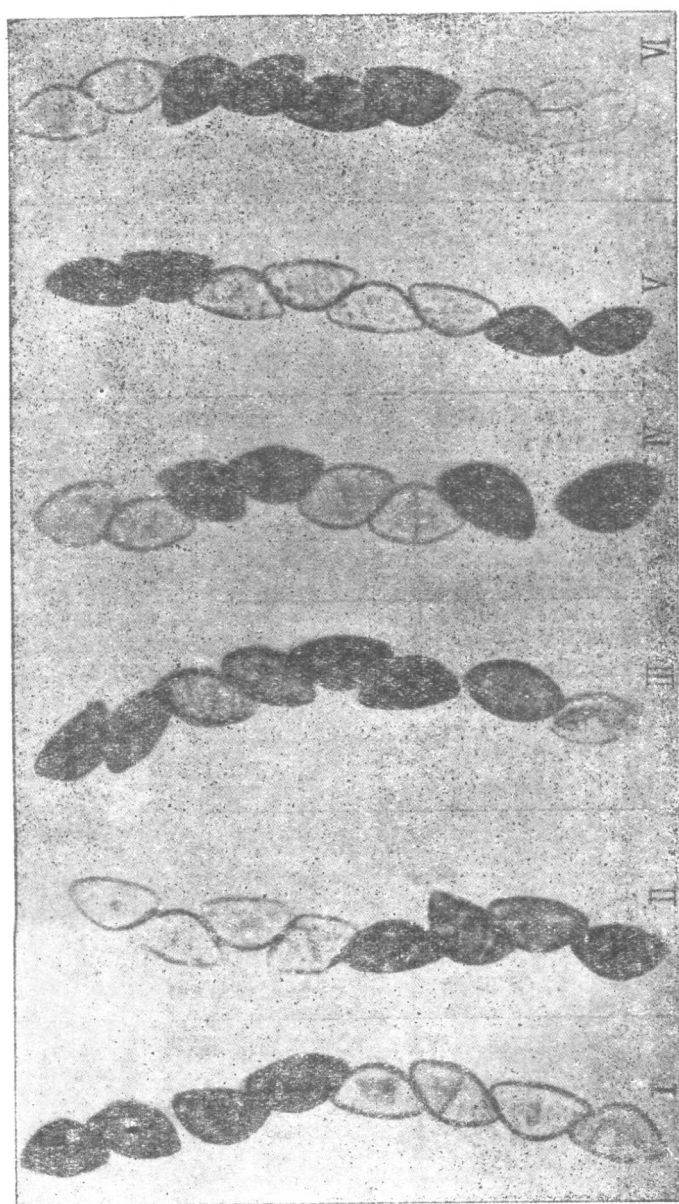
1958年10月第一次印刷

本:856×116 1/32

(京) 0000-2,080

印張:6 1/4 插頁:2

定價:(10)1.10元



Pombardia lunata, 显示灰色子囊孢子分离情形的子囊

目 录

前言

第一章	緒論	2
第二章	紅色面包霉以及其他真菌的遺傳學分析	5
第三章	突變和基因作用	35
第四章	適應和突變	63
第五章	有性生殖體系	79
第六章	酵母菌	102
第七章	原生動物	118
第八章	細菌	140
第九章	病毒	176
参考文献		186

前 言

本書是根据为專門研究微生物的生物化学家而講的一課写成的。其目的在對於微生物遺傳学的一般和專門問題方面介紹一些基本概念。所謂微生物是指一切可能、而且在自然界也經常由單个細胞进行無性繁殖的生物，它們包括多数叶狀植物(藻类和菌类)、原生动物和其他單細胞生物、細菌以及广义的單細胞生物——病毒。

这方面的研究在生物学上是十分重要的，一則由於遺傳学方法的应用可以帮助解决許多微生物学上的問題，可是更主要的是生物化学以及生理学和遺傳学的融合對於解决細胞中最神祕的基因变化以及基因作用方式等問題是必要的。在微生物中我們最容易找到既适合於遺傳学又适合於生物化学分析的材料。

我十分感謝各方面曾給予帮助的許多朋友，特別要感謝閱讀和批評了全稿的 E. B. Lewis 博士和 M. J. Mathieson 女士，閱讀了第五章的 H. L. K. Whitehouse 博士，供給我許多突变型菌种的 G. W. Beadle 教授和 Sterling Emerson 教授，尤其要感謝我的妻子，她曾經耐心地整理了这部初稿。

D. G. CATCHESIDE

植物学院，劍桥 1949.2.

第一章 緒 論

每一种生物的發生和分化的过程往往都經歷一系列的週期或世代，或者具有世代交替的生活史，这些生活史中又包含着較小的也即是細胞的週期变化。在每一週期的終点又重复出現最初存在着的某种形式。在一个复杂的过程中存在着这样一个起点，必然意味着影响該一生物不同阶段中其他性狀的某些不变因素的存在。

在生物体内細胞週期变化重新开始时我們可以看到一切構造都是成双的，或者它們在週期变化中再經倍加。这說明上面所說的某些不变因素的構成物質本身在每次細胞分裂过程中同样經過倍加或分生，这种分生作用是由它們自己主宰着的。因此这种物質可以称为遺傳物質，而可以利用以后要敘述的各种分析方法彼此区别的遺傳物質的每一部分便是基因。

这种自我分生能力之基於稳定的遺傳物質的特殊性質，可以从它的稳定性的例外情形中相当直接地表現出来。这些就是偶然發生的突变，也就是性狀的突然的、永久的變異。这些突变表現在某些發生或分化週期或它們某些阶段中的有关过程。虽然变化的可能性很多，可是其中大部分能在遺傳物質的重复倍加中一再体现出来，这就是說改变过的基因以新的形式自我分生。这是难以想像的：假如說一个生物体的每一部分在繁殖过程中的重复出現是依靠每一作用的微妙的連續，而且它們又安排得使其中某一环节受到扰乱以后仍能使整个系統有效地繁殖，同时这系統又起了那样的相应改变足以使原来的扰乱絲毫不變地重复出現。相反的，我們勢必設想繁殖的主要作用包含着具有主导作用的遺傳物質的自我綜合，並且不論那一种型式；这作用都是按照原有遺傳物質的型式累积原料而进行的。那末生物体的非遺傳物質部分便是通过最后由遺傳物質控制着的一系列異己綜合作用而形成的。

因此遺傳学是有关於所有生物都不可缺少的一类物質的性質，

如分生、本質、作用方式和突变的科学。也就是因为这个原因，遺傳学和生物化学彼此之間都是非常重要的。對於這一門学科所适合的生物恰好特別不適用於另一門学科。適合於生物化学家的生物，例如人和細菌對於遺傳学說來都是困难的材料，細菌的困难在於它們沒有一個有性世代。在遺傳学家所研究的典型生物中，果蠅 (*Drosophila melanogaster*) 不能在一定化学成份的培养基上培养，而玉米 (*Zea mays*) 又不容易在严密控制的环境中进行試驗。在真菌中便很容易找到从事這兩方面的工作都很合适的生物。囊子菌 *Neurospora crassa* 以及酵母菌 *Saccharomyces* 近年来在这門邊緣科学中特別提供了很有价值的資料。不过酵母菌在遺傳学工作上比較紅色面包霉不容易控制，而且比較不可能进行詳尽的遺傳学分析工作。

遺傳学上的一个問題是基因以怎样的作用去控制發育。进行研究的一种方法便是探討中間代謝的某一合成作用中基因的控制作用。在遺傳学的分析上只要这些基因至少存在着兩種形式(等位基因)，也就是野生型和从野生型發生的突变型时一般就可以鑑別这些基因。突变的本質还没有知道；它以很低的頻率自然發生，这頻率也可以用射線(X-光和紫外光)和一些化学藥品(芥子气)人为地提高。一个野生型基因的完全的缺失也成为一個鑑別基因的特殊方法。其次，只有当它的突变或缺失导致一种可以察覺的变化时我們才能鑑別一个基因。不能鑑別一个基因可能是由於这变化是太細微了，也可能是由於缺少一种可以探测这变化的方法。另外一方面这变化也可能是太大了，例如使細胞不能进行分裂因而致死的变化。

现在假定一个生物体内的中間代謝是通过一系列的步驟进行的，每一步驟是由一个基因控制着，那末任何一个突变使某一种必要的代謝物的合成过程中某一步驟失效的話，这突变本身便足以致这生物於死命。除非这缺陷可以由外面供給而得以补足，否則我們就無从进一步研究它。就是这种有利条件加上遺傳分析的簡便使紅色面包霉成为这領域中的一种优越的生物。

真菌的遺傳学，虽然基本上建立在和高等生物相同的週期变化的基础上，也就是說同样有細胞週期变化中的有絲分裂和受精作用

以及隨着發生的、介於兩個世代之間的減數分裂，可是同時也存在着一些表面上的區別。其中之一便是所有的性狀都在單元配子世代中表現出來，因此往往不發生顯性和隱性的問題。另外一個區別是在於研究雜交個體或雜合子減數分裂的全部產物的遺傳學分析方法。在真菌中每一減數分裂的全部產物往往能同時全部得到，因此可能分析它們彼此間的關係。在高等植物和動物中分析只限於合在一起的許多減數分裂的產物的一個隨機樣品，也就是說，這是一種統計學的或是孟得爾式的分析，因此在真菌中我們有更多的遺傳學分析的可能性。

以下一章中所要討論的基因基本假說的事實根據包括以下的一些概念：基因是一種具有一定化學組成的物質，可能是一種在化學意義上具有特異性的高分子或高分子聚合體，每一個基因是一個肯定的顆粒，每一個細胞核中存在着一定數目的基因，而且不同的基因在細胞核中以一定的次序串連起來形成若干染色體。

這種由許多分子和有組織的分子集團形成的顆粒的特性也存在於細胞質中，那兒可能是代謝作用中的酶的主要存在場所。細胞質的增長和結構受着核的控制。有些細胞質顆粒似乎是完全從基因產生的（第 111—113 頁，第 134—137 頁）。其他的一些則不能由核中的基因產生，它們必須在細胞質中已有這類顆粒時才能繼續產生，而同時又在某些核中的基因存在時這些顆粒才不至於消失（第 114—117 頁，第 131—134 頁）。這兩種細胞質中的顆粒都稱為細胞質基因，雖然對於顯微鏡中可以看到顆粒也常常使用質粒基因這一名詞。某種生物的某一組織，在某一生理狀態下，細胞中所含有的各種細胞質基因都有一定的數目。這些數目可能相當小也可能很大，總之它們沒有像核里面的基因那樣固定不變的數目和比例。在一定的基因組合中各種細胞質顆粒的相對增減提供了分化、適應以及其他生理調節的改變的一種機制。這樣體現出來的性狀便是生物的表型，作為表型的基礎的遺傳物質便是它的因子型。

第二章 紅色面包霉以及其他真菌的 遺傳學分析

Neurospora sitophila 和 *N. crassa* 都是子囊菌，它們的無性世代都稱為 *Monillia*。它們的營養體是由分枝的、具有多核的、分隔的菌絲所構成。營養體依靠多核的分生孢子和單核的小型分生孢子或者菌絲斷片進行無性繁殖。兩個種都是異宗接合的，也就是說有性生殖只有當稱為 mt^+ 和 mt^- （也稱為 A 和 a，或者 α 和 α ，或者 + 和 -）的相對接合型的兩不同菌株相遇時才能進行。每一個接合型都是雌雄同體的，雌性生殖器官包括一個附着有受精絲的藏卵器或藏子囊器，它們埋藏在一團團緊密的特化菌絲中而形成菌核或原子囊殼。授精作用是由一個分生孢子，一個小型分生孢子或者一菌絲斷片將一個細胞核傳授給另一接合型的受精絲這一方式而進行的。

原子囊殼的發育的細節特別在 *N. sitophila*^{[1, 17]*} 中曾經進行過觀察。每一個原子囊殼開始時是從一根細的營養菌絲生長出來的一根多少呈螺旋狀的蜷曲的菌絲。這螺旋隨即分隔並且從它的基部生長許多菌絲分枝，形成緊密的、層層交織的菌絲所構成的一個外殼，這外殼在有性生殖這過程本身中不起作用。在幼小的原子囊殼中進行有性生殖的全部細胞都是多核的。以後從藏子囊器中一個或幾個細胞上長出一根或幾根長而分枝的受精絲（可以長達 750 μ ）。這些受精絲都是很細長的，有時具有隔壁，並且常是基部較粗，頂端尖細。

當分生孢子放到受精絲上大約四小時以後，就可以看到兩者融合的現象。一般是受精絲的尖端或者它的一個分枝接受這分生孢子。當它接近一個分生孢子時，受精絲的尖端常變得螺旋狀和扭曲，這樣分生孢子便被包裹在受精絲的尖端。接着，兩者之間的細胞質有了溝通，分生孢子的一部分內容物進入到受精絲中。細胞核的行

* 右上角數字指明文獻排列次序。

为推测起来很可能是这样的：一个或几个细胞核从分生孢子进入到受精絲中，它們相当快地通过受精絲向藏子囊器移动。很快地，这藏子囊器开始發育並且成長为單个子囊壳。

受精作用中的解剖学和細胞学上的詳細过程还没有充分了解，但是遺傳学的証据指出其中只有一个卵核和精核。例如在異核体的情况中，按理應該可能有遺傳性質上是混雜的子囊壳出現，可是事实上从来没有找到过。但是有一个报告中也曾提出了相反的意見，很显然的这些現象有再作詳尽研究的必要。精核和卵核相遇后並不融合，而且这一对單价核进行双核並裂这一点是相当肯定的。这样就促进和开始了藏子囊器的發育，所形成的产囊菌絲的每一細胞含有一个卵核和一个精核分裂出来的兩個子核。

每一个产囊菌絲形成一个鈎狀的尖端（圖 1a），其中的兩個核各进行一次有絲分裂（圖 1b），所形成的具有四个核的細胞又分裂成三个細胞（圖 1c），其中第二个細胞含有兩個核，其它兩個各具一核。單核的鈎接着又和第三个細胞融合而形成一個双核細胞（圖 1d）。虽然中間的双核細胞可能重复形成鈎狀結構，可是一般它本身就是子囊的原始細胞。繼續的發育仍旧可以从产囊菌絲基部分枝，並繼續依次形成子囊原細胞而进行。最后，当子囊形成时，一羣子囊被包被在一个称为子囊壳的壺狀結構中，子囊壳的壁完全由原子囊壳菌核硬壳部分的純粹母体組織所發育而成。^[74]由分离培养合适的杂交所形成的子囊壳上的菌絲尖端，可以証明这組織是来自母体的。

子囊原細胞中的两个核融合后（圖 1d）形成接合子（双价）核，这細胞特別在縱軸方向很快地生長，並且这核也相当快地紧接着进行兩次分裂（圖 1e, 1f）。这些分裂在子囊中的排裂方式使形成的四个核排列在一直線上。四个核的上面兩個核是从合子核第一次分裂后形成的兩個核中的上面一个来的；同样，四个中的下面兩個是从一对核中的下面一个来的。發育中的子囊再度生長延長，四个核又各再分裂一次，結果在子囊中形成一連串的八个核（圖 1g），在八个核的行列中，每一对子核仍旧处在四个母核在行列中所处的同一相对位置。接着，在每一个核的週圍形成一團橢圓形的，比較濃縮的細胞質，而

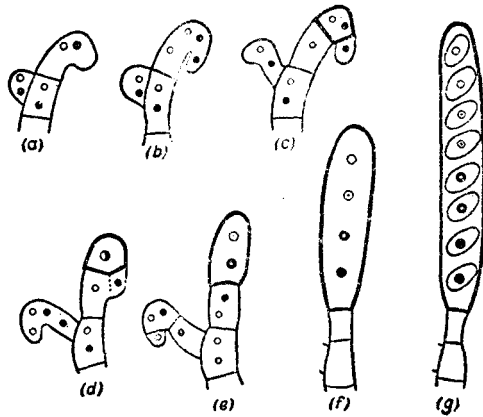


圖1 子囊菌的產囊菌絲生長情形以及子囊形成的圖解

且不久在這團細胞質週圍形成一細胞壁，刻划出一個孢子（子囊孢子）來。經過一個較短的時間以後每個孢子核又一分為二，因此成熟的孢子是具有雙核的。儲藏的芥料也一起包在里面，細胞壁漸漸地變厚並且以後變硬變黑。

遺傳學上的分離現象 為了遺傳分析的目的，這裡須要着重指出，孢子的排列的次序常常是準確地保持着的，這意思是說：上面四個孢子是第一次分裂所形成的兩個核中的上面一個所產生的，下面四個則是另外（下面）一個核的產物。並且，從子囊的頂端往下數，第一、二兩個是姊妹孢子，它們的核是第二次分裂後存在着的四個核中的最上面一個的產物，其他依次排列第三和第四，五和六，七和八的成對的孢子的情形也可以依此類推。以上的敘述有一定的限度，由於細胞核在第二次或第三次子囊成熟分裂中核的交叉過程，或是兩個鄰近的孢子偶然滑動而交換位置，使得在有些個體中表現出和直線排列的規律不一致的情形。除了這些由於生物體本身造成的“誤差”以外，也可能由於實驗操作上的過失而造成孢子排列的偶然誤差。一部分的誤差可能是從子囊殼中取出子囊時它們所遭受到的壓力所引起的。

這裡我們將對於染色體的行為作一簡短的敘述，詳盡的則再在

以后各节中討論。在营养阶段中每一个核是單元的，同样，卵核和精核以及它們在产囊菌絲中进行双核並裂时形成的核也都是單元的。只有在菌絲鈎的第二个細胞中，两个核融合后所形成的核才是双元的。在子囊中的第一次和第二次分裂是減数分裂的第一和第二次分裂，因此在四核期中的每一个核，以及在子囊孢子中的核又都成为單元。直線排列的子囊的重要意义在於它能够使我們研究一次減数分裂的全部产物，从而可以决定它們在減数分裂中的相互关系。

用玻璃針在直徑放大不小於 25 倍的双筒解剖鏡下，或者作用某些型式的、机械的显微解剖器可以將一个子囊中的八个孢子依次分离。它們一般需要經過刺激才能發芽。常常使用的 50°C 三十分鐘的加热处理有特殊的好处，就是分离孢子时偶然帶着的分生孢子和菌絲断片亦可以被这高热杀死。另外，醱醛也能刺激子囊孢子發芽。在后一情况下，或者不预备在子囊孢子进行分离后立即加热处理时，可以將子囊孢子浸在一滴 1.5% 的次亞氯酸鈉溶液中將帶着的分生孢子和菌絲断片杀死^[8]。

这种来自一个子囊的八个單獨子囊孢子所生長八个培养物，每一个可以看到能产生原子囊壳，但不形成成熟的子囊壳。假如將每一个培养物和 mt^+ 以及 mt^- 两个接合型去进行交配試驗时，可以看到每一个單孢子培养物和一个試驗品系能形成子囊壳，但和另一品系不能形成。因此每一个分离得到的品系的接合型可以这样測定。沒有例外的，一个子囊中的四个孢子長成 mt^+ 品系，而其他四个孢子長成 mt^- 品系。 mt^+ 和 mt^- 品系是由两个絕對相对的基因（等位基因）所决定的，等位現象可以从減数分裂中彼此分离的現象上去認識。在紅色面包霉以及其他的子囊菌中，相对基因的分离是在每一个原子囊細胞中，当兩性核融合以后，立即通过兩次核分裂进行的。这样，我們就可以認識被两个等位基因佔有的接合型基因座位（ mt ）。

除非性狀的区别是決定在不止一对的基因，这种在一个子囊中产生每种四个孢子的分离現象是對於任何一对等位基因都是正确的。在 *Bombardia lunata* 中，在具有深色和淺色的子囊孢子的两个

品系的杂交中,分离的结果可以在显微镜下直接在子囊中观察(封里圖版);这区别决定在两个品系间的色素类型的不同^[98]。

除了偶然的误差以外,当我们考虑在一个红色面包霉的子囊中的每一个胞子的位置时,可以发现每一对中(1和2,3和4,5和6,7和8)的两个胞子在遗传性状上是完全相同的,就是说它们具有相同的因子型。因此显然的,在子囊中的第三次分裂是不包含着任何方式的分离的一般的有丝分裂。假如在足够多的子囊中观察每个子囊中的八个胞子在任何一对相对基因分离中的次序时,可以发现存在着六种不同的胞子对的排列型式(封里圖版及表1)。

子囊发育的历史,包括它的核和所形成的子囊胞子,准确保持一定次序直线排列的情形,说明第一次减数分裂的平面将1到4个胞子和5到8个胞子分开,第二次分裂的两个平面各将胞子1及2和3及4分开,将胞子5及6和7及8分开。在两种子囊类型(I和II)中相对基因的分离发生在第一次减数分裂时。在其他四种类型中分离发生在第二次减数分裂时。第二次分裂类型中的两个类型是不对称的(III和IV),另外两个是对称的(V和VI)。一般正常的情况是第一次分裂分离中的两个类型的数目大约相等,第二次分裂分离中的四种也大约相等。显然在 *N. crassa* 中,接合型相对基因的分离数据^[42](表1)中和等数略有出入之处没有不能以取样机误说明的。

第一次分裂和第二次分裂的相对频度变化很大(表2),第二次

表1 在顺序排列的配子(子囊)中接合型等位基因的排列型式^[42]

胞 子 对	I	II	III	IV	V	VI
1、2	mt^+	mt^-	mt^+	mt^-	mt^+	mt^-
3、4	mt^+	mt^-	mt^-	mt^+	mt^-	mt^+
5、6	mt^-	mt^+	mt^+	mt^-	mt^-	mt^+
7、8	mt^-	mt^+	mt^-	mt^+	mt^+	mt^-
<i>N. crassa</i> { 观察数	105	129	9	5	10	16
子囊数 { 期望数	117	117	10	10	10	10
$\chi^2=2.46, N=1, P>0.1$			$\chi^2=6.2, N=3, P>0.1$			

表2 第一次分裂和第二次分裂分离的頻度

物 种	性狀(突变型)	第一次分 裂子囊数	第二次分 裂子囊数	%第二次 分 裂	参考文献
<i>Neurospora crassa</i>	接合型	234	40	14.6	42
		96	13	12.0	43
		63	12	15.4	45
		396	65	11.1	
	需要亮氨酸——				
	賴氨酸(16117)	16	5	24	15
	需胆碱(34486)	11	10	48	35
	需 PABA(1633)	7	10	58	84
	需亮氨酸(33757)	39	3	7	68
	"scumbo"(5891)	42	0	0	68
<i>N. sitophila</i>	接合型	37	50	57.5	94
<i>Bombardia eunata</i>	子囊孢子顏色	2958	5266	64	98

分裂分离的頻度是一个物种中每一相对基因的特有屬性。变化的范围是从零起到大約 67% 为止, 並且似乎不会超出这个数字。有关分离的类型和頻度的这些事实可以用基因佔有染色体上一定的位置(基因座位), 以及染色体行为的进化决定了这些基因在有絲分裂中的均等分配和在減数分裂中的分离現象这些假說来说明。

基因和等位基因的符号 每一个突变型給予一个可以說明它的主要的, 可以鑑別的性狀的称号, 例如賴氨酸缺陷突变型或者白色菌絲体突变型。每一个突变型也給予一个有代表性的符号。这个符号是它的称号的从第一字母开始的簡写。当这第一个字母已經用在另一突变型上时, 它后面便再加上其他的字母, 最好就是第二个字母。这些字母都用小写的斜体字並列書写(抄写时下加一橫線), 例如 *c* (cystineless 即光氨酸缺陷突变型), *th* (thiaminless 即維他命 B₁ 缺陷突变型), *ly* (lysineless 即賴氨酸缺陷突变型), *al* (albino 即白色菌絲体突变型)。在一个符号中的字母要愈少愈好。

一个突变型的名称以及它的符号, 也代表它的座位的名称和符号。同一座位上的不同等位基因用右肩上小字母加以区别。正常型或是野生型, 或者更确切些說具有生理活性的基因, 用一右肩上的“+”号去表示。不具活性的等位基因右肩上不加記号, 具有部分活

性的則右肩上加上一个足以說明它的特殊性質的記号，好像“t”是溫度敏感的意思。例如 ad^+ = 不需要腺嘌呤， ad = 需要腺嘌呤， ad^t = 需要腺嘌呤，而溫度敏感（見第 56—58 頁）。

由不同野生型基因突變產生的表型相同的擬態突變（第 26—29 頁）用同一符号表示，可是用一個數字去區別每一個座位。例如：不同的精氨酸座位是用 $arg-1$ ， $arg-2$ 等符号來表示（第 48—49 頁）。這數字可能是表示發現的先後，可是像精氨酸循環的例子那樣，用數字去表示中間代謝作用的次序更為可取。接合型基因需要另加考慮。可以避免混淆的，最簡便的方法是使用 mt^+ 和 mt^- 符号去表示。在復接合型等位基因（第 29—32 頁）的情形則在右肩上加以數字最為方便，例如： mt^1 ， mt^2 等等。在具有兩個接合型座位的，例如担子綱的生物中，則可以採用 mta^1 ， mta^2 等以及 mtb^1 ， mtb^2 等符号。如果沒有發生誤會的可能時也可以就只用右肩上的數字去表示接合型基因。同樣的原則可以應用到其他的微生物上去。實際上，本書中就一貫地使用一個一致的符号體系來代替遺傳學文獻中出現的有關多數微生物的不同的符号。

細胞學 真菌的有絲分裂和減數分裂的主要現象是和其他動植物相同的（圖 2）。在營養細胞中，核的分裂通過有絲分裂，這結果是使每一個子核和母核相同，都含有同數的相似染色體。在分裂以前的休止期中每一個染色體縱裂為兩個染色單體（子染色體），其中除了一部分即着絲粒還沒有分裂。我們所說的縱裂很可能基本上就是一個染色體的複製過程，其結果使每一個染色體的旁邊形成一個完全相同的影印結構。在休止核中的染色體是一些細而長的絲，在前期中它們由於成螺旋作用變為短而粗的桿狀體。在前期終了時，在兩個中心體和排列在赤道板上的各個染色體的着絲點之間出現了一個紡錘體，這就是分裂的中期。接着，在後期中每個着絲粒分裂為二，每一個子着絲粒帶着所附着的子染色體各趨紡錘體的兩極。在末期中，兩極的每一組染色體分別形成一個新的核。在每個核內都具有和在母核初期中已經分裂的染色體數目相等的未分裂的染色體。*Neurospora crassa* 和別種紅色麵包霉都有七個染色體。