Перевод на английский язык https://vavilov.elpub.ru/jour

Генетический профиль популяции домашней кошки (Felis catus L.) острова Аошима (Япония)

С.К. Холин

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, Россия

h.axyridis@mail.ru

Аннотация. Проанализирован генетический профиль популяции домашней кошки острова Аошима (Япония). Популяция возникла в середине прошлого века в результате завоза небольшой группы животных для борьбы с грызунами. По трем фотографиям определен фенотипический состав групп животных (75, 56 и 70 особей). Рассчитаны частоты мутантных аллелей сцепленного с полом локуса Orange и трех аутосомных локусов (Auguti, White и Long hair), отвечающих за окраску и длину шерсти. В популяции отсутствуют мутантные аллели d (локус Dilution), W и w^g (White), ta^b (Tabby), Ti^A (Ticked), отмеченные в других популяциях Японии. Фенотипически это практически мономорфная популяция с преобладающим большинством рыжих и черепаховых особей. Большинство кошек имеют прерванные полосы (генотип $Ti^+Ti^+Ta^M$ -). Популяция острова резко отличается от остальных популяций островов Японии по частотам двух мутантных аллелей, O и a. Частота аллеля $O\left(q(O)=0.580\right)$ одна из самых высоких частот в регионе, а аллеля a(q(a) = 0.276) – меньше в два раза, чем в других популяциях. В обоих случаях отличие от частот в окружающих портовых популяциях статистически значимо (p < 0.0001). Генетический состав, частоты мутантных аллелей в популяции и характер ее происхождения указывают на значительное влияние эффекта основателя на генетическую структуру популяции домашней кошки о-ва Аошима. Независимое исследование популяции кошек о-ва Аошима обнаружило сходную генетическую структуру. Однако в популяции найдены особи, носители аллеля d. Возможно, это может быть вызвано различиями в методике определения фенотипа таких кошек. Частота аллеля а статистически значимо выше (0.534 против 0.276, p < 0.020). Все это, однако, не влияет на общий вывод о действии эффекта основателя при возникновении популяции кошек этого острова.

Ключевые слова: Felis catus; генетический профиль; острова; эффект основателя; Япония.

Для цитирования: Холин С.К. Генетический профиль популяции домашней кошки (*Felis catus* L.) острова Аошима (Япония). *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;27(2):169-176. DOI 10.18699/VJGB-23-23

Genetic profile of domestic cat (*Felis catus* L.) population of Aoshima Island (Japan)

S.K. Kholin

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia h.axyridis@mail.ru

Abstract. The paper analyzes the genetic profile of the domestic cat population of the Aoshima Island. The population has been established in the middle of the last century, after a small group of animals was imported for rodent control. Based on three photographs, the genotypes of the cats in three overlapping groups (75, 56, and 70 individuals) were determined. The mutant allele frequencies of the sex-linked O(Orange) locus and the three autosomal loci a, W, and I (Agouti, White, and Long hair) responsible for coat color and length were estimated. The population lacks the mutant alleles d(Dilution locus), W and $W^g(White)$, $ta^b(Tabby)$, $Ti^A(Ticked)$ present in other populations of Japan. This is an almost monomorphic population with prevailing red and tortoiseshell individuals. Most cats have interrupted stripes (genotype $Ti^+Ti^+Ta^M_-$). The island's population differs from the other populations of the Japanese islands in the frequencies of two mutant alleles, O and O. The frequency of the O allele (O) = 0.580 is one of the highest in the region, while the frequency of the O allele (O) = 0.580 is one of the highest in the region, while the frequencies between the neighbouring populations are significant (O) = 0.0001). An independent study of the same population revealed a similar genetic structure. However, it detected the presence of the O0 allele, the frequency of the O1 allele was higher (0.534 versus 0.276, O0.200). The genetic profile, frequencies of mutant alleles in the population, and history of its origin indicate a significant influence of the founder effect on the genetic structure of the island's domestic cat population.

Key words: Felis catus; genetic profile; islands; founder effect; Japan.

For citation: Kholin S.K. Genetic profile of domestic cat (*Felis catus* L.) population of Aoshima Island (Japan). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;27(2):169-176. DOI 10.18699/VJGB-23-23

Введение

Уникальность домашней кошки как объекта генетических исследований вызвана высоким полиморфизмом по ряду признаков (окраска и длина шерсти и другие особенности внешней морфологии). Свободно живущие в поселениях людей кошки не зависят в своем размножении от человека. В этом смысле они близки к истинным природным популяциям. Фенотип животных легко идентифицируется на расстоянии, что позволяет получать достаточный по объему материал по частотам аллелей для исследования, не затрачивая значительных усилий. Такой материал может служить для разного рода популяционно-генетического анализа. Так, например, было установлено, что каждая популяция кошек обладает своим генетическим профилем, тесно связанным с особенностью географического расселения кошек вместе с человеком (Lloyd, 1987).

История изучения домашней кошки (Felis catus L., 1758) с точки зрения популяционной генетики насчитывает уже более 65 лет с момента опубликования первой работы о частотах мутантных аллелей, отвечающих за окраску и длину шерсти в популяции г. Лондон (Searle, 1949). Всплеск работ на эту тему пришелся на период конец 60-х—начало 80-х годов прошлого века, когда исследованиями были охвачены большая часть Европы и Северной Америки, Юго-Восточной Азии, Австралия (Холин, 2018).

Существуют разные методы получения данных о соотношении фенотипов в популяциях домашних кошек, которые имеют те или другие достоинства и недостатки (Twedt, 1983; Schüler, Borodin, 1992). Основным методом до появления цифровых фотоаппаратов были прямые наблюдения животных на улицах, во дворах или путем опроса жителей. Первыми, кто использовал метод фотографической съемки, были Н. Тодд и Р. Джинн (Todd, Jeanпе, 1972). С помощью одномоментного цветного снимка (слайда) ими была зафиксирована стая кошек численностью около 100 особей в г. Сан-Паулу (Бразилия). Это дало возможность провести подробный анализ фенотипического состава кошек и вычислить с различной степенью точности частоты мутантных аллелей. Появление цифровой фотографии намного облегчило сбор материала. Можно получить выборки достаточного объема и по нескольку снимков одной особи, что позволяет сделать точное описание фенотипа животных в лабораторных условиях.

В Азии наиболее интенсивно исследованы популяции домашней кошки Японии. К настоящему времени за разные периоды получены данные по 105 (Nozawa et al., 1990), 174 (Nozawa et al., 2000) и 141 (Nozawa, Kawamoto, 2013) популяции кошек от небольших деревень до мегаполисов во всех префектурах четырех самых крупных островов, а также 35 небольших островов страны (Nozawa, 2019).

Один из таких островов, Аошима, площадью около 400 га, расположен у северного побережья о-ва Кюсю во Внутреннем Японском море. Сейчас на острове живут не более 10 жителей и обитают около 200 кошек¹. Кошки были завезены сюда в середине прошлого столетия для

контроля численности крыс, повреждающих рыбацкие сети. Рыболовецкий промысел со временем пришел в упадок, а кошки остались. Теперь их подкармливают местные жители и прибывающие сюда туристы.

Цель работы – описать генетический профиль популяции домашней кошки о-ва Аошима по данным, полученным с помощью фотографий группы животных, сравнить полученные результаты с предыдущим исследованием (Nozawa, 2019)².

Материалы и методы

В марте 2015 г. в средствах массовой информации и интернете были опубликованы фотографии кошек о-ва Аошима, Япония (см. фото: Thomas Peter/Reuters. 25 февраля 2015)³. Качество опубликованных фотографий достаточно высокое, дающее возможность точно описать фенотип животных. Это позволило использовать данные фотографии в качестве выборок для оценки генетического профиля популяции кошек.

На фотографиях запечатлены отдельные животные и группы иногда более чем из 50 особей на причале в ожидании прибывающего катера. Из этого набора фотографий были выбраны три, на которых находилось наибольшее количество кошек (см. рисунок и Приложение)⁴. Каждая фотография рассматривается как отдельная выборка из одной совокупности животных. Это дает возможность определить стабильность оценки фенетического (генетического) состава популяции. Объем выборки в отношении каждого локуса зависел от степени заметности каждого животного на фотографии. Всего зафиксировано 75, 56 и 70 особей (выборки А, Б и В соответственно). По фотографиям было определено количество особей, носителей того или иного фенотипа.

По этим данным вычислены частоты аллеля O, сцепленного с полом локуса Orange, а также двух аллелей аутосомных локусов: Auguti (a) и $Long\ hair$ (l) (табл. 1). Первые два отвечают за окраску шерсти, а последний — за ее длину. Характер наследования и фенотипическое проявление аллелей описаны Р. Робинсоном (1993а, б). Особи, носители аллеля d локуса Dilution, на всех просмотренных фотографиях отсутствуют.

Был проанализирован характер полосатости (аутосомные локусы Tabby (Ta) и Ticked (Ti)). Наследование и фенотипическое проявление аллелей этих локусов описаны Э. Эйзерик и др. (Eizirik et al., 2010), Из фотографий видно, что среди кошек отсутствуют особи, гомозиготные по аллелю ta^b , с так называемой мраморной окраской ($Blotched\ tabby$). Большинство кошек имеют прерванные полосы (генотип $Ti^+Ti^+Ta^M$ -). Для кошек, носителей доминантного аллеля Ti^A , характерны полное отсутствие полосатости на теле и присутствие полос только на голове, лапах и хвосте. На фотографии (см. рисунок, выборка Б; Приложение) на переднем плане две особи (N 29 и 42) имеют похожий

 $^{^1}$ https://www.nippon.com/ru/behind/fnn20181019001/?pnum=2. Последнее обращение 12 марта 2023 г.

 $^{^2}$ В статье не указан способ получения данных. Известно только, что наблюдения проведены до 2015 г. Однако интересно сравнить эти данные с полученными в настоящей работе.

³ http://www.theatlantic.com/photo/2015/03/a-visit-to-aoshima-a-cat-island-in-japan/386647/. Последнее обращение 12 марта 2023 г.

⁴ Приложение см. по адресу:

https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2023-27/appx5.pdf





Группы кошек о-ва Аошима, отобранных в качестве выборок А и Б (источник: Reuters/Pixstream).



Группа кошек о-ва Аошима, отобранная в качестве выборки В (источник: Reuters/Pixstream).

Таблица 1. Фенотипы и соответствующие им генотипы у домашней кошки

Локус	Мутантный аллель	Фенотип	Генотип	Примечание
Сцепленный с полом локус	•	•		
Orange	0	Рыжий Черепаховый	00 и 0Y 0o	Кремовый на фоне генотипа <i>dd</i>
Аутосомные локусы				
Aguti	а	Черный	aa	Не проявляется на фоне генотипов <i>ОО</i> и <i>ОҮ</i> . «Голубой» на фоне генотипа <i>dd</i>
Dilution	d	Разбавленный	dd	
Tabby	Ta ^M	Полосатый Пятнистый	<i>Ti⁺Ti⁺Ta^MTa-</i> <i>Ti⁺Ti⁺Ta^MTa-+</i> ген-модификатор	Все не проявляются на генотипе <i>aa</i>
	Ta ^b	Мраморный	Ti ⁺ Ti ⁺ ta ^b ta ^b	•
Ticked	Ti ^A	Аббисинский или тиккированный	Ti ^A Ti ^A Ta ^M - или Ti ^A Ti ⁺ Ta ^M -	Не проявляется на генотипе <i>aa</i>
White	W	Полностью белый	<i>WW</i> или <i>W</i> -	Подавляет проявление всех других генотипов
	W ^S w ^g	Пегий Белые носочки	W ^S W ^S или W ^S - w ^g w ^g	
Long hair	I	Длинная шерсть	II	

фенотип. Однако аллель Ti^A не был включен в анализ из-за невозможности однозначной его идентификации на имеющихся фотографиях.

Ранее Piebald white spotting (S) и Dominant White (W) рассматривались как мутации разных генов. Современные данные показывают, что это мутации одного гена, KIT (David et al., 2014). В современной трактовке это полудоминантная мутация W^S и доминантная W — одного локуса. Первая отвечает за пегую окраску, а у носителей второй окрас полностью белый. Кроме того, существует третья рецессивная мутация, w^g (Gloving), фенотипически проявляемая как белые лапы у кошек («носочки»), которая ранее не была известна. При просмотре всех опубликованных фотографий не были обнаружены особи, носители аллелей w^g и W.

Частоты рецессивных аллелей (q) получены путем извлечения корня квадратного из частот соответствующих фенотипов, а доминантных (p) – из соотношения p = 1 - q.

Стандарные ошибки (SE) вычисляли по формулам $\sqrt{\frac{1-q^2}{4n}}$ и $\sqrt{\frac{p(2-p)}{4n}}$ соответственно (Robinson, Manchenko, 1981; Гончаренко и др., 1985).

Поскольку пол животных не определялся, оценка частот аллеля O, сцепленного с полом локуса Orange, проведена методом максимального правдоподобия в предположении равного соотношения полов (Adalsteinsson, Blumenberg, 1984). В первом приближении использована формула

$$q = \frac{2a+b}{2n},$$

где a и b – число рыжих (генотип O/–) и черепаховых (O/+) кошек, а n – объем выборки (n = a + b + c, где c – число неоранжевых (+/–) особей) (Robinson, 1972). Далее для получения точной оценки использован итерационный алгоритм по формуле

$$q_{i+1} = q_i + \frac{dL}{dq_i} \text{Var}(q_i),$$
 где
$$\frac{dL}{dq} = \frac{a}{1+q} + \frac{a+b}{q} - \frac{c}{2-q} - \frac{b+c}{1-q},$$

$$\frac{1}{\text{Var}(q)} = 0.5N \Big\{ \frac{q}{1+q} + \frac{3-q}{q} + \frac{1-q}{2-q} + \frac{2+q}{1-q} \Big\}.$$

Стандартная ошибка – по формуле $SE = \sqrt{Var(q)}$.

Для проверки на состояние панмиксии определяли ожидаемое численное соотношение генотипов a, b и c по формулам: 0.5qn(1+q), qn(1-q) и 0.5n(2-q)(1-q) соответственно.

Тестирование статистических гипотез проводили с помощью критерия χ^2 и G-критерия, который имеет сходное с χ^2 распределение и более удобен для анализа таблиц сопряженности. Попарное сравнение выборок по отдельным локусам выполнено с помощью критерия χ^2 с использованием arcsin-преобразования частот аллелей (Животовский, 1991).

Для оценки генетической дифференциации $F_{\rm st}$ и $G_{\rm st}$ (Кузнецов, 2020) использована вычислительная надстройка для Excel GenAlEx 6.503 (Peakall, Smouse, 2012).

Результаты и обсуждение

В табл. 2 представлены результаты проверки на панмиксию по локусу Orange. Согласно полученным данным, во всех случаях наблюдается соответствие наблюдаемых и ожидаемых частот генотипов (p > 0.20). Кроме того, тест на гетерогенность соотношения частот генотипов указал на отсутствие статистически значимых различий между выборками по этой характеристике (G = 1.232, df = 4, p > 0.85). Частота аллеля O в рассматриваемых выборках составила 0.570-0.589 (средняя -0.580 ± 0.052) и статистически значимо однородна ($\chi^2 = 0.049$, df = 2, p > 0.95).

В табл. 3 приведены оценки частот других аллелей, рассчитанные в предположении панмиксии. Проверка на гетерогенность частот мутантных фенотипов не выявила статистически значимых различий между выборками (p > 0.15 во всех случаях).

Сравнение с данными по частотам мутантных аллелей на основных островах Японии показывает, что частота аллеля O(0.580) в большинстве случаев в два и более раза больше, чем как в окружающих портовых популяциях (q(O) = 0.232 (0.154-0.412)), так и в сравнении с частотами во всей Японии (q(O) = 0.220 (0.095-0.490))(Nozawa, Kawamoto, 2013). В обоих случаях различия статистически значимы (p < 0.0001). В случае с аллелем aситуация наоборот – частота этого аллеля (0.276) меньше в 2 и более раз, чем как в окружающих популяциях (q(a) == 0.691 (0.614-0.783)), так и во всей Японии (q(a) = 0.697(0.463-0.839)). Различия статистически значимы во всех случаях (p < 0.0001). Частота аллеля l(0.264) укладывается в размах изменчивости как в окружающих портовых популяциях (q(l) = 0.214 (0.117 - 0.307)), так и в пределах всех островов Японии (q(l) = 0.181 (0–0.412)). Различия статистически незначимы во всех случаях (p > 0.15).

Таблица 2. Наблюдаемое и ожидаемое соотношение генотипов локуса *Orange*, проверка на панмиксию (χ^2) и оценка частоты аллеля O(q(O)) в выборках из популяции о-ва Аошима

· · ·	7*		•	•	•	
Выборка	Соотношение генотипов	Генотип				q(O)±SE
		0/-	O/+	+/-	df = 1*	
A	Наблюдаемое	36	13	26	1.668	0.570±0.049
	Ожидаемое	33.56	18.38	23.06		
Б	Наблюдаемое	26	14	16	0.008	0.589±0.057
	Ожидаемое	26.19	13.56	16.25		
В	Наблюдаемое	34	13	23	0.930	0.581 ± 0.051
	Ожидаемое	32.21	17.03	20.76		

Примечание. «-» – в данном случае состояние второго аллеля неизвестно; * – во всех случаях p > 0.20.

Генотип	Выборка						Критерий одно-		Средняя
	A		Б		В		родности частот фенотипов,		частота аллеля,
	Наблюдаемое соотношение	q±SE	Наблюдаемое соотношение	q±SE	Наблюдаемое соотношение	q±SE	G, df = 2	р	q±SE
a/a	3/39	0.277 ± 0.077	3/30	0.316±0.087	2/36	0.235±0.081	0.218	0.896	0.276±0.081
+/-	36/39	•	27/30	•	34/36			****************	
W ^S /-	40/63	0.396±0.050	25/39	0.401 ± 0.064	32/66	0.282±0.043	1.830	0.401	0.360 ± 0.052
+/+	23/63		14/39		34/66				
1/1	4/75	0.231 ± 0.056	4/56	0.267 ± 0.064	6/70	0.293 ± 0.057	0.400	0.818	0.264±0.062
+/-	71/75	•	52/56		64/70			**************	

Таблица 3. Наблюдаемое соотношение фенотипов и оценка частот мутантных аллелей (*q*) в выборках из популяции о-ва Аошима

В опубликованных ранее работах (Nozawa et al., 1990, 2000; Nozawa, Kawamoto, 2013) использованы устаревшие представления о генетике пегой окраски у кошек. Все пегие кошки рассматривались как носители доминантного аллеля S локуса Piebald white spotting. Поскольку в популяции кошек о-ва Аошима не обнаружен аллель w^g , для простоты сравнения этой популяции с окружающими можно использовать долю пегих кошек. В рассматриваемых выборках доля таковых составила 63.5 ± 6.1 , 64.1 ± 7.7 и 48.5 ± 6.2 % (в среднем 58.7 ± 6.6 %). По результатам тестирования выборки гомогенны по частоте этого признака (см. табл. 3, p = 0.401). Доля пегих кошек на острове не намного выше, чем в окружающих портовых популяциях (q = 0.456 (0.346–0.523)), и укладывается в размах изменчивости в пределах всех островов Японии (q = 0.532(0.188–0.815)). Различия статистически незначимы во всех случаях (p > 0.25).

Просмотр других фотографий кошек о-ва Аошима показал наличие на острове короткохвостых кошек, так называемых бобтейлов. Оценить долю таких кошек по имеющимся фотографиям не представляется возможным. Доля бобтейлов в популяциях Японии составляет от 0 до 79.6 % (в среднем 28.8 %) (Nozawa, Kawamoto, 2013).

Публикаций, посвященных популяционной генетике островных популяций домашней кошки, немного — около 40 (Холин, 2018). В большинстве случаев частоты мутантных аллелей в популяциях островов соответствуют таковым в популяциях, от которых они произошли (Lloyd, 1987). Такая ситуация наблюдается на островах, где существуют устойчивые крупные поселения людей. Например, Азорские острова, популяции кошек которых произошли из Португалии (Todd, Lloyd, 1984). Однако есть случаи, когда завезенные случайно или преднамеренно на небольшие острова группы кошек дичали и не подвергались контролю со стороны человека. В таких популяциях сохранился исходный генетический профиль вселившейся группы кошек как результат эффекта основателя (Dreux, 1974; van Aarde, Robinson, 1980; Jones, Horton, 1984).

На о-ве Аошима сложилась сходная ситуация. Однажды завезенные кошки жили своей жизнью, защищая рыболовецкие сети от крыс. С окончанием рыболовства кошки по-прежнему предоставлены сами себе. Сейчас

эта популяция генетически резко контрастирует по отношению к близлежащим популяциям, от которых она могла произойти. Об этом свидетельствует высокая генетическая дифференциация (табл. 4) популяции острова от ближайшей портовой популяции возможного источника мигрантов (г. Мацуяма) по двум локусам. Это указывает на то, что вселившаяся группа кошек имела однородный фенотипический состав. С большой вероятностью это были рыжие особи, поскольку среди моряков и рыбаков существует поверье о приносящих удачу рыжих котах.

Одним из косвенных доказательств отсутствия значимой миграции на остров после основания на нем популяции кошек может служить следующий факт. В популяциях главных островов Японии наблюдаются относительно низкие частоты аллелей d и ta^b в силу долговременной исторической изоляции страны. Однако в послевоенные годы отмечен устойчивый рост доли кошек, носителей этих аллелей, в силу популярности таких кошек среди населения (Nozawa, Kawamoto, 2013). По крайней мере, в популяции кошек о-ва Аошима отсутствуют животные с фенотипом «мраморный», гомозиготные по аллелю ta^b .

Приведенные данные и результаты другого исследования (Nozawa, 2019) позволяют говорить о сходстве оценок частот, полученных разными наблюдателями. В обоих случаях получены сравнимые объемы выборок (56–75 и 72 особи соответственно). В табл. 5 представлены оценки частот мутантных аллелей и результаты их статистического сравнения. Сравнения наблюдаемых частот аллелей указывают на отсутствие статистически значимых различий в большинстве случаев. Исключение составляет наличие кошек с фенотипом разбавленной окраски (локус *Dilution*), отмеченное в работе (Nozawa, 2019). Возможно, это может быть вызвано различиями в методике определения фенотипа таких кошек. Таким образом, в формировании генетического облика популяции кошек о-ва Аошима большую роль сыграл эффект основателя.

Интересна судьба этой популяции в дальнейшем. В 2018 г. большая часть кошек острова были кастрированы⁵. Как это скажется на генетической структуре данной популяции и на ее состоянии в целом, показало бы будущее исследование.

 $^{^{5}}$ https://www.nippon.com/ru/behind/fnn20181019001/?pnum=2. Последнее обращение 12 марта 2023 г.

Таблица 4. Индексы генетической дифференциации между островной и «материковой» популяциями

Индекс	Orange	Agouti	White	Long hair	В целом
F _{st}	0.156	0.181	0.039	0.008	0.106
G _{st}	0.152	0.175	0.035	0.004	0.101

Таблица 5. Оценки частот мутантных аллелей в популяции домашних кошек о-ва Аошима и их статистическое сравнение

Аллель	Настоящая работа	K. Nozawa, 2019	χ^2	р
0	0.580	0.568	0.020	0.886
а	0.276	0.534	5.742	0.016
d	?	0.204	_	_
W ^s	0.360	0.333	0.101	0.750
1	0.264	0.312	0.391	0.532

Заключение

Генетический профиль популяции домашних кошек о-ва Аошима резко отличается от такового как популяций портовых городов окружающих остров, так и популяций Японии в целом. В этой популяции отсутствуют обычные для других популяций аллели и наблюдается одна из самых высоких частот аллеля $O\left(q(O)=0.580\right)$ в популяциях кошек Японии. Фенотипически это практически мономорфная популяция с преобладанием рыжих и черепаховых особей. Такая ситуация обусловлена разовым вселением рыбаками на остров незначительной группы кошек, с большой вероятностью носителей аллеля O. Таким образом, на формирование генетического облика популяции кошек о-ва Аошима большое влияние оказал эффект основателя.

Список литературы / References

Гончаренко Г.Г., Лопатин О.Е., Манченко Г.П. Мутантные гены окраски в популяциях домашних кошек средней Азии и европейской части СССР. *Генетика*. 1985;21(7):1151-1158.

[Goncharenko G.G., Lopatin O.E., Manchenko G.P. Mutant color genes in populations of domestic cats of Central Asia and European part of the Soviet Union. *Genetika (Moskow)*. 1985;21(7):1151-1158. (in Russian)]

Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. [Zhivotovsky L.A. Population Biometry. Moscow: Nauka Publ., 1991. (in Russian)]

Кузнецов В.М. Методы Нея для анализа генетических различий между популяциями. *Пробл. биологии продуктивных животных*. 2020;1:91-110. DOI 10.25687/1996-6733.prodanimbiol.2020. 1.91-110.

[Kuznetsov V.M. Nei's methods for analyzing genetic differences between populations. *Problemy Biologii Productivnykh Zhivotnykh = Problems of Productive Animal Biology*. 2020;1:91-110. (in Russian)]

Робинсон Р. Генетика окрасок. В: Генетика кошки. Новосибирск: Наука, 1993a;44-53.

[Robinson R. Genetics of colors. In: Cat Genetics. Novosibirsk: Nauka Publ., 1993a;44-53. (in Russian)]

Робинсон Р. Генетика структуры шерсти. В: Генетика кошки. Новосибирск: Наука, 19936;53-57. [Robinson R. Coat structure genetics. In: Cat Genetics. Novosibirsk: Nauka Publ., 1993b;53-57. (in Russian)]

Холин С.К. Библиография по популяционной генетике домашней кошки (*Felis catus* L.). Владивосток: ФНЦ биоразнообразия ЛВО РАН. 2018.

[Kholin S.K. Bibliography on the population genetics of the domestic cat (*Felis catus* L.). Vladivostok: Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity Publ., 2018. (in Russian)]

Adalsteinsson S., Blumenberg B. Simultaneous maximum likelihood estimation of the frequency of sexlinked orange and the male ratio in the cat. *Carnivore Genet. Newsl.* 1984;4:68-77.

David V.A., Menotti-Raymond M., Wallace A.C., Roelke M., Kehler J., Leighty R., Eizirik E., Hannah S.S., Nelson G., Schäffer A.A., Connelly C.J., O'Brien S.J., Ryugo D.K. Endogenous retrovirus insertion in the KIT oncogene determines White and White spotting in domestic cats. G3 (Bethesda). 2014;4(10):1881-1891. DOI 10.1534/ g3.114.013425.

Dreux Ph. The cat population of péninsule Courbet, îles Kerguelen: an example of the founder effect. *Polar Rec.* 1974;17(106):53-54. DOI 10.1017/S0032247400031405.

Eizirik E., David V.A., Buckley-Beason V., Roelke M.E., Schäffer A.A., Hannah S.S., Narfström K., O'Brien S.J., Menotti-Raymond M. Defining and mapping mammalian coat pattern genes: Multiple genomic regions implicated in domestic cat stripes and spots. *Genetics*. 2010;184(1):267-275. DOI 10.1534/genetics.109.109629.

Jones E., Horton B.J. Gene frequencies and body weights of feral cats, *Felis catus* (L.), from five Australian localities and from Macquarie Island. *Austral. J. Zool.* 1984;32(2):231-237. DOI 10.1071/ ZO9840231.

Lloyd A.T. Cats from history and history from cats. *Endeavour*. 1987; 11(3):112-115. DOI 10.1016/0160-9327(87)90197-9.

Nozawa K. Genetic polymorphisms in coat color and other morphological traits of the Japanese feral cats. The 5th compilation of smallisland data. Rep. Soc. Res. Native Livest. 2019;29:105-120.

Nozawa K., Kawamoto Y. Genetic polymorphisms in coat color and other morphological traits of the Japanese feral cats. The 4th compilation of mainland data. *Rep. Soc. Res. Native Livest.* 2013;26: 105-139.

Nozawa K., Maeda Y., Hasegawa Y., Kawamoto Y. Genetic polymorphisms in coat color and other morphological traits of the Japanese feral cats. Report of the 3rd compilation of data. *Rep. Soc. Res. Native Livest.* 2000;18:225-268. (in Japanese)

- Nozawa K., Namikawa T., Kawamoto Y. Genetic polymorphisms in coat color and other morphological traits of the Japanese feral cats. *Rep. Soc. Res. Native Livest.* 1990;13:51-115. (in Japanese)
- Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research an update. *Bioinformatics*. 2012;28(19):2537-2539. DOI 10.1093/bioinformatics/bts460.
- Robinson R. Mutant gene frequencies in cats of Cyprus. *Theor. Appl. Genet.* 1972;42(7):293-296. DOI 10.1007/BF00277721.
- Robinson R., Manchenko G.P. Cat gene frequencies in cities of the USSR. *Genetica*. 1981;55(1):41-46. DOI 10.1007/BF00134003.
- Schüler L., Borodin P.M. Influence of sampling methods on estimated gene frequency in domestic cat populations of East-Germany. *Arch. Anim. Breed.* 1992;35(6):629-634.

- Searle A.G. Gene frequencies in London's cats. *J. Genet.* 1949;49(3): 214-220. DOI 10.1007/BF02986074.
- Todd N.B., Jeanne R.L. Some cats of São Paulo, Brazil. *J. Hered.* 1972;63(6):321-323. DOI 10.1093/oxfordjournals.jhered.a108307.
- Todd N.B., Lloyd A.T. Mutant allele frequencies in the domestic cats of Portugal and the Azores. *J. Hered.* 1984;75(6):495-497. DOI 10.1093/oxfordjournals.jhered.a109994.
- Twedt D.J. Influence of survey methods and sample sizes on estimated gene frequencies in domestic cat population. *J. Hered.* 1983;74(2): 121-123. DOI 10.1093/oxfordjournals.jhered.a109736.
- van Aarde R.J., Robinson T.J. Gene frequencies in feral cats on Marion Island. *J. Hered.* 1980;71(5):366-368. DOI 10.1093/oxfordjournals. jhered.a109391.

ORCID ID

S.K. Kholin orcid.org/0000-0002-3016-2217

Благодарности. Автор искренне признателен д-ру Р. Фагену (Джуно, США) – за идею использовать фотографии кошек, опубликованные в интернете, д-ру биол. наук А.П. Крюкову (ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток) – за помощь в получении японских публикаций, а также профессору П.М. Бородину (ФИЦ ИЦиГ СО РАН, Новосибирск) – за помощь в подготовке публикации.

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 24.10.2022. После доработки 25.12.2022. Принята к публикации 27.12.2022.