



岐阜大学機関リポジトリ

Gifu University Institutional Repository

ドバト集団における遺伝的変異性

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2022-06-07 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 木村, 正雄, 佐野, 晶子, 祖父江, 尚子 メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12099/5559

ドバト集団における遺伝的変異性

木村正雄・佐野晶子¹⁾・祖父江尚子

動物生産学講座
(1991年7月20日受理)

Genetic Variability within and between Feral Pigeon Populations

Masao KIMURA, Akiko SANO and Hisako SOBUE

Department of Animal Science and Technology
(Received July 20, 1991)

SUMMARY

To evaluate genetic variability within and between populations of the pigeon (*Columba livia*), polymorphism at 28 loci coding for enzymes and proteins was examined by starch gel electrophoresis.

Pigeons were collected from five adjoining places. Average geographic distance among these sampling places was 15.1 Km. Six loci (α -Gpd, Ldh-II, Es, Es-IV, 6Pgd & Mpi-I) were defined as polymorphic in all five populations. The loci Icdh-II and Es-D were polymorphic in four and one populations, respectively. Other 20 loci were monomorphic in all populations examined.

The proportion of polymorphic loci in the five populations ranged from 0.214 to 0.286. The average heterozygosity per individual was in a range of 0.064-0.072. Mean Fst, a measure of the genetic differentiation among these populations, was 0.015. The Fst value suggests a possibility that pigeons inhabiting the area examined in the present survey belong to one panmictic unit.

Res. Bull. Fac. Agr. Gifu Univ. (56): 7-13, 1991

要 約

ドバト (*Columba livia*) の集団内および集団間の遺伝的変異性を評価するために、合計28座位により支配される蛋白質と酵素を澱粉ゲル電気泳動法を用いて分析した。

ドバトは5箇所から集めた。これらの採取箇所相互間の地理的距離の平均は15.1kmであった。6座位(α -Gpd, Ldh-II, Es, Es-IV, 6Pgd, および Mpi-I) は全ての集団で多型的であると判定された。Icdh-II と Es-D 座位はそれぞれ5集団のうちの4と1集団で多型的であった。他の20座位は全ての集団で単型的であった。多型座位の割合は0.214から0.286の範囲にあり、平均ヘテロ接合体率は0.064から0.072の範囲にあった。遺伝的分化の程度をあらわす Fst 値はこれらの集団間では0.015と評価された。この値はこれら5集団のドバトは単一の任意交配集団に属するものではないかという可能性を暗示している。

緒 言

ドバト (*Columba livia*) は他の野鳥とは異なり、都市環境に対する適応性が高く旺盛な繁殖力を持っているため、いろいろな社会問題をひきおこしている。このため、生態、生理、公衆衛生、環境毒性、病理

1) 聖徳学園女子短期大学

などの分野の研究者によって調査研究が活発に行われている。ドバトはあまりにも身近な野鳥であるので、その存在に関しては功罪両論があるが、最近になって佐藤と近藤¹⁾により、環境監視動物としての適性が指摘された。ある特定の地域の環境を生物学的に監視するためには、その前提として、利用するその動物の地区への定着性、集団の独立性、繁殖構造などについての具体的な裏付けが必要である。それには従来行われている生態的な調査も効果的であるが、遺伝学的な分析もあわせて行えばより正確な信頼できる裏付けが得られると考えられる。この報告ではドバトの蛋白質や酵素を支配する遺伝子に関してのその分析方法と、さらにこれらの遺伝子を標識として用いて5つのドバト集団間の遺伝的分化の程度について検討した結果についてのべる。なお研究の概要と結果の一部については既に発表した²⁾。

材 料 と 方 法

5つの場所で正式な許可を得てドバトを捕獲した。各地区で捕獲されたドバトを仮にそれぞれ1つの集団のものとし、次のような略号をつけた。猪子石集団(名古屋市, 猪子石住宅団地内), 本山集団(名古屋市, 名古屋大学構内), 港集団(名古屋市, 製粉工場内), 犬山集団(犬山市, 京都大学霊長類研究所構内), および大森西集団(名古屋市, 大森西住宅団地内)である。これらの集団間の平均的な直線距離は約15kmである(表3)。採血後屠殺し、臓器を採取し、常法にしたがって電気泳動用の試料を調製した。

18種の蛋白質と酵素を澱粉ゲル電気泳動法を用いて分析した。血清アルブミン(略号: Alb), 肝臓 α -グリセロリン酸脱水素酵素(α -Gpd), 心臓リンゴ酸脱水素酵素(Mdh), 心臓イソクエン酸脱水素酵素(Icdh), 肝臓6ホスホグルコン酸脱水素酵素(6Pgd), 心臓クレアチンキナーゼ(Ck), 心臓アデニレートキナーゼ(Ak), および肝臓ホスホグルコミターゼ(Pgm)の分析にはモルホリン・クエン酸緩衝液システム, pH6.1³⁾を用いた。ヘモグロビン(Hb), 肝臓アルコール脱水素酵素(Adh), 肝臓カタラーゼ(Ct), 心臓エステラーゼ-D(Es-D), および心臓マンノース・ホスヘート・イソメラーゼ(Mpi)にはリン酸・EDTA, pH 7.2⁴⁾を, 肝臓ホスホグルコース・イソメラーゼ(Pgi)にはトリス・クエン酸, pH 7.0⁵⁾を, 心臓乳酸脱水素酵素(Ldh)と心臓アスパラギン酸アミノ基転移酵素(Aat)はトリス・クエン酸・ホウ酸・水酸化ナトリウム, pH 8.4⁶⁾を, 肝臓エステラーゼ(Es-IV)にはトリス・クエン酸・ホウ酸・水酸化リチウム, pH 7.2⁷⁾を, 血清エステラーゼ(Es)にはグリシン・トリス・塩酸, pH 8.5¹²⁾を用いた。蛋白質と酵素の検出はBrewer⁸⁾の方法に準じておこなった。その他に少数のドバトから膵臓が得られたが、膵臓アミラーゼ(Amy)を寒天ゲル電気泳動法を用いて荻田⁹⁾の方法で分析した。

直接に交配実験を行って確認することはしなかったが、今までに報告されている他の鳥類の例に従って各蛋白質酵素の遺伝様式を推定し、それに基づき座位と遺伝子記号をきめ、遺伝子頻度を求めた。集団内の遺伝的変異性や、集団間の遺伝的分化の程度は多型座位の割合(P_{POLY}), 平均ヘテロ接合体率(\bar{H}), Wright¹⁰⁾の近交係数(Fis および Fst)などにより評価した。

結 果 と 考 察

1) 電気泳動像について

電気泳動像において個体変異がみられた蛋白質と酵素、それを支配する遺伝子座、および遺伝子頻度を表1に示した。

α -Gpd はダイマー構成の酵素であり、この変異についてはすでに Kimura & Yamamoto¹¹⁾により報告されている。どの集団でもB型が圧倒的に多く、AとAB型の頻度は低い。

Icdhは他の多くの動物の場合と同様に電気泳動ゲル上の2つの域に活性が検出される。この内の陰極側の域(Icdh-II)の酵素に個体変異がみられた。2つの対立遺伝子による遺伝支配が考えられる。ダイマー構成の酵素であるので、ヘテロ個体の場合ではこの域に3つの成分が認められる。B型が最も多く、AAホモ個体は1羽が港集団で発見されただけである。Icdh-IIの個体変異は今回はじめて発見されたものであり、van de Weghe & Bouguet¹²⁾の飼いバトやIngoldら¹³⁾のカワラバトの調査では発見されていない。陽極側のIcdh-I域の酵素は、別の座位により支配されると考えられるが、個体変異はみられなかった。

6Pgdについては易動度の異なった2種類の1成分型と、ヘテロ個体のものと考えられる3成分型の電

表1 多型座位における遺伝子頻度

座位	集 団 名 (調査羽数)					
	猪子石 (81)	港 (162)	本山 (51)	犬山 (20)	大森西 (26)	
α -Gpd	A	0.117	0.056	0.078	0.025	0.058
	B	0.883	0.944	0.922	0.975	0.942
Ldh-II	A	0.932	0.895	0.794	0.925	0.885
	B	0.068	0.105	0.206	0.075	0.115
6Pgd	A	0.809	0.781	0.823	0.750	0.885
	B	0.191	0.219	0.177	0.250	0.115
Es	A	0.123	0.123	0.078	0.100	0.212
	B	0.877	0.877	0.922	0.900	0.788
Es-IV	A	0.593	0.568	0.539	0.475	0.500
	B	0.407	0.432	0.461	0.525	0.500
Es-D	A	0.006	0	0	0	0.019
	B	0.994	1.000	1.000	1.000	0.981
Icdh-II	A	0.006	0.028	0	0.025	0.058
	B	0.994	0.972	1.000	0.975	0.942
Mpi-I	A	0.049	0.006	0.020	0.025	0
	B	0.395	0.469	0.392	0.325	0.462
	C	0.549	0.519	0.559	0.625	0.519
	D	0.007	0.006	0.029	0.025	0.019

注：次の20座位については5つの集団において同一の野生型遺伝子により固定されていた……Pgm-I, Pgm-II, Ldh-I, Mdh-I, Mdh-II, Hb, Ak, Ck-M, Ck-B, Mpi-III, Alb, Icdh-I, Pgi, Cat, Adh, Aat-I, Aat-II, Es-I, Es-II 及び Es-III.

立遺伝子が発見された。この酵素はモノマー型で、ヘテロ個体は2本の成分を持つ。試料挿入部位のところに1本の強い活性(Mpi-III)が認められるが、この成分に関しては個体変異はみられなかった。これら2つの域の間にごく弱い活性の3成分の存在がみられる。さきの報告¹¹⁾では、この域をMpi-IIと名付けた。この域の活性と他の2つの域の活性との関連性ははっきりしない。はたして独立した座位による遺伝支配を受けると考えて良いのかの点については疑問がある。したがって、今回の報告ではこの酵素はMpi-IとMpi-IIIの2つの座位の支配を受けるとした。van de Weghe & Bouquet¹²⁾はベルギー集団で赤血球のMpiが3複対立遺伝子の支配を受けるとを報告しているが、我々の4複対立遺伝子との関係は不明である。

Ldhについては、心筋に含まれる酵素に個体変異が認められた。ヘテロと考えられる個体ではテトラマー型の酵素に典型的な5成分からなる電気泳動像が得られた。Zinkham & Isensee¹⁵⁾はハトのLdhが3つの座位により支配されることを公園バトや飼いバトで観察した。我々の使用している記号のLdh-IIやAとBは彼らのLdh-BやB¹とB²にそれぞれ相当すると考えられる。

なお彼らのB³に相当する遺伝子はみつけることが出来なかった。Ingoldら¹³⁾はカワラバトではLdhの3つの座位については単型であるとしている。今回の調査では第三の座位、精巢のLdh座位、については調べていない。Ldh-Iはすべての集団において、同一の野生型の遺伝子で固定されていた。

Esについては血清と肝臓を調べた。アルブミン域に強い活性の成分が認められる。易動度の異なった2種類の1成分型の電気泳動像が得られた。2成分型はヘテロ個体のものと考えられる。EsはAとBの2つの対立遺伝子による支配を受けると推測した。この個体変異は心臓の抽出物を電気泳動したときにもみられる。心臓の場合の方が成分はよりシャープに分離され、鮮明な個体変異が観察される。van de Weghe

電気泳動像が観察された。このダイマー型の酵素の個体変異はCooperら¹⁴⁾が最初に報告した。van de Weghe & Bouquet¹²⁾も変異を報告しているが、彼らの調べたベルギー集団では2つの対立遺伝子の頻度はほぼ同じ位であった。今回の調査結果ではAの頻度の方が高いが、B遺伝子の頻度も比較的高い。

Es-Dについては心筋を試料としたが、2例を除いて調べたドバトのすべてが1成分型の電気泳動像をしめした。例外の2例は3成分型のものであり、ヘテロ個体がダイマー構成の酵素の場合に示す典型的なものであった。この酵素の個体変異も今回の調査ではじめて発見された。

Mpiについては、3つの域で活性が認められた。もっとも陽極側に位置する域(Mpi-I)に個体変異が認められること、その変異が3つの複対立遺伝子による支配をうけることはすでに報告されている¹¹⁾。今回の調査では4番目の対

& Bouquet¹²⁾も血清エステラーゼの変異を報告しているが、彼らの示した電気泳動像は遺伝子頻度の点などから、我々の Es システムは彼らの血清エステラーゼ・システムと同じものではないと考えられる。

肝臓の抽出物を泳動したところ、試料挿入部位の陽極側の 3 つの域と陰極側の 1 つの域においてエステラーゼ活性が検出された。これらのうち、陽極側 (*Es-I*, *Es-II*, *Es-III*) の成分に関しては個体変異は得られなかったが、陰極側 (*Es-IV*) において変異がみられた。易動度の異なる 2 通りの 1 成分型と、これら 2 種類の成分をともに持つ 2 成分型の合計 3 通りの電気泳動像が観察された。*Es-IV* は A と B の 2 つの対立遺伝子による支配をうけると考えられる。各集団において 2 つの遺伝子の頻度はほぼ同じ位であった。van de Weghe & Bouquet¹²⁾も肝臓エステラーゼについて *Es-I* と *Es-II* の 2 つのアイソザイム・システムを報告している。*Es-I* には F, I, S および O の 4 つの対立遺伝子が、*Es-II* には F と S の 2 つの対立遺伝子が関与するとしている。我々の *Es-IV* と彼らの 2 つのシステムとの関係については不明である。

次に挙げる 10 種の蛋白質と酵素に関しては今回調査したドバトでは個体変異は認められなかった。Pgm は 2 つの遺伝子座 *Pgm-I* と *Pgm-II* による支配をうけることが考えられるが¹¹⁾、まだドバトでは突然変異はみつかっていない。これに対して Ingold¹³⁾はカワラバトの Pgm が 4 つの座位による支配をうけ、そのうちの 1 つの座位 *PGM-3* における突然変異を報告した。Pgi についても我々はまだ個体変異はみつけないが、Ingold¹³⁾が変異を報告している。その他個体変異がみられなかったものとしては、Alb (*Alb* 座位による支配をうける)、Mdh (*Mdh-I* と *Mdh-II*)、Aat (*Aat-I* と *Aat-II*)、Ct (*Ct*)、Adh (*Adh*)、Ak (*Ak*)、そして Ck (*Ck-M* と *Ck-B*) などがある。Hb も個体変異はみられなかった。ドバトのヘモグロビンでは、他の鳥類のそれとは異なり、1 成分型の電気泳動像が得られる。ここでは仮に 1 座位 (*Hb*) による支配をうけるとした。Dunlap¹⁶⁾は 21 種の鳥類のヘモグロビンを調べ、ペンギンとカワラバトのそれが他の鳥類では 2 成分型を示すとは異なり、1 成分型の電気泳動像を示すことを観察している。

その他、血清アルカリ性ホスファターゼ¹⁷⁾、トランスフェリン¹⁸⁾、またソルビン酸脱水素酵素¹¹⁾などの多型現象が報告されているが、今回は分析しなかった。これら 3 つの蛋白質については我々はまだ至適の電気泳動条件を確立するには至っていない。その他カワラバトの血漿プレアルブミンが単一座位の複対立遺伝子による支配をうけることと、血漿の酸性ホスファターゼとロイシンアミノペプチターゼに個体変異がみられることを Ferguson & Bamford¹⁹⁾が報告しているが、これらについても今回は分析しなかった。なお、今回ごく一部のドバトの膵臓アミラーゼについても参考のため分析したが、個体変異はみられなかった。

以上今回の調査で個体変異のみつかった 8 つの酵素を支配する座位については、*Es-D* と *Icdh-II* を除いては、各座位における対立遺伝子の頻度はともに高い。これら 8 種の酵素の活性の検出も、他の酵素の場合に比べて比較的容易であり、活性自体も比較的安定していて臓器の長期保存後でも検出が可能である。また電気泳動型の判定も簡単であることから集団調査の際の標識として十分に使用できるものであ

表 2 ドバト集団における遺伝的変異性

集 団 名	調査羽数	座位数	多型座位の割合	平均ヘテロ接合体率	近 交 係 数	
			Ppoly	\bar{H}	Fis	Fst
猪子石	81	28	0.214	0.068	0.118	
港	162	28	0.250	0.068	0.162	
本山	51	28	0.214	0.070	0.070	
犬山	20	28	0.250	0.064	0.141	
大森西	26	28	0.286	0.072	0.042	
平均			0.243	0.068	0.107	0.015
±標準偏差			±0.030	±0.003	±0.050	

表3 ドバト集団間の地理的(右上)及び遺伝(左下)距離

集団名	猪子石	港	本山	犬山	大森西
猪子石	×	14	4	22	2
港	0.0004	×	11	32	16
本山	0.0010	0.0008	×	25	6
犬山	0.0014	0.0011	0.0013	×	19
大森西	0.0013	0.0010	0.0015	0.0019	×

注：地理的距離の単位はkm, 遺伝距離は Nei(1975)のD値。

表1に示した遺伝子頻度を用いて遺伝距離²¹⁾を算出し、表3に示した。遺伝距離から集団間の類縁関係をみると、犬山と大森西集団間が大きく離れ、さらに両集団とも他の3つの集団から若干離れていた。特に大森西集団が隣接する猪子石や本山集団から離れていることが注目された。このように、地理的な距離と遺伝距離との間には遺伝子組成の点ではっきりとした関連はみとめられなかった。各集団についてハーディ・ワインベルグの法則からのずれを Fis 値で検討した。その結果は表2に示したように、いずれの集団においても正の値が得られた。ヘテロ接合体の観察値が期待値よりも少ない傾向にあることを示している。これらのうち港と犬山集団の Fis 値が若干高い。港集団は製粉工場で捕獲されたドバトからなる。この集団が分集団化されつつあるとするよりも、この場所がドバトにとっては絶好の餌場であり、近隣のいくつかの異なる集団からの出稼ぎバトの集合場所である可能性の方が高い。犬山集団はもともと集団の大きさが小さく、侵入してきたドバトを逐次捕獲していった結果であるという可能性が考えられる。これだけのデータだけでは結論を出すことはできないので、ここではドバトの集団内分化の1つの参考値として示すにとどめる。

集団間の遺伝子頻度の分化の程度をみるために Fst 値をもとめたところ、0.015という値が得られた。Wright¹⁰⁾の島モデルによると Fst は $1/(4Nm + 1)$ で与えられる。これによると、いくつかの集団があり、その各々の遺伝子の毎世代自分の集団に由来する割合が $1-m$ 、全集団からランダムに抽出される個体に由来する割合が m ということになる。Nは集団の有効な大きさである。この式から Nm を計算すると16.4になる。要するに遺伝子頻度の分布はほぼ均等となり、全集団はあたかも単一の任意交配集団とみなし得ることになる。今回調査した5集団のドバトのみかけの大きさは200から300羽位のものである¹⁾。また英国での調査によると、集団の約20%のドバトが繁殖に従事するといわれる²²⁾。仮に集団の大きさが約250羽であり、そのうちの50羽が繁殖にあずかるとすると、 m は30%を超えてしまう。

参考までにこれまでに鳥類で得られている Fst 値としては次のようなものがある。Yang & Patton²³⁾はガラパゴス諸島のフィンチ類8種について、島別に遺伝子構成を求めて、それぞれの種についての Fst を概算しているが、平均0.0573の値を出している。またドバトと同様に広く分布しているイエスズメについて、Parkin & Cole²⁴⁾が4つの場所で調査している。イングランドの7集団(集団間の平均距離は546.8km)については Fst は0.0316、ヨーロッパ南東部の7集団(256.2km)では0.01556、ニュージーランドの4集団(190.2km)では0.0240であった。また Fleischer²⁵⁾はカンサス西部の12km内の5集団のイエスズメで0.0076の値を報告した。哺乳動物について Nozawa ら²⁶⁾が日本ネコと日本人の遺伝的変異性が低く、日本ザルのそれが高いことをみている。ネコとヒトの府県単位の集団間の Fst はそれぞれ0.0075と0.0013であり、遺伝子構成は全国的に殆ど均一であることが認められた。サルでは0.0746であり、地区間での遺伝的分化の傾向にあるとしている。これらの数値は調べられた集団の大きさや相互間の距離などに依存するので一概にはいえないが、今回のドバトで得られた Fst の0.015という値は、ネコやヒト²⁶⁾あるいはイエスズメ²⁵⁾と比較すると幾分大きなものであった。なお、ここで分析に使用したドバトは佐藤と近藤¹⁾により臓器や羽毛などの重金属含量についても調べられている。それをみると含有量の測定値の幅が大きくなっていることが目立っている。例えば、羽毛の Pb 値ではドバトの各集団において200%前後の変動係数が得られている。大気中の Pb 含量の異なった環境があり、汚染の程度の異なるハト集団が存在すると考えると、この

ると考えられる。

2) 遺伝的変異性について

表2に各集団における多型座位の割合 (P_{POLY})と平均ヘテロ接合体率 (\bar{H})を示した。これらの2つの値については集団間に大きな差はなく、一般に脊椎動物の広域分布種について報告されている値の範疇にあった。例えば Nevo²⁰⁾は広域分布種の P_{POLY} と \bar{H} の平均と標準偏差はそれぞれ 0.248 ± 0.15 と 0.07 ± 0.04 であると概算している。

ような大きな変動係数が得られることは、今回調べた各ドバト集団間においてかなりの個体の出入りがあることを暗示している。環境監視動物としてのドバトを使用するにあたっては、このような個体の出入りの点に留意すべきである。

謝 辞

八木記念パーク実験動物研究所 近藤恭司氏、名古屋大学農学部佐藤孝二教授、および並河鷹夫助教授から実験実施とドバト試料の入手に際し賜った御指導と御協力に深謝致します。

文 献

- 1) 佐藤孝二・近藤恭司：ドバトによる環境の Biological Monitoring. 環境科学研究報告集 B177 R20-6 : 47-54, 1983.
- 2) 木村正雄・並河鷹夫・佐藤孝二・近藤恭司：ドバト集団の遺伝的分化 I. Isozyme. 環境科学研究報告集 B229 R21-12 : 17-22, 1985.
- 3) Clayton, J. W. & Tretiak, D. N.: Amine-citrate buffers for pH control in the starch gel electrophoresis. J. Fish. Res. Board Canada **29**: 1169-1172, 1972.
- 4) Bengtsson, S. & Sandberg, K.: A method for simultaneous electrophoresis of four horse red cell enzyme systems. Anim. Blood Grps Biochem. Genet. **4**:83-87, 1973.
- 5) Shaw, C. R. & Prasad, R.: Starch gel electrophoresis of enzymes. A compilation of recipes. Biochem. Genet. **4**: 297-320, 1970.
- 6) Blanco, A., Zinkham, W. H. & Kupchyk, L.: Genetic control and ontogeny of lactate dehydrogenase in pigeon testes. J. Exp. Zool. **156**:137-152, 1964.
- 7) Ferguson, K. A. & Wallace, A. L. C.: Starch gel electrophoresis of anterior pituitary hormones. Nature **190**: 629-630.
- 8) Brewer, G. J.: "An introduction to isozyme techniques" New York & London: Academic Press, 1970.
- 9) Ogita, Z.: Genetico-biochemical analysis on the enzyme activity in the house fly by agar gel electrophoresis. Jpn. J. Genet. **37**:518-521, 1962.
- 10) Wright, S.: 'The theory of gene frequency' in "Evolution and the genetics of populations. Vol. II" Chicago: Univ. of Chicago Press, 1969.
- 11) Kimura, M. & Yamamoto, S.: Protein polymorphism in a feral population of the pigeon *Columba livia domestica*. Anim. Blood Grps biochem. Genet. **13**: 299-303, 1982.
- 12) van de Weghe, A. & Bouquet, Y. H.: Genetic polymorphism of some blood substances in pigeons. Private communication, 1980.
- 13) Ingold, J. L., Weigt, L. A. & Guttman, S. I.: Genetic differentiation within the avian genus *Columba*. Comp. Biochem. Physiol. **77B**:427-430, 1984.
- 14) Cooper, D. W., Irwin, M. R. & Stone, W. H.: Inherited variation in the dehydrogenase of dove (*Streptopelia*). I. Studies on 6-phospho gluconate dehydrogenase. Genetics **62**: 597-606, 1969.
- 15) Zinkham, W. H. & Isensee, H.: Genetic control of lactate dehydrogenase synthesis in the somatic and gametic tissue of pigeons. Johns Hopkins Med. J. **130**: 11-25, 1972.
- 16) Dunlap, J. S., Johnson, V. L. & Farner, D. S.: Multiple hemoglobins in birds. Experientia **12**: 352-353, 1956.
- 17) Brown, R. V. & Manley, Jr., J. H.: Serum alkaline phosphatase inheritance in the pigeon. Anim. Blood Grps Biochem. Genet. **1**:43-45, 1970.
- 18) Mueller, J. O., Smithies, O. & Irwin, M. R.: Transferrin variation in Columbidae. Genetics **47**: 1385-1392, 1962.
- 19) Ferguson, A. & Bamford, D. R.: An electrophoretic study of the plasma and egg white proteins of *Columba* and *Streptopelia*. Comp. Biochem. Physiol. **44B**: 803-817, 1973.
- 20) Nevo, E.: Genetic variation in natural populations: Patterns and theory. Theoret. Pop. Biol. **13**: 121-177, 1978.
- 21) Nei, M.: "Molecular Population Genetics and Evolution." Amsterdam & Oxford : North-Holland, 1975.
- 22) Marton, R. K., Thearle, R. J. P. & Thompson, J.: Ecological studies of the feral pigeon *Columba livia* var

- I. J. appl. Ecol.10: 835-874, 1972.
- 23) Yang, S. Y. & Patton, J. L.: Genetic variability and differentiation in the Galapagos finches. *Auk* 98: 230-242, 1981.
 - 24) Parkin, D. T. & Cole, S. R.: Genetic differentiation and rates of evolution in some introduced populations of the house sparrow *Passer domesticus* in Australia and New Zealand. *Heredity* 54: 15-23, 1984.
 - 25) Fleischer, R. C.: A comparison of theoretical and electrophoretic assessments of genetic structure in populations of the house sparrow (*Passer domesticus*). *Evolution* 37: 1001-1009, 1983.
 - 26) Nozawa, K., Fukui, M. & Furukawa, T.: Blood protein polymorphism in the Japanese cats. *Jpn. J. Genet.* 60: 425-439, 1985.