

AUSENCIA DE GENES SUPRESORES DEL SISTEMA DISTORSIONADOR DE LA SEGREGACION EN UNA POBLACION NATURAL DE *DROSOPHILA MELANOGASTER* DE MEDELLIN, COLOMBIA

ABSENCE OF GENE SUPPRESSORS OF THE SEGREGATION DISTORTER SYSTEM IN A NATURAL POPULATION OF *DROSOPHILA MELANOGASTER* OF MEDELLIN, COLOMBIA

Néstor López A.*

RESUMEN

Con el fin de detectar la presencia de supresores para el sistema distorsionador de la segregación (SD) en los cromosomas X, 2 y 3 de *Drosophila melanogaster*, se tomaron 198 machos de una población natural de Medellín, que presentaba tal sistema. Los resultados indican que la población no tiene supresores su-SD, aunque la frecuencia de cromosomas SD alcanza valores altos (5.3%).

Se propone la existencia de elementos genéticos diferentes a los supresores SD que evitan que el sistema distorsionador de la segregación se extienda por toda una población natural de *D. melanogaster*.

ABSTRACT

One hundred ninety eight *D. melanogaster* males, carrying the segregation distorter system, were captured from a natural population in Medellín to detect the presence of suppressor (su-SD) of this system. The results showed that the population does not contain the suppressor SD, though the frequency of chromosomes SD was found to be high (5.3%).

The existence of different genetic factors to the SD suppressors is proposed so that they prevent the disturbing system of segregation from spreading in the natural population of *D. melanogaster*.

INTRODUCCION

El uso de métodos genéticos para controlar el tamaño de una población natural cobra cada día más importancia. Sobresalen entre ellos la liberación de machos estériles, la de individuos portadores de translocaciones y la de individuos con genes para incompatibilidad citoplasmática o con genes letales dominantes inducidos. Todos estos procedimientos tienen en común la producción en el laboratorio de una gran cantidad de animales con el daño genético, para luego ser liberados en la población que se quiere controlar (Knipling, 1955; Robinson, 1983). Pero en años recientes se ha prestado mayor atención a los loci que determinan la deriva meiótica, es decir, a aquellos que alteran el control de las divisiones meióticas y ocasionan la recuperación no al azar de los gametos, o sea, la producción, en mayor cantidad, de un genotipo con relación a otro. La alteración de la relación sexual (1 hembra: 1 macho) es una de esas técnicas y se empieza a utilizar en el control del crecimiento

de poblaciones naturales de insectos, ya que permite que en unas cuantas generaciones uno de los sexos prácticamente desaparezca y, como consecuencia, se reduzca grandemente la población. Este fenómeno ya se ha reportado en diferentes individuos, tanto en plantas como en animales.

Algunos investigadores han mostrado teóricamente (Hartl, 1972; Hirazumi et al., 1960) y experimentalmente (Lyttle, 1977) que los alelos con deriva meiótica se pueden fijar en una población bajo una amplia gama de condiciones. En comparación con los métodos señalados al principio, la deriva meiótica sólo requiere la liberación de un pequeño número de individuos en la población que se quiere controlar, pues tal característica se hereda y se propaga con relativa facilidad a lo largo de las generaciones. De esta propiedad se desprende lo importante que resultarían los genes con deriva meiótica como herramienta en el control biológico de insectos. Entre los insectos en los que se ha aplicado esta técnica están

* Profesor, Depto de Biología, Univ. de Antioquia, Medellín, Colombia.

las moscas *Drosophila melanogaster* (Lyttle, 1977), *Musca domestica* (McDonald y Overland, 1972) y *Delia antiqua* (Vosselman, 1979), y los mosquitos *Anopheles gambiae* (Davidson, 1969), *Culex pipiens* (Swenny y Barr, 1978) y *Aedes aegypti* (Hickey y Craig, 1966). De todos esos sistemas de deriva meiótica, el más conocido es el sistema distorsionador de la segregación (SD) en *Drosophila melanogaster*. Sin embargo, es muy limitado el conocimiento que hay sobre los elementos genéticos que componen tal sistema SD y sobre los aspectos moleculares que se llevan a cabo en su función. Esto se debe tanto a la dificultad que tiene la deriva para ser detectada en la naturaleza, como al escaso número de cromosomas SD disponibles para el estudio.

Los principales elementos genéticos del sistema SD son el gen *Sd*, que es el causante de la distorsión de la segregación y está situado en la región eucromática del brazo izquierdo del cromosoma 2, y el gen *Rsp* (responder), que está localizado en la heterocromatina del brazo derecho del mismo cromosoma. El mecanismo de acción más aceptado para el sistema es como sigue: el producto del gen *Sd* interactúa con el locus *Rsp* y origina una alteración de los espermatozoides portadores del gen *Sd*⁺. A su vez, el locus *Rsp* se puede encontrar en dos formas: *Rsp*^s, que es sensible a la acción del producto de *Sd*, y *Rsp*ⁱ, que es insensible al mismo producto, es decir, que no permite la alteración espermática.

El efecto distorsionador SD se observa de la siguiente manera: cuando un macho heterocigótico *Sd*⁺/*Sd* se cruza con una hembra *Sd*⁺/*Sd*⁺ se recuperan descendientes *Sd*⁺/*Sd* en un 90% o más, y el resto es *Sd*⁺/*Sd*⁺, aunque por las leyes mendelianas se esperaría recuperar igual cantidad de los dos genotipos. La alteración de la segregación es ocasionada por la poca producción de gametos *Sd*⁺ en comparación con los *Sd*. Tal sistema sólo opera en los machos, o sea que en el cruce recíproco (hembra *Sd*⁺/*Sd*⁺ x macho *Sd*⁺/*Sd*⁺), la proporción genotípica de la descendencia es 1:1.

Como se puede notar, la frecuencia del gen *Sd* en una población aumentaría progresivamente hasta alcanzar a todos los individuos. Pero en la naturaleza no sucede así, pues se cree que en la especie se desarrolla un sistema de genes supresores que disminuyen el efecto SD y mantienen el gen *Sd* en frecuencias muy bajas.

El propósito de este estudio fue investigar la presencia de genes supresores del sistema SD en una población natural de *Drosophila melanogaster* de Medellín y, en caso de encontrarlos, determinar su frecuencia.

MATERIALES Y METODOS

Algunas de las cepas empleadas en este estudio fueron obtenidas del California Institute of Technology; las otras, del cepario del Laboratorio de Genética del Departamento de Biología de la Universidad de Antioquia.

1. Determinación de la frecuencia del cromosoma SD en la población natural

Cepas empleadas

(1) *cn bw*. Esta cepa posee en el cromosoma 2 las marcas recesivas cinabar (ojo rojo claro, 2R-57.5) y brown (ojo café, 2R-104.5). Estas dos mutaciones en un solo individuo, y en estado homocigótico, producen ojo blanco.

(2) Machos normales de la población natural (*cn*⁺ *bw*⁺).

Procedimiento. Se cogieron machos de la población natural y se cruzaron individualmente con tres hembras vírgenes *cn bw*. De la descendencia de este cruce se tomaron cuatro machos (que son de ojo rojo) y se cruzaron individualmente con tres hembras vírgenes *cn bw*. En esta nueva descendencia se observaron los individuos de ojo rojo y de ojo blanco. Si el cromosoma 2 extraído de la población natural no es portador del cromosoma SD, se producirá igual cantidad, o muy parecida, de individuos de ojo rojo y de ojo blanco. En cambio, si el cromosoma 2 es portador del cromosoma SD, el número de descendientes con ojo rojo será muy superior al de descendientes con ojos blancos. Con estos datos, se determinó el valor *k* de la siguiente manera:

$$k = \frac{\text{N}^{\circ} \text{ de descendientes con ojo rojo}}{\text{N}^{\circ} \text{ total de descendientes}}$$

Se consideró que si el valor de *k* es igual o superior a 0.85, el cromosoma 2 es portador del sistema SD (Hartl, 1977).

2. Detección de supresores SD en el cromosoma X

Método A

Cepas empleadas:

(1) *C(1)DX*, y *f*; *cn bw*. Las hembras de esta cepa tienen un cromosoma Y. Además, sus dos cromosomas X están unidos por el centrómero, lo cual ocasiona la transmisión del cromosoma X de los machos sólo a los machos, ya que las hijas 3X son no viables. Las hembras

de esta cepa tienen cuerpo amarillo (yellow), poseen quetas chamuscadas (forked), y sus ojos son blancos.

(2) *FM7*, y *w B v; cn bw*. Esta cepa suprime efectivamente el entrecruzamiento en el cromosoma X, porque tiene siete inversiones. Posee además, para su identificación, las marcas *w* (ojo blanco), *B* (ojo bar, o en forma de barra) y *v* (ojo bermellón), fuera de las ya citadas *y*, *cn* y *bw*.

(3) *SD ca/SM5*. En esta cepa el cromosoma *SD ca* produce fuerte distorsión de la segregación ($k = 1$). Fue aislada de una población natural en Medellín (Hernández y López, 1986). El cromosoma *SM5* se reconoce porque posee la mutación dominante ala crespa, o Curly (*Cy*).

(4) Machos de la población natural.

Procedimiento. Se tomaron machos de la población natural y se cruzaron individualmente con tres hembras vírgenes *C(1)DX*. Los machos producidos se retrocruzaron con las hembras *C(1)DX* y se seleccionaron los machos de ojo blanco de la descendencia. Estos se cruzaron con vírgenes *FM7*. Las hembras de la nueva descendencia se cruzaron con machos $+/Y$, *SD ca/SM5*, lo que origina, entre otros, machos $+/Y$, *SD ca/cn bw* que se reconocieron por tener ojo rojo y ala normal. Estos machos, en los cuales el cromosoma X proviene de la población natural, se cruzaron con hembras *cn bw* y se analizó la descendencia en cada cruce para buscar la presencia de supresores. Si el cromosoma (+) extraído de la población natural no es portador de un supresor *SD*, el valor k será igual a 1 o muy cercano a él, por estar actuando la distorsión de la segregación. En cambio, si tal cromosoma es portador de un supresor, el efecto *SD* disminuirá, dependiendo de la fuerza del supresor. Para estos casos, se aceptó la presencia de un supresor en el cromosoma X si el valor k fue inferior a 0.85.

Como control se realizó el mismo procedimiento pero empleando machos de la cepa *cn bw*, en vez de machos de la población natural.

Método B

Cepas empleadas:

(1) *Basc, cn bw*. En esta cepa se suprime el entrecruzamiento en el cromosoma X. Es de ojo blanco por la interacción entre *cn* y *bw*, además de que tiene la marca *B* (ojo en barra).

(2) *SD ca/cn bw*. Presenta fuerte distorsión de la segregación. Tiene ala crespa y ojo blanco.

(3) Machos de la población natural.

Procedimiento. Se tomaron machos de la población natural y se cruzaron individualmente con hembras *Basc, cn bw*. Las hembras descendientes se cruzaron con machos *Basc, cn bw*. Las hembras descendientes de este segundo cruce, que son portadoras de un cromosoma X de la población natural, se cruzaron con machos *Basc, SD ca/cn bw*. Algunos de los machos de la nueva descendencia son $+/Y$, *SD ca/cn bw*, que se reconocen porque tienen ojo rojo no bar. Tales machos se cruzaron individualmente con hembras *cn bw* y se determinó el valor k en cada cruce.

3. Detección de supresores *SD* y locus *Rsp¹* en el cromosoma 2

Cepas empleadas

(1) *SD ca bw/SM5*. Esta cepa tiene el cromosoma distorsionador de la segregación y la mutación recesiva ojo café (*bw*), para reconocerlo cuando el cromosoma homólogo sea normal. El cromosoma *SD ca bw* muestra un grado de distorsión moderado. El cromosoma *SM5* se reconoce por llevar la mutación dominante ala crespa (*Cy*). Además, en tal cromosoma se suprime el entrecruzamiento porque presenta inversiones.

(2) *cn bw*.

Procedimiento. Se cogieron machos de la población natural se cruzaron individualmente con hembras *SD ca bw/SM5*. Los machos de ala normal de la descendencia (que son portadores del cromosoma *SD ca bw* y de un cromosoma normal (+) extraído de la población natural) se cruzaron individualmente con hembras *cn bw*. La descendencia de este cruce tiene ojos de color café o rojo, lo cual sirve para analizar la presencia de supresores, puesto que si el cromosoma extraído de la población natural es portador de un supresor *SD*, entonces la descendencia de este cruce estará compuesta por individuos de ojo rojo e individuos de ojo café en un número muy similar. Pero, si dicho cromosoma no es portador de un supresor, la descendencia será en su mayoría de individuos de ojo café. Para este caso particular, el valor k se encontró mediante la relación:

$$k = \frac{\text{N}^{\circ} \text{ de descendientes con ojo café}}{\text{N}^{\circ} \text{ total de descendientes}}$$

A diferencia del caso anterior (cromosoma X), se tomó un valor de k igual a 0.76, o menor, para aceptar que un cromosoma 2 era portador de un supresor *SD*.

Como control se realizó el mismo procedimiento pero empleando machos de la cepa *cn bw*, en vez de los machos de la población natural.

4. Detección de supresores *SD* en el cromosoma 3

Cepas empleadas

(1) *TM2/TM3, cn bw*. En esta cepa no ocurre entrecruzamiento en el cromosoma 3. El cromosoma *TM2* está marcado con la mutación dominante *Ubx* (ultrabitorax) que se reconoce por la presencia de halterios con un tamaño mayor que el normal, y la mutación recesiva *e* (cuerpo café). El *TM3* tiene también la marca *e* y tres inversiones en el cromosoma 3.

(2) *SD ca/SM5, e*. Además de lo descrito antes para esta cepa, su cuerpo es café. Tanto esta cepa, como la anterior, se hicieron en el laboratorio para la presente investigación.

Procedimiento. Se seleccionaron machos de la población natural y se cruzaron individualmente con hembras *TM2/TM3, cn bw*. Los machos con halterios anormales de la descendencia, se retrocruzaron individualmente con las hembras *TM2/TM3, cn bw*. De esta nueva progenie se seleccionaron los machos de ojo blanco y halterios anormales y se cruzaron individualmente con hembras *SD ca/SM5, e*. En esta segunda progenie se obtienen machos de cuerpo color normal y ala normal, los cuales se cruzaron individualmente con hembras *cn bw, e*. En la descendencia de cada uno de estos cruces se calculó el valor de k , mediante la relación:

$$k = \frac{\text{Nº de descendientes con ojo rojo}}{\text{Nº total de descendientes}}$$

Igual que en el caso anterior, se tomó un valor de k igual o menor que 0.76 para aceptar la presencia de un supresor *SD* en el cromosoma 3 estudiado.

RESULTADOS

En una publicación previa, el biólogo Heriberto Hernández, y el autor de este artículo, habíamos reportado el estudio de una población natural de Medellín (Hernández y López, 1986). En ella se determinó la frecuencia del cromosoma *SD* y el grado de distorsión basado en el valor k (Hernández y López, 1986). Cuatro años después

Tabla 1 Frecuencia del cromosoma *SD* en una población natural de *Drosophila melanogaster* de Medellín

Muestreo	Nº de crs <i>SD</i>	Nº de crs muestra	Frecuencia
1984	9	220	4.1%
1988	6	111	5.3%

volvimos a muestrear la misma población y analizamos nuevamente la frecuencia de cromosomas *SD*, la cual aumentó 1.2%, es decir, 0.3% anual en promedio. Los resultados se muestran en la tabla 1.

Investigaciones similares llevadas a cabo en otras poblaciones naturales del mundo han dado como resultado valores parecidos a los encontrados aquí. Por ejemplo, en Madison (Estados Unidos) la frecuencia fue de 3% (Sandler et al., 1959) y en Odate (Japón) fue de cerca de 1% (Hiraizumi y Nakazima, 1965). Según parece, el cromosoma *SD* tiene frecuencias muy bajas en las poblaciones naturales, lo cual sorprende, puesto que con la cualidad que tiene el sistema *SD* de transmitirse a casi todos los descendientes, se espera que su frecuencia sea alta en cualquier población.

Si bien es cierto que los cromosomas *SD* se encontraron en las poblaciones naturales antes mencionadas y en la del presente estudio, se sabe de otras poblaciones en las que no se hallaron. Las estudiadas por Hiraizumi (1971) e Hiraizumi y Gerstenberg (1981) en Texas, son unos de estos casos. De lo anterior se desprende que no siempre el cromosoma *SD* acompaña a las poblaciones naturales de *Drosophila melanogaster*.

Cromosomas supresores *SD* (*su-SD*) en poblaciones naturales

1. Supresores en el cromosoma X

Tal como se indicó en la metodología, se emplearon dos métodos. El A es en esencia similar al empleado por Hiraizumi y Thomas (1984) para estudiar la presencia de supresores *SD* en poblaciones de *Drosophila* de Estados Unidos. La decisión de emplear además el método B se tomó luego de haber muestreado con el método A los cromosomas X, 2 y 3 de la población natural y encontrar que carecían de supresores *SD*. De esta manera se podría asegurar con más certeza la ausencia de supresores *SD* en la población natural.

Los resultados obtenidos con las dos metodologías se muestran en la tabla 2. En ella se ve claramente que no existen supresores *su-SD* en el cromosoma X de la muestra estudiada. El hecho de realizar dos metodologías con el mismo objetivo y obtener igual resultado, permite asegurar que la ausencia de supresores *SD* es una característica de la población natural estudiada, más que una posible falla en el procedimiento experimental.

Tabla 2 Supresores *SD* en el cromosoma X

Población	Nº de crs muestra	Nº de crs con <i>su-SD</i>
A (natural)	50	0
B (natural)	40	0
control	21	0

2. Supresores en el cromosoma 2

En el diseño inicial de esta investigación se propuso analizar la sensibilidad del cromosoma 2 a la actividad distorsionadora de la segregación, pero los resultados mostraron que en todos los casos el efecto *SD* se manifestaba con un grado tan alto como el del control, es decir, un valor de $k = 1$. La distorsión era completa. Si se hubieran encontrado grados en la distorsión, ello significaría la posible existencia de alelos para el locus *Rsp*, con diferente sensibilidad.

Los resultados se muestran en la tabla 3. Puede verse que tampoco se encontraron supresores *su-SD* en el cromosoma 2.

Tabla 3 Supresores *SD* en el cromosoma 2

Población	Nº de crs muestra	Nº de crs con <i>su-SD</i>
Natural	63	0
Control	32	0

3. Supresores en el cromosoma 3

Para completar el muestreo de supresores *su-SD* en la población natural, se analizó el cromosoma 3. Al igual que para los cromosomas X y 2, no se detectó la presencia de supresores (tabla 4).

Los resultados señalados anteriormente en las tablas 2, 3 y 4, indican claramente la ausencia total de supresores

Tabla 4 Supresores *SD* en el cromosoma 3

Población	Nº de crs muestra	Nº de crs con <i>su-SD</i>
Natural	45	0
Control	19	0

para el sistema distorsionador de la segregación en la población estudiada. (Si bien es cierto que no se muestreó el cromosoma 4, éste es muy pequeño, menos del 1% del genoma, y el número de genes es muy bajo). Contratan estos resultados con los encontrados en poblaciones naturales de otras partes del mundo. En Estados Unidos, por ejemplo, Sandler *et. al* (1959) los encontraron en una alta frecuencia. De la misma manera, Hartl y Hartung (1975), al estudiar otra población de Estados Unidos en Carolina del Norte, encontraron que 36 de 75 cromosomas 2 (48%) tenían un gen *su-SD* o un alelo *Rsp*¹. Y en Japón, Kataoka (1967) encontró un supresor en el cromosoma X en el 85% de los casos analizados.

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos por numerosas investigaciones en poco más de 30 años han permitido idear un modelo para explicar la evolución del sistema distorsionador. La primera etapa comprendería la formación de los genes necesarios para la distorsión, es decir, *Sd* y *Rsp*. Ejemplos de esta fase pueden ser los cromosomas *SD-Roma* y *SD-Ranna* encontrados por Trippa *et al.* (1980) en una población natural de Italia. La eficiencia del sistema distorsionador se alcanzaría cuando la región cromosómica en la que se encuentran *Sd* y *Rsp*, se asocia con inversiones y mutaciones letales recesivas, para mantener ligados estos elementos. El cromosoma *SD-72*, encontrado por Sandler *et al.* (1959), representaría un ejemplo de esta etapa. Para disminuir el efecto distorsionador, la población desarrollaría supresores y cromosomas insensibles a *SD*, lo cual determinaría otra fase en la evolución del sistema. Esta fase la podría confirmar el hecho de que una población de Odate (Japón) presentó un aumento considerable de supresores en un año (Kataoka, 1967). La población de Raleigh, estudiada por Hiraizumi y Thomas (1984), también estaría en esta etapa. Finalmente, empezaría a disminuir la frecuencia del cromosoma *SD* y los sistemas supresores *SD* habrán alcanzado su máxima frecuencia. Las poblaciones estudiadas por Hiraizumi y Thomas (1984), en Texas, serían de este tipo.

Según el modelo anterior se espera que una población aumente la frecuencia de cromosomas *SD* rápida-

mente, hasta que se formen los supresores y éstos empiecen a controlar el efecto distorsionador.

Para el caso de la población natural estudiada en este trabajo, se observa que la frecuencia del cromosoma *SD* es muy alta (5.3%), comparada con las encontradas en otras poblaciones del mundo, además de que, dentro de la población, la frecuencia del cromosoma *SD* ha variado sólo 1.2% en cuatro años, cuando por sus características debería tener valores mucho más altos. Lo anterior permite concluir que la población está frenando de alguna manera la propagación del cromosoma *SD*. Obviamente, no debe ser por la aparición y la dispersión de supresores *SD* o por cromosomas insensibles a *SD*, pues los resultados indican que ellos están ausentes por completo de la población. Estas observaciones ponen en duda el papel que se quiere dar a los supresores en controlar la presencia del cromosoma *SD* en una población. Más bien, lo que podría ocurrir es que, antes de que se formen los supresores, entra a operar otro (u otros) sistema para bloquear la propagación del cromosoma *SD*.

La conclusión anterior induce a prestar más atención a otros elementos del sistema, tal como al *M(SD)*, que aumenta la acción distorsionadora y afecta la fertilidad de los machos, además de que extiende su efecto a los dos cromosomas homólogos (Hiraizumi et al. 1980), y al *E(SD)*, que es otro elemento necesario para que *SD* manifieste toda su capacidad (por lo que se le conoce como aumentador, o "enhancer", de *SD*) (Ganetzky, 1977). Brittnacher y Ganetzky (1984) consideran a este último como un componente general de todos los cromosomas *SD*.

A pesar de que la población de *Drosophila* estudiada no presentó supresores del sistema distorsionador de la segregación, la aplicación de este método al control genético del crecimiento de una población de insectos sigue siendo válida. Lyttle (1977) demostró que cuando se liberaban individuos con translocaciones *T(Y;2),SD* en cajas de población, aproximadamente en siete generaciones desaparecía la población por disminución en el número de hembras. Esto hace suponer que la acción de cualquier tipo de supresores no alcanza a actuar y la población se extingue.

LITERATURA CITADA

- Davidson, G. 1969. The potential use of sterile hybrid male for the eradication of member species of the *Anopheles gambiae* complex. Bull. WHO. 42: 55-67.
- Hartl, D. L. 1972. Population dynamics of sperm and pollen killers. Theor. Appl. Genet. 42: 81-88.
- Hartl, D. L. and N. Hartung. 1975. High frequency of one element of segregation distorter in natural populations of *Drosophila melanogaster*. Evolution 29:512-518.
- Hartl, D. L. 1977. Mechanism of a case of genetic coadaptation in population *Drosophila melanogaster*. Proc. Natl. Acad. Sci. 74: 324-328.
- Hernández, H. y N. López. 1986. Aislamiento y análisis de mutaciones distorsionadoras de la segregación (*SD*) en poblaciones naturales de *Drosophila melanogaster*. Actual. Biol. 15: 10-17.
- Hickey, W. A. and G. B. Craigh. 1966. Distortion of sex ratio in populations of *Aedes aegypti*. Genetics 52: 1177-1196.
- Hiraizumi, Y. 1971. Spontaneous recombination in *Drosophila melanogaster*. Proc. Natl. Acad. Sci. 68: 268-270.
- Hiraizumi, Y. and M. V. Gerstenberg. 1981. Gametic frequency of second chromosomes of T-007 type in a natural population of *Drosophila melanogaster* in Texas. Genetics 98: 303-316.
- Hiraizumi, Y. and K. Nakazima. 1965. *SD* in natural population of *Drosophila melanogaster* in Japan. Drosophila Inform. Serv. 40: 42.
- Hiraizumi, Y., L. Sandler and J. F. Crow. 1960. Meiotic drive in natural populations of *Drosophila melanogaster*. III. Populational implications of the segregation distorter locus. Evolution 14: 433-444.
- Hiraizumi, Y. and M. Thomas. 1984. Suppressor system of segregation distorter (*SD*) chromosomes in natural populations of *Drosophila melanogaster*. Genetics 106: 279-292.
- Kataoka, Y. 1967. A genetic system modifying segregation distortion in a natural population of *Drosophila melanogaster* in Japan. Jpn. J. Genetics. 42: 327-337.
- Knipling, E. F. 1955. Possibilities of insect control or eradication through the use of sexually sterile males. J. Econ. Entomol. 48: 459-462.
- Lyttle, T. 1977. Experimental population genetics of meiotic drive system. I. Pseudo-Y chromosomal drive as a means of eliminating cage population of *Drosophila melanogaster*. Genetics 86: 413-445.
- McDonald, I. C. and D. E. Overland. 1972. Temperature sensitive mutations in the housefly: the characterization of heat sensitive recessive lethal factors on autosome. III. J. Econ. Entomol. 65: 1363-1368.
- Robinson, A. S. 1983. Sex ratio manipulation in relation to insect pest control. Ann. Rev. Genet. 17: 191-214.

- Sandler, L., Y. Hiraizumi and I. Sandler. 1959. Meiotic drive in natural populations of *Drosophila melanogaster*. I. The cytogenetics basis of segregation distortion. *Genetics* 44: 233-250.
- Swenny, T. L. and R. Barr. 1978. Sex ratio distortion caused by meiotic drive in a mosquito, *Culex pipiens* L. *Genetics* 88: 427-446.
- Trippa, G., A. Loverre and R. Cicchetti. 1980. Cytogenetic analysis of an SD-chromosome from a natural population of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 95: 399-412.
- Vosselman, L. 1979. Sex determination of anion fly, *Hylemya antiqua* (Mergen). II. Sex ratio distortion by unstable somatic behaviour on chromosome Y₂ and inheritance of a nonfunctional Y₂ (Y_m). *Chromosoma* 75: 353-367.