

УДК 597.552.51.575.86

ПРОИСХОЖДЕНИЕ, ФИЛОГЕНИЯ И ТАКСОНОМИЯ ЛЕНКОВ РОДА *BRACHYMYSTAX* (SALMONIDAE): ИМЕЮЩИЕСЯ ДАННЫЕ, ИХ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ, НЕРЕШЁННЫЕ ПРОБЛЕМЫ

© 2024 г. А. Г. Осинов^{1, *}

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: a-osinov@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.06.2023 г.

После доработки 15.11.2023 г.

Принята к публикации 23.11.2023 г.

На основании анализа 30 аллозимных локусов и двух фрагментов (411 и 987 пар нуклеотидов) контрольного района митохондриальной ДНК рассмотрены репродуктивные и филогенетические взаимоотношения ленков рода *Brachymystax*. Подтверждено наличие трёх филогенетических групп ленка: тупорылого и острорылого с территории России и сопредельных стран, а также циньлинского из Китая и Южной Кореи. Предполагается, что центром происхождения рода *Brachymystax* было Приморье и тупорылый ленок этого региона наиболее близок к предковой форме. Современные предположения по таксономическому статусу разных форм ленка противоречивы как по числу видов (от одного до пяти), так и по их составу. Наиболее обосновано выделение двух-трёх видов в роде *Brachymystax*. Указаны основные проблемы, которые необходимо решить для уточнения филогении и таксономии представителей этого рода.

Ключевые слова: аллозимы, митохондриальная ДНК, филогения, морфотипы, таксономия, *Brachymystax*, центр происхождения.

DOI: 10.31857/S0042875224030014 **EDN:** DSIGCZ

Согласно генетическим и молекулярным данным, роды *Brachymystax* и *Hucho* (без *Parahucho*) являются сестринскими таксонами (Осинов, 1991; Phillips et al., 1995) и эта клада расположена у основания филогенетического дерева Salmoninae (Phillips, Oakley, 1997; Осинов, Лебедев, 2004; Alexandrou et al., 2013; Lecaudey et al., 2018). В роде *Brachymystax* долгое время выделяли только один вид *B. lenok* (Pallas) (Берг, 1948; Мина, 1986). Многие авторы указывали на высокую морфологическую изменчивость у ленка и на возможное наличие двух и более видов. Например, Беседнов и Кучеров (1972) выявили существенные различия по меристическим и пластическим признакам между острорылой и тупорылой формами ленка бассейна р. Амур. Авторы тупорылую форму идентифицировали как *B. lenok* (Pallas), а острорылую – как *B. tumensis* (Mori). Впоследствии тупорылая и острорылая формы ленка из бассейна Амура были переименованы соответственно в *B. savinovi* и *B. lenok* (Кифа, 1976). Следует отметить, что дискуссии по поводу таксономического статуса разных форм ленка и их видовых названий начались

значительно раньше и продолжаются до сих пор (Берг, 1948; Мина, 1986; Шедько С., Шедько М., 2003; Kottelat, 2006; Шедько, 2012).

Длительное время было непонятно, являются ли два основных морфотипа ленка (острорылый и тупорылый), которые были выявлены в разных речных бассейнах, примером параллельной изменчивости или они представляют собой две филогенетические линии вида. Например, гипотеза встречного расселения, которая была предложена для объяснения клинальной изменчивости по некоторым морфологическим признакам у двух форм ленка, предполагала их монофилию (Алексеев и др., 1986). Впоследствии монофилия двух форм ленка была подтверждена данными анализа аллозимов (Осинов и др., 1990; Осинов, 1993), микросателлитов и митохондриальной ДНК (мтДНК) (Froufe et al., 2008). Использование генетических маркеров позволило прояснить многие вопросы, связанные с репродуктивными и эволюционными взаимоотношениями между разными популяциями и формами ленка. Тем не менее начали появляться и первые противоречия между данными морфологического и генетиче-

ского анализом или, по крайней мере, разные интерпретации этих данных. Например, описанный в Китае циньлинский ленок *B. lenok tsinlingensis* (Li, 1966) по профилю головы и некоторым другим морфологическим признакам был признан тупорылой формой (Кифа, 1976; Ma et al., 2005; Xing et al., 2015), а анализ мтДНК показал, что этот ленок является сестринским таксоном для острорылого ленка (Xia et al., 2006; Xing et al., 2015).

За последние 20 лет появилось много работ, в которых представлены результаты филогенетического анализа большого числа популяций ленка из Монголии (Kaus et al., 2019, 2023), Кореи (Yu, Kwak, 2015; Jang et al., 2017; Ko et al., 2021) и Китая (Xia et al., 2006; Si et al., 2012; Liu et al., 2015; Li et al., 2017). Тем не менее многие вопросы, связанные с происхождением, филогенией, таксономией и вероятными путями расселения трёх форм ленка рода *Brachymystax* (острорылой, тупорылой и циньлинской, которую также называют маньчжурской форелью) остаются открытыми или дискуссионными. Например, согласно мнениям разных авторов, разнообразие у ленок рода *Brachymystax* может быть описано в рамках одного комплексного вида (Мина, 1986) или пяти отдельных видов (Fricke et al., 2023).

Чтобы попытаться разобраться с противоречивыми взглядами разных авторов на филогению и таксономию ленок рода *Brachymystax*, необходимо ещё раз вернуться к анализу данных по аллозимам (Осинов и др., 1990; Осинов, 1991, 1993; Алексеев, Осинов, 2006) и мтДНК (Froufe et al., 2008), так как только они охватывают большое число популяций острорылого и тупорылого ленок с территории России, Казахстана и Монголии, добавив к ним новые данные мтДНК по популяциям ленка с Корейского п-ова, из Китая и Монголии. Это позволит оценить взаимоотношения острорылой и тупорылой форм ленка, обитающих на территории России и Монголии, с популяциями ленка из Кореи и Китая, выявить основные нерешённые вопросы и оценить ситуацию на всём ареале рода *Brachymystax*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Ленки в выборках с территории России, которые были использованы для анализа по аллозимам (Осинов и др., 1990; Осинов, 1993; Алексеев, Осинов, 2006) и мтДНК (Froufe et al., 2008), были предварительно подвергнуты биологическому анализу, включая определение пола, и на основании морфологических признаков С.С. Алексеев (ИБР РАН) идентифицировал их

как острорылую и тупорылую формы. Карта распространения трёх форм ленка (рис. 1) составлена по данным разных авторов (Осинов и др., 1990; Froufe et al., 2008) с некоторыми изменениями и дополнениями. Географические координаты выборок, которые были использованы как для анализа по аллозимам, так и по микросателлитам и мтДНК, приведены в работе Фроуфе с соавт. (Froufe et al., 2008).

Анализ аллозимной изменчивости

Анализ аллозимной изменчивости проведён по 30 локусам у 329 экз. из девяти и восьми популяций острорылого и тупорылого ленок соответственно. Детали электрофоретического анализа приведены ранее (Осинов и др., 1990; Осинов, 1993; Алексеев, Осинов, 2006). Для анализа взаимоотношений между разными популяциями ленка методом присоединения соседей (NJ – neighbor-joining method) по стандартным генетическим дистанциям Нея (Nei, 1987) построена дендрограмма. Все расчёты проведены с использованием программ из пакета PHYLIP версии 3.698 (Felsenstein, 1993). Устойчивость топологии проверяли с использованием стандартных бутстрепов (500 реплик).

Анализ последовательностей мтДНК

В работе использованы данные по двум фрагментам контрольного района мтДНК, которые были взяты из базы данных GenBank¹ и литературных источников (Приложение 1) для набора последовательностей длиной 411 (Xia et al., 2006; Froufe et al., 2008; Li et al., 2017; Kaus et al., 2023) и 987 (Si et al., 2012; Yu, Kwak, 2015; Balakirev et al., 2016; Li et al., 2017; Jang et al., 2017) пар нуклеотидов (п.н.). Номера последовательностей GenBank¹ для всех гаплотипов, выявленных по фрагменту длиной 411 п.н., приведены в Приложении 2, по фрагменту длиной 987 п.н. – в Приложении 3. Выравнивание последовательностей проведено в программе ClustalX (Thompson et al., 1997), ручное редактирование – в программе BioEdit v7.0.4 (Hall, 2011). Анализ методом максимальной экономии (MP) осуществлён в программе PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002). Медианная сеть (MJ) (Bandelt et al., 1999) для гаплотипов фрагмента длиной 411 п.н. рассчитана в пакете программ PopART (Leigh, Bryant, 2015). Расчёт числа чистых нуклеотидных замен на сайт (D_A) между популяциями (Nei, 1987) проведён в программе DNASP 6.12.03 (Rozas et al., 2017).

¹ www.ncbi.nlm.nih.gov/GenBank

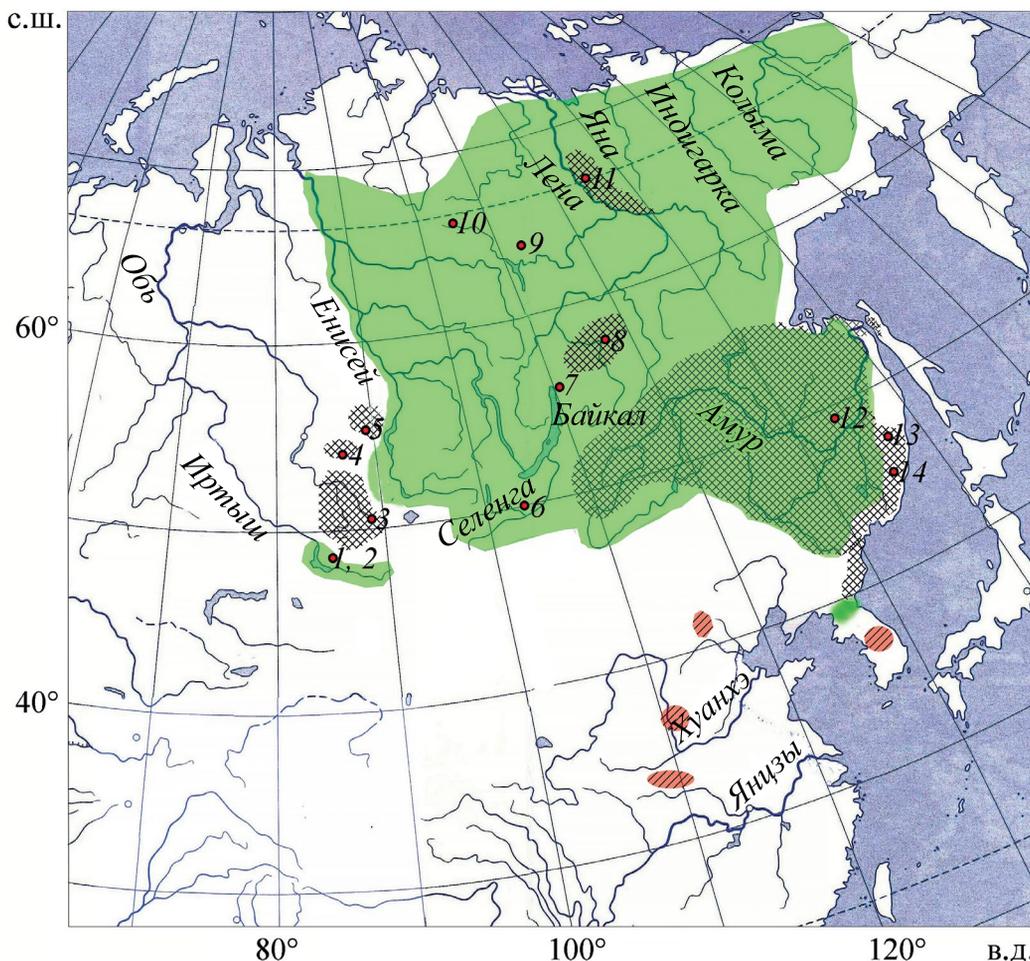


Рис. 1. Карта распространения трёх форм ленка рода *Brachymystax*: (▨) – тупорылая, (■) – острорылая, (▤) – чиньлинская. Ленок из рек Тумень и Ялу (Северная Корея, Китай) отнесён к острорылой форме (пояснения см. в тексте). Места взятия выборок (●) острорылого и тупорылого ленков, использованных для аллозимного анализа: 1 – р. Кальд-жир, 2 – оз. Маркаколь, 3 – р. Пыжа, 4 – р. Мрассу, 5 – р. Большой Кемчуг, 6 – р. Селенга, 7 – оз. Фролиха, 8 – р. Куанда, 9 – р. Моркока, 10 – р. Виллой, 11 – р. Ундюлонг, 12 – р. Хор, 13 – реки бассейна Японского моря (Самарга, Единка, Венюковка) объединены в выборку Северное Приморье, 14 – р. Таёжная (Центральное Приморье).

Анализ методом максимального правдоподобия (ML) выполнен с использованием программы IQ-TREE 1.6. (Nguyen et al., 2015). Оптимальная модель замен (HKY + F + G4) определена в программе ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al., 2017). Устойчивость топологии дерева проверена с применением двух индексов поддержки: UFBoot – ультрабыстрых бутстрепов (Hoang et al., 2018), и SH-aLRT – Шимодаиры–Хасегавы-подобный тест приближенного правдоподобия (Guindon et al., 2010). Оба индекса рассчитаны на основании 1000 реплик.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из 30 аллозимных локусов 18 мономорфны во всех популяциях тупорылого и острорылого ленков: *sAAT-1**, *ADH**, *CK-A1**, *CK-A2**,

*G3PDH-3**, *GPI-B**, *LDH-A2**, *LDH-B1, 2**, *LDH-C**, *sMDH-A1, 2**, *sMDH-B2**, *ODH**, *PGDH**, *PGM-1**, *mSOD-1**, *sSOD-2**. В этих локусах фиксированы общие для обеих форм ленков аллели. В локусе *PGM-2** в выборке из популяции острорылого ленка р. Селенга выявлен с низкой частотой аллель *PGM-2*120*. В выборке из р. Таёжная у всех шести особей зафиксирован аллель *PGM-2*130* (не исключено, что это может быть аллель *120). Однако нельзя исключить и то, что появление этого аллеля является артефактом, связанным с ненадлежащими условиями хранения материала при его доставке в лабораторию. В связи с этим, как и ранее (Осинов, 1993), было принято допущение, что во всех популяциях ленка присутствует основной аллель *PGM-2*100*. В 12 локусах (*sAAT-2**,

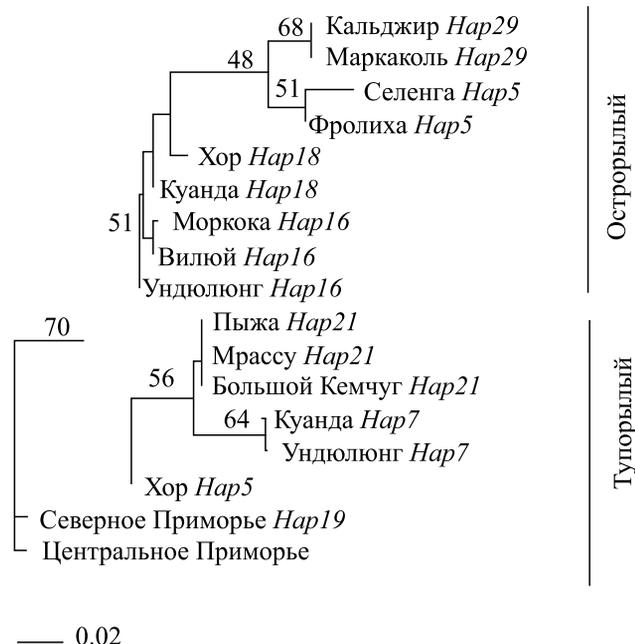


Рис. 2. Дендрограмма, построенная методом присоединения соседей (NJ) по стандартным генетическим дистанциям Нея (рассчитаны по 30 аллозимным локусам) между популяциями острорылого и тупорылого ленков рода *Brachymystax* с территории России и Монголии. Значения бутстрепов приведены на ветвях. Справа от названия популяции (водоёма) указан выявленный в ней гаплотип митохондриальной ДНК. Местоположение водоёмов см. на рис. 1. Шкала: генетические дистанции.

*G3PDH-2**, *GPI-A1**, *GPI-A2**, *IDDH-1**, *IDDH-2**, *LDH-A1**, *sMDH-B1**, *MDH-X**, *sMEP-3**, *sSOD-3**, *PGM-2**) выявлен полиморфизм. Частоты аллелей полиморфных локусов приведены в Приложении 4. На NJ-дереве (рис. 2) все популяции острорылого ленка объединяются в одну кладу (бутстреп-поддержка 51%). Часть популяций тупорылого ленка образуют кладу, которая объединяется с кладой острорылого ленка (70%). Популяции тупорылого ленка из Приморья занимают обособленное положение. Если принять, что в популяции ленка из р. Таёжная фиксирован аллель *PGM-2*130*, то это влияет на длины некоторых ветвей и значения бутстрепов, но не меняет общую топологию дерева (данные не представлены).

На МР-дереве для фрагмента контрольного района мтДНК длиной 411 п.н. (рис. 3а) выделяются три клады гаплотипов с умеренной бутстреп-поддержкой (66, 53 и 75%). Клады острорылого и циньлинского ленков из Китая являются сестринскими, хотя и с низкой поддержкой (54%). Гаплотипы, которые соответствуют каждой из трёх форм ленка, образуют три клады в МД-сети (рис. 3б). Гаплотип *Hap4*

(последовательности DQ017068–DQ017071) выявлен у ленка верховья р. Тумень (в России – р. Туманная), которая протекает по территории Китая и Северной Кореи и впадает в Японское море, а также в одном из притоков Амура на территории Китая (MH885388, FJ713576). Гаплотип *Hap30* (DQ017066), который выявлен у ленка р. Ялу (впадает в Жёлтое море), отличается от широко распространённого гаплотипа *Hap1* только вставкой одного нуклеотида (А). Так как программа PopART игнорирует сайты с инделами, в МД-сети *Hap30* неотличим от *Hap1*. Оба гаплотипа (*Hap4* и *Hap30*) расположены в кладе острорылого ленка. Число гаплотипов по фрагменту контрольного района мтДНК длиной 494 п.н. (Froufe et al., 2008), которые были выявлены в выборках, проанализированных по аллозимам (Осинов, 1990; настоящая работа), выше, чем по фрагменту, состоящему из 411 п.н. На рис. 2 отмечены гаплотипы мтДНК, выявленные в этих выборках по фрагменту длиной 411 п.н. и отражённые на рис. 3.

Данные по фрагменту длиной 987 п.н. контрольного района позволяют точнее, чем данные по фрагменту 411 п.н., оценить уровень генетической дифференциации популяций циньлинского ленка из Китая и Южной Кореи и уровни гаплотипического и нуклеотидного разнообразия у этой формы. Отметим, что острорылый и тупорылый ленки в этих данных представлены только популяциями, обитающими в притоках бассейна Амура на территории Китая (Li et al., 2017; GenBank¹: MH885382–MH885412), что явно занижает оценки гаплотипического и нуклеотидного разнообразия у этих двух форм (Приложение 5). На МЛ-дереве у ленка выделяются три основные клады, которые имеют высокие значения поддержки (рис. 4). Клады гаплотипов острорылого и циньлинского ленков являются сестринскими. В кладе циньлинского ленка выделяется несколько субклад, две из которых – А (вместе с *Hap42* и *Hap43*) и В2 (без *Hap29*), объединяют гаплотипы, которые выявлены только в популяциях ленка из Южной Кореи. На МЛ-дереве субклада А расположена у основания клады циньлинского ленка, а субклада В2 объединяется с субкладами гаплотипов из Китая. На МР-дереве субклады А и В2 занимают внешнее положение по отношению к субкладам китайских гаплотипов (Приложение 6).

Оценки дивергенции нуклеотидных последовательностей (D_A) контрольного района мтДНК между тремя формами ленка варьируют в преде-

лах 1.5–1.9% и слабо различаются для двух фрагментов (411 и 987 п.н.) (Приложение 5). Минимальные значения выявлены между острорылым и циньлинским ленками (1.5–1.7%). Оценки нуклеотидного разнообразия для фрагмента длиной 411 п.н. у острорылого и циньлинского ленков не различаются (0.0086) и выше, чем у тупорылого ленка (0.0051).

ОБСУЖДЕНИЕ

Морфотипы и основные филогенетические группы в роде *Brachymystax*. Их ареалы и репродуктивные взаимоотношения

На территории России отмечена высокая морфологическая изменчивость у ленка, при этом выделяют два основных морфотипа: острорылый и тупорылый (Алексеев и др., 1986; Мина, 1986; Шедько, 2012). Две формы широко распространены на территории России и локально – на территории Казахстана, Монголии и Китая: в бассейнах рек Селенга, Иртыш (острорылая) и Амур (острорылая и тупорылая) (Алексеев и др., 1986; Qin, Wang, 1989; Kottelat, 2006; Li et al., 2017; Kaus et al., 2019, 2023) (рис. 1). Данные анализа аллозимов (Осинов, 1993; Алексеев, Осинов, 2006), микросателлитов и мтДНК (Froufe et al., 2008; настоящая работа) показали, что тупорылый и острорылый ленки представляют собой две монофилетические линии и в зонах вторичного контакта они репродуктивно изолированы, то есть являются биологическими видами. Гибридизация между двумя формами отмечена в разных локальностях, причём доля гибридов F1 сильно варьирует (от 0 до 13%) в выборках разных лет даже в одной локальности (Осинов, 1993). Тем не менее интрогрессия генов между двумя формами минимальна, что подтверждается данными по ядерной и митохондриальной ДНК (Осинов и др., 1990; Осинов, 1993; Алексеев, Осинов, 2006; Froufe et al., 2008). Это означает, что большая часть гибридов F1 погибает, а у оставшихся гибридов потомство имеет пониженную жизнеспособность. Аллозимные данные не исключают того, что в момент вступления двух форм во вторичный контакт в некоторых речных бассейнах уровень интрогрессии генов мог быть существенно выше, хотя адекватно оценить его по имеющимся данным сложно (Мина, 1992; Осинов, 1993). Интрогрессия мтДНК между острорылым и тупорылым ленками пока выявлена только в бассейне Амура (Kaus et al., 2019), причём в одной популяции тупорылого ленка в бассейне р. Уссури доля гап-

типов мтДНК острорылого ленка достигает 13% (Shedko et al., 1996). Возможно, что интрогрессия мтДНК в некоторых локальностях в прошлом могла быть более существенной. Анализ аллозимов и мтДНК выявил высокое значение общего генетического разнообразия у обеих форм ленка, однако основная его часть приходится не на внутри-, а на межпопуляционную компоненту, а именно на различия между речными бассейнами. Это предполагает значительный дрейф генов в популяциях обеих форм, особенно у тупорылого ленка, что связано как с экологическими особенностями этих форм (Алексеев и др., 2003), так и, вероятно, с событиями прошлого, например с прохождением малочисленной формой бутылочного горлышка при вторичном контакте и гибридизации двух форм (Осинов, 1993).

Важное значение для уточнения филогении и таксономии рода *Brachymystax* имеют ленки из рек Тумень и Ялу, а также популяции циньлинского ленка (маньчжурская форель) из Китая и Южной Кореи. Мори (Mori, 1930), изучавший ленка из р. Тумень, выделил его в отдельный вид *B. tumensis*. В описании этого ленка, сделанном по 1 экз., указано, что у него удлинённое и заострённое рыло, причём более удлинённое и заострённое, чем у *B. lenok*. По фотографии этого ленка и значениям некоторых меристических признаков (например, числу жаберных тычинок и пилорических придатков) он больше похож на острорылого ленка, чем на тупорылого или циньлинского (Алексеев и др., 1986; Алексеев, Осинов, 2006; Kottelat, 2006; Xing et al., 2015). Некоторые авторы (Алексеев и др., 1986) отмечают сходство ленка из р. Тумень с приморскими тупорылыми ленками, у которых наиболее удлинённое среди всех тупорылых ленков рыло. На это указывают и другие авторы (Шедько С., Шедько М., 2003; Богущкая, Насека, 2004), которые идентифицируют этого ленка как тупорылого. Анализ мтДНК выявил у ленка из рек Тумень и Ялу (обе реки берут начало на плоскогорье Чанбайшань) гаплотипы острорылого ленка (Xia et al., 2006) (рис. 3). Таким образом, данные по мтДНК и более полные сведения по морфологии (Mori, 1930; Xing et al., 2015) указывают на то, что эти ленки принадлежат или, по крайней мере, близки к острорылой форме, которая обитает в России и других сопредельных странах. Предположение о том, что ленок из рек Тумень и Ялу является тупорылым или циньлинским, а выявленные у него гаплотипы мтДНК острорылого ленка связаны с захватом мтДНК при вторичном контакте и гибридизации с острорылым

(a)

Hucho bleekeri
Hucho hucho



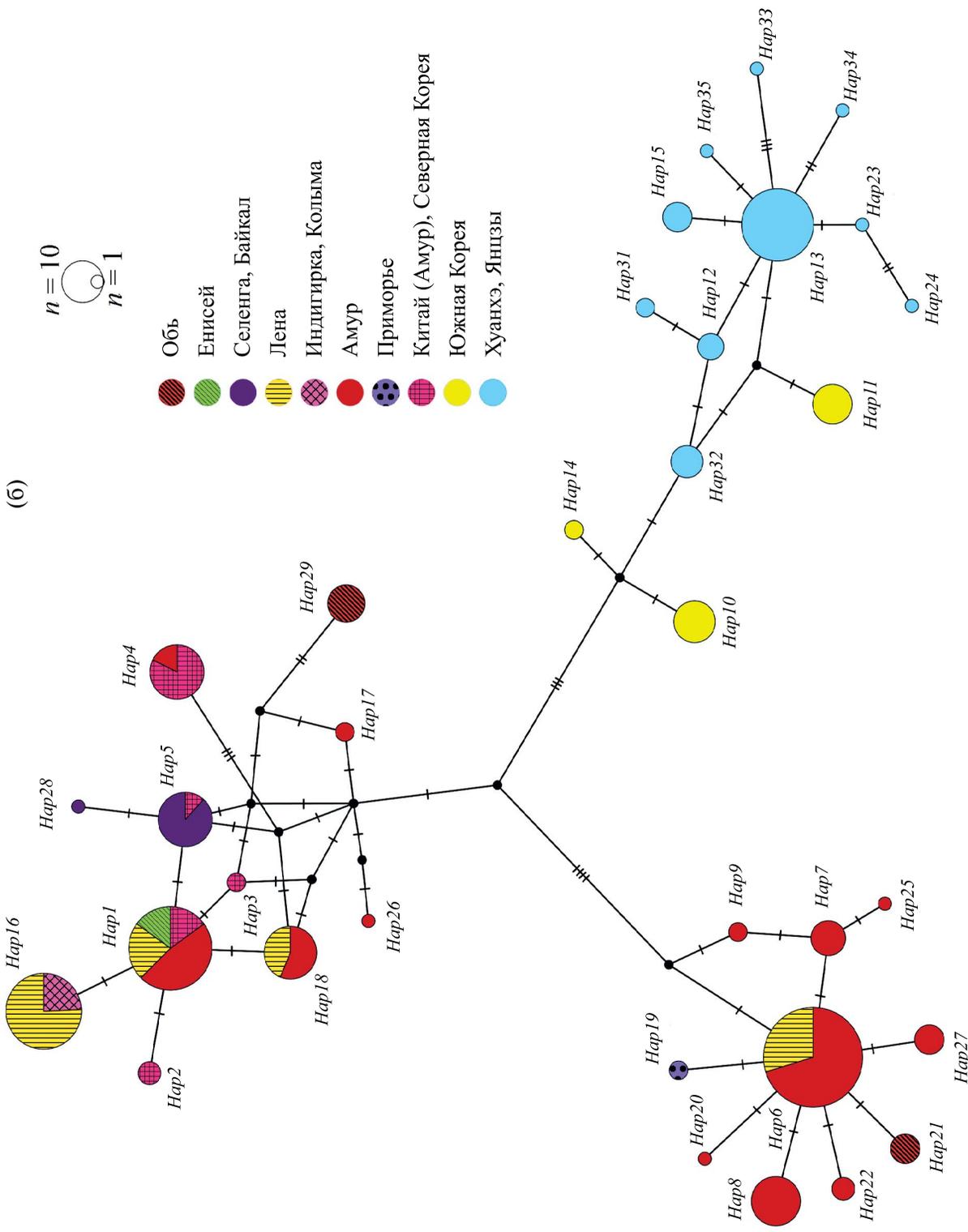


Рис. 3. Взаимоотношения между гаплотипами 41 пар нуклеотидов фрагмента контрольного района митохондриальной ДНК, выявленных в популяциях цинлиньского, острокрылого и тупорылого ленков на ареале рода *Vasiscutus*: а – МР-дерево, построенное методом максимальной экономии, значения бутстрепов приведены на ветвях, шкала: число мутационных шагов; б – медианная сеть (MJ), число вертикальных штрихов на рёбрах соответствует числу замен между гаплотипами, n – число образцов. Номера последовательностей GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/GenBank), которые соответствуют выявленным гаплотипам, приведены в Приложении 2.

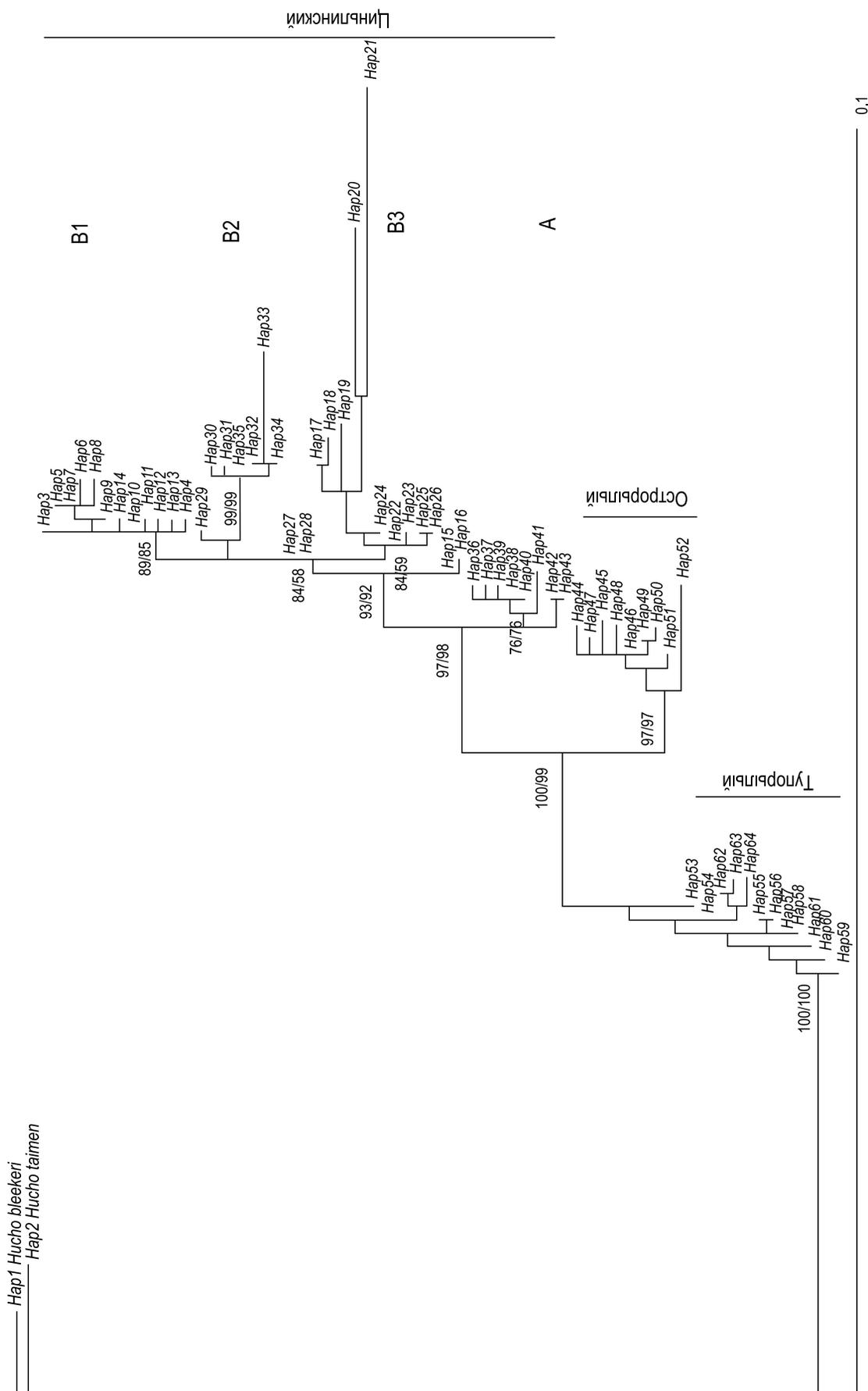


Рис. 4. Дерево гаплотипов (для 987 пар нуклеотидов фрагмента контрольного района митохондриальной ДНК), построенное методом максимального правдоподобия (ML) с использованием оптимальной модели замен (HKY + F + G4). Используются данные по популяциям циньлинского, острорылового и турпылового (две последние формы из притоков Амура) ленков рода *Vaschhustus* с территории Китая и Южной Кореи. Две (A, B2) из четырёх (A, B1–B3) субклад циньлинского ленка объединяют гаплотипы из популяций Южной Кореи (пояснения см. в тексте). Значения индексов поддержки (UFBoot/SH-aLRT) приведены на ветвях (UFBoot – ультрабыстрые бутстрепы, SH-aLRT – Шимодары–Хасегава-подобный тест приближительного правдоподобия). Номера последовательностей GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/GenBank) и соответствующие им гаплотипы приведены в Приложении 3. Шкала: число замен на сайт.

ленком, на основании имеющихся данных выглядит маловероятным. Данные, указывающие на присутствие в бассейне р. Тумень (Туманная) двух и более форм ленка, отсутствуют.

Третья основная филогенетическая группа представлена циньлинским ленком (по названию горного массива в Китае), который был описан как подвид *B. lenok* в бассейнах рек Янцзы и Хуанхэ (Li, 1966). Эта форма ленка также обитает в Южной Корее (Jang et al., 2017; Ko et al., 2021), хотя некоторые авторы (Zhao, Zhang, 2009; Xing et al., 2015) считают эту форму исключительно эндемиком Китая. По ряду морфологических признаков (например, числу жаберных тычинок и профилю головы) циньлинский ленок ближе к тупорылому ленку (Li, 1966; Ma et al., 2005; Xing et al., 2015), и некоторые авторы (Кифа, 1976; Шедько С., Шедько М., 2003; Bogutskaya et al., 2008) объединяют его с тупорылым ленком из России в один вид. Все три основные формы ленка могут быть морфологически идентифицированы (Алексеев и др., 1986; Xing et al., 2015; Meng et al., 2018). Согласно данным мтДНК, циньлинский ленок является сестринским таксоном для острорылого ленка (Xia et al., 2006; Jang et al., 2017; настоящая работа). Анализ микросателлитов и гаплотипов мтДНК у циньлинского ленка выявил дифференциацию между популяциями разных речных бассейнов как в Китае, так и в Корее (Liu et al., 2015; Li et al., 2017; Jang et al., 2017).

Анализ данных по фрагменту мтДНК длиной 987 п.н. подтвердил сестринские взаимоотношения между острорылым и циньлинским ленками (Xia et al., 2006; Jang et al., 2017), а также показал, что популяции последнего из Китая связаны близким родством с популяциями из Южной Кореи. Более того, полученные данные (положение субклад А и В2 на ML-дереве) не исключают того, что после длительной изоляции китайских и корейских популяций они вступали во вторичный контакт и имела место интрогрессивная гибридизация. Эти данные противоречат мнению некоторых авторов (Zhao, Zhang, 2009) о том, что циньлинский ленок является эндемиком Китая, а в Южной Корее обитает другой вид ленка (*B. sp.*) (Xing et al., 2015). Была ли гибридизация между циньлинским ленком и острорылым ленком из рек Ялу и Тумень, пока не ясно. Например, присутствие у циньлинского ленка из Южной Кореи чёрных пятен на жаберной крышке, которых нет у ленка китайских популяций (Xing et al., 2015), может быть связано с интрогрессивной гибридизацией между ленками из Северной

и Южной Кореи. Однако возможно, что наличие пятен – это предковое состояние признака, которое сохранилось в корейских популяциях, но утеряно в китайских. Некоторые авторы (Jang et al., 2017) допускали возможность того, что ленок из южнокорейских популяций филогенетически ближе к ленку из Северной Кореи, а сходство южнокорейских и китайских популяций по мтДНК связано с интрогрессией мтДНК от китайских. Исходя из данных по фрагменту мтДНК длиной 987 п.н., это предположение выглядит маловероятным, хотя интрогрессия части гаплотипов из китайских в южнокорейские популяции могла быть. Современный ареал циньлинского ленка обособлен от ареалов острорылого и тупорылого ленков (нет полной ясности в отношении популяций ленка из Северной Кореи), так что прямых данных о наличии основ репродуктивной изоляции между ним и двумя другими формами нет.

Некоторые гипотезы происхождения и расселения основных филогенетических групп ленка

Наличие долготной клинальной изменчивости по некоторым морфологическим признакам ленка послужило основой для создания модели встречного расселения двух частично репродуктивно изолированных его форм, сопряжённого с процессом смещения признаков (Алексеев и др., 1986). Предполагалось, что расселение по ареалу шло из двух центров, один из которых был локализован в западной части Китая, а второй – в восточной. Данные анализа аллозимов (Осинов и др., 1990; Осинов, 1993; Алексеев, Осинов, 2006) и мтДНК (Froufe et al., 2008) гипотезу встречного расселения (для всего ареала) и гипотезу множественного гибридного видообразования (Мина, 1992) не подтвердили. Наиболее вероятные центры происхождения и расселения ленков на основании этих данных предложены не были, но было отмечено, что процесс расселения двух форм, вероятно, был более сложным, чем предполагала модель встречного расселения. Происхождение циньлинского ленка китайские авторы (Li, 1984; Xia et al., 2006) связывают с миграцией предковой формы в Китай с севера из бассейна Амура. Согласно одной из гипотез, расселение происходило посредством связи между разными речными бассейнами, а согласно другой – вдоль береговой линии.

Анализ аллозимных данных по острорылому и тупорылому ленкам косвенно указывает на то, что из этих двух форм наиболее близок к предковой тупорылым ленок Приморья. Согласно

данным по контрольному району мтДНК, в роде *Brachymystax* присутствуют три основные филогенетические группы ленка. Первый этап дивергенции связан с расхождением филогенетической линии тупорылого ленка и филогенетической линии общего предка острорылого и циньлинского ленков, которые на втором этапе разделились. Как считают некоторые авторы (Алексеев и др., 1986), по профилю головы и числу жаберных тычинок циньлинский ленок сходен не с предковой формой ленка, а с продвинутой тупорылой формой. В целом данные по аллозимам и мтДНК не противоречат друг другу и косвенно указывают на то, что приморские тупорылые ленки наиболее близки к предковой форме. На филогенетических деревьях острорылый ленок является сестринской группой для циньлинского ленка, причём у основания клады последнего размещены одна (ML-дерево) или обе (MP-дерево) субклады гаплотипов мтДНК, которые выявлены только в популяциях Южной Кореи. Это косвенно указывает на то, что китайские популяции циньлинского ленка ведут своё начало от корейских. Наиболее вероятно, что на момент первичного расселения по ареалу общий предок острорылого и циньлинского ленков и сама острорылая форма ленка имели высокую изменчивость по профилю головы.

Таким образом, на основании имеющихся данных можно выдвинуть новую гипотезу происхождения и первоначального расселения основных форм ленка. Согласно ей, приморские тупорылые ленки сохранили максимальное число предковых черт, то есть наиболее близки к предковой форме ленка. Именно в Приморье и прилегающей к нему территории бассейна Амура, по-видимому, произошла первая дивергенция ленка на тупорылую форму и предковую форму острорылого + циньлинского ленка. Отсюда началось их первичное расселение по ареалу. Эволюционная история ленков несомненно связана и в значительной степени обусловлена глобальными изменениями среды, в том числе в ледниковое время, поднятием и опусканием суши, орогенезом и кардинальной перестройкой гидросети. Подобные перестройки могли быть связаны как с трансформациями основного русла и притоков Амура (Линдберг, 1972; Артеменко, Сорокин, 2009; Сорокин и др., 2010), так и с водными связями между бассейнами разных рек, которые возникали и исчезали при верховых перехватах, таянии ледников или сбросе вод огромных ледниковых озёр в плейстоцене. Можно предположить, что в результате подобных

событий произошёл разрыв первичного ареала ленка и предковая форма тупорылого ленка оказалась на длительное время изолированной на соответствующей современной Приморью территории. Предковая форма острорылого + циньлинского ленка осталась в бассейне палеоАмура, откуда впоследствии начала своё первичное расселение по ареалу. В частности, она могла расселиться на юг через Северную Корею (реки Тумень и Ялу), затем заселить Корейский п-ов и юго-восточную часть Китая. Возможно, что современные популяции из Ялу и Тумени – недавние вселенцы, а первичное заселение Южной Кореи и Китая происходило этим или другим маршрутом через Амур значительно раньше. Например, Линдберг (1972) на основании общности ихтиофаун Янцзы (Янцзыцзян) и Амура предполагал связь этих речных бассейнов, а также связь между реками бассейна Жёлтого моря во время крупных регрессий Мирового океана. Гросвальд (2009) считал, что течение среднего Амура могло отклоняться на юг и юго-запад, следуя через долины рек Уссури и Сунгари к Японскому и Жёлтому морям. Таким образом, возможны разные сценарии для объяснения происхождения циньлинского ленка. Чтобы получить более определённые ответы в отношении вероятных маршрутов расселения ленков и других видов рыб, необходим глубокий анализ с привлечением новых, более информативных молекулярных и биогеографических данных.

Единственная ископаемая находка ленка *B. bikinensis* из р. Бикин (приток Уссури, Приморье) датируется верхним олигоценом (Сычевская, 1986), т.е. ~ 23–27 млн лет назад. Согласно молекулярным датировкам, разделение родов *Brachymystax* и *Hucho* произошло ~ 11.5 млн лет назад (8.9–14.6) (Lecaudey et al., 2018). Сычевская (1986) подчёркивала, что ископаемый ленок морфологически сходен с современным. Однако, согласно молекулярным датировкам, эта находка представляет собой предковую форму не собственно ленка, а филогенетической линии *Brachymystax* + *Hucho*. Эта линия обособилась от общего предка других представителей Salmoninae, по разным молекулярным датировкам, от 27–32 (Осинов, Лебедев, 2004; Шедько и др., 2013) до 35–41 млн лет назад (Lecaudey et al., 2018), что не противоречит возрасту этой находки. Наиболее вероятно, что Приморье (или соседние с ним территории) является центром происхождения общего предка линии *Brachymystax* + *Hucho* и предка ленков рода *Brachymystax*. Время дивер-

генции тупорылой и острорылой форм ленка оценивается в 1.0–5.0 (Осинов, Лебедев, 2004) или 1.6–3.4 млн лет назад (Lecaudey et al., 2018). Наиболее вероятно, что дивергенция трёх форм ленка связана с концом плиоцена – серединой плейстоцена. На основании анализа попарных различий между последовательностями мтДНК сделан вывод о том, что быстрое расселение острорылого и тупорылого ленков по ареалу проходило в диапазоне 50–400 тыс. лет назад, но во всех случаях ранее ледникового максимума (18 тыс. лет назад) (Froufe et al., 2008). Можно полагать, что с одним из трёх последних ледниковых периодов связано наиболее интенсивное расселение ленков по ареалу. Именно оно в значительной степени отслеживается характером морфологической дифференциации тупорылого и острорылого ленков на ареале (гипотеза встречного расселения) и данными анализа попарных различий последовательностей мтДНК. Это, однако, не исключает того, что ленки расселились по ареалу в разное время, разными путями и с разной интенсивностью, включая последнее ледниковое и послеледниковое времена.

Современные представления о таксономическом статусе разных форм ленка

Консенсусного решения в отношении числа и объёма видов у ленков рода *Brachymystax* пока нет, а мнения разных авторов сильно разнятся. Согласно молекулярно-генетическим данным, в том числе представленным в настоящей работе, у ленков чётко выделяются три филогенетические группы, причём группы острорылого и циньлинского ленков являются сестринскими. Так как острорылый и тупорылый ленки во всех зонах вторичного контакта репродуктивно изолированы друг от друга (Осинов и др., 1990; Осинов, 1993; Froufe et al., 2008) и морфологически диагностируемы (Алексеев и др., 1986; Meng et al., 2018), их выделение в отдельные виды может быть обосновано. Так как ленок был описан Палласом из р. Енисей, а там обитает только острорылый ленок, то видовое имя *B. lenok* закреплено за этой формой.

Сложнее с видовым названием для тупорылого ленка. Шедько (2001) предложил для него видовое название *B. tumensis*, которое было предложено Мори (Mori, 1930) для ленка из р. Тумень. С этим согласны и другие авторы (Богуцкая, Насека, 2004; Bogutskaya et al., 2008). Согласно их мнению, *B. tumensis* включает тупорылого ленка с территории России, ленков из рек Тумень и Ялу, а также циньлинского ленка, которого по про-

филю головы и некоторым морфологическим признакам относят к тупорылым ленкам (Li, 1966; Ma et al., 2005). Согласно данным мтДНК (Xia et al., 2006; Froufe et al., 2008; настоящая работа) и морфологическим описаниям (Mori, 1930; Xing et al., 2015), ленки из рек Тумень и Ялу, а также циньлинский ленок филогенетически ближе к острорылому ленку. Некоторые авторы рассматривают циньлинского ленка в качестве подвида *B. lenok* или выделяют его в отдельный вид *B. tsinlingensis*. В любом случае видовое название *B. tumensis* не может быть использовано для тупорылого ленка, пока не доказано, что выявленные у ленков из рек Тумень и Ялу гаплотипы мтДНК были получены ими в результате интрогрессивной гибридизации с острорылым ленком. Аналогично тупорылый и циньлинский ленки могут быть объединены в один вид только в том случае, если их филогенетическая близость будет подтверждена данными ядерного генома, т.е. будет показано мито-ядерное несоответствие. Однако таких данных пока нет.

Шедько С. и Шедько М. (2003) на основании анализа литературы пришли к выводу, что для тупорылого ленка могут быть валидными три видовых названия: *B. tumensis* Mori, 1930; *B. tsinlingensis* Li, 1966 и *B. czerskii* Kirillov, 1979, первое из которых является приоритетным (Шедько, 2001). Позже Богуцкая с соавт. (Bogutskaya et al., 2008) предложили выделить в отдельный вид тупорылого ленка из Амура, для которого было предложено название *B. czerski*. Коттела (Kottelat, 2006), обсуждая синонимию *B. lenok* и *B. savinovi* и таксономический статус ленка из оз. Маркаколь, предположил, что ленок из Иртыша (неясно, включён ли в этот вид и ленок из р. Кальджир) является не острорылым, а вторым тупорылым видом ленка и его название – *B. savinovi*.

Ситуация с парapatрическими ленками из р. Кальджир и оз. Маркаколь действительно интересна с точки зрения анализа эволюции и таксономии ленков. Митрофанов (1959) описал маркакольского ленка в ранге подвида *B. lenok savinovi*, а Кифа (1976), полагая, что это тупорылый ленок, использовал это название уже как видовое для тупорылого ленка из Амура. Впоследствии ряд авторов показали, что маркакольский ленок относится к острорылой форме (Мина, 1986), хотя по некоторым морфологическим признакам он имеет сходство с тупорылой формой ленка. По данным аллозимного анализа (Осинов и др., 1990; Алексеев, Осинов, 2006;

настоящая работа), дивергенция между двумя этими формами минимальна (стандартная генетическая дистанция Нея 0.0005) и, более того, не исключён современный поток генов между ними. На NJ-дереве обе формы объединяются вместе (рис. 2) и расположены в кладе острорылового ленка. У обеих форм из этой локальности выявлены только мтДНК-гаплотипы острорылой формы (Froufe et al., 2008). У обеих форм из бассейна Иртыша присутствует редкий аллель *GPI-A2*65*, который фиксирован во всех популяциях тупорылового ленка верховья р. Обь (Алексеев, Осинов, 2006). Таким образом, несмотря на то что основные данные по морфологии, аллозимам и мтДНК свидетельствуют в пользу того, что ленки из р. Кальджир и оз. Маркаколь филогенетически близки и оба относятся к линии острорылового ленка, отвергать возможность того, что их общий предок вступал во вторичный контакт и гибридизацию с обским тупорылым ленком, нельзя. Отметим, что на дендрограмме, построенной на основании данных по 46 морфологическим и остеологическим признакам, обские острорылые и обские тупорылые ленки занимают базальное положение в кладах соответственно острорылового и тупорылового ленков (Froufe et al., 2008). Это также можно трактовать как результат имевшей место интрогрессивной гибридизации между двумя формами в этом речном бассейне. Возможно, что гены, которые получил общий предок маркакольского и кальджирского ленков от тупорылового ленка, включая те, которые влияют на наследование морфологических признаков, дали толчок для его последующей экологической и морфологической диверсификации. Чтобы подтвердить или опровергнуть это предположение, а также точно определить уровень их репродуктивной изоляции, необходимы дополнительные генетические исследования.

Современные морфологические и генетические данные не дают однозначного ответа на многие вопросы, связанные с происхождением, расселением и таксономией ленков. Скорее всего, сильно недооценивается роль интрогрессивной гибридизации в образовании у ленков наблюдаемого разнообразия. Тем не менее ситуация не выглядела бы столь запутанной, особенно в вопросах таксономии, если бы учитывались уже имеющиеся генетические данные. В заключение стоит заметить, что, согласно каталогу рыб Эшмайера (Fricke et al., 2023), род *Brachymystax* включает пять валидных видов: *B. tsinlingensis* Li 1966 (популяции из Янцзы, Хуанхэ и Южной Кореи), *B. czerskii* Kirillov 1979 (популя-

ции тупорылового ленка с Сахалина, из рек Амур и Лена), *B. savinovi* Mitrofanov 1959 (Казахстан и Россия), *B. tumensis* Mori 1930 (Северная Корея), *B. lenok* (Pallas 1773) (от Енисея до рек Колыма и Амур). Как уже было отмечено выше, в отношении маркакольского ленка и ленка из р. Тумень есть некоторые вопросы и их видовой статус пока не очевиден. Не ясны репродуктивные взаимоотношения циньлинского ленка с острорылым ленком. Поэтому предварительно первого можно рассматривать или в ранге подвида острорылового ленка (*B. lenok tsinlingensis*), или вида *B. tsinlingensis*, учитывая отрицательное отношение многих авторов к использованию понятия подвида в систематике (Burbrink et al., 2022). Принимая во внимание то, что молекулярно-генетические и морфологические данные указывают на наличие в роду *Brachymystax* трёх основных филогенетических групп, на данном этапе выделение именно этих групп в ранге отдельных видов наиболее обосновано. Для анализа эволюционной истории разных форм ленка, включая их репродуктивные взаимоотношения в зонах контакта, оценки вклада исторической интрогрессивной гибридизации, уточнения филогении и таксономии, необходимо включение в будущее исследование основных форм и наиболее спорных с точки зрения эволюционных связей и таксономии популяций ленка с привлечением широкого набора ядерных маркеров.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Дополнительные материалы размещены в электронном виде по DOI статьи: 10.31857/S0042875224030014.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С., Осинов А.Г. 2006. Тупорылые ленки (род *Brachymystax*: Salmoniformes, Salmonidae) бассейна Оби: новые данные по морфологии и аллозимной изменчивости // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 4. С. 478–494.
- Алексеев С.С., Мина М.В., Кондрашов А.С. 1986. Параллельные клины как результат встречного расселения особей и смещения признаков. Анализ ситуации в роде *Brachymystax* (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн. Т. 65. № 2. С. 227–234.
- Алексеев С.С., Кириллов А.Ф., Самусенок В.П. 2003. Распространение и морфология острорылых и тупорылых ленков рода *Brachymystax* (Salmonidae) Восточной Сибири // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 311–333.
- Артеменко Т.В., Сорокин А.П. 2009. Условия формирования и эволюция бассейна Амура // География и природ. ресурсы. № 4. С. 106–111.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 467 с.

- Беседнов Л.Н., Кучеров А.Н. 1972. К систематическому положению ленков рода *Brachymystax* р. Иман. Зоологические проблемы Сибири // Матер. IV совещ. зоологов Сибири. Новосибирск: Наука. С. 220–221.
- Богуцкая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 389 с.
- Гросвальд М.Г. 2009. Оледенение Русского Севера и Северо-Востока в эпоху последнего великого похолодания // Материалы гляциологических исследований. Вып. 106. 152 с.
- Кифа М.И. 1976. Морфология двух форм ленка (род *Brachymystax*, сем. Salmonidae) и их систематическое положение // Зоогеография и систематика рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 142–156.
- Линдберг Г.У. 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биогеографические обоснования гипотезы. Л.: Наука, 548 с.
- Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука, 207 с.
- Мина М.В. 1992. Вероятное толкование в роде *Brachymystax* (Salmonidae, Pisces): множественное гибридное видообразование? // Зоол. журн. Т. 71. № 4. С. 29–33.
- Митрофанов В.П. 1959. К систематике ленка из озера Марка-Куль // Сб. работ по ихтиологии и гидробиологии. Вып. 2. Алма-Ата: Изд-во ин-та зоологии АН КазССР. С. 267–275.
- Осинов А.Г. 1991. Генетическая дивергенция и филогенетические взаимоотношения ленков рода *Brachymystax* и тайменей родов *Hucho* и *Parahucho* // Генетика. Т. 27. № 12. С. 2127–2136.
- Осинов А.Г. 1993. Встречное расселение, вторичный контакт и видообразование у ленков рода *Brachymystax* (Salmonidae, Salmoniformes) // Там же. Т. 29. № 4. С. 654–669.
- Осинов А.Г., Лебедев В.С. 2004. Лососевые рыбы (Salmonidae, Salmoniformes): положение в надотряде Protacanthopterygii, основные этапы эволюционной истории, молекулярные датировки // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 6. С. 738–765.
- Осинов А.Г., Ильин И.И., Алексеев С.С. 1990. Формы ленка рода *Brachymystax* в свете данных популяционно-генетического анализа // Зоол. журн. Т. 69. № 8. С. 76–90.
- Сорокин А.П., Махинов А.Н., Воронов Б.А. и др. 2010. Эволюция бассейна Амура в мезозое-кайнозое и ее отражение в современной динамике рельефа // Вестн. ДВО РАН. № 3. С. 72–80.
- Сычевская Е.К. 1986. Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии. М.: Наука, 157 с.
- Шедько С.В. 2001. Список круглоротых и рыб пресных вод побережья Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. С. 229–249.
- Шедько С.В. 2012. Филогенетические связи ленков рода *Brachymystax* (Salmonidae, Salmoniformes) и особенности их видообразования. Saarbrücken: LAMBERT Acad. Publ., 206 с.
- Шедько С.В., Шедько М.Б. 2003. Новые данные по пресноводной ихтиофауне юга Дальнего Востока России // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. С. 319–336.
- Шедько С.В., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. 2013. Филогения лососевых рыб (Salmoniformes: Salmonidae) и ее молекулярная датировка: анализ мтДНК-данных // Генетика. Т. 49. № 6. С. 718–734. <https://doi.org/10.7868/S0016675813060118>
- Alexandrou M.A., Swartz B.A., Matzke N.J., Oakley T.H. 2013. Genome duplication and multiple evolutionary origins of complex migratory behavior in Salmonidae // Mol. Phylogenet. Evol. V. 69. № 3. P. 514–523. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.07.026>
- Balakirev E.S., Romanov N.S., Ayala F.J. 2016. Complete mitochondrial genome of blunt-snouted lenok *Brachymystax tumensis* (Salmoniformes, Salmonidae) // Mitochondrial DNA. V. 27. № 2. P. 882–883. <https://doi.org/10.3109/19401736.2014.919487>
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. V. 16. № 1. P. 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
- Bogutskaya N.G., Naseka A.M., Shedko S.V. et al. 2008. The fishes of Amur River: updated check-list and zoogeography // Ichthyol. Explor. Freshw V. 19. № 4. P. 301–366.
- Burbrink F.T., Crother B.I., Murray C.M. et al. 2022. Empirical and philosophical problems with the subspecies rank // Ecol. Evol. V. 12. № 7. Article e9069. <https://doi.org/10.1002/ece3.9069>
- Felsenstein J. 1993. PHYLIP (Phylogeny inference package) version 3.698. Washington, Seattle: Dept. Genetics, Univ. (<https://phylipweb.github.io/phylip/>. Version 11/2023).
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2023. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 11/2023).
- Froufè E., Alekseyev S., Alexandrino P., Weiss S. 2008. The evolutionary history of sharp- and blunt-snouted lenok (*Brachymystax lenok* (Pallas, 1773)) and its implications for the paleo-hydrological history of Siberia // BMC Evol. Biol. V. 8. Article 40. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-40>

- Guindon S., Dufayard J.-F., Lefort V. et al. 2010. New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0 // Syst. Biol. V. 59. № 3. P. 307–321.
https://doi.org/10.1093/sysbio/syq010
- Hall T. 2011. BioEdit: an important software for molecular biology // GEF Bull. Biosci. V. 2. № 1. P. 60–61.
- Hoang D.T., Chernomor O., von Haeseler A. et al. 2018. UF-Boot2: improving the ultrafast bootstrap approximation // Mol. Biol. Evol. V. 35. № 2. P. 518–522.
https://doi.org/10.1093/molbev/msx281
- Jang J.E., Kim J.H., Kang J.H. et al. 2017. Genetic diversity and genetic structure of the endangered Manchurian trout, *Brachymystax lenok tsinlingensis*, at its southern range margin: conservation implications for future restoration // Conserv. Genet. V. 18. № 5. P. 1023–1036.
https://doi.org/10.1007/s10592-017-0953-7
- Kalyaanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T.K.F. et al. 2017. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates // Nat. Methods. V. 14. № 6. P. 587–589.
https://doi.org/10.1038/nmeth.4285
- Kaus A., Michalski S., Hänfling B. et al. 2019. Fish conservation in the land of steppe and sky: evolutionary significant units of threatened salmonid species in Mongolia mirror major river basins // Ecol. Evol. V. 9. № 6. P. 3416–3433.
https://doi.org/10.1002/ece3.4974
- Kaus A., Schäffer M., Michalski S. et al. 2023. Morphological and genetic assessment of sympatric lenok species (*Brachymystax* spp.) in the Onon River, Mongolia // Mongol. J. Biol. Sci. V. 21. № 1. P. 3–14.
https://doi.org/10.22353/mjbs.2023.21.01
- Ko M.-H., Choi K.-S., Han M.-S. 2021. Distribution status, habitat characteristics and extinction threat evaluation of the endangered species, *Brachymystax lenok tsinlingensis* (Pisces: Salmonidae) // Korean J. Ichthyol. V. 33. P. 74–83.
https://doi.org/10.35399/ISK.33.2.4
- Kottelat M. 2006. Fishes of Mongolia. A check list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. Washington: The World Bank, 103 p.
- Lecaudey L.A., Schliewen U.K., Osinov A.G. et al. 2018. Inferring phylogenetic structure, hybridization and divergence times within Salmoninae (Teleostei: Salmonidae) using RAD-sequencing // Mol. Phylogenet. Evol. V. 124. P. 82–99.
https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.02.022
- Leigh J.W., Bryant D. 2015. PopART: full-feature software for haplotype network construction // Methods Ecol. Evol. V. 6. № 9. P. 1110–1116.
https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410
- Li P., Wang F., Wen S. et al. 2017. Genetic diversity and population structure of *Brachymystax lenok tsinlingensis* using mitochondrial DNA sequences // Mitochondrial DNA. B. V. 2. № 2. P. 408–410.
https://doi.org/10.1080/23802359.2017.1347897
- Li S.Z. 1966. On a new subspecies of fresh-water trout, *Brachymystax lenok tsinlingensis*, from Taipaishan, Shensi, China // Acta Zootax. Sin. V. 3. P. 92–94.
- Li S.Z. 1984. Studies on the distribution of the Salmonid fishes in China // Chin. J. Zool. V. 3. P. 34–37.
- Liu H., Li Y., Liu X. et al. 2015. Phylogeographic structure of *Brachymystax lenok tsinlingensis* (Salmonidae) populations in the Qinling Mountains, Shaanxi, based on mtDNA control region // Mitochondrial DNA. V. 26. № 4. P. 532–537.
https://doi.org/10.3109/19401736.2013.865168
- Ma B., Yin J.S., Li J.P. 2005. Comparative studies on morphology and taxonomic position of two species of lenok // Acta Zootax. Sin. V. 30. P. 257–260.
- Meng Y., Wang G., Xiong D. et al. 2018. Geometric morphometric analysis of the morphological variation among three lenoks of genus *Brachymystax* in China // Pakistan J. Zool. V. 50. № 3. P. 885–895.
https://doi.org/10.17582/journal.pjz/2018.50.3.885.895
- Mori T. 1930. On the freshwater fishes from the Tumen River, Korea, with descriptions of new species // J. Chosen Nat. Hist. Soc. V. 11. P. 39–49.
- Nei M. 1987. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ. Press, 512 p.
https://doi.org/10.7312/nei-92038
- Nguyen L.-T., Schmidt H.A., Haeseler A., Minh B.Q. 2015. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum likelihood phylogenies // Mol. Biol. Evol. V. 32. № 1. P. 268–274.
https://doi.org/10.1093/molbev/msu300
- Phillips R.B., Oakley T.H. 1997. Phylogenetic relationships among the Salmoninae based on nuclear and mitochondrial DNA sequences // Molecular systematics of fishes. London: Acad. Press. P. 145–162.
https://doi.org/10.1016/B978-012417540-2/50011-7
- Phillips R.B., Oakley T.H., Davis E.L. 1995. Evidence supporting the parphyly of *Hucho* (Salmonidae) based on ribosomal DNA restriction maps // J. Fish. Biol. V. 47. № 6. P. 956–961.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb06021.x
- Qin S.Z., Wang S.A. 1989. Studies on the subspecies of *Brachymystax lenok* (Pallas), China // Salmon Fish. V. 2. P. 52–61.
- Rozas J, Ferrer-Mata A., Sanchez-DelBarrio J.C. et al. 2017. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets // Mol. Biol. Evol. V. 34. № 12. P. 3299–3302.
https://doi.org/10.1093/molbev/msx248
- Shed'ko S.V., Ginatulina L.K., Parpura I.Z., Ermolenko A.V. 1996. Evolutionary and taxonomic relationships among Far-Eastern salmonid fishes inferred from mitochondrial DNA divergence // J. Fish Biol. V. 49. № 5. P. 815–829.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb00081.x

- Si S., Wang Y., Xu G. et al. 2012. Complete mitochondrial genomes of two lenoks, *Brachymystax lenok* and *Brachymystax lenok tsinlingensis* // Mitochondrial DNA. V. 23. P. 338–340.
<https://doi.org/10.3109/19401736.2012.690749>
- Swofford D.L. 2002. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods), Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts (<https://paup.phylosolutions.com/>. Version 11/2023).
- Thompson J.D., Gibson T.J., Plewniak F. et al. 1997. The Clustal_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools // Nucleic Acids Res. V. 25. № 24. P. 4876–4882.
<https://doi.org/10.1093/nar/25.24.4876>
- Xia Y.Z., Chen Y.-Y., Sheng Y. 2006. Phylogeographic structure of lenok (*Brachymystax lenok* Pallas) (Salmoninae, Salmonidae) populations in water systems of eastern China, inferred from mitochondrial DNA sequences // Zool. Stud. V. 45. № 2. P. 190–200.
- Xing Y.-C., Lv B.-B., Ye E.-Q. et al. 2015. Revalidation and redescription of *Brachymystax tsinlingensis* Li, 1966 (Salmoniformes: Salmonidae) from China // Zootaxa. V. 3962. № 1. P. 191–205.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3962.1.12>
- Yu J.N., Kwak M. 2015. The complete mitochondrial genome of *Brachymystax lenok tsinlingensis* (Salmoninae, Salmonidae) and its intraspecific variation // Gene. V. 573. № 2. P. 246–253.
<https://doi.org/10.1016/j.gene.2015.07.049>
- Zhao Y., Zhang C. 2009. Threatened fishes of the world: *Brachymystax lenok tsinlingensis* Li, 1966 (Salmonidae) // Environ. Biol. Fish. V. 86. № 1. P. 11–12.
<https://doi.org/10.1007/s10641-008-933>

ORIGIN, PHYLOGENY, AND TAXONOMY OF LENOKS OF THE GENUS *BRACHYMYSTAX* (SALMONIDAE): AVAILABLE DATA, THEIR INTERPRETATION, AND UNRESOLVED PROBLEMS

A. G. Osinov¹, *

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

*E-mail: a-osinov@yandex.ru

The reproductive and phylogenetic relationships of lenoks of the genus *Brachymystax* are considered based on analysis of 30 allozyme loci and two fragments (411 and 987 base pairs) of the mitochondrial DNA control region. The presence of three phylogenetic lenok groups, the blunt-snouted and sharp-snouted groups from Russia and neighboring countries and the Qinling group from China and South Korea, has been confirmed. It is assumed that the center of origin of the genus *Brachymystax* was Primorye and the blunt-snouted lenok from this region is closest to the ancestral form. Modern assumptions on the taxonomic status of different forms of lenok are contradictory both in the number of species (from one to five) and in their composition. The identification of two or three species in the genus *Brachymystax* is most reasonable. The main problems that should be solved to clarify the phylogeny and taxonomy of representatives of this genus are indicated.

Keywords: allozymes, mitochondrial DNA, phylogeny, morphotypes, taxonomy, *Brachymystax*, center of origin.