

УДК 575.061.634:599.742.7

https://doi.org/10.25221/2782-1978_2023_4_2

<https://elibrary.ru/vucbbd>

Популяционно-генетическая характеристика свободноживущих домашних кошек (*Felis catus* L., 1758) о-ва Русский (залив Петра Великого, Приморский край)

Сергей Константинович Холин✉, Алла Борисовна Холина

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, 690022, Российская Федерация

✉ Автор-корреспондент, e-mail: h.axyridis@mail.ru

Получена 29 сентября 2023 г.; принята к публикации 17 ноября 2023 г.

Аннотация. Огромное влияние свободноживущих по всему миру популяций домашней кошки (*Felis catus* L., 1758) на дикую фауну мелких животных дает основание для внимательного многостороннего изучения таких популяций с целью последующего их контроля, в том числе и их генетической структуры. Дается описание генетического профиля свободноживущей популяции домашней кошки о-ва Русский. Показано, что островная популяция генетически практически идентична материковой популяции г. Владивосток на п-ове Муравьева-Амурского. Исключение составляет статистически значимо меньшая доля пегих кошек на о-ве Русский ($51.8 \pm 4.8\%$ против $63.8 \pm 2.0\%$, $p < 0.02$). Это указывает на единое происхождение этих популяций. В силу недавнего возникновения (вероятно, не более 160 лет назад) и низкого уровня изоляции в популяциях произошел слабый генетический сдвиг относительно друг друга. Аналогичные данные были получены ранее для других пар популяций населенных пунктов (город-село) Приморского края. Проведен сравнительный анализ имеющихся данных по генетической дифференциации смежных городских и сельских популяций свободноживущих домашних кошек. Обсуждается возможная связь генетической изменчивости с преимуществом в охотничьей активности кошек.

Ключевые слова: частоты мутантных аллелей, популяционная генетика, домашняя кошка, остров Русский, п-ов Муравьева-Амурского, Владивосток.

Population genetic characteristics of free-living domestic cats, *Felis catus* L., 1758, of Russky Island (Peter the Great Bay, Primorsky Krai)

Sergey K. Kholin✉, Alla B. Kholina

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022, Russian Federation

✉ Corresponding author, e-mail: h.axyridis@mail.ru

Received September 29, 2023; accepted November 17, 2023

Abstract. The enormous influence of free-living populations of the domestic cat (*Felis catus* L., 1758) on the wild fauna of small animals throughout the world provides the basis for a careful multilateral study of such populations with a view to their subsequent control, including their genetic structure. A description of the genetic profile of the free-living population of domestic cats of Russky Island is given. It has been shown that the island population is genetically almost identical to the mainland population of Vladivostok. The exception is a statistically significantly lower proportion of piebald cats on Russky Island ($51.8 \pm 4.8\%$ versus $63.8 \pm 2.0\%$, $p < 0.02$). This indicates a common origin for these populations. Due to their recent emergence (probably no more than 160 years ago) and low level of isolation, the populations experienced little genetic shift relative to each other. Similar data were obtained earlier for other pairs of settlements (urban-rural) in Primorsky Krai. A comparative analysis of the available data on the genetic differentiation of adjacent urban and rural populations of free-living domestic cats was carried out. The possible connection of genetic variability with the advantage in hunting activity of cats is discussed.

Key words: mutant allele frequencies, population genetics, domestic cat, Russky Island, Muravyov-Amursky Peninsula, Vladivostok.

Введение

С момента одомашнивания домашняя кошка (*Felis catus* L., 1758) играла существенную роль в истории человечества. Изначально кошки помогали истреблять грызунов, считались священными животными и со временем стали просто спутником человека в качестве любимцев (Робинсон 1993а). Во всем мире существует тенденция к увеличению численности полувольных и свободноживущих кошек, как в городской и сельской местностях, так и в относительно нетронутой природной среде. В целом мировая популяция домашних кошек оценивается в 600 млн особей (American Pet Products... 2008). Кошки – весьма эффективные хищники мелких позвоночных, и из-за их интенсивного хищничества возникает угроза снижения биоразнообразия или даже исчезновения отдельных видов животных (Doherty et al. 2016; Kays et al. 2020). Так, например, в Китае свободноживущие кошки уничтожают за год 2.7–5.5 млрд особей птиц и 3.6–9.8 млрд млекопитающих (Li et al. 2021).

Наиболее чувствительны к воздействию кошек популяции диких животных в островных экосистемах (Medina et al. 2011). Так, в условиях тропического климата на островах Тихого океана домашняя кошка полностью дичает, переходит к самостоятельному питанию и никаким образом не зависит от человека (Hansen et al. 2007). Значительное влияние кошек на аборигенную фауну океанических островов заставляет принимать меры по ограничению численности популяций кошек, вплоть до полного их исключения с островов (Algar 2014, 2019).

Успешное проведение мер по ограничению численности инвазионных видов требует комплексного подхода к изучению их биологии. Одно из таких направлений – исследование истории вселения вида и источников его происхождения с помощью популяционно-генетических методов (Hansen et al. 2007). Популяционная генетика может предоставить информацию о демографии и динамике инвазионных видов. Последовательный генетический мониторинг популяции будет необходим для оценки эффективности будущих усилий по контролю численности или других способов управления видами (Hansen et al. 2007).

Характерной особенностью Владивостока является вхождение в его административный состав самого крупного острова залива Петра Великого – о-ва Русский. Остров расположен к югу от п-ова Муравьёва-Амурского, примерно на 43° N и 132° E (рис. 1). Площадь острова составляет около 98 км². От полуострова его отделяет пролив Босфор Восточный шириной от 650 до 1800 м. В настоящее время остров относительно слабо населен. На острове имеется несколько населенных пунктов (Подножье, Пospelова, Елена, Церковная, Экипажный, Аякс, Лесное и др.), которые объединены в поселок Русский (постоянное население около 10 000 человек). Все эти поселения примыкают непосредственно к лесному массиву, который покрывает около 80% площади острова. Обитающие здесь кошки в силу большой двигательной активности имеют непосредственный доступ к окружающим биотопам вокруг места своего пребывания (Сулихан и др. 2015; Аверин 2023). На острове живёт много мелких позвоночных – потенциальных объектов охоты кошек. Отмечено более 10 видов мелких млекопитающих (Шереметьев 2001). Количество видов мелких воробьиных птиц, населяющих остров в настоящее время, точно неизвестно. По данным Ю. Н. Назарова (2004), во Владивостоке и его окрестностях гнездится около 70 видов этой группы.

Кроме того, на острове обитает пять видов земноводных (Кузьмин, Маслова 2005). Таким образом, остров представляет определенный интерес для оценки возможного влияния на его фауну бродячих и свободноживущих домашних кошек.



Рис. 1. Карта-схема о. Русский с указанием точек сбора материала.

Fig. 1. Map of Russky Island indicating material collection points.

Для домашней кошки характерен хорошо выраженный генетический полиморфизм по окраске, рисунку и структуре шерсти (Робинсон 1993b, c). Эта особенность генетики кошки позволяет относительно быстро и без значительных материальных затрат описать генетическую структуру любой ее популяции. Многочисленные наблюдения за частотами мутантных аллелей во многих популяциях кошек по всему миру (Холин 2018) показали тесную связь между генетической структурой вновь возникавших популяций и особенностями миграции людей (Todd 1977, 1983; Lloyd 1987).

Цель данной работы – описание генетического профиля популяции свободноживущих домашних кошек о-ва Русский и сравнение ее с таковым смежной материковой популяции. Эта информация позволит оценить возможные перестройки генетической структуры популяции в островных условиях и вероятные факторы, ее вызывающие.

Материал и методы

Исследование проведено в октябре 2016 г. Наблюдениями были охвачены семь населенных пунктов острова (рис. 1). Животных фотографировали с помощью цифрового фотоаппарата. Такой метод позволяет более точно идентифицировать фенотип животного. Фиксировали только уличных и свободно гуляющих домашних кошек.

Определяли частоты аллеля О, сцепленного с полом локуса Orange, а также аллелей пяти аутосомных локусов: Agouti (a), Tabby (ta^b), Ticked (Ti^A), Dilution (d), Long hair (l). Кроме того, определяли частоту мутантного аллеля (W) аутосомного локуса (White, ген KIT) и частоту пегих кошек, носителей двух аллелей того же локуса (W^S и w^g) (David et al. 2014; Montague et al. 2014). Аллель l контролирует длину шерсти, остальные определяют тип окраски и рисунка шерстного покрова (табл. 1, рис. 2). Характер фенотипического проявления и наследования аллелей локусов Tabby и Ticked описали Э. Эйзерик с соавторами (Eizirik et al. 2010). Особенности наследования других аллелей приведены Р. Робинсоном (1993, б, в). Всего было зарегистрировано и рассмотрено 118 животных. Число животных, проанализированных по каждому локусу, указано в таблицах 2 и 3. Для сравнения использованы неопубликованные данные наблюдений первого автора в основной части Владивостока на п-ове Муравьёва-Амурского, в том числе при расчёте частот аллелей учтены 610 особей с полуострова.

Поскольку пол животных не определялся, оценки частоты аллеля О и ее ошибки проведены методом максимального правдоподобия (Adalsteinsson, Blumenberg 1984). Формулы для нахождения ожидаемых численностей генотипов по локусу Orange взяты там же. Для тестирования на панмиксию применён критерий χ^2 (Животовский 1983). Расчёт частот аллелей других локусов и их ошибок сделан обычным способом (Гончаренко и др. 1985). Попарное сравнение популяций по отдельным локусам проведено с помощью критерия χ^2 с использованием arcsin-преобразования частот аллелей (Животовский 1983).

Табл. 1. Фенотипы и соответствующие им генотипы у домашней кошки.

Tab. 1. Phenotypes and their corresponding genotypes in the domestic cat.

Локус Locus	Мутантный аллель Mutant allele	Фенотип Phenotype	Генотип Genotype	Примечание Note
Сцепленный с полом аллель Sex-linked allele				
Orange	O	Рыжий Черепажный	ОО и ОУ Оо	Эпистатичен по отношению к Aguti Кремовый на фоне генотипа dd
Аутосомные аллели Autosomal allele				
Aguti	a	Черный или неагути	aa	Голубой на фоне генотипа dd
Dilution	d	Разбавленный	dd	
Tabby	Ta ^M ta ^b	Полосатый Пятнистый Мраморный	Ti ⁺ Ti ⁺ Ta ^M Ta- Ti ⁺ Ti ⁺ Ta ^M Ta- + ген модификатор Ti ⁺ Ti ⁺ ta ^b ta ^b	Все не проявляются на фоне генотипа aa
Ticked	Ti ^A	Абисинский или тиккированный	Ti ^A Ti ^A Ta ^M - или Ti ^A Ti ⁺ Ta ^M -	Не проявляется на фоне генотипа aa
White	W W ^S w ^g	Доминантный белый Пегий Белые «носочки»	WW или W- W ^S W ^S или W ^S - w ^g w ^g	Подавляет проявление всех других генотипов
Long hair	l	Длинная шерсть	ll	

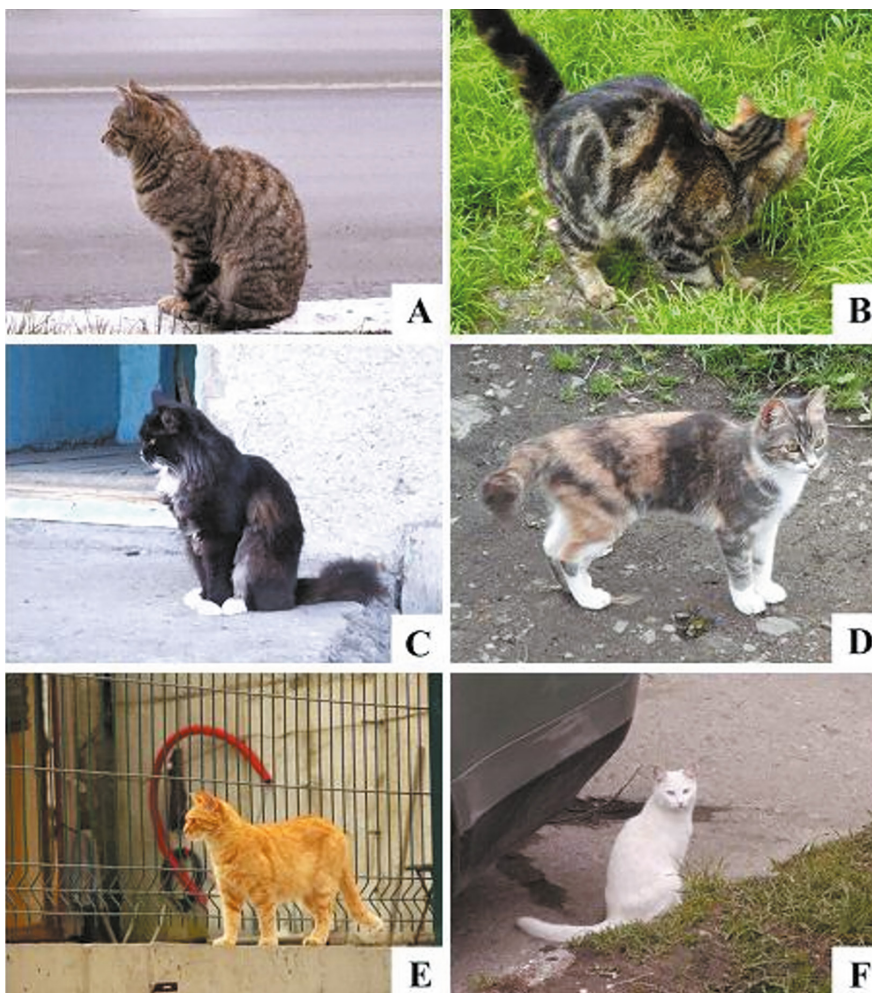


Рис. 2. Окраска и длина шерсти (фенотип) и соответствующие генотипы у домашней кошки: А – дикая, или полосатая ($Ti^+Ti^+Ta^MTa^-$); В – мраморная ($Ti^+Ti^+ta^bta^b$); С – черный, или неагути, пегий, длинная шерсть ($aaW^S?ll$); D – черепаховая, мраморная, неагути, разбавленная, пегая ($Oo Ti^+Ti^+ta^bta^b ddW^S?$); Е – пятнистый, рыжий ($Ti^+Ti^+Ta^MTa? +$ ген модификатор $O?$); F – доминантный белый ($W?$).

Fig. 2. Coat color and long hair (phenotype) and corresponding genotypes in the domestic cat: A – wild, or striped ($Ti^+Ti^+Ta^MTa^-$); B – marble ($Ti^+Ti^+ta^bta^b$); C – black, or nonaguti, piebald spotted, long hair ($aaW^S?ll$); D – tortoiseshell, marble, nonaguti, diluted, piebald spotted ($Oo Ti^+Ti^+ta^bta^b ddW^S?$); E – spotted, red ($Ti^+Ti^+Ta^MTa? +$ modifier gene $O?$); F – dominant white ($W?$).

Результаты и обсуждение

Проверка на панмиксию показала статистически значимое соответствие наблюдаемого и ожидаемого соотношения генотипов локуса Orange (табл. 2, $p > 0.45$). Частота сцепленного с полом мутантного аллеля О составила 0.189.

Соответствие состояния популяции панмиксии дает возможность оценить частоты других мутантных аллелей по их фенотипическим частотам. В таблице 3 приведены оценки частот шести мутантных аутосомных аллелей. На основе имеющегося материала не удалось разделить идентифицировать фенотипы «пегий»

Табл. 2. Наблюдаемое и ожидаемое соотношение генотипов локуса Orange, проверка на панмиксию (χ^2) и оценка частоты аллеля О ($q(O)$) и ее стандартной ошибки (SE) в выборке из популяции о-ва Русский.

Tab. 1. Observed and expected genotype ratio in the Orange locus, testing for panmixia (χ^2), and estimation of the O allele frequency ($q(O)$) and their standard error (SE) in the sample from the Russky Island population.

Соотношение генотипов Genotypes ratio	Генотип Genotype			χ^2 , df = 1	$q(O) \pm SE$
	O/?	O/+	+/?		
Наблюдаемое Observed	16	12	82	1.928	0.189 ± 0.032
Ожидаемое Expected	12.39	16.89	80.72		

Примечание: ? – в данном случае состояние второго аллеля неизвестно.

Note: “?” indicates that the state of the second allele is unknown.

и «носочки». Поэтому здесь приводится значение суммарной частоты этих двух фенотипов (локус White, аллели $W^s + w^s$, $n = 110$), которая составила $51.8 \pm 4.8\%$.

В таблице 4 дана сравнительная оценка частот мутантных аллелей в двух смежных популяциях в черте Владивостока – о-ва Русский и п-ова Муравьёва-Амурского. Как видно из приведенных результатов, обе популяции генетически высоко сходны и статистически значимо не различаются по большинству частот мутантных аллелей. Исключение составляет статистически значимо меньшая доля пегих кошек на о-ве Русский ($51.8 \pm 4.8\%$ против $63.8 \pm 2.0\%$, $\chi^2 = 5.478$, $p < 0.02$).

Таким образом, популяция домашней кошки о-ва Русский генетически в основном идентична таковой популяции большей части Владивостока, расположенного на п-ове Муравьёва-Амурского. За время существования этих двух популяций (не более 160 лет) не произошло какой-либо заметной их дифференциации. Подобное исследование пар смежных популяций в Приморском крае также не выявило сколько-нибудь значимой их дифференциации (Холин 2012).

Табл. 3. Наблюдаемое соотношение фенотипов (Obs.) и оценка частот мутантных аллелей (q) и их стандартной ошибки (SE) в выборке из популяции о-ва Русский.

Tab. 3. Observed phenotype ratio (Obs.) and estimation of mutant allele frequencies (q) and their standard error (SE) in the sample from the Russky Island population.

Генотип Genotype	Obs.	$q \pm SE$
a/a	46/94	0.700 ± 0.037
+/?	48/94	
ta ^b /ta ^b	15/65	0.480 ± 0.054
+/?	50/65	
Ti ^A /?	2/67	0.015 ± 0.011
+/+	65/67	
d/d	10/110	0.302 ± 0.045
+/?	100/110	
W/?	8/118	0.034 ± 0.012
+/+	110/118	
l/l	21/118	0.422 ± 0.042
+/?	97/118	

Табл. 4. Частоты мутантных аллелей в двух смежных популяциях.
Table 4. Mutant allele frequencies in two adjacent populations.

Аллель Allele	О. Русский Russky Island	П-ов Муравьёва-Амурского Muravyov-Amursky Peninsula	χ^2 , df = 1
O	0.189	0.182	0.003
a	0.700	0.688	0.054
ta ^b	0.480	0.475	0.005
Ti ^A	0.015	0.004	0.796
d	0.302	0.353	1.095
W	0.034	0.016	1.359
l	0.422	0.401	0.180

Примечание: по п-ову Муравьёва-Амурского неопубликованные данные С. К. Холина; во всех случаях различия статистически незначимы.
Note: for Muravyov-Amursky unpublished data from S. K. Kholin; in all cases the differences are statistically insignificant.

В современных популяциях свободноживущих кошек отмечается действие отбора по двум направлениям: изменения частот мутантных аллелей под воздействием урбанизации и плотности населения людей (Clark 1975, 1976; Blumenberg, Lloyd 1980) и результат искусственного отбора человеком среди животных, от которых происходят вольные или полувольные популяции кошек (Metcalfе, Turner 1971; Vinogradov 1994). Существует много документированных случаев генетической дифференциации смежных пар городская-сельская популяции кошек (Pontier et al. 1995; Symonds, Lloyd 1987; Wagner, Wolsan 1987). Однако отмечается отсутствие четкой направленности в дифференциации смежных пар популяций. Так, например, в Польше отмечается значимо высокое «потемнение» городских популяций в сравнении с сельскими (Wagner, Wolsan 1987). Тогда как в других популяциях может наблюдаться совершенно иная картина (Symonds, Lloyd 1987). Поэтому имеющиеся данные не позволяют говорить о каком-либо значимом эволюционном преимуществе одних популяций перед другими. В частности, в плане фенотипической «незаметности» охотящихся кошек сельской местности.

Можно заключить, что в настоящее время популяция свободноживущих кошек о-ва Русский не имеет какого-либо эволюционного преимущества перед смежной городской популяцией кошек п-ова Муравьёва-Амурского, т. е. основной части Владивостока.

Благодарности

Авторы признательны А. С. Комаровой (г. Владивосток) за техническую поддержку при выполнении полевых исследований.

Литература (References)

Аверин А. А. 2023. Современная териофауна Еврейской автономной области и заповедника «Бастак» // *Биота и среда природных территорий*. Т. 11. № 2. С. 5–31. (**Averin A. A.** 2023. Modern mammal fauna of the Jewish Autonomous Oblast and the Bastak Nature Reserve. *Biota and Environment of Natural Areas* 11(2): 5–31. [In Russian].) https://doi.org/10.25221/2782-1978_2023_2_1

Гончаренко Г. Г., Лопатин О. Е., Манченко Г. П. 1985. Мутантные гены окраски в популяциях домашних кошек средней Азии и европейской части СССР // *Генетика*. Т. 21. № 7. С. 1151–1158. (**Goncharenko G. G., Lopatin O. E., Manchenko G. P.** 1985. Mutant color genes in populations of domestic cats of Central Asia and European part of the Soviet Union. *Russian Journal of Genetics* 21(7): 1151–1158. [In Russian].) <https://doi.org/10.1017/S0032247400031405>

- Животовский Л. А.** 1983. Статистические методы анализа частот генов в природных популяциях // Итоги науки и техники. Общая генетика. Т. 8. – М.: ВИНТИ. С. 76–104. (**Zhivotovsky L. A.** 1983. Statistical methods for analyzing gene frequencies in natural populations. In: Results of science and technology. General genetics. 8. Moscow: VINITI, pp. 76–104. [In Russian].)
- Кузьмин С. Л., Маслова И. В.** 2005. Земноводные российского Дальнего Востока. – М.: Товарищество научных изданий КМК. 434 с. (**Kuzmin S. L., Maslova I. V.** 2005. Amphibians of the Russian Far East. Moscow: Scientific Press Ltd. KMK. 434 pp. [In Russian].)
- Назаров Ю. Н.** 2004. Птицы города Владивостока и его окрестностей. – Владивосток: изд-во Дальневосточного университета. 276 с. (**Nazarov Yu. N.** 2004. Birds of Vladivostok and its surroundings. Vladivostok: Far Eastern University, 276 pp. [In Russian].)
- Робинсон Р.** 1993а. Доместикация. В кн.: Генетика кошки. – Новосибирск: Наука. С. 18–26. (**Robinson R.** 1993a. Domestication. In: Cat genetics. Novosibirsk: Nauka, pp. 18–26. [In Russian].)
- Робинсон Р.** 1993б. Генетика окрасок. В кн.: Генетика кошки. – Новосибирск: Наука. С. 44–53. (**Robinson R.** 1993b. Genetics of colors. In: Cat genetics. Novosibirsk: Nauka, pp. 44–53. [In Russian].)
- Робинсон Р.** 1993с. Генетика структуры шерсти. В кн.: Генетика кошки. – Новосибирск: Наука. С. 53–57. (**Robinson R.** 1993c. Coat structure genetics. In: Cat genetics. Novosibirsk: Nauka, pp. 53–57. [In Russian].)
- Сулихан Н. С., Гилберт М., Уфыркина О. В., Нестеренко В. А.** 2015. Демографические исследования среди домашних кошек и собак вблизи особо охраняемых природных территорий // XI Дальневосточная конференция по заповедному делу. Владивосток, 06–09 октября 2015 г. Мат. конф. – Владивосток: Дальнаука. С. 382–385. (**Sulikhan N. S., Gilbert M., Ufyrkina O. V., Nesterenko V. A.** 2015. Demographic studies of domestic cats and dogs near specially protected natural areas. Proceeding of the XI Far Eastern Conference of Nature Conservation Problems. Vladivostok, Oktober 06–09, 2015. Vladivostok: Dalnauka, pp. 382–385. [In Russian].)
- Холин С. К.** 2012. Частоты мутантных генов окраски шерсти в популяциях домашних кошек населенных пунктов Приморского края // *Генетика*. Т. 48. № 5. С. 655–659. (**Kholin S. K.** 2012. Coat color mutation frequencies in domestic cat populations of Primorsky Krai, Russia. *Russian Journal of Genetics* 48(5): 655–659. [In Russian].) <https://doi.org/10.1134/S1022795412050122>
- Холин С. К.** 2018. Библиография по популяционной генетике домашней кошки (*Felis catus* L.). – Владивосток: ФНИЦ Биоразнообразия ДВО РАН. 32 с. (**Kholin S. K.** 2018. Bibliography on the population genetics of a domestic cat (*Felis catus* L.). Vladivostok: FSCETB FEB RAS. 32 pp. [In Russian].)
- Шереметьев И. С.** 2001. Наземные млекопитающие островов залива Петра Великого (Японское море) // *Биологические исследования на островах северной части Тихого океана*. № 6. С. 1–14. (**Sheremetyev I. S.** 2001. Terrestrial mammals of Peter the Great Bay islands (Sea of Japan). *The North Pacific Islands biological researches* 6: 1–14 [In Russian].)
- Adalsteinsson S., Blumenberg B.** 1984. Simultaneous maximum likelihood estimation of the frequency of sexlinked orange and the male ratio in the cat. *Carnivore Genetics Newsletter in Carnivore* 8(4): 68–77.
- Algar D., Hamilton N., Pink C.** 2014. Progress in eradicating cats (*Felis catus*) on Christmas Island to conserve biodiversity. *Raffles Bulletin of Zoology*. Supplement No. 30: 45–53. <http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:210A3945-A280-4726-ACEE-8E1F746228DC>
- Algar D., Johnston M., Pink C.** 2019. Big island feral cat eradication campaigns: an overview and status update of two significant examples. In: C. R. Veitch, M. N. Clout, A. R. Martin, J. C. Russell and C. J. West (eds.). Island invasives: scaling up to meet the challenge, Occasional Paper SSC no. 62. Gland, Switzerland: IUCN: 238–243.
- American Pet Products Manufacturers Association. 2008. 2007/2008 APPMA national pet owners survey. Greenwich, CT. <https://www.americanpetproducts.org>
- Blumenberg B., Lloyd A. T.** 1980. Mutant allele frequencies in the domestic cat: A preliminary discussion of selection with particular reference to the United Kingdom and Eire. *Genetica* 54(1): 17–28. <https://doi.org/10.1007/BF00122403>
- Clark J. M.** 1975. The effects of selection and human preference on coat colour gene frequencies in urban cats. *Heredity* 35(2): 195–210. <https://doi.org/10.1038/hdy.1975.84>
- Clark J. M.** 1976. Variations in coat colour gene frequencies and selection in cats of Scotland. *Genetica* 46(4): 401–412. <https://doi.org/10.1007/BF00128087>

- David V. A., Menotti-Raymond M., Wallace A. C. et al. 2014. Endogenous retrovirus insertion in the KIT oncogene determines White and White spotting in domestic cats. *G3 Genes, Genomes, Genetics* 4(10): 1881–1891. <https://doi.org/10.1534/g3.114.013425>
- Doherty T. S., Glen A. S., Nimmo D. G., Ritchie E. G., Dickman C. R. 2016. Invasive predators and global biodiversity loss. *The Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(40): 11261–11265 <https://doi.org/10.1073/pnas.1602480113>
- Eizirik E., David V. A., Buckley-Beason V., Roelke M. E., Schaffer A. A., Hannah S. S., Narfström K., O'Brien S. J., Menotti-Raymond M. 2010. Defining and mapping mammalian coat pattern genes: Multiple genomic regions implicated in domestic cat stripes and spots. *Genetics* 184(1): 267–275. <https://doi.org/10.1534/genetics.109.109629>
- Hansen H., Hess S. C., Cole D., Banko P. C. 2007. Using population genetic tools to develop a control strategy for feral cats (*Felis catus*) in Hawai'i. *Wildlife Research* 34(8): 587–596. <https://doi.org/10.1071/WR07043>
- Kays R., Dunn R. R., Parsons A. W. et al. 2020. The small home ranges and large local ecological impacts of pet cats. *Animal Conservation* 23(5): 516–523 <https://doi.org/10.1111/acv.12563>
- Li Y., Wan Y., Shen H., Loss S. R., Marra P. P., Li Z. 2021. Estimates of wildlife killed by free-ranging cats in China. *Biological Conservation* 253(1): 108929. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108929>
- Lloyd A. T. 1987. Cats from history and history from cats. *Endeavour* 11(3): 112–115. [https://doi.org/10.1016/0160-9327\(87\)90197-9](https://doi.org/10.1016/0160-9327(87)90197-9)
- Medina F. M., Bonnaud E., Vidal E., Tershy B. R., Zavaleta E. S., Donlan C. J., Keitt B. S., Le Corre M., Horwath S. V., Nogales M. 2011. A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates. *Global Change Biology* 17(11): 3503–3510. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02464.x>
- Metcalf J. A., Turner R. G. 1971. Gene frequencies in the domestic cats of York: Evidence of selection. *Heredity* 26(2): 259–268. <https://doi.org/10.1038/hdy.1971.31>
- Montague M. J., Li G., Golfi B., Warren W. C. 2014. Comparative analysis of the domestic cat genome reveals genetic signatures underlying feline biology and domestication. *The Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(48): 17230–17235. <https://doi.org/10.1073/pnas.1410083111>
- Pontier D., Rioux N., Heizmann A. 1995. Evidence of selection on the orange allele in the domestic cat, *Felis catus*: The role of social structure. *Oikos* 73(3): 299–308. <https://doi.org/10.2307/3545954>
- Symonds J., Lloyd A. T. 1987. Gene frequencies in the domestic cats (*Felis catus*) of urban and rural Bordeaux. *Genetica* 72(2): 133–136. <https://doi.org/10.1007/BF00123171>
- Todd N. B. 1977. Cats and commerce. *Scientific American* 237(5): 100–107.
- Todd N. B. 1983. Cat population genetics on the littoral of the Indian Ocean and South China Sea: a preliminary assessment. *Carnivore Genetics Newsletter* 4(7): 248–262.
- Vinogradov A. E. 1994. Locally associated alleles of cat coat genes. *Journal of Heredity* 85(2): 86–91. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a111428>
- Wagner A., Wolsan M. 1987. Pelage mutant allele frequencies in domestic cat populations of Poland. *Journal of Heredity* 78(3): 197–200. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a023041>