



П. М. БОРОДИН



# КОШКИ И ГЕНЫ: 30 ЛЕТ СПУСТЯ



*Некоторые ученые всю жизнь занимаются одним-единственным объектом и одной-единственной проблемой. Меня же все время носило из стороны в сторону. Одним из таких «заносов» было увлечение кошками. Не могу сказать, что я их страстный любитель... Но я посвятил этим домашним хищникам изрядную часть своего свободного времени, потому что их генетика оказалась безумно интересной. Да и знакомиться с наукой о наследственности намного увлекательнее на таком обаятельном объекте, чем на классической мушке-дрозофиле*

БОРОДИН Павел Михайлович – доктор биологических наук, заведующий лабораторией Института цитологии и генетики СО РАН (Новосибирск)  
На фото – автор с телевизионной ведущей И. Ермиловой и котом Василием в учебном фильме «Геногеография, или Идем считать кошек», снятом в 1984 г.



Все началось много лет назад, еще в бытность мою студентом НГУ. В качестве домашнего задания по английскому языку нужно было приготовить пересказ научной статьи, причем такой, что была бы интересной моим сокурсникам. При просмотре журналов мне бросилось в глаза фото на обложке *Journal of Heredity* с изображением фонтана на городской площади. Там, вокруг фонтана и на нем самом сидели, стояли и гуляли 94 кошки! Фотография отсылала к статье под названием «Некоторые коты из Сан-Паулу, Бразилия» – одной из цикла статей, посвященных геногеографии кошек.

Кошки оказались идеальным объектом для подобных исследований благодаря тому, что в их популяциях с высокой частотой встречаются мутанты по разным генам окраски (серые, черные, белые, рыжие, пятнистые и т. д.). Еще в конце 1940-х гг. на это явление обратил внимание великий английский генетик Дж. Б. С. Холдейн, и по его инициативе по всему миру генетики начали считать кошек. В итоге стала прорисовываться всемирная кошачья геногеографическая карта. Сравнение разных популяций по частотам генов окраски пролиvalo свет на эволюцию кошки и факторы, которые ее определяли: естественный и искусственный отбор, миграции, изоляция, дрейф генов.

У этой карты был один недостаток: вся наша страна (тогда СССР) была изображена сплошным белым пятном. Естественно, я взялся этот недостаток восполнить. Сначала я пересчитал кошек в Академгородке, а затем во всех городах нашей необъятной Родины, куда меня заносила судьба.

Первая в мире клонированная домашняя кошка по имени Копирка. Подробнее на с.147  
Фото Л. Вэдсворта

Сам подсчет кошек был страшно увлекательным, азартным и даже в некотором роде опасным занятием. Приходилось считаться не только с самими зверями, но и общественным мнением – ведь человек, что-то высматривающий и вынюхивающий во дворах и подворотнях, вызывает обоснованные подозрения. В лучшем случае его принимают за налогового инспектора, в худшем – за иностранного агента. А когда этот человек потом достает записную книжку и что-то в нее записывает, то крепнущие подозрения могут привести к крайне нежелательным последствиям.

Поэтому котам мне приходилось наблюдать и регистрировать незаметно, по возможности – на ходу, и не замедляя шаг. Когда в моей памяти «накапливалось» более пяти котов, я заходил в телефон-автомат, снимал трубку и просил мифическую Марию Ивановну продиктовать телефон не менее мифического Ивана Ивановича. После этого я спокойно записывал информацию в книжку, благодарил Марию Ивановну и вешал трубку.

Затем я попытался расширить масштаб своих геногеографических операций, завербовав многомиллионные массы советских школьников. Для этого сделал учебный фильм на Центральном телевидении, где с самой красивой дикторшей телевидения Инной Ермиловой гулял по Москве и якобы случайно встречал кошек. Я диагностировал их по генотипам, а Инна регистрировала.

На самом деле вся операция была построена по принципу «рояль в кустах». Усилиями нашего режиссера были мобилизованы учителя биологии из нескольких





Карта распределения мраморной окраски в популяциях кошек напоминает картину диффузии. Концентрация максимальна на Британских островах, чуть ниже во Франции и далее постепенно падает по мере удаления от центра распространения. В Сибири мраморные кошки исключительно редки. Это видно по частоте встречаемости мраморных кошек в портовых городах, в том числе во Владивостоке и Петропавловске-Камчатском

● Частота встречаемости кошек мраморного окраса



Кошки с нормальным геном, задающим рисунок окраса, – привычно полосатые. Рецессивная мутация в том же гене – «мраморный тэбби» – превращает поперечные полосы в завитки или разводы. На фото – именитый мраморный кот породы селкирк рекс (с кудрявой шерстью). Владелец: Н. Иерусалимова (Новосибирск). Фото Live Studio

московских школ. В свою очередь, они мобилизовали своих учеников, выдали каждому по пузырьку валерьянки и послали на отлов бродячих кошек. Нас с Инной на казенном микроавтобусе привозили «на точку». Мы становились в задумчивые позы (я – весь в белом, она – в красном), режиссер командовал «Мотор!», и в этот момент очередной школьник выпускал на нас очередного кота.

После этого школьники со всех концов нашей Родины прислали мне три мешка писем с описаниями локальных популяций кошек. Письма были замечательными, но научно малоинформативными. Пришлось рекрутировать специалистов – коллег-генетиков.

Плодом всех трудов стали две научные статьи в тот же *Journal of Heredity* и монография «Генетика кошки». Увлечись, я написал и две научно-популярные книжки – «Этюды о мутантах» (1983) и «Кошки и гены» (1995).

Кроме всего прочего, я написал еще две научно-популярные статьи для журнала «Химия и жизнь». Первая из них под названием «Кошки, гены и география» вышла в 1979 г., вторая – «Кошки и гены: 10 лет спустя» – в 1989 г. Так что нынешнюю поневоле пришлось назвать «Кошки и гены: 30 лет спустя».

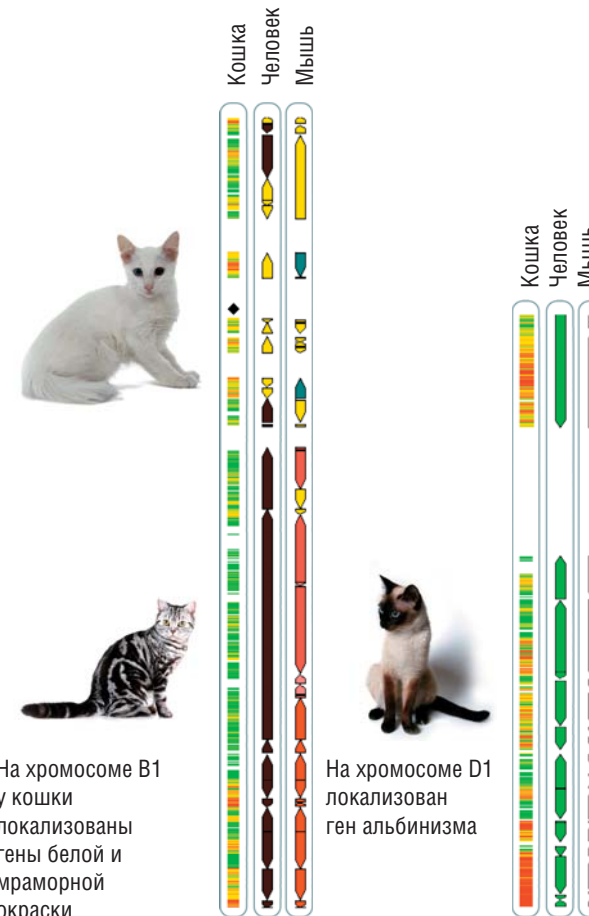
### Кошачьи хромосомы

Что же произошло в генетике домашней кошки за последние 20 лет? С одной стороны, ситуация с геногеографией практически не изменилась. Глобальные карты стали достаточно информативными уже 20 лет назад, и добавление новых данных перестало влиять на интерпретацию. Поэтому публикации по этой теме постепенно сошли на нет. С другой стороны, за истекшее десятилетие в генетике кошки произошли важные события, связанные в том числе и развитием методов секвенирования геномов.

Первые результаты расшифровки генома кошки появились в 2007 г. Пока расшифровано примерно 65 % кошачьих генов. Сравнение генома кошки с хорошо исследованными геномами человека, шимпанзе, собаки, коровы, мыши и крысы позволило идентифицировать у нее 20 285 генов. Следовательно, общее число генов кошки, по-видимому, близко к количеству генов человека, т. е. тридцати тысячам.

Очень интересные и неожиданные результаты дало сравнение генетического состава хромосом кошки и других млекопитающих. Оказалось, что кошка, как и человек, довольно незначительно перестроила свои хромосомы за 80–90 млн лет эволюции от общего предка.

При этом, несмотря на то, что хромосомы кошки выглядят крайне консервативными в макроэволюционном контексте, они оказались чемпионами среди хромосом



На хромосоме B1 у кошки локализованы гены белой и мраморной окраски

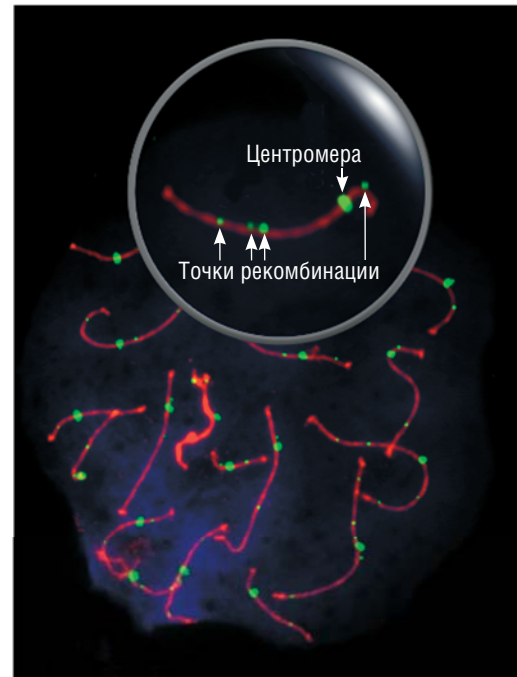
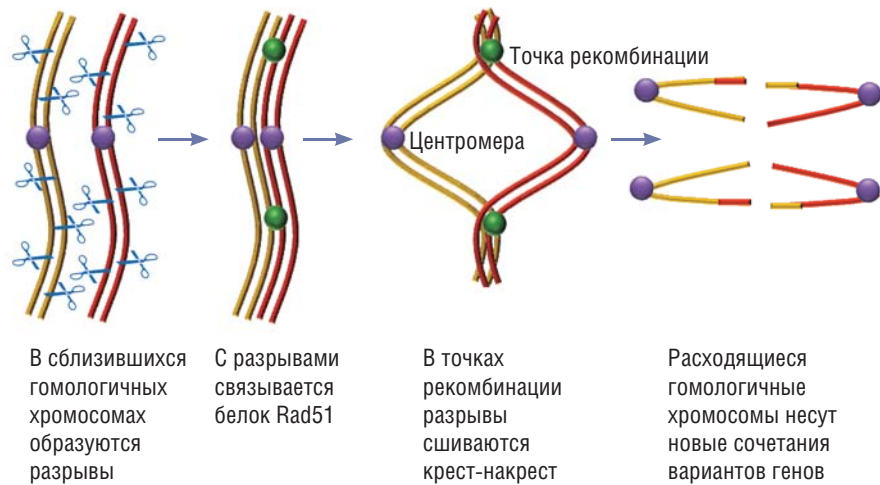
На хромосоме D1 локализован ген альбинизма

Люди не так уж и далеко ушли от своих домашних любимцев. Например, хромосома B1 кошки состоит из фрагментов хромосом 4 и 8 человека, а D1 практически идентична хромосоме 11 человека. По сравнению с кошкой хромосомы мыши претерпели гораздо более значительные перестройки. Так, хромосома B1 кошки содержит фрагменты пяти, а хромосома D1 – четырех мышиных хромосом

млекопитающих по частоте *генетической рекомбинации* – перераспределения генов путем обмена участками парных хромосом. А, как известно, рекомбинация является главным поставщиком новых сочетаний генов, которые являются базой для естественного отбора, микро- и макроэволюционных процессов.

Оказалось, что по плотности *рекомбинационных событий*, т. е. обменов отдельными фрагментами цепочек ДНК на единицу длины хромосомы, кошка занимает первое место среди всех изученных млекопитающих. Среднее расстояние между точками рекомбинации





Кошки – чемпионы по частоте генетической рекомбинации, т. е. обмена участками парных хромосом при мейотическом делении клеток. На хромосомах кота, окрашенных флуоресцентными антителами, хорошо видны центромеры, которые дают сильный сигнал, и точки рекомбинации (сайты связывания белка MLN1), дающие более слабый сигнал. Обратите внимание, как близко на некоторых хромосомах друг от друга и от центромер расположены точки рекомбинации

### ГЕНЕТИЧЕСКАЯ РЕКОМБИНАЦИЯ КАК ИСТОЧНИК НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Рекомбинация происходит в первом делении мейоза – процесса, в результате которого после двух клеточных делений из одной обычной клетки образуются четыре половые, содержащие не двойной, а одинарный набор хромосом. При подготовке к первому делению гомологичные (парные) хромосомы сближаются и выравниваются по длине. В это время в их ДНК возникают множественные двуниевые разрывы. В воссоединении разорванных нитей ДНК активно участвует белок Rad51, который связывается со свободными концами разорванных ДНК и внедряет их в ДНК гомологичных хромосом, одновременно расплетая ДНК-мишень.

Найдя комплементарный участок, внедрившаяся нить ДНК с ним спаривается. Однако большая часть связок между ДНК разрезается и сшивается так, что восстанавливается исходное состояние цепей ДНК (безобменный путь). У всех исследованных млекопитающих (кроме кошки!) лишь менее десяти процентов связок сшивается крест-накрест (обменный путь). При этом ДНК одного из гомологов в пунктах обмена соединяется с ДНК другого. Это и есть точки рекомбинации.

Опознавательным знаком для точек рекомбинации служит белок MLN1, принадлежащий к семейству белков репарации, чья функция – исправлять ошибки спаривания ДНК, т. е. устранять неспаренные нуклеотиды. С помощью антител к MLN1, меченных флуоресцентными красителями, можно проанализировать частоту и распределение рекомбинационных событий по геному

у кошки равно 3,7 мкм (для сравнения: у мыши – 7,1 мкм, у человека – 6,0 мкм). При этом нижний предел этого расстояния составляет всего 0,05 мкм, т. е. на грани разрешения микроскопа.

Высокая плотность рекомбинации у кошки сопряжена с высокой эффективностью этого процесса. У всех других исследованных млекопитающих только небольшая (меньше 10 %) часть первичных связок между ДНК гомологичных хромосом сшивается крест-накрест, приводя к образованию рекомбинантных хромосом. У кошки доля связок, разрешаемых по рекомбинантному пути, составляет 25 %. То есть процесс рекомбинации у кошки организован более экономично, чем у других млекопитающих: при меньшем числе двуниевых разрывов ДНК он обеспечивает достаточно высокий уровень рекомбинации.

### Сиамская замена

Двадцать лет назад генетическая карта хромосом кошки содержала всего несколько десятков генов; сейчас их число приближается к двум тысячам. В том числе картированы и расшифрованы гены окраски и выявлены критические точки, мутации в которых приводят к ее изменениям.

Так, на одной из *соматических* (неполовых) хромосом локализованы две мутации по окраске. Мутация доминантной белой окраски, находящаяся в протоонкогене *c-kit*, нарушает способность к миграции у меланоцитов – предшественников пигментных клеток эмбриона. И поскольку меланоциты не успевают достигнуть вовремя кожи, пигмент не попадает в волосы.

В результате шерсть вырастает совершенно белой. Если же иногда меланоцитам все же удастся внедриться в волосные фолликулы, расположенные на голове кошки, то там появляются небольшие окрашенные участки. У носителей этой мутации количество меланоцитов, достигших сетчатки глаза, может различаться. Если их много, то глаза будут иметь нормальный желтый цвет, если очень мало – голубой.

В той же хромосоме находится ген, задающий рисунок окраса. Нормальный аллель (структурная форма) этого гена дает полосатую, тигровую окраску. Иногда эти полосы сплошные, иногда – разорванные. Известна полудоминантная мутация *абиссинский тэбби*. У гомозигот (т. е. у особей, имеющих

пару одинаковых аллелей) по этой мутации никаких полос на теле не обнаруживается: звери имеют однородную окраску. А вот у гетерозигот по этой мутации полосы располагаются на хвосте, морде и лапах. Рецессивная мутация в том же гене – *мраморный тэбби* – превращает поперечные полосы в завитки или разводы неправильной формы. Часто у таких котов по спине тянется широкая черная полоса.

При *альбицизме* – явлении, широко встречающемся у разных видов млекопитающих, – имеются мутации в гене, кодирующем фермент тирозиназу. При этом синтез фермента либо полностью блокируется, либо синтезируется дефектный фермент с измененной активностью.

У кошек описано несколько таких мутаций. У гомозигот по мутации *бирманского альбицизма* активность тирозиназы несколько снижена по сравнению с нормой. Причем степень подавления активности фермента зависит от температуры тела: при более низкой по сравнению с нормальной температурой он более активен. Именно поэтому у бирманских кошек более интенсивно окрашены участки шерсти на кончиках лап, хвоста, ушей, на носу, то есть в тех районах тела, где температура понижена.

То же самое можно сказать и относительно мутации *сиамского альбицизма*. Однако уровень депигментации при этом гораздо выше: у сиамских кошек шерсть на туловище, как правило, не имеет пигмента, а окраска сохраняется лишь на кончиках лап, хвоста, на ушах и на носу. Но даже и эти участки пигментированы слабее, чем у бирманских

Кошки, гомозиготные по мутации «абиссинский тэбби», имеют однородную окраску. Этот гордый красавец – самый дипломированный в мире абиссинский кот из питомника *Des Cavalier* (Москва). *Владельцы: И. Кудрявцева и В. Каланча*







кошек. Глаза, как правило, голубые из-за снижения количества пигмента в сетчатке.

Сейчас мы точно знаем молекулярную природу этих мутаций: они получаются благодаря замене в генной последовательности одного-единственного нуклеотида! У сиамских кошек в гене, ответственном за синтез тирозиназы, заменяется нуклеотид, стоящий в 422-й позиции от начала гена. У нормальных кошек там находится гуанин, у сиамских – аденин. В результате последовательность нуклеотидов, кодирующая аминокислоту аргинин, превратилась в последовательность, кодирующую глицин. Замена аргинина на глицин в белке тирозиназы привела к снижению его ферментативной активности при нормальной температуре тела.

У бирманских кошек аналогичное ослабление окраски на теле обусловлено заменой нуклеотида в 227-й позиции.

## Родственница лошади

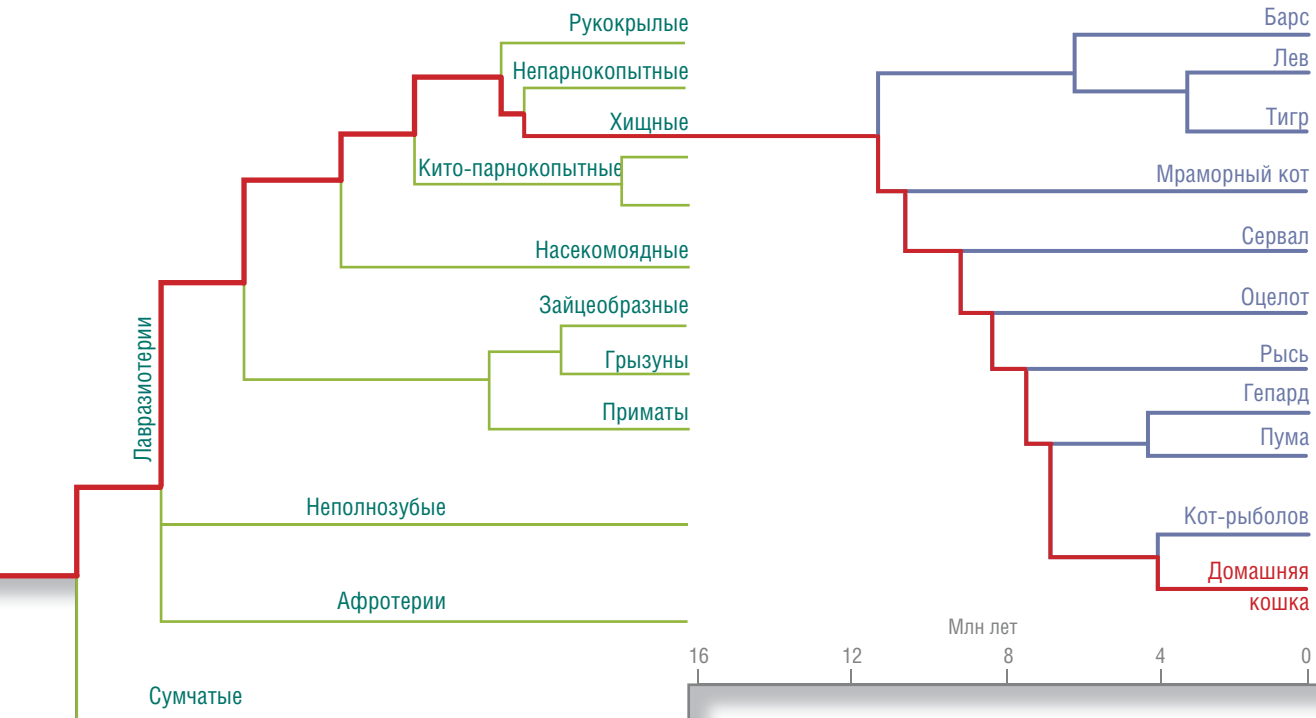
Детальный анализ геномов кошки и других млекопитающих привел к радикальному пересмотру всего родословного древа млекопитающих. До этого филогенетическое древо выглядело вовсе даже не как древо, а как куст, у которого все ветви – отряды – отходили от одного корня. Сейчас на нашем общем родословном древе мы можем различать последовательные ветвления.

Выделяются три главные ветви: *афротерии* (слоны, сирены, даманы, трубкозубы, златокроты и др.), *непол-*

*нозубые* (эндемики Южной Америки – броненосцы, ленивцы и муравьеды) и *лавразиотерии* (все остальные плацентарные млекопитающие). Эти три ствола образовались из-за раскола древнего суперконтинента Пангеи на Гондвану (современные Африка, Индия, Южная Америка, Антарктида и Австралия) и Лавразию (соответственно Евразия и Северная Америка). Гондвана затем раскололась на составляющие материки, причем первой отделилась Африка. На этом изолированном континенте и появился надотряд афротериев.

Интересующие нас кошки входят в отряд хищных, который принадлежит к ветви лавразиотериев, включающей наибольшее число видов. Дальнейшее ветвление приводит, в числе прочего, к хищно-копытно-рукокрылым млекопитающим. И как бы ни безумно выглядела эта группа, ее общее происхождение убедительно подтверждается молекулярными данными. Более того,

Современные тайские кошки – представители самого старого фенотипа сиамских кошек. Характерный окрас – темные конечности, хвост и «маска» на мордочке при светлом корпусе – один из видов альбинизма с частично подавленным синтезом пигмента, причиной которого является точечная мутация в гене, кодирующем фермент тирозиназу. На фото – помет тайских котят. Заводчик М. Шубина. Фото Е. Челябинской (Новосибирск)



Благодаря молекулярно-генетическим данным на общем родословном древе млекопитающих выделены последовательные ветвления. По: (Nishihara, Hasegawa & Okada, 2006)

эти же данные показывают, что дальнейшее ветвление внутри этой группы происходило вовсе не так, как можно было бы заключить из внешнего облика животных, ее составляющих.

Первыми отделились *кито-парнокопытные*. (Это не опечатка: именно так – кито-парнокопытные. В старом, «домолекулярном» древе китов выводили прямо от корня куста млекопитающих. Сейчас оказалось, что ближайшим родственником китов является бегемот). Другая ветвь – *пегасохищные* – ветвится на *непарнокопытных* (лошади, тапиры, носороги), *хищных* (кошки, собаки, медведи, моржи и др.) и *рукокрылых* (летучие мыши).

Порядок ветвления в пределах надотряда пегасохищных пока не вполне понятен, но есть указания на то, что первыми выделились рукокрылые, а уже потом произошло разделение непарнокопытных и хищных. Но что совершенно определено, так это то, что последний общий предок лошади и кошки существовал позже (т. е. ближе к нашему времени), чем последний общий предок лошади и коровы.

Родословное древо самих кошачьих было также существенно пересмотрено за последние 20 лет. Выясни-

Судя по филогенетическому древу семейства кошачьих, домашняя кошка появилась в Евразии около 5 млн лет назад. По: (Brien et al., 2008)

лось, что первое разделение этого семейства произошло около 11 млн лет назад в Азии, когда от него отделилась линия больших рычащих кошек (лев, тигр, леопард, ягуар и снежный барс). Многие виды, принадлежащие к этой группе, имеют практически идентичные хромосомные наборы. В природе они сохраняются как отдельные виды, но в неволе от них легко получить гибридное потомство. Многие зоопарки имеют тигрольвиц, лигров и т. д. И хотя большинство из них стерильно, сама возможность получения жизнеспособных гибридов между этими видами указывает на большое генетическое сходство рычащих кошек друг с другом.

Вторая группа, выделившаяся тоже в Азии, состоит из мраморного кота и азиатской золотистой кошки, ныне обитающих в Юго-Восточной Азии. От этой линии отделилась и мигрировала в Африку ветвь, к которой относится сервал, каракал и африканская золотистая кошка. Это произошло 6–10 млн лет назад, когда уровень мирового океана был довольно низким, и между Африкой и Азией существовала перемычка в районе современного Красного моря.

В это же время остальные кошки широко расселились по Азии, а часть их перешла по Берингийскому мосту



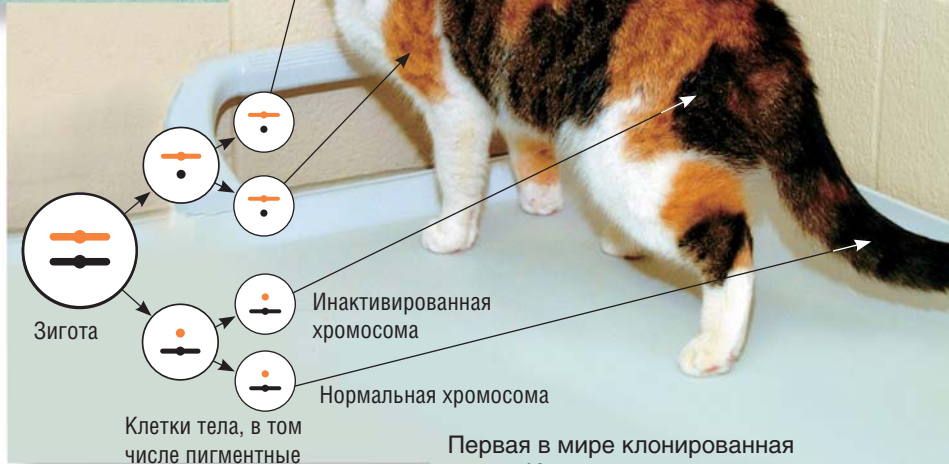


### ПОЧЕМУ У КОПИРКИ НЕТ РЫЖИХ ПЯТЕН?

Как известно, у кошек, как и других самок млекопитающих, в геноме присутствуют две X-хромосомы. Именно в них находится ген, отвечающий за окраску шерсти. У гена имеется два аллеля – рыжей и черной окраски.

У зиготы – клетки, образующейся при слиянии яйцеклетки и сперматозоида, – активны обе X-хромосомы. В ходе клеточных делений и последующей дифференцировки во всех клетках тела, в том числе в будущих пигментных клетках, одна из X-хромосом инактивируется. Если кошка гетерозиготна по гену окраски, то в одних клетках может инактивироваться хромосома, несущая аллель рыжей окраски, в других – несущая аллель черной окраски. Дочерние клетки строго наследуют состояние X-хромосомы. В результате формируется черепаховая окраска.

Очевидно, что при клонировании в ядре реконструированной яйцеклетки, взятом из обычной соматической клетки трехцветной кошки, не произошла полная реактивация выключенной X-хромосомы.



Первая в мире клонированная кошка Копирка не похожа ни на свою суррогатную полосатую мать (фото слева), ни на свой генетический оригинал черепахового окраса (фото справа) – у нее нет рыжих пятен, как положено кошкам этого генотипа.  
Фото Л. Вэдсворта

в Северную Америку. Именно там находят самые древние останки рыси, оцелота и пумы. Затем потомки североамериканцев мигрировали назад в Азию и затем в Африку, где дали начало евроазиатской рыси и африканскому гепарду. В конце плейстоцена (2–3 млн лет назад) образовался Панамский перешеек между Северной и Южной Америкой. В Южную Америку проникла линия оцелота и дала начало семи новым видам кошек. Туда же перебрались из Северной Америки пума и ягуар.

Разделение остальных азиатских кошек на отдельные роды и виды произошло в Евразии в течение последних 5 млн лет. Именно к этой группе принадлежит домашняя кошка.

### Сколько жизней у кошки?

Как известно, первым клонированным животным стала овца: знаменитая Долли родилась в 1996 г. Через пять лет на свет появилась первая клонированная кошка, метко названная СС (Carbon Copy) или, по-русски, Копиркой.

Оригиналом для копирования выбрали черепаховую (серо-рыжую) кошку с белым пятном по имени Радуга. Из ее яичника были выделены яйцеклетки и обычные соматические клетки. Из каждой яйцеклетки удалили ядро и заменили его ядром, выделенным из соматической клетки. После стимуляции электрошоком реконструированные яйцеклетки трансплантировали в матку серой полосатой кошки. От этой суррогатной матери и родилась Копирка (Shin et al, 2002).

По генотипу Копирка была точной копией Радуги, но вот по внешнему виду она отличалась от оригинала: у нее не было рыжих пятен. Авторы статьи в *Nature* довольно уклончиво объясняли это различие: «Характер пигментации у многоцветных животных определяется не только генетическими факторами, но факторами развития, не контролируемые генотипом».

Такое высказывание можно понимать как угодно. Я это понимаю так. В соматической клетке, из которой взято ядро для создания Копирки, была инактивирована одна из двух половых X-хромосом – та, которая как раз и несла аллель рыжей окраски. А, как известно, состояние X-хромосомы стойко передается в поколениях соматических клеток.

В случае с Копиркой поразительно то, что перенос ядра соматической клетки в яйцеклетку не привел к реактивации X-хромосомы. Следовательно, процедура клонирования не приводит к полному репрограммированию ядра. Может быть, с этим явлением связаны и проблемы со здоровьем и размножением у клонированных животных. Правда, Копирка на здоровье не жалуется. Ей сейчас уже 8 лет, а три года назад она стала счастливой матерью трех котят.

Компания *Genetic Savings & Clone*, финансировавшая создание Копирки, попыталась сделать на этом бизнес. К сожалению, клиент не пошел: удалось продать только двух клонированных домашних любимцев (за 50 и 32 тыс. долл.), и на этом дело закончилось.

Однако эстафету подхватили в Южной Корее: первая кошка была клонирована там в 2004 г. Корейские исследователи рассматривали ее клонирование не как самоцель, а как промежуточный этап в решении другой, гораздо более амбициозной задачи.

Их интересовало получение GM (генетически модифицированных) кошек. Для этого они выделили клетки соединительной ткани – фибробласты – из уха белого ангорского кота. Фибробласты культивировали в питательной среде, в которую был добавлен мобильный

генетический элемент, содержащий ген, который кодировал красный флуоресцентный белок.

После того как мобильный элемент проник в ядра фибробластов и встроился в хозяйскую ДНК, эти ядра выделили и перенесли в яйцеклетки, из которых предварительно удалили собственные ядра. Из этих реконструированных яйцеклеток развились два GM котенка, у которых красный флуоресцентный белок синтезируется практически во всех клетках тела. В результате под ультрафиолетовым излучением эти коты светятся мистическим красным светом (Yin et al., 2008). В статье, опубликованной в 2008 г. в журнале *Biology of Reproduction*, особенно интригует последняя фраза: «Данная технология будет полезна для направленного создания дизайнерских котов».

Трудно представить, сколько будут стоить подобные дизайнерские GM коты и кому они могут понадобиться. При этом меня ничуть не пугают генетически модифицированные кошки. Ведь если подумать хорошенько, то все кошки в мире были генетически модифицированы за долгие поколения естественного и искусственного отбора, которому подвергались их предки.

*Р.С. Памятуя о последствиях своей научно-популярной деятельности, сообщаю, что котов не клонирую, генетически не модифицирую, рекомендаций по случке не даю и котенка в мои руки прошу не предлагать.*

#### Литература

- Бородин П. М. *Этюды о мутантах*. – М.: Знание, 1983  
 Бородин П. М., Рувинский А. О. *Генетика кошки*. – Новосибирск: Наука, 1992  
 Бородин П. М. *Кошки и гены*. – ЗАО Зоосалон, 1995.  
 Бородин П. М. *Кошки, гены и география*. // *Химия и жизнь*. – 1979. № 4. С. 40–46  
 Бородин П. М. *Кошки и гены: десять лет спустя*. // *Химия и жизнь*. – 1989. № 4. С. 40–45  
 Shin T, Kraemer D, Pryor J, Liu L, Rugila J, Howe L et al. *A cat cloned by nuclear transplantation*. // *Nature*. – 2002. V. 415(6874). – P. 859.

Работа по анализу рекомбинации у кошек выполнена при поддержке гранта РФФИ № 04-04-48024-а

Автор и редакция благодарят И. Бодунову (Клуб любителей кошек «Азия», Новосибирск), М. Вестузину и Л. Вэдсворта (Texas A&M College of Veterinary Medicine, College-Station) за помощь в подготовке иллюстраций