

# キイロショウジョウバエの成虫体重に関する 人為選抜及び相関反応

小須田 和 彦

## 序 文

いくつかのショウジョウバエ種 (*Drosophila*) の集団内及び集団間で体のサイズに関して大きな変異が保有されていることがこれまでに報告されてきた (Robertson, 1955; 1959; 1962; 1987; Frahm and Kojima, 1966; Coyne and Beecham, 1987)。これらの変異の多くは発育途上の温度, 栄養条件, 幼虫密度などの環境要因に由来している (Robertson, 1957; Tantawy *et al.*, 1964)。例えば, 体のサイズに関しての人為選抜が効果があることから, ショウジョウバエの体のサイズにおける変異には, 遺伝的要因ももちろん関係している事がわかる。最近の研究は野外集団における体のサイズについても遺伝力が有意であることを示している (Coyne and Beecham, 1987; Prout and Barker, 1989; Risca *et al.*, 1989; Ruiz *et al.*, 1991; Weigensberg and Roff, 1996)。

広義の遺伝力 (または遺伝率: heritability) は特定の形質における遺伝分散の全分散に占める割合を示す。即ち, 表現型分散 ( $V_p$ ) = 遺伝分散 ( $V_g$ ) + 環境分散 ( $V_e$ ) とすれば, 広義の遺伝力  $h^2 = \text{遺伝分散} (V_g) / \text{表現型分散} (V_p)$  と表される。遺伝分散は相加的分散 ( $V_a$ ) と優性分散 ( $V_d$ ), 及びエピスタシス分散 ( $V_i$ ) とに分割される。また, 狭義の遺伝力は  $h^2 = V_a / V_p$  で定義される。遺伝力が大きければ大きいほど, 両親と子が似る事になる。また, 環境要因が大きければ大きい程, 親子間の相関は小さくなる。人為選抜が可能な実験動植物では選抜差 (selection differentials) に対する選抜反応 (selection response) の比率より狭義の遺伝率を推定することができる。このようにして求められた遺伝率を実現遺伝率 (realized heritability) という。一般に行われる複数世代における選抜実験においては, 選抜反応の選抜差に対する回帰係数を求めることにより, より正確な実現遺伝率が得られ, 普通この方法が採用されることが多い。また, 数世代にわたる累積選抜差に対する選抜反応の割合からも求められる。一般に形態に関する遺伝率は比較的高く, 次世代に残す子供の数で定義される適応度 (fitness) に関する形質では遺伝率が低いことが報告されている。このことは相加的遺伝分散に全分散に占

める割合が適応度に関する形質においては比較的小さく、適応度に直接関与しない形態的形質では比較的大きい事を意味する (Falconer, 1989)。

この実験の目的は体のサイズの指標ともいえる体重に関して人為選抜を行うことにより、この遺伝的変異の大きさを推定し、体重に関する遺伝的変異がいかに適応度に影響するかを調べることにある。

## 材料及び方法

実験の材料になったキイロショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) は山梨県勝沼町における自然集団から採集されたものである。自然集団から作られた実験集団より無作為に抽出した雌雄各 30 匹の成虫を飼育瓶に入れ産卵させた。幼虫密度が高すぎたり低すぎたりしないように、羽化するハエが瓶当たり 80 匹以下になるように産卵数が調整された。羽化した成虫数が瓶当たり 80 匹以上になった場合は体重測定から除外した。

毎世代、羽化した成虫すべてが交尾する前に集められ、雌雄別々の飼育瓶に入れられ、1~3 日間維持された。この作業は 3 日間または十分な個体数を得るために必要なときはもっと長期間行なわれた。

A, B 2 個の反復系統 (replicate line) が作られた。それぞれの選抜系統は体重の重い H 系統と体重の軽い L 系統にわけて選抜された。雌雄各々 50 匹の体重が測定され、H 系統ではもっとも体重の重い雌雄 5 対が、L 系統ではもっとも体重の軽い雌雄 5 対が次の世代の親として選ばれた。各親バエは飼育瓶に入れられ、毎日 2~3 度新たな飼育瓶に移すことにより幼虫密度が瓶あたり 80 匹以下に調整された。

人為選抜に伴う相関反応 (correlated response) として卵から成虫に至る生存力 (egg to adult viability) が調べられた。

### 卵から成虫までの生存力調査

選抜 4 系統 (HA, LA, HB, LA) より雌雄約 20 匹ずつが大型の産卵用瓶に入れられた。その中に餌を含むガラスリングを乗せたスライドグラスが挿入された。数時間後スライドグラスが取り出され、産卵された卵が数えられ、50 個ずつが新しい飼育瓶に入れられた。10~14 日経過後、羽化してくる成虫数を数え、その割合をもって卵期より成虫期に至る生存力とした。生存力の各測定にはおよそ 20 反復が実行された。

人為選抜を行わない対照 (control) における生存力も同様に調査された。

## 結論と議論

A, B 両系統における選抜結果は Table 1 および Table 2 にそれぞれまとめられている。選抜開始前の元の実験集団の, 世代 0 における成虫体重も表に示されているが, A, B, 両系統における雌の体重がそれぞれ 1.344 mg と 1.336 mg で, 雄のそれは 0.873 mg および 0.868 mg である。体のサイズで比較すると雌は雄より 1 割ほど大きい故 (Partridge and Fowler, 1993), 体重では 33%ほど重くなる事が期待されるが, 実際には雌の方が 54%程重くなっていた。この雌雄間の非常に大きな差異は雌がもっている卵巣の重さによると思われる。変異の程度を表す指標の一つである変異係数 (coefficient of variation), すなわち平均値に対する標準偏差の割合は, A 系統の雌では 0.078, 雄では 0.088 とよく一致している。また, B 系統の雌では 0.0848, 雄では 0.0854 と非常に良く一致している。一方, 選抜が終了する世代 8 における HA, HB 両選抜系統における変異係数は, 雌では 0.087, 0.081 となっており, 雄はそれぞれ 0.072, 0.127 となった。また, LA, LB 両系統の雌では 0.120, 0.083, 雄ではそれぞれ 0.092, 0.139 となっている。以上の変異係数の比較から, 興味深いことに, 選抜後の個体間の変異が選抜前より増大する傾向がみられることがわかる。

A 及び B 系統における選抜反応は大きく異なっており, 雌雄ともに B 系統における反応の方が大きい。このことは体重の重い方向及び軽い方向の両選抜について言える。8 世代選抜した後の H 系統と L 系統の差は, A 系統の雌では 0.38 mg となり選抜前の元の集団における雌体重の 29%であるのにたいして, B 系統の雌では 0.63 mg, 47%となっている。一方, A 系統の雄では, H 系統と L 系統の差は, 0.20 mg (23%), B 系統では, 0.38 mg (44%) となっている。雌の選抜に対する反応と雄のそれを比較してみると, A, B 両系統とも雌における反応の方が大きいことが Table 1, 2 からわかる。

Table 1 Body weight in the line A

Generation	Line HA				Line LA			
	Femele		Male		Femele		Male	
	Mean	S.E.	Mean	S.E.	Mean	S.E.	Mean	S.E.
0	1344.3	14.8	873.3	10.9	1344.3	14.8	873.3	10.9
1	1483.8	13.4	904.2	7.2	1160.2	14.9	701.4	11.5
2	1438.5	16.2	823.6	11.6	1133.5	15.8	716.8	10.9
3	1484.3	18.9	903.2	11.3	1324.0	13.0	837.2	9.1
4	1443.8	20.2	851.5	9.4	1139.9	18.0	653.6	9.3
5	1399.5	18.0	787.9	11.8	1031.9	17.1	652.6	8.7
6	1325.5	19.2	760.6	13.0	1112.4	17.7	635.1	10.5
7	1547.4	13.8	907.7	8.3	1127.5	17.2	657.6	10.7
8	1512.3	18.7	971.2	9.8	1128.2	19.2	772.7	10.0

Table 2 Body weight in the line B

Generation	Line HB				Line LB			
	Femele		Male		Femele		Male	
	Mean	S.E.	Mean	S.E.	Mean	S.E.	Mean	S.E.
0	1336.7	16.4	868.4	10.5	1336.7	16.4	863.4	10.5
1	1411.2	14.6	814.5	9.8	1207.0	16.2	733.8	12.5
2	1475.8	15.5	927.0	9.4	1225.1	17.9	768.0	9.9
3	1466.7	15.2	917.3	10.2	1100.3	19.9	666.7	10.5
4	1464.5	12.9	904.3	12.1	1324.1	19.3	802.4	9.2
5	1497.6	22.8	937.9	10.7	1077.3	12.0	680.2	10.4
6	1502.6	22.0	922.8	12.7	985.1	13.5	690.6	7.6
7	1692.0	16.4	1012.2	10.7	1172.3	12.5	659.8	8.2
8	1706.9	19.5	1051.9	12.3	1076.8	19.3	667.2	13.1

Table 1, 2 に示された A, B 両選抜系統における選抜結果はそれぞれ Fig. 1, 2 に図示されている。Fig. 1, 2 から明らかにわかるように成虫体重は, A, B 両系統ともに体重の重い方にも軽い方にも, 人為選抜に反応している。選抜に対する反応は A 系統の雌では体重の軽い方への反応が重い方へのそれより大きい, B 系統では逆に体重の重い方への反応の方が軽い方への反応より大きくなっている。一方, 雄では両系統とも体重の重い方向と軽い方向と選抜反応はほぼ対象的 (symmetrical) となっている。体のサイズの人為選抜では対象性がみられることもあるが, サイズが小さい方向への反応の方がサイズが大きい方へのそれより大きいのが一般的である (Tantawy *et al.*, 1964; Partridge and Fowler, 1993)。

Fig. 1, 2 より HA 系統の雌雄の反応が驚くほど似ていること, 世代3において LA 系統の

Fig. 1 Selection for Body Weight

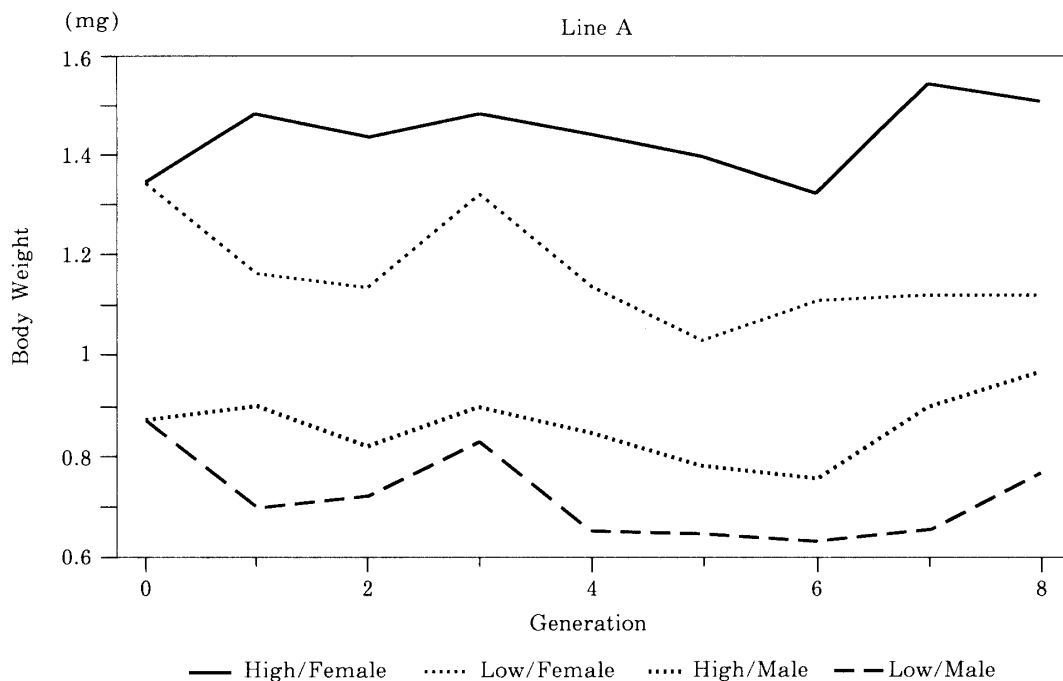
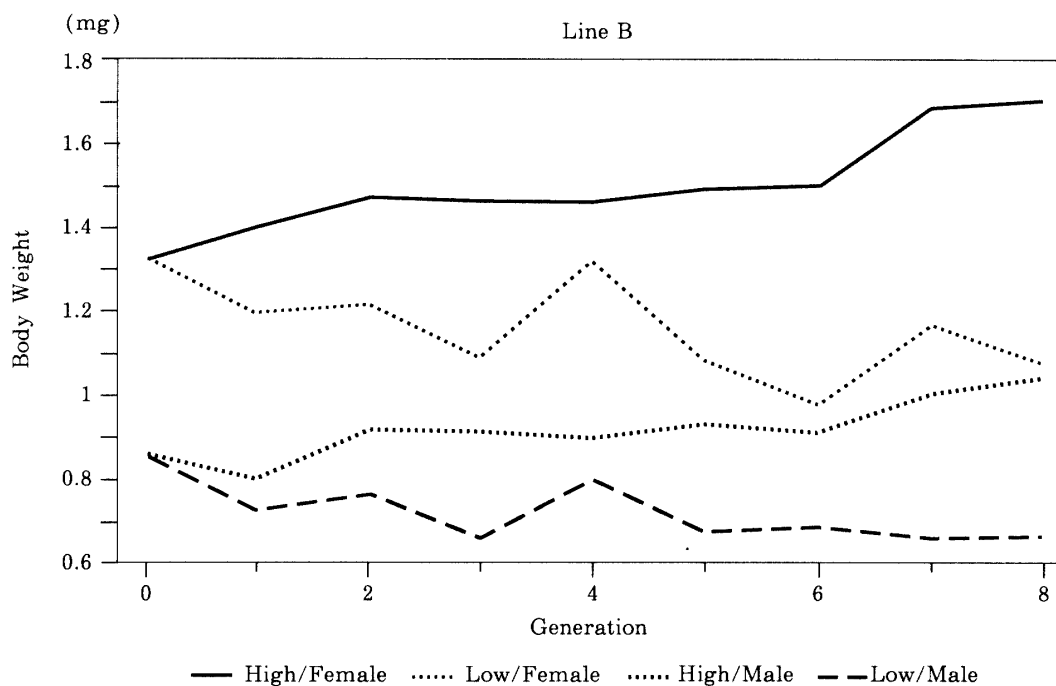


Fig. 2 Selection for Body Weight



雌雄が同じように体重が増加していること、また世代4においてもLB系統の雌雄が似たような体重増加を示していることは、体重という形質が体のサイズなどよりはるかに環境要因によって左右されること、また、羽化した後、体重測定までの間、同一環境下で成虫を維持することが技術的にかなり困難であることを示唆している。選抜実験においては近交 (inbreeding) の問題を避けて通ることができないが、近交は体のサイズを減少させる故 (Reeve and Robertson, 1952; Tantawy and El-Helew, 1966), サイズが小さい方向への選抜反応がより大きくなる原因の一つになっていると考えられる。

また、羽化してくる成虫を集める期間が3日間という制約のために、成長速度が早い個体を抽出しがちとなる事にも原因があると考えられる。遺伝的に体重の重いハエは遺伝的に体重の軽い個体より発生するのにより長い時間を必要とする (Robertson, 1957; 1960; 1963)。言い換えれば、体重の重い個体の成長速度がより遅いので、上述のような実験条件下では体重が軽い個体により抽出されやすくなり、世代が経過するにつれ体重がより軽くなると考えられる。

実現遺伝力及びその標準誤差は世代に対する選抜反応の直線回帰の傾きから求められた (Table 3)。世代0における系統間の差異はないものと仮定された。各系統における遺伝力の推定値は0.027-0.401となった。これらの推定値は、従来のサイズに関する結果と同様のものとなっている (Tantawy *et al.*, 1964; Tantawy and El-Helew, 1966; Frahm and Kojima, 1966; Coyne and Beecham, 1987; Cowley and Atchley, 1988; Prout and Baker, 1989; Reeve and Fairbairn, 1996)

古くは, Tantawy *et al.* (1964) が 0.23, 0.26 及び 0.38 の実現遺伝力を報告しているし,

Table 3 Realized heritability and its significance

	Female				Male			
	$h^2$	$s_b$	t	p	$h^2$	$s_b$	t	p
HA	0.0918	0.0968	0.948	n.s.	0.0268	0.0091	0.296	n.s.
HB	0.4013	0.0578	5.778	< 0.001	0.2232	0.0482	4.627	< 0.01
HA & HB	0.2465	0.0746	3.306	< 0.01	0.1250	0.0621	2.013	n.s.
LA	0.2161	0.0114	1.902	n.s.	0.1470	0.0106	1.383	n.s.
LB	0.2745	0.1263	2.172	n.s.	0.1947	0.0688	2.828	< 0.05
LA & LB	0.2453	0.0798	3.073	< 0.01	0.1708	0.0595	2.869	< 0.01

Tantawy and El-Helew (1964) は 0.20 と 0.24 と推定している。Frahm and Kojima (1966) は幼虫密度が高いときと低いときの遺伝力としてそれぞれ 0.22 と 0.23 を推定している。Coyne and Beecham (1987) は 0.22 と 0.58 と報告している。また、Cowley and Atchley (1988) は雌で 0.26–0.86, 雄で 0.27–0.81 の推定値を得ている。Prout and Baker (1989) は 0.09 と 0.37 の遺伝力を報告しているし、最近では、Reeve and Fairbairn (1996) が雌で 0.15–0.13, 雄で 0.14–0.12 の実現遺伝力を報告している。今回の実験では HB 系統の雌雄と LB 系統の雄で、推定された実現遺伝力は統計的に 0 より有意に大きかった。

Table 3 より A, B 両系統ともに、雌における遺伝力が雄における遺伝力より大きいことが示されている。しかしながら、この差異は H 系統でも L 系統でも統計的には有意ではなかった ( $t_{32} = 1.25, 0.75$ )。Reeve and Fairbairn (1996) も最近、統計的に有意ではないが、遺伝力が雄より雌で高い事を報告している。遺伝力における標準誤差が大きく標本の大きさが比較的小さいため、多くの場合、雌雄間で遺伝力、表現型分散が違うことを統計的に得る事は難しい。従来の研究による雌及び雄における遺伝力の推定も一般的に統計的に有意ではなく、その差異も雌より雄の方が大きかったり、反対に雄より雌の方が大きかったりで研究毎に変わっている (Tantawy *et al.* 1964; Cowley and Atchley, 1988)。

実現遺伝力は全分散に対する相加的遺伝分散の比であるから、もし両者のうち一つまたは両者共が、実験室と野外における推定値が異なれば実験室で推定される実現遺伝力は過大に推定されると考えられる。なぜなら、実験室における環境の均一性から考えて、実験室における環境分散は野外におけるそれより小さく推定され、環境分散を含む表現型分散は小さくなると期待されるからである。こうした観点より、近年、野外における遺伝力 (natural heritability) が推定されるようになってきた (Coyne and Beecham, 1987; Prout and Baker, 1989; Risca *et al.*, 1989; Ruiz *et al.*, 1991)。しかしながら、最近 Weigensberg and Roff (1996) はこれまでに実験室で報告されてきた 165 の遺伝力の推定値と野外集団についての 189 の推定値を比較することにより、両者が良く一致することを明らかにして、natural heritability が必ずしも統計的に有意に大きくないことを示している。

人為選抜に伴う相関反応として卵から成虫に至る生存力を調べた結果が Table 4 にあげられている。選抜開始前の実験集団における生存力は 89.9% と非常に高い値となっている。この種の実験で 90% 程度の生存力が得られていれば、実験方法及び結果について高い信頼性をおいて良いと考えられる (Kosuda, 1972)。対照系統における生存力は世代の経過とともに、0.899 からそれほど低下していない (生存力を Y, 世代を X とすると,  $Y = -0.00631X + 0.9143$ )。回帰係数は 0 から統計的に有意には離れてはいない ( $t_1 = 8.634, 0.05 < p < 0.10$ )。一方、各選抜系統における生存力は世代の経過とともに減少しているが、その程度は一様ではなく、Table 3 に明らかに示されているように HA 系統では比較的軽微であり、HB 系統で特に著しく減少している。HB 系統の世代 8 における生存力はわずか 0.369 にすぎないことがわかる。

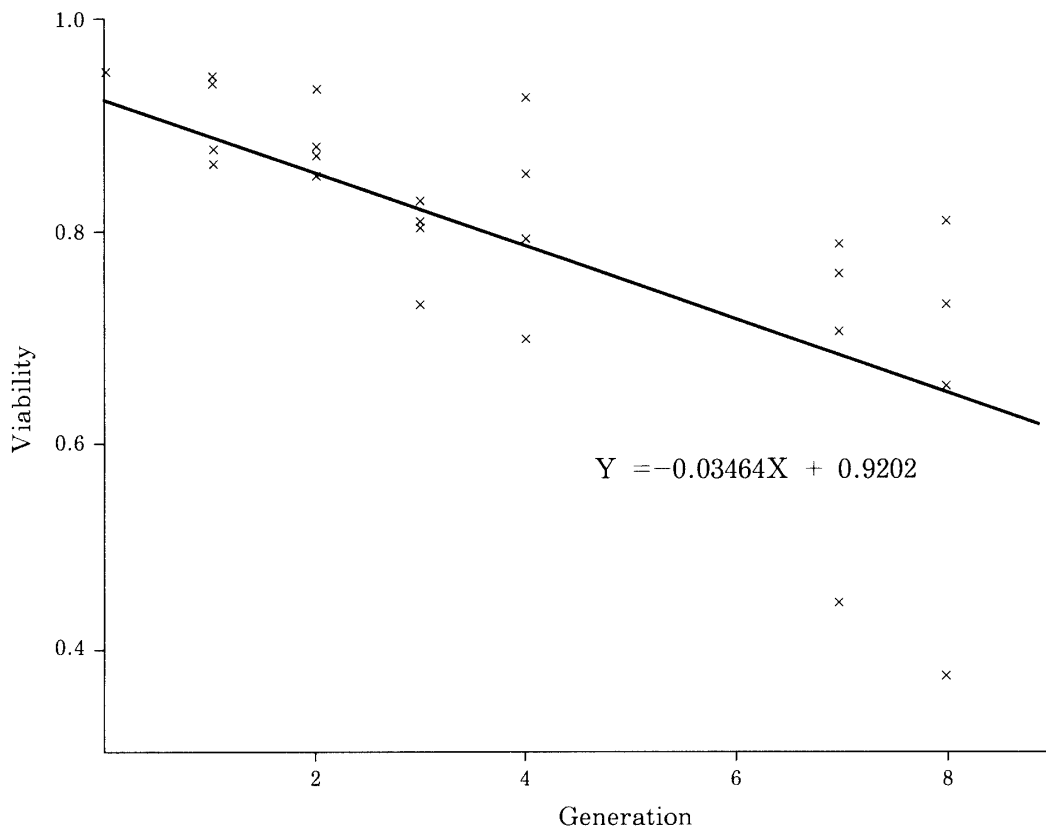
Table 4 Egg to adult viability in selected and control lines for body weight

Generation	HA			LA			HB			LB			Control line		
	Egg	Ad.	Viab.	Egg	Ad.	Viab.	Egg	Ad.	Viab.	Egg	Ad.	Viab.	Egg	Ad.	Viab.
1	1237	1101	.890	2885	2582	.895	1742	1529	.878	2866	2471	.862	9676	8697	.899
2	1671	1423	.852	1267	1186	.936	1204	1047	.870	2067	1814	.878			
3	1147	927	.808	1442	1162	.806	1115	809	.726	936	774	.827	1619	1500	.923
4	1121	1039	.927	1555	1321	.850	1255	871	.694	1184	933	.788			
5															
6															
7	1202	941	.783	1167	882	.756	1385	614	.443	1564	1090	.697	1141	986	.864
8	1416	1137	.803	1252	905	.723	1198	442	.369	1873	1208	.645	1511	1225	.811

生存力の選抜世代に対する回帰係数を計算してみると、4 系統全てにおいて回帰係数はマイナスとなった。特に HB 系統で世代の経過と共に生存力が大きく低下している ( $b = -0.0762X + 0.9808$ )。4 系統全体では、 $Y = -0.0346X + 0.9202$  が得られた (Fig. 3)。これより体重の人為選抜に伴って、毎世代、3.7% ほど生存力が低下していることが判明した。また、この回帰係数が統計的に有意に 0 より離れていることも明らかにされた ( $t_{26} = 5.37, p < 0.001$ )。以上の結果は人為選抜にともなって体重が重い方にも、軽い方にも元の集団より外れるに従って、適応度の重要な成分である生存力が低下することを意味している。なお、体重と生存力の相関をとってみると、L 系統の相関係数の平均 0.385 に対して、H 系統における相関係数の平均は 0.808 となった。L 系統より H 系統でより大きな相関係数が得られたことは体重が重くなるにつれ、より生存力が低下することを示唆していると考えられる。

以上の結果は体重が平均に近い個体の生存力が最も高く、体重が平均より小さい方にずれるにつれ生存力が低くなるのはもちろん、体重が平均より大きくなるにつれても個体の生存力が低下することを示している。これは人類における出生時体重に関する Karn and Penrose (1956) の結果と一致している。Wilkinson (1987) もサイズの大きい雄の子供の死亡率が高いことを報告している。

Fig. 3 Regression of Viability on Generation



一方、体のサイズの大きな個体の寿命、雌の産卵量、雄の交尾能力等の適応度が高いことがいくつかの研究で明らかにされている (Robertson, 1957; Partridge and Farquhar, 1981; Fowler and Partridge, 1986)。雄のサイズと雄の交尾能力間に正の表現型相関がみられる事が Wilkinson (1987) と Santos *et al.* (1988; 1994) により見出されている。さらに、雌のサイズと寿命及び産卵量間に表現型相関があることが報告されている (Tantawy and El-Helew, 1966)。体のサイズのような遺伝的形質と適応度成分との間にみられる表現型相関は分散成分に自然淘汰が係わっていることを暗示している。

これらの研究結果は、体のサイズを大きくする遺伝的変異はショウジョウバエの成虫にとって有利であることを示唆している。もし大きいサイズが成虫にとり有利で、また、この形質が親から子供に伝わる遺伝的形質であり、なおかつ、生活史のある段階でその有利さに見合う不利さがなければ、成虫のサイズを大きくする方向の生物進化が起きることが期待される。このような進化が実際に進行しているとは思えない。このことは実際にはその有利さを相殺する不利さが存在することを意味している。雌の産卵量、雄の交尾能力、寿命などで報告されている体のサイズの増大による適応度の上昇が、この研究が明らかにしたように、生存力の低下によって相殺されていることが強く示唆される。しかしながら、人為選抜による体重の増加と自然淘汰による増加とが質的にも、量的にも異なる可能性があることは否定できない。



一般的にサイズの大きな個体の成長速度が低いことが知られているが (Robertson, 1957; 1960; 1963), サイズを大きくするために必要な長い発育期間は, 乾燥, 栄養分の減少, 微生物を含む有害物質の増大等の成育環境の悪化により, 幼虫の死の確率を上昇させる可能性がある (Dawood and Strickberger, 1969)。このように体のサイズまたは体重について成虫と幼虫の間で適応度の逆転現象が起きている事が示唆される。

## 要 約

体重に関する人為選抜がキイロショウジョウバエ *Drosophila melanogaster* において8世代行われた。各系統の選抜に対する反応は良く, 選抜反応の世代に対する回帰から実現遺伝力が推定された。雌における遺伝力 (0.247, 0.245) が雄におけるそれ (0.125, 0.171) より高いことが示された。また, 選抜に伴う相関反応として卵から成虫に至る生存力が同時に調べられた。その結果, 体重を軽くする発生, 成育はもちろんの事, 体重を重くする遺伝的変異も生存力を低下させることが明白に示された。

### 参考文献

- Coyne, J. A. and E. Beecham 1987 Heritability of two morphological characters within and among natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 117: 727-737.
- Cowley, D. E. and W. R. Atchley 1988 Quantitative genetics of *Drosophila melanogaster*. II. Heritabilities and genetic correlations between sexes for head and thorax traits. *Genetics* 19: 421-433.
- Dawood, M. M. and M. W. Strickberger 1969 The effect of larval interaction on viability in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 63: 213-220.
- Falconer, D. S. 1989 Introduction to quantitative genetics, ed. 3. Longman Scientific & Technical, Harlow.
- Fowler, K. and L. Partridge 1986 Variation in male fertility explains an apparent effect of genotypic diversity on success in larval competition in *Drosophila melanogaster*. *Heredity* 57: 31-36.
- Frahm, R. R. and K. Kojima 1966 Comparison of selection responses on body weight under divergent larval density conditions in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 54: 625-637.
- Karn, M. N. and L. S. Penrose 1951 Birth weight and gestation time in relation to maternal age, parity, and infant survival. *Ann. Eugenics* 16: 147-164.
- Kosuda, K. 1972 Synergistic effect of inbreeding on viability in *Drosophila virilis*. *Genetics* 72: 461-468.
- Partridge, L. and M. Farquhar 1981 Sexual activity reduces lifespan of male fruitflies. *Nature* 294: 580-582.
- Partridge, L. and K. Fowler 1993 Responses and correlated responses to artificial selection on thorax length in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 47: 213-226.
- Prout, T. and J. S. F. Baker 1989 Ecological aspects on the heritability of body size in *Drosophila buzzatii*. *Genetics* 123: 803-813.

- Reeve, J. P. and D. J. Fairbairn 1996 Sexual dimorphism as a correlated response to selection on body size: An empirical test of the quantitative genetic model. *Evolution* 50: 1927–1938.
- Reeve, E.C.R. and F.W. Robertson 1953 Studies on quantitative inheritance. II. Analysis of a strain of *Drosophila melanogaster* selected for long wings. *J. Genet.* 51: 276–316.
- Risca, B., T. Prout and M. Turelli 1989 Laboratory estimates of heritabilities and genetic correlations in nature. *Genetics* 123: 865–871.
- Robertson, F. W. 1955 Selection responses and the properties of genetic variation. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20: 166–177.
- Robertson, F. W. 1957 Studies in quantitative inheritance. XI. Genetic and environmental correlation between body size and egg production in *Drosophila melanogaster*. *J. Genet.* 55: 428–443.
- Robertson, F. W. 1959 Studies in quantitative inheritance. XIII. Interrelations between genetic behaviour and development in the cellular constitution of the *Drosophila* wing. *Genetics* 44: 1113–1130.
- Robertson, F. W. 1960 The ecological genetics of growth in *Drosophila*. II. Selection for large body size on different diets. *Genet. Res. Camb.* 1: 305–318.
- Robertson, F. W. 1962 Changing the relative size of the body parts of *Drosophila* by selection. *Genet. Res. Camb.* 3: 169–180.
- Robertson, F. W. 1963 The ecological genetics of growth in *Drosophila*. VI. The genetic correlation between the duration of the larval period and body size in relation to larval diet. *Genet Res. Camb.* 4: 74–92.
- Robertson, F. W. 1987 Variation of body size within and between wild populations of *Drosophila buzzatii*. *Genetica* 72: 111–125.
- Ruiz, A., M. Santos, A. Barbadilla, J. E. Quezada-Diaz, E. Hasson and A. Fontdevila 1991 Genetic variance for body size in a natural population of *Drosophila buzzatii*. *Genetics* 128: 739–750.
- Santos, M., A. Ruiz, A. Barbadilla, J. E. Quezada-Diaz, E. Hasson and A. Fontdevilla 1988 The evolutionary history of *Drosophila buzzatii*. XIV. Large flies mate more often in nature. *Heredity* 61: 255–262.
- Santos, M., K.Fowler and L. Partridge 1994 Gene-environment interaction for body size and larval density in *Drosophila melanogaster*: an investigation of effects of development time, thorax and adult sex ratio. *Heredity* 72: 515–521.
- Tantawy, A. O. and M. R. El-Helew 1966 Studies of natural populations of *Drosophila*. V. Correlated response to selection in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 53: 97–110.
- Tantawy, A. O., G. S. Mallah and H. R. Tewfik 1964 Studies of natural populations of *Drosophila*. II. Heritabilities and response to selection for wing length in *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* at different temperature. *Genetics* 64: 935–948.
- Weigensberg, I. and D. A. Roff 1996 Natural heritabilities: Can they be reliably estimated in the laboratory? *Evolution* 50: 2149–2157.
- Wilkinson, G. S. 1987 Equilibrium analysis of sexual selection in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 41: 11–21.