

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОДНОРОДНОСТЬ ПОДВИДОВ КАМЕННОГО ГЛУХАРЯ *Tetrao parvirostris parvirostris* Bonaparte, 1856 И *T. p. kamtschaticus* Kittlitz, 1858 (Tetraonidae, Aves) ПО МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ И ЯДЕРНОЙ ДНК

© 2020 г. Л. Н. Спиридонова¹, *, Е. Г. Лобков², С. В. Шедько¹, А. П. Крюков¹

¹Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, 690022 Россия

²Камчатский государственный технический университет, Петропавловск-Камчатский, 683003 Россия

*e-mail: spiridonova@biosoil.ru

Поступила в редакцию 22.04.2019 г.

После доработки 04.06.2019 г.

Принята к публикации 24.06.2019 г.

Впервые проведено секвенирование полного митохондриального генома четырех особей двух подвидов каменного глухаря *Tetrao parvirostris parvirostris* (материковая популяция) и *T. p. kamtschaticus* (п-ов Камчатка), сем. Tetraonidae. Генетическая дивергенция между материковым и камчатским подвидами составила 0.1% и находится на уровне индивидуальной изменчивости. На фоне высокого гаплотипического разнообразия выявлен низкий нуклеотидный полиморфизм мтДНК и показано отсутствие межподвидовой генетической дифференциации, что может отражать молодость камчатского изолята и консервативность митохондриального генома для вида в целом. Анализ фрагмента ядерного гена *OCA2*, связанного с окраской и кодирующего транс-мембранный Р-белок, выявил идентичность материкового и камчатского подвидов. Такое отсутствие дивергенции по митохондриальному и ядерному маркерам между материковой и камчатской популяциями каменного глухаря противоречит их морфологическим отличиям. Появление изолированной популяции каменного глухаря на Камчатке — вероятно следствие сокращения ранее большего ареала материковой популяции с образованием настоящего разрыва либо недавней инвазии с материка.

Ключевые слова: каменный глухарь, *Tetrao parvirostris*, митохондриальный геном, ген *OCA2*, внутривидовая изменчивость.

DOI: 10.31857/S001667582004013X

Каменный глухарь представлен на Камчатке эндемичным для полуострова подвидами *Tetrao parvirostris kamtschaticus* Kittlitz, 1858. Он хорошо отличается морфологически от других подвидов, независимо от того, сколько и где в границах видового ареала их выделять. Эти отличия сводятся, прежде всего, к более светлой окраске оперения камчатских птиц: белые партии в их оперении более обширные и развиты в наибольшей степени. Даже с учетом индивидуальной изменчивости если окраска оперения птиц, принадлежащих *T. p. kamtschaticus* и другим подвидам, оказывается сходной на одних перьях или участках тела, то всегда сильно отличается на других именно редукцией пигментов у камчатских особей. Кроме того, у камчатских птиц заметна тенденция к более крупным размерам тела [1].

Ареал камчатского каменного глухаря представлен географическим изолятом в границах п-ова Камчатка (рис. 1). Он регулярно населяет высокоствольные леса к северу до широт рек Ка-

рага и Шаманка [1, 2]. Еще севернее известны единичные встречи в бассейне Тымлата, а ранее указывалось на возможность встречи даже в бассейне Вывенки [3], хотя уже многие годы подтверждения тому нет.

Как известно [4, 5], каменный глухарь — таежный вид, ареал которого в общих чертах совпадает с распространением, главным образом, светлохвойных, прежде всего лиственничных и смешанных с лиственницей лесов. В границах п-ова Камчатка каменный глухарь гнездится в лесах разного облика. В бассейне р. Камчатка он населяет в основном хвойные и смешанные леса из лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi*) и ели аянской (*Picea ajanensis*), сформировавшиеся здесь относительно недавно, буквально за последние несколько тысяч лет в форме “хвойного острова” [6], а по современным данным [7] даже менее того — около полутысячи лет назад. В восточных и западных районах полуострова он населяет только леса из каменной (*Betula ermanii*) и плосколистной (*Betu-*

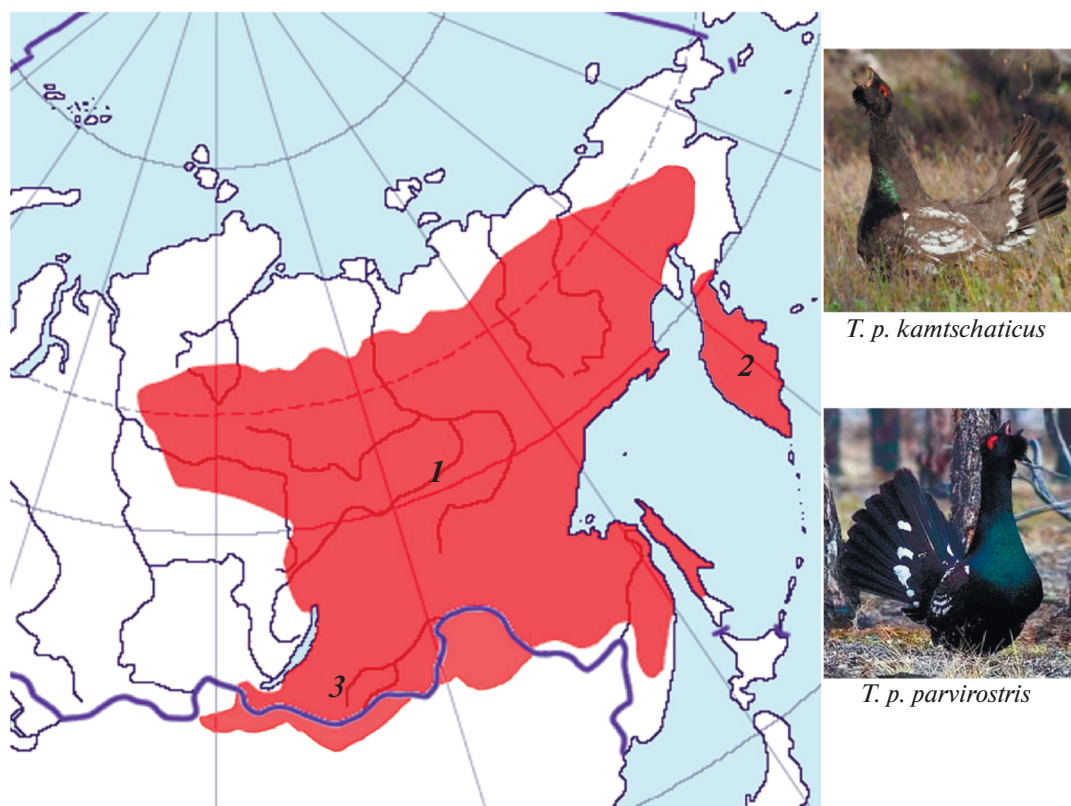


Рис. 1. Ареал подвидов каменного глухаря (по интернет-ресурсу <http://www.birds-online.ru/> с авторскими исправлениями): 1 — *T. p. parvirostris* (фото, http://xn--80afahik1bacv9b3i.xn--p1ai/taxon/380/kamennyj_gluhar/); 2 — *T. p. kamtschaticus* (фото Е. Говоровой; Природный парк “Налычево”, Камчатка); 3 — *T. p. stegmanni*.

la platyphylla) берез, так как хвойных древостоев в этой части Камчатки просто нет (за исключением крошечной рощи пихты камчатской *Abies gracilis* площадью 23 га в низовье р. Новый Семячик). Пойменных лесов, всегда влажных, камчатский каменный глухарь на Камчатке избегает.

Корякское нагорье, Парапольский дол и Пенжинский хребет, лежащие к северу от п-ова Камчатка, образуют область дизъюнкции ареала. Далее к северо-западу каменный глухарь появляется только в верхней части бассейна р. Пенжины, где произрастают лиственничники из *Larix dahurica*, заходящие сюда со стороны бассейнов Колымы и Анадыря. Эти леса образуют на Пенжине восточную границу лиственничных редколесий, характерных для обширных регионов Восточной Сибири. Здесьняя популяция каменного глухаря принадлежит уже номинативному подвиду *Tetrao parvirostris parvirostris* Bonaparte, 1856 [8], область распространения которого лежит к западу от Камчатки и занимает большую часть ареала вида на континенте. Основная часть популяции каменного глухаря в бассейне Пенжины сосредоточена именно в границах произрастания лиственничных и смешанных с лиственницей лесов. За

их пределами есть информация о возможных встречах с глухарями в долине р. Белой [8].

Учитывая вышесказанное, представляет большой интерес определение генетических различий между камчатским каменным глухарем и его номинативной формой. Это важно, прежде всего, для понимания генетических основ известного в орнитологии феномена, называемого “подвидовым эндемизмом в авифауне Камчатки” [1, 2, 9–13 и др.], суть которого в том, что большинство эндемичных камчатских подвидов отличаются той или иной степенью депигментации оперения [1]. Кроме того, это позволило бы уточнить молекулярными методами таксономический статус верхнепенжинской популяции вида, принадлежность которой к номинативной расе по морфологическим признакам не вызывает сомнений. Поставленные задачи решались молекулярно-генетическими методами с применением маркеров митохондриальной и ядерной ДНК.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор образцов тканей камчатского каменного глухаря проводился в разных районах п-ова Камчатка и бассейна Пенжины. Для анализа полных

митохондриальных геномов и ядерного гена *OCA2* двух подвидов каменного глухаря использованы по две особи каждого подвида: *T. p. parvirostris* (верховья р. Пенжины, № 2318, 2528); *T. p. kamtschaticus* (долина р. Камчатки, № 1-1; юг Камчатки, Елизовский р-н, № 2317). ДНК выделяли из образцов мышечной ткани, фиксированной в 96%-ном этаноле, с помощью набора QIAgenDNeasy® TissueKit (Qiagen, Inc.) по методике производителя.

Секвенирование митохондриальных геномов проведено методом пиросеквенирования на Roche GS Junior. Приготовление быстрой библиотеки с лигированными адаптерами, проведение эмульсионной ПЦР, секвенирование с реагентами GS Junior Titanium Series выполнялись согласно инструкциям фирмы-изготовителя прибора и реактивов — 454 Life Science Corp., Roche Company, Branford, CT 06405, США. Все митогеномы были прочитаны со средним покрытием $\times 300$. Нуклеотидные последовательности собирали с помощью программы GS De Novo Assembler (<http://454.com/products/analysis-software/index.asp>).

В дополнение к митохондриальной ДНК использован ядерный ген *OCA2*, отвечающий за синтез интегрального мембранного *P*-белка, который переносит тирозин в меланосомы и может влиять на окраску оперения. Синтез фрагмента ядерного гена *OCA2* длиной около 1100 пн проводился с праймерами *OCA2*₁₄₇₀-Fw (5'-TTATGGT-TACTGGAGTAAAGAGCAG-3') и *OCA2*₁₆₅₉-Rv (5'-CCATATTTTCAGAGACTGGATTCT-3') в 20 мкл реакционной смеси, содержащей 20 нг ДНК, 1 $\times$ Taq M green Master mix (АлкорБио) и пять пикомолей каждого праймера. Программа амплификации: 95°C — 15 мин; 35 циклов синтеза фрагмента: 95°C — 30 с, 54°C — 20 с, 72°C — 60 с; 72°C — 30 мин. Продукты амплификации были использованы для циклического секвенирования с набором реагентов ABI PRISM® BigDye™ Terminator v. 3.1. Реакцию присоединения метки проводили с теми же праймерами. Результаты прочитывали на автоматическом лазерном секвенаторе ABI PRISM 3500 (Applied Biosystems, США/Hitachi, Япония). Секвенирование по обоим маркерам выполнено на приборной базе ЦКП “Биотехнология и генетическая инженерия” ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, г. Владивосток. Полученные последовательности митохондриальной ДНК и гена *OCA2* депонированы в базу данных GenBank NCBI (№ 2318 — MK820675, MK881595; 2528 — MK820678, MK881596; 1-1 — MK820676, MK881593; 2317 — MK820677, MK881594 соответственно).

Прямые и обратные последовательности фрагмента гена *OCA2* были собраны в пакете программ Staden 1.53 [14] и выровнены в программе ClustalW, предложенной в MEGA7 [15]. Для анализа гаплотипического (*H*) и нуклеотидного (π)

разнообразия [16] митохондриальной ДНК использовали программу DnaSP 5.0 [17]. Количество нуклеотидных замен определено по методу MCL (Maximum Composite Likelihood) по всем позициям кодонов, включающим транзиции и трансверсии. Нуклеотидные замены и скорость замещения были посчитаны по модели GTR-G-I (General Time Reversible + G + I) (BIC = 174252.067), реализованной в MEGA7. Генетические связи гаплотипов анализировали методом ML. Достоверность ветвей филогенетического дерева тестировали при 500 репликациях. Для сравнительного анализа из Генбанка были взяты полные митогеномы следующих представителей сем. Тетеревиные: *Tetrao urogallus aquitanicus* MG583885; *Lyrurus tetrix* KF955638; *Lagopus lagopus* KX609784; *Lagopus muta* KX609785; в качестве внешней группы использованы *Bonasa (Tetrastes) bonasia* FJ752435 и *Tetrastes sewerzowi* NC_025318. Кроме того, дополнительно из Генбанка были использованы последовательности контрольного региона трех образцов каменного глухаря (AF532462 *T. p. kamtschaticus* (Камчатка), *T. p. parvirostris* AF532463 (Магадан) и AF532464 (Хабаровск)) и 10 образцов шести подвидов близкородственного обыкновенного глухаря *Tetrao urogallus* из разных мест обитания (AF532465 *T. u. uralensis* (Урал); AF532466 *T. u. lonnbergi* (Мурманск); AF532467 *T. u. pleskei* (Тверь); AJ297154 *T. u. urogallus* (Швеция); AY750945, AY750947, AY750948, MG583885 *T. u. aquitanicus* (Испания, Пиренеи); AY750939, AY750940 *T. u. cantabricus* (Испания, Кантабрийские горы)). Подвидовая принадлежность некоторых образцов была определена по местам сбора.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенного секвенирования впервые получены полные митогеномы (16685–16696 пар нуклеотидов) для двух подвидов *T. parvirostris*. Структура (количество и расположение кодирующих генов) митогенома каменного глухаря соответствует данным для видов семейства Tetraonidae, хранящимся в Генбанке. Анализ митогеномов *parvirostris* и *kamtschaticus* выявил низкую нуклеотидную изменчивость, а обнаруженные полиморфные сайты (всего 32 замены, из которых 29 уникальные и 3 парсимони-информативные) у этих подвидов перекрываются (табл. 1). Все особи несут уникальные гаплотипы ($Hd = 1 \pm 0.177$), однако их нуклеотидное разнообразие имеет низкое значение ($\pi = 0.00114 \pm 0.00027$), что указывает на близкородственные связи исследованных птиц материковой и камчатской популяций. Необходимо отметить, что индивидуальные различия исследованных птиц превышают межподвидовые значения.

Наличие в Генбанке последовательностей контрольного региона мтДНК для обыкновенно-

Таблица 1. Полиморфные сайты митогеномов *T. parvirostris* с указанием позиций в геноме

[10 20 30]	
	11111111111111
	445555566778888990122222223445
	76945888053813476870000088990277
	70504555215382916564355500676893
	44676234032204810771924712479575
2318_ <i>parvirostris</i>	CAGTCACATAATGCTCGCCGCCCTCCCCACG
2528_ <i>parvirostris</i>	..ACTGACG...AT.TAT.AT...CAT.TG.A
1-1_ <i>kamtschaticus</i>	..AC.....GC.....T.....T...
2317_ <i>kamtschaticus</i>	TGAC.....G....C..TTATTAT..TAT.T.

го глухаря *Tetrao urogallus* позволило провести сравнение двух видов глухарей и их внутривидовой изменчивости. В табл. 2 представлены попарные генетические дистанции между каменным глухарем, обыкновенным глухарем и родами семейства Tetraonidae. Межподвидовые дистанции каменного глухаря оказались на уровне индивидуальных отличий с минимальными значениями (0.1–0.2%). Такая же ситуация наблюдается между подвидами обыкновенного глухаря *uralensis*, *pleskei* и *lonnbergi* (0–0.2%), за исключением двух испанских изолятов *aquitanicus* и *cantabricus*, которые дифференцированы от других подвигов глухаря (0.7–1.3%). Несмотря на это, различия между гаплотипами мтДНК птиц из этих изолятов близки к вышеприведенным межподвидовым значениям (0.3%). Дивергенция между двумя видами глухарей (3.2–3.7%) оказалась на порядок выше межподвидовых значений. Филогенетиче-

ский анализ митохондриальных геномов обнаружил более близкую связь каменного глухаря с тетеревом-косачем *L. tetrix* (4.7%), чем последнего с обыкновенным глухарем (5.7–6.2%). Такая же ситуация оказалась по различиям митогеномов *T. parvirostris* и *T. urogallus* с родом *Lagopus* (куропатки) (8.5 и 8.9% соответственно). Наибольшие отличия выявлены для митогеномов родов *Tetrao* и *Tetrastes*, генетическая дистанция между ними составила в среднем 12–14%. Эти соотношения соответствуют общепринятым в орнитологии представлениям по систематике семейства Tetraonidae.

Для реконструкции филогенетических отношений использованы образцы с полными митохондриальными геномами совместно с образцами, для которых прочитан только контрольный регион (CR) (рис. 2). Представленное дерево показывает, что этот митохондриальный маркер так же хорошо, как и полный митохондриальный геном, во всех случаях достоверно (100%) разделяет все проанализированные виды тетеревиных. Реконструкция связей иллюстрирует обособление всех представленных видов. Образцы каменного глухаря образуют единый кластер гаплотипов с высокой статистической поддержкой (100%). Этот кластер объединяет не только образцы из Камчатки и Пенжины, но и более южные материковые образцы из Магадана и Хабаровска. Различия между гаплотипами минимальны и обусловлены единичными мутациями.

Несколько иная ситуация наблюдается у обыкновенного глухаря, у которого выделяется

Таблица 2. Попарные генетические *p*-дистанции между видами и подвидами тетеревиных птиц по данным полной последовательности и контрольному региону митохондриальной ДНК

Вид/подвид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1. <i>T. p. parvirostris</i>	—											
2. <i>T. p. kamtschaticus</i>	0.002	—										
3. <i>T. u. aquitanicus</i>	0.032	0.033	—									
4. <i>T. u. uralensis</i>	0.036	0.036	0.011	—								
5. <i>T. u. pleskei</i>	0.037	0.037	0.013	0.002	—							
6. <i>T. u. lonnbergi</i>	0.036	0.036	0.011	0.002	0.000	—						
7. <i>T. u. urogallus</i>	0.037	0.037	0.007	0.016	0.018	0.016	—					
8. <i>T. u. cantabricus</i>	0.032	0.033	0.003	0.01	0.012	0.01	0.007	—				
9. <i>L. tetrix</i>	0.047	0.047	0.058	0.061	0.062	0.061	0.061	0.057	—			
10. <i>L. lagopus</i>	0.086	0.086	0.086	0.088	0.087	0.088	0.089	0.085	0.09	—		
11. <i>L. muta</i>	0.084	0.084	0.089	0.092	0.091	0.092	0.093	0.089	0.094	0.046	—	
12. <i>T. bonasia</i>	0.122	0.121	0.136	0.133	0.135	0.133	0.138	0.135	0.122	0.13	0.131	—
13. <i>T. sewerzowi</i>	0.12	0.119	0.134	0.135	0.137	0.135	0.138	0.134	0.123	0.131	0.132	0.045

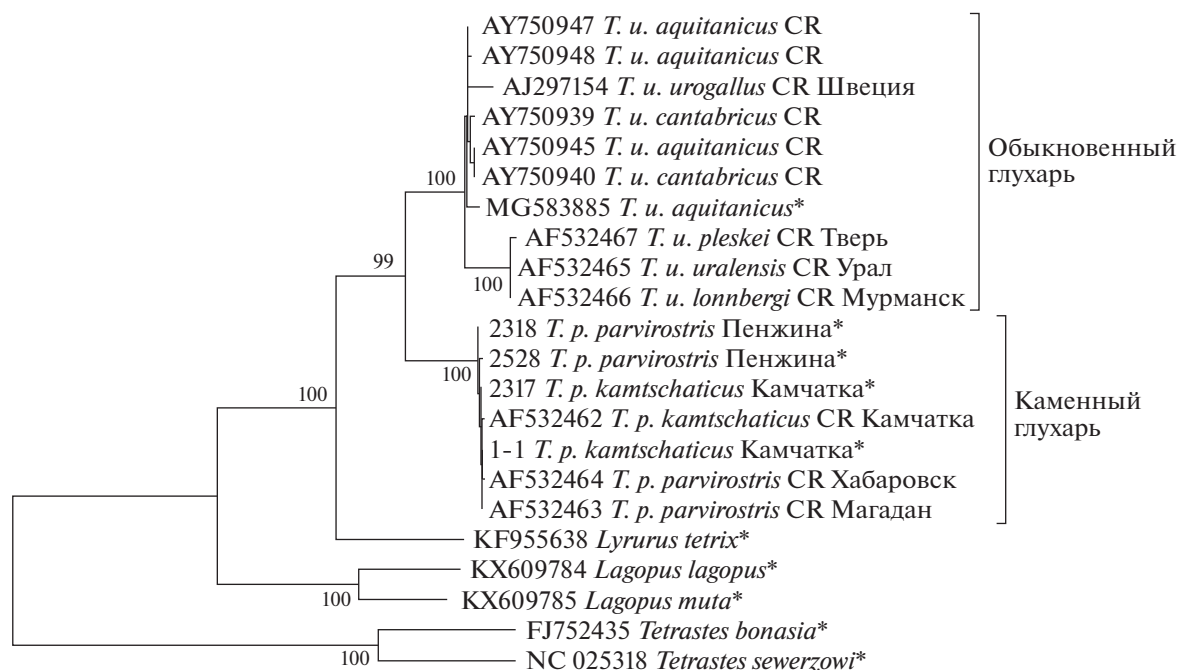


Рис. 2. Филогенетические отношения некоторых представителей семейства Tetraonidae, реконструированные по данным полных митогеномов (*) и контрольных регионов (CR) методом максимального правдоподобия. В узлах ветвлений приведены значения бутстреп-поддержки более 95%.

филогеографическая структура с двумя филогенетическими линиями: западно-европейской (*aquitanicus*—*cantabricus*—*urogallus*) и восточно-европейской (*uralensis*—*pleskei*—*lonnbergi*). Первая филогруппа представлена почти не различающимися образцами от двух изолированных подвидов из Испании и образцом от номинативного подвида из Швеции, дивергировавшим несколько сильнее. Вторая филогруппа гомогенна и соответствует трем подвидам из северной и восточной Европы. В целом этот вид демонстрирует разные уровни внутривидовой дифференциации, что соответствует более обширному ареалу и предположительно более длительному времени его формирования, чем для камчатского подвида каменного глухаря. Необходимо также отметить, что наличие изолятов и обширные ареалы у этих видов обнаружили разную картину становления видовых ареалов, но, несмотря на это, межподвидовые генетические дистанции в филогруппах обоих видов имеют одинаково низкие значения.

Тетерев *L. tetrix* образует сестринский таксон по отношению к глухарям. Представители родов *Tetrastes* и *Lagopus* формируют обособленные монофилетические кластеры. Более подробное рассмотрение филогенетических связей в семействе тетеревиных не входило в задачи настоящей работы.

Полные митохондриальные геномы каменного глухаря ранее не были описаны, а его часть — контрольный регион — использован в несколь-

ких работах по филогении тетеревиных. В них попутно не выявлено различий между теми же двумя подвидами по образцам из Камчатки, Магадана и Хабаровска [18]. Лишь межвидовые сопоставления для построения филогений проведены по трем [19] и пяти митохондриальным генам [20].

В дополнение к анализу митохондриальной ДНК нами проанализированы последовательности фрагмента ядерного гена *OCA2* (1097 пн), участвующего в переносе меланина в меланосомах, у четырех образцов каменного глухаря. Анализ фрагмента ядерного гена *OCA2* не выявил подвидоспецифичных признаков у исследованных образцов. Обе птицы с верховьев р. Пенжины и одна с юга Камчатки по этому маркеру оказались идентичными гетерозиготами, на одном из аллелей выявлена только одна транзиция Т/С. Особь с долины р. Камчатка (№ 1-1) оказалась гомозиготой по этому фрагменту. Это свидетельствует о высокой консервативности выбранного фрагмента гена *OCA2*, несмотря на то что в его состав входят как кодирующие, так и некодирующие участки.

Митохондриальная ДНК издавна служит надежным маркером для решения разнообразных популяционно-генетических и таксономических задач на уровне от подвидового до родового. Благодаря быстрому накоплению мутаций в мтДНК их количество часто служит показателем дивергенции и свидетельством предшествующей изоляции. До недавних пор в анализах использовались один

или несколько генов либо участков мтДНК, но в последнее время совершенствование методик молекулярной генетики позволяет получать и сопоставлять полные последовательности митогеномов. При этом разрешающая способность маркера существенно увеличилась. Поэтому даже единичные образцы от каждого подвида, проанализированные нами, дают достоверную оценку сходства или различия геномов. В данном случае различий между камчатским и номинативным материковым подвидами каменного глухаря не обнаружено. Оба подвида образуют единый кластер на филогенетическом дереве (рис. 2) и не имеют подвидоспецифических признаков. Сопоставление двух видов глухарей по анализу отдельного участка мтДНК (CR) подтверждает их монофилетическое происхождение, но демонстрирует разную внутривидовую структуру, отражающую пути микроэволюции. Используемый дополнительно к мтДНК ядерный ген *OCA2* также не обнаружил различий между подвидами каменного глухаря. Полученные результаты свидетельствуют о их несомненной близости и относительной молодости камчатского подвида каменного глухаря, что подтверждает приведенные в статье палеогеографические и палеоботанические данные по недавнему формированию камчатских лесов.

Выражаем глубокую признательность камчатским охотникам В.В. Смирнову, П.П. Сычеву и Ю.Ф. Муляру за сбор и доставку образцов глухарей с п-ова Камчатка и бассейна р. Пенжина. Результаты получены с использованием оборудования ЦКП “Дальневосточный вычислительный ресурс” ИАПУ ДВО РАН (<https://www.cc.dvo.ru>).

Работа выполнена при поддержке программы Дальний Восток Президиума ДВО РАН, грант № 18-4-031.

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лобков Е.Г. Камчатка как локальный центр формирования у птиц // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Диалог — МГУ, 1999. Вып. 1. С. 5–23.
2. Лобков Е.Г. Гнездящиеся птицы Камчатки. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 292 с.
3. Куренцов А.И. Зоогеография Камчатки // Фауна Камчатской области: Тр. Камчатской комплексной экспедиции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 4–60.
4. Потапов Р.Л. Отряд Курообразные (Galliformes). Семейство тетеревиные (Tetraonidae). Л.: Наука, 1985. 638 с.
5. Потапов Р.Л. Каменный глухарь — *Tetrao urogalloides* Middendorff, 1851 // Птицы СССР. Курообразные, журавлеобразные. Л.: Наука, 1987. С. 186–197.
6. Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии: опыт трансконтинентальной корреляции этапов развития растительности и климата: к X Конгрессу INQUA (Великобритания, 1977): моногр. / Под ред. Хотинского Н.А. М.: Наука, 1977. 198 с.
7. Dirksen V., Dirksen O., Diekmann B. Holocene vegetation dynamics and climate change in Kamchatka Peninsula, Russian Far East // Rev. Palaeobotany and Palynology. 2013. V. 190. P. 48–65. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2012.11.010>
8. Лобков Е.Г. Птицы бассейна реки Пенжины // Орнитология. М.: МГУ, 2011. Вып. 36. С. 39–102.
9. Stejneger L. Results of ornithological explorations in the Commander Islands and in Kamchatka // Bull. U. S. Nat. Museum. 1885. 29. 382 p.
10. Бианки В.В. Отчет о командировке в Камчатку в 1908 году // Изв. Импер. акад. наук. 1909. 1(6). С. 23–52.
11. Аверин Ю.В. Птицы Камчатского полуострова: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1958. 22 с.
12. Портенко Л.А. Очерк фауны птиц Корякского нагорья // Проблемы орнитологии. Львов, 1964. С. 57–66.
13. Лобков Е.Г. Птицы Камчатки (география, экология, стратегия охраны): Докт. дис. М.: МПГУ, 2003. 60 с.
14. Bonfield J.K., Smith K.F., Staden R. A New DNA Sequence Assembly Program // Nucl. Acids Res. 1995. V. 23. P. 4992–4999.
15. Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: Molecular evolutionary genetic analysis version 7.0 for bigger datasets // Mol. Biol. Evol. 2016. V. 33. P. 1870–1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
16. Nei M. Molecular Evolutionary Genetics. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1987. 512 p.
17. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. V. 25. P. 1451–1452. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
18. Drovetski S.V. Molecular phylogeny of grouse: individual and combined performance of W-linked, autosomal, and mitochondrial loci // Syst. Biol. 2002. V. 51. № 6. P. 930–945. <https://doi.org/10.1080/10635150290156033>
19. Dimcheff D.E., Drovetski S.V., Mindell D.P. Phylogeny of Tetraonidae and other galliform birds using mitochondrial 12S and ND2 genes // Mol. Phyl. Evol. 2002. V. 24. P. 203–215. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00230-0](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00230-0)
20. Lucchini V., Hoglund J., Klaus S. et al. Historical biogeography and a mitochondrial DNA phylogeny of grouse and ptarmigan // Mol. Phyl. Evol. 2001. V. 20. № 1. P. 149–162. <https://doi.org/10.1006/mpev.2001.0943>

**Genetic Homogeneity of the Black-Billed Capercaillie Subspecies
Tetrao parvirostris parvirostris Bonaparte, 1856 and *T. p. kamtschaticus* Kittlitz, 1858
(Tetraonidae, Aves) Based on the Mitochondrial and Nuclear DNA Data**

L. N. Spiridonova^{a, *}, E. G. Lobkov^b, S. V. Shedko^a, and A. P. Kryukov^a

^a*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity,
Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia*

^b*Kamchatka State Technical University, Petropavlovsk-Kamchatsky, 683003 Russia*

^{*}*e-mail: spiridonova@biosoil.ru*

Sequencing the complete mitochondrial genome of four individuals of two subspecies of Black-billed Capercaillie *Tetrao parvirostris parvirostris* (mainland population) and *T. p. kamtschaticus* (Kamchatka peninsula), family Tetraonidae, was arranged for the first time. Genetic divergence between mainland and Kamchatka subspecies was estimated as 0.1% that corresponds to the level of individual variability. Compared to high haplotype diversity, a low nucleotide polymorphism of mtDNA was revealed and absence of intersubspecies genetic differentiation was shown. Such absence may reflect the youth of the Kamchatka isolate and/or conservation of the mitochondrial genome for the species as a whole. Analysis of a fragment of the nuclear gene *OCA2*, encoding the trans-membrane *P*-protein and affecting the coloration, revealed the identity of the subspecies of mainland and Kamchatka. Such a clear lack of divergence by mitochondrial and nuclear markers between the mainland and Kamchatka populations of the Capercaillie contradicts to their morphological differences. Appearance of an isolated population of the Black-billed Capercaillie in Kamchatka was probably caused by either shrinking of the mainland part of formerly large range of the species that created the gap, or recent invasion from the mainland.

Keywords: capercaillie, *Tetrao parvirostris*, mitochondrial genome, *OCA2* gene, intraspecific variation.