

## บทที่ 12

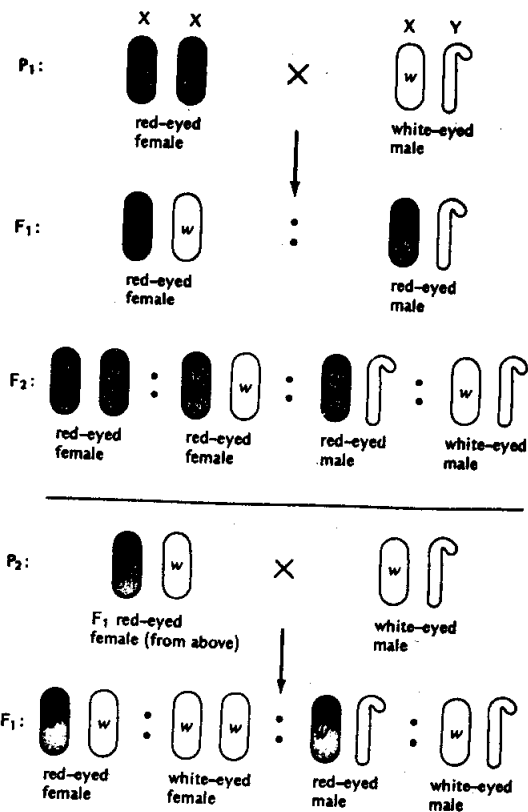
### พันธุกรรมของลักษณะที่เกี่ยวข้องกับโครโมโซมเพศ (Sex Linkage)

เมื่อมีการค้นพบโครโมโซมเพศแล้วต่อมาได้มีการศึกษาถึงพันธุกรรมของลักษณะที่ถูกควบคุมโดยยีนซึ่งอยู่บนโครโมโซมเพศ ก็พบว่าในสิ่งมีชีวิตที่มีระบบการกำหนดเพศแตกต่างกัน จะมีการถ่ายทอดลักษณะบางอย่างในเพศทั้งสองแตกต่างกันด้วย โดยในพวกที่เป็น homogametic sex เช่น มนุษย์ในคน และตัวผู้ในพวกสัตว์ปีก จะมี alleles ของยีนที่อยู่บนโครโมโซมเพศปรากฏอยู่เป็นคู่ และถ้าเป็น heterozygous genotype ก็ จะแสดงการซ่มกันใดเหมือนกับ alleles ของยีนที่อยู่บน autosomes แต่ในพวกที่เป็น heterogametic sex จะมีพฤติกรรมที่แตกต่างออกไป เช่น ในกรณีของ XO allele ที่อยู่บน X-chromosome เพียงตัวเดียวสามารถจะแสดงลักษณะออกมาได้เสีย ไม่วามันจะนำลักษณะเด่นหรือถ้อย ส่วนกรณีของพวก XY allele ที่อยู่บน X-chromosome ก็สามารถจะแสดงออกมาได้เช่นเดียวกัน เพราะใน Y-chromosome นั้น แทบจะไม่มียีนเสียเลย

#### Sex linkage in Drosophila

ในปี ค.ศ. 1910 T.H. Morgan ได้ตีพิมพ์ผลการทดลองเกี่ยวกับ sex linkage เป็นครั้งแรก เขารายงานว่าลักษณะตาสีขาว (white eye) ในแมลงหวี่นั้นมีความเกี่ยวข้องกับพันธุกรรมของเพศ และ X-chromosome โดยตรง โดยเขาพบว่าในแมลงหวี่ตัวผู้ตาสีขาว เกิดขึ้นมาตัวหนึ่งท่ามกลางแมลงหวี่ตาสีเข้มที่เขาเลี้ยงไว้ เขาจึงนำมันไปผสมพันธุ์กับแมลงหวี่ตัวเมียตาสีเข้ม ปรากฏว่าโคลูก  $F_1$  ที่มีตาสีเข้มหมด เมื่อนำ  $F_1$  ตัวผู้และตัวเมียมาผสมพันธุ์กันต่อไป ในชั่ว  $F_2$  โคแมลงหวี่ตัวผู้ที่มีตาสีเข้มและสีขาวอย่างละครึ่งคครึ่ง ส่วนฝ่ายตัวเมียนั้นมีตาสีเข้มหมด และเมื่อนำ  $F_1$  ตัวเมียตาสีเข้มไปทำการผสมกลับกับตัวผู้ตาสีขาวที่เป็นพ่อ ก็โคลูกทั้งสองเพศที่มีตาทั้งสีเข้มและสีขาว เกิดขึ้นด้วยกัน

Morgan ได้ตั้งสมมติฐานขึ้นมาว่ายีนที่ควบคุมลักษณะสีของตานี้จะอยู่บน X-chromosome โดยที่ Y-chromosome จะไม่มียีนสีดังกล่าวเลย และลักษณะตาสีขาวนี้จะเป็นลักษณะถ้อย ตัวผู้ที่มีตาสีขาวนั้นจะเกิดจากการมี recessive allele อยู่เพียงอันเดียวบน X-chromosome เพียงหนึ่งอันเท่านั้น ส่วนฝ่ายตัวเมียนั้นการที่ตาจะมีสีอะไรก็ขึ้นอยู่กับ alleles ที่อยู่บน X-chromosomes ทั้งสองอัน ตัวเมียจะมีตาสีขาวก็ต่อเมื่อมี homozygous recessive genotype เท่านั้น ผลการทดลองของเขาได้แสดงไว้ในรูปที่ 12-1

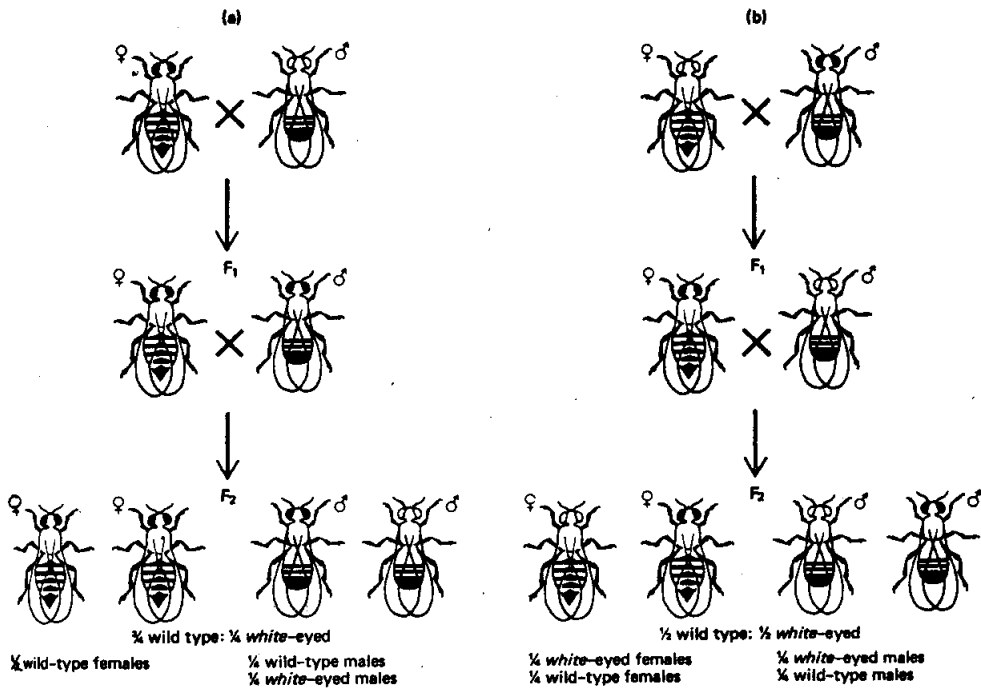


รูปที่ 12-1 แผนผังแสดงการทดลองของ Morgan เกี่ยวกับ sex linkage ในลักษณะสีของตาของแมลงหวี่

การที่ sex-linked genes ไม่ว่าจะนำลักษณะเด่นหรือถ้อยสามารถจะแสดงลักษณะที่มันควบคุมออกมาได้เสีย แม้จะปรากฏอยู่เพียงอันเดียวในตัว เรียกว่ามันมี genotype เป็น hemizygous และจากรูปที่ 12-1 จะสังเกตได้ว่าลูกตัวผู้จะได้รับการถ่ายทอด X-chromosome จากฝ่ายแม่เท่านั้น ส่วนลูกตัวเมียนั้นจะได้รับจากทั้งสองฝ่าย เรียกการถ่ายทอดของ X-chromosome แบบนี้ว่า crisscross transmission คือพ่อจะถ่ายทอดให้แก่ F<sub>1</sub> ตัวเมีย จากนั้นตัวเมียนั้นจะถ่ายทอดต่อไปให้ F<sub>2</sub> ตัวผู้ถัดไป โดยพ่อจะไม่ถ่ายทอดให้แก่ F<sub>1</sub> ตัวผู้เลย แล้วจึงถ่ายทอดไปยัง F<sub>2</sub> ตัวผู้เสีย

ในรูปที่ 12-2 แสดงให้เห็นถึง pattern ของการถ่ายทอดลักษณะที่ถูกควบคุมโดย sex-linked gene เมื่อทำการผสมแบบ reciprocal crosses (การผสมแบบสลับตัวผู้และตัวเมียที่มีลักษณะต่างกัน) เมื่อใดที่ทำการทดลองแบบนี้แล้วได้ F<sub>1</sub> และ F<sub>2</sub> ที่มี phenotypic ratios แตกต่างกัน อาจสันนิษฐานได้ว่าลักษณะที่กล่าวถึงศึกษาอยู่นั้นเป็น

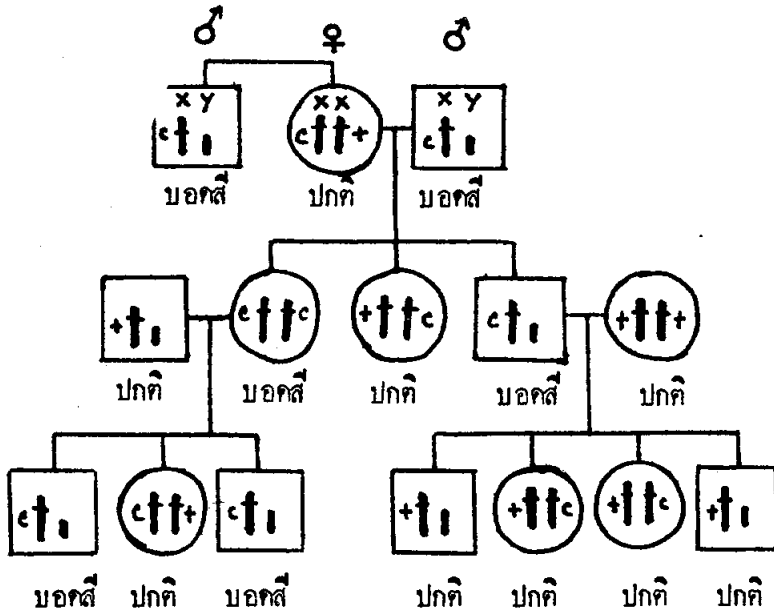
sex-linked



รูปที่ 12-2 การถ่ายทอดลักษณะตาสีขาวซึ่งเป็น sex-linked ในแมลงหวี่ เมื่อทำการผสมแบบ reciprocal crosses ใน (a) และ (b)

Sex linkage in man

ลักษณะตาบอดสีแดง-เขียว (red-green color blindness) เป็น sex-linked recessive ที่พบข้อยกเว้นในคน โดยยีนส์ที่นำลักษณะตาบอดสีและตาปกติจะอยู่บน X-chromosome เท่านั้น เราจะศึกษาการถ่ายทอดลักษณะนี้ได้จากประวัติความสัมพันธ์ (pedigree) ของคนกลุ่มหนึ่งได้จากรูปที่ 12-3 ในชั่วแรกผู้หญิงตาปกติ แต่มีน้องชายตาบอดสีไปแต่งงานกับชายตาบอดสีมีลูกสามคนด้วยกัน โดยเป็นชายตาบอดสีหนึ่งคน และผู้หญิงตาบอดสีกับตาปกติอย่างละหนึ่งคน ดังนั้นการที่มีลูกสาวตาบอดสีจึงแสดงว่าแม่ต้องเป็น heterozygous carrier ต่อมาลูกชายของครอบครัวนี้ไปแต่งงานกับผู้หญิงตาปกติ มีลูกสี่คนมีตาเป็นปกติหมด แม้ว่าในผู้หญิงสองคนจะเป็น carrier ก็ตาม ส่วนทางคานลูกสาวที่ตาบอดสีนั้นก็ไปแต่งงานกับชายซึ่งมีตาปกติ และมีลูกชายสองคนตาบอดสีหมด กับลูกสาวหนึ่งคนมีตาปกติ แต่เป็น carrier

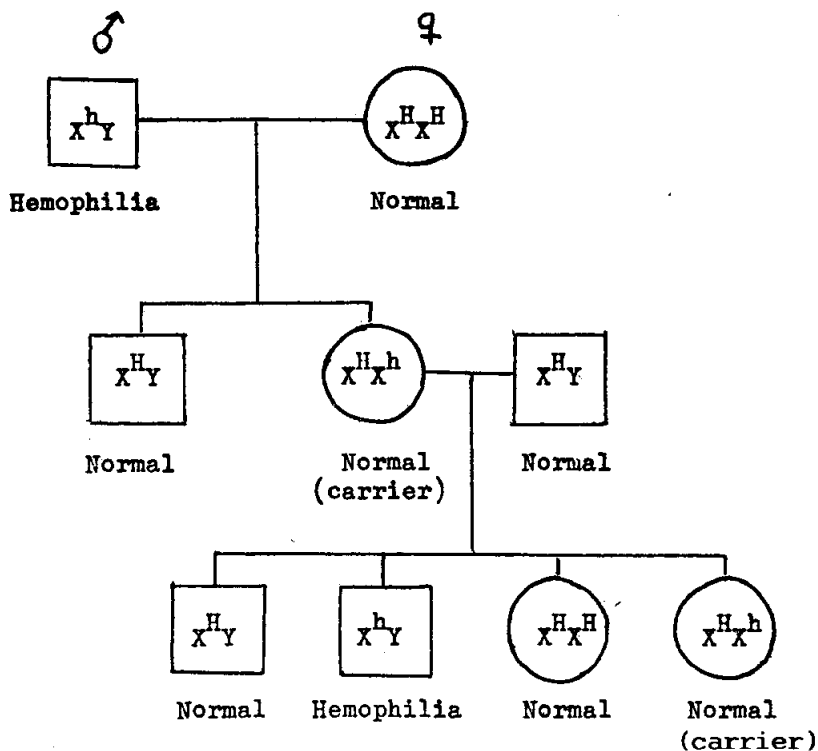


รูปที่ 12-3 การถ่ายทอดลักษณะตาบอดสีในคนกลุ่มหนึ่ง + = ตาปกติ, c = ตาบอดสี

จะเห็นได้ว่าจากประวัติความสัมพันธ์ซึ่งกล่าว พอไม่ถ่ายทอดลักษณะตาบอดสีนี้ให้แก่ลูกชายโดยตรง จึงมีพันธุกรรมแบบ crisscross คือพอจะถ่ายทอดยีนบน X-chromosome ไปให้แก่ลูกสาว แล้วลูกสาวจะถ่ายทอดไปให้แก่หลานชายอีกที ถ้าแม่เป็น homozygous dominant และพ่อบอดสี การถ่ายทอดจะคล้ายกับ skip generation คือปรากฏในพ่อ แต่ในชั่วลูกจะไม่ปรากฏไม่ว่าจะเป็นหญิงหรือชาย แล้วจะไปปรากฏอีกครั้งในชั่วหลานที่เป็นชาย

ลักษณะอีกอันหนึ่งที่เป็น sex-linked trait ของคนโตแกลงเป็นโรค hemophilia ซึ่งเป็นลักษณะค้อย คนที่เป็นโรคนี้นี้จะไม่สามารถสร้างโปรตีนในเลือดที่เรียกว่า antihemophilic globulin (AHG) ขึ้นมาได้ โปรตีนชนิดนี้จำเป็นสำหรับการสร้าง thromboplastin ในการที่จะทำให้เลือดแข็งตัว เมื่อตกกับอากาศ เวลาเกิดบาดแผลขึ้น เลือดจะไหลไม่หยุดอาจถึงตายได้ ยีนส์ที่ควบคุมการสร้าง AHG จะอยู่บน X-chromosome โรคนี้นี้มักจะพบแต่ในผู้ชายที่เกิดจากแม่ที่เป็นปกติแต่เป็น carrier ของ hemophilic gene ผู้ชายที่เป็นโรคนี้อาจสามารถมีชีวิตอยู่รอดได้จนกระทั่งแต่งงาน ลูกสาวที่เกิดขึ้นจะเป็น carrier คอไป และเมื่อลูกสาวไปแต่งงานกับผู้ชายปกติ ในชั่วหลานประมาณครึ่งหนึ่งของผู้ชายจะเป็นโรค hemophilia และประมาณครึ่งหนึ่งของผู้หญิงจะเป็น carrier คอไปอีก

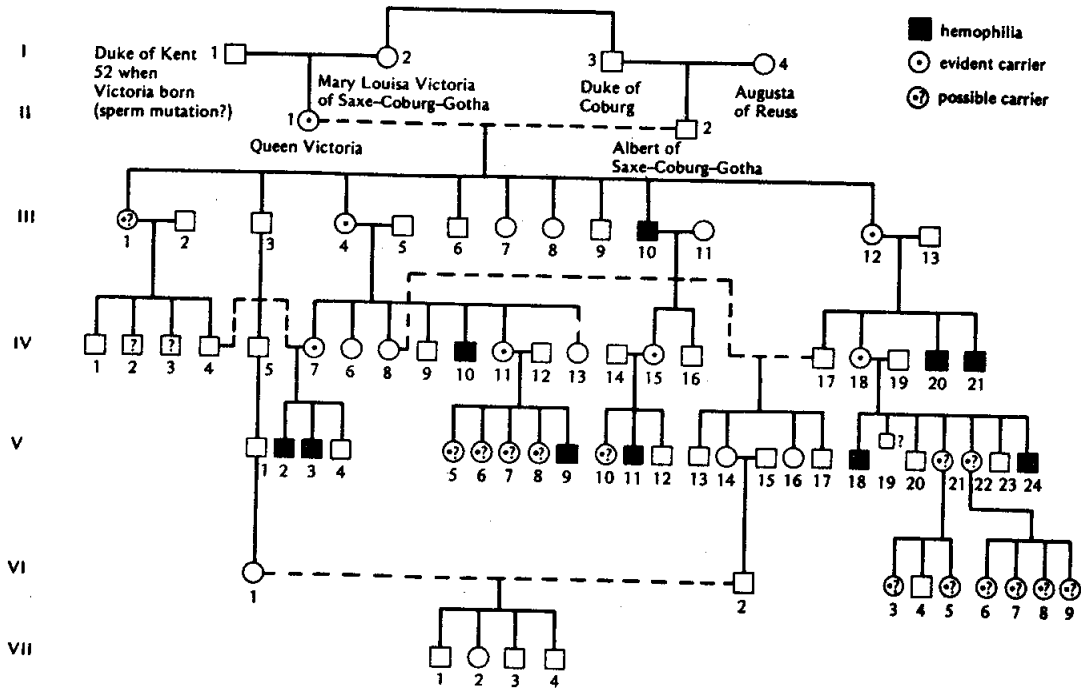
รูปที่ 12-4



รูปที่ 12-4 แสดงถึงผลที่คาดว่าจะเกิดขึ้นจากการที่ชายซึ่งเป็นโรค hemophilia ไปแต่งงานกับหญิงปกติ และเมื่อหญิงที่เป็น carrier ไปแต่งงานกับชายปกติ

โรค hemophilia นี้ได้เกิดขึ้นกับราชวงศ์มหัศจรรย์ต่าง ๆ ของยุโรปมาแล้ว จากรูปที่ 12-5 สามารถจะสืบประวัติย้อนหลังไปใควาสมเด็จพระนางเจ้าวิกตอเรียแห่งอังกฤษทรงเป็นต้นกำเนิดของยีนสำหรับโรคนี้ เพราะไม่พบว่าบรรพบุรุษของพระองค์เคยเป็นโรคนี้นักมากจน พระองค์ได้ถ่ายทอดยีนดังกล่าวไปในแก่พระราชโอรสและพระราชธิดาอย่างน้อยสามพระองค์จากทั้งหมดเก้าพระองค์ด้วยกัน จากการที่พระราชโอรสบางองค์ไม่เป็นโรคนี้นี้เอง แสดงว่าพระนางวิกตอเรียต้องมี hemophilic gene อยู่บน X-chromosome ยีนใดยีนหนึ่ง

ปีที่ 13-5 แสดง Pedigree ของสมเด็จพระนางเจ้าวิกตอเรียแห่งอังกฤษ



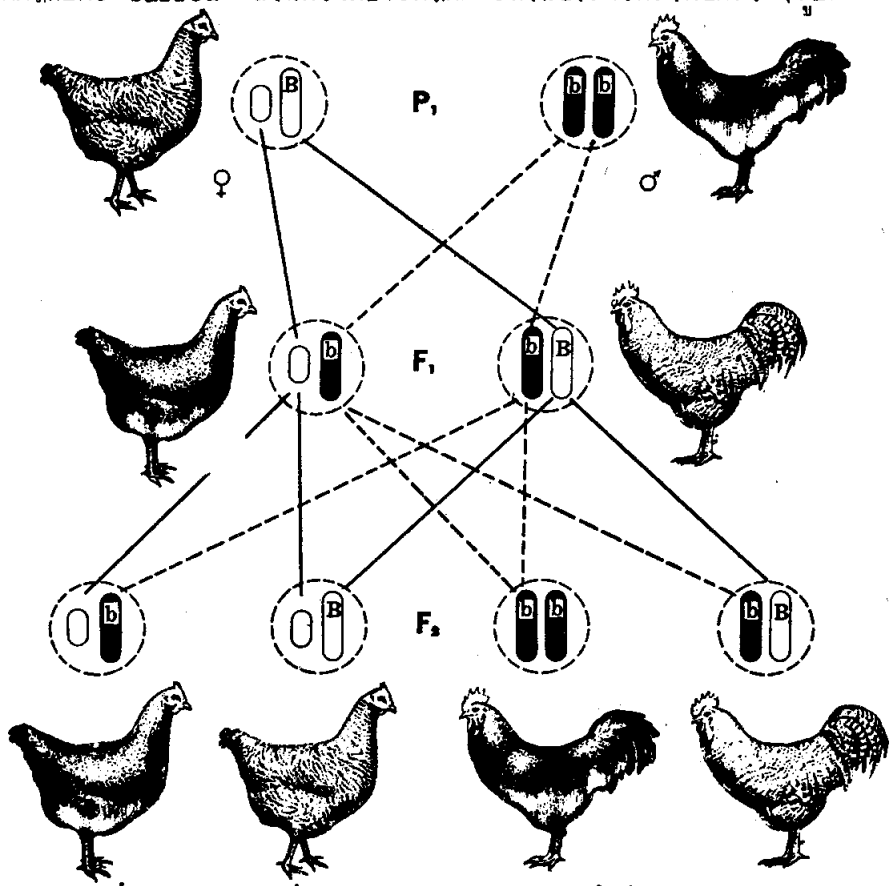
**Pedigree of Queen Victoria and some of her descendants. Although inbreeding has occurred at various stages of the pedigree (dashed-line connections between symbols) the transmission of hemophilia is clearly sex-linked. Note that individuals VII-1 to VII-4 (present English royal family) are free of the hemophilia gene in spite of inbreeding. (From Levitan and Montagu.)**

- III-1, Princess Victoria, wife of Emperor Frederick III of Germany (III-2);
- III-3, King Edward VII of England;
- III-4, Princess Alice, wife of Grand Duke Ludwig IV of Hesse-Darmstadt (III-5);
- III-10, Prince Leopold, Duke of Albany, died, age 31, of hemorrhage after a fall;
- III-12, Princess Beatrice, wife of Prince Henry Maurice of Battenberg (III-13);
- IV-1, Kaiser Wilhelm II of Germany;
- IV-2 and IV-3, Prince Sigismund (d. age 2) and Prince Waldemar (d. age 11) of Prussia;
- IV-5, King George V of England;
- IV-7, Princess Irene of Hesse, wife of Prince Henry of Prussia (IV-4);
- IV-8, Princess Victoria of Hesse, wife of Prince Louis Alexander of Battenberg (IV-17), founder of English Mountbatten family;
- IV-10, Prince Friedrich of Hesse, died as a child of hemorrhage after a fall;
- IV-11, Princess Alix, later Queen Alexandra, wife of Tsar Nicholas II of Russia (IV-12);
- IV-15, Princess Alice, wife of Alexander, Prince of Teck (IV-14);
- IV-18, Princess Victoria Eugenie of Battenberg, wife of King Alfonso XIII of Spain (IV-19);
- IV-20, Prince Leopold of Battenberg, died, age 33, presumably of hemorrhage, after surgery;
- IV-21, Prince Maurice of Battenberg, died, age 23, in Battle of Ypres;
- V-1, King George VI of England;
- V-2, Prince Waldemar of Prussia, lived to be 56 but had no children;
- V-3, Prince Henry of Prussia, died age 4;
- V-9, Tsarevitch Alexis of Russia, executed 1918 at age 13;
- V-11, Rupert, Lord Trematon, died of hemorrhage following auto accident;
- V-14, Alice Mountbatten, married to Prince Andrew of Greece (V-15);
- V-18, Alfonso Pio, Prince of Asturias, died age 31, of hemorrhage after auto accident;
- V-24, Prince Gonzalo of Spain, died age 20, of hemorrhage after auto accident;
- VI-1, Queen Elizabeth II of England, married to Prince Philip Mountbatten, Duke of Edinburgh (VI-2), slightly more closely related than third cousins;
- VII-1, Prince Charles of England.

Sex linkage in birds and moths

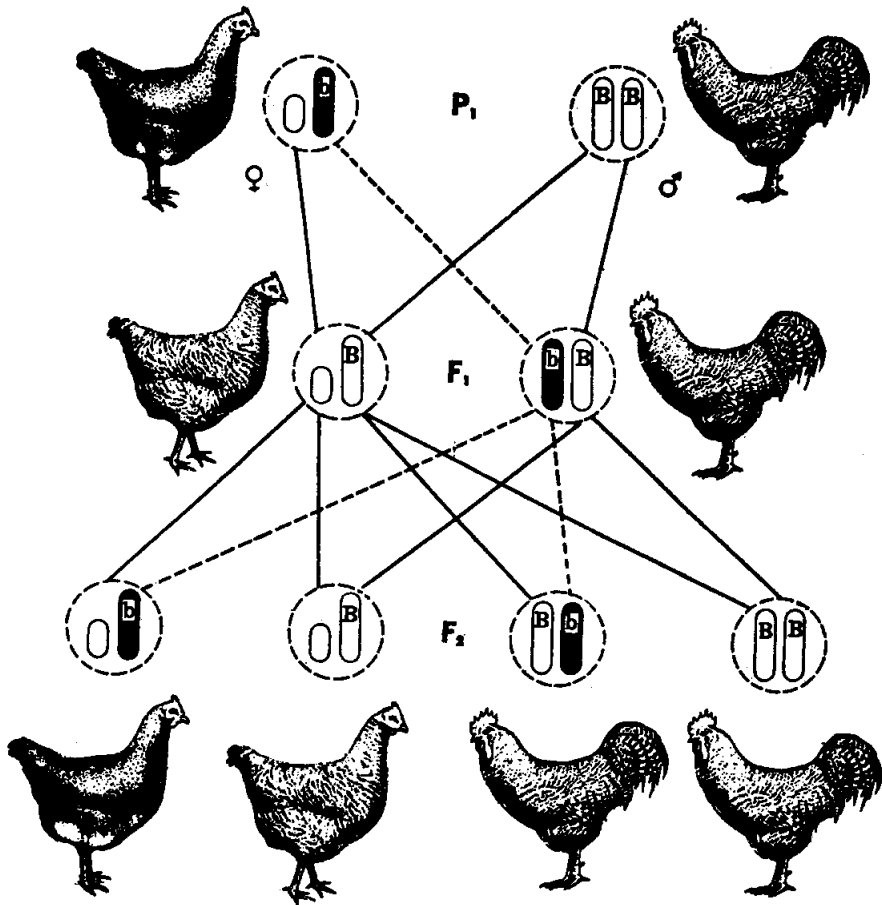
ในพวกสัตว์ปีก เช่น เป็ด ไก่ นก และในพวกผีเสื้อกลางคืนหลายชนิดซึ่งมี sex-chromosomes กัมกับกับของแมลงหัวและคน โดยตัวผู้จะเป็น homogametic และตัวเมียเป็น heterogametic ดังนั้นการแสดงออกของ sex-linked genes ซึ่งอยู่บน X-chromosome จึงเป็นไปในแบบที่ว่ามี crisscross เกิดขึ้นจากการที่แมถ่ายทอดยีนส์ไปให้แก่ลูกตัวผู้เท่านั้น แล้วยีนส์นั้นจึงถูกถ่ายทอดไปยังตัวเมียในชั่วหลานอีกที แต่พอจะถ่ายทอดยีนส์ให้แก่ลูกทั้งตัวผู้และตัวเมีย

การถ่ายทอดลักษณะสีขนในไก่ เป็นตัวอย่างที่ดีสำหรับกรณีนี้ โดยลักษณะ barred (ขนลาย) เช่น ในไก่พันธุ์ Barred Plymouth Rock เป็นลักษณะเด่นคือ nonbarred (ขนไม่ลาย เช่น สีแดงหรือดำ) ถ้าให้ B = barred และ b = nonbarred เมื่อทำการผสมพันธุ์ระหว่างตัวเมีย nonbarred กับตัวผู้ homozygous barred จะทำให้ได้ลูกที่มีลักษณะ barred ทั้งสองเพศ และเมื่อปล่อยให้ F<sub>1</sub> ผสมพันธุ์กันต่อไป ในชั่ว F<sub>2</sub> จะได้ตัวผู้ทั้งหมดมีลักษณะ barred ส่วนตัวเมียจะมีลักษณะทั้งสองราวครึ่งต่อครึ่ง (รูปที่ 12-7)



รูปที่ 12-6 การถ่ายทอดลักษณะที่เป็น sex-linked ในไก่ เมื่อผสมพันธุ์ระหว่าง ♀ barred กับ ♂ nonbarred

เมื่อทำการผสมกันระหว่างตัวเมีย barred กับตัวผู้ nonbarred จะได้  $F_1$  ซึ่งถ้าเป็นตัวผู้จะมีแต่ลักษณะ barred และถ้าเป็นตัวเมียจะมีแต่ลักษณะ nonbarred และในชั่ว  $F_2$  ทั้งตัวผู้และตัวเมียจะมีทั้งสองลักษณะประมาณครึ่งต่อครึ่ง (รูปที่ 12-6)

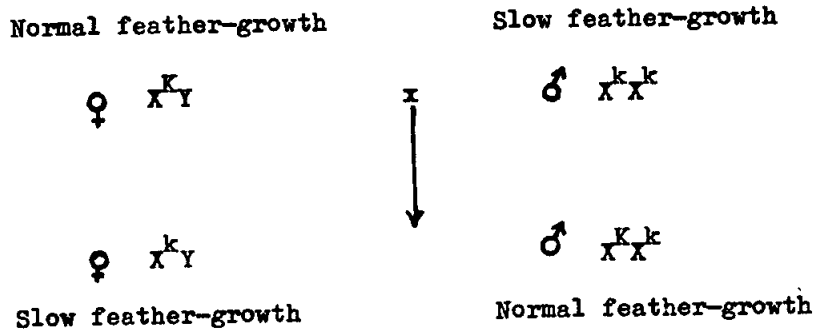


รูปที่ 12-7 การถ่ายทอดลักษณะที่เป็น sex-linked ในไก่เมื่อผสมกันระหว่าง ♂ barred กับ ♀ nonbarred

ลักษณะสีขนที่เป็น sex-linked นี้มีประโยชน์มากในการใช้แยกลูกไก่ตัวผู้ตัวเมียออกจากกัน สำหรับผู้ที่ฝึกลูกไก๋ขาย จึงใช้เป็น marker gene ได้ แต่ก็มีข้อเสียที่ว่าทำให้ไก่ตัวผู้และตัวเมียมีสีขนไม่เหมือนกัน



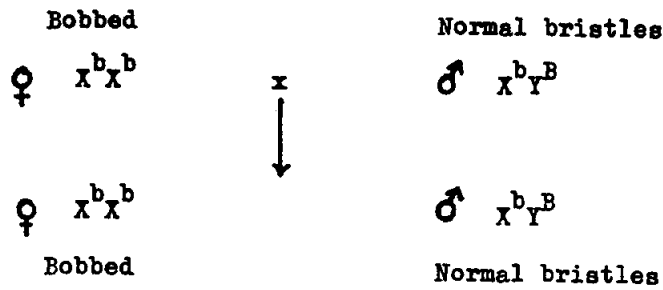
ต่อมามีคนพบว่ามียีนสีอกคู่หนึ่งซึ่งอยู่บน X-chromosome เช่นกัน สามารถจะนำ มาใช้ช่วยแยกเพศของลูกไก่ได้ โดยยีนสีอกนี้จะเกี่ยวข้องกับอัตราการงอกของขน โดยลักษณะ ขนงอกช้า (slow feather-growth = k) เป็นลักษณะด้อยต่อลักษณะขนงอกตามปกติ (normal feather-growth = K) เมื่อผสมไก่ตัวผู้ที่มีขนงอกช้ากับไก่ตัวเมียที่มีขนงอกตาม ปกติ ลูกตัวเมียที่เกิดมาทั้งหมดจะได้ recessive allele k จากพ่อ จึงมีขนงอกช้า จึง สามารถจะแยกออกมาจากตัวผู้ที่มีขนงอกตามปกติได้ภายใน เวลาไม่กี่ชั่วโมงหลังจากฟักออกมา แลแล้ว (รูปที่ 12-8) ลักษณะนี้จะไม่กระทบกระเทือนต่อลักษณะอื่น ๆ เช่น สีของขน หรือความ สามารถในการออกไข่จึงมีประโยชน์มาก



รูปที่ 12-8 แสดงการผสมพันธุ์ไก่ที่มีอัตราการงอกของขนแตกต่างกัน เพื่อใช้เป็น marker gene ในการแยกเพศของลูกไก่

Heredity through the Y-chromosome

Sex-linked genes ส่วนใหญ่อยู่บน X-chromosome ของแมลงหัวไม่มี alleles อยู่บน Y-chromosome เลย จึงทำให้ตัวผู้ที่มี recessive gene เพียงตัวเดียว สามารถจะแสดงลักษณะเหล่านั้นออกมาได้ ดังนั้นจึงถือว่า Y-chromosome นั้น empty หรือ inert ในทางพันธุกรรม แต่มีลักษณะหนึ่งคือ bobbed ซึ่งเป็น recessive mutant ทำให้ bristles ตามร่างกายของแมลงหัวสั้นและเล็กลง ยีนส์ควบคุมลักษณะนี้จะอยู่บนโครโมโซม ทั้ง X และ Y ดังนั้นถ้าหากนำตัวเมียลักษณะ bobbed มาผสมกับตัวผู้ที่มี normal bristles แต่เป็น heterozygote มี normal allele อยู่บน Y-chromosome จะได้ลูกตัวเมียทุกตัว มีลักษณะ bobbed และตัวผู้ปกติหมด (รูปที่ 12-9) จึงกล่าวได้ว่าพอลายทอดลักษณะ normal bristles ในแง่ลูกตัวผู้เช่นเดียวกับ Y-chromosome



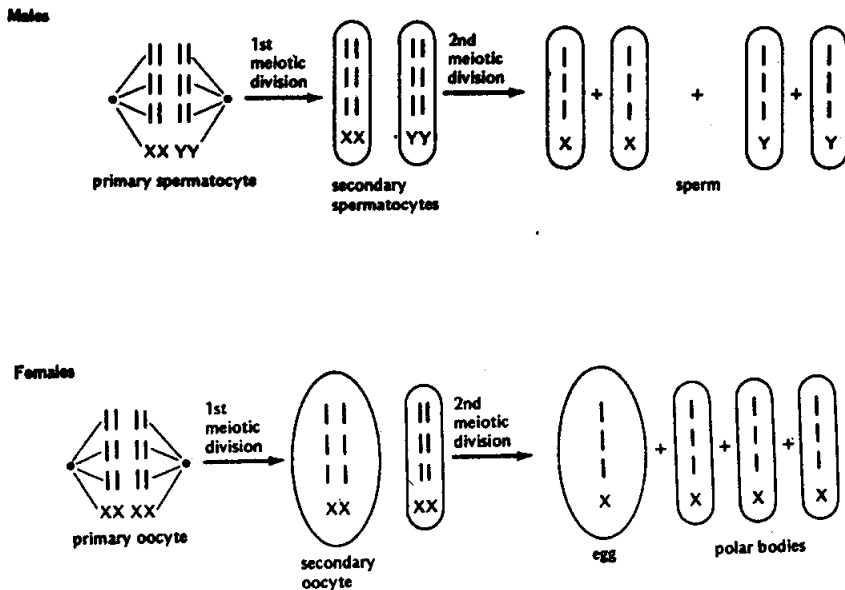
รูปที่ 12-9 แสดงการถ่ายทอดลักษณะ bobbed ซึ่งมียีนส์ที่ควบคุมอยู่บนโครโมโซมทั้ง X และ Y

ในคนก็มีบางลักษณะที่ได้รับการศึกษา และสันนิษฐานว่าจะมียีนส์ที่ควบคุมอยู่บน Y-chromosome เช่น ลักษณะมีขนตามใบหู (ear hair) ในคนบางพวกซึ่งพบว่าลักษณะนี้จะถ่ายทอดจากพ่อไปให้แก่ลูกชาย

### Nondisjunction

ในบางครั้งในระยะที่มีการแบ่ง เซลล์แบบ meiosis โครโมโซมที่เป็นคู่กันอาจจะไม่ยอมแยกตัว (separate or disjoin) ออกจากกันไปอยู่ในคนละ gamete ปรากฏการณ์เช่นนี้เรียกว่า nondisjunction เป็นผลมาจากการที่โครโมโซมที่เป็นคู่กันนั้นมีการจับคู่เรียงตัวกันอย่างไม่ถูกต้องในระยะ metaphase โดยที่ centromeres ของโครโมโซมทั้งสองจะไม่ไปอยู่ในคนละแกนของ metaphase plate ทำให้การแยกตัวของมัน เป็นไปอย่างเกาสุ่ม อาจไปอยู่ในคนละขั้วหรือไปอยู่ในขั้วเดียวกันก็ได้ ถ้าหากมัน เกิดขึ้นกับโครโมโซมเพศ โดยโครโมโซมเพศทั้งสองอัน เคลื่อนที่ไปขั้วเดียวกัน จะทำให้ gametes ส่วนหนึ่งมีโครโมโซมเพศทั้งสองอัน และอีกส่วนหนึ่งไม่มีเลย

สมมติในสิ่งมีชีวิต species หนึ่งมีเพศผู้เป็น XY และเพศเมียเป็น XX การแยกตัวตามปกติ (normal disjunction) จะทำให้ได้ gametes อย่างที่แสดงไว้ในรูปที่ 12-10

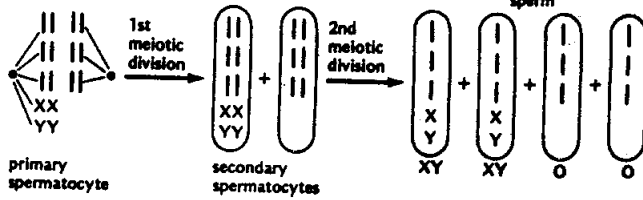


รูปที่ 12-10 Normal disjunction ของโครโมโซมเพศใน meiosis เมื่อตัวผู้เป็น XY และตัวเมียเป็น XX

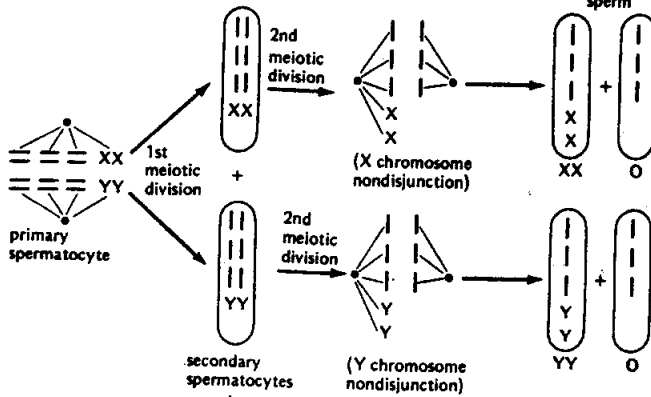
ถ้าหากว่า nondisjunction เกิดขึ้นในตัวผู้ใน first meiotic division ทั้ง X และ Y-chromosomes จะเคลื่อนไปสู่ขั้วเดียวกัน และสร้าง gametes XY และ O (nullo-X) อย่างละสองอันใน second meiotic division (รูปที่ 12-11a) แต่ถ้าหากว่า nondisjunction เกิดขึ้นใน second meiotic division จะทำให้ได้ gametes ผิดปกติเกิดขึ้นหลายชนิดด้วยกัน เช่น XX, YY และ O sperms แล้วแต่ว่าโครโมโซมเพศอันไหนที่จะไม่ยอมแยกตัวออกจากกัน (รูปที่ 12-11b) ส่วนทางคานตัวเมียนั้นไม่ว่า nondisjunction จะเกิดขึ้นในระยะไหนก็ตาม จะได้แต่ XX กับ O eggs (รูปที่ 12-11c, d)

**Males**

(a) Nondisjunction at first meiotic division



(b) Nondisjunction at second meiotic division

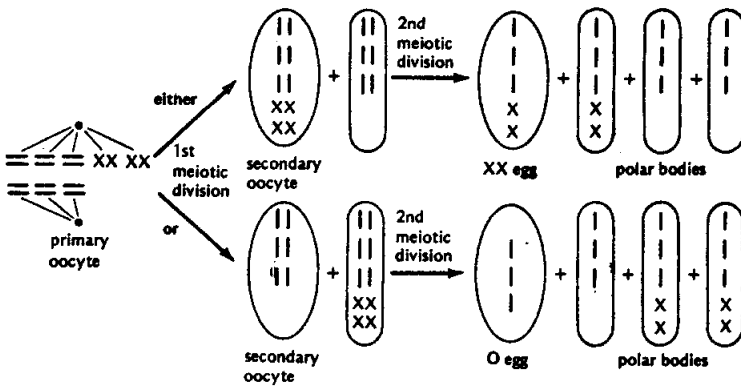


รูปที่ 12-11

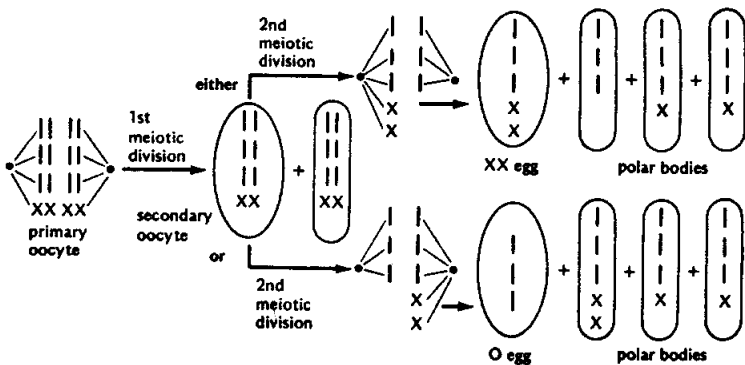
ผลของ nondisjunction  
ที่เกิดขึ้นกับโครโมโซมเพศใน  
first and second  
meiotic divisions  
ในตัวผู้ (a, b)  
และตัวเมีย (c, d)

**Females**

(c) Nondisjunction at first meiotic division

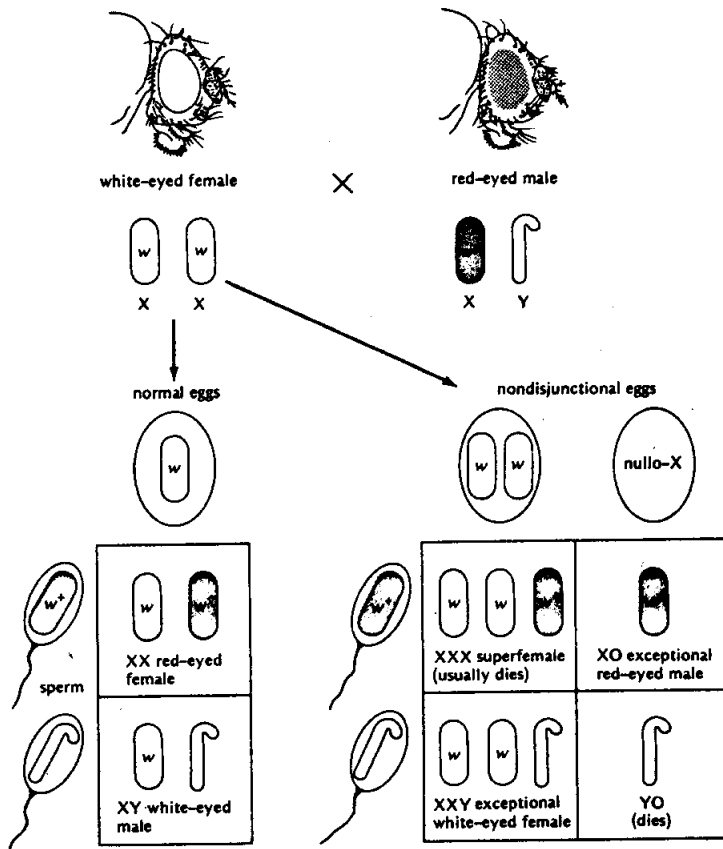


(d) Nondisjunction at second meiotic division



**Bridges' Demonstration of Nondisjunction**

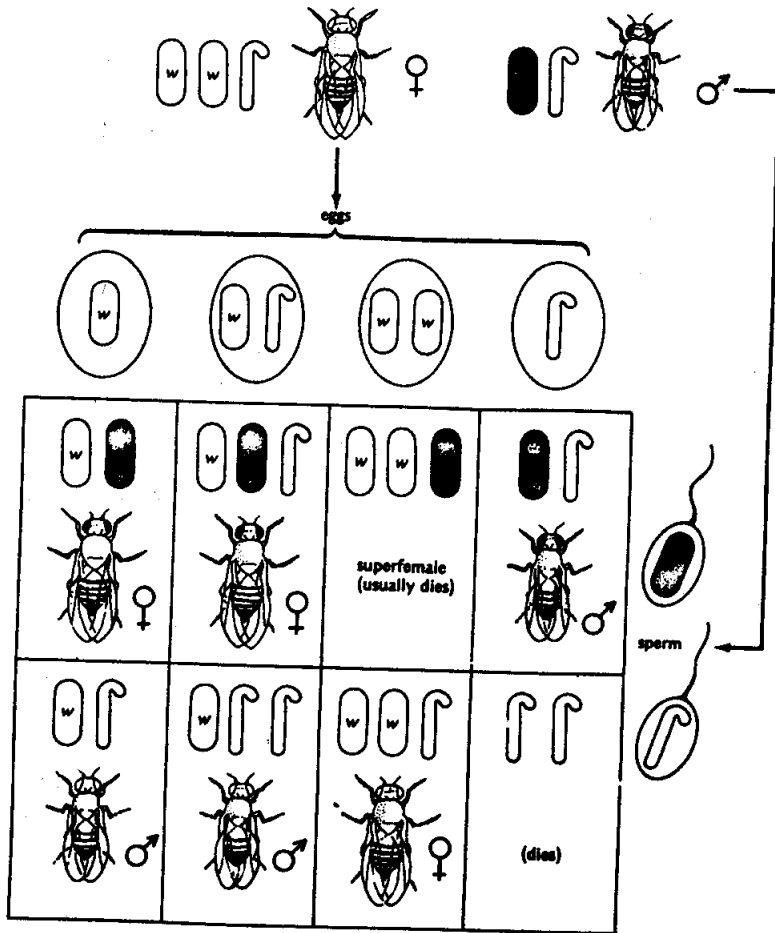
สมมติฐานของ Morgan ที่ว่าลักษณะตาสีขาวของแมลงหวี่ เป็น sex-linked มียีนอยู่บน X-chromosome ได้รับการทดลองสนับสนุนทาง cytology โดย Bridges ในปี ค.ศ. 1916 โดยเขาได้สังเกตเห็นว่าในการผสมพันธุ์โดยใช้ตัวเมียตาสีขาวกับตัวผู้ตาสีแดงนั้น ในทางทฤษฎีแล้วควรจะได้ลูกตัวเมียตาสีแดงและตัวผู้ตาสีขาวหมด แต่กลับพบว่ามีลูกที่มีลักษณะเหมือนพ่อแม่ทุกประการ เกิดขึ้นประมาณ 1 ใน 2000 ตัว Bridges ได้อธิบายว่าการที่เป็นเช่นนั้น เป็นผลจาก nondisjunction ของ X-chromosome สองอันจึงแสดงไว้ในรูปที่ 12-12 โดยใช้ตัวเมียจะสร้างไข่ขึ้นมาสองชนิด คือไข่ที่มี X-chromosome สองอัน และไข่ที่เป็น nullo-X เมื่อไข่ที่เป็น XX ถูกผสมโดยสเปิร์มที่มี X หรือ Y จะทำให้ได้ zygote สองชนิดคือ XXX และ XXY โดยที่ XXX จะเป็น superfemale ซึ่งอ่อนแอและมักจะตายขณะอยู่ในดักแก ส่วน XXY จะเป็นตัวเมียที่ไม่เป็นหมันและมีลักษณะค่อนข้างปกติ มีตาสีขาว เนื่องจากได้



รูปที่ 12-12 การเกิดแมลงหวี่ที่เป็น exceptional types ซึ่งเป็นผลจาก nondisjunction ของ X-chromosomes ในตัวเมียตาสีขาว

X-chromosome ทั้งสองอันจากแม่ ส่วนทางคานไซท์ที่เป็น nullo-X เมื่อผสมกับสเปิร์ม จะโคกลูกตัวผู้เกิดขึ้นสองแบบควบกัน คือตัวผู้ XO ซึ่งโค X-chromosome จากพ่อ จึงมีตา สีแดง แต่เป็นหมัน ส่วนอีกพวกหนึ่งจะมีแค่ Y-chromosome จะตายในระยะที่ยังเป็นไข่ อยุ่ เรียก nondisjunction ที่เกิดขึ้นจาก normal female แบบนี้ว่า primary nondisjunction

หลังจากที่โคตัวเมียทาสีขาวซึ่งเป็น XXY เกิดขึ้นแล้วมันยังสามารถจะทำให้เกิด nondisjunction โคต่อไปอีก เรียกว่า secondary nondisjunction ซึ่งเกิดขึ้นได้บ่อยกว่าแบบแรก ทำให้สรวงไซโคถึงสี่แบบควบกัน คือ ไซท์ที่มี X, XY, XX, และ Y เมื่อนำไปผสมพันธุ์กับตัวผู้ปกติซึ่งมีตาสีแดงจะทำให้โคกลูกถึงแปดแบบควบกัน ดังแสดงไว้ในรูปที่ 12-13 โคลูกที่เกิดจากไซท์ที่เป็น XX และ Y จะเกิดขึ้นมากถึง 4%



รูปที่ 12-13

ผลของ secondary nondisjunction เมื่อทำการผสมระหว่างแมลงหวี่ตัวเมียทาสีขาวที่เป็น XXY กับตัวผู้ทาสีแดงซึ่งเป็น XY

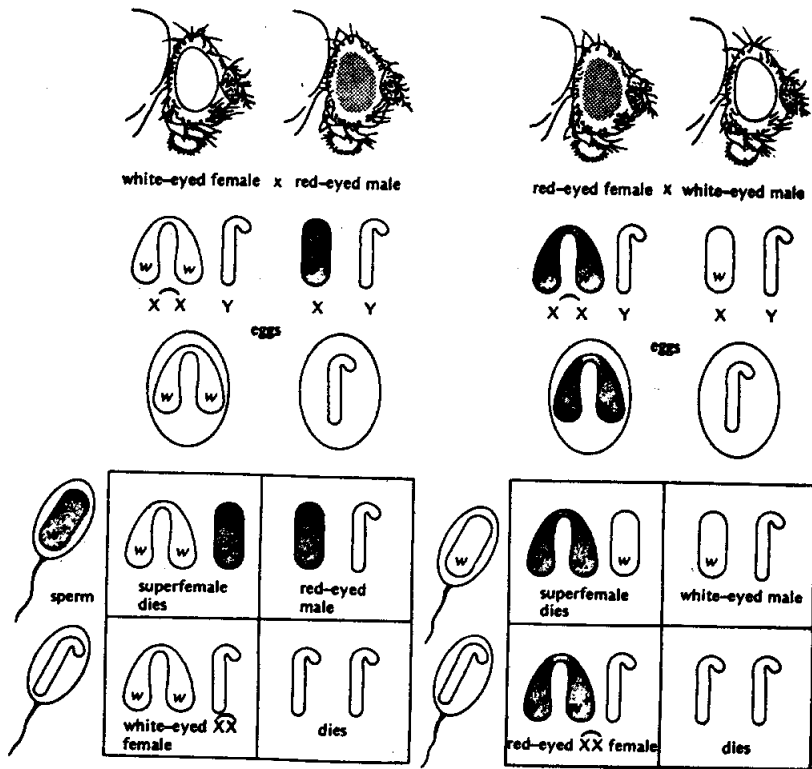
การศึกษาของ Bridges กับแมลงหวี่ที่เป็นผลจาก nondisjunction ทั้งสองแบบสามารถจะนำมายืนยันได้อีกทางหนึ่งว่ายีนส์และโครโมโซมนี้มีความสัมพันธ์กันโดยตรง เพราะแมลงหวี่ที่มีโครโมโซมเพศเป็น XO, XXX, XXY, และ XYY นั้น สามารถจะตรวจสอบ cytology เมื่อทราบว่าตำแหน่งของยีนส์บน X-chromosome แมลงหวี่ตัวไหนที่มีโครโมโซมดังกล่าวขาดหายไป หรือเกินมา ก็สามารถจะทำนายได้ว่ามันจะมี genotype และ phenotype เป็นอย่างไร เมื่อนำลักษณะของลูกที่เกิดจากการผสมและการตรวจทางโครโมโซมมาเปรียบเทียบกัน ก็ปรากฏว่ามันสอดคล้องกันทุกประการ

### Attached-X

หลังจากที่ Bridges ได้รายงานผลการทดลองของเขาแล้วไม่นาน L.V. Morgan ซึ่งเป็นภรรยาของ T.H. Morgan ได้พบว่าแมลงหวี่สายพันธุ์หนึ่งซึ่งมี nondisjunction เกิดขึ้นถึง 100% โดยแมลงหวี่ตัวเมียทุกตัวในพวกนี้ เมื่อผสมพันธุ์กับตัวผู้ที่มี sex-linked mutant genes อยู่นั้นลูกซึ่งถ้าเป็นตัวเมียจะมีลักษณะเหมือนแม่และถ้าเป็นตัวผู้จะเหมือนพ่อทุกประการ เช่น ถ่าน้ำตัวเมียคาสีแดงไปผสมกับตัวผู้คาสีขาว จะได้ลูกตัวเมียคาสีแดงและตัวผู้คาสีขาวทุกตัว หรือในทางกลับกันถ่าน้ำตัวเมียคาสีขาวไปผสมกับตัวผู้คาสีแดงก็จะได้ลูกตัวเมียคาสีขาวและตัวผู้คาสีแดงล้วน ๆ ซึ่งให้เห็นว่าลูกตัวเมียทุกตัวคงได้รับ X-chromosome ทั้งสองอันจากฝ่ายแม่ และลูกตัวผู้จะได้รับแต่ X-chromosome เพียงอันเดียวจากฝ่ายพ่อ

การที่แมลงหวี่ตัวเมียของสายพันธุ์ดังกล่าวสร้างแต่ nondisjunctional offspring อธิบายได้ว่าเป็นผลจากการเชื่อมติดกันระหว่าง X-chromosome ทั้งสองอันในตัวเมียซึ่งเป็น XXY ทำให้ XX ถูกถ่ายทอดออกไปเหมือนกับว่ามันเป็นโครโมโซมเดียวกันเรียกว่า "attached X" หรือ XX ดังนั้นตัวเมียจึงสร้าง gametes ไปสองชนิดคือ ไซที่มี XX หรือ Y เมื่อไซที่เป็น XX ได้รับความผสมโดยสเปิร์มที่มี Y จะได้ attached-X female ซึ่งไม่เป็นหมัน แต่ถ้าได้รับการผสมจากสเปิร์มที่มีแต่ X จะได้ XXX female ซึ่งมักตายก่อนเกิด ส่วนไซที่มีแต่ Y เมื่อได้รับความผสมโดยสเปิร์มที่มี Y เหมือนกันจะได้ YY male ซึ่งยังไม่รอด แต่ถ้าได้รับการผสมโดยสเปิร์มที่มีแต่ X จะได้ลูกตัวผู้ตามปกติ จะเห็นได้ว่าลูกที่เป็นตัวเมียทั้งหมดจะได้รับแต่ XX จากฝ่ายแม่และ Y จากฝ่ายพ่อ ส่วนลูกตัวผู้จะได้รับแต่ X จากฝ่ายพ่อและ Y จากฝ่ายแม่ ดังนั้นการถ่ายทอดลักษณะที่เป็น sex-linked เช่น ลักษณะคาสีขาว ในแมลงหวี่สายพันธุ์นี้จึงเป็นไปในแบบที่ว่าแม่ถ่ายทอดลักษณะของตนให้แก่ลูกตัวเมีย และพ่อถ่ายทอดให้แก่ลูกตัวผู้ ดังรูปที่ 12-14 ซึ่งในระยะต่อมาได้มีการพิสูจน์ทาง cytology ไว้

X-chromosome ทั้งสอง อันในตัว เมียมัน เชื่อมติดกันในบริเวณ centromere



รูปที่ 12-14 ผลจากการผสมระหว่างแมลงหวี่ตัวเมียที่มี attached-X กับตัวผู้ปกติซึ่งมีลักษณะตรงข้ามกับตัวเมียและเป็น sex-linked