

КИЇВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ  
ІМЕНІ ТАРАСА ШЕВЧЕНКА  
НАВЧАЛЬНО-НАУКОВИЙ ІНСТИТУТ ВИСОКИХ ТЕХНОЛОГІЙ

Завідувач кафедри молекулярної біотехнології  
та біоінформатики  
проф. Олексій Юрійович Нипорко  
Протокол №\_\_\_\_\_засідання кафедри  
від “\_\_\_\_\_” \_\_\_\_\_2022 р.

**ВАРІАТИВНІСТЬ ТА ДІАГНОСТИЧНА ВАГА МАРКУВАНЬ ХУТРА  
ЄВРОПЕЙСЬКОГО ЛІСОВОГО КОТА У КОНТЕКСТІ  
АНТРОПОГЕННОЇ ГІБРИДИЗАЦІЇ ТА ГЕОГРАФІЧНОЇ  
МІНЛИВОСТІ**

Випускна кваліфікаційна робота бакалавра  
студента спеціальності 091 Біологія  
ОП «Біологія (високі технології)»

**Науменко Марії Віталіївни**

Науковий керівник від кафедри  
доцент кафедри молекулярної біотехнології та  
біоінформатики  
к.б.н. **Самофалова Дарія**

Робота виконана у відділі генетики диких тварин Сенкенберзького науково-дослідницького інституту під керівництвом голови відділу **Карстена Новака**

Оцінка захисту роботи

---

**Київ – 2022 р.**

## АНОТАЦІЯ

Науменко М.В. Варіативність та діагностична вага маркувань хутра європейського лісового kota у контексті антропогенної гібридизації та географічної мінливості. – Випускна кваліфікаційна робота бакалавра за спеціальністю 091 Біологія, ОП Біологія (високі технології) спеціалізацією молекулярна біологія.

У роботі проведено аналіз діагностичних морфологічних характеристик лісового kota (*Felis silvestris*) у контексті популяційної генетики та гібридизації із домашнім котом (*Felis catus*). Встановлено, що (РЕЗУЛЬТАТИ). Отримані результати можуть бути використані для польової ідентифікації видової приналежності представників роду *Felis* респективно центрами та дослідницькими інститутами.

**Ключові слова:** *Felis*, morphotyping, hybridization.

## ЗМІСТ

ВСТУП .....	5
РОЗДІЛ I. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ.....	6
1.1 Загальна екологія <i>Felis silvestris</i> .....	6
1.2 Питання генетичної спільності з іншими представниками роду <i>Felis</i> .....	9
1.3 Питання гібридизації <i>Felis silvestris</i> із <i>Felis catus</i> .....	10
1.4 Морфологічне розрізнення між видами та їх гібридами .....	12
1.5 Морфологічна генетика.....	15
1.5.1 Таббі-патерн та тікінг. ....	16
1.5.2 Біла плямистість .....	17
РОЗДІЛ II. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ.....	19
2.1 Структура дослідження.....	19
2.2 Морфометричні методи .....	19
2.3 Методи генетичного аналізу. ....	21
2.4 Методи статистичного аналізу .....	22
2.5 Розробка основної методології дослідження. ....	23
РОЗДІЛ III. РЕЗУЛЬТАТИ І ОБГОВОРЕННЯ .....	24
3.1 Результати морфотипування.....	24
3.2 Результати генотипування .....	24
3.3 Результати статистичного аналізу .....	24
3.4 Обговорення .....	27
3.5 Перспективи подальших досліджень.....	27

	4
ВИСНОВКИ.....	28
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	29
ДОДАТКИ.....	39

## ВСТУП

Європейський лісовий кіт є яскравим представником західно- та центральнєвропейської фауни мезокарнівора. Через людський вплив цей вид переживав серйозний спад минулого століття, сконцентрувавшись в лісистих горних масивах. Проте наразі завдяки охоронним мірам його чисельність зростає. Антропогенний тиск все ще є обмежуючим фактором для розширення ареалу лісового kota, та все більше досліджень фокусуються на можливих ризиках асиміляції лісового kota котом домашнім. Через значну перевагу у чисельності та відсутність репродуктивних бар'єрів домашній кіт може представляти собою серйозний фактор зменшення чисельності чистокровних лісових котів, особливо серед малочисельних та ізольованих популяцій.

Через це розробка найточніших методик розрізнення лісових, домашніх та гібридних котів у польових умовах є актуальною задачею сьогодення.

**Метою** даної роботи є перевірка існуючих морфометричних методик оцінки видової приналежності представників *Felis* та розробка нових критеріїв за необхідності.

### **Завданнями роботи є:**

- Уніфікація даних із європейських геномічних баз
- Аналіз сучасних морфометричних методів
- Аналіз демографічного профілю фенотипової мінливості лісового kota.

**Актуальність роботи:** польова ідентифікація лісових, гібридних та домашніх котів є необхідною для оцінок поширеності лісового kota та оцінки рівня гібридизації в досліджуваних популяціях.

**Об'єкт дослідження** – морфометрія, популяційна та морфологічна генетика *Felis silvestris*, *Felis catus* та їх гібридів.

## РОЗДІЛ I. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

### 1.1. Загальна екологія *Felis silvestris*

Європейський лісовий кіт це вид роду Кіт (*Felis*) родини Котячих (*Felidae*), є близьким родичем kota домашнього (*Felis catus*).

Ареал *Felis silvestris silvestris* це переважно Центральна Європа, а також Середземномор'я та Причорномор'я. Присутній також на Британських островах (Шотландії), Сардинії та Корсиці. В Австрії, Нідерландах, Англії та Уелсі є вимерлим. У Франції представлений двома розділеними популяціями. Одна в Арденнському лісовому масиві на північному сході країни, простягається до Люксембургу, Німеччини та Бельгії. Інша популяція локалізована у південній Франції, може бути поєднаною з популяціями Іспанії та Португалії через Піренеї (Say2012). Дві фрагментовані популяції присутні в континентальній Італії – центрально-південна та східно-альпійська (що може бути пов'язаною з популяціями Словенії та Хорватії). Третя, сицилійська популяція є єдиною середземноморською острівною популяцією, яка не є інтродукованою (Mattuci2013). Є широко поширеними на території Балканського півострову (Migli2021).

Ареал поширення карпатського кластеру простягається від півночі Польщі, через Словаччину, Угорщину, Румунію та Молдову до західної України (Okarma2002). В Україні населяє Закарпаття, Прикарпаття, Поділля, часом реєструється в Поліссі та Бессарабії (Zagorodniuk2014)(Drebet2019). В Україні є рідкісним видом, підлягає охороні (Акімов2009).

Лісовий кіт полює вночі, перший пік активності на заході сонця, другий пік на сході сонця (Migli2021). Даний вид віддає перевагу листяним та

змішаним лісовим масивам перед лісостепом, уникає відкритих місцевостей та антропоценозів. Це обмежує його міграційний потенціал та розмежовує популяції.

Репродуктивного віку лісові коти сягають у 2 роки, повністю дорослого віку – у 3. Самка приносить кошенят в середньому раз на рік або два роки. Середній розмір посліду 3-4 кошеняти. Розмір посліду значно зменшується з весни до кінця літа (Ruiz-Olmo2018).

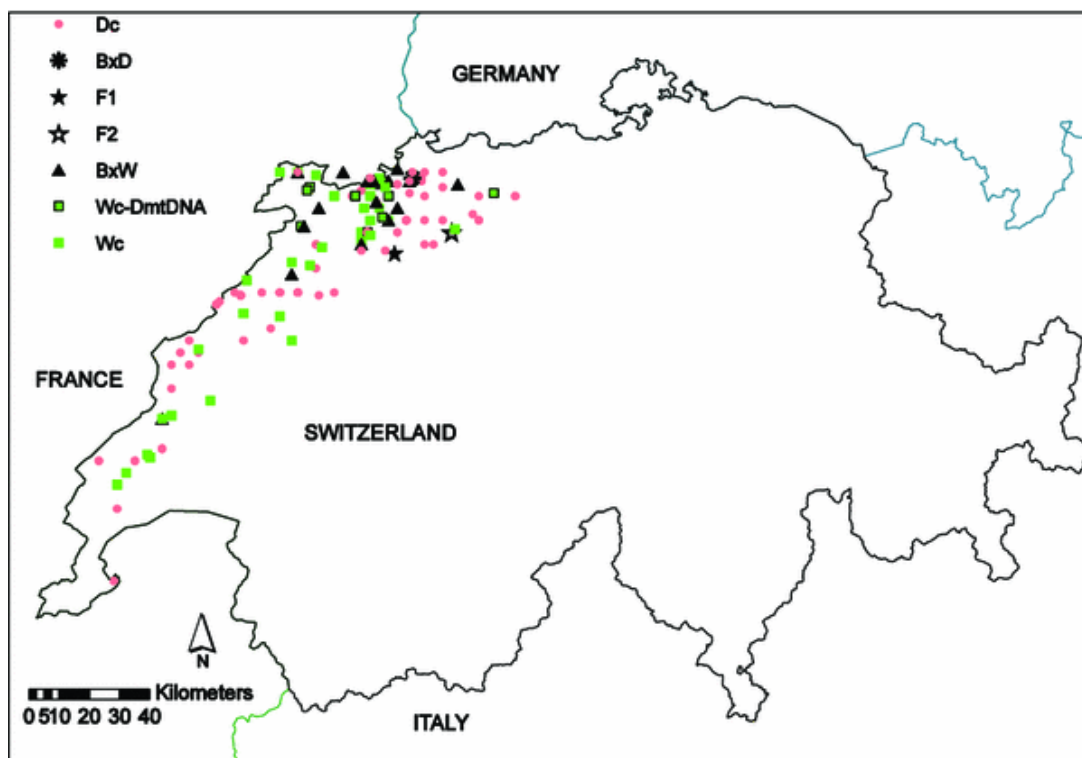
У Західній Європі лісовий кіт харчується хом'яками, сірими пацюками, сонями, водяними полівками, полівками та лісовими мишами. Час від часу він також полює на дрібних хижих тварин, таких як куниці, хір, горностаї і ласка (*Mustela nivalis*), а також оленят благородних оленів (*Cervus elaphus*), козуль (*Capreolus capreolus*) і сарн (*Rupicapra*). У Карпатах лісовий кіт харчується переважно жовтогорлою мишею (*Apodemus flavicollis*), червоною полівкою (*Myodes rutilus*), татринською полівкою (*Microtus tatricus*), іноді також зайцем (*Lepus europaeus*). На Закарпатті раціон дикого kota складається з мишоподібних гризунів, *Galliformes*, білок. На дністровських болотах полює на *Microtus*, водяних полівок і птахів, а на прутських болотах — на водяних полівок, сірих щурів і ондатру (*Ondatra zibethicus*). Птахи, якими харчуються прутські лісові коти, включають вівчариків, чернь білооку, лиску, погонича звичайного та нерозня. У Молдавії зимовий раціон лісового kota складається переважно з гризунів, влітку він полює на птахів, рибу та раків. Основними джерелами їжі для диких котів у дельті р. Кубань є сірі пацюки та водяні полівки, а також ондатра та водоплавна птиця. Лісові коти на Північному Кавказі харчуються мишоподібними гризунами і їстівними сонями (*Glis glis*), а також в рідкісних випадках птахами, молодими сернами і косулями. Вважається, що лісові коти на узбережжі Чорного моря харчуються дрібними птахами, землерийками та зайцями. У Закавказзі дієта диких котів складається з піщанок, полівок, птахів і плазунів влітку, а взимку — птахів, мишоподібних гризунів і зайців [Heptner1992]. Шотландський лісовий кіт полює в основному

на європейського кролика (*Oryctolagus cuniculus*), північну полівку (*Microtus agrestis*), руду полівку (*Myodes glareolus*), лісову мишу (*Apodemus sylvaticus*) і птахів (Hobson2012). Зареєстровано, що подібно іншим фелідам лісові коти маскують велику здобич лісовою підстилкою (Villar2020).

Основними конкурентами лісового kota є інші мезокарнівори та більші хижаки, такі як лисиця руда, вовк сірий, євразайська рись, єнотовидна собака, іберійська рись (на Іберійському півострові відповідно)(Heptner1992).

У Німеччині річка Райн є основним бар'єром між Східною та Західною популяціями (Hartmann2013). Розглянуті в даному дослідженні популяції належать до популяцій Німеччини та Швейцарії (Додаток 2, рисунок 1). За останні декілька століть ареал даного виду системно скорочувався, в першу чергу через переслідування із боку людини. На протязі 1920-х та 1930-х років європейській лісовий кіт пройшов серйозне пляшкове горлечко, що призвело до зменшення його німецького ареалу до гір Гарц, Пфальцького лісу та Хесських Нагір'я (Pieschoski1990). В Швейцарській Юрі лісові коти певний час навіть вважались вимерлими, але наразі демонструють ріст популяції (Рисунок 1).

Загалом відновлення європейських популяцій лісового kota пов'язується із міграцією людей із малонаселених місцевостей у великі міста після Другої Світової війни та частковим відновленням лісових масивів [Pereira2015][Mueller2020]. Висока антропофобію лісового kota обмежує його міграції та обмін особинами між популяціями. Для збереження міграційного потенціалу лісового kota та ряду інших видів у Німеччині була розроблена система "зелених коридорів". Подібні проекти спрямовані на відновлення лісів Німеччини шляхом посадки кущів і дерев між районами, населеними лісовим котом та придатними для його розселення, вздовж площі понад 500 км<sup>2</sup> (Hartmann2013)(Jerosch2016, 2018).



Рисю 1.1 - Мапа розповсюдження лісового kota на території Швейцарії (Nussberger2014). Wc – лісові коти, Dc – домашні коти, решта - гібриди

Моніторинг популяцій зазвичай здійснюється за допомогою фотопасток, вилову та маркування особин ошейниками, а також за допомогою hair-trapping, використання валер'янових приманок об які тварини труться та залишають шерсть (Steyer2013).

## 1.2. Питання генетичної спільності з іншими представниками роду *Felis*

На сьогодні рід *Felis* нараховує 7 видів: домашній кіт (*Felis catus*), лісовий кіт (*Felis silvestris*), степовий кіт (*Felis lybica*), очеретяний кіт (*Felis chaus*), барханний кіт (*Felis margarita*), чорноногий кіт (*Felis nigripes*) та

гобійський кіт (*Felis bieti*). Певний час *F. lybica*, *F. catus* та *F. bieti* розглядалися як підвиди *Felis silvestris* (Kitchener2017).

За палеонтологічними та генетичними даними *F. lybica* та *F. silvestris* розділилися ~2 мільйонів років тому (Li2016). *F. catus* почав відокремлюватися від *F. lybica* близько 2 тисяч років тому (Driscoll2007) (Davis2008).

### **1.3. Питання гібридизації *Felis silvestris* із *Felis catus***

Антропогенно опосередковане поширення *Felis catus* та їх контакт з природними популяціями *Felis silvestris silvestris* вважається одною із основних загроз для виживання популяцій лісових котів у всій Європі.

Високий рівень гібридизації спостерігається в угорській та шотландській популяціях (Beaumont2001)(Daniels2001)(Pierpaoli2003)(Lecis2006). Цікаво, що лише кустарні схрещування був знайдений в Італії, Німеччині та Португалії, популяції лісового kota там чітко відрізняються від домашніх і зберігають свою генетичну сингулярність (Randi2001) (Pierpaoli2003)(Lecis2006)(Oliveira2008)(Ferrerias2021).

Активно підіймається питання небезпечності гібридизації лісового kota із домашнім: чи справді вона є небезпекою і якщо так то які міри до неї потрібно застосовувати?

Більшість позицій в період із 00тих років розглядають лісового kota під ризиком повної генетичної асиміляції домашнім котом, та ризиком аутбредної депресії ізольованих популяцій лісового kota (MacDonald2010) (Witzenberger2014)(Senn2018)(Oliveira2008).

Проте схоже що найбільшого ризику генетичної асиміляції зазнають саме ізольовані та малочисельні популяції лісового kota. Це пов'язано із відсутністю партнерів свого виду та з великою щільністю острівних популяцій, за таких умов два види активно контактують і розмножуються. Таким чином, майже всі шотландські лісові коти є гібридами, що формує так званий *hybrid swarm*, “гібридний рій”, що складається із чистокровних лісових котів, гібридів різних філій та різних беккроссів (MacDonald2010).

Інші позиції не розглядають гібридизацію як однозначну небезпеку, адже великий процент популяцій зазначених вище певним чином зберігають чітку сегрегацію між видами (Gil-Sanchez2015). Це може бути пов'язано із тим що головна та принципова різниця між домашнім та лісовим котом полягає у їх екології. Домашні коти прив'язані до антропоценозів та оточуючих їх екотонів, в той час як лісові коти навпаки є дуже антропофобними. Що може імплікувати що збереження “генетичної чистоти” є не настільки важливим для існування лісового kota *ex situ* як збереження його екології (середовищ його існування та існування його здобичі відповідно).

Екологія потомства, включаючи гібридне, детермінується поведінкою їх батьків: дикі особини (безвідносно видової приналежності) вирощують кошенят в ізольованому від людей середовищі, що вчить їх уникати антропоценозів. В той час як ручні чи напівручні особини навпаки існують поряд із людьми, привчаючи кошенят до життя в антропоценозах.

Тобто репродуктивна цінність гібридів може бути оціненою за вкладом батьківської особини в екологію гібридного потомства. Відповідно гібриди вирощені самкою лісового kota скоріш за все будуть мати високу репродуктивну цінність через екологію ідентичну чистокровній особині лісового kota (адже будуть уникати людських середовищ, відкритих місцевостей та будуть полювати лише на дику здобич). В свою чергу гібриди вирощені самкою домашнього kota скоріш за все будуть асимільовані

синантропною екологією і таким чином матимуть низьку цінність для збереження лісового kota *ex situ*.

Дослідження *hybrid swarms* в європейських популяціях демонструють що можливо гібридизація є стратегією лісового kota для набуття спротиву хворобам привнесених домашнім котом.

Нещодавне дослідження шотландської *hybrid swarm* демонструє що шотландські лісові коти набули багато алелів МНС локусу що належали домашньому коту (Nowak, pers. comm.). Скоріш за все це надає їм серйозну перевагу у щільному співіснуванні із домашніми котами.

Найнебезпечнішими хворобами домашнього kota є панлекопенія, ака котяча чумка (FPLV), котячий каліцивіроз (FCV) та котячий вірус імунодефіциту (FIV). Вони є великою проблемою для ізольованих популяцій диких видів родини адже через повну відсутність контакту із ними на протязі життя дикі феліди є вкрай вразливими до цих патогенів.

До функціональної репродуктивної гібридизації із домашнім котом здатні лише інші представники роду *Felis*, з усіма іншими фелінами гібридизація ускладнена поведінковою різністю та низькою або відсутньою фертильністю гібридів першого покоління (Davis2015). В даному контексті генетична спільність із домашнім котом надає лісовому коту перевагу для швидкої адаптації до їхніх спільних патогенів.

#### **1.4. Морфологічне розрізнення між видами та їх гібридами**

Домашній кіт, степовий кіт та лісовий кіт еволюційно розійшлись нещодавно, що проявляється їхньою високою фенотиповою схожістю.

Неозброєним оком їх може бути важко розрізнити. Саме для цього за століття їх вивчення були розроблені різноманітні критерії (Додатки 4-12).

Усі три види зазвичай покриті подрібненими темними смужками, фелінологами цей патерн позначається як макрель таббі (Kaelin2010)(Lyons2006). Ці смужки формують “сіточку”, “маску” на обличчі тварин, утворюючи характерну “М” на лобі та темні смуги на щоках, що відходять від очей.

Окрім макрель таббі *F. lybica ornata* (азіатський степовий кіт) демонструє плямистий патерн, за що і отримав назву *ornata*. Це різнить його від африканського степового kota.

Домашній кіт в свою чергу має дуже велике різноманіття характеристик, що пов’язано із доместикацією. Паттерни “дикого типу” у домашнього kota можна визначити як ті що він наслідує від свого предка степового kota. А саме макрель таббі, а також низькоконтрастний, майже монотонний макрель таббі. Крім того показовою є присутність часткового чи повного лейцизму, відсутність меланізму. Їх присутність майже завжди вказує на належність до виду кіт домашній.

Таблиця 1.1. – Наявність різних патернів у представників *Felis*

	Mackerel tabby	Blotched tabby	Spotted tabby	Monotone
<i>Felis catus</i>	+	+	+	+
<i>Felis lybica lybica</i>	+	-	-	+
<i>Felis lybica ornata</i>	+	-	+	+
<i>Felis silvestris silvestris</i>	+	-	-	+

У Додатку 18 наведені усі фенотипові комбінації які є діагностичними для ідентифікації особини як представника *F. catus*.

Цікавим критерієм оцінки видової приналежності є темні (зазвичай чорні) плями на п'ятках. Зазвичай вони наявні і на кистях. Вважається що у лісового kota темні цятках на п'ятках короткі та зміщені в сторону зовнішнього ребра лапи [Piechocki1990, 88]. У домашнього kota на відміну від лісового темна пляма зазвичай простягається на всю довжину п'ятки (Додаток 3).

Інші представники *Felis* теж мають такі плями, барханні коти мають короткі бурі плями на п'ятках, а чорноногі коти, відповідно до назви мають широкі чорні плями (Додаток 3).

Інша цікава характеристика що вважається належною лише лісовому коту це Нерінгова пляма – світлі цятки поверх темних плям на п'ятках (Müller2018).

Розрізнення гібридів між представниками роду *Felis* особливо ускладнене на найпівденніших ареалах лісового kota там де він починає поступово перетікати у степового kota. Чіткої межі між їхніми популяціями не існує і аналізи геному демонструють що лісові коти мають маркери отримані від степового kota, що були інтродуковані в їх генетичний пул задовго до початку існування *Felis catus*. Тобто окремі ознаки чи маркери можуть вказувати не лише на нещодавні гібридизації, а й на гібридизації дуже архаїчні (Davis2008).

Хутрянний покрив також є важливим: за його щільністю та довжиною загалом можна оцінити зоогеографічний регіон із якого походить кіт. *Felis lybica lybica* має досить коротке хутро. *Felis catus* у випадку wildtype фенотипу також має досить коротку шерсть. *Felis lybica ornata* має високу аплітуду довжини покривів залежно від сезону, зимнє хутро цього підвиду можна описати як помірне. *Felis silvestris silvestris* в свою чергу має дуже щільне та досить довге хутро розраховане на європейські зими. Діагностичним для лісового kota

вважається його широкий та пухнастий хвіст який помітно відрізняється від тонких та загострених хвостів *F. catus* та *F. lybica* (Додаток 5, 9).

### 1.5. Морфологічна генетика

Серед усієї родини Котячих найбільш вивчена генетика саме домашнього kota тому більшість моделей генетики інших видів родини опирається на неї. У зв'язку із тим що *F. silvestris* та *F. lybica* є виключно близькими до домашнього kota це значно спрощує екстраполяцію моделей, адже скоріш за все мапування геному за морфологічними ознаками є дуже подібним між цими трьома видами (Davis2008).

Доместикація *Felis catus* призвела до різкого росту доступних ресурсів для розвитку котячих популяцій, що забезпечило цим популяціям екстраординарний ріст. Настільки значне збільшення кількості особин не могло б бути настільки великим за інших, не-доместикаційних обставин. На сьогоднішній день приблизна оцінка всесвітньої популяції домашніх котів може дорівнювати близько 400 мільонам особин (Auger1999) (Vinogradov1997). Саме завдяки збільшенню кількості особин та зменшенню тиску відбору збільшилась і кількість фенотипових проявів нестандартних мутацій (Schostell2005)(Vinogradov1997).

Одна із основних ознак одомашненості виду це його значна поліморфність відносно дикого типу, що виникла завдяки зменшенню тиску оточення на фенотип та завдяки дизруптивному відбору (а саме непостійної та непередбачуваної селекції окремих ознак зі сторони людей).

Різноманітні морфи фелід, подібні до альбінізму, меланізму та ін. у домашніх котів, не раз задокументовані у всіх представників роду *Panthera*,

роду *Lynx*, ягуарунді, гепардів, сервалів, каракалів та ін. Багато з таких морф не впливають на маскування так сильно як альбінізм чи меланізм, наприклад морфа *servaline* сервалів, чи червона морфа ягуарунді (Ortolani2008).

Все це вказує на те що морфологічна мінливість не є прерогативою лише домашнього kota і відповідно може бути присутньою у лісового kota без жодних слідів гібридизації із домашнім. Приклади мінливості наведені у додатках 15-17 (проте чи є ці особини гібридами невідомо). Дослідити де закінчується нативна мінливість і починається інтрогресія і є задачею даного дослідження.

### ***1.5.1 Таббі-патерн та тікінг***

Tabby gene ( $Ta^M/Ta^b$ ) - transmembrane aminopeptidase Q (LVRN, M3XFH7) локалізований у В1 хромосомі. Ієрархія аллелів представлена:  $LVRN^M$  (дикий тип, макрель-таббі, тонкі смужки) >  $LVRN^b$  (класичний (blotched) таббі, широкі розпливчасті смужки та плями) (Lyons2006). Ідентифіковано що подібний до  $LVRN^b$  алель цього гену також відповідає за королівську морфу гепардів (Kaelin2010).

Agouti gene ( $A/a$ ) - agouti signaling protein (ASIP; Q865F0) знаходиться на А3 хромосомі. Ієрархія аллелів:  $ASIP^A$  (agouti, дикий тип, наявність таббі) >  $ASIP^a$  (nonagouti, відсутність добре роздільного таббі патерну) (Lyons2006).

Сигнальний білок агуті (ASIP) є конкурентним антагоністом альфа-меланоцит-стимулюючого гормону ( $\alpha$ -MSH) для зв'язування з білками рецептора меланокортину 1 (MC1R). Активація  $\alpha$ -MSH викликає інтенсивніше вироблення еумеланіну, в той час як активація ASIP викликає інтенсивніше вироблення феомеланіну. Це означає, що там, де і поки виражається агуті, зростаюча частина волосся буде жовтою, а не чорною.

Гіпотетично патерни 2 і 3 (Додаток 6) пов'язані із частковим тікінгом, що планується перевірити у подальших дослідженнях.

У Додатку 18 наведені усі фенотипові комбінації які є діагностичними для ідентифікації особини як представника *F. catus*.

### 1.5.2 Біла плямистість

White spotting gene (W/w), що кодує tyrosine-protein kinase (KIT; Q28889) відомий як біла плямистість і епістатичний білий (також відомий як домінантний білий) довгий час вважалися двома окремими генами, але наразі відомо що вони обидва локалізовані у KIT. Біла плямистість може приймати різні форми - від маленької білої плями до майже повного або повного покриття білим усього тіла (Montague2014).

Ієрархія аллелів у моделі домашнього кота представлена як:

$KIT^D$  (домінантний білий, опціонально блакитні очі та глухота) >  $KIT^S$  (біла плямистість, кодомінант, змінна експресія) >  $KIT^W$  (дикий тип, відсутність білих плям) >  $KIT^g$  (білі рукавички Бірмана) (Montague2014).

$KIT^S$  демонструє кодомінантність та змінну експресію - гетерозиготні коти мають ~0-50% білого хутра, а гомозиготні коти мають ~50-100% білого хутра.

Окремий інтерес представляє собою біла плямистість лісового кота. Вона із дуже високою вірогідністю є пов'язаною із KIT геном відповідно до моделі домашнього кота. Точна природа білої плямистості у лісовому коті невідома так як цілеспрямовані дослідження KIT гену у нього не проводились. Гіпотетично білі “шкарпетки” на пальцях можуть бути зумовлені гомологом чи аналогом  $KIT^g$  аллелю. Це може бути ознака що виникла в популяції

лісових котів незалежно від домашнього кота, або ж це і є  $KIT^g$  інтродукований із пулу домашнього кота. Іншим алелем із яким ця ознака може бути потенційно пов'язаною це  $KIT^s$  алель, вірогідно отриманий від інтрогресії із домашнім котом, та певні його регулятори. Якщо саме  $KIT^s$  зумовлює білі плями на пальцях то за ним особини мають бути гетерозиготними.

Детальна схема порівняння білої плямистості представлена в додатку 13. Біла плямистість у домашнього кота характеризується тим що:

- Краї білих плям є чіткими
- Білі плями перекривають собою таббі-паттерн
- Зазвичай формують високі плями на кистях та п'ятках у формі “рукавичок” та “чобітків”.

Білі плями у лісових котів присутні лише на животі та лапах, не мають чітких меж, а навпаки поширюються градієнтом. Таббі-паттерн не перекривають, просто висвітлюючи його. Світле хутро на животі зазвичай формує лінію із комірця на шиї, зірки на грудях та кола на паху. Діагностичним критерієм також вважається Нерінгова цятка на подушечках лап.

## РОЗДІЛ II. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ

### 2.1 Структура дослідження

Головним завданням даного дослідження є поєднання морфометричних та генетичних методів моніторингу лісового kota для перевірки ряду гіпотез відносно демографічних особливостей лісового kota та гібридів та для розвитку точності морфометричних методів діагностики видової приналежності представників роду *Felis*.

Більшість зразків та даних представлених в цьому дослідженні були зібрані різними групами науковців із 00-х по сьогодні на територіях Німеччини та Швейцарії. Німецькі зразки надходили із земель Гессену, Баден-Вюртембергу, Рейнланд-Пфальц та Саксонії, швейцарські відповідно із гір Юра. Переважна більшість зібраних зразків це тварини вбиті транспортом на дорогах. Інші це особини впіймані для популяційного та ветеринарного моніторингу.

### 2.2 Морфометричні методи

Опис морфологічних характеристик здійснювався за параметрами наведеними у Таблиці 2.2

Вік оцінювався за пропорціями частин тіла (Piechocki1990). Данний параметр є важливим для порівняння мінливості хутрового покриття між різними віковими групами: сучасний морфометричний консенсус полягає в

тому що у кошенят *Felis silvestris* занадто варіабельні характеристики хутряного покриву щоб використовувати його для діагностики видової приналежності. Одним із завдань дослідження є відповісти на питання чи мають дитинчата лісового kota застосовні для діагностики морфологічні характеристики і якщо так то які.

Таблиця 2.2. – Морфологічні характеристики

Параметр	Шкали та схеми оцінки	Джерело
Стать		-
Вік		-
Сезон хутряного покриву	Додаток 5	Авторська
Загальний патерн маркувань	Додаток 6	Авторська
Відтінок хутра на животі	Додаток 7	Авторська
Наявність маркування на животі	Додаток 8	Kitchener2005
Форма хвоста	Додаток 9	Kitchener2005
Тип маркування на хвості	Додаток 9	Kitchener2005
Китиці на вухах	Додаток 10	Авторська
Тип темної спинної смуги	Додаток 11	Kitchener2005
Фрагментованість смуг	Додаток 4	Kitchener2005
Плями на задній частині тулуба	Додаток 4	Kitchener2005
Тип смуг на загривку	Додаток 4	Kitchener2005
Тип смуг на плечах	Додаток 4	Kitchener2005
Тип смуг на загривку (модифікований)	Додаток 4	Авторська
Тип смуг на плечах (модифікований)	Додаток 4	Авторська
Тип темної плями на п'ятці	Додаток 12	Piechocki1990
Білі відмітки на пальцях	Додаток 13	Kitchener2005
Нерінгова пляма на п'ятках	Додаток 14	Müller2018

Сезонність хутра: березень (03) та вересень (09) - перехідні сезони для шерстяного покриву. З квітня (04) по серпень (08) - літнє хутро. З жовтня (10)

по лютий (02) - зимове хутро. Оцінка сезону хутра у особин здійснювався за датою знаходження/вилову.

Найактуальніша система оцінки типів маркувань на хутрі була розроблена (Kitchener2005), вона оперує шкалою характеристик від домашнього до лісового kota (Додаток 4). Ця шкала є поділеною на (1) характеристики асоційовані із домашнім котом, (2) характеристики асоційовані із гібридом та (3) характеристики асоційовані із лісовим котом.

Ця система є модифікованою автором задля більшої роздільної здатності опису. Замість оцінки особин за градієнтом від домашнього до лісового kota проведена оцінка особин за неполяризованим пулом характеристик. Причиною тому є те що проміжні характеристики за шкалою Кітченера можуть виявитись неасоційованими із гібридизацією (це одне із питань яке ставиться на меті цього дослідження). Морфологічні скейли варто робити окремо для різних морфотипів лісового kota, та для різних морфотипів домашнього kota, і вже порівнювати їх між собою, виділити особливості властиві лише гібридам і не властиві їх батькам.

Округленість кінчику хвоста може бути зачепленою сезоном, а саме зимнє хутро має давати набагато більш округлі та чіткі контури ніж літнє через набагато вищу щільність підшорстку.

## **2.2 Методи генетичного аналізу**

Методи генотипування використані у цьому дослідженні представлені:

- Мікросателітним аналізом

Єфективний для розрізнення видової приналежності. Цим методом були прогенотиповані зразки із Баден-Вюртембергу.

- SNP-маркерний аналіз

Цим методом були прогенотиповані зразки із Гессену, Баден-Вюртембергу, Рейнланд-Пфальц, Саксонії та Юри. Має вищу роздільну здатність для оцінки рівня інтрогресії (філій гібридів) (Steyer2016).

### 2.3 Методи статистичного аналізу

Графіки присутні в колонці А представляють собою таблиці спряженості за сіткою характеристик:

- Вік
- Сезонність хутра
- Популяція

Графіки присутні в колонці В представляють собою аналіз відповідності заснований на категоріальних даних. Зелені стрілки репрезентують напруженість простору впорядкованості в той час як wk, hwb, hk (лісовий кіт, гібрид та домашній кіт відповідно) позначають позиції груп в цьому просторі (Greenacre1993).

Весь статистичний аналіз та графіки були здійснені в R 4.2.

## 2.4 Розробка основної методології дослідження

Завданням цього дослідження є відповісти на такі питання:

1. Чи сезон хутра впливає на патерн хутра?
2. Який морфотип найбільш типовий для домашнього kota із патерном дикого типу.
3. Який морфотип найбільш типовий для кожної із популяцій лісового kota?
4. Скільки впливу гібридизація має на морфологію лісового kota та які популяції найбільш зачеплені?
5. Чи справді лісові коти мають менше подрібнених відміток ніж домашній кіт?
6. Чи діагностичні відмітки на загривку та плечах?
7. Чи лісові коти рудіші?
8. Чи більшість лісових котів мають розділену дорзальну лінію?
9. Чи більшість лісових котів мають короткі плями на п'ятках?
10. Як багато лісових котів мають китиці на вухах і чи пов'язані вони із гібридизацією?
11. Як багато особин із білими пальцями є гібридами та чи існують білолапі лісові коти поза генетичним пулом домашнього kota?
12. Чи пов'язані цятки на животі із тікінгом?
13. Чи сезон хутра впливає на форму хвоста?
14. Чи кошенята мають більш темний патерн?

## РОЗДІЛ III. РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

### 3.1 Результати морфометрії

Морфометричні показники були проаналізовані у 329 зразків, результуючи у даних 309 особин. 9 були ідентифіковані як домашні, інші як лісові коти або гібриди.

### 3.2 Результати генотипування

ДНК була проаналізована у 322 зразків (302 особин). 44 підтверджених *Felis catus*. 225 підтверджених *Felis silvestris*. 33 гібрида різних філій.

Ідентифіковано 4 F1 гібридів.

Ідентифіковано 15 F2 зворотніх схрещувань із лісовим котом.

Гібриди невідомого статусу: 14.

### 3.3 Результати статистичного аналізу

Аналіз впливу сезону хутра на тип патерну наведений у додатку 19. Очікувалось що зимою паттерн стає більш розмитим, схиляючись від патерну першого типу в сторону патерну третього типу. Такий ефект справді

спостерігається, але досить слабкий. Аналіз відповідності демонструє що лісові коти тяжіють до патерну третього типу, а гібриди до патерну першого типу, що є очікуваним за морфометричними критеріями.

Аналіз зв'язку між смугами на загривку та рівнем гібридизації наведений у додатках 20 та 21. За авторською шкалою зв'язок між смугами та видовою приналежністю невиявлено, що робить цей параметр недіагностичним. За шкалою ж Кітченера зв'язок між типами смуг та гібридизацією виявлений, проте гібридні характеристики тяжіли до чистокровних лісових котів, а характеристики, що мали б бути консервативними для лісового kota навпаки тяжіють до гібридних особин. Можливо такі результати зумовлені низькою кількістю домашніх та гібридних особин (Kitchener2005).

Аналіз зв'язку між смугами на плечах та рівнем гібридизації наведений у додатках 22 та 23. Найпоширенішими типами смуг для лісового kota виявились 2 товсті смуги, 3 товсті смуги та розмиті товсті смуги. Для гібридів також характерні 2 чи 3 товсті смуги, проте також 3 тонкі смуги. Іншим питанням морфометрії патернів було чи справді кошенята мають більш темний патерн? З урахунком того що ювенільних особин у вибірці менше, можна справді спостерігати схильність до темних відміток по обом параметрам (2, 5, 6 для загривку та 3, 7, 8, 9 для плечей).

Аналіз фрагментованості смуг із сезоном хутра та видовою приналежністю (Додаток 29) демонструє що даний параметр не є діагностичним (Kitchener2005), що було попередньо очікувано. Адже хоч загальна розмітка патерну детермінована генетично, формування конкретних окремих відміток в цьому патерні залежить від отногенезу і відповідно є унікальним для кожної особини.

Аналіз асоціації спинної смуги із видовою приналежністю (Додаток 30) демонструє що у лісових котів найчастіше зустрічається спинна лінія злита із

хвостовою дорзальною лінією, що не продовжується до кінця хвоста. Гібриди в свою чергу демонструють відділену від хвоста спинну лінію. Домашні коти часто демонструють дуже розмиту лінію чи її відсутність.

Аналіз маркувань на хвості (Додаток 25) демонструє що діагностичним цей параметр не є. Асоціація форми хвоста із сезоном хутра (Додаток 26) демонструє що в літній сезон хвіст справді є тоншим і відповідно має менше діагностичної ваги. У додатку 27 демонструється що чим молодша тварина тим тонший у неї хвіст, що відповідає очікуванням морфометрії ювенільних особин (Piechocki1997).

Аналіз зв'язку відтінку хутра на животі із сезоном демонструє що як і очікувалось відтінок світлішає на зиму (Додаток 24). Однією із задач дослідження є перевірити чи справді лісові коти мають рудіший відтінок за домашніх чи гібридних, і зв'язку між рудим відтінком і видовою приналежністю виявлено не було.

Аналіз співвідношення плями на п'ятці із популяцією та видовою приналежністю (Додаток 28) демонструють очікувану динаміку, короткі плями чітко асоційовані із лісовим котом, а довгі із домашнім. Цікавим є те що гібриди більше тяжіють до довгих плям ніж до середніх.

Аналіз китиць на вухах демонструє що вони є хорошим діагностичним критерієм для ідентифікації лісового kota – лише вони мають короткі чи довгі китиці (2-4 мм) (Müller2008). Значної відмінності в частоті цієї характеристики між східною та західною популяціями не спостережено (Додатки 31, 32).

Аналіз зв'язку наявності білих плям на лапах із популяцією та видовою приналежністю (Додаток 33, А) демонструє що білолапі коти присутні і серед чистокровних лісових котів. Проте можливість наявності в них слідів гібридизації не виключена, що є приводом для подальших досліджень. Аналіз нерінгових плям (Додаток 33, В) в свою чергу демонструє що ця характеристика наявна лише у лісових котів, що робить її діагностичною.

### **3.2 Обговорення**

При аналізі отриманих графіків було спостережено що відсоток домашніх котів у датасеті нижчий від лісових, тому це може впливати на аналіз характеристик що очікуються як належачі домашньому коту. Це також може пояснювати чому за критеріями Кітченера гібриди показували більш консервативно “дикі” характеристики.

### **3.3 Перспективи подальших досліджень**

Так як у це дослідження увійшли не усі наявні дані це залишає простір для більш об’ємного статистичного аналізу. Заплановані дослідження представляють:

- Глибший аналіз впливу філії гібрида на співвідношення різних наслідуваних характеристик.
- Мапування алелів ASIP-гену у лісового кота.
- Мапування алелів KIT-гену у лісового кота та трекінг інтрогресії алелів KIT домашнього кота.

## ВИСНОВКИ

1. Діагностичними морфометричними характеристиками були підтверджені:
  - тип таббі-патерну
  - тип спинної смуги
  - форма хвоста (лише взимку)
  - відмітки на плечах
  - короткі плями на п'ятках
  - китиці на вухах
  - нерінгова пляма
2. Гібриди не мають динаміки чисто проміжних морфологічних характеристик, натомість схиляючись до одної із батьківських популяцій (до якої саме залежить від характеристики).
3. Значної різниці між Східною та Західною популяціями не було спостережено.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

### Phylogeny:

1. Kitchener A. C., Breitenmoser-Würsten Ch., Eizirik E., Gentry A., Werdelin L., Wilting A., Yamaguchi N., Abramov A. V., Christiansen P., Driscoll C., Duckworth J. W., Johnson W., Luo S.-J., Meijaard E., O’Donoghue P., Sanderson J., Seymour K., Bruford M., Groves C., Hoffmann M., Nowell K., Timmons Z. & Tobe S. (2017). “A revised taxonomy of the Felidae. The final report of the Cat Classification Task Force of the IUCN/ SSC Cat Specialist Group”. Cat News Special Issue 11, 80 pp. [Link](#).

2. Driscoll, Carlos & Menotti-Raymond, Marilyn & Roca, Alfred & Hupe, Karsten & Johnson, Warren & Geffen, Eli & Harley, Eric & Delibes, Miguel & Pontier, Dominique & Kitchener, Andrew & Yamaguchi, Nobuyuki & O'brien, Stephen & Macdonald, David. (2007). “The Near Eastern Origin of Cat Domestication”. Science (New York, N.Y.). 317. 519-23. [10.1126/science.1139518](https://doi.org/10.1126/science.1139518).

3. Li, Gang & Davis, Brian & Eizirik, Eduardo & Murphy, William. (2015). “Phylogenomic evidence for ancient hybridization in the genomes of living cats (*Felidae*)”. Genome research. 26. [10.1101/gr.186668.114](https://doi.org/10.1101/gr.186668.114).

4. Montague, M. J., Li, G., Gandolfi, B., Khan, R., Aken, B. L., Searle, S. M., Minx, P., Hillier, L. W., Koboldt, D. C., Davis, B. W., Driscoll, C. A., Barr, C. S., Blackstone, K., Quilez, J., Lorente-Galdos, B., Marques-Bonet, T., Alkan, C., Thomas, G. W., Hahn, M. W., Menotti-Raymond, M., Warren, W. C. (2014). “Comparative analysis of the domestic cat genome reveals genetic signatures underlying feline biology and domestication.” Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 111(48), 17230–17235. <https://doi.org/10.1073/pnas.1410083111>

### *Felis silvestris* general ecology:

5. Piechocki, R. (1990). “Die Wildkatze“. Ziemsen Verlag.

6. Heptner, V.G. & Sludskii, A.A. (1992). “Mammals of the Soviet Union. Vol. II, Part 2” (“[Wildcat Schreber, 1777](#)”). Washington, DC: Smithsonian Institution and the National Science Foundation. pp. 398–498. Retrieved 9 September 2020.
7. Pereira, H. M., & Navarro, L. M. (Eds.) (2015). “Rewilding European Landscapes”. Springer. [Link](#).
8. Yamaguchi, N., Kitchener, A., Driscoll, C. & Nussberger, B. 2015. *Felis silvestris*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T60354712A50652361.  
<https://www.iucnredlist.org/species/60354712/50652361#population>.
9. Акімов, А. І. (ред.) (2009). „Червона книга України. Тваринний світ”. — Київ: Глобалконсалтинг, 600 с.
10. Загороднюк, Ігор & Гаврилюк, Максим & Дребет, Михайло & Скільський, Ігор & Андрусенко, А. & Pirkhal, A.. (2014). “Wildcat (*Felis silvestris* Schreber, 1777) in Ukraine: modern state of the populations and eastwards expansion of the species”. *Studia Biologica*. 8. 233-254. [10.30970/sbi.0803.372](https://doi.org/10.30970/sbi.0803.372).
11. Дребет, Михайло & Капелюх, Ярослав. (2019). “New data on distribution of the wildcat (*Felis silvestris* Schreber, 1777) in Podillia”. *Theriologia Ukrainica*. 2019. 128-132. [10.15407/pts2019.18.128](https://doi.org/10.15407/pts2019.18.128).
12. Migli, Despina & Astaras, Christos & Boutsis, George & Diakou, Anastasia & Karantanis, Nikolaos Evangelos & Youlatos, Dionisios. (2021). “Spatial Ecology and Diel Activity of European Wildcat (*Felis silvestris silvestris*) in a Protected Lowland Area in Northern Greece”. *Animals*. 11. 3030. [10.3390/ani11113030](https://doi.org/10.3390/ani11113030).
13. Mattucci, Federica & Oliveira, Rita & Lyons, Leslie & Alves, Paulo & Randi, Ettore. (2015). “European wildcat populations are subdivided into five main biogeographic groups: Consequences of Pleistocene climate changes or recent anthropogenic fragmentation?”. *Ecology and Evolution*. 6. [10.1002/ece3.1815](https://doi.org/10.1002/ece3.1815).

14. Mattucci, Federica & Oliveira, R & Lolita, Bizzarri & Vercillo, Francesca & Anile, Stefano & Ragni, Bernardino & Lapini, Luca & Sforzi, Andrea & Alves, Paulo & Lyons, L & Randi, Ettore. (2013). “Genetic structure of wildcat (*Felis silvestris*) populations in Italy”. *Ecology and Evolution*. 3. [10.1002/ece3.569](https://doi.org/10.1002/ece3.569).

15. Hartmann, Stefanie & Steyer, Katharina & Kraus, Robert & Segelbacher, Gernot & Nowak, Carsten. (2013). “Potential barriers to gene flow in the endangered European wildcat (*Felis silvestris*)”. *Conservation Genetics*. 14. [10.1007/s10592-013-0468-9](https://doi.org/10.1007/s10592-013-0468-9).

16. Steyer, Katharina & Simon, Olaf & Kraus, Robert & Haase, Peter & Nowak, Carsten. (2012). “Hair trapping with valerian-treated lure sticks as a tool for genetic wildcat monitoring in low-density habitats”. *European Journal of Wildlife Research*. 59. [10.1007/s10344-012-0644-0](https://doi.org/10.1007/s10344-012-0644-0).

17. Steyer, Katharina & Kraus, Robert & Mölich, Thomas & Anders, Ole & Cocchiaro, Bernardino & Frosch, Christiane & Geib, Alexander & Götz, Malte & Herrmann, Mathias & Hupe, Karsten & Kohnen, Annette & Krüger, Matthias & Müller, Franz & Pir, Jacques & Reiners, Tobias & Roch, Susan & Schade, Ulrike & Schiefenhövel, Philipp & Siemund, Mascha & Nowak, Carsten. (2016). “Large-scale genetic census of an elusive carnivore, the European wildcat (*Felis s. silvestris*)”. *Conservation Genetics*. 17. [10.1007/s10592-016-0853-2](https://doi.org/10.1007/s10592-016-0853-2).

18. Steyer, Katharina & Tiesmeyer, Annika & Mölich, Thomas & Burkhard, Vogel & Nowak, Carsten. (2013). “Large-scale genetic census of wildcats (*Felis silvestris*)”. *International Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife*, volume 9.

19. Steyer, Katharina & Kraus, Robert & Mölich, Thomas & Anders, Ole & Cocchiaro, Bernardino & Frosch, Christiane & Geib, Alexander & Götz, Malte & Herrmann, Mathias & Hupe, Karsten & Kohnen, Annette & Krüger, Matthias & Müller, Franz & Pir, Jacques & Reiners, Tobias & Roch, Susan & Schade, Ulrike & Schiefenhövel, Philipp & Siemund, Mascha & Nowak, Carsten.

(2016). “Electronic supplementary material Large-scale genetic census of the European wildcat submission”. (Published Data).

20. Mueller, Sarah & Reiners, Tobias & Steyer, Katharina & von Thaden, Alina & Tiesmeyer, Annika & Nowak, Carsten. (2020). “Revealing the origin of wildcat reappearance after presumed long-term absence”. *European Journal of Wildlife Research*. 66. 10.1007/s10344-020-01433-7.

21. Kominos, Theodoros & Galanaki, Antonia & Oikonomakis, Nikolaos & Kiamos, Nikolaos & Kontakos, Dimitrios & Lymberakis, Petros & Youlatos, Dionisios. (2021). “Distribution and habitat use of the wildcat *Felis silvestris* in Greece”. 10.13140/RG.2.2.28128.81925.

22. Jerosch, Saskia & Kramer-Schadt, Stephanie & Götz, Malte & Roth, Mechthild. (2018). “The importance of small-scale structures in an agriculturally dominated landscape for the European wildcat (*Felis silvestris silvestris*) in central Europe and implications for its conservation”. *Journal for Nature Conservation*. 41. 88-96. 10.1016/j.jnc.2017.11.008.

23. Jerosch, Saskia & Götz, Malte & Roth, Mechthild. (2016). “Spatial organisation of European wildcats (*Felis silvestris silvestris*) in an agriculturally dominated landscape in Central Europe”. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*. 82. 10.1016/j.mambio.2016.10.003.

24. Ruiz Villar, Hector & López-Bao, José Vicente & Palomares, Francisco. (2020). “A small cat saving food for later: caching behavior in the European wildcat (*Felis silvestris silvestris*)”. *European Journal of Wildlife Research*. 66. 10.1007/s10344-020-01413-x.

25. Hobson, Keziah. (2012). “An investigation into prey selection in the Scottish wildcat (*Felis silvestris silvestris*)”. Thesis for MSc Conservation Science for University of Aberdeen.

26. Say, Ludovic & Devillard, Sébastien & Léger, F. & Pontier, Dominique & Ruelle, Sandrine. (2012). “Distribution and spatial genetic structure of European wildcat in France”. *Animal Conservation*. 15. 10.1111/j.1469-1795.2011.00478.x.

27. Okarma, H. & śnieżko, Stanisław & Olszanska, Agnieszka. (2002). “The occurrence of wildcat in the Polish Carpathian Mountains”. *Acta Theriologica*. 47. 499-504. [10.1007/BF03192474](https://doi.org/10.1007/BF03192474).

28. Ruiz-Olmo, Jordi & Piñol, César & Sánchez, Damià & Such-Sanz, Àngel. (2018). “Breeding pattern of wildcat *Felis silvestris* (Schreber, 1777) studied in captivity in the Iberian Peninsula”. *Hystrix*. 29. 202-210. [10.4404/hystrix-00056-2018](https://doi.org/10.4404/hystrix-00056-2018).

Hybrids general:

29. Davis, Brian & Raudsepp, Terje & Pearks, Alison & Agarwala, Richa & Schaffer, Alejandro & Houck, Marlys & Chowdhary, Bhanu & Murphy, William. (2008). “A High-Resolution Cat Radiation Hybrid and Integrated FISH Mapping Resource for Phylogenomic Studies across *Felidae*”. *Genomics*. 93. 299-304. [10.1016/j.ygeno.2008.09.010](https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2008.09.010).

30. Davis, Brian & Seabury, Christopher & Brashear, Wesley & Li, Gang & Roelke, Melody & Murphy, William. (2015). “Mechanisms Underlying Mammalian Hybrid Sterility in Two Feline Interspecies Models”. *Molecular biology and evolution*. 32. [10.1093/molbev/msv124](https://doi.org/10.1093/molbev/msv124).

31. Menotti-Raymond, Marilyn & David, Victor & Roelke, Melody & Chen, Z & Menotti, K & Sun, S & Schaffer, Alejandro & Tomlin, J & Agarwala, R & O'Brien, S & Murphy, William. (2003). “Second-Generation Integrated Genetic Linkage/Radiation Hybrid Maps of the Domestic Cat (*Felis catus*)”. *The Journal of heredity*. 94. 95-106. [10.1093/jhered/esg008](https://doi.org/10.1093/jhered/esg008).

32. Mattucci, Federica & Galaverni, Marco & Lyons, Leslie & Alves, Paulo & Randi, Ettore & Velli, Edoardo & Pagani, Luca & Caniglia, Romolo. (2019). “Genomic approaches to identify hybrids and estimate admixture times in European wildcat populations”. *Scientific Reports*. 9. 11612. [10.1038/s41598-019-48002-w](https://doi.org/10.1038/s41598-019-48002-w).

33. Tiesmeyer, Annika & Ramos, Luana & Lucas, José & Steyer, Katharina & Alves, Paulo & Astaras, Christos & Brix, Mareike & Cragolini,

Margherita & Domokos, Csaba & Hegyeli, Zsolt & Janssen, René & Kitchener, Andrew & Clotilde, Lambinet & Mestdagh, Xavier & Migli, Despina & Monterroso, Pedro & Mulder, Jaap & Schockert, Vinciane & Youlatos, Dionisios & Nowak, Carsten. (2020). “Range-wide patterns of human-mediated hybridisation in European wildcats”. *Conservation Genetics*. 21. 10.1007/s10592-019-01247-4.

34. Quilodran, Claudio & Nussberger, Beatrice & Macdonald, David & Montoya-Burgos, Juan & Currat, Mathias. (2020). “Projecting introgression from domestic cats into European wildcats in the Swiss Jura”. *Evolutionary Applications*. 13. 10.1111/eva.12968.

35. Quilodran, Claudio & Nussberger, Beatrice & Montoya-Burgos, Juan & Currat, Mathias. (2019). “Hybridization and introgression during density-dependent range expansion: European wildcats as a case study”. *Evolution*. 73. 10.1111/evo.13704.

36. Krüger, Matthias & Hertwig, Stefan & Jetschke, Gottfried & Fischer, Martin. (2009). “Evaluation of anatomical characters and the question of hybridization with domestic cats in the wildcat population of Thuringia, Germany”. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 47. 268 - 282. 10.1111/j.1439-0469.2009.00537.x.

37. Jose María, Gil & Jaramillo, J. & Barea Azcón, José. (2015). “Strong spatial segregation between wildcats and domestic cats may explain low hybridization rates on the Iberian Peninsula”. *Zoology*. 10.1016/j.zool.2015.08.001.

38. Randi, Ettore & Pierpaoli, Massimo & Beaumont, Mark & Ragni, Bernardino & Sforzi, Andrea. (2001). “Genetic identification of wild and domestic cats (*Felis silvestris* and their hybrids using Bayesian clustering methods”. *Mol Biol Evol* 18: 1679-1693. *Molecular biology and evolution*. 18. 1679-93. 10.1093/oxfordjournals.molbev.a003956.

39. von Thaden, Alina & Cocchiararo, Bernardino & Mueller, Sarah & Reiners, Tobias & Reinert, Katharina & Tuchscherer, Iris & Janke, Axel &

Nowak, Carsten. (2021). “Informing conservation strategies with museum genomics: Long-term effects of past anthropogenic persecution on the elusive European wildcat”. *Ecology and Evolution*. 00. 1-20. [10.1002/ece3.8385](https://doi.org/10.1002/ece3.8385).

40. Nussberger, Beatrice & Wandeler, Peter & Weber, Darius & Keller, Lukas. (2014). “Monitoring introgression in European wildcats in the Swiss Jura”. *Conservation Genetics*. 15. 1219-1230. [10.1007/s10592-014-0613-0](https://doi.org/10.1007/s10592-014-0613-0).

41. Daniels, Mike & Beaumont, Mark & Johnson, Paul & Balharry, David & Macdonald, David & Barratt, Elizabeth. (2001). “Ecology and genetics of wild-living cats in the North-East of Scotland and the implications for the conservation of the wildcat”. *Journal of Applied Ecology*. 38. 146 - 161. [10.1046/j.1365-2664.2001.00580.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00580.x).

42. Pierpaoli, Massimo & Biró, Zsolt & Herrmann, Mathias & Hupe, Karsten & Fernandes, Margarida & Ragni, Bernardino & Szemethy, László & Randi, Ettore. (2003). “Genetic distinction of wildcat (*Felis silvestris*) populations in Europe, and hybridization with domestic cats in Hungary”. *Molecular ecology*. [12. 2585-98. 10.1046/j.1365-294X.2003.01939.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01939.x).

43. Lecis, Roberta & Pierpaoli, Massimo & Biró, Zsolt & Szemethy, László & Ragni, Bernardino & Vercillo, Francesca & Randi, Ettore. (2006). “Bayesian analyses of admixture in wild and domestic cats (*Felis silvestris*) using linked microsatellite loci”. *Molecular ecology*. 15. 119-31. [10.1111/j.1365-294X.2005.02812.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02812.x).

44. Randi, Ettore & Pierpaoli, Massimo & Beaumont, Mark & Ragni, Bernardino & Sforzi, Andrea. (2001). “ Genetic identification of wild and domestic cats (*Felis silvestris* and their hybrids using Bayesian clustering methods”. *Molecular biology and evolution*. 18. 1679-93. [10.1093/oxfordjournals.molbev.a003956](https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a003956).

Hybrids bad:

45. M.A., Beaumont & Barratt, E & Gottelli, D. & Kitchener, Andrew & Daniels, M & Pritchard, J & Bruford, Michael. (2001). “Genetic diversity and

introgression in the Scottish wildcat”. *Molecular ecology*. 10. 319-36. [10.1046/j.1365-294X.2001.01196.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01196.x).

46. Oliveira, Rita & Godinho, Raquel & Randi, Ettore & Alves, Paulo. (2008). “Hybridization versus conservation: Are domestic cats threatening the genetic integrity of wildcats (*Felis silvestris silvestris*) in Iberian Peninsula?”. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*. 363. 2953-61. 10.1098/rstb.2008.0052.

47. Witzemberger, Kathrin & Hochkirch, Axel. (2014). The Genetic Integrity of the Ex Situ Population of the European Wildcat (*Felis silvestris silvestris*) Is Seriously Threatened by Introgression from Domestic Cats (*Felis silvestris catus*). *PloS one*. 9. e106083. 10.1371/journal.pone.0106083.

48. Kitchener, Andrew & Rees, Erin. (2009). “Modelling the dynamic biogeography of the wildcat: Implications for taxonomy and conservation”. *Journal of Zoology*. 279. 144 - 155. 10.1111/j.1469-7998.2009.00599.x.

49. Macdonald, David & Yamaguchi, Nobuyuki & Kitchener, Andrew & Daniele, M. & Kilshaw, Kerry & Driscoll, Carlos. (2010). “The Scottish wildcat: On the way to cryptic extinction through hybridisation: past history, present problem, and future conservation”. In book: “Biology and Conservation of Wild Felids” (pp.471-491) Publisher: Oxford University Press. Editors: D.W. Macdonald, A.J. Loveridge. [Link](#).

50. Oliveira, Rita & Godinho, Raquel & Randi, Ettore & Alves, Paulo. (2008). “Hybridization versus conservation: Are domestic cats threatening the genetic integrity of wildcats (*Felis silvestris silvestris*) in Iberian Peninsula?”. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*. 363. 2953-61. 10.1098/rstb.2008.0052.

51. Senn, Helen & Ghazali, Muhammad & Kaden, Jennifer & Barclay, David & Harrower, Ben & Campbell, Roo & Macdonald, David & Kitchener, Andrew. (2018). “Distinguishing the victim from the threat: SNP-based methods reveal the extent of introgressive hybridisation between wildcats and domestic

cats in Scotland and inform future in-situ and ex-situ management options for species restoration”. *Evolutionary Applications*. 12. 10.1111/eva.12720.

#### Hybrids morphology:

52. Ballesteros Duperón, Elena & Virgós, Emilio & Moleón, Marcos & Barea Azcón, José & Jose María, Gil. (2014). “How accurate are coat traits for discriminating wild and hybrid forms of *Felis silvestris*?”. *Mammalia*. 79. 10.1515/mammalia-2013-0026.

53. Kitchener, Andrew & Yamaguchi, Nobuyuki & Ward, Jennifer & Macdonald, David. (2005). “A diagnosis for the Scottish wildcat (*Felis silvestris*): a tool for conservation action for a critically-endangered felid”. *Animal Conservation*. 8. 223 - 237. 10.1017/S1367943005002301.

54. Krüger, Matthias & Hertwig, Stefan & Jetschke, Gottfried & Fischer, Martin. (2009). “Evaluation of anatomical characters and the question of hybridization with domestic cats in the wildcat population of Thuringia, Germany”. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 47. 268 - 282. 10.1111/j.1439-0469.2009.00537.x.

#### DC genetics:

55. Auger, Pierre & Pontier, Dominique. (1998). “Fast game theory coupled to slow population dynamics: The case of domestic cat populations.” *Mathematical biosciences*. 148. 65-82. 10.1016/S0025-5564(97)10003-7.

56. Vinogradov, Alexander. (1997). “Fine Structure of Gene Frequency Landscapes in Domestic Cat: The Old and New Worlds Compared.” *Hereditas*. 126. 95-102. 10.1111/j.1601-5223.1997.00095.x.

57. Shostell, Joseph & Staudinger, Julie & Ruiz-García, Manuel. (2005). “Mutant Allele Frequencies in Domestic Cat Populations in Arkansas and Tennessee. *The Journal of heredity*.” 96. [557-65. 10.1093/jhered/esi072](https://doi.org/10.1093/jhered/esi072).

58. Kaelin, Christopher & Xu, Xiao & Hong, Lewis & David, Victor & McGowan, Kelly & Schmidt-Kuentzel, Anne & Roelke, Melody & Pino, Javier & Pontius, Joan & Cooper, Gregory & Manuel, Hermogenes & Swanson,

William & Marker, Laurie & Harper, Cindy & Dyk, Ann & Yue, Bisong & Mullikin, James & Warren, Wesley & Eizirik, Eduardo & Menotti-Raymond, Marilyn. (2012). "Specifying and Sustaining Pigmentation Patterns in Domestic and Wild Cats". *Science* (New York, N.Y.). 337. 1536-41. 10.1126/science.1220893.

59. Kaelin, Chris & Barsh, Greg. (2010). "Tabby pattern genetics - A whole new breed of cat". *Pigment cell & melanoma research*. 23. 514-6. 10.1111/j.1755-148X.2010.00723.x.

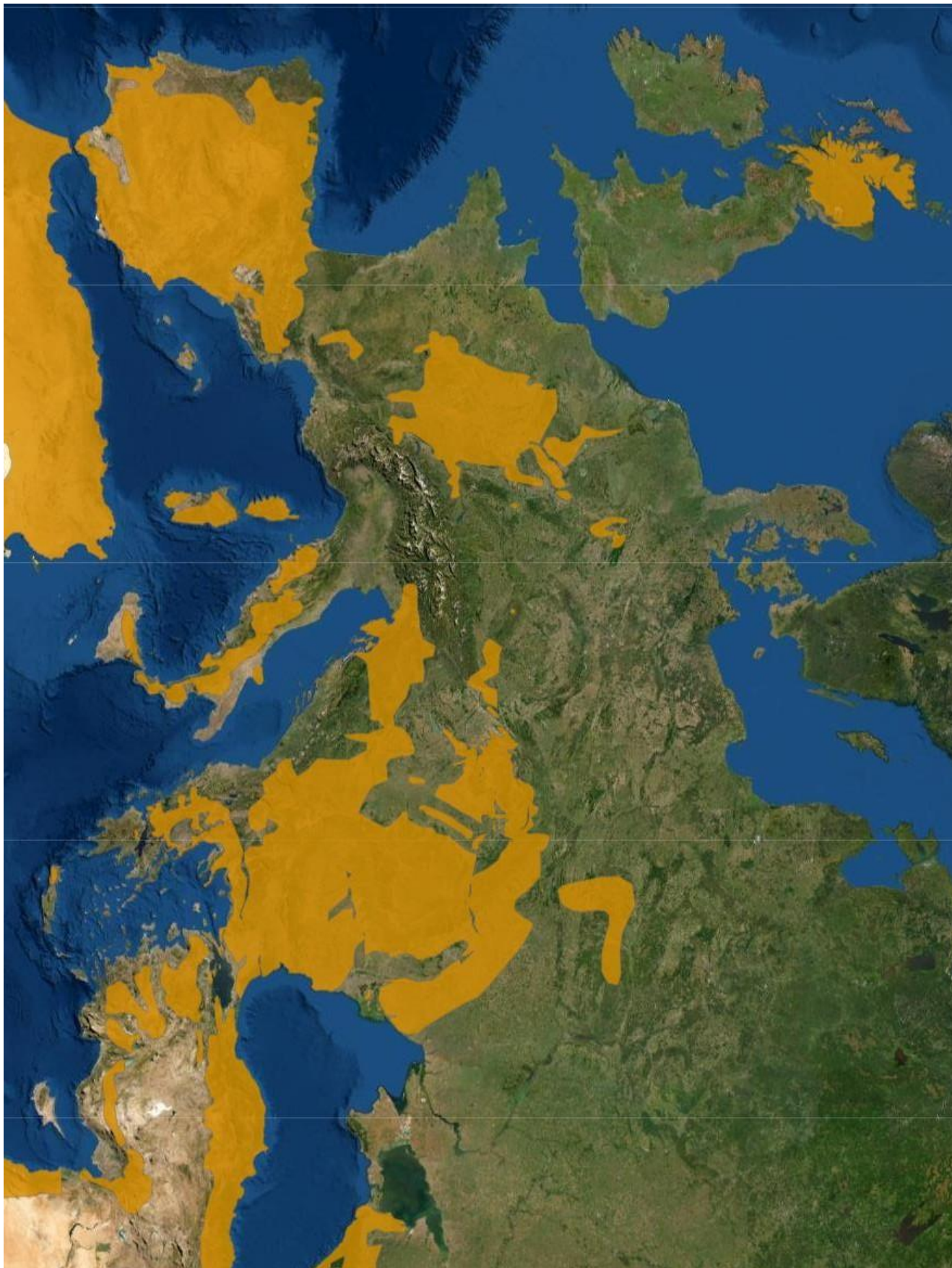
60. Lyons, L. A., Bailey, S. J., Baysac, K. C., Byrns, G., Erdman, C. A., Fretwell, N., Froenicke, L., Gazlay, K. W., Geary, L. A., Grahn, J. C., Grahn, R. A., Karere, G. M., Lipinski, M. J., Rah, H., Ruhe, M. T., & Bach, L. H. (2006). "The Tabby cat locus maps to feline chromosome B1." *Animal genetics*, 37(4), 383–386. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2006.01458.x>

61. Ortolani, Alessia. (2008). "Spots, stripes, tail tips and dark eyes: Predicting the function of carnivore colour patterns using the comparative method". *Biological Journal of the Linnean Society*. 67. 433 - 476. [10.1111/j.1095-8312.1999.tb01942.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1999.tb01942.x).

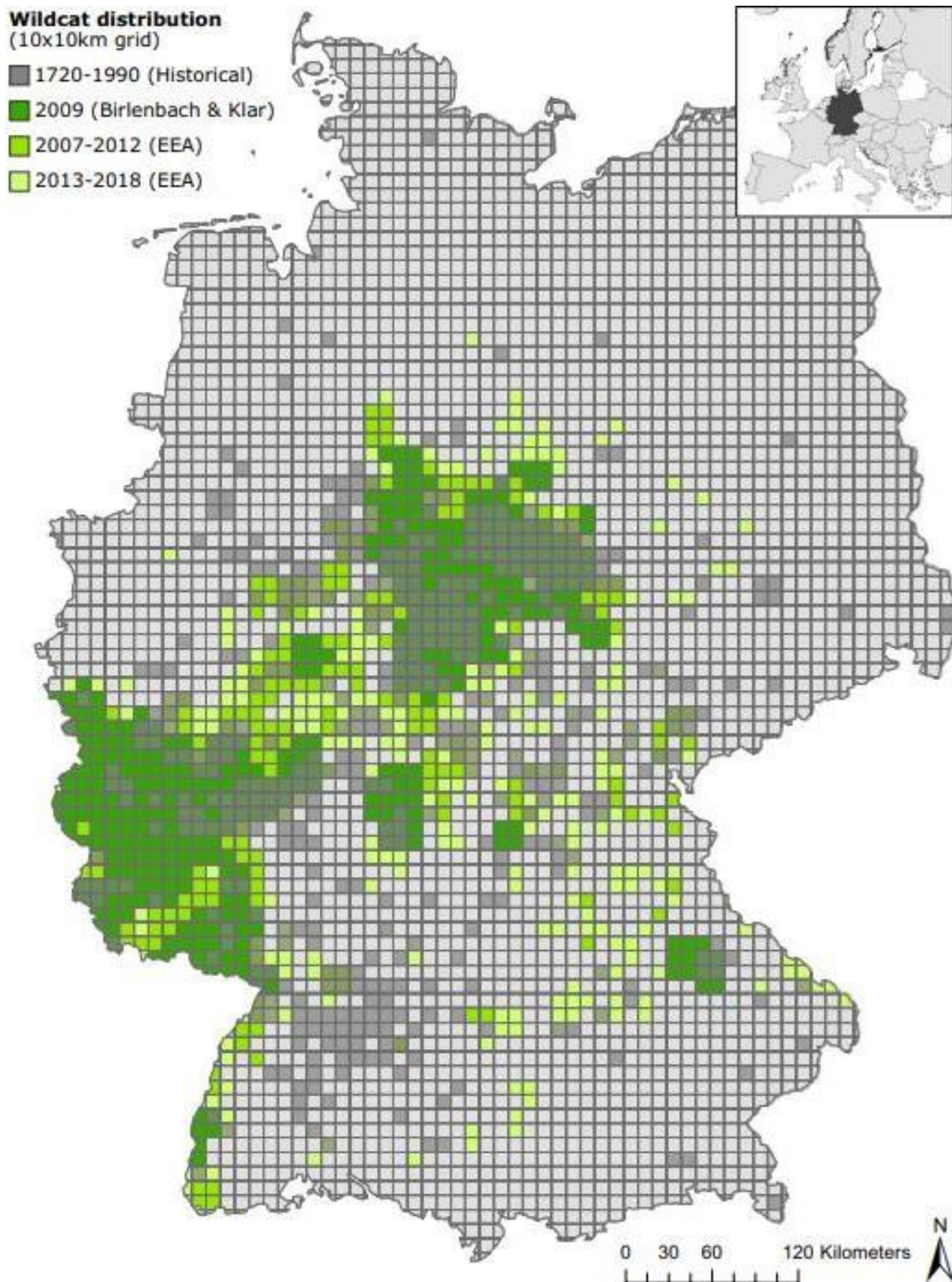
62. Greenacre, M.J. (1993) "Correspondence Analysis in Practice", London: Academic Press.

## ДОДАТКИ

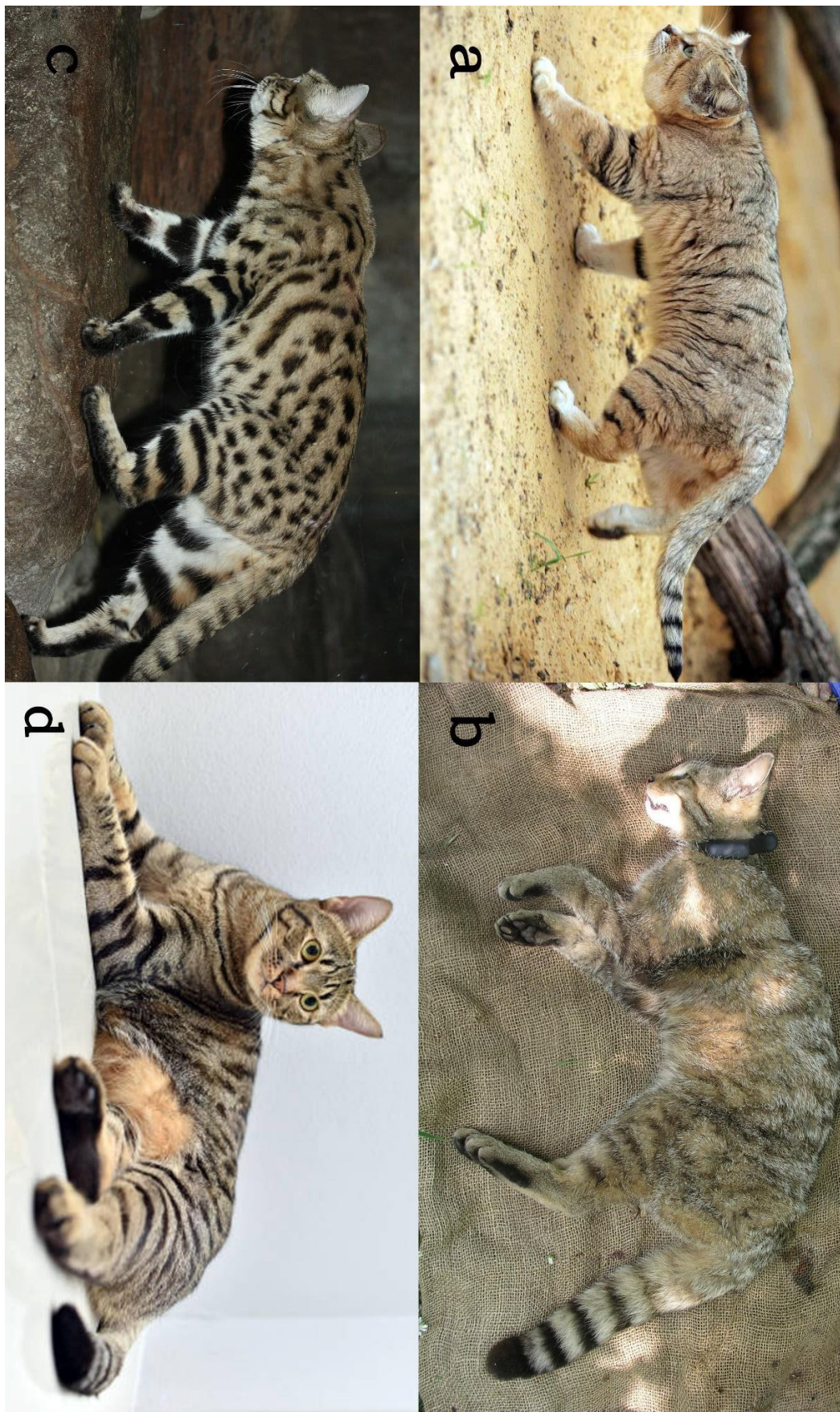
Додаток 1. Мапа загальноєвропейського ареалу *Felis silvestris* [Yamaguchi]



Додаток 2. Мапа розповсюдження лісового kota на території Німеччини  
[vonThaden2021]



Додаток 3. Плями на п'ятках у (а) барханного кота, (б) лісового кота (зразок FB056, наданий Malte Götz), (с) чорноногого кота та (д) домашнього кота.



## Додаток 4. Типи смуг за Кітченером (зверху) та авторські (знизу).

Character	Score		
	1	2	3
(1) Broken stripes on flanks & hindquarters	> 50% broken/no marking	25–50% broken	< 25% broken
(2) Spots on flanks & hindquarters	Many/no marking	Some	None
(3) Stripes on nape	Thin/no stripes	Intermediate	4 thick stripes
(4) Stripes on shoulder	Indistinct/no stripes	Intermediate	2 thick stripes

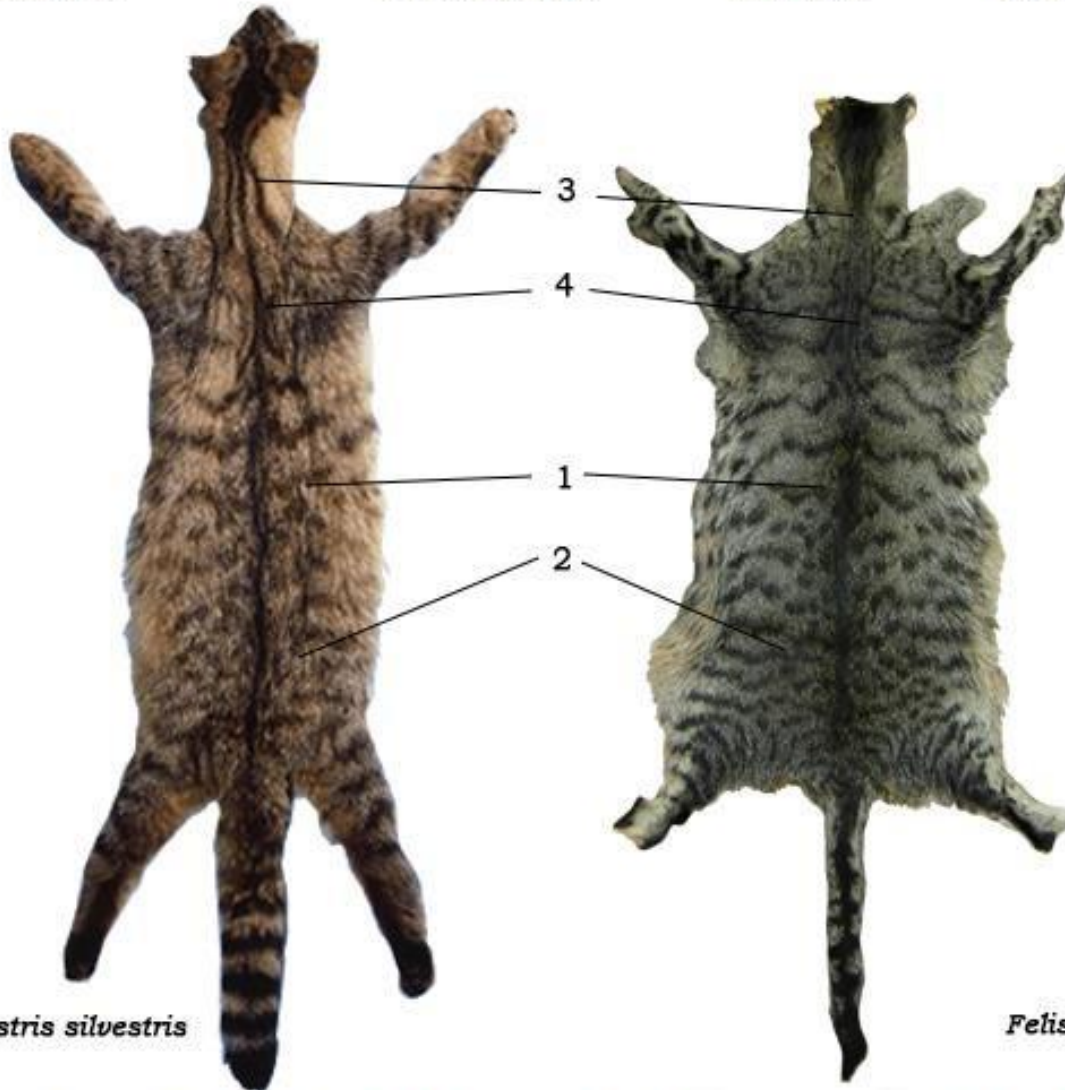
*F. silvestris silvestris**Felis catus*

Fig. 1. Pelage characters and their character states for non-colour characters. All characters scored 3 each in A and all characters in B scored 1 each

**(3) Stripes on nape**

- 1: 4 thin stripes
- 2: 4 thick stripes
- 3: 5 thin stripes
- 4: 5 thick stripes
- 5: distorted thin stripes
- 6: distorted thick stripes

**(4) Stripes on shoulder**

- 1: no stripes
- 2: distorted thin
- 3: distorted thick
- 4: 2 thin stripes
- 5: 3 thin stripes
- 6: 4 thin stripes
- 7: 2 thick stripes
- 8: 3 thick stripes
- 9: 4 thick stripes

Альтернативна шкала оцінки відміток на загривку та плечах.

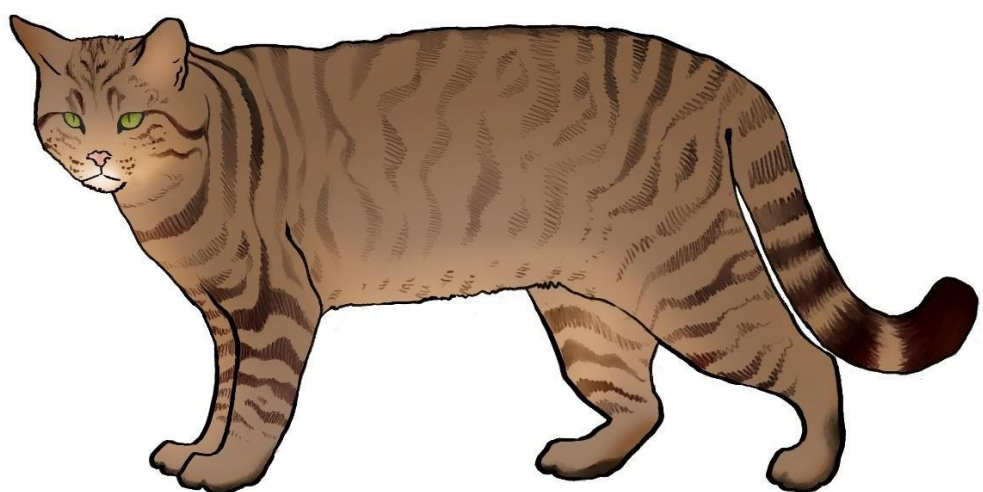
## Додаток 5. Сезон хутряного покриву

**Зимнє хутро**

Жовтень,  
Листопад,  
Грудень,  
Січень,  
Лютий

**Перехідне хутро**

Вересень,  
Березень

**Літнє хутро**

Квітень,  
Травень,  
Червень,  
Липень,  
Серпень

## Додаток 6. Типи патерну

1.

Вірогідно пов'язаний із  $LVRN^M$  алелем.

Так званий “макрель таббі”, найпоширеніший патерн серед дикого типу *F. silvestris*, *F. lybica* та *F. catus*

Представляє собою добре контрастуючі фрагментовані вертикальні смужки. Найконтрастніші відмітки локалізовані на загривку, плечах, спині та хвості.

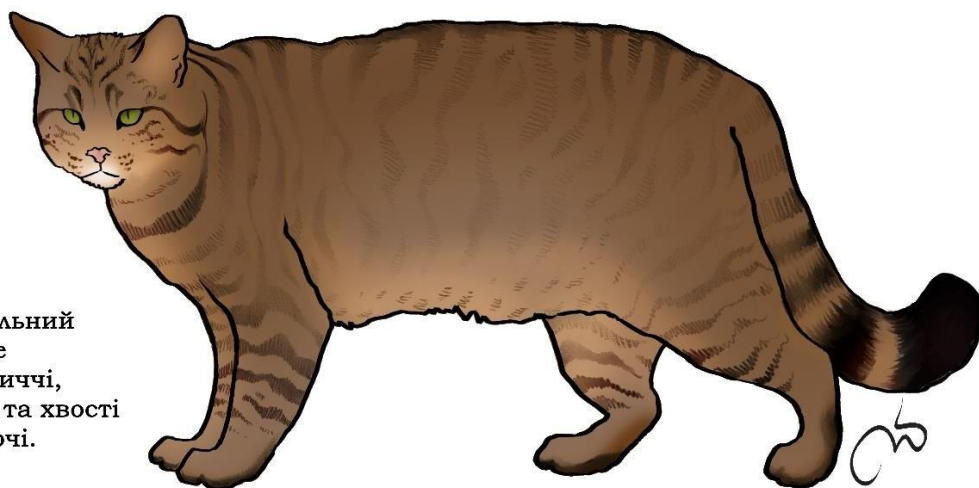


2.

Вірогідно пов'язаний із  $ASIP^{Aa}$  алелем та Ticked locus.

Так званий “тікований таббі”.

Представляє собою слабко роздільний патерн, смужки на тулубі майже непомітні. Проте смужки на обличчі, загривку, спині, ліктях, колінях та хвості все ще досить добре контрастуючі.

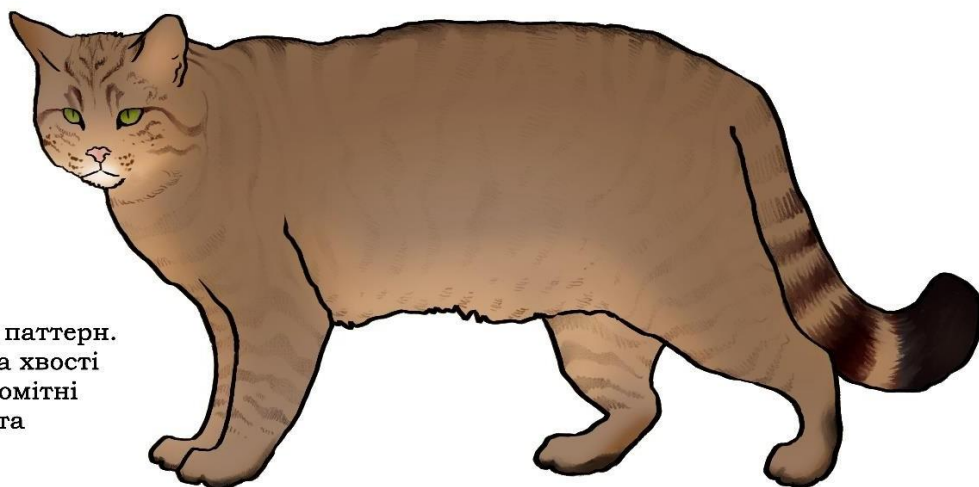


3.

Вірогідно пов'язаний із  $ASIP^{Aa}$  алелем та Ticked locus.

Так званий “тікований таббі”.

Представляє собою монотонний паттерн. Маркування на обличчі, спині та хвості все ще присутні. Можуть бути помітні дуже слабкі відмітки на локтях та колінах.



## Додаток 7. Відтінок хутра на животі

охра



сіра охра



біла охра



## Додаток 8. Наявність маркування на животі

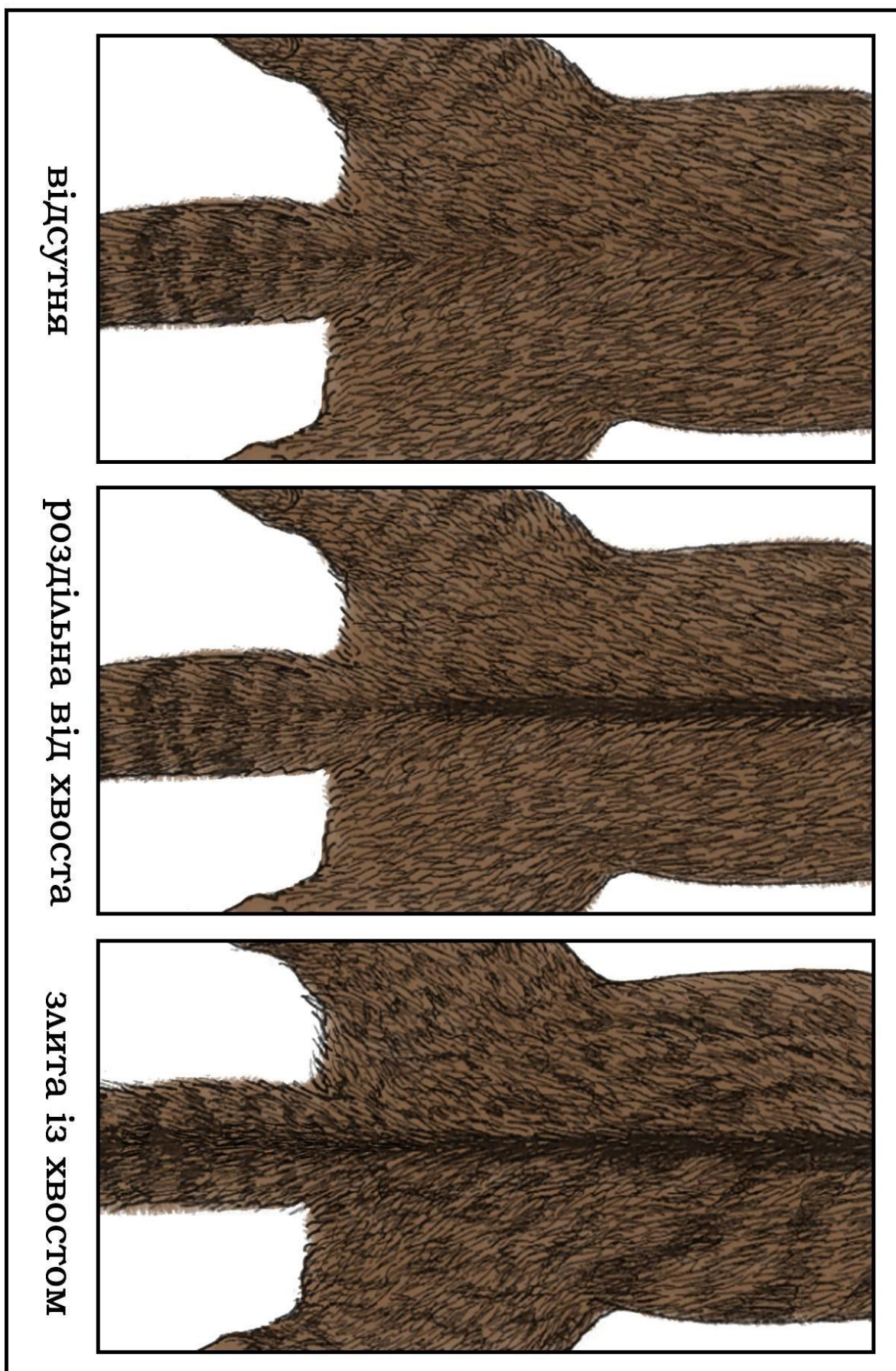
**розділвні****нерозділвні**



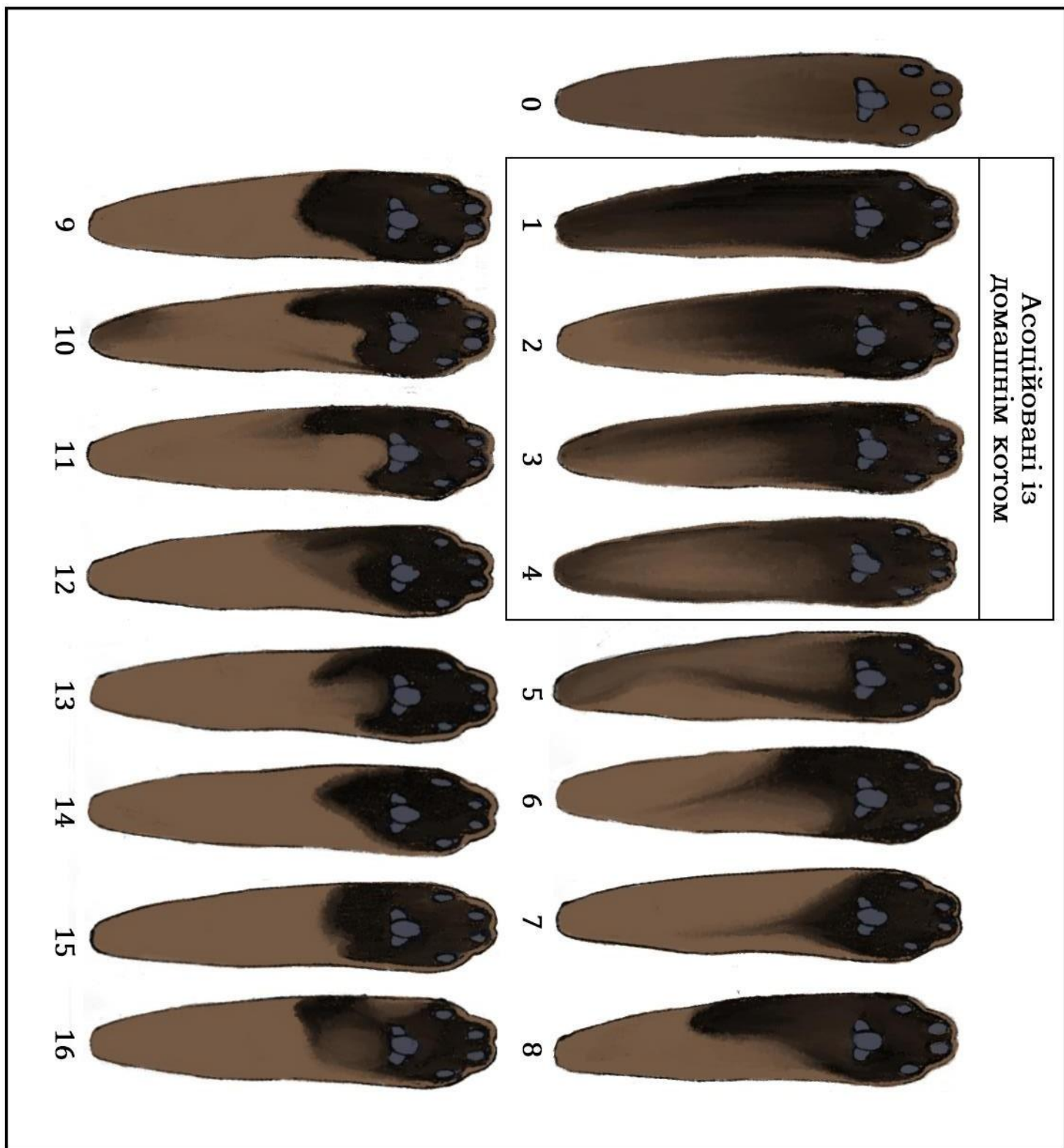
## Додаток 10. Китиці на вухах



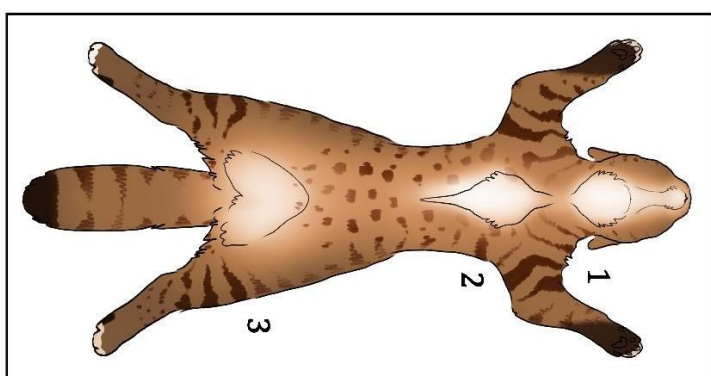
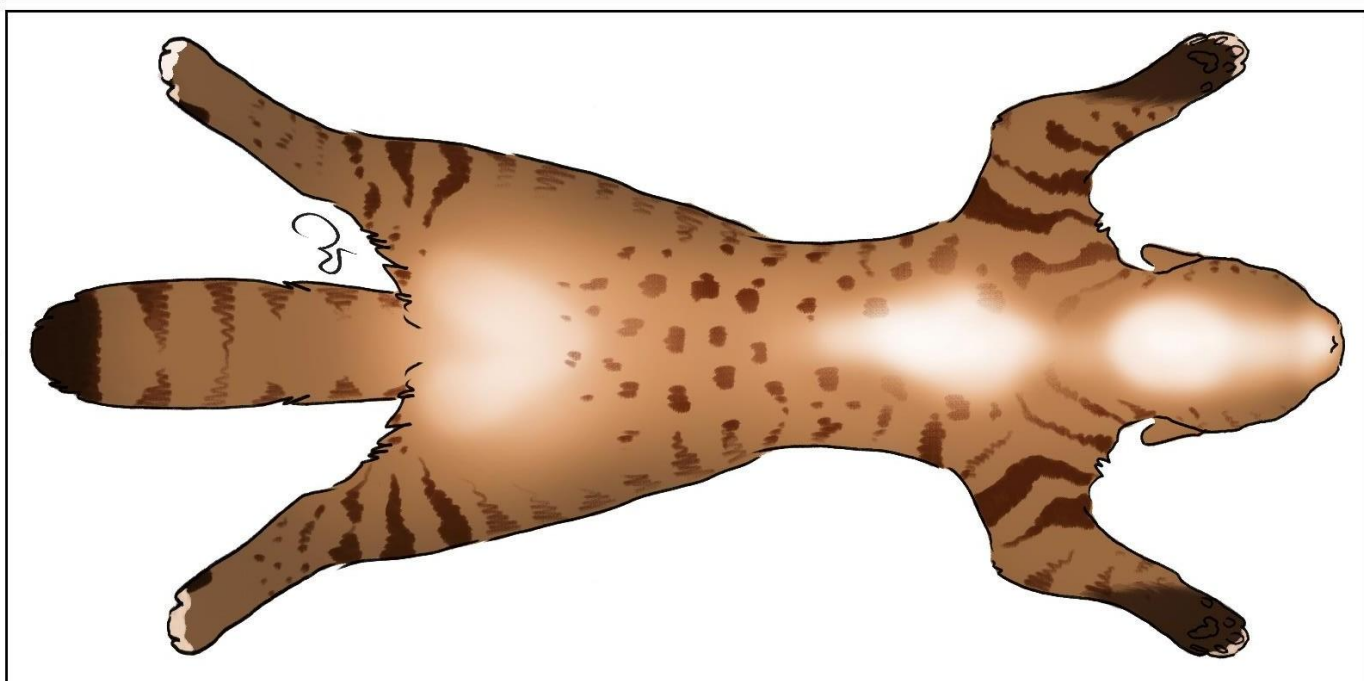
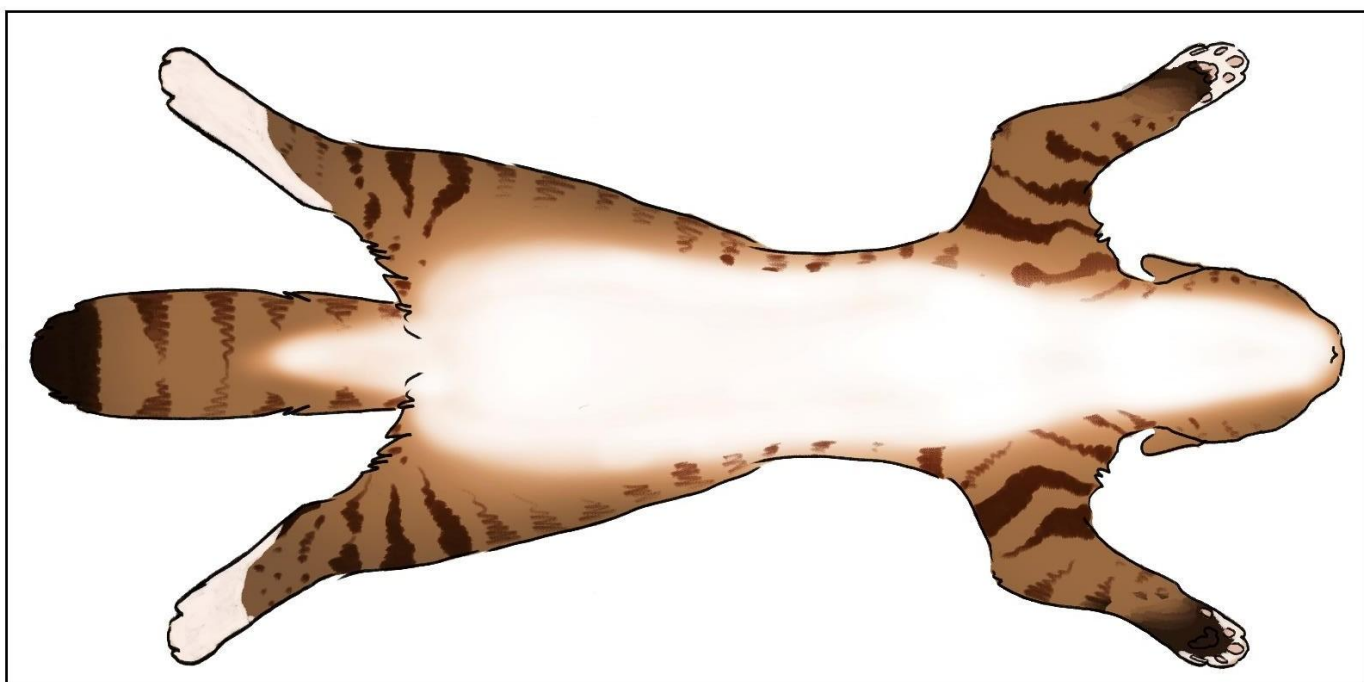
## Додаток 11. Тип темної спинної смуги



## Додаток 12. Тип темної плями на п'ятці



## Додаток 13. Біла плямистість [ДОДАТИ ЛЕГЕНДУ].



- 1 - "кормірець"
- 2 - "зірка"
- 3 - "серце"

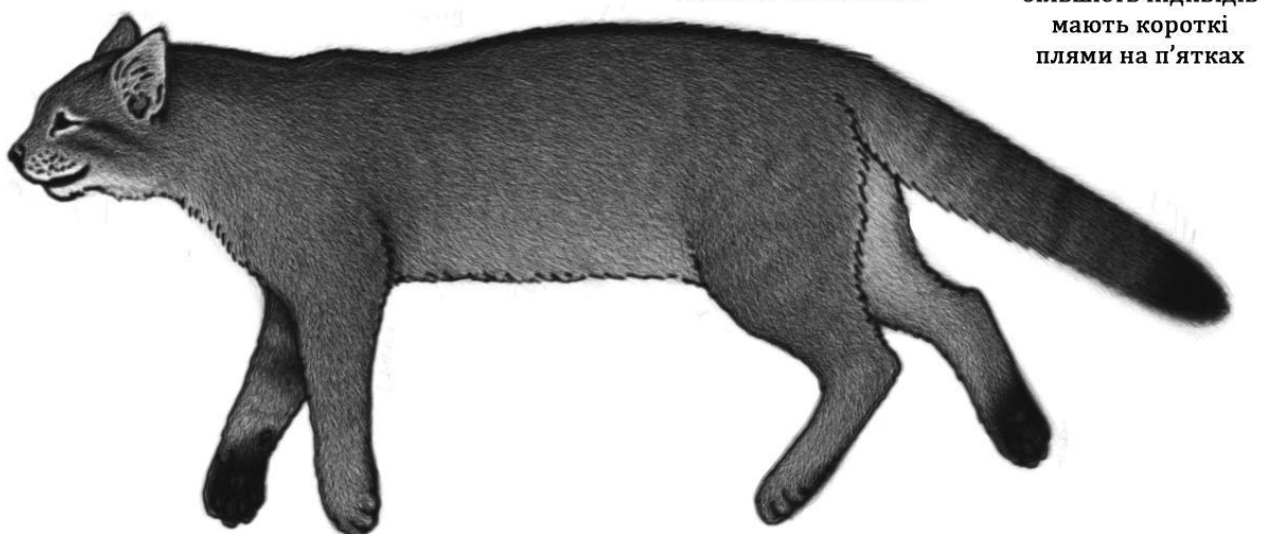
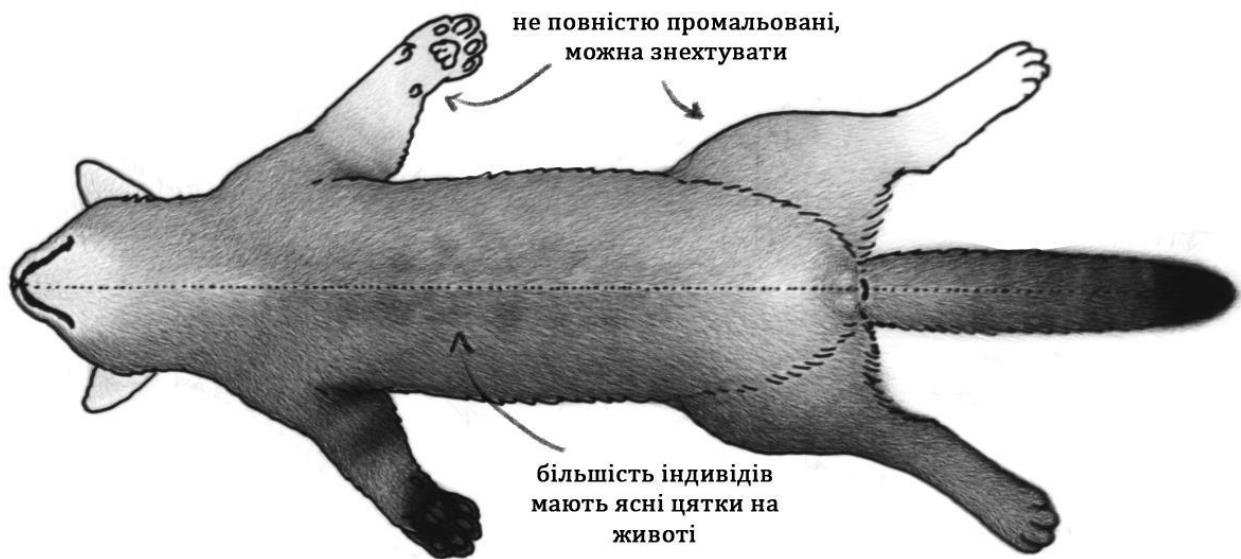
Градiєнт присутній



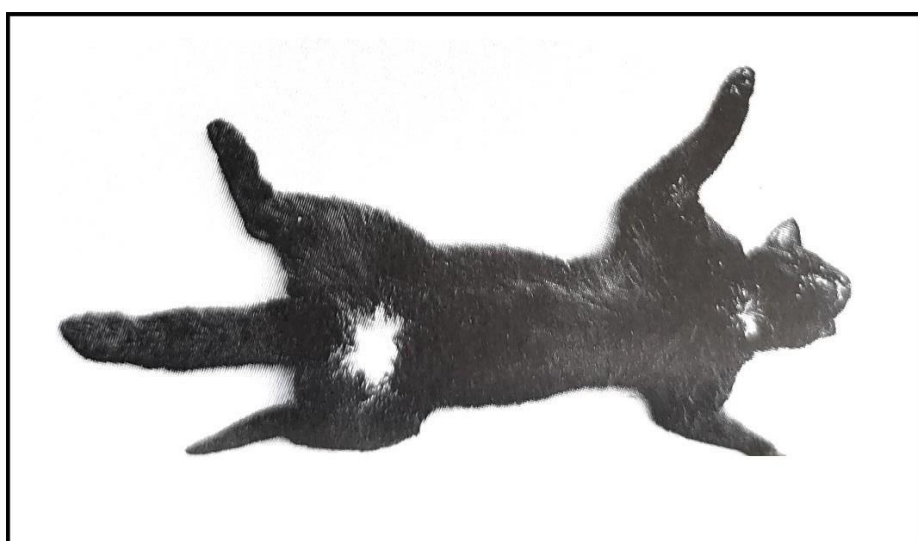
Нерігнова  
п'яма

## Додаток 14. Апроксимація результатів морфотипування Фраца Мюллера

## Апроксимація колорації 55 індивідів із даних Франца Мюллера



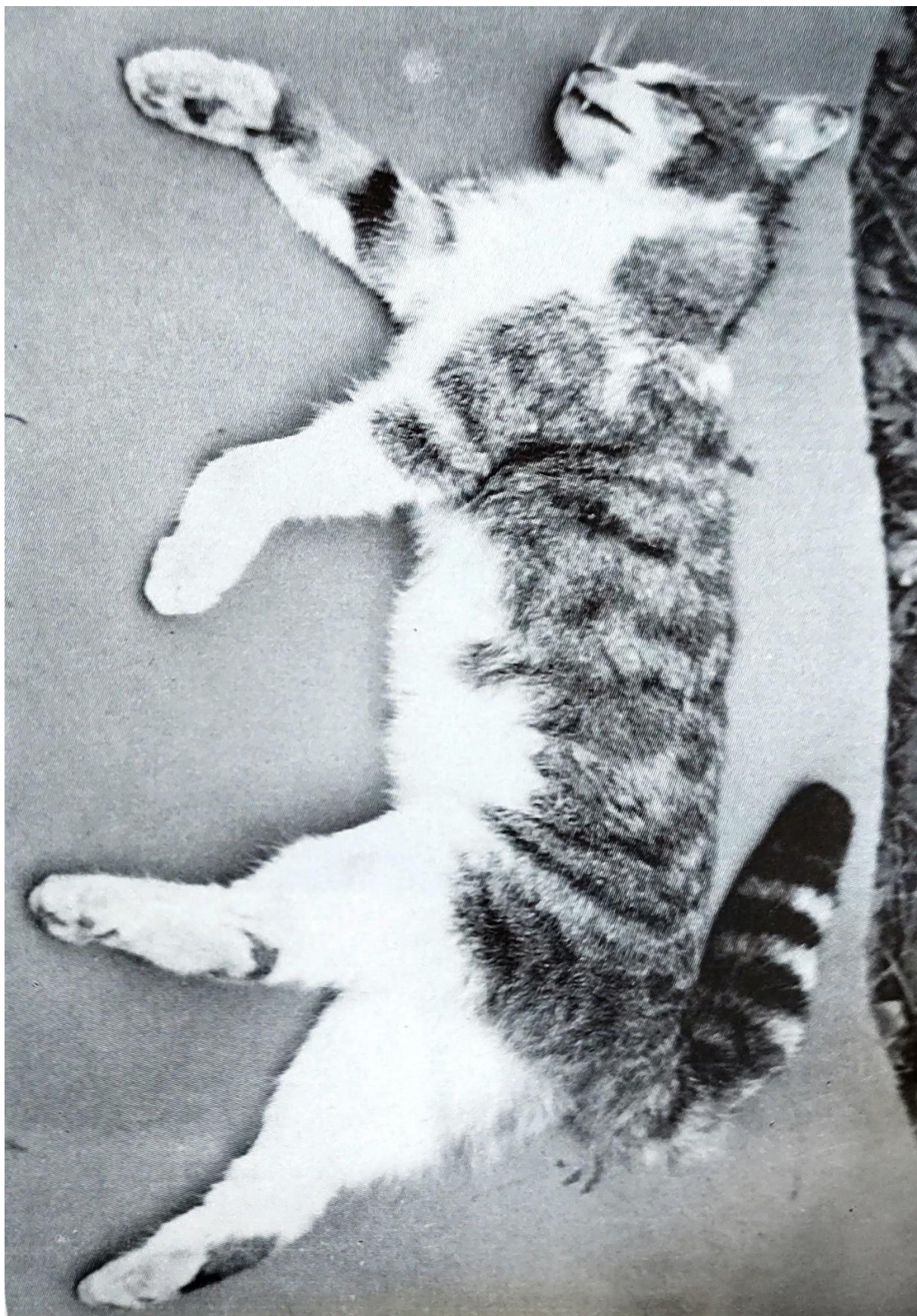
Додаток 15. Меланістична особина кота лісового. Явор'є, Словаччина.  
23.09.1969, J. Sládek. [Piechoki1990]



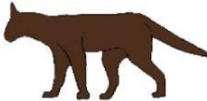

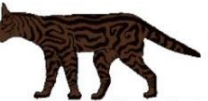


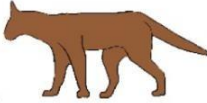
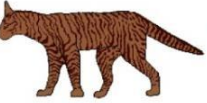



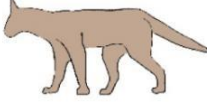


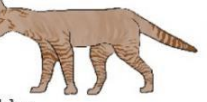

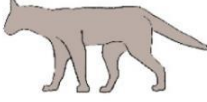




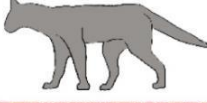




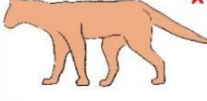
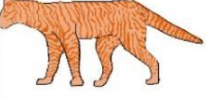

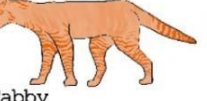
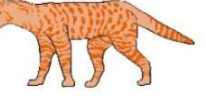
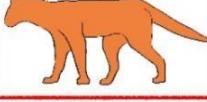
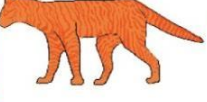
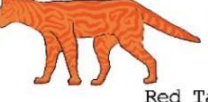
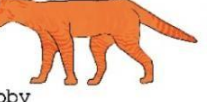
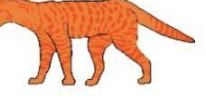






























Додаток 16. Руда особина кота лісового. Павловце-над-Ухом, Словаччина.  
25.01.1973, J. Sládek. [Piechoki1990]



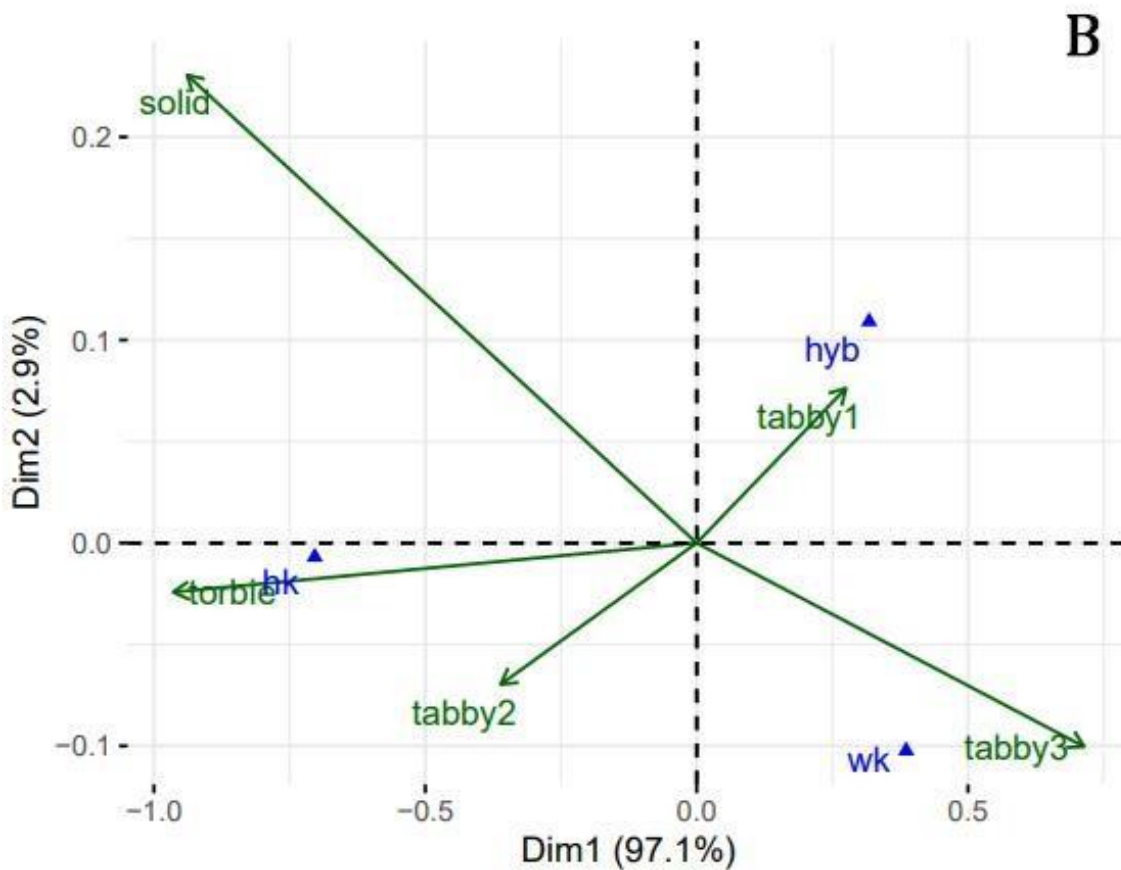
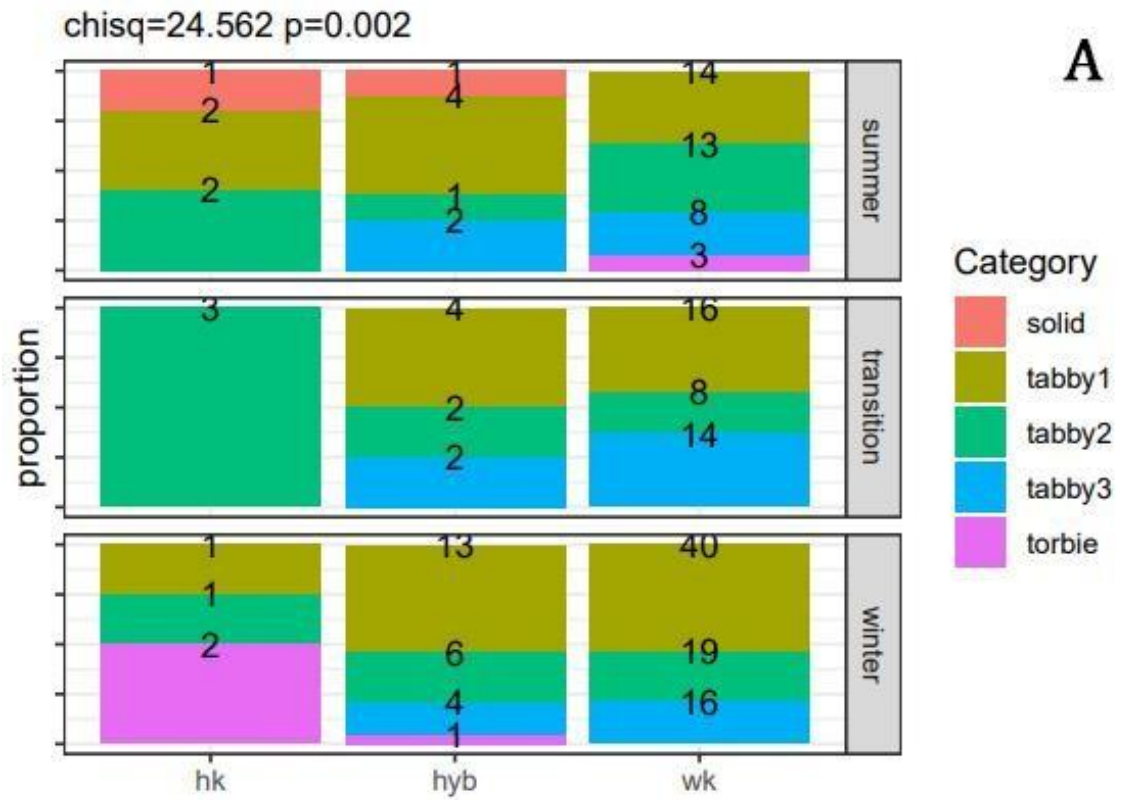
Додаток 17. Особина лісового kota із частковим лейцизмом. Саздіце, Словаччина. 23.10.1962, А. Stollmann. [Piechocki1990]



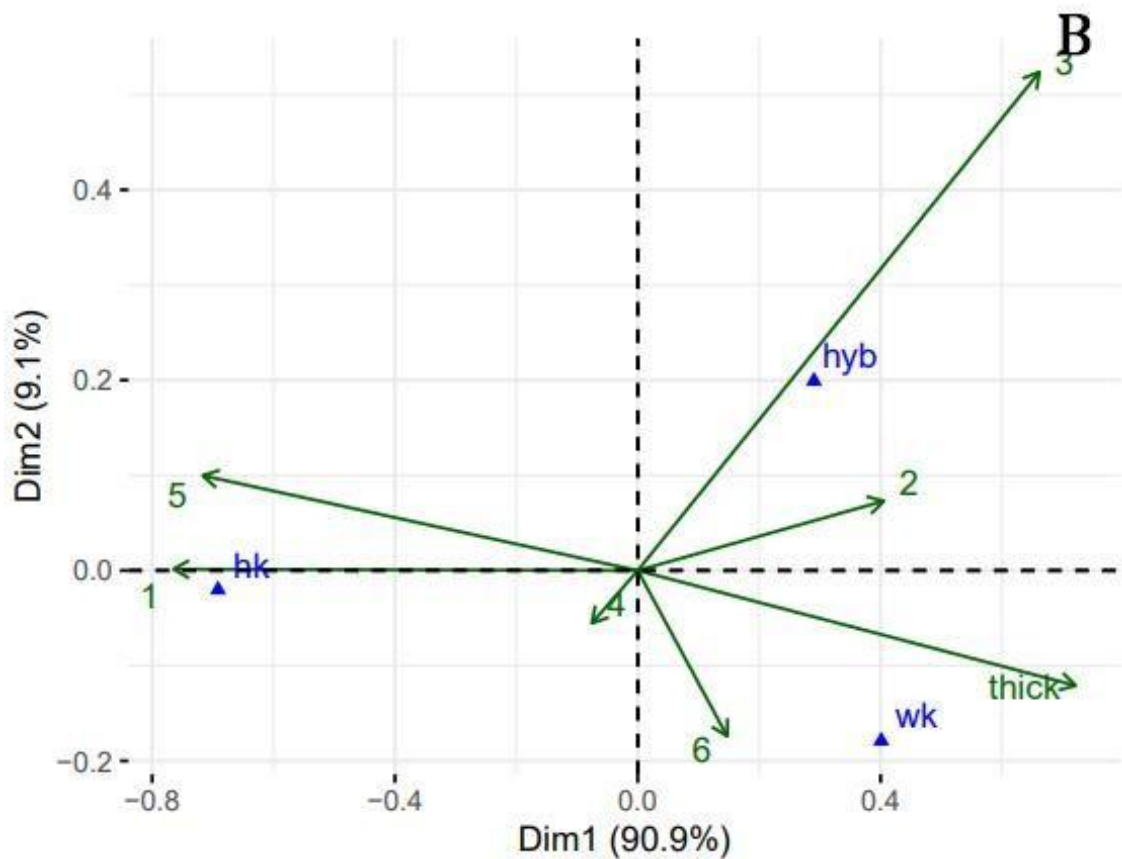
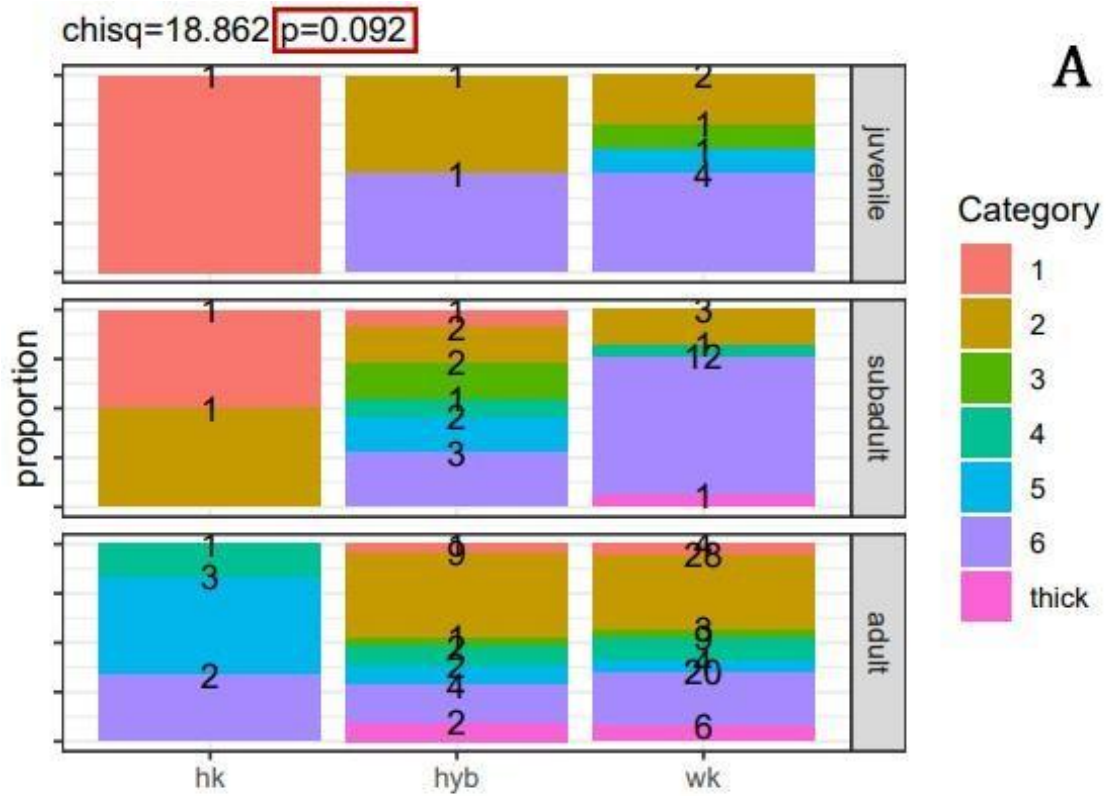
Додаток 18. Фенотиповий прояв та інтерференція між різними алелями генів TYRP1, MLPH, LVRN, ASIP, Orange sex-linked locus та Spotted locus. Червоним обведений епістаз ASIP та Orange sex-linked locus (червоний локус блокує прояв ASIP). Всі наведені патерни вказують на приналежність до *F. catus*.

	Solid -- LVRN ASIP <sup>aa</sup>	Mackerel Tabby M- LVRN ASIP <sup>A-</sup>	Blotched Tabby bb LVRN ASIP <sup>A-</sup>	Ticked Tabby M- LVRN ASIP <sup>Aa</sup>	Spotted Tabby Unknown <sup>Sp-</sup> LVRN ASIP <sup>A-</sup>
TYRP1 <sup>bb</sup> MLPH <sup>D-</sup>					
			Chocolate Tabby		
TYRP1 <sup>bb1</sup> MLPH <sup>D-</sup>					
			Cinnamon Tabby		
TYRP1 <sup>bb1</sup> MLPH <sup>dd</sup>					
			Fawn Tabby		
TYRP1 <sup>bb</sup> MLPH <sup>dd</sup>					
			Lilac Tabby		
TYRP1 <sup>B-</sup> MLPH <sup>dd</sup>					
			Blue Tabby		
TYRP1 <sup>--</sup> Unknown <sup>oo</sup> MLPH <sup>dd</sup>	 *				
			Cream Tabby		
TYRP1 <sup>--</sup> Unknown <sup>oo</sup> MLPH <sup>D-</sup>					
			Red Tabby		
TYRP1 <sup>B-</sup> Unknown <sup>oo</sup> MLPH <sup>D-</sup>					
			Torbie		
TYRP1 <sup>bb</sup> Unknown <sup>oo</sup> MLPH <sup>D-</sup>					
			Chocolate Torbie		
TYRP1 <sup>bb1</sup> Unknown <sup>oo</sup> MLPH <sup>D-</sup>					
			Cinnamon Torbie		
TYRP1 <sup>bb1</sup> Unknown <sup>oo</sup> MLPH <sup>dd</sup>					
			Fawn Torbie		
TYRP1 <sup>bb</sup> Unknown <sup>oo</sup> MLPH <sup>dd</sup>					
			Lilac Torbie		
TYRP1 <sup>B-</sup> Unknown <sup>oo</sup> MLPH <sup>dd</sup>					
			Blue Torbie		

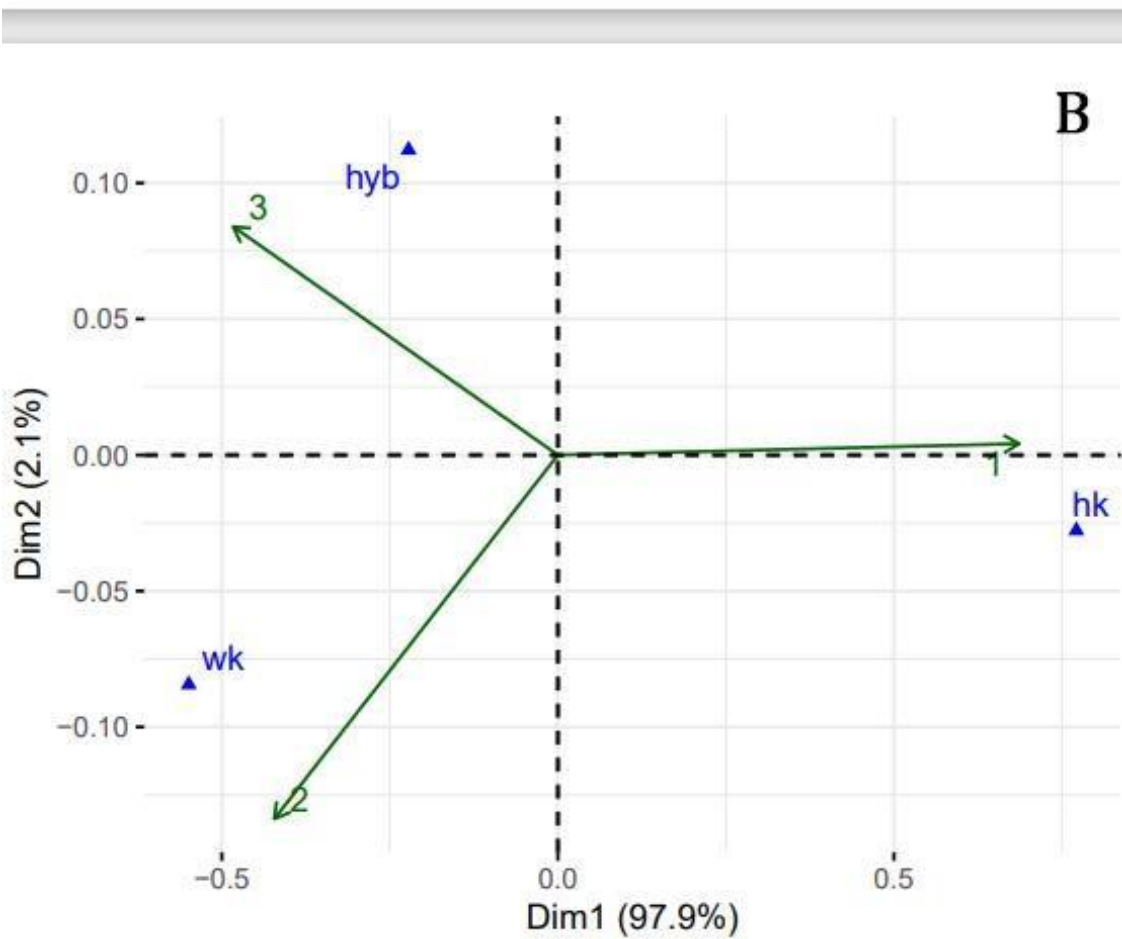
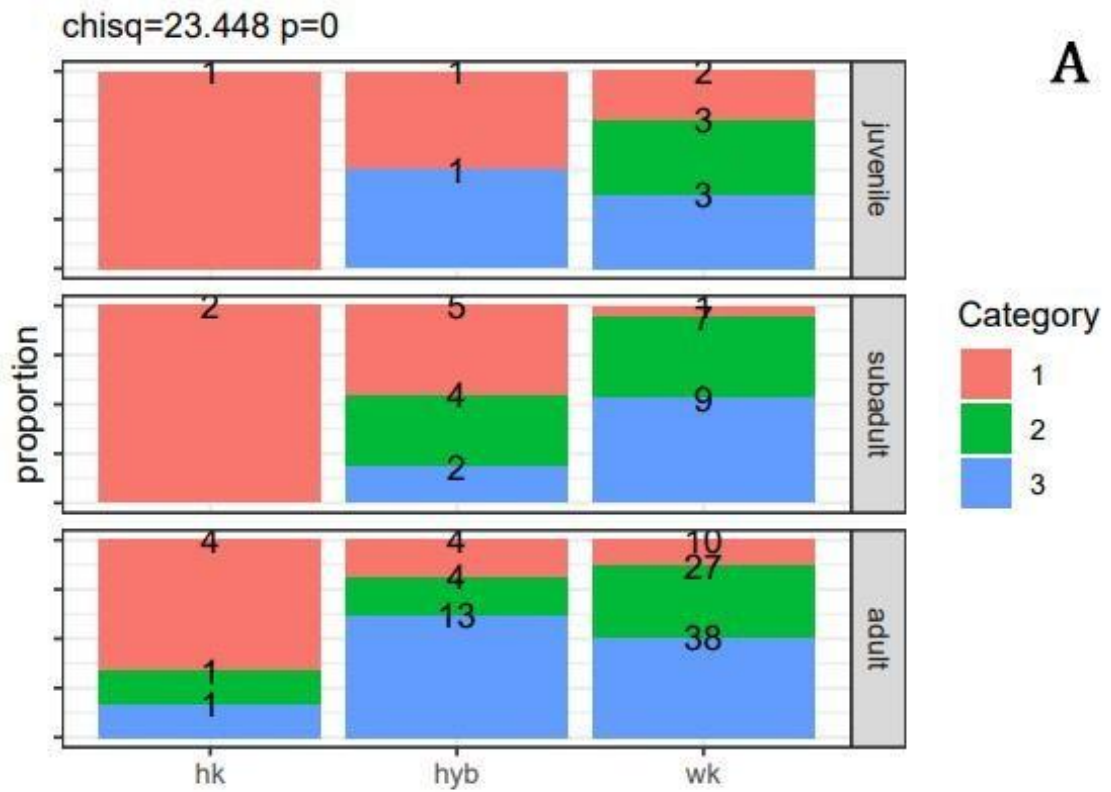
Додаток 19. Асоціація типу патерну із (А) сезоном хутра та (В) видовою приналежністю



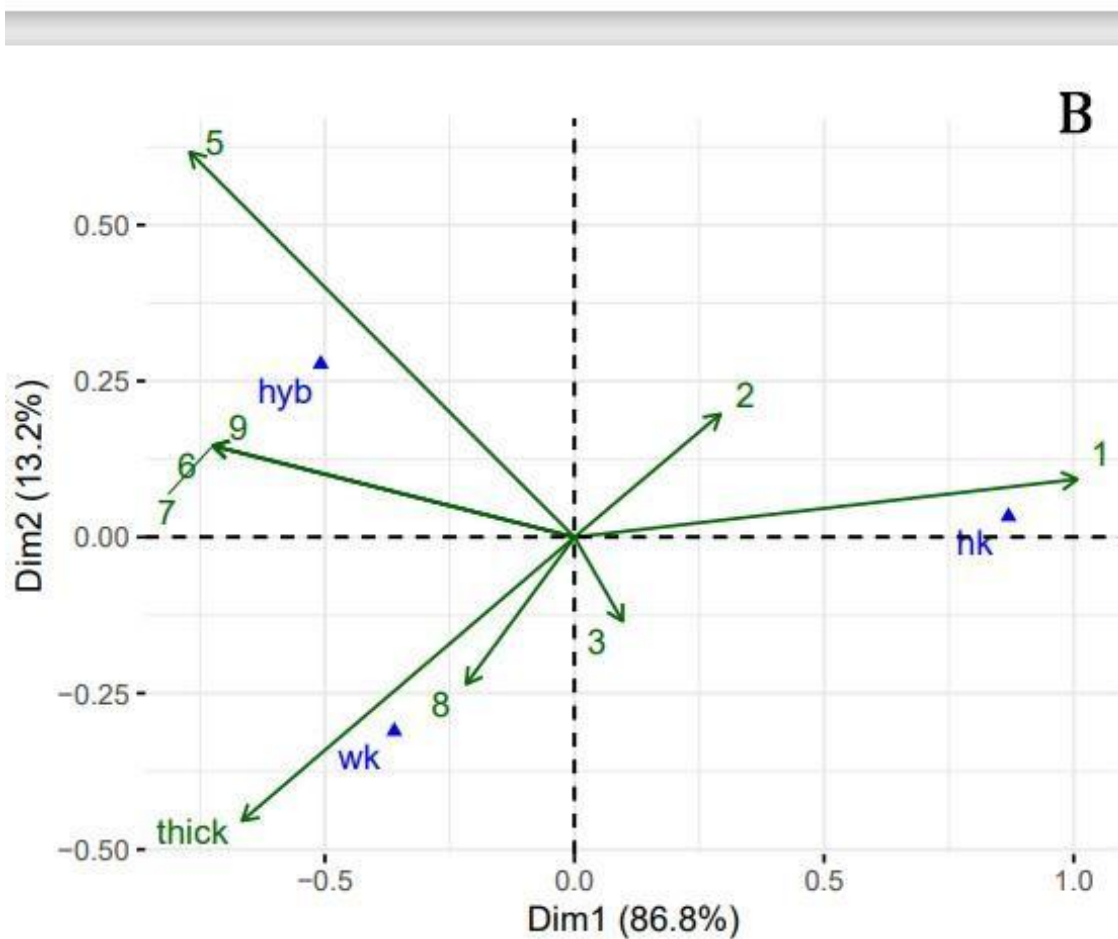
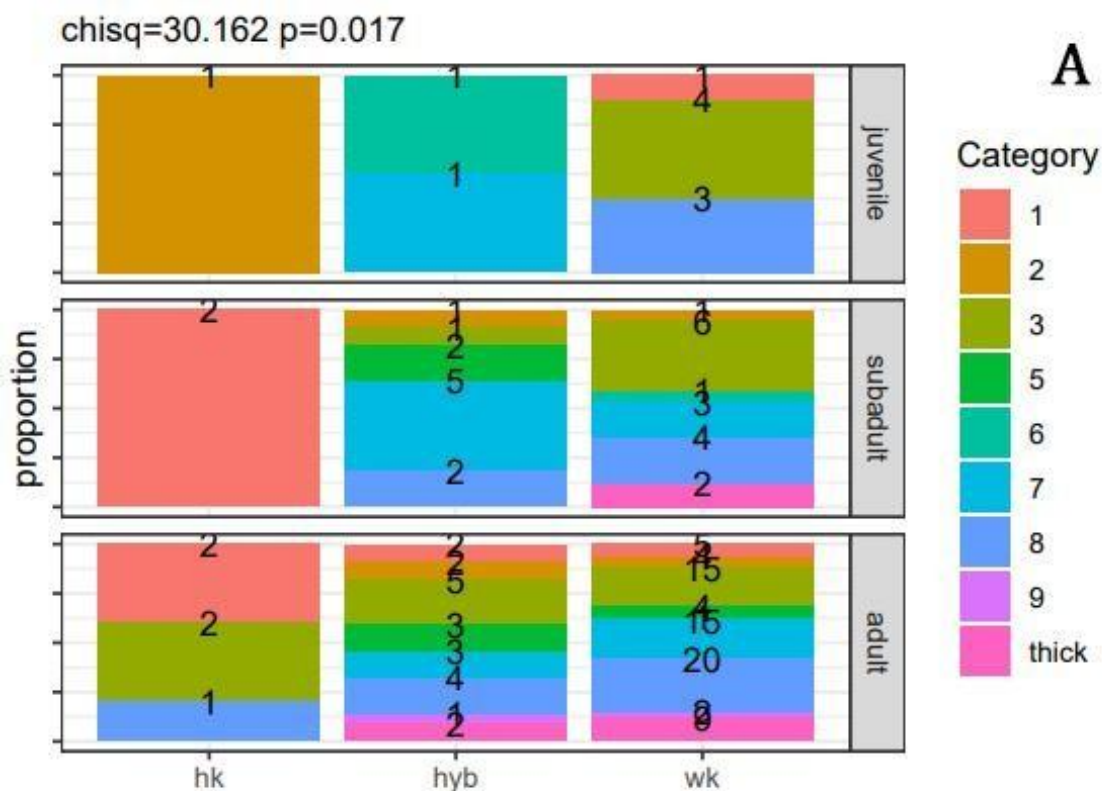
Додаток 20. Асоціація типу смуг на загривку із (А) віком та (В) видовою приналежністю за авторською шкалою.



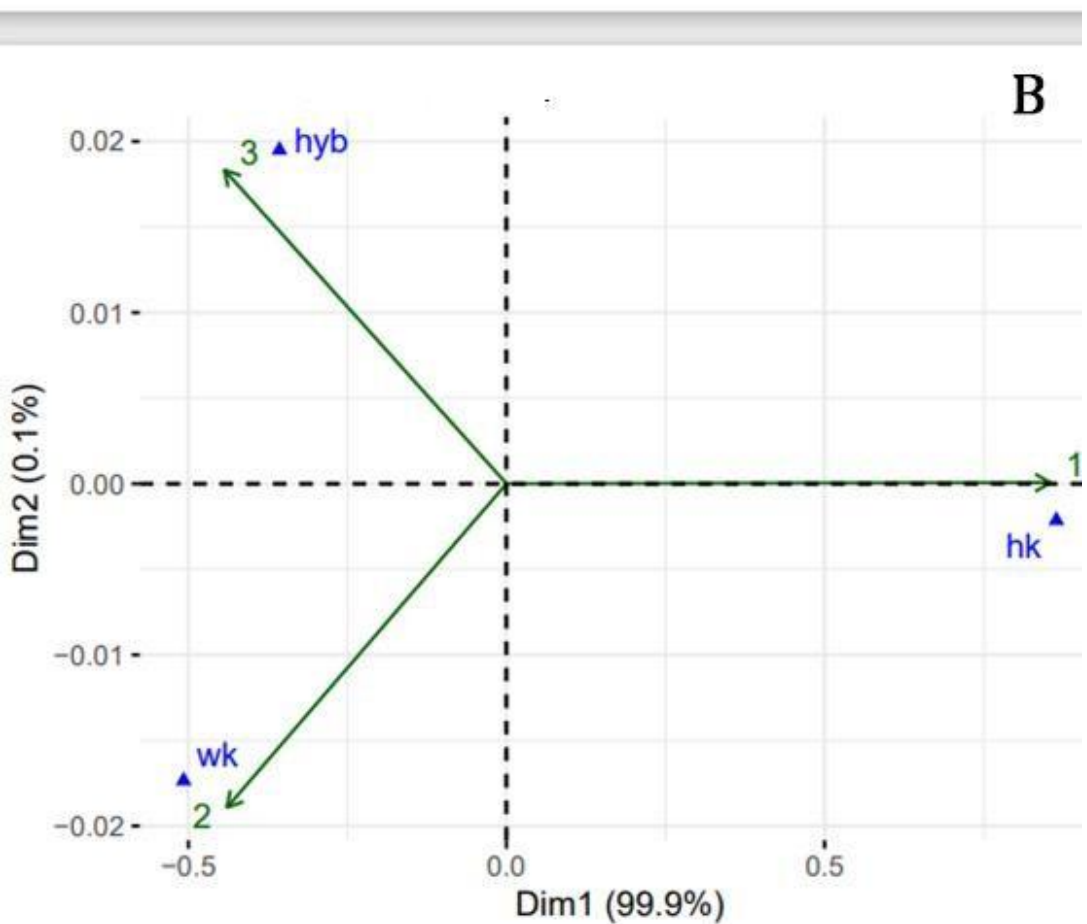
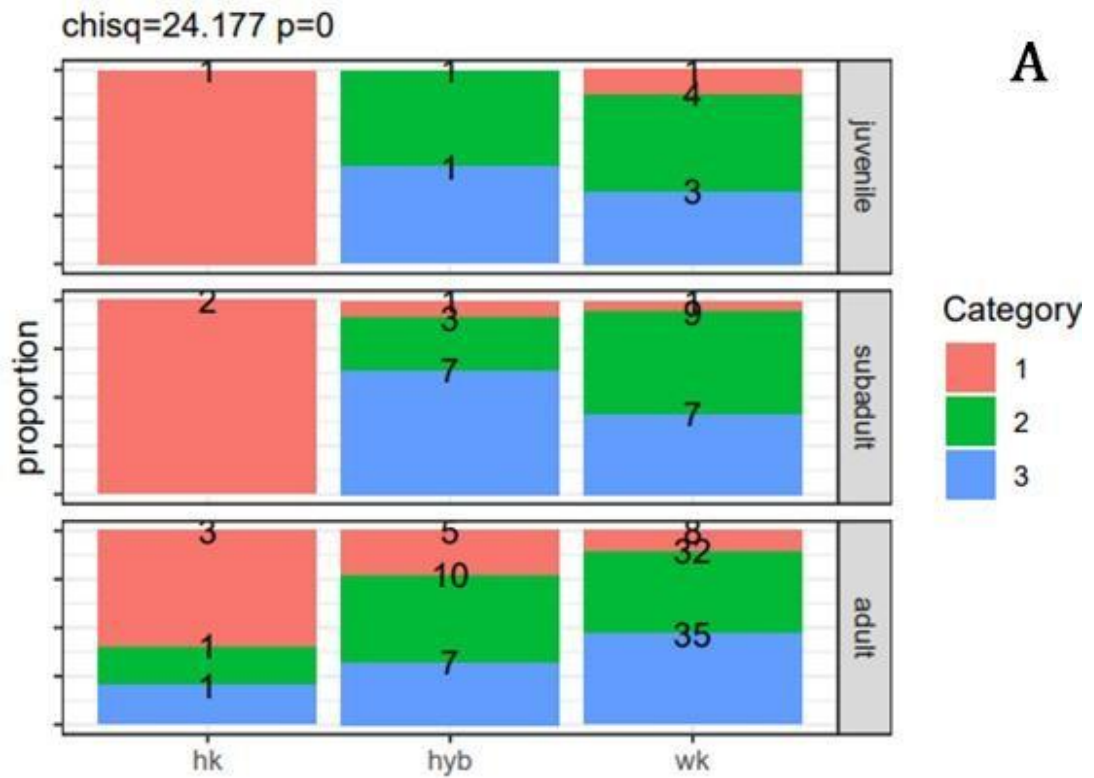
Додаток 21. Асоціація типу смуг на закривку із (А) віком та (В) видовою приналежністю за шкалою Кітченера.



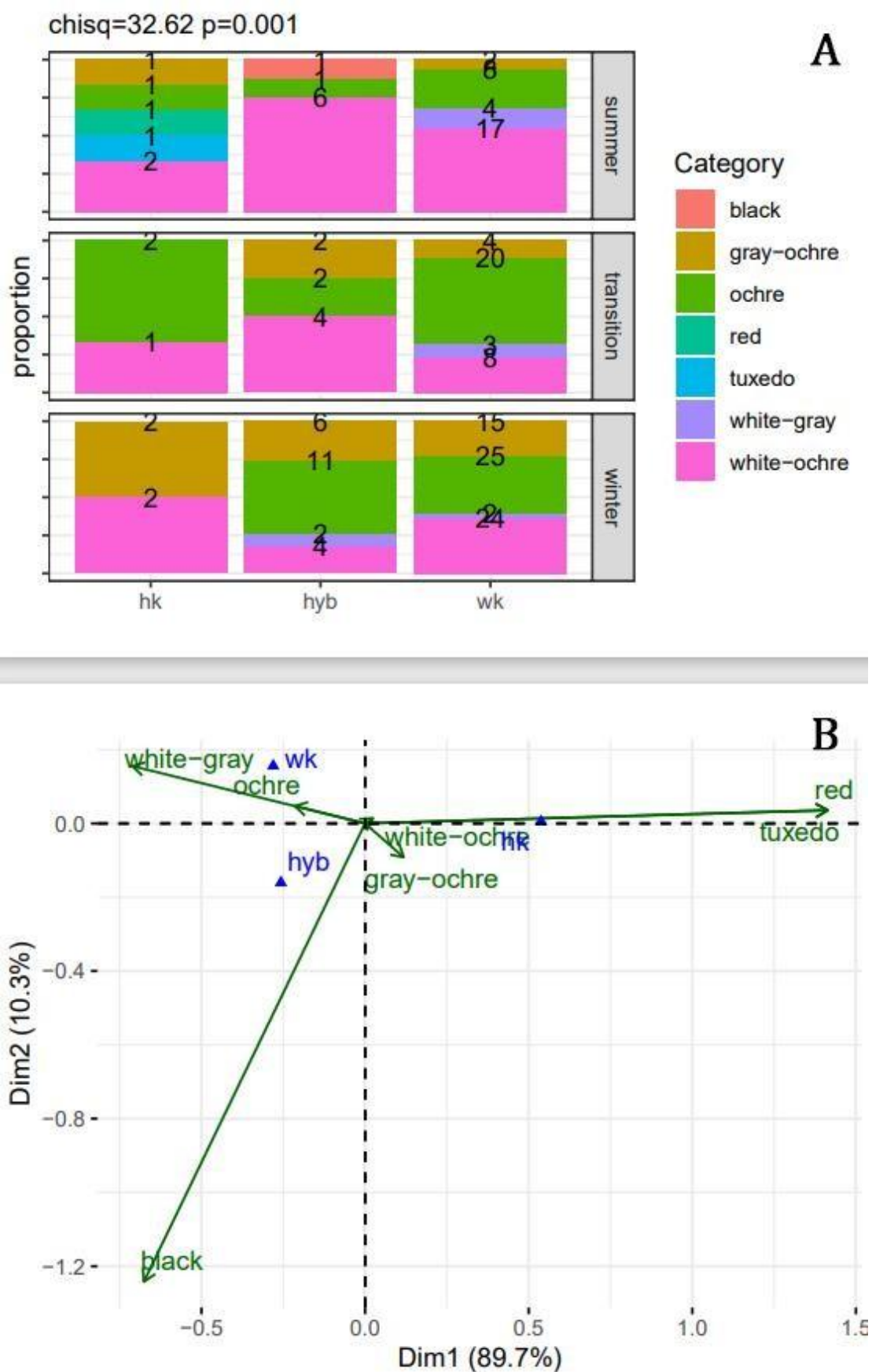
Додаток 22. Асоціація типу смуг на плечах із (А) віком та (В) видовою приналежністю за авторською шкалою.



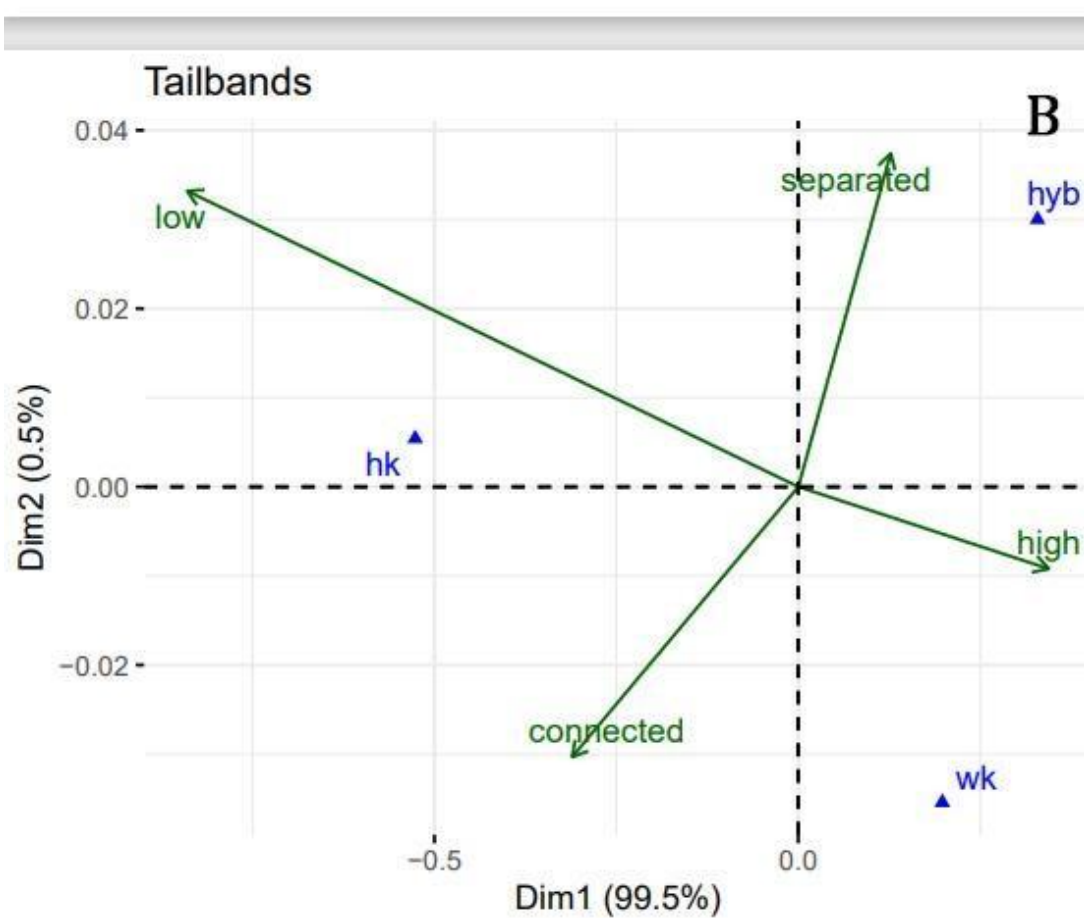
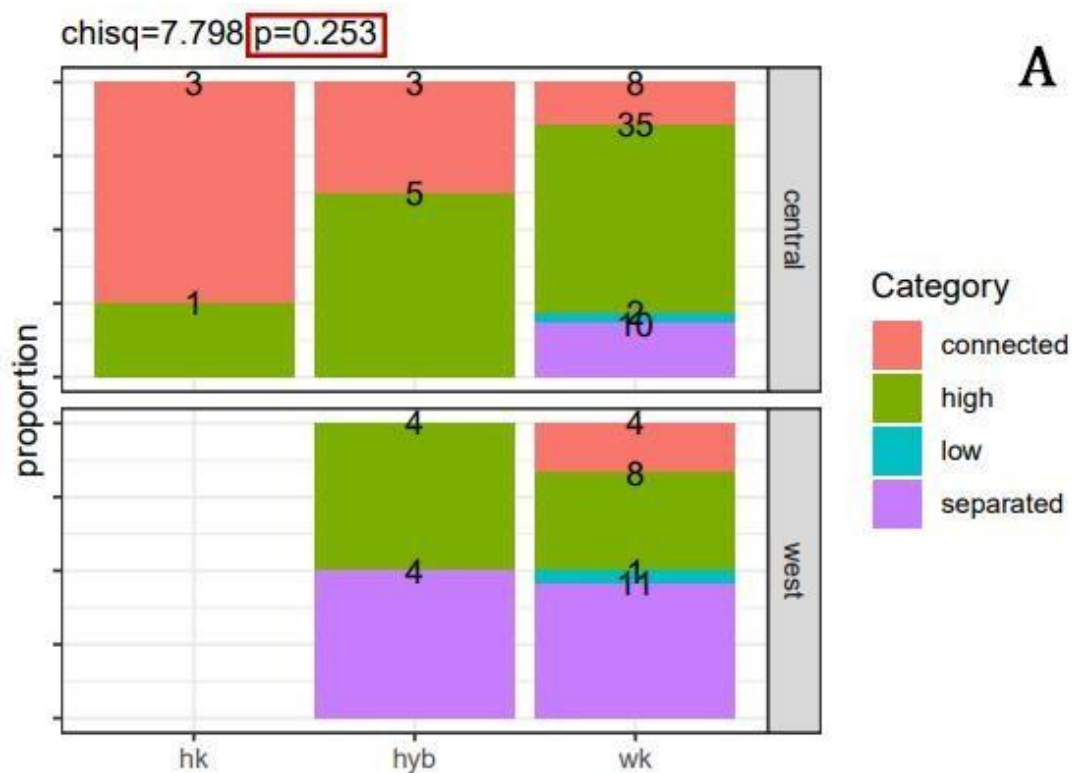
Додаток 23. Асоціація типу смуг на плечах із (А) віком та (В) видовою приналежністю за шкалою Кітченера.



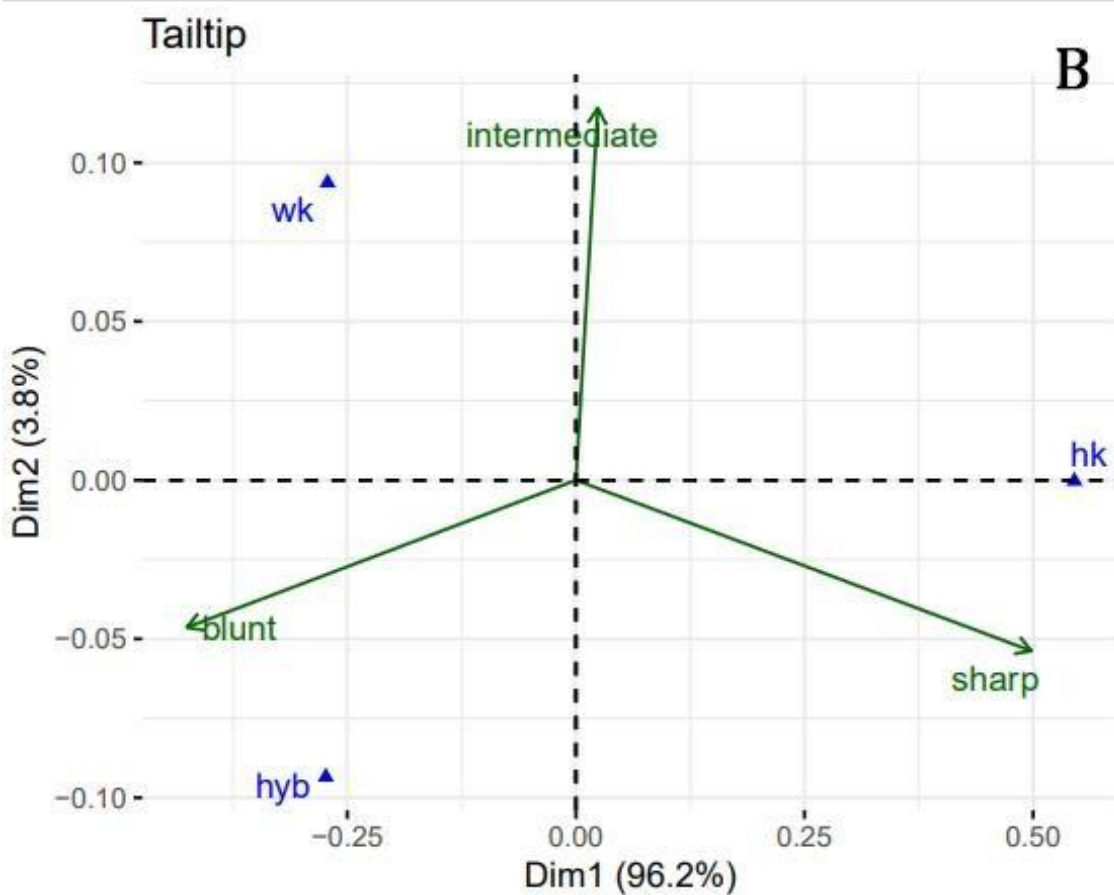
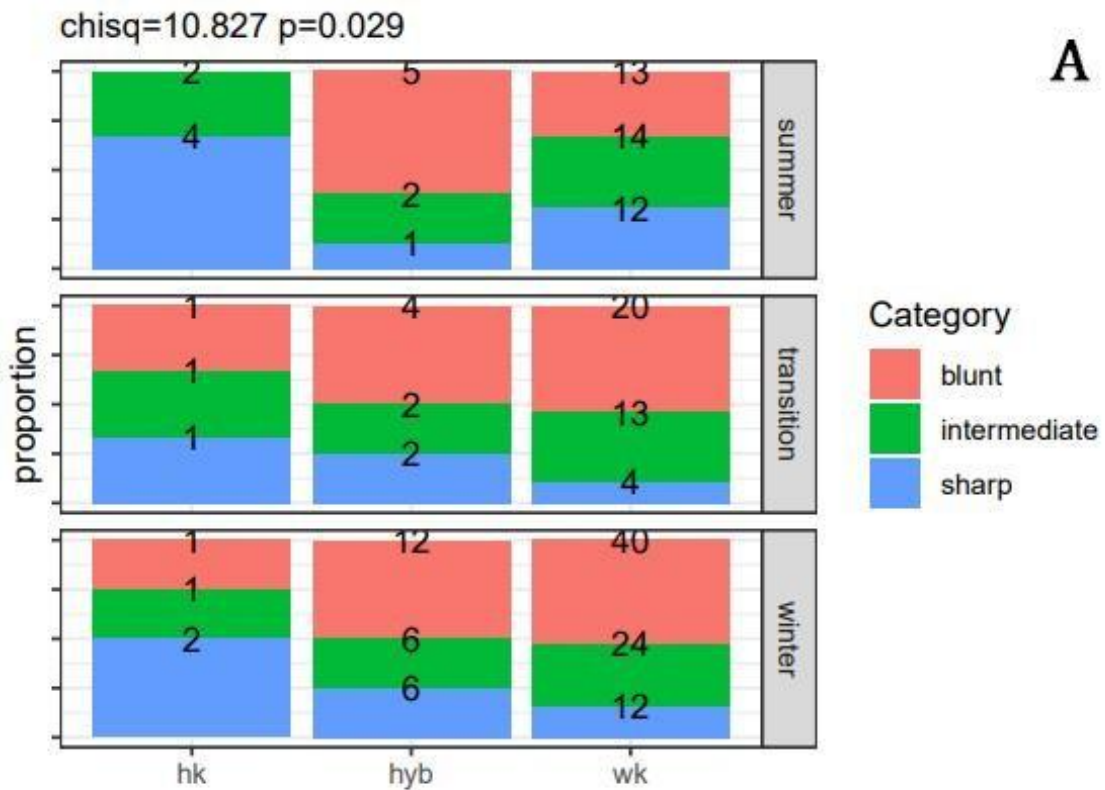
Додаток 24. Асоціація відтінку хутра на животі із (А) сезоном хутра та (В) видовою приналежністю



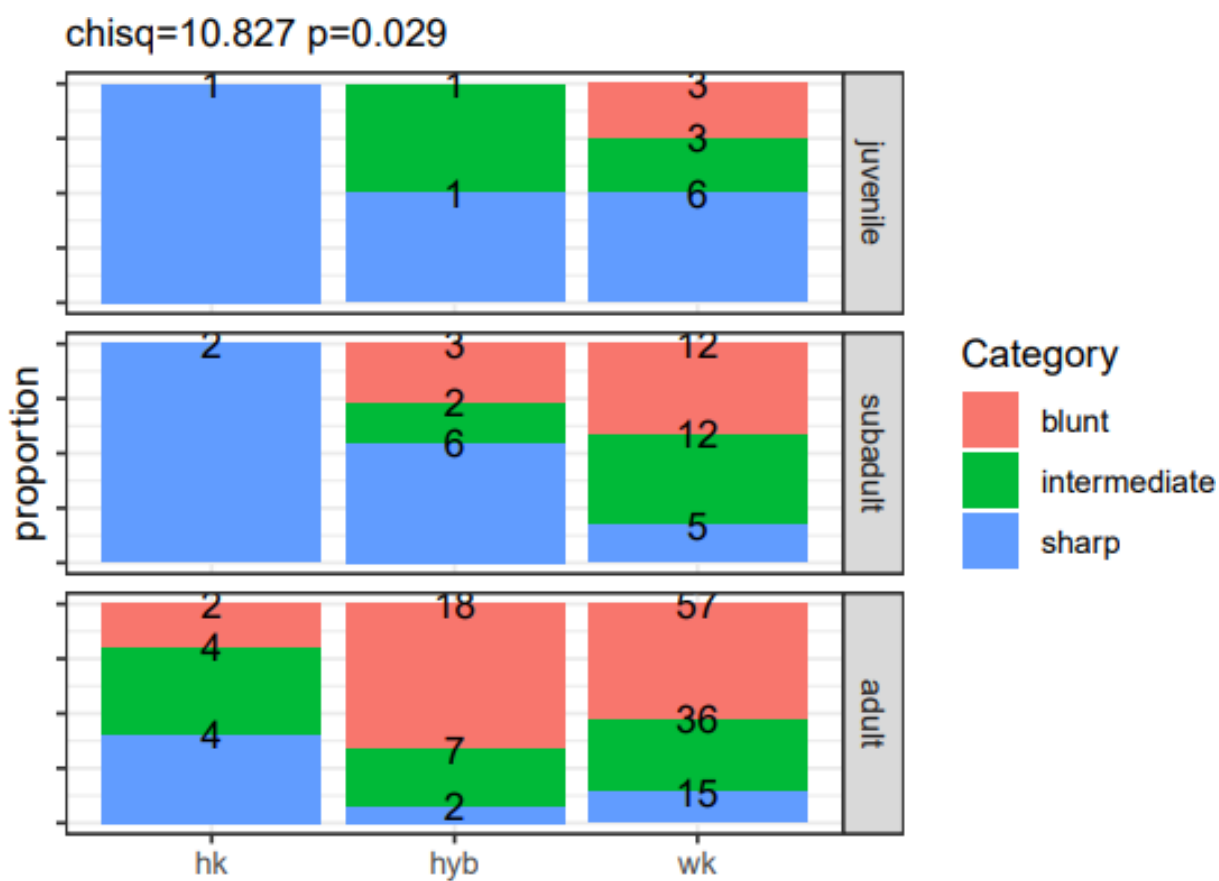
Додаток 25. Асоціація типів маркувань на хвості із (А) популяцією та (В) видовою приналежністю



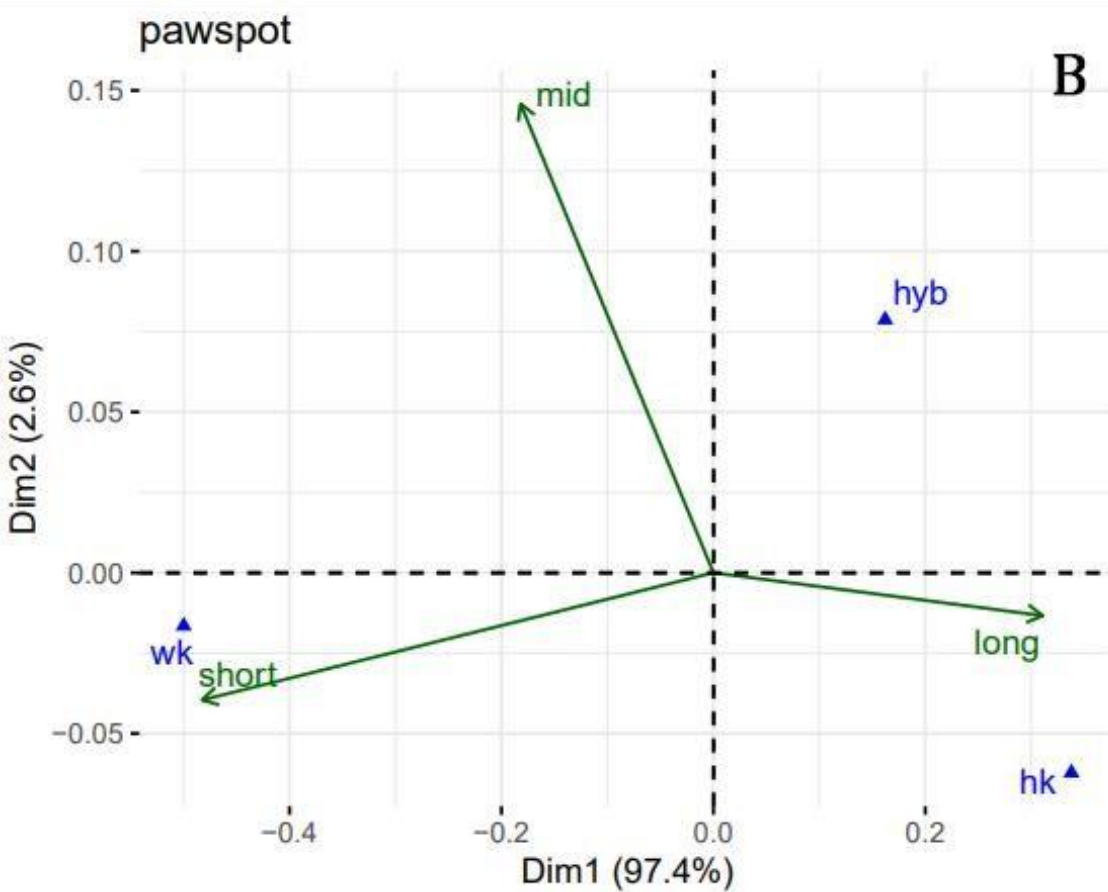
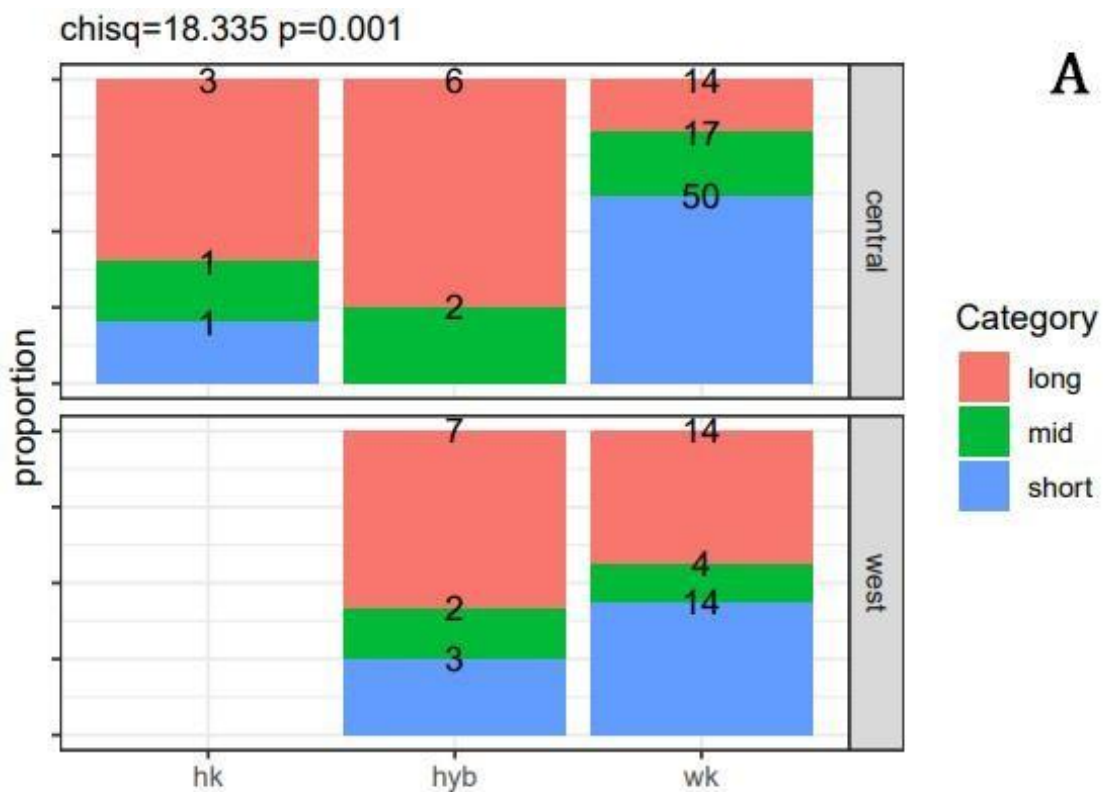
Додаток 26. Асоціація форми хвоста із (А) сезоном хутра та (В) видовою приналежністю



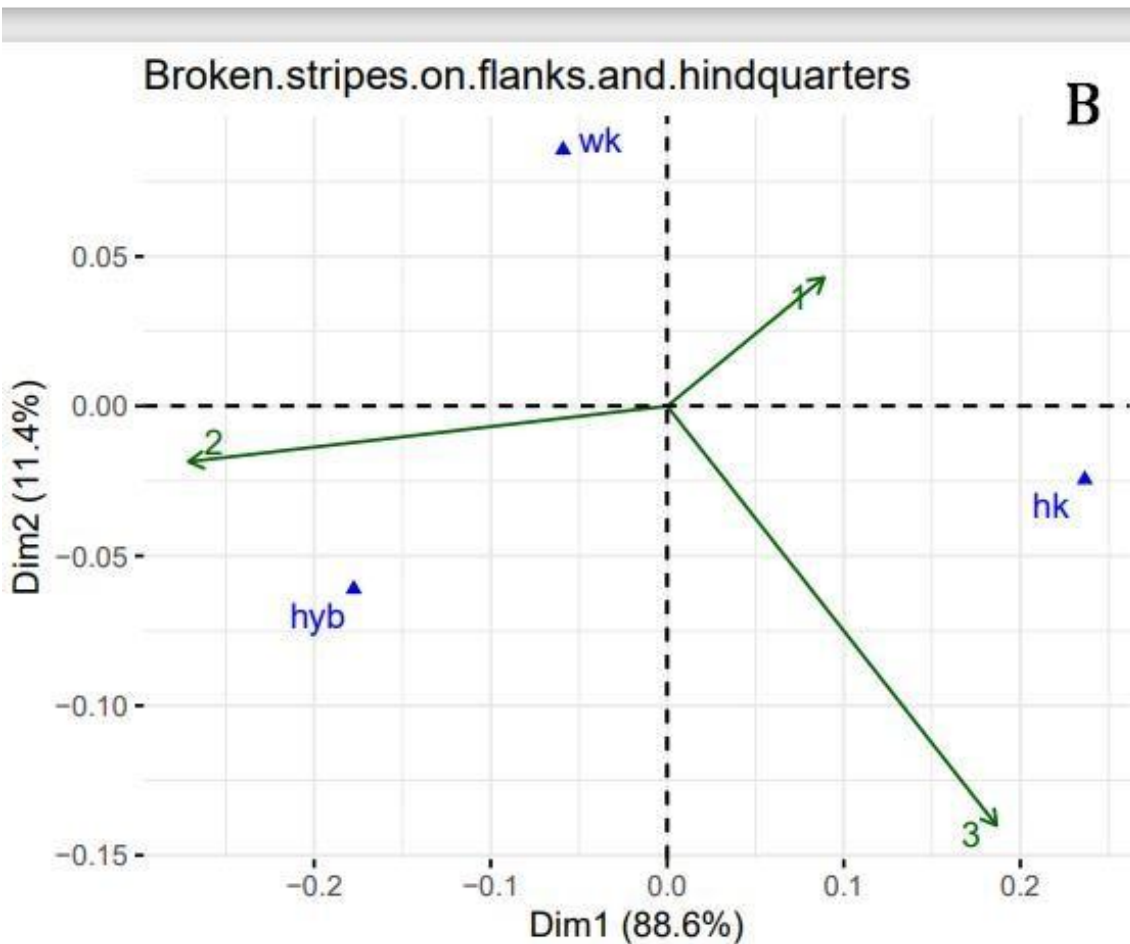
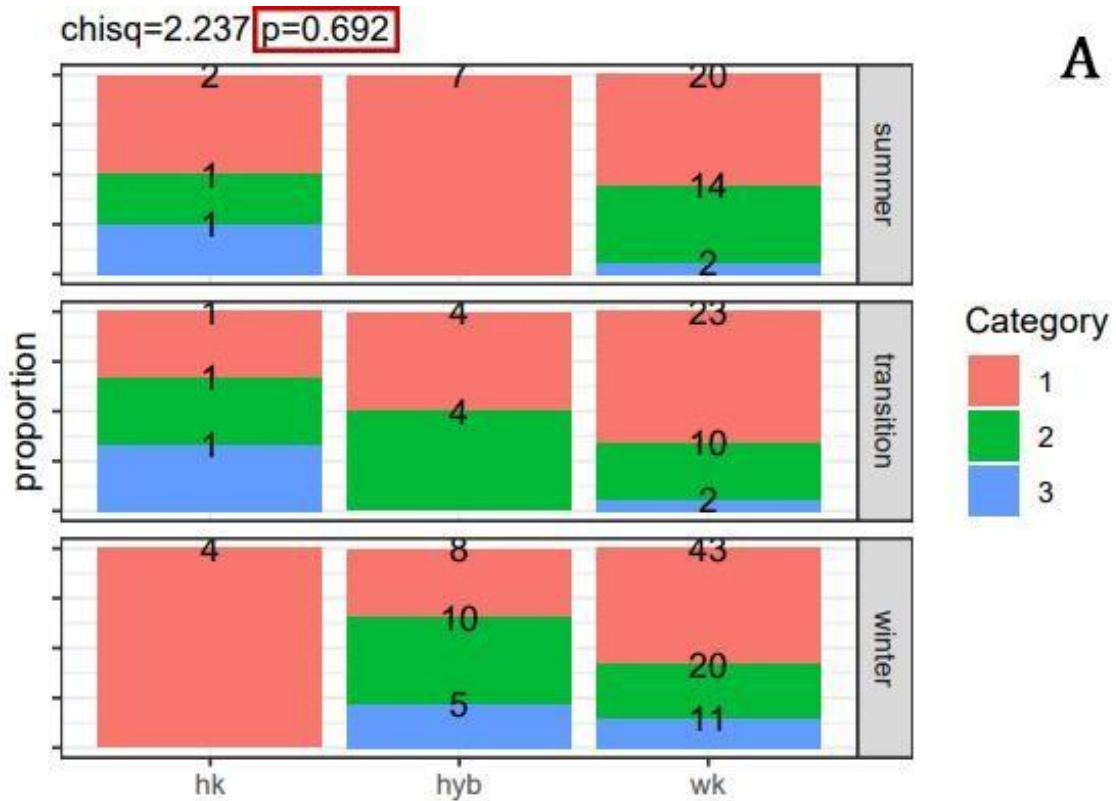
## Додаток 27. Асоціація форми хвоста із віком



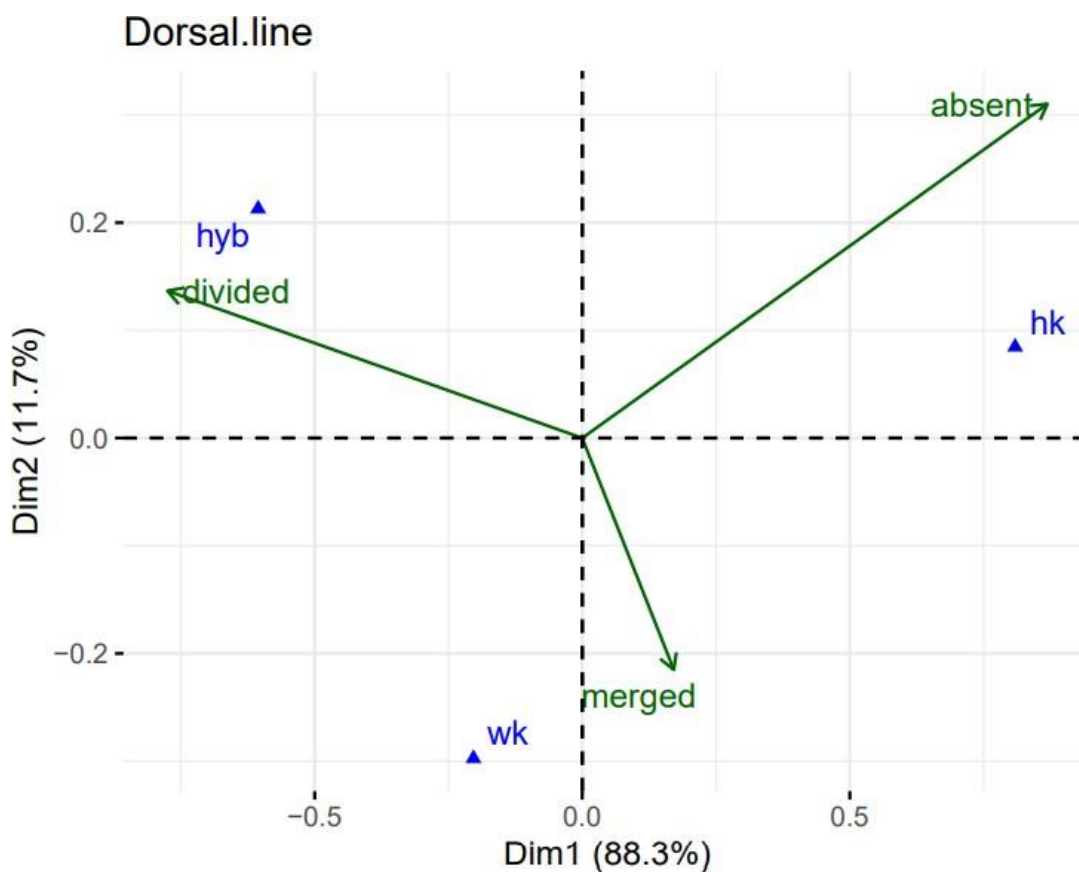
Додаток 28. Асоціація плями на п'ятці із (А) популяцією та (В) видовою приналежністю



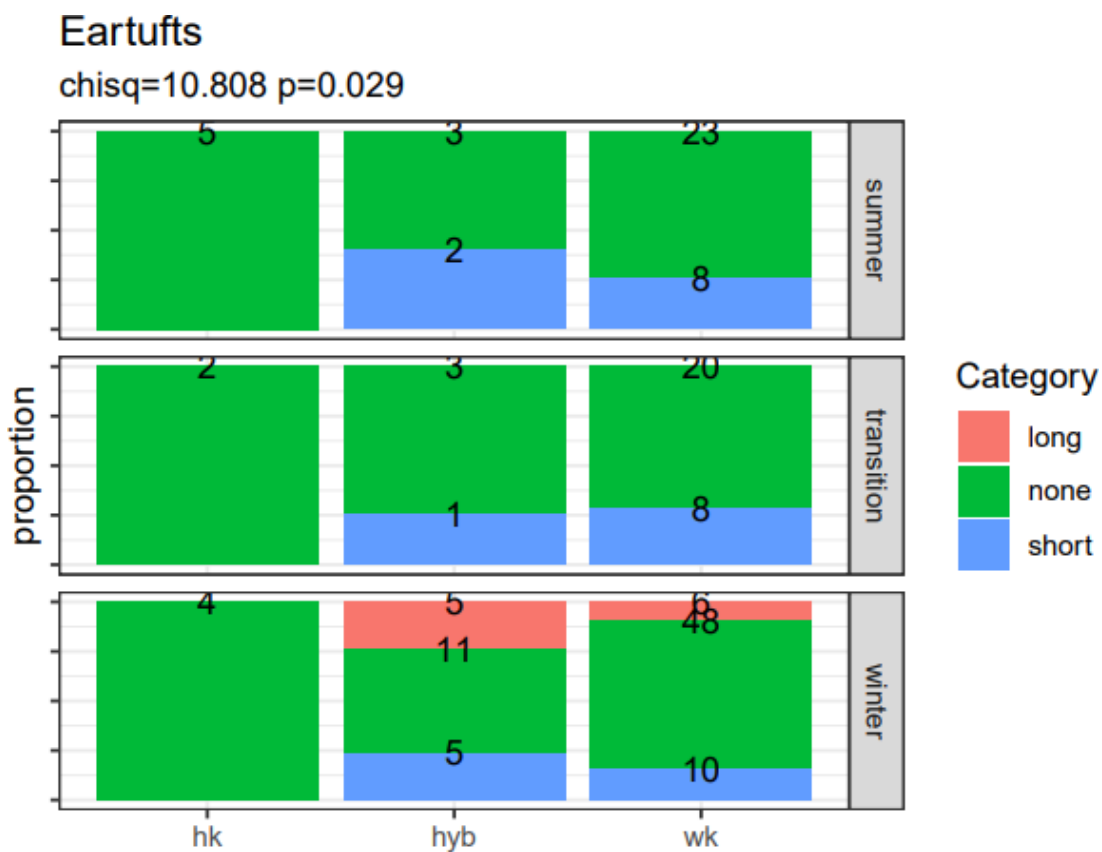
Додаток 29. Асоціація фрагментованості смуг із (А) сезоном хутра та (В) видовою приналежністю



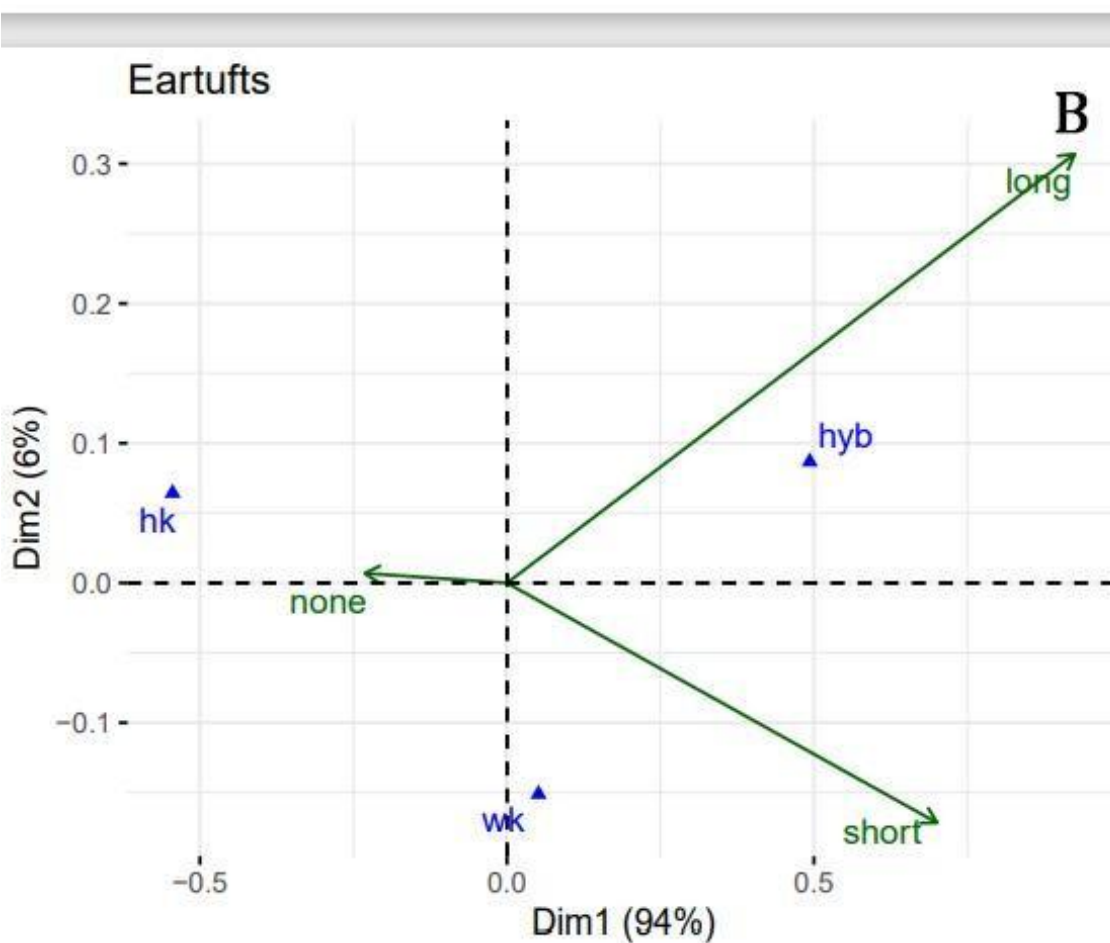
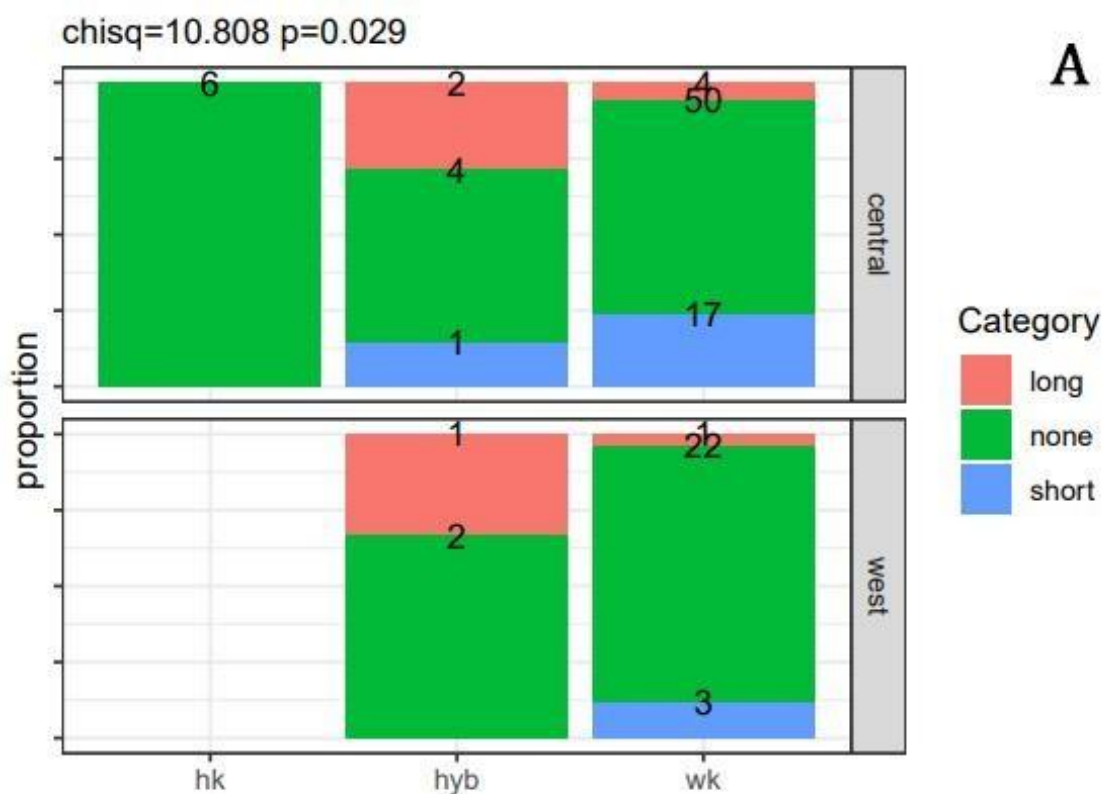
## Додаток 30. Асоціація спинної смуги із видовою приналежністю



## Додаток 31. Асоціація китиць на вухах із сезоном хутра



Додаток 32. Асоціація китиць на вухах із (А) популяцією та (В) видовою приналежністю



Додаток 33. Асоціація наявності білих плям на лапах із популяцією (А) та асоціація нерінгової плями із популяцією (В)

