

Н.Ш. Мамилов , Ж.И. Ургенишбаева ,
М.Т. Турсынали 

Казахский национальный университет имени аль-Фараби, Казахстан, г. Алматы
*e-mail: mamilov@gmail.com

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДИКИХ ПОПУЛЯЦИЙ И КУЛЬТУРНЫХ СТАД РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ *ONCORHYNCHUS MYKISS* В ВОДОЕМАХ БАЛХАШСКОГО БАССЕЙНА

Радужная форель, или микижа *Oncorhynchus mykiss*, является одним из наиболее важных объектов аквакультуры и интродукции во всем мире. Для рационального использования и управления стадами лососевых рыб используются различные методы, из которых фенетический анализ является одним из наиболее простых, но эффективных. Авторами был проведен анализ изменчивости окраски (пятен) в популяциях форели из 1) озера Нижний Кольсай, произошедшей от культурной формы из хозяйств Европы; 2) из р.Копак, произошедшей от диких популяций Камчатки; 3) культивируемых в хозяйствах форели датского и польского происхождения. Приведены данные о частоте встречаемости различных фенотипов и доле редких морф, рассчитан показатель сходства популяций. Дендрограммы построены на основании показателя сходства методами полнокомплексного анализа (complete linkage) и невзвешенного парногруппового сходства (UPGMA). Выявлены значительные отличия форели из р.Кокпак от всех других исследованных форм и отсутствие изменчивости стаде форели польского происхождения. Полученные данные могут быть использованы для установления источников попадания радужной форели в новые водоемы и оценке риска для аборигенной икhtiофауны, а также дают предварительную оценку существующего генотипического разнообразия этого чужеродного вида.

Ключевые слова: радужная форель, *Oncorhynchus mykiss*, Балхашский бассейн, фенотип, изменчивость.

N.Sh. Mamilov, Zh.I. Urgenishbaeva, M.T. Tursynali
Al-Farabi Kazakh National University, Kazakhstan, Almaty
*e-mail: mamilov@gmail.com

Phenotypical variability of wild populations and culture stock of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* in water bodies of the Balkhash basin

The rainbow trout, or mykiss *Oncorhynchus mykiss*, is one of the most important aquaculture and introduced species worldwide. For the rational use and management of salmon stocks, various methods are used, of which phenetic analysis is one of the simplest, but effective. The authors analyzed the variability of color (spots) in trout populations from 1) Lake Kolsay, which originated from a cultural form from farms in Europe; 2) from the Kopak River, which originated from the wild populations of Kamchatka; 3) farmed trout of Danish and Polish origin. Data on the frequency of occurrence of various phenotypes and the proportion of rare morphs are given, and the index of similarity of populations is calculated. The dendrograms were constructed based on the similarity score using the complete linkage and unweighted pair-group similarity (UPGMA) methods. Significant differences between the trout from the Kokpak River and all other studied forms and the absence of variability in the stock of trout of Polish origin were revealed. The data obtained can be used to identify the sources of rainbow trout entering new water bodies and assess the risk for native ichthyofauna, as well as provide a preliminary assessment of the existing genotypic diversity of this alien species.

Key words: rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, Balkhash basin, phenotype, variability.

Н.Ш. Мамилов, Ж.И. Ургенишбаева, М.Т. Турсынали
Әл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университеті, Қазақстан, Алматы қ.
*e-mail: mamilov@gmail.com

**Балқаш бассейнінің су айдындарындағы құбылмалы бахтақтың
Oncorhynchus mykiss жабайы популяциялары
мен мәдени табындарының фенотиптік өзгерістігі**

Құбылмалы бахтақ немесе микижа *Oncorhynchus mykiss* – қазіргі таңда әлемдегі ең маңызды аквакультара және индустриалдық нысандарының бірі. Албырт балықтарының табындарын ұтымды пайдалану және басқару үшін әртүрлі әдістер қолданылады, олардың ішінде фенетикалық талдау қарапайым, бірақ тиімді әдістердің бірі болып табылады. Авторлар құбылмалы бахтақ популяцияларындағы түстердің (дақтардың) өзгерістігіне талдау жүргізді 1) Төменгі Көлсай көліндегі Еуропа шаруашылықтарынан мәдени формадан шыққан табындар; 2) Қақпақ өзеніндегі Камчатканың жабайы популяциялары; 3) шаруашылықтарда өсірілген Дат және поляк тектес құбылмалы бахтақтарға. Әртүрлі құбылмалы бахтақтар дақтарының жиілігі және сирек кездесетін морфтардың үлесі туралы мәліметтер келтірілген, популяциялардың ұқсастық көрсеткіші есептелген. Дендрограммалар ұқсастық көрсеткіші негізінде толық кешенді талдау (толық сілтеме) және өлшенбеген жұптық топтық ұқсастық (UPGMA) әдістерімен құрылған. Қақпақ өзенінде құбылмалы бахтақтар балығы барлық басқа зерттелген формалардан айтарлықтай айырмашылықтары және поляк тектес құбылмалы бахтақ табынында өзгерістіктің болмауы анықталды. Нәтижелер құбылмалы бахтақ балығының жаңа су айдындарына ену көздерін анықтау және жергілікті ихтиофаунаның қаупін бағалау үшін пайдаланылуы мүмкін және осы бөтен түрдің бар генотиптік әртүрлілігіне алдын ала баға береді.

Түйін сөздер: құбылмалы бахтақ, *Oncorhynchus mykiss*, Балқаш бассейні, фенотип, өзгерістік.

Введение

Рациональное управление биологическими ресурсами предполагает регулирование структуры диких популяций и культурных стад рыб [1, 2]. Прижизненная идентификация особей необходима для научных исследований и селекционной работы. Это особенно важно при изучении изменений биологических свойств особей в течение жизни. Молекулярно-генетические методы исследования не всегда могут быть применены для анализа больших выборок. Кроме того, они не позволяют быстро отличить искомую особь среди других. Для этого применяют различные типы меток – от примитивного подрезания лучей плавников до современных микрочипов и электронных передатчиков. Однако практика применения всех типов метки показала, что они могут оказывать воздействие на самих особей, меняя их биологические особенности [3]. В этом случае используют фены – дискретные морфологические признаки [4,5]. Фены отражают генетические особенности конкретных особей, а частота их проявления отражает генетическую структуру популяции и других групп осбей данного вида [6]. Поэтому в последнее десятилетие интерес к фенетике значительно вырос в связи с проблемами быстрого и эффективного решения задач управления дикими популяциями и куль-

турными стадами животных, а также необходимостью понимания адаптивных особенностей организмов и влияния окружающей среды на реализацию генетической информации [7].

Радужная форель, или микижа *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), является одним из важнейших объектов аквакультуры во всем мире [8-10]. В результате преднамеренной акклиматизации в водоемах Балкашского бассейна сформировалось несколько стад микижи: от диких производителей из рек Камчатки – в бассейне р.Текес [11], от культурных стад из рыбоводных хозяйств Чехословакии – в озерах Нижний и Средний Кольсай, смешанного происхождения от двух предыдущих популяций – в бассейне р.Чилик [12]. В настоящее время в хозяйствах Алматинской области также выращивается радужная форель из хозяйств Польши и Дании.

В качестве фенов лососевых рыб разными авторами используются признаки как внешней морфологии [13, 14], так и морфо-анатомические особенности: форма костей, цвет мышц и др. [15]. Для распознавания отдельных особей, стад и популяций различных лососевых рыб были использованы подробный морфометрический анализ [16, 17], автоматизированный анализ цвета кожи [18]. На примере атлантического лосося *Salmo salar* было показано, что расположение чёрных пятен на теле позволяет

идентифицировать отдельных особей в популяции [19].

Задачей проведенного нами исследования было изучение изменчивости формы и расположения черных пятен на теле в диких популяциях и культивируемых стадах радужной форели в Балкашском бассейне с целью поиска специфических групповых фенотипических маркеров.

Материалы и методики

Материал для исследования был собран в 2020-2022 гг в оз.Нижний Кольсай, р.Кокпак, хозяйствах “MG” и “TMTgroup”(рисунок 1). Для анализа брали только взрослых рыб из диких популяций. На хозяйствах методом случайной выборки анализировали рыб, достигших товарной массы. Для изучения особенностей окраски все тело рыб разделили на 5 участков (зон): I – голова, II – от головы до вертикали через начало спинного плавника, III – от начала спинного плавника до хвостового стебля, IV – хвостовой стебель и V – хвостовой плавник (рисунок 2).

Для количественной характеристики фенотипической изменчивости и сравнения популяций использовали предложенные Л.А.Животовским [20] критерии:

1) показатель внутривидового разнообразия μ дает оценку разнообразия в единицах «число морф». Максимально возможное значение его равно m -при одинаковой частоте всех морф. При неравномерности распределения частот морф $\mu < m$. При мономорфизме $\mu = 1$.

$$\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_m})^2$$

где p_1, p_2, p_m – частота встречаемости соответственно морфы 1, 2, m ;

2) показатель сходства популяций r является мерой попарного сходства популяций. Его можно интерпретировать как частоту общих морф в сравниваемых популяциях:

$$r = \sqrt{p_1 q_1} + \sqrt{p_2 q_2} + \dots + \sqrt{p_m q_m}$$

где p_1, p_2, p_m – частота встречаемости соответственно морфы 1, 2, m в первой популяции, q_1, q_2, q_m – частота встречаемости соответственно морфы 1, 2, m во второй популяции.



Рисунок 1 – Карта-схема Балкашского бассейна с указанием мест сбора материала

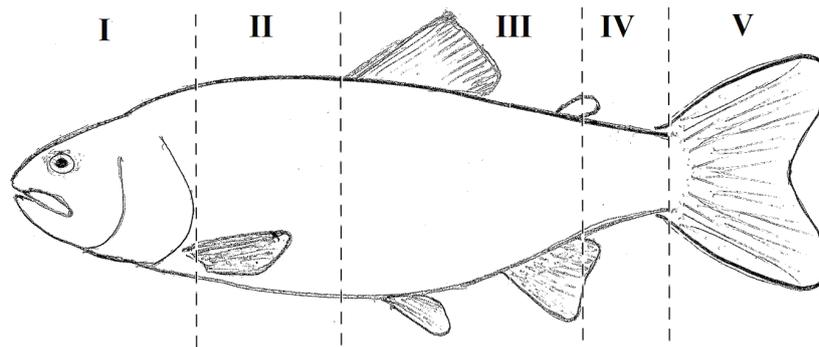


Рисунок 2 – Зоны для распознавания окраски микижи

Для визуализации полученных результатов строили дендрограммы сходства на основании показателя γ методами полнокомплексного анализа (complete linkage) и невзвешенного парно-группового сходства (UPGMA) с помощью программы PAST 4.07b.

Результаты и обсуждение

Всего было исследовано 2 диких и 2 культурных стада радужной форели, в которых вы-

явлены индивидуальные и групповые различия в окраске тела (таблица 1). Характерным признаком популяций форели из р.Кокпак и стада польского происхождения является небольшое количество мелких пятен на голове. У форели из оз.Нижний Кольсай и стада датского происхождения на голове много мелких пятен (рисунок 3). В стаде форели датского происхождения также есть две редкие морфы – с крупными пятнами на голове или сочетанием крупных и мелких пятен



Рисунок 3 – Окраска форели из оз. Нижний Кольсай

На участке тела от головы до вертикали через начало спинного плавника у всех популяций имеется много мелких пятен. Выборка из р.Кокпак, датское и польское стада являются мономорфными по этому признаку. У некоторых особей в выборке из озера Нижний Кольсай на этом участке тела также имеются крупные пятна.

По наличию и форме пятен на участке тела от начала спинного плавника до начала хвостового стебля мономорфным является только стадо форели польского происхождения. В выборках дикой форели из р.Кокпак и озера Нижний Кольсай преобладающей окраской является наличие большого числа мелких пятен, также есть особи сочетающие мелкие и крупные пятна. В датском

стаде форели наиболее распространенным является тип окраски, в котором сочетаются мелкие и крупные пятна.

По типу окраски хвостового стебля зоне мноморфными являются выборки дикой микижи из р.Кокпак и польского стада радужной форели: у всех рыб на хвостовом стебле много мелких пятен. Этот же тип окраски наиболее часто встречается у рыб из озера Нижний Кольсай, однако около примерно в 1/5 выборки на хвостовом стебле сочетаются мелкие и крупные пятна. Сочетание мелких и крупных пятен на хвостовом стебле характерно для форели датского про-

исхождения, в стаде которой также есть особи без пятен на хвостом стебле.

По окраске хвостового плавника форель датского происхождения четко отличается от всех остальных выборок отсутствием большого числа мелких пятнышек. Вместо этого у нее отмечены несколько других вариантов окраски, не встречающиеся у форелей из р.Кокпак, озера Нижний Кольсай и польском стаде. У форелей датского происхождения наиболее часто встречается хвостовой плавник с поперечной полосой, также есть формы с редкими точками на лопастях или совсем без пятен.

Таблица 1 – Частота фенотипов окраски (p) и значения показателя внутривидового разнообразия (μ) в разных стадах микижи (взрослые)

Зоны	Состояния	Популяции (стада)			
		Р.Кокпак, n=15	Оз.Нижний Кольсай, n=13	Датская, n=70	Польская, n=100
I	Мало мелких пятен	1.000	0	0	1.000
	Много мелких пятен	0	1.000	0.957	0
	Крупные пятна	0	0	0.014	0
	Крупные и мелкие пятна	0	0	0.029	0
	μ	1.000	1.000	1.605	1.000
II	Много мелких пятен	1.000	0.714	1.000	1.000
	Мелкие и крупные пятна	0	0.286	0	0
	μ	1.000	1.904	1.000	1.000
III	Много мелких пятен	0.867	0.714	0.143	1.000
	Крупные и мелкие пятна	0.133	0.286	0.857	0
	μ	1.679	1.904	1.700	1.000
IV	Много мелких пятен	1.000	0.786	0	1.000
	Крупные и мелкие пятна	0	0.214	0.814	0
	Без пятен	0	0	0.186	0
	μ	1.000	1.821	1.778	1.000
V	Много мелких пятен	1.000	1.000	0	1.000
	Несколько точек на верхней лопасти	0	0	0.271	0
	Несколько точек ближе к основанию	0	0	0.229	0
	Полоса ближе к основанию плавника	0	0	0.429	0
	Без пятен	0	0	0.071	0
	μ	1.000	1.000	3.690	1.000

Среди всех исследованных выборок форель польского происхождения отличается полным отсутствием изменчивости состояний исследованных фенотипов и соответственно минимальными значениями показателей внутривидового разнообразия. Это может быть результатом низкого генетического разнообразия в результате длительной направленной селекции от небольшого числа производителей. С одной стороны, низкое генетическое разнообразие гарантирует высокую воспроизводимость основных производственных показателей этого стада рыб. Но, с другой стороны, такие рыбы могут оказаться менее устойчивыми к стрессу в меняющихся условиях выращивания.

Наибольшее разнообразие наблюдалось в датском стаде форели. Относительно небольшое разнообразие типов окраски у диких форелей из р.Кокпак и озера Нижний Кольсай, вероятно, обусловлено малым объемом выборок. Характерной особенностью популяции форели из оз.Нижний Кольсай является сочетание мелких и крупных пятен на боках на участке от головы до начала спинного плавника. Голова, передняя часть тела, хвостовой стебель и хвост микижи из р.Кокпак окрашены также, как у форели польского происхождения и большинства особей из озера Нижний Кольсай. Матрица сходства популяций представлена в таблице 2, построенные на их основании дендрограммы сходства – на рисунке 4.

Таблица 2 – Матрица попарного сравнения сходства популяций r (над и под диагональю указаны значения для соответствующих зон тела радужной форели)

Зоны	Популяции	Р. Кокпак	Оз. Нижний Кольсай	Датская	Польская
III	Р. Кокпак	1.000	0	0	1.000
	Нижний Кольсай	0.845	1.000	0.978	0
	Датская	1.000	0.845	1.000	0
	Польская	1.000	0.845	1.000	1.000
IV\III	Р. Кокпак	1.000	0.982	0.690	0.931
	Нижний Кольсай	0.886	1.000	0.814	0.845
	Датская	0	0	1.000	0.378
	Польская	1.000	0.886	0	1.000
По всем\V	Р. Кокпак	1.000	1.000	0	1.000
	Нижний Кольсай	0.053	1.000	0	1.000
	Датская	0.118	0.076	1.000	0
	Польская	0.041	0.056	0.145	1.000

Представленные на рисунке 4 результаты кластерного анализа показали обособленное положение микижи из р. Кокпак. Радужная форель из озера Нижний Кольсай оказывается ближе то с форелью польского происхождения, то с форелью датского происхождения в зависимости от выбранного способа объединения данных. Таким образом, несмотря на отсутствие уникальных типов окраски, по совокупности состояний фенотипов произошедшая от диких предков популя-

ция четко обособлена от всех групп, прошедших искусственную селекцию. Все культивируемые в Европе формы радужной форели берут свое начало от североамериканских производителей [8]. На основе анализа различных литературных источников M. Kottelat and J. Freyhof [21] не исключают видовую самостоятельность камчатских популяций микижи и североамериканских популяций радужной форели. Полученные нами данные согласуются с этим предположением.

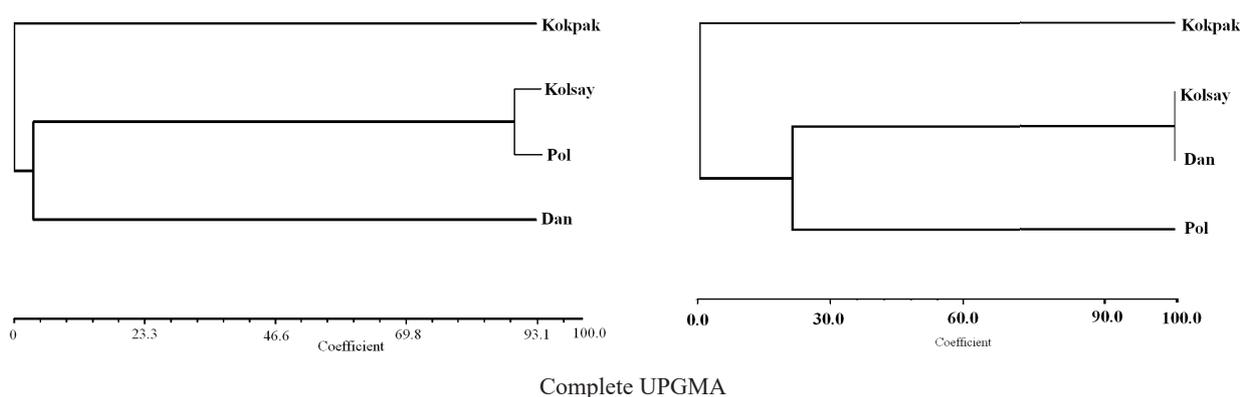


Рисунок 4 – Дендрограммы сходства радужной форели из разных выборок: слева – на основании полнокомплексного (complete) анализа, справа – невзвешенного парногруппового сходства (UPGMA). Используются сокращения Pol и Dan для форелей соответственно польского и датского происхождения.

Биологические инвазии в континентальных водоемах являются одной из основных угроз разнообразию аборигенной фауны и благополучию экосистем водоемов [22-24]. Стремительный рост интереса к разведению радужной форели в Казахстане неизбежно будет сопровождаться проникновением этого вида в естественные водоемы. Радужная форель относится к одному из наиболее агрессивных видов рыб-вселенцев. Во многих случаях ее появление приводило к негативной перестройке всей экосистемы водоема-реципиента [25-27]. Однако возможны нейтральные или положительные изменения, когда в результате интродукции без утраты естественного биологического разнообразия рыб увеличивались рыбопродуктивность и привлекательность водоемов для рыбаков-любителей [28]. Поскольку цитологический и молекулярно-генетический анализы недоступны сотрудникам природоохранных учреждений, фенетический анализ может помочь в установлении источников попадания радужной форели в новые водоемы и оценке риска для аборигенной ихтиофауны.

В связи с принятой Правительством Республики Казахстан программой развития рыбного хозяйства [29] в целях удовлетворения растущего спроса населения на рыбную продукцию выращивание форели в частных хозяйствах стало прибыльным. Однако собственное маточное стадо радужной форели отсутствует, поэтому посадочный материал завозится из стран дальнего зарубежья (Дания, Польша, Чехия, Турция). Зарубежные хозяйства представляют нам

исключительно стерильных триплоидных рыб. С одной стороны, эти рыбы обладают большим преимуществом в росте по сравнению с дикими и культивируемыми диплоидными рыбами. С другой стороны, они гарантируют поставщикам постоянный спрос на посадочный материал. Международный опыт показывает [30], что для обеспечения продовольственной безопасности необходимым является создание собственных племенных стад радужной форели в Республике Казахстан. Собственно для этой цели в 1960-1970-х годах и были сформированы популяции форели в Кольсайских озерах и бассейне р.Текес [12]. Проведенная нами работа позволяет дать предварительную оценку существующего генотипического разнообразия этого чужеродного вида.

Выводы

В результате проведенного исследования было установлено:

- 1 фенотипическая обособленность популяции микижи из р.Кокпак от других стад, имеющих в Балхашском бассейне;
- 2 большое сходство радужной форели из оз.Нижний Кольсай и стада датского происхождения;
- 3 существование значительных различий между польским и датским стадами микижи;
- 4 отсутствие изменчивости состояний исследованных фенотипов в стаде форели польского происхождения.

Литература

- 1 Развитие аквакультуры. 3. Управление генетическими ресурсами. Теническое руководство ФАО по ответственному рыбному хозяйству. No. 5, Приложение 3. – Рим: FAO, 2010. – 154 с.
- 2 Strengthening sector policies for better food security and nutrition results: fisheries and aquaculture. Policy Guidance Note 1. – Rome: FAO & EU. 2016. – 44 p.
- 3 Bégout, M. L., Kadri, S., Huntingford, F., Damsgerd, B. Tools for studying the behaviour of farmed fish. In: Aquaculture and Behavior (Huntingford, F., Jobling, M. & Kadri, S., eds), Oxford: Wiley-Blackwell, 2012. – P. 65–86.
- 4 Мина М.В., Савваитова К.А., Новиков Г.Г. Выявление специфики популяционной структуры при комплексном исследовании вида у рыб// Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Часть 2. – Вильнюс: Мокслас, 1976. –С.123-130
- 5 Артамонова В.С., Махров А.А. Генетические методы в лососеводстве и форелеводстве: от традиционной селекции до нанобиотехнологий. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2015. 128 с.
- 6 Яблоков А.В. Популяционная биология. – М.: Высшая школа, 1987. – 303 с.
- 7 Morange M. How phenotypic plasticity made its way into molecular biology // J. Biosci. – 2009: 34
- 8 MacCrimmon, H.R. World Distribution of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // Journal of Fisheries Research Board of Canada – 1971. – V.28. – P.663-704
- 9 Heen K., Monahan R.L., Utter F. Salmon aquaculture – John Wiley & Sons, New York, 1994. – 278 p.
- 10 Cowx, I. G. *Oncorhynchus mykiss*. Cultured Aquatic Species Information Programme. Fisheries and Aquaculture Division – Rome; FAO, 2022. – 34 p.
- 11 Бирюков Ю.А. *Salmo mykiss* Walbaum – микижа// Рыбы Казахстана. – Алма-Ата: ГЫЛЫМ, 1992. – Т.5. – С.119-125.
- 12 Сидорова А.Ф. *Salmo gairdneri* Richardson – радужная форель, жилая форма стальноголового лосося//Рыбы Казахстана. – Алма-Ата: ГЫЛЫМ, 1992. – Т.5. С.56-119.
- 13 Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveev A.N., Pichugin M. Yu. Diversification, sympatric speciation, and trophic polymorphism of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex, in Transbaikalia // Environmental Biology of Fishes. – 2002. – V.64. – P.97–114.
- 14 Животовский Л. А., Ким Х. Ю. Морфологические маркеры пола у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 55. № 1. с. 107-109.
- 15 Ahmed R.O., Ali A., Al-Tobasei R., Leeds T., Kenney B., Salem M. Weighted single-step GWAS identifies genes influencing fillet color in rainbow trout., *Genes* 2022, 13, 1331. doi.org/10.3390/genes13081331
- 16 Keeley, E.R.; Parkinson, E.A.; Taylor, E.B. Ecotypic differentiation of native rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) populations from British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2005, 62: 1523–1539. doi: 10.1139/F05-062
- 17 Winans G.A., Baird M.C. A genetic and phenetic baseline before the recolonization of steelhead above Howard Hanson Dam, Green River, Washington// *North American Journal of Fisheries Management.* – 2010. – V.30. – P.742–756. DOI: 10.1577/M09-119.1
- 18 Colihueque N. Genetics of skin pigmentation: clues and prospects for improving the external appearance of farmed salmonids// *Reviews in Fish Biology and Fisheries.* – 2010. – V.20. –P.:71–86. DOI doi.org/10.1007/s11160-009-9121-6
- 19 Stien L. H., Nilsson J., Bui S., Fosseidengen J. E., Kristiansen T. S., Øverli Ø., Folkedal O. Consistent melanophore spot patterns allow long-term individual recognition of Atlantic salmon *Salmo salar*// *Journal of Fish Biology.* – 2017. – V.91. – P.1699–1712 doi:10.1111/jfb.13491
- 20 Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам// Фенетика популяций: По материалам 2 Всесоюзного совещания по фенетике популяций – М.: Наука. 1982. – С. 40-44
- 21 Kottelat, M., Freyhof, J. *Handbook of European Freshwater Fishes.* – Kottelat, Cornol, Switzerland and Feyhof, Berlin, Germany. 2007. – 646 p.
- 22 Harrison, I.; Abell, R.; Darwall, W.; Thieme, M.L.; Tickner, D.; Timboe, I. The freshwater biodiversity crisis// *Science.* – 2018. – V.362:6421, 1369. doi:10.1126/science.aav9242
- 23 Toussaint A., Charpin N., Beauchard O., Grenouillet G., Oberdorff T., Tedesco P.A., Brosse S., Villéger S. Non-native species led to marked shifts in functional diversity of the world freshwater fish faunas// *Ecology Letters.* – 2018. – V.21. – P.1649–1659. doi: 10.1111/ele.13141
- 24 Van, Rees C.B.; Waylen, K.A.; Schmidt-Kloiber, A.; Thackeray, S.J.; Kalinkat, G.; Martens, K.; Domisch, S.; Lillebø, A.I.; Hermoso, V.; Grossart, H.-P.; Schinegger, R.; Decler, K.; Adriaens, T.; Denys, L.; Jarić, I.; Janse, J.H.; Monaghan, M.T.; De Wever, A.; Geijzenborffer, I.; Adamescu, M.C.; Jähnig, S.C. Safeguarding freshwater life beyond 2020: Recommendations for the new global biodiversity framework from the European experience// *Conservation Letters* – 2021, 14:e12771, 1-17. DOI:10.1111/conl.12771
- 25 Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M. 100 of the world’s worst invasive alien species. A selection from the global invasive species database. – Auckland: Invasive species specialist group. 2004. – 12 p.
- 26 Crawford S.S., Muir A.M. Global introductions of salmon and trout in the genus *Oncorhynchus*: 1870–2007 // *Rev. Fish. Biol. Fisheries.* 2008. 18. 313–344.; Stanković D., Crivelli A.J., Snoj A. Rainbow Trout in Europe: Introduction, Naturalization, and Impacts // *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture.* 2015. 23. 39–71

- 27 Stanković D., Crivelli A.J., Snoj A. Rainbow Trout in Europe: Introduction, Naturalization, and Impacts // Reviews in Fisheries Science & Aquaculture. – 2015. 23. 39–71
- 28 McDowall, R. M. Crying wolf, crying foul, or crying shame: alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxioid fishes? // Rev. Fish. Biol. Fisheries. – 2006, 16:233–422. DOI 10.1007/s11160-006-9017-7
- 29 Программа развития рыбного хозяйства на 2021–2030 годы. Утверждена постановлением Правительства Республики Казахстан от 5 апреля 2021 года № 208.
- 30 Богерук А.К. Мировая аквакультура: опыт для России. – М.: ФГНУ Росинформагротех, 2010. – 364 с.

References

- 1 Ahmed R.O., Ali A., Al-Tobasei R., Leeds T., Kenney B., Salem M. Weighted single-step GWAS identifies genes influencing fillet color in rainbow trout., *Genes* 2022, 13, 1331. doi.org/10.3390/genes13081331
- 2 Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveev A.N., Pichugin M.Yu. Diversification, sympatric speciation, and trophic polymorphism of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex, in Transbaikalia // *Environmental Biology of Fishes*. – 2002. – V.64. – P.97–114.
- 3 Artamonova V.S., Mahrov A.A. Geneticheskie metody v lososevodstve i forelevodstve: ot tradicionnoj selekcii do nanobiotekhnologij. M.: Tovarishchestvo nauchnyh izdanij KMK. 2015. 128 s.
- 4 Bégout, M. L., Kadri, S., Huntingford, F., Damsgerd, B. Tools for studying the behaviour of farmed fish. In: *Aquaculture and Behavior* (Huntingford, F., Jobling, M. & Kadri, S., eds), Oxford: Wiley-Blackwell, 2012. - R. 65–86.
- 5 Biryukov YU.A. *Salmo mykiss* Walbaum – mikizha // *Ryby Kazahstana*. – Alma-Ata: Gylym, 1992. – T.5. – S.119-125.
- 6 Bogeruk A.K. *Mirovaya akvakul'tura: opyt dlya Rossii*. - M.: FGNU Rosinformagrotekh, 2010. - 364 s.
- 7 Colihueque N. Genetics of skin pigmentation: clues and prospects for improving the external appearance of farmed salmonids // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. – 2010. – V.20. – P.:71–86. DOI doi.org/10.1007/s11160-009-9121-6
- 8 Cowx, I. G. *Oncorhynchus mykiss*. Cultured Aquatic Species Information Programme. Fisheries and Aquaculture Division - Rome; FAO, 2022. – 34 p.
- 9 Crawford S.S., Muir A.M. Global introductions of salmon and trout in the genus *Oncorhynchus*: 1870–2007 // *Rev. Fish. Biol. Fisheries*. 2008. 18. 313–344.; Stanković D., Crivelli A.J., Snoj A. Rainbow Trout in Europe: Introduction, Naturalization, and Impacts // *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*. 2015. 23. 39–71
- 10 Harrison, I.; Abell, R.; Darwall, W.; Thieme, M.L.; Tickner, D.; Timboe, I. The freshwater biodiversity crisis // *Science*. – 2018. – V.362:6421, 1369. doi:10.1126/science.aav9242
- 11 Heen K., Monahan R.L., Utter F. *Salmon aquaculture* - John Wiley & Sons, New York, 1994. - 278 p.
- 12 Keeley, E.R.; Parkinson, E.A.; Taylor, E.B. Ecotypic differentiation of native rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) populations from British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2005, 62: 1523–1539. doi: 10.1139/F05-062
- 13 Kottelat, M., Freyhof, J. *Handbook of European Freshwater Fishes*. - Kottelat, Cornol, Switzerland and Feyhof, Berlin, Germany. 2007. - 646 p.
- 14 Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M. 100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the global invasive species database. - Auckland: Invasive species specialist group. 2004. - 12 p.
- 15 MacCrimmon, H.R. World Distribution of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // *Journal of Fisheries Research Board of Canada* - 1971. – V.28. – P.663-704
- 16 McDowall, R. M. Crying wolf, crying foul, or crying shame: alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxioid fishes? // *Rev. Fish. Biol. Fisheries*. - 2006, 16:233–422. DOI 10.1007/s11160-006-9017-7
- 17 Mina M.V., Savvaitova K.A., Novikov G.G. Vyyavlenie specifiki populyacionnoj struktury pri kompleksnom issledovanii vida u ryb // *Tipovye metodiki issledovaniya produktivnosti vidov ryb v predelakh ih arealov*. CHast' 2. – Vil'nyus: Mokslas, 1976. -S.123-130
- 18 Morange M. How phenotypic plasticity made its way into molecular biology // *J. Biosci.* - 2009: 34
- 19 Programma razvitiya rybnogo hozyajstva na 2021-2030 gody. Utverzhdena postanovleniem Pravitel'stva Respubliki Kazahstan ot 5 aprelya 2021 goda № 208.
- 20 Razvitie akvakul'tury. 3. Upravlenie geneticheskimi resursami. Tenicheskoe rukovodstvo FAO po otvetstvennomu rybnomu hozyajstvu. No. 5, Prilozhenie 3. – Rim: FAO, 2010. - 154 s.
- 21 Sidorova A.F. *Salmo gairdneri* Richardson – raduzhnaya forel', zhilaya forma stal'nogolovogo lososya // *Ryby Kazahstana*. – Alma-Ata: Gylym, 1992. – T.5. S.56-119.
- 22 Stanković D., Crivelli A.J., Snoj A. Rainbow Trout in Europe: Introduction, Naturalization, and Impacts // *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*. - 2015. 23. 39–71
- 23 Stien L. H., Nilsson J., Bui S., Fosseidengen J. E., Kristiansen T. S., Øverli Ø., Folkedal O. Consistent melanophore spot patterns allow long-term individual recognition of Atlantic salmon *Salmo salar* // *Journal of Fish Biology*. – 2017. – V.91. – P.1699–1712 doi:10.1111/jfb.13491
- 24 Strengthening sector policies for better food security and nutrition results: fisheries and aquaculture. Policy Guidance Note 1. – Rome: FAO & EU. 2016. – 44 r.

25 Toussaint A., Charpin N., Beauchard O., Grenouillet G., Oberdorff T., Tedesco P.A., Brosse S., Villéger S. Non-native species led to marked shifts in functional diversity of the world freshwater fish faunas// *Ecology Letters*. – 2018. – V.21. – P.1649–1659. doi: 10.1111/ele.13141

26 Van, Rees C.B.; Waylen, K.A.; Schmidt-Kloiber, A.; Thackeray, S.J.; Kalinkat, G.; Martens, K.; Domisch, S.; Lillebø, A.I.; Hermoso, V.; Grossart, H.-P.; Schinegger, R.; Decler, K.; Adriaens, T.; Denys, L.; Jarić, I.; Janse, J.H.; Monaghan, M.T.; De Wever, A.; Geijzenborffer, I.; Adamescu, M.C.; Jähnig, S.C. Safeguarding freshwater life beyond 2020: Recommendations for the new global biodiversity framework from the European experience// *Conservation Letters* - 2021, 14:e12771, 1-17. DOI:10.1111/conl.12771

27 Winans G.A., Baird M.C. A genetic and phenetic baseline before the recolonization of steelhead above Howard Hanson Dam, Green River, Washington// *North American Journal of Fisheries Management*. - 2010. – V.30. – P.742–756. DOI: 10.1577/M09-119.1

28 Yablokov A.V. *Populyacionnaya biologiya*. – M.: Vysshaya shkola, 1987. – 303 s.

29 ZHivotovskij L. A., Kim H. YU. Morfologicheskie markery pola u gorbushi *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) // *Voprosy ihtiologii*. 2015. T. 55. № 1. s. 107-109.

30 ZHivotovskij L.A. Pokazateli populyacionnoj izmenchivosti po polimorfnyh priznakam// *Fenetika populyacij: Po materialam 2 Vsesoyuznogo soveshchaniya po fenetike populyacij* - M.: Nauka. 1982. - S. 40-44