

ОДЕСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ І. І. МЕЧНИКОВА

(повне найменування закладу вищої освіти)

Факультет гідрометеорології і екології

(повне найменування факультету)

Кафедра водних біоресурсів та аквакультури

(повна назва кафедри)

Кваліфікаційна робота

на здобуття ступеня вищої освіти «Бакалавр»

«Біологія розмноження атлантичної тріски *Gadus morhua*»

(тема кваліфікаційної роботи українською мовою)

«*Atlantic cod Gadus morhua reproductive biology*»

(тема кваліфікаційної роботи англійською мовою)

Виконав: здобувач денної форми навчання
спеціальності 207 Водні біоресурси та аквакультура

(код, назва спеціальності)

Освітня програма Охорона, відтворення та раціональне використання гідробіоресурсів

(назва)

Іванов Анатолій Миколайович

(прізвище, ім'я, по-батькові здобувача)

Керівник Лічна А.І.

(науковий ступінь, вчене звання, прізвище, ініціали) (підпис)

Рецензент Гайдашенко І.М.

(науковий ступінь, вчене звання, прізвище, ініціали)

Рекомендовано до захисту:
Протокол засідання кафедри

№ ____ від ____ . ____ . 2024 р.

Завідувач(ка) кафедри

(підпис)

БУРГАЗ Марина
(прізвище, ім'я)

Захищено на засіданні ЕК № ____
протокол № __ від ____ . ____ . 2024 р.

Оцінка ____ / ____ / ____
(за національною шкалою/шкалою ECTS/ бали)

Голова ЕК

(підпис)

СЕРБОВ Микола
(прізвище, ім'я)

Одеса 2024

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ ЕКОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Факультет Природоохоронний

Кафедра водних біоресурсів та аквакультури

Рівень вищої освіти бакалавр

Спеціальність 207 Водні біоресурси та аквакультура

(шифр і назва)

Освітня програма Охорона, відтворення та раціональне використання гідробіоресурсів

ЗАТВЕРДЖУЮ

Завідувач кафедри Бургаз М.І.

“ 13 ” травня 2024 року

З А В Д А Н Н Я
НА КВАЛІФІКАЦІЙНУ РОБОТУ БАКАЛАВРА

Іванову Анатолію Миколайовичу

(прізвище, ім'я, по батькові)

1. Тема роботи Біологія розмноження атлантичної тріски *Gadus morhua*

керівник роботи Лічна Анастасія Іванівна, старший викладач

(прізвище, ім'я, по батькові, науковий ступінь, вчене звання)

затверджені наказом закладу вищої освіти від “31” 05 2024 року № 70-С

2. Строк подання студентом роботи 16.06.2024 р.

3. Вихідні дані до роботи Робота присвячена вивченню біології розмноження атлантичної тріски *Gadus morhua*

4. Зміст розрахунково-пояснювальної записки (перелік питань, які потрібно розробити) Аналіз наявної в літературі інформації щодо загальної характеристики атлантичної тріски (*Gadus morhua*), огляд наукових досліджень щодо розмноження атлантичної тріски, морфологічні особливості статевих органів атлантичної тріски, вплив екологічних і антропогенних факторів на репродуктивні показники та можливі шляхи покращення умов для розмноження атлантичної тріски

5. Перелік графічного матеріалу (з точним зазначенням обов’язкових креслень)

Обов’язковими рисунками є ті що ілюструють види досліджень та таблиці, які характеризують ті чи інші показники, що використовуються для розрахунків та прогнозів необхідних для вирішення поставлених задач.

6. Консультанти розділів роботи

Розділ	Прізвище, ініціали та посада консультанта	Підпис, дата	
		завдання видав	завдання прийняв
I	Шекк П.В. професор каф. водних біоресурсів та аквакультури	13.05.24	13.05.24
II	Шекк П.В. професор каф. водних біоресурсів та аквакультури	20.05.24	20.05.24
III	Шекк П.В. професор каф. водних біоресурсів та аквакультури	01.06.24	01.06.24
IV	Шекк П.В. професор каф. водних біоресурсів та аквакультури	01.06.24	01.06.24

7. Дата видачі завдання 13.05.2024 р.

КАЛЕНДАРНИЙ ПЛАН

№ з/п	Назва етапів кваліфікаційної роботи	Термін виконання етапів роботи	Оцінка виконання етапу	
			у %	за 4-х бальною шкалою
1	Аналіз наукової літератури з досліджуваної теми, написання вступу, та першого розділу	13.05.2024- 19.05.2024р	90,0	відмінно
2	Аналіз морфологічних особливостей статевих органів атлантичної тріски Написання другого розділу.	20.05.2024- 26.05.2024р	90,0	відмінно
3	Рубіжна атестація	27.05.2024- 31.05.2024р	90,0	відмінно
4	Аналіз Вплив екологічних і антропогенних факторів на репродуктивні показники, можливі шляхи покращення умов для розмноження атлантичної тріски. Написання третього та четвертого розділу	01.06.2024- 09.06.2024р	90,0	відмінно
5	Написання висновків бакалаврської кваліфікаційної роботи	10.06.2024- 11.06.2024р	90,0	відмінно
6	Оформлення роботи згідно ДОСТу. Написання доповіді. Підготовка презентації.	12.06.2024- 13.06.2024р	90,0	відмінно
7	Перевірка роботи науковим керівником, надання відгуку Перевірка роботи зав. кафедрою Отримання рецензії Попередній захист роботи на кафедрі Надання роботи до деканату	14.06.2024- 16.06.2024		
	Інтегральна оцінка виконання етапів календарного плану (як середня по етапам)		90,0	відмінно

Студент

(підпис)

Іванов А.М.

(прізвище та ініціали)

Керівник роботи

(підпис)

Лічна А.І.

(прізвище та ініціали)

ЗМІСТ

ВСТУП.....	2
1 ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА АТЛАНТИЧНОЇ ТРІСКИ (<i>Gadus morhua</i>)	3
1.1 Екологія і поширення атлантичної тріски	6
1.2 Огляд наукових досліджень щодо розмноження атлантичної тріски.....	10
1.3 Вплив антропогенних факторів на популяцію атлантичної тріски	16
2 МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ СТАТЕВИХ ОРГАНІВ АТЛАНТИЧНОЇ ТРІСКИ	20
2.1 Сезонні зміни в репродуктивній системі	26
2.2 Оцінка плодючості і її залежність від екологічних факторів	28
2.3 Особливості нерестової поведінки	34
3 ВПЛИВ ЕКОЛОГІЧНИХ І АНТРОПОГЕННИХ ФАКТОРІВ НА РЕПРОДУКТИВНІ ПОКАЗНИКИ	38
4 МОЖЛИВІ ШЛЯХИ ПОКРАЩЕННЯ УМОВ ДЛЯ РОЗМНОЖЕННЯ АТЛАНТИЧНОЇ ТРІСКИ	48
ВИСНОВОК.....	52
ПЕРЕЛІК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ПОСИЛАНЬ	53

ВСТУП

Дослідження особливостей розмноження популяцій риб є ключовим розумінням динаміки їх чисельності. У характері розмноження відбиваються основні стратегії формування чисельності поколінь, тобто, де, коли і як відбувається відтворення популяції та які адаптаційні механізми пристосування популяцій до конкретних географічних - регіонів та умов середовища. Розмноження можна розглядати як у вузькому, так і у широкому сенсі слова. У вузькому значенні - це процес нересту, тобто вимет ікри і сперматозоїдів, утворення зигот, а також поведінка риб у цей період (в помірних широтах зазвичай обмежений двома-трьома місяцями). У широкому значенні слова - це весь процес відтворення, починаючи зі статевого дозрівання, підготовки до нересту як індивідуумів, так і популяції загалом, зокрема окремих її поколінь і поповненням промислового стада молодими рибами (рекрутами).

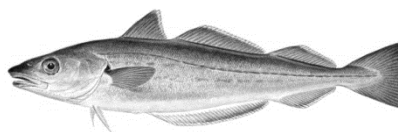
Сюди належить також ефективність розмноження, зокрема успішність запліднення, розвиток ембріонів, личинок та мальків. До цієї ж групи питань можна віднести оцінку репродуктивного потенціалу або відтворювальну здатність запасів, їх стійкість до впливу умов середовища та пресу промислу, а також найважливіше для управління промислом питання про вплив батьківського стада на чисельність продукованого ним потомства. У сенсі відтворення охоплює весь життєвий цикл особини, так як розвиток статевих клітин йде, починаючи з періоду раннього онтогенезу, хоча його темп на різних етапах життя різний.

1 ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА АТЛАНТИЧНОЇ ТРІСКИ (*Gadus morhua*)

Тріскові (рис. 1.1) є традиційними об'єктами промислу у Світовому океані. Інтенсивність промислу багатьох їх популяцій є дуже високою, і часто промислова смертність перевищує оптимальну, що дає максимальний стабільний улов молодняку. Так, протягом 30 років спостерігалось неухильне зниження уловів основних промислових риб: тріски, пікші, мерланга, сайди в Північному морі; запаси атлантичної тріски зменшилися тут на 90%. У районі Ньюфаундленду зменшення чисельності тріски досягло 99%. Ознак відновлення запасів досі немає. Очевидно, біологічні можливості тріскових риб - неспроможні витримувати такий рівень експлуатації.[1]



Тріска



Мерланг



Пікша



Сайда

Рис. 1.1 - Основні представники тріскових

Зазвичай для дослідження залежності «запас - поповнення» за моделями різного виду, наприклад, розробленим Р. Бівертоном і З. Холтом, У. Рікером та іншими дослідниками, використовується такий стандартний показник, як біомаса нерестового запасу. При цьому підході передбачається, що однакова маса статевозрілих риб продукуватиме однакове поповнення. Однак часто не враховується той факт, що нерестовий запас має більш складну, ніж просто

сумарна маса статевозрілих риб структуру. Дуже часто у риб із тривалим періодом життя він складений з особин різних вікових класів, як рано, так і пізно дозріваючих, як вперше, так і повторно беручих участь у нересті, мають як низьку, так і високу кондицію та плодючість. Усі ці параметри впливають на процес розмноження.

Ефективність нересту різноякісних виробників з їх різною нерестовою поведінкою і продукуванням ними неоднорідних за виживанням ембріонів, може бути різною. Припущення про сталість відносної плодючості тріски, у різних районах, було визнано необґрунтованим. Крім того, в деяких популяціях спостерігаються такі явища, як пропуск нересту особин та атрезія, або резорбція статевих клітин. Зазвичай ці процеси йдуть у риб у поганій кондиції, тому можна припустити, що високий ступінь міжрічної мінливості в забезпеченості тріски їжею збільшує розбіжність між біомасою нерестового запасу і загальною кількістю ікринок, що продукуються.[1]

Величина біомаси нерестового запасу, таким чином, не завжди добре відображає індекс, що характеризує відтворювальні здібності популяції. Застосування різних уточнюючих біологічних параметрів покращує величину зв'язку показників батьківського стада з поповненням. Це змушує дослідників шукати нові, більш точні заходи репродуктивного потенціалу.

Під репродуктивним потенціалом (РП) розуміється сукупність кількісних, енергетичних, фізіологічних, біохімічних та інших резервів популяції, необхідних для успішного розмноження. У вузькому сенсі - кількість овоцитів у самок популяції в період перед нерестом.[1]

Слабкі кореляційні зв'язки «запас-поповнення» пояснюються також відсутністю відповідних даних хорошої якості, автокореляціями в часових рядах, змінами, умовами середовища, що вносяться в ефективність запліднення і виживання потомства. Все перелічене вище впливає на оцінки чисельності поповнення, і як наслідок - зменшує точність індексів запасу, як показника справжнього репродуктивного потенціалу.

Оцінка відтворювальної здатності популяції вимагає вивчення динаміки низки репродуктивних показників та механізмів відтворення кожного запасу.

Це відноситься до структури запасу, що становить нерестову біомасу, співвідношення статей, процесу статевого дозрівання, потенційної та реалізованої плодючості стада, життєздатності ікри та успіху викльову. Коливання зазначених характеристик можуть генерувати важливі зміни в репродуктивному потенціалі з подальшим впливом на чисельність поповнення. Однак, флюктуації цих репродуктивних параметрів дуже часто ігноруються через відсутність інформації, що регулярно збирається. Деякими з причин, що пояснюють відсутність регулярних спостережень, є необхідність у значних зусиллях зі збирання проб, причому найчастіше в чітко регламентований час, а також дискусії з приводу співвідношення фінансових витрат і отримуваної вигоди, що постійно виникають.[1]

Відомо, що багато біологічних та природних факторів прямо чи опосередковано впливають на дозрівання, плодючість риб та життєздатність ембріонів. Ці зв'язки між біологічними факторами особин популяції, факторами середовища та репродуктивними характеристиками могли б використовуватися для прогнозу деяких параметрів, необхідних для визначення репродуктивного потенціалу. Такі залежності могли б являти собою альтернативні методи оцінки міжрічних варіацій репродуктивного потенціалу за відсутності даних з дозрівання, плодючості та життєздатності ембріонів або давати більш швидкі та менш дорогі методи моніторингу продукції ікри. Це в перспективі сприяло б покращенню наших можливостей прогнозування та допомогло б простежити історичні тенденції у розвитку запасів, що необхідні для управління ними.

Увага до проблеми репродуктивного потенціалу стад риб важлива зараз ще й тому, що вчені свого часу непропорційно великі зусилля направили на кількісні аспекти оцінок запасів, на шкоду дослідженню біологічних особливостей структури популяцій та розуміння їх відтворювальних можливостей. Комітет з охорони рибних ресурсів Канади зазначав, наприклад, що одним із факторів, що

призвели до колапсу канадського рибальства в Атлантиці, була відсутність уваги до логічного зв'язку між нерестом і майбутнім поповненням.[1]

1.1 Екологія і поширення атлантичної тріски

Сучасний ареал атлантичної тріски величезний; він приурочений в основному до континентального шельфу і простягається на північ до районів Полярного фронту Північно-Західної Атлантики, мешкаючи від 40° (затока Мен) на півдні до 62° пн.ш. (море Лабрадор) на півночі, в Північно-Східній - від 49° пн.ш. на півдні до 71° пн.ш. (Східна Гренландія та о-в Ян-Майєн) і 80° (архіпелаг Шпіцберген) - на півночі (рис. 1.2). Найпівнічнішою з усіх популяцій атлантичної тріски є північно-східна арктична. Розповсюдження тріски на північному сході приурочене до атлантичних та прибережних вод. Західним кордоном ареалу є край шельфу у східній частині Норвезького та Гренландського морів. На південні ділянки ареалу тріска приходить під час нересту. Північний кордон в районі на захід від Шпіцбергена досягає 80° пн.ш. У східному напрямку тріска може мігрувати до узбережжя Нової Землі.[2]



Рис. 1.2 - Ареал поширення атлантичної тріски

Доросла тріска дотримується районів у яких температура води від 0 до 6° С. В окремих випадках у погоні за їжею вона може заходити у воду з негативною температурою, але зазвичай уникає акваторій як з низькою, так і з високою

температурою. Ареал молоді на стадії 0-групи може бути значно ширшим, ніж у дорослої риби. Населення тріски одне із найбільших у Північній Атлантиці. Вона характеризується значними коливаннями чисельності поколінь, що викликають зміни промислового та нерестового запасів. Гідрологічні умови моря впливають на стан запасу тріски як безпосередньо через середовище проживання, змінюючи міграції риб і виживання особин різних поколінь, так і через трофічну мережу, викликаючи коливання доступності їжі.[2]

Питання про популяційну структуру тріски розглядається в даній роботі коротко і не претендує на повноту, як по літературній добірці, так і по детальному аналізу різних сторін проблеми. Структура популяції не є основною темою дипломної роботи, проте, відомості про неї потрібні для розуміння досліджуваного об'єкта - атлантичної тріски, що мешкає в даному регіоні. При розгляді питання використані як літературні, так і власні дані.

Питання неоднорідності стада тріски обговорювався неодноразово. Так, Л. Брейтфус і Г. Гебель виділяли три групи тріски: лофотенсько-мурманську, ведмежа острівську та мурманську. Останню вони вважали аналогічною до норвезької фьордової тріски. Особливо наполегливо вивчення популяційної структури тріски велося в 1930-ті роки. Групуючи риб за низкою пластичних і меристичних ознак, вище згадані автори виділяли до 16 «самостійних рас» (чи «різниць») тріски.[2]

Виявилося, що тріска щорічно робить дуже протяжні нагульні та нерестові міграції, переходячи з одного району моря до іншого. Такий тип поведінки випрацювався у процесі адаптації популяції до умов аркто-бореального басейну. Найбільш протяжні міграції здійснює статевозріла риба (до 800-1000 морських миль), прямуючи до нерестовищ біля північно-західного узбережжя Норвегії, де особини, що відгодовувалися в різних районах моря, змішуються.

Генетичні дослідження продемонстрували, що тріска, як і багато інших океанічних видів риб з високою чисельністю та міграційними здібностями є єдиним видом, що характеризується значним обміном генами та відсутністю

суттєвих генетичних розбіжностей у межах великих географічних районів Атлантичного океану.

Відмінності по ряду екстер'єрних, анатомічних та фізіологічних ознак пов'язані з відмінностями умов середовища в тих районах, куди потрапляє тріска у ранньому онтогенезі. Внутрішньо - популяційні групи (основними є: прибережна та океанічна тріска) являють собою локальні екологічні (географічні) форми, які не мають природних перешкод для контактів одна з одною, включаючи і контакти в період нересту. У цьому нас переконав різнобічний аналіз всіх наявних у нашому розпорядженні даних, як літературних, так і власних, за місцями проживання, районами нересту, темпом зростання і статевого дозрівання, структурою отолітів, специфічністю набору паразитів та генетичними характеристиками.[2]

Багаторічними дослідженнями встановлено, що місця нересту та райони нагулу океанічної та прибережної тріски строго не локалізовані, а тим більше не ізольовані один від одного. Основні нерестовища розташовані у Вест-фьорді і на мілководних банках уздовж узбережжя Лофотенських островів, а також безпосередньо в численних фіордах узбережжя Норвегії. Ступінь перемішування груп протягом року багато в чому невідома. Характер міграцій прибережної тріски, мабуть, більш обмежений, ніж у далеко мігруючої північно-східної арктичної тріски. Однак, під час нересту особини прибережної та північно-східної арктичної тріски з текучими гонадами зустрічаються на нерестовищах одночасно.

Потужна система Північно-Атлантичного течії забезпечує широке рознесення ікри та личинок риб, причому необов'язково в ті райони, де нагулювалися їхні батьки. Напрямок дрейфу залежить від ступеня розвитку гілок течії і може змінюватися за роками, що також забезпечує перемішування особин різних груп. Причому ікра, виметана в морі (тобто за межами фіордів), може звідти потрапляти і в фіорди, що було доведено експериментами з «пляшковою поштою».[2]

Складність міграційної поведінки північно-східної арктичної тріски, постійний обмін особинами між скупченнями, участь у загальному нересті виробників, що вирости в різних районах моря і, значною мірою, випадкове занесення потомства в Медвежинсько-Шпіцбергенський район дозволяє говорити про генетичну однорідність даної популяції. Таким чином, в цьому регіоні мешкають дуже цінні екологічні групи, основними з яких визнаються океанічна і прибережна, чисельність яких варіює за поколіннями. Однак, незважаючи на ряд властивих їм особливостей, репродуктивна ізоляція у них відсутня, так як вони мають можливість випадкового вільного схрещування, що забезпечує великий поліморфізм тріски.

Тріска відноситься до риб із тривалим життєвим циклом. Окремі особини можуть доживати до 20-25 років, проте тріска старше 15 років у уловах зустрічається вкрай рідко. Поповнення промислового запасу тріски відбувається особинами віком 3-4 років, що досягли довжини 42-47 см. (маси – 0,75-1,0 кг). Стає статевозрілою у віці 7-8 років. Тріскі притаманні великі флюктуації чисельності поколінь, що викликають зміни промислового та нерестового запасів.[2]

Для формування поколінь тріски різної врожайності важливі кліматичні, переважно океанологічні умови. При переході від холодних до теплих за океанографічними умовами періодів з'являються врожайні покоління тріски. Важливою у пізнанні великомасштабних змін у екосистемі є запропонована Г.К. Іжевським теорія хвиль життя. Циклічні коливання океанологічних процесів, пов'язані з припливом теплих атлантичних вод, характеризують умови середовища та інтенсивність біологічних процесів, включаючи розвиток фіто-, зоо- та іхтіопланктону, а також акумуляцію органічної речовини на більш високих трофічних рівнях екосистеми.

Найбільш сприятливі умови для формування багатих поколінь тріски за Г.К. Іжевським зазвичай складаються при збігу максимумів кількох циклів (4-5-, 8-10- та 18-20-річних коливань), а бідних - відповідно при збігу їх мінімумів. Безперечно також вплив величини нерестового запасу.[2]

Величині промислового запасу тріски (особин у віці 3 років і старше) властиві значні коливання, проте їх розмах був нижчим, ніж амплітуда флюктуацій оцінок чисельності окремих поколінь. Неухильне зниження запасу, що переривалася в періоди вступу в череду багатих поколінь. Зростання запасу, що досягло локального максимуму (2,3 млн. т.), було зумовлене появою в череді ряду багатих і середніх за чисельністю поколінь, а також високим темпом зростання тріски. Потім промисловий запас тріски почав знижуватися, його біомаса досягла 1,04 млн. т., що нижче за середньо багаторічний рівень (2,03 млн. т.).

Північно-східна арктична тріска - традиційний об'єкт промислу. Детальні відомості про промисл тріски до початку XX століття з описом знарядь і способів лову, обсягів видобутку наведені в ряді робіт. На початку XX століття населення тріски експлуатувалися на відносно низькому рівні. Спади та підйоми загального вилову були зумовлені природними факторами: появою та вступом у промисел урожайних чи неврожайних поколінь. Ознак виснаження популяції під впливом промислу не зазначалося. Улови багато в чому залежали від обсягу промислових зусиль.[2]

Перші ознаки впливу промислу на стан запасів залишилися непоміченими, оскільки у роки різко скоротився обсяг промислових зусиль, що дозволило популяції повернутися у вихідний стан. Промислові улови були високими і склалися переважно з великої риби. Дуже успішним був і промисел статевозрілої тріски біля Лофотенських островів. Але вже через декілька років ефективність промислу різко знизилася. З цього часу регулювання промислу стає важливим завданням рибогосподарської науки, а запас північно-східної арктичної тріски унікальним об'єктом застосування ідеї раціональної експлуатації біоресурсів.

1.2 Огляд наукових досліджень щодо розмноження атлантичної тріски

Найбільш простим показником вікової різноманітності є інформація про те, яка група особин домінує в уловах. За об'єднаними даними частка статевозрілої тріски становила 12% від загальної кількості проаналізованих особин. Серед статевозрілої тріски переважали особини у віці 6-9 років. Інший показник вікового розмаїття був запропонований К. Шенноном. Індекс немає розмірності і представлений одним значенням, який залежить від величини запасу. Він характеризує як кількість вікових груп у нерестовому стаді, так і рівномірність розподілу риби серед вікових груп.[3]

Розмір показника вікового розмаїття перебуває під значним впливом врожайних поколінь, які поповнюють нерестове стадо. Особи таких поколінь зазвичай спостерігаються у популяції протягом кількох років, збільшуючи, в міру дорослішання, як чисельність старших вікових груп і так загальну кількість вікових груп у запасі.

Пік величини нерестового запасу зазвичай відзначається кілька років до максимуму вікового розмаїття стада. За даними ісландських дослідників, індекс різноманітності - важливий компонент у моделях запас-поповнення, і однією з цілей управління рибальством має бути підтримання вікової різноманітності на високому рівні.[3]

Величина індексу різноманітності, що описує нерестове стадо північно-східної арктичної тріски, змінювалася від 0,93 до 0,49. На початку досліджуваного періоду цей показник був досить постійним і не відчував великих коливань. Потім він почав знижуватися, після чого стали спостерігатися різкі коливання індексу різноманітності, пов'язані, мабуть, з домінуванням у стаді рідкісних урожайних поколінь, які порушували рівномірність розподілу риби за віковими групами.[3]

Урожайні покоління у роки швидко вилучалися промислом, не досягаючи старшого віку. Наступне велике зниження індексу, після чого спостерігався новий локальний максимум. У цілому нині за період досліджень можна назвати існування значимого тренду, спрямованого на зниження індексу різноманітності нерестового стада. Як показано на прикладі інших запасів тріски, зменшення

вікового різноманіття слідує за зменшенням рівня запасів. Те саме можна констатувати і для північно-східної арктичної тріски.

Хімічний склад і харчова цінність тріски(табл. 2.2). Говорячи про склад риби, варто розуміти, що мова йде про те унікальному наборі елементів і вітамінів, яким багатий продукт. Для початку варто розглянути, яку харчову цінність являє собою тріска.

Табл. 1.1 – Хімічний склад тріски

Макроелементи	Мікроелементи і жирні кислоти	Вітаміни
Білки	Омега – 3	В – 1
Жири	Омега – 6	В – 5
Вуглеводи	Йод	В – 6
Вода	Фосфор	В – 9
	Залізо	D
	Магній	A
	Сірка	E

Ліпіди є важливою біохімічною ланкою в харчовій мережі екосистеми, що відображає зв'язки між хижаками та жертвами (наприклад, між тріскою та мойвою). Основним місцем акумулювання ліпідів у тріски є її печінка, тоді як у м'язах - ліпіди складають не більше 1% сирової ваги. Таким чином, основні резерви ліпідів організму (до 70-80%) містяться в печінці. Гепатосоматичний індекс - ГПСІ (відносна вага печінки риб) - дуже динамічний показник, що відображає умови живлення тріски.

Резерви ліпідів, відкладені в печінці риб, використовуються в періоди голодування у нестатевозрілих особин і протягом річного циклу дозрівання гонад - у статевозрілих. Було показано, що зміни вмісту ліпідів залежно від харчового раціону впливають на репродуктивний потенціал риб як на індивідуальному, так і на популяційному рівні.[3]

Значення ГПСІ тріски сильно змінювалися, залишаючись більш менш синхронними у різних розмірних груп. Величини ГПСІ були відносно стабільні,

причому в середньому на 1-2% нижче, ніж коли тривало спостерігалися досить високі значення цих індексів ($> 5\%$). Значення ГПСІ помітно збільшувалися зі збільшенням довжини риби. Найбільші коливання величин ГПСІ відзначені, коли їх мінімуми збігалися або йшли за мінімумами в біомасі запасу мойви. Динаміка ГПСІ була такою, що у риб найбільших розмірів середні значення гепатосоматичних індексів дорівнювали або навіть нижче у риб найдрібніших розмірів, що свідчило про непропорційно більшому зменшенні значень ГПСІ у великої тріски в ці роки.

Значні позитивні зв'язки були знайдені між величинами ГПСІ і перетвореними на логарифми значеннями біомаси запасу мойви. Коли запас мойви був нижче 1 млн. т., значення ГПСІ швидко зменшувалися, тоді як при запасі мойви більше 2 млн. т., спостерігалось лише невелике, плавне збільшення ГПСІ.[3]

При високому запасі мойви значення ГПСІ у великої тріски були вищими, ніж у дрібної. Спостерігалися значні позитивні зв'язки між величинами ГПСІ і співвідношенням біомаси запасу мойви до біомаси запасу тріски, хоча зіставлення біомас зазвичай пояснювало дещо менший відсоток варіабельності. Значення ГПСІ швидко зменшувалися при співвідношенні запасів нижче одиниці.

Значні відмінності величин ГПСІ у роки з високою та низькою біомасою мойви спостерігалися з лютого по липень у всіх п'яти розмірних груп тріски. І навпаки, у вересні-січні значення гепатосоматичного індексу для років з високою та низькою біомасою мойви не мали статистично значимих відмінностей. У трьох найменших розмірних груп максимальні значення ГПСІ спостерігалися у роки з високою біомасою мойви в березні-травні, тоді як у роки з низькою біомасою мойви - у жовтні або листопаді.[3]

У двох найбільших розмірних груп коливання ГПСІ за сезонами в роки з високою біомасою мойви були менш явними; у роки з низькою біомасою мойви піки значень ГПСІ відзначалися у листопаді чи грудні. Значення ГПСІ для дрібних риб у лютому-липні були подібні за величиною з відповідними

значеннями для великих риб як у роки з високою біомасою мойви, так і в роки з низькою. Тому різниця в максимальних значеннях ГПСІ дрібних і великих риб, є результатом того, що у дрібних риб значення ГПСІ з вересня по січень були нижчими, ніж у більших риб.

Таким чином, швидкі зміни чисельності пелагічних риб впливають на гепатосоматичний індекс та, отже, на енергетичні резерви запасу північно-східної арктичної тріски. Середньорічний індекс ГПСІ швидко зменшується, коли біомаса запасу мойви падає нижче приблизно 1 млн. т. або співвідношення біомаси мойви до біомаси тріски зменшується нижче 1:1. Позитивного впливу чисельності чи доступності оселедця на середньорічний ГПСІ не зазначено.[3]

Зв'язки між ГПСІ та мойвою також простежуються і в сезонному масштабі. В роки високої чисельності мойви у трьох найменших розмірних груп тріски навесні відзначалися піки середньомісячних значень ГПСІ. Це може відображати інтенсивне живлення тріски мойвою під час щорічної нерестової міграції статевозрілої мойви до узбережжя. У роки як високої, так і низької біомаси мойви середньомісячні піки ГПСІ спостерігалися у великій тріски у листопаді чи грудні. Ці піки восени можуть бути пов'язані з річним циклом дозрівання гонад. Однак, сезонні зміни ГПСІ у статевозрілих і нестатевозрілих риб часто синхронні, що свідчить про їхню залежність більше від наявності загальних харчових ресурсів, ніж від динаміки статевого дозрівання.

Наприклад, нестатевозріла і статевозріла прибережна тріска демонструють подібні за сезонами зміни ваги печінки, яка збільшується від жовтня до січня. У нестатевозрілої і статевозрілої тріски Медвежинско-Шпицбергенського регіону спостерігаються чіткі осінні піки ГПСІ, які пояснюються вищим рівнем відгодівлі період із липня по жовтень у цьому районі. Крім того, сезонні піки індексу ГПСІ атлантичної тріски не обов'язково передують нересту. Наприклад, тріска з північної частини затоки Св. Лаврентія має пік ГПСІ у серпні, а нерестує з травня до початку липня.[3]

У вересні-січні середньомісячні значення ГПСІ тріски наближаються до приблизно однакового значення, в роки, коли мойва численна, цей показник не

відрізняється від років з дефіцитом мойви. Наші дані говорять про те, що значення ГПСІ тріски безпосередньо перед ікрометанням погано відображають міжрічні. Відмінності енергетичних резервів виробників. Відмінності між роками з високою та низькою біомасою мойви найбільші у травні-червні, тобто у місяці, що йдуть відразу після інтенсивної відгодівлі тріски мойвою в березні-квітні. Тому міжрічні відмінності у фізіологічному стані виробників, мабуть, краще відображають значення ГПСІ саме в цей період року.

Величини ГПСІ залежить від розмірів тріски. Коли частота зустрічальності мойви в шлунках тріски була низькою, у тріски довжиною 41-60 см. спостерігалися як високі, так і низькі середньорічні значення ГПСІ. Високі значення ГПСІ при дефіциті мойви свідчать про те, що тріска могла використовувати альтернативні кормові об'єкти, щоб досягти величин ГПСІ, які можна порівняти з такими при численності мойви.

У особин довжиною 41-60 см. верхньою межею середньорічних значень ГПСІ були 6-7 %, тобто можна зробити висновок, що існує якийсь верхній ліміт кількості енергії, що накопичується цими рибами. Великі розмірні групи мали великі середньорічні значення ГПСІ, коли чисельність та доступність мойви була високою. Мабуть, велика тріска має більше можливостей для акумулювання енергії в печінці протягом усього року, оскільки вона більша, ніж дрібна та споживає багатих ліпідами рибних кормових об'єктів, які сприяють досягненню більш високих значень ГПСІ. Але вона більше, ніж дрібна тріска, залежить від величин запасу мойви, необхідних для досягнення таких високих значень ГПСІ.[3]

Зв'язки між мойвою та ГПСІ північно-східної арктичної говорять про те, що чисельність мойви впливає на репродуктивний потенціал запасу тріски. При низькому запасі мойви (і ГПСІ тріски) може, наприклад, збільшуватися смертність нерестових самок, чий енергетичні резерви надмірно виснажуються, як було показано для тріски з північної частини затоки Св. Лаврентія.

1.3 Вплив антропогенних факторів на популяцію атлантичної тріски

Наступ статевої зрілості у особин різних статей може бути як одночасним, так і різночасним. Зазвичай у риб відзначається статевий диморфізм у темпах статевого дозрівання самців та самок. У більшості видів самці дозрівають у більш ранньому віці і при меншій довжині, ніж самки. Є й приклади зворотного: статева зрілість самців настає в пізнішому віці, ніж у самок, особливо у видів, де самець охороняє потомство, наприклад у бичка-кругляка в Азовському морі, а також у деяких видів лососевих.[4]

Тріскові види риб демонструють більш раннє дозрівання самців. Так, різниця в величинах індексів A_{50} і L_{50} , у самців і самок тріски Балтійського моря становить близько 1 року і 12 см. відповідно, у тріски району Північно-Західної Атлантики - 0,9 року і 3 см. відповідно. Найбільші відмінності в темпах статевого дозрівання відзначаються у плоских риб. Дане явище, мабуть, пов'язане з більш значними енергетичними витратами на генерацію та розвиток статевих продуктів у самок, у порівнянні з самцями, особливо у видів, що продукують ікру з великими запасами жиру.

У північно-східної арктичної тріски також спостерігається статевий диморфізм у темпах дозрівання особин. У наймолодших вікових групах (3-5 років) частки статевозрілих особин серед самців і самок невеликі і приблизно однакові. Але до шестирічного віку темп дозрівання самців помітно випереджає самок.[4]

Темп статевого дозрівання самців тріски помітно зріс, тоді як темп статевого дозрівання самок тоді ще не збільшився. Правило статевого диморфізму, сформульоване В.А. Геодакяном свідчить, що у будь-якій популяції у самців переважає якась ознака, та ще й популяція невдовзі розвиватиметься у напрямі наростання цієї ознаки. Справді, відбулося прискорення темпу статевого дозрівання вже всієї популяції.

Таким чином, більш раннє статеве дозрівання тріски можна пов'язати, в основному, зі збільшенням темпу її зростання, так як збільшилася частка статевозрілих риб за віком, а частка статевозрілих риб за розмірними групами майже не змінилася, особливо у риб довжиною менше 80 см.[4]

Однак, частка зрілих особин зросла і серед однорозмірної тріски, і адекватно пояснити прискорене дозрівання лише підвищенням темпів зростання не можна. Мабуть, відбулися якісь глибші зміни в структурі нерестової популяції, пов'язані з її фенотипним і генотипним розмаїттям, які ще слід досліджувати. Тут не можна виключати вплив інтенсивного промислу, сприятливого добору особин, що швидко дозрівають.[4]

Співвідношення статей - важлива ознака популяції, пов'язана з еволюційними тенденціями зміни ознак. Існує поняття первинного (при заплідненні або утворенні зигот), вторинного (при народженні) і третинного (у статевозрілих особин) співвідношення статей. Первинне співвідношення завжди спрямоване у бік переважання самців (до 2:1), потім воно змінюється у бік переважання самок через більшу смертність самців. Вторинне співвідношення статей - змінна величина, що тісно пов'язана з умовами середовища.

Вторинне співвідношення статей, мабуть, пов'язане зворотним зв'язком із співвідношенням статей у виробників. Це було показано в експериментах на акваріумних рибках гуппі. У популяціях, що зазнають змін або стресів, особливо на околицях ареалу, переважають самці, а в стабільних популяціях - самки, до появи безсамцевих популяцій. При мінливому середовищі, коли потрібна більша пластичність, середньорічний оптимум співвідношення статей змінюється у бік переважання самців, та тенденція спостерігається і за більш короткочасних змін середовища. Це узгоджується з теоретичними уявленнями про те, що жіноча стать грає роль стабілізуючої, консервативної підсистеми, що спеціалізується на збереженні накопичених ознак, а чоловіча стать грає роль оперативної, рушійної системи і щодо мінливості ознак є «авангардом» популяції.[4]

У тріски у зв'язку з відмінностями у темпах дозрівання самців і самок, і навіть неоднаковою тривалістю життя особин різних статей, у нерестовій

популяції спостерігається різні співвідношення статей, як і вікових, і у розмірних групах. У середньому серед статевозрілої тріски у віці до 10 років і в розмірних класах до 90-95 см. переважають самці, серед більшої тріски - самки; старші вікові групи та найбільші особини представлені у стаді переважно самками.

Для обчислення величин репродуктивного потенціалу стада показник співвідношення статей є дуже важливим, його бажано визначити щорічно. В іншому випадку можливі відхилення в розрахунках величин репродуктивного потенціалу.[4]

Дослідження показали, що частка самок та самців у нерестовій популяції тріски - дуже варіабельний показник, який сильно коливається з року в рік. Співвідношення статей може змінюватися як від покоління до покоління, так і в межах одного покоління. Так, при вступі до нерестового стада рекрутів багатого покоління, у стаді збільшується частка самців, які зазвичай дозрівають раніше, ніж самки. У міру зростання особин покоління частка самців у ньому зменшується. Однак можна помітити, що за весь період досліджень простежується тенденція по зменшенню відсотка самок у нерестовому стаді.[4]

Збільшення частки самців і скорочення частки самок в нерестовій популяції саме собою не є тривожним симптомом, якщо рівень нерестового запасу високий і відсутній тренд омоложення стада. Але у тріски скорочення частки самок серед статевозрілих риб поєднувалося зі зменшенням нерестового запасу та його омоложенням. Відношення кількості самців до кількості самок серед статевозрілої тріски в період осінньо-зимової міграції.

Поступове і неухильне збільшення частки самців у нерестовій популяції можна пояснити більшим, ніж у самок, прискоренням темпу їх статевого дозрівання, та зменшенням чисельності тріски старшого віку, серед якої переважають самки.[4]

Багато в чому зазначена динаміка у співвідношенні статей пов'язана з промислом тріски, що виловлює великих статевозрілих риб більш інтенсивно, ніж дрібних і середніх. Згідно з матрицями промислової смертності за віком, вона підвищується зі збільшенням віку, наприклад, промислова смертність риб у віці

3-7 років була в 2,5-3 рази нижче, ніж у осіб віці 8 років та старше. Про це ж свідчить зниження приблизно на 30 см. середньої довжини риб у нерестовому стаді.

Обидва процеси - зникнення великих статевозрілих риб і прискорення темпу зростання і дозрівання тріски - відбувалися одночасно. Репродуктивний потенціал тріски за досліджений період знижувався за рахунок втрати найбільших і високо плідних виробників. Паралельні зміни у популяції тріски були спрямовані на компенсацію цього зниження за допомогою прискорення темпу зростання та статевого дозрівання особин. Нині у нерестовому стаді переважають самці і мінімальна частка повторно нерестуючих риб, що опосередковано свідчить про пережитих населенням змінах.[4]

2 МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ СТАТЕВИХ ОРГАНІВ АТЛАНТИЧНОЇ ТРІСКИ

Для судження про репродуктивний стан будь-якої особини або в цілому популяції необхідні індекси, що характеризують стан відтворювальної системи риб. Для особини такими індексами служать стадії зрілості гонад. Для групи риб, у тому числі і популяції, індекси статевого дозрівання зазвичай використовуються величини середньої довжини, маси або віку, при якому 50% особин стають статевозрілими і беруть участь у нересті (50%-ві точки дозрівання). Можна також використовувати 25- та 75%-ві точки статевого дозрівання особин.[5]

Ці значення набувають з емпіричних моделей за багаторічними даними спостережень. Зазначені параметри варіюють як у риб різних видів, так і у особин, що належать до однакових видів. У середині видів, середня довжина та вік 50%-вого дозрівання (A_{50} і L_{50}) змінюються залежно від географічних районів та історичних періодів. У ряду видів відзначені різні для самців і самок величини віку та розміру статевого дозрівання.[5]

Для розрахунків чисельності та біомаси нерестового запасу необхідні дані про частку статевозрілих риб за всіма віковими групами або по поколіннях, звані часто кривими або огинами статевої зрілості. Залежно від якості інформації для різних запасів використовуються або спостережені, або згладжені певним способом дані. Вік (A_{50}) і довжина (L_{50}) 50%-вого дозрівання самців (M) та самок (W) атлантичної тріски з різних районів Північної Атлантики.

Репродуктивний період більшості довгоживучих видів риб триває кілька років, на відміну від ряду лососевих, які нерестують один раз у житті. Розтягнутість статевого дозрівання і неодноразовість нересту мають велике пристосувальне значення виду, так як стабілізують чисельність нерестової популяції.[5]

Урожайні покоління, дозріваючи не одночасно і нерестуючи протягом кількох наступних років, компенсують дефіцит виробників у роки, коли статевої зрілості досягають особини бідних поколінь. Очевидно, для розвитку гонад необхідний певний запас енергії, так звана, надмірна енергія. Не всі особи одного покоління накопичують її одночасно в силу широкого географічного поширення, і звідси - неоднакових кормових і природних умов. Крім того, риби можуть бути різноякісні за генотипом, у зв'язку з чим їхнє дозрівання настає у різний час.

Тривалість періоду статевого дозрівання серед популяцій тріски Північної Атлантики найбільш висока у популяції північно-східної арктичної тріски. Найранішній зазначений вік дозрівання тріски становить 3 роки, найпізніший - 12 років, масове дозрівання спостерігається у віці 7-8 років. Мінімальні розміри тіла при першому дозріванні становили у самців 37 см., у самок - 42 см.; у той самий час частина особин популяції залишалася нестатевозрілою до 100 днів. Це підтверджується і даними Т. Йоргенсена, що свідчать про відсутність статевозрілих риб у поколінь у віці 7 років, і про їхнє повне (100%-ве) дозрівання тільки до 13 років.[5]

Пізніше дозрівання риб часто притаманне популяціям високих широт, де умови середовища більш мінливі, і де низька температура води може затримувати фізіологічний розвиток. Інша гіпотеза, висловлена Гарродом і Хорвудом, передбачає, що дозрівання пов'язані з чисельністю запасів. Численні запаси, що займають великі географічні райони та мають тривалий нерест, характеризуються більшою гетерогенністю, ніж малі запаси. Гетерогенність великого запасу згладжує зміни смертності в ранньому онтогенезі та сприяє розвитку пізнього дозрівання. Обидві ці гіпотези стосовно північно-східної арктичної тріски мають однакову спрямованість.

Тривалість репродуктивного періоду риб також може бути різною. За нерестовими марками на отолітах зафіксовано до 8-9 сезонів розмноження у північно-східної арктичної тріски поколінь 20-х років минулого століття. В даний час в умовах інтенсивного промислу більшої частини особин популяції вдається віднереститись не більше 1-2 разів у житті. Непрямим показником

кількості нерестових сезонів у риб є довжина розмірно-вікового ряду (тобто кількість розмірних та вікових груп) або максимальні розміри риб у стаді.[5]

Зміни відносної кількості статевозрілих риб за окремими віковими групами дуже великі. Розмах коливань за окремими роками та поколіннями становить від 5 до 80%. Величини стандартного відхилення найбільші у особин віком 7-9 років. Відмінності у частці дозріваючих риб який завжди вдається пояснити змінами у темпі зростання тріски. У ряді випадків швидкість статевого дозрівання не має прямої залежності ні з конкретним віком, ні з певною довжиною, ні з масою особини.

Вважалося, що тріска нереститься щорічно, на це вказували Г. Роллефсен і Е. Сівертсен, однак, в останні роки з'явилися публікації, що свідчать про те, що деякі особини, що належать і до інших популяцій тріски, можуть пропускати окремі нерестові сезони.[5]

З цим можуть бути пов'язані парадоксальні на перший погляд зменшення частки статевозрілої тріски будь-якого покоління, що спостерігаються іноді зі збільшенням віку риби на один рік. Бергенським інститутом морських досліджень (БІМД) у пробах було зафіксовано велику кількість великих риби, які, судячи з розмірів, повинні були мати дозріваючі гонади, але реєструвалися як нестатевозрілі, що може опосередковано вказувати на пропуск нересту. Найчастіше це відзначається, за нашими даними, у особин старше 9-10 років. Можливо також, різкі стрибки зазначених величин пов'язані з малою кількістю матеріалу в старших групах.[5]

Нами проаналізовано багаторічний матеріал по стадіям зрілості гонад тріски. Візуальне визначення стадій зрілості риби почало проводитися у морі після опублікування новаторських на той час робіт В.П. Сорокіна, присвячених аналізу розвитку статевих залоз і статевого циклу тріски, де також викладалася докладна методика. Об'єднання і систематизація матеріалу дозволила нам встановити, що вік 50% статевого дозрівання північно-східної арктичної тріски (А50), відчував значні коливання по роках. Межі коливань цього індексу склали: від максимуму 11,00 до мінімуму 6,22.

Простежується чіткий тренд зменшення віку статевого дозрівання тріски, на фоні якого відзначалися локальні максимуми. Зниження віку статевого дозрівання у популяції опосередковано підтверджується даними за термінами нересту. Так пік нересту став спостерігатися на тиждень пізніше, що пов'язується зі збільшенням частки молодих, вперше дозріваючих риб.[5]

Серед однорозмірних особин також відбувалася зміна частки зрілих риб. Прискорене дозрівання тріски, як було визначено нами, виявилось збільшення частки зрілих риб у розмірних групах від 65 до 80. У самців це зростання сталося раніше, ніж у самок. Прискорення дозрівання тріски важко пояснити підвищенням темпу її зростання, хоча цей чинник є дуже значущим. Частка статевозрілих риб серед самців зросла найбільше у особин довжиною 60-70 см., серед самок - у особин довжиною 70-80 см.[5]

Показник довжини 50% дозрівання тріски за період досліджень змістився приблизно на 12 см. В даному випадку не можна виключити селекційний вплив інтенсивного промислу, що веде до збільшення частки не тільки рано дозріваючих риб, але і особин, що дозрівають при меншій довжині.

Онтогенез риб зазвичай поділяють на кілька стадій. Ці стадії наступні: ембріонально-личинковий розвиток (ранній онтогенез), передрепродуктивний (етап зростання нестатевозрілих особин), репродуктивний і пострепродуктивний (етап старіння). Характер розвитку статевих клітин риб на цих стадіях має свої особливості. У ході ембріонально-личинкового розвитку з'являються первинні статеві клітини, які мігрують до місця зачатка гонади, де починається їхнє розмноження. Передрепродуктивний період характеризується формуванням овогоній та овоцитів протоплазматичного зростання, причому тривалість передрепродуктивного періоду може сильно варіювати. Перед першим нерестом, який відноситься вже до репродуктивного періоду, починаються процеси вітелогенезу, які зазвичай тривають декілька місяців.[5]

Зміни швидкості наступу статевої зрілості пов'язані зі змінами термінів початку періоду трофоплазматичного зростання овоцитів, тобто періоду, що вимагає великих енергетичних витрат з боку материнського організму. Найбільш

істотні зміни швидкості розвитку статевих клітин відбуваються перед першим ікрометанням. Це пов'язано зі станом всього організму в цілому, оскільки рекрутам (вперше нерестуючим риbam) потрібно значно більше часу для встановлення певного рівня метаболізму і накопичення резервних поживних речовин, необхідних для здійснення процесів вітелегенезу в яйцеклітинах, ніж дорослому організму зі сформованим рівнем обміну речовин і ритмічним функціонуванням відтворювальної системи.[5]

Дозрівання риб, яке знаходиться під генетичним контролем, піддається також значному впливу факторів середовища, про що свідчать численні дослідження. Зміни віку та розмірів дозрівання риб зазвичай пов'язували зі зростанням у передрепродуктивний період. Передбачалося також, що статева зрілість досягається при деяких порогових значеннях розмірів та віку. Однак, С. Стернс і Р. Крендал виявили, що дозрівання не пов'язане ні з певною довжиною, ні з певним віком, воно йде вздовж якоїсь кривої залежності між віком та розмірами риб. Існують також зміни віку і розмірів дозрівання протягом великих часових відрізків, зумовлені еволюціонуванням ознак популяції у відповідь на тривалі та односпрямовані впливи на темп росту і виживання як молоді, так і дорослих риб.[5]

Згасання репродуктивної функції риб спостерігається в інтенсивно експлуатованих популяціях дуже рідко, так як вони не встигають дожити до старості, хоча для популяції без промислу - це, мабуть, одна з властивих їй ознак. Загальнобіологічні концепції життєвого циклу організму свідчать, що тривалість життя корелює з тривалістю зазначених вище періодів розвитку, тобто, чим довше стадії раннього онтогенезу і зростання нестатевозрілих особин, тим триваліше життя.

Ембріогенез у північно-східної арктичної тріски продовжується в середньому від 20 до 30 днів залежно від температури води. При характерних основному району нересту (Вест-фьорда) умовах, тобто, при середньорічній температурі близько 3° С, термін розвитку ікри становить 25 днів, тоді як із 0° С

- 37 днів. Тривалість етапу личинки від викльову до метаморфозу становить в середньому 2 місяці (рис. 2.1).



Рис. 2.1 - Личинки арктичної тріски

Після цього мальок має всі морфологічні особливості дорослої тріски, а до кінця першого року життя втрачає типову для цього шахівницю фарбування. Нестатевозрілі особини ростуть в довжину і збільшують масу протягом 5-8 років, після чого в особини в певний період часу відбувається запуск вітелогенезу і починається дозрівання гонад, яке триває з вересня-жовтня до березня і закінчується першим у житті нерестом. Нереститися тріска може до 5-6 разів у житті. Про старіючу тріску відомо дуже мало, у тріски лінійне зростання триває майже ізометрично до 10-15 років. В інших стад тріски, наприклад, балтійської, у певному віці сповільнюється темп зростання і знижується кондиція, що може певною мірою служити показником порушення обміну речовин, спрямованого на репродукцію.[5]

Розуміння процесів дозрівання (зміни віку та розмірів риб, при яких воно починається) вимагає дослідження механізмів, що контролюють дозрівання, як на індивідуальному рівні (в плані прямих факторів, що запускають трофоплазматичний ріст), так і на популяційному (в плані природного відбору по даним біологічним параметрам). Нижче за літературними і власними даними

розглянуті деякі з факторів, що впливають на характер статевого дозрівання риби.[5]

2.1 Сезонні зміни в репродуктивній системі

Більшість риби поза тропіків характеризуються річним циклом репродуктивного розвитку. Це відбувається навіть за сталості умов довкілля, наприклад у глибоководних видів, де спостерігається повна відсутність світла і сезонних коливань температури води, хоча, ймовірно, є сезонні зміни в доступності їжі. У риби помірних і полярних широт нерест припадає на певний короткий період року, забезпечуючи збіг між розподілом потомства риби та розвитком їх кормових об'єктів.[6]

Річний цикл гаметогенезу починається задовго до нересту, причому стимулами, що координують репродуктивний цикл риби і природний цикл, є, ймовірно, календарні ритмічні зміни тривалості світлового дня, температури води та доступності їжі. Експерименти показали, що виробники з сезонним ходом розвитку гонад володіють внутрішнім годинником, що ендогенно запускає і контролює його. Наприклад, риби, що містилися тривалий час (більше року) у штучно створених стабільних умовах, продовжували дозрівати приблизно в той же час, що і в природних умовах.

Існує, мабуть, мінімальний період, необхідний для розвитку гамет, який може становити у більшості риби із сезонною репродукцією близько 4-6 місяців. Такий тривалий період може бути пов'язаний із значними енергетичними витратами на розвиток гонад, що становлять до 25-35% (аж до 50%) від загальної ваги риби.[6]

Зміст гормонів у організмі риби має певний сезонний цикл. Чутливими індикаторами початку розвитку гонад є підвищення рівнів таких речовин як гонадотропін, статеві стероїди та вителогенін у плазмі крові. Існують складні нейро-гуморальні механізми, що регулюють нормальний перебіг репродукції у

кісткових риб, що включають довготривале поступове зростання гонад та короткочасне фінальне дозрівання та овуляцію ооцитів.

У передовуляційному періоді в ооцитах, що ростуть, акумулюються енергетичні запаси жовтка (вітелогенін). Після завершення вітелогенезу овоцити якийсь період зберігаються в яєчнику, поки ряд гормональних змін не стимулює їх фінальне дозрівання та овуляцію. Розвиток гонад регулюється ендогенними факторами, які включають рівень гонадотропіну в крові, а також інших речовин (наприклад, гормонів), що інгібують або підсилюють вивільнення гонадотропіну.[6]

Залізами, що беруть участь у регуляції статевого циклу, є: гіпофіз, гіпоталамус, епіфіз, щитовидна залоза та жирові тіла в печінці. Однак, залишається не зовсім ясним, якими гормональними та негормональними факторами опосередковано дію кількості їжі, підвищення щільності популяції, температури та тривалості світлового дня, які, безперечно, беруть участь у регуляції овогенезу (рис. 2.2). [6]

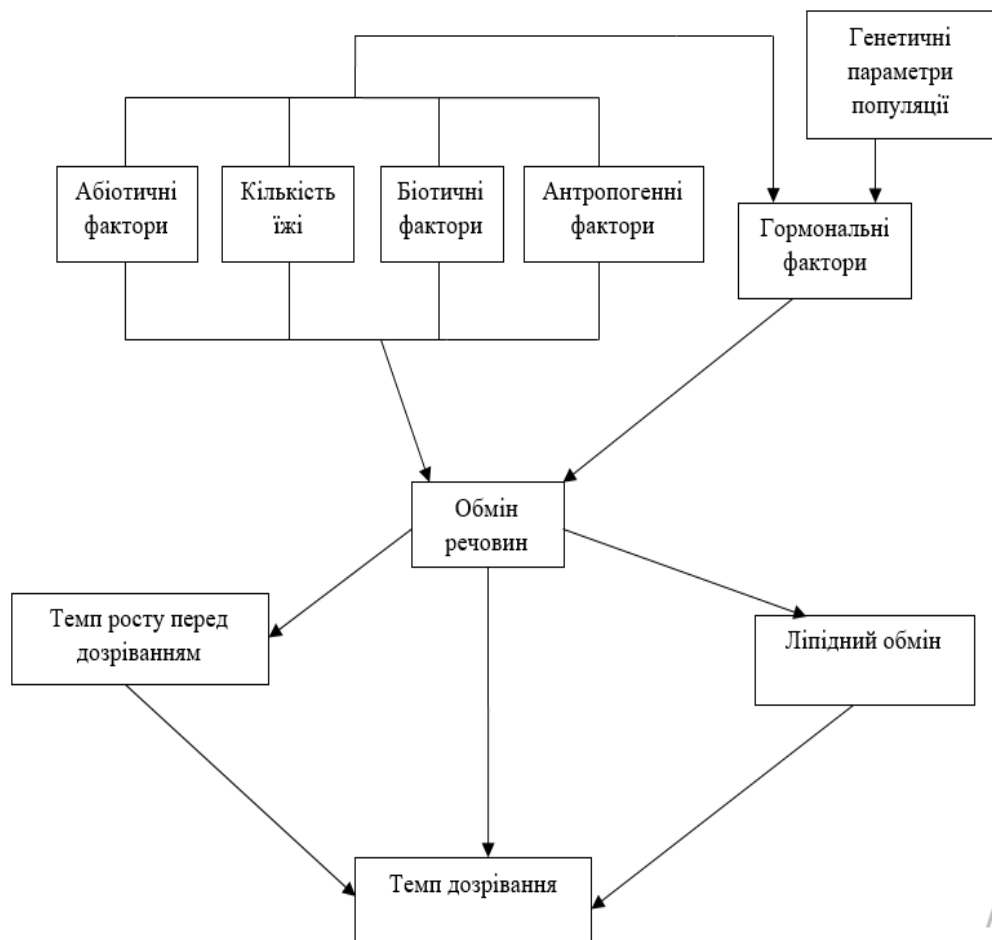


Рис. 2.2 - Прямі та непрямі фактори, що впливають на статеве дозрівання риб

Тим не менш, в результаті сукупної дії таких факторів, як реакція особин на зміни температури, швидкості течій, світлового дня, великої кількості їжі та регулярності її надходження, запускається внутрішній механізм дозрівання.

Почавши період задовго до нересту, процес розвитку гонад здійснюється послідовно, тобто, для наступу однієї фази потрібно завершення попередньої. Цей процес, мабуть, важко зупинити і запустити знову кілька разів, оскільки він є односпрямованим і включає комплекс взаємопов'язаних реакцій.[6]

Іншими словами, коли особоною «прийнято рішення» про дозрівання, відбувається перебудова її фізіологічного стану, що приводить у дію специфічні механізми, в яких беруть участь статеві гормони, і енергетичні ресурси особин спрямовуються переважно на розвиток гонад. Висока енергетична ціна дозрівання гонад у риб і короткі терміни життя готових до запліднення гамет, обумовлюють також існування складного механізму регуляції, що синхронізує останні фази розвитку гонад та овуляцію (а також нерестова поведінка риб) з біотичними та абіотичними факторами.[6]

2.2 Оцінка плодючості і її залежність від екологічних факторів

Плодючість риб - один з важливих для розуміння репродуктивних можливостей популяції біологічний показник, який є необхідною складовою ланкою при розрахунках загальної продукції ікри. Цей показник розглянуто та проаналізовано нами на підставі власних даних із залученням розрізнених літературних відомостей.[7]

Тріска характеризується дуже високою індивідуальною плодючістю. Це з властивої трісці екологічною стратегією відтворення, що передбачає «відбір на кількість» і компенсацію великих втрат у ранньому онтогенезі продукуванням

великої кількості ікри. Така стратегія, тобто, виробництво величезної кількості дрібної ікри, що найчастіше зустрічається серед морських видів риби. Плодючість тріски коливається від 117 тис. ікринок до 19,2 млн. ікринок на 1 самку. Середня плодючість риби віком 7-8 років, які домінують нині у нерестовому стаді, становить 1,4-1,9 млн. ікринок.[7]

Плодючість визначається генетичними чинниками і регулюється соматичним зростанням та живленням. Енергія, спрямована в розвитку гонад, може надходити як із акумульованих енергетичних резервів, і безпосередньо від їжі. Споживання їжі визначає кількість енергії, яка може бути спрямована на репродукцію, а різні фактори середовища (температура, солоність, розчинений кисень і т.д.) можуть впливати на кількість та доступність харчових організмів.[7]

Проведений аналіз тісноти зв'язку індивідуальної абсолютної плодючості (ІАП) та індивідуальної відносної плодючості (ІВП) в залежності від біологічних показників самок тріски показав, що найбільш тісні позитивні та достовірні зв'язки виявлені між ІАП та масою риби, ІАП та довжиною, ІАП та віком, ІАП та масою печінки, коефіцієнти кореляції дорівнювали 0.91, 0.81, 0.73, 0.84, відповідно. Більш слабкий, але достовірний зв'язок виявлено між ІАП та коефіцієнтом жирності (гепатосоматичним індексом), а також ІАП та коефіцієнтом вгодованості, коефіцієнти кореляції дорівнювали 0.37 і 0.34 відповідно.[7]

Плодючість риби залежить від багатьох факторів, але найбільше впливають на цей показник розміри риби. Плодючість тріски зростає зі збільшенням довжини, віку і особливо маси риби. Серед однорозмірних особин плодючість вища у риби із більшою масою, а також у повторно нерестуючих особин.

При дослідженні всього матеріалу в цілому не було виявлено тісних зв'язків між індивідуальною відотною плодючістю (ІВП) та біологічними показниками досліджуваних самок – довжини, маси, віку. Зв'язки виявились достовірними, але слабкими, найбільший коефіцієнт кореляції ($r=0,27$, $p=0,358$ прим.) відзначений між ІВП та довжиною риби.[7]

Тріска відноситься до риб з порційним ікрометанням. У природних умовах відзначається від 3 до 8 виметаних порцій, у лабораторних – до 20 порцій. Розміри ікри тріски значно варіюють у ході нересту, зменшуючись від початку до кінця нерестового періоду. Це пов'язано з тим, що останніми зазвичай нерестують дрібні риби, тому розміри ікри нелінійно (куполоподібно) змінюються залежно від кількості виметаних порцій.

Спостереження за нерестом тріски, що витримується в неволі, показали, що кількість ікри, що викидається за один раз, збільшується з початку нересту до максимуму в 10-13 порції, а потім зменшується. Те саме відбувається з діаметром ікринок, але максимальний діаметр відзначається в 4-6 порції. Кількість порцій експериментальних умовах змінювалося від 15 до 20, тобто, було набагато більше, ніж у природних умовах. Кількість ікринок в окремій порції при цьому коливалася від 60-70 тис. до 300-310 тис., діаметр виметаних ікринок змінювався від 1,25 до 1,38 мм.[7]

У природних умовах у тріски спостерігаються великі коливання відносної потенційної плодючості, яка характеризує кількість ікринок, що припадає на 1 г. маси самки. Проте виявилось, що це коливання сильно недооцінюється, насправді вони можуть досягати 80-90%. У середньому відносна плодючість оцінювалася в 600 овоцитів на грам маси самки. Рівень 300 овоцитів на грам маси можливо близький до фізіологічного мінімуму (що вказує на недостатність енергетичних резервів), нижче якого риба може пропустити нерест. Слід зазначити, що в експериментальних умовах при спеціальному вмісті на низьких раціонах, відносна плодючість була, значно вищою, ніж у природних умовах.[7]

Значний вплив розмірів на величину відносної плодючості ($p=0,0001$), є значні міжрічні відмінності ($p=0,001$), пов'язані з міжрічними змінами в кондиції риб. В якості індексів кондиції були взяті величини ГПСІ риб довжиною 61-70 см. на рік, що більш показово для енергетичних резервів, необхідних для дозрівання гонад, ніж у календарний рік. Позитивний зв'язок між відотною плодючістю та довжиною означає, що велика тріска більш плідна на одиницю маси тіла (~500 ікринок/г) порівняно з дрібною тріскою (~300 ікринок/г). Цей

результат важливий з погляду аналізу динаміки популяції, оскільки стає зрозуміліше, що запас складається з дрібної тріски, продукуватиме менше ікри, ніж еквівалентний по біомасі запас, що складається з великої тріски. Таким чином, припущення про пропорційність між нерестовою біомасою та загальною продукцією ікри (або популяційною плодючістю) щодо тріски не виконується.[7]

Вплив температури на потенційну плодючість може бути прямим та непрямым через доступність їжі і швидкість метаболізму, так як температура води в багатьох видів риб зазвичай значимо пов'язані з іншими чинниками. Значна кореляція між потенційною плодovitістю і температурою відзначена у північно-східної арктичної тріски. Множинна регресія, що включає показники аномалій зростання і амбієнтної температури, пояснювала досить високий відсоток (66 %) мінливості середньорічної відносної плодючості також у балтійської тріски.[7]

Для виявлення зв'язку між харчовою забезпеченістю тріски та індивідуальною абсолютною плідністю (ІАП) нами були проаналізовані дані про ІАП одновікової тріски та річні раціони риб на рік, що передуює нересту. Було з'ясовано, що достовірний позитивний зв'язок (максимальні значення коефіцієнта кореляції 0,52 та 0,47) відзначався у тріски у віці 6 та 7 років, відповідно. У риб старших вікових груп тенденція до такого зв'язку простежувалася, але не була статистично достовірною.

Аналіз зміни ІАП одновікових риб в залежності від їх річного раціону безпосередньо в рік нересту показав, що тісний достовірний зв'язок відзначався тільки у особин молодших вікових груп (5-6 років), коефіцієнт кореляції становив 0,65 та 0,52 відповідно. Вочевидь, умови відгодівлі надають найбільший вплив формуванню ІАП тріски молодших вікових груп, як у рік що передуює нересту, так і у рік нересту.[7]

Плодючість північно-східної арктичної тріски виявилася позитивно пов'язаною з біомасою запасу мойви. Є вказівки, що температура та біомаса запасу мойви також корелюють між собою у певному діапазоні температур, хоча це й не єдиний фактор, що регулює чисельність мойви. У балтійської тріски

індекс доступності видів-жертв (шпроту та оселедця) пояснював високий відсоток варіації відносної плодючості. Експоненційна функція, що пов'язує відносну плодючість тріски та доступність її жертв, яка оцінювалася як біомаса шпроту всіх вікових груп та оселедця у віці 0-2 роки, віднесена до біомаси статевозрілої тріски, пояснювала 72% варіацій відносної плодючості.

Важливо відзначити, що тріска, що містилася перед нерестом на різних раціонах (голодування, підтримуючий, середній та надлишковий), мала різний вміст води, білка, глікогену в тілі, жиру в печінці, у білій мускулатурі та яєчниках, а також різну потенційну плодючість, яка зростала зі збільшенням раціону. У "дикої" (тобто виловленої з природного середовища) тріски величина плодючості була приблизно на такому ж рівні, що і у піддослідних особин, які витримувалися на мінімальних раціонах або голодували. Судячи з цих даних, тріска в природних умовах зазвичай відчуває дефіцит їжі. Крім того, витрати енергії, пов'язані з міграційною та харчовою поведінкою, у дикої тріски набагато вищі, ніж у лабораторної.[7]

Реалізована плодючість (тобто кількість виметаної за весь нерестовий період ікри) також змінювалася залежно від раціону, склавши від 20 до 80% потенційної плодючості. Таким чином, очевидно, що частина фонду овоцитів, що розвивається, резорбувалася в яєчнику, не досягаючи овуляції. Відомості про процес атрезії (або резорбції) у тріски нечисленні, це явище не реєструється в процесі рутинного відбору проб, і інформація залежить від географічного регіону.

У балтійської тріски, наприклад, редукція річної потенційної продукції ікри була незначною, склавши 3,5%, однак це відзначалося в рік з високою доступністю їжі і високою плідністю особин. У тріски з району Сміт-Зунд спостерігалася більша частка резорбуючих овоцитів: до однієї третини досліджених самок мали гонади з масовою атрезією. Головними факторами, що визначали рівень атрезії у риб, були їх кондиція, зростання та споживання їжі. У природних умовах динаміка цих показників у тріски мало вивчена. Дослідження масштабів та причин даного явища важливе для розуміння процесу відтворення

тріски та для значного покращення оцінок репродуктивного потенціалу в майбутньому.[7]

Встановлення тих параметрів материнського стада, які впливають на виживання потомства протягом ранніх стадій розвитку, та їх моніторинг дозволили б більш точно визначити величину реалізованої продукції ікри. В даний час багато параметрів, пов'язані з формування плодючості тріски, у тому числі резорбція, пропуск нересту, потенційна і реалізована плодючість, їх залежності від екологічної ситуації інтенсивно вивчаються, у майбутньому це забезпечить коректніші оцінки показників репродуктивного потенціалу популяції.[7]

Багато досліджень показали, що існують достовірні зв'язки між вгодованістю риб, гепатосоматичним індексом та потенційною та реалізованою плідністю. Для тріски було знайдено, що відсоток превітелогенних овоцитів (тобто тих, що почали свій розвиток і визначатимуть плодючість у найближчому нерестовому сезоні) пов'язаний з коефіцієнтом вгодованості за Фультоном. У тріски північної частини затоки Св. Лаврентія реалізована плодючість і суха маса ікри значно знижувалися у самок з низькими показниками кондиції.[7]

Регресійна модель, що включає показники довжини і кондиції, пояснювала при цьому 72% варіацій реалізованої плодючості, причому на перший впливовий показник припадало 49%, а на другий - 23% пояснених змін. У балтійської тріски, що мешкає у суворих кліматичних умовах, зв'язок річної потенційної плодючості з вгодованістю по Фультону та гепатосоматичним індексом не відзначено.

Таким чином, плодючість риб добре апроксимується різними показниками материнського стада, що варіюють залежно від географічних регіонів. Головними з них є розміри особин та їх біологічний стан (кондиція) або раціон. Там, де існує зв'язок з коефіцієнтом вгодованості, це полегшує роботу, оскільки довжина та маса, які необхідні для його розрахунку, зазвичай вимірюються регулярно і зберігаються в базах даних. Гепатосоматичний індекс також може бути непрямим індикатором плодючості, але історичні ряди даних за цим показником у різних стад тріски нечисленні. Зазначені індекси за велику низку

років є тільки по північно-східній арктичній трісці. Вимірювання показників відгодівлі, також пов'язаного з потенційною плідністю, наприклад, у пікші, вимагає значних зусиль зі збирання та обробки проб. Чисельність жертв (або індекси доступності корму), які можуть корелювати з рівнем живлення, можуть бути отримані з даних зйомок або математичних оцінок запасів. Всі ці виявлені залежності в перспективі можуть служити для прогнозування величин потенційної та реалізованої плодючості, необхідних для розрахунків репродуктивного потенціалу запасу.[7]

2.3 Особливості нерестової поведінки

Відповідно до класифікації Т.М. Монастирського існує три основних типи нерестових популяцій (Р), які зазвичай складаються з двох частин – поповнення (рекрутів, що дозрівають вперше – R) та залишку (повторно нерестуючих риб – 8).[8]

Для популяцій 1 типу характерно одноразове ікрометання, популяція повністю представлена рекрутами. Популяції 2 типу складаються в основному з молодших вікових груп з раннім настанням статевої зрілості, залишок менше поповнення, структура популяції проста. Населення 3 типу складаються з різновікових особин, зазвичай з розтягнутим періодом настання статевої зрілості, структура популяції складна, багатовікова, особини мають тривалий період життя, залишок більший за поповнення. Популяції 2 типу швидше відновлюють свою чисельність при глибоких і незворотних змінах умов існування (наприклад, при реконструкції природних водойм через будівництво гідроелектростанцій). Популяції 3 типу, незважаючи на велику стійкість до короткочасних змін умов існування, важко і довго відновлюють свою чисельність в умовах безперервно та довготривалих несприятливих екологічних факторів, у тому числі необхідних для проходження різних ланок репродуктивного процесу.[8]

Північно-східна арктична тріска раніше була ближчою до третього типу популяцій за класифікацією Г.Н. Монастирського, в даний час її слід віднести до популяцій другого типу, оскільки в нерестовій популяції домінують рекрути, а залишок становить невелику частину. Частка вперше нерестуючих риб у стаді значно збільшилася. За досліджений 50-річний період у структурі популяції тріски відбулися зміни, і вона з популяції, що належить до 3 типу з переважанням повторно нерестуючих риб (залишку), перетворилася на популяцію 2 типу з більш раннім настанням статевої зрілості, простою структурою стада та переважанням рекрутів.[8]

Притаманний тріскі поліморфізм дозволяє припускати наявність у популяції особин з різними щодо настання статевої зрілості ознаками, тобто, ранньо-, середньо- та пізньодозріваючих. Таке припущення було зроблено та докладно розглянуто В.М. Борисовим, описані сценарії зміни внеску у репродукцію з прикладу гіпотетичного покоління тріски з рано- (6 років), середньо- (8 років) і пізньодозріваючими (11 років) підгрупами риб. Показано зниження вкладу в репродукцію стада середньо- і особливо пізньодозріваючих риб і збільшення вкладу, що ранодозрівають зі збільшенням інтенсивності промислу.[8]

Аналогічно і в тріски, зміщення вліво і вгору огина дозрівання тріски за розмірними класами може бути пояснено селекційним впливом інтенсивного промислу, що сприяє виживанню і залишає більше шансів до продовження роду риб. Однак, поки не ясно, чи ці ознаки є спадковими, або це прояв досить широкої норми реакції риб на зміни природних умов. Як зазначалося, мінливість швидкості росту у риб дуже велика, так як визначається дією багатьох генів, показники успадкованості ваги та довжини риб при цьому малі. Щодо термінів дозрівання риб, які також мають полігенну природу, для одних видів та стад висока, їхня успадковуваність знайдена (форель, короп, пелядь), а для інших – ні.[8]

Цікавий експеримент, один з небагатьох, що демонструють генетичні впливи в природних умовах, був проведений Д. Резніком і його колегами різного

розміру, обумовлені двома природними хижаками гуппі: високотілою креніцихлою, яка поїдає, головним чином, великих статевозрілих гуппі, і тринідадським ривулусом. Переміщуючи гуппі з місць з креницихлами до місць з ривулусами, дослідники маніпулювали з величинами смертності гуппі. Після кількох років роботи були виявлені відмінності в дозріванні гуппі з різних місць проживання, які успадковувалися потомством.[8]

Структурні компоненти нерестової популяції тріски за фактором раннього та пізнього дозрівання, з різним внеском у поповнення виділені В.Л. Третьяком на основі математичного моделювання. Слід зазначити, що вони виявилися різними на трьох різних ділянках усього часового ряду.

Перша компонента в початковому періоді була сумарною чисельністю тріски, що дозріла вперше у віці 4-12 років, друга - у віці 13-15 років, а в недавньому періоді - відповідно у віці 4-9 та 10-12 років. На думку В.Л. Третьяка, більш численне і життестійке потомство дають пізньо дозріваючі особини, тому при експлуатації запасу потрібно підтримувати оптимальний структурний склад виробників.[8]

Важливе значення для ефективності нересту має співвідношення вперше та повторно дозріваючих особин. Частка самок, що повторно нерестують, тріски збільшується з віком. Повторно нерестуючі риби зазвичай класифікуються за наявності нерестових міток на отоліті, які вперше були описані Г. Роллефсен, вони з ряду ознак від звичайних річних кілець. Цей метод іноді може давати відхилення, особливо в роки з різкими коливаннями кормових ресурсів і звідси темпу зростання риб.

Наприклад, несподівано високий відсоток дрібної тріски (50 - 60) був класифікований у зйомках риби, що повторно нерестують. Оскільки більшість (> 80%) риб цих розмірів нестатевозрілі, малоймовірно, що ці особини насправді є повторно нерестуючими. Обидва вище зазначені часові відрізки асоціюються з низькими значеннями кондиції риб.[8]

Очевидно, особливості розташування річних кілець на отолітах, які інтерпретувалися як отоліт статевозрілих риб, також могли бути викликані

зменшенням темпів зростання. Якщо це так, то незначний приріст (звуження останнього річного кільця та його видозміна) за рік до статевої зрілості можна сплутати з нерестовою маркою.

Аналіз даного явища заслуговує на подальші дослідження із залученням бази даних по отолітах за історичний період. При визначенні нерестових міток слід звертати увагу на додаткові дані, наприклад, про стадії зрілості гонад риб, а також шукати інші, незалежні методи поділу вперше і повторно нерестуючих риб.[8]

З ВПЛИВ ЕКОЛОГІЧНИХ І АНТРОПОГЕННИХ ФАКТОРІВ НА РЕПРОДУКТИВНІ ПОКАЗНИКИ

У спробах пояснити і передбачити частку дозріваючих особин дослідниками розглядалися різні біологічні та природні фактори, такі як генетичні варіації, темпи зростання, величина запасу і температура. Однак, хороші прогностичні зв'язки (з великими коефіцієнтами детермінації) були знайдені лише в небагатьох випадках.[9]

Середній вік і довжина 50%-вого дозрівання тріски різних популяцій, як уже вказувалося, варіюють від 1,5 до 9,5 років і від 27 см. до 72 см. відповідно. Такі високі коливання можна пояснити декількома причинами, деякі з яких розглядаються та обговорюються нижче.

Зміни у зростанні і розмірах дозрівання можуть відбивати розбіжності у генетичної структури популяцій чи відбивати фенотипічну пластичність риб у відповідь зміни природних умов. Риби з високою плідністю (і з низьким виживанням молоді) винятково пластичні. Спадковість таких ознак, як довжина і маса, у риб набагато нижче, ніж в інших хребетних тварин. Все це свідчить про високий вплив факторів довкілля на пойкилотермних (на відміну від гомойотермних) риб, а також про великі можливості адаптацій популяцій до таких мінливих факторів середовища, як кількість доступної їжі та щільність населення самої популяції.[9]

Зв'язок росту та дозрівання риб з гетерозиготністю геному показано на лососевих рибах. Дрібні, рано дозрівають і рано гинуть самці популяції виявилися максимально гетерозиготні за геномом. Гетерозиготність великих самців мінімальна, тоді як проміжні за віком, темпом зростання і довжиною тіла самки характеризувалися середнім рівнем гетерозиготності. Висока індивідуальна гетерозиготність визначала високі темпи розвитку та статевого дозрівання, ранній вік самців першої репродукції та скорочену тривалість життя.

Селективний промисел, направлений на переважне вилучення великих самців, призводить до порушення історично сформованого генетичного розмаїття, що веде до збільшення частоти дрібних, більш гетерозиготних, самців у нерестових стадах. Таким чином, зміни в частотах генотипів з часом, асоційовані з рівнем експлуатації стад можуть впливати на темп дозрівання. Можливо, подібні механізми регулювання зростання та дозрівання існують і в інших видів, у тому числі й у тріски.[9]

Ярле Морк із співавторами проводили досліджування щодо впливу відмінностей генотипів за поліморфним локусом гемоглобіну на соматичний ріст та вік дозрівання тріски Трондхеймфіорду та Ослофіорд. Результати ранжування середньої довжини гетеро- і гомозиготних особин виявилися неоднаковими у самців і самок. Що стосується полового дозрівання, то у гомозиготних самців з генотипом, вік першого нересту, визначений за нерестовими марками на отолітах, був значно нижче, ніж у особин з іншими генотипами (самки у цьому випадку не досліджувалися). Однак, лабораторні дослідження прибережної і північно-східної арктичної тріски показали, що відмінності в зростанні та у віці першого нересту відображали швидше відмінності в умовах середовища, ніж генетичні зміни.[9]

Таким чином, проведені дослідження поки не дали однозначної відповіді про вплив генетичних факторів на процес дозрівання тріски. Тим не менш, останнім часом з'явилося багато публікацій, присвячених проблемі впливу промислу на генетичну структуру популяцій і необхідність враховувати їх у регулюванні промислу. Генетичні чинники безсумнівно беруть участь у регуляції темпу росту та статевого дозрівання тріски, але їх вплив невідомий. Незважаючи на неясність проблеми, пропонувалося включати ймовірність адаптивної відповіді популяцій згідно з теорією природного відбору в практику регулювання промислу.[9]

Слід зазначити, що якби експлуатація, специфічна за розмірами і стадіями, призводила до селекції у бік генотипу північно-східної арктичної тріски, що швидко зростає та рано дозріває, тоді швидко зростаючий генотип повинен був

заявити про себе на ранніх стадіях розвитку. Однак, величини довжини за віком у запасі тріски у віці 3 і 4 років, не демонструють будь-якої тенденції у бік збільшення чи зменшення величин за весь 56-річний період досліджень. Таким чином, зазначені тренди у розмірах тіла молодших та дрібних віково-розмірних класів не узгоджуються з гіпотезою, що збільшення промислової смертності призводить до відбору генотипу зі швидким зростанням цього запасу. Насправді, найбільш чіткі тренди збільшення розмірів тіла спостерігаються у старших вікових груп.[9]

Можна виділити кілька типів зв'язку між темпом зростання та дозрівання у риб. Ю.Є. Лапін та Ю.Г. Юровіцький розрізняли чотири такі форми взаємовідносин між зростанням і дозріванням, які зазвичай визначаються умовами середовища проживання і характером онтогенезу. Швидке зростання і раннє статеве дозрівання, повільне зростання і уповільнене дозрівання – основні типи зв'язків між зростанням і дозріванням. Менш звичайні - швидке зростання і пізніше дозрівання - спостерігаються, наприклад, у бичка кругляка в Азовському морі і у нерки, характеризується уповільненим зростанням і прискореним статевим дозріванням, спостерігається у таких видів, як плотва, лящ, карась, форель, сьомга та ін.

Існує ряд моделей, розроблених для опису зв'язку між темпом зростання та темпом статевого дозрівання риб. Так, частка морської камбали Північного моря, що дозріває у віці 4 роки, позитивно пов'язана з кумулятивним соматичним зростанням риб у віці 2-3 роки, так що збільшення частки зрілих риб у віці 4 роки на 10% обумовлено 25%-вим прискоренням соматичного зростання. Найшвидше зростання протягом життя покоління та прискорення темпу зростання на рік перед дозріванням пов'язані з різними термінами настання статевої зрілості самців і самок жовтохвостої камбали на Гранд банку СЗА. Однак, подібних зв'язків не виявлено у північно-східної арктичної пікші, у тріски та морської мойви Північного моря.[9]

Деякі регресійні моделі, що включають кілька факторів, що впливають, побічно показують вплив зростання на дозрівання. Так, статистично значимий

ефект фактора довжини у множинних регресійних моделях, що описують зміни в частці статевозрілих риб у пікші і у тріски Джорджес банки, затоки Мен, демонструє вплив зростання на дозрівання.

Непрямим показником впливу зростання дозрівання тріски є результати порівняння цих характеристик риб в окремі роки. Було показано, наприклад, що частка статевозрілих самців і самок у роки з найшвидшим темпом зростання дещо вище, ніж у роки з найповільнішим темпом зростання. Розрахунки показують, що статистично значущі відмінності спостерігалися у риб віком 7-9 років, тоді як у молодших риб відмінностей не було; у риб у віці 10 років і старше дуже великі були стандартні відхилення, що не дозволяють говорити про достовірність відмінностей. Таким чином, у роки з високим темпом зростання збільшувалася і частка статевозрілих риб, що було особливо характерно для віку масового дозрівання (7-9 років).[9]

Щільність популяції залежить від загальної чисельності вхідних до неї поколінь риб і від обсягу водоймища, придатного для проживання виду. При замкнутості водойми та(або) обмеженості життєвих ресурсів (кормових, 90 площ нерестовищ та ін.) щільно-залежні зв'язки проявляються найбільш чітко. Популяції, що здійснюють значні сезонні міграції, виходять з їх допомогою з-під преса залежно від густини, і в них ця залежність від густини згладжена або затінена.

Позитивні зв'язки між темпом дозрівання риб та нерестовою біомасою у деяких видів свідчать, що існує вплив щільності на дозрівання риб. Наприклад, залежність від щільності у балтійської тріски, населення якої мешкає в замкнутому обсязі Балтики і явно схильна до природного стресу, пов'язаного з мінливим «репродуктивним об'ємом моря» (тобто акваторією з придатними для розмноження виду умовами солоності, рівнем вмісту кисню і температурою), виражені дуже сильно. Величина біомаси запасу тріски Джорджес-банки і затоки Мен також пояснювала значну частку мінливості в темпі дозрівання особин цих регіонів. З іншого боку, чітких зв'язків між часткою статевозрілих риб та

чисельністю річних класів не знайдено у морської камбали Північного моря та жовтохвостої камбали.[9]

Біологічне значення міграцій риб полягає в асиміляції ними енергії тих районів, які за своїми біогеоценотичними умовами не можуть бути по життєвою ареною їх існування. У зв'язку з цим в житті чисельних видів риб однакову роль відіграють як пасивні переміщення ікри і молоді, так і активне розселення підростаючих і дорослих особин (наявність усіх фаз міграційного циклу). Наприклад, у тріски пасивне розселення ікри, личинок і мальків має довжину до 1300 км, активне розселення молоді – 200-300 км (фаза розширення еврибіонтності); сезонні переміщення риби віком з 3 до 8 років – 3000 км (фаза сезонних переміщень); повернення на нерест – 1200-1300 км (фаза скорочення еврибіонтності). Загальна довжина міграційного циклу тріски за 7-8 років перевищує 5700 км (табл. 3.1).[9]

Табл. 3.1 – Міграційний цикл тріски

Пасивне розселення ікри	Активне розселення молоді	Сезонні переміщення риб віком від 3 до 8 років	Повернення на нерест	Загальна довжина міграційного циклу
200 – 300 км	1300 км	3000 км	1200 – 1300	5700 км

Залежність темпу зростання та дозрівання тріски від щільності запасу затінена. Це відзначали багато авторів, які досліджували причини зміни темпу зростання тріски. Динаміка чисельності пелагічних риби (мойви, оселедця, сайки та інших.) має власну складну природу, й у своє чергу залежить від кліматичних чинників, чисельності конкуруючих видів тварин і великомасштабного багатовидового промислу, вилучає і хижаків та його жертв. Крім того, більшість видів є далеко мігруючими, адаптованими до такого способу ослаблення жорсткої конкуренції за кормові ресурси. Ми виходили з припущення, що «ємність» моря з умовами, придатними для проживання тріски, що є північно-бореальним видом, розподіл якого обмежується водами атлантичного та

прибережного походження та ділянками фронтальної зони, більш менш постійна, або, принаймні, не змінюється у кілька разів. Обсяг життєвого простору тріски обмежується переважно низькою температурою води, так як мешкають на північно-східній околиці ареалу виду, поблизу Арктики. Тому, незважаючи на те, що тріска - далеко мігруючий вид, проте, в умовах обмеженості корму у водоймі (багато кормових видів тріски - самі є об'єктами широкомасштабного промислу), у тріски виявляється вплив щільності на статеве дозрівання.[9]

Зіставлення віку 50%-вого дозрівання тріски з біомасою запасу попередній рік показує значний позитивний зв'язок з-поміж них, тобто, що вище запас, то пізніше дозрівають складові його особини. Ще вище зв'язок середнього віку 50%-вого дозрівання тріски із середньою біомасою запасу (коефіцієнт детермінації дорівнює 0,61). Таким чином, можна констатувати вплив щільності на темп дозрівання тріски.[9]

Темпи статевого дозрівання особин залежать від умов живлення, причому зміни в дозріванні найбільш тісно пов'язані з умовами живлення в сезон, що передує дозріванню. Передбачалося, що зміни дозрівання північно-східної арктичної тріски у віці 6-8 років пов'язані зі співвідношенням спожитої мойви (основної їжі) до біомаси тріски, тобто, з кількістю спожитої мойви на одиницю запасу тріски.

Значне підвищення частки статевозрілих риб обох статей спостерігалось зі збільшенням співвідношення «з'їдена мойва та тріска», але зв'язок зменшувався зі збільшенням віку. Такий самий тип взаємовідносин було показано в ісландської тріски. Зростання і дозрівання тріски були пов'язані з біомасою мойви та арктичних вод на півночі ісландського шельфу.[9]

Було з'ясовано, що існує позитивний зв'язок між часткою риб, що дозрівають, і річним раціоном, причому максимальні величини коефіцієнта детермінації ($R^2=0,44-0,59$) відзначалися у тріски у віці 4-6 років і тільки для раціону в період безпосередньо попереднього дозрівання. Залежності між часткою статевозрілих риб і величиною енергетичного раціону тріски в більш

ранні (і пізніші) періоди її життєвого циклу не було відзначено. Для виявлення зв'язку між раціоном живлення тріски (в одиницях енергії) та темпом статевого дозрівання були проаналізовані дані про річні та сумарні раціони, що припадають на одну особину, а також про частку статевозрілих риб кожного покоління.[9]

Позитивний зв'язок між часткою статевозрілих риб та сумарними річними раціонами була також виявлена тільки для тріски у віці 4 та 5 років. Незважаючи на те, що, як і для річних раціонів, відзначено деяке збільшення значень коефіцієнта кореляції для сумарного раціону у віці 1-3, 1-4 роки та у тріски у віці 7-8 років, ці дані не дозволяють розглядати їх як достовірні.

Виявлені нами відмінності у величинах річних та сумарних енергетичних раціонів повністю відповідали даним про темп статевого дозрівання тріски різних поколінь. У віці до 5 років найбільш рано дозрівали особини тріски бідних поколінь, а після 5 років - особини середніх поколінь. Частка статевозрілих риб серед особин багатих поколінь аж до віку 7-8 років завжди була нижчою.[9]

Таким чином, нами не було виявлено ніякого кумулятивного ефекту живлення тріски в період, що передує періоду статевого дозрівання, і, ймовірно, можна говорити про те, що швидкість дозрівання визначається виключно інтенсивністю живлення в рік статевого дозрівання тріски. Річний раціон в енергетичному вираженні значно визначає швидкість дозрівання риб певного покоління віком від 4 до 6 років. На дозрівання особин старших вікових груп вплив енергетичного раціону був незначним.[9]

Як приклад впливу сезонної динаміки відгодівлі тріски на швидкість її дозрівання, які відрізнялися за умовами відгодівлі. Значення мойви загалом і кожної вікової групи тріски у роки було різним. Відзначалося інтенсивне живлення тріски мойвой переважно у першій половині року (січень-травень), та серпні-листопаді в риб старшого віку. Максимальні значення частки мойви в їжі тріски досягали 80-90% від маси харчової грудки, в середньому частка мойви становила 55-65%. Внаслідок зниження запасу мойви її значення в живленні

тріски було набагато менше, в середньому частка мойви становила близько 20-30%, лише зрідка досягаючи 40-50% від маси харчової грудки.[10]

Інтенсивність живлення тріски мойвой визначала рівень енергозапасу тріски. Тому можна було припускати, що в ці два роки, що розрізняються за інтенсивністю живлення мойвою, будуть виявлені відмінності в темпі статевого дозрівання. Дійсно, частки статевозрілих риб у кожній віковій групі тріски були на 0,8 - 20,1% нижче за аналогічні показники.[10]

Кількість приманки: залежно від погоди, температури води та ситуації годування риби гнучкий контроль кількості приманки(табл. 3.2). Після вересня, коли температура води поступово падає, добовий час годування також скорочується до 4-3 разів. Як правило, інтервал між годуваннями становить приблизно 3 години. У нормі рибу слід їсти до «80 відсотків насичення».[10]

Табл. 3.2 – Час годування в залежності від температури

12 °C	20 °C	25°C
2 рази	4 рази	5 разів

Слід зазначити, що найбільші відмінності в частці статевозрілих риб відзначалися у тріски у віці 5 років, що ще раз підтверджує припущення про важливість цього періоду для статевого дозрівання північно-східної арктичної тріски були на 0,8 - 20,1% нижче за аналогічні показники.

Основними абіотичними факторами, які можуть впливати на темп статевого дозрівання риб, вважаються температура проживання, вміст кисню і солоність (там, де вони є лімітуючими факторами), світлові умови (для лабораторних особин), а також різні речовини, що забруднюють воду. Показано, що температурні умови можуть впливати на розмір та вік статевого дозрівання морської камбали та тріски. Так, широтні відмінності в температурі води супроводжувалися змінами в довжині статевої зрілості у самок морської камбали у Північному морі.[10]

Негативна кореляція спостерігалася між довжиною статевої зрілості та середньою температурою води у третьому кварталі попереднього сезону нагулу.

Сильна кореляція між середньою масою риб у віці 4 років і середньою температурою придонних шарів води, що спостерігалася у 17 різних запасів тріски Північної Атлантики, показує вплив температури зростання тріски. Температура є також причиною значної частки змін дозрівання самців і самок тріски Джорджес банки та затоки Мен. Дослідження різних популяцій тріски Північної Атлантики виявило значний негативний зв'язок між віком дозрівання та температурою.[10]

Середній вік 50%-вого дозрівання тріски в Балтійському морі був негативно пов'язаний з репродуктивним об'ємом води в морі (тобто об'ємом моря з придатними для відтворення показниками солоності, вмісту кисню і температури), але подібні зв'язки не були знайдені з величинами середньої довжини 50% дозрівання. Відповідні рівні вмісту кисню та солоності можуть розглядатися як індекс, що впливає на генеративну (тобто спрямовану на зростання гонад) масу тіла, причому в поганих нерестових умовах молоді та дрібні самки балтійської тріски можуть відкладати дозрівання, спрямовуючи більше енергії на соматичний ріст, ніж на виробництво ікри. Зв'язків темпу дозрівання тріски з коливаннями температури води не знайдено.

Маніпуляції з умовами світла в садкових експериментах демонстрували можливий вплив цього на дозрівання. Різні досліди, проведені на культивованій трісці з використанням різних фото-періодів та інтенсивності освітлення, показали, що постійне світло призводить до затримки статевого дозрівання і поліпшення росту у особин обох статей. Різна інтенсивність освітлення, використана в дослідях, впливала на дозрівання та зростання приблизно однаково.[10]

На прикладі прісноводних водойм, що зазнали сильного забруднення, показана реакція репродуктивної системи риб на різні впливи. Найбільш загальними і часто зустрічаються видами порушень відтворювальної функції риб є асиметричний розвиток гонад та їх структурна деформація, раніше статеве дозрівання риб, резорбція статевих клітин самців і самок на всіх фазах розвитку,

у тому числі і зрілих, збільшення числа риб, що пропускають нерест, зниження плодючості.

Для сильно токсикованих водойм з переважанням важких металів і нафтопродуктів характерні також гермафродитизм, стерильність особин, при аварійних скиданнях забруднювачів - масова атрезія задовго до нересту. Довготривалий ефект розливу нафтопродуктів на репродукцію показаний і в морських видів риб.[10]

Тим не менш, рядом авторів відзначалося збільшення випадків аномального розвитку ікринок(личинок) тріски в останні роки (можливо пов'язане зі скиданням льяльних вод у прибережних районах). Можливо також, що будь-які забруднюючі речовини можуть проводити темпи статевого дозрівання особин. Дослідження у цьому напрямку слід продовжити.[10]

4 МОЖЛИВІ ШЛЯХИ ПОКРАЩЕННЯ УМОВ ДЛЯ РОЗМНОЖЕННЯ АТЛАНТИЧНОЇ ТРІСКИ

Основним із головних шляхів для покращення розмноження атлантичної тріски є зменшення її лову. Лов тріски ведуть рибалки, Норвегії, Великобританії, Німеччини, Франції, Польщі, Ісландії, Фарерських островів, Іспанії та інших країн. Основна частка вилову історично припадала на Норвегію, Англію, Німеччину, хоча їхня роль у промислі змінювалася. Промисел північно-східної арктичної тріски ведеться в трьох районах: біля північно-західного узбережжя Норвегії, в Ведмежинсько - Шпіцбергенському. У Норвезького узбережжя виловлюється переважно статевозріла риба, а також велика нестатевозріла ("весняна" тріска). У південній частині моря і в Медвежинсько - Шпіцбергенському районі більша частина улову представлена нестатевозрілими особами молодше 8 років.[11]

Близько 65,6% загального вилову тріски всіма країнами отримано на місцях нагулу: 48,7% у південній частині моря та 16,9% у Медвежинсько-Шпіцбергенському районі. Промислове значення окремих районів за роками і десятиліттями зазнає значні коливання. У той самий час значення північно-західного узбережжя Норвегії у загальному вилові тріски зменшувалася. Пов'язано це, мабуть, зі значним зменшенням запасу тріски, і в першу чергу його нестатевої частини, зі скороченням нагульного ареалу тріски та його зміщенням у західному напрямку. Розмір промислових зусиль флоту, працюючого переважно у місцях нагулу тріски, також зменшилася.[11]

Таким чином, розвиток промислу і флоту до певного часу йшло у напрямку відмови від пасивних знарядь і способів лову заради активних, від малих рибальських суден заради великих і потужних з великою автономністю плавання. Єдиною зброєю лову тріски став трал. Використовувалися як донні, так і пелагічні трали, останні - особливо нерідко. Лов пелагічним тралом

вилучало значну кількість молоді, яка тримається в товщі води, тому він був обмежений і дозволявся тільки в експериментальних цілях. Для того, щоб поступово замінити траловий спосіб лову екологічно чистішим, почали робити спроби відродити лов тріски пасивними знаряддями, насамперед ярусами. Однак ярусами здобувається не більше 8-10 тис. т. тріски, тобто трохи більше 3-5 % вилову.[11]

Головна особливість промислу полягає в експлуатації переважно нестатевозрілої частини промислового стада на шляхах міграції тріски в райони нагулу або зимівлі. Промисел ведеться цілий рік. У I, II і IV кварталах береться загалом по 20-25 % загального вилову тріски, у III кварталі - 30-35 %. Тріску ловлять в Медвежинсько-Шпіцбергенському районі.

Як згадувалося, у вилові тріски значно зросла роль північно-західного узбережжя Норвегії за одночасного зменшення ролі південної частини моря (I), що було зі зменшенням промислового запасу, скороченням нагульного ареалу і зміщенням місць зимівлі тріски у західному напрямі. Це сталося, незважаючи на те, що умови для роботи тральщиків уздовж північно-західного узбережжя Норвегії ускладнені рельєфом дна, сильними течіями, а також наявністю ділянок, заборонених для тралового промислу. З метою економії палива та часу, що витрачається на переходи для здавання рибопродукції, рибалкам стало вигідно працювати в безпосередній близькості до іноземних портів розвантаження.[11]

Рибальство Норвегії носить переважно прибережний характер. В межах 200 миль від берегів Норвегії видобувається понад 80% загального вилову. Промисел тріски проходить в основному в районі, де судами Норвегії виловлюється приблизно дві третини вилову.

Основу сировинної бази норвезького промислу становить статевозріла тріска ("скрей"), що підходить на нерест до узбережжя Норвегії, і велика нестатевозріла, так звана "фінмаркенська весняна", або "мойвенна" яка, живлячись мойвою, підходить слідом за нею до берегів. Тому норвезький промисел тріски має яскраво виражений сезонний характер. До 75 % загального вилову видобувається у першому півріччі, переважно з лютого до квітня, коли

береться понад половину річного улову. Частка "скрей" у норвезькому вилові тріски становила 40,1 %, потім вона зменшилася до 17,7 %. Також зменшилася, але незначно, частка "весняної" тріски (з 18,2 до 11,2%), тоді як частка іншої збільшилася.[11]

В даний час рибалки Норвегії ловлять тріску як пасивними, так і активними знаряддями лову з переважанням пасивних, на частку яких припадає в середньому 70% уловів. Мережами було виловлено 33,4 %, ярусами – 14,6 %, вудками – 12,3 %, донними неводами – 8 % усієї тріски. Основний улов статевозрілої тріски брали сітками, нині "скрей" ловлять як зябровими сітками, так і ярусами, видобуваючи ними відповідно 49-57 і 26-28 % її загального вилову. Промисел зябровими сітками зазвичай менш вдалий у роки, коли основу нерестового стада становлять порівняно дрібні особини, що не співпадають з селективністю знарядь лову. У районі Лофотенських островів середня маса тріски, виловленої сітками, більше, ніж виловленої ярусом. Найбільша тріска виловлюється гаманцевим неводом. Траловий промисел ведеться Норвегією протягом усього року, але 75% уловів береться в першу половину року і в районах, близьких до узбережжя Норвегії.[11]

Потужний океанічний флот освоїв всі потенційні райони промислу, лов здійснювали цілий рік, і екстенсивний шлях розвитку промислу тріски практично вичерпав себе. Тим часом інтенсивність промислу, дещо знизилася у зв'язку з переведенням частини великотонажних траулерів у Північно-Західну Атлантику, продовжувала наростати, досягнувши максимуму. Кількість рибальських зусиль і промислова смертність тріски залишалися високими. Заходи регулювання, які перебували у збільшенні мінімального розміру осередку тралів, встановленні промислової міри і допустимої величини уловів молоді, якого-небудь помітного ефекту не принесли, тобто промисел тріски мав практично нерегульований характер. Така діяльність вела до зменшення промислових та нерестових запасів, зниження уловів та зрештою до подорожчання промислу та економічного "перелову".[11]

Запаси тріски та її улови скоротилися до найнижчого за всю історію промислу рівня. Однією з причин депресії стало порушення оптимальної величини і структури нерестової частини стада через високу інтенсивність промислу, причому значно зріс прес промислу на великих статевозрілих риб. В результаті збільшилася частота появи неврожайних поколінь. Безпосередньо вплинуло на запаси тріски, також різке зменшення кількості мойви - основної їжі тріски, що викликало зниження темпу зростання особин і збільшення канібалізму.[11]

Лімітування вилову, що є більш дієвим заходом управління запасами, коли було встановлено щорічні величини загальних припустимих уловів. Різке обмеження промислу, оскільки стан запасів тріски вселяв побоювання; квоти вилову протягом цього року були переглянуті у бік зменшення. Ліміти вилову були зменшені до найнижчих значень, внаслідок чого промислова смертність тріски різко скоротилася. Після зменшення преса промислу, зокрема норвезького, на нерестове стадо, почалося поступове зростання запасів.

Після введення де-юре і де-факто на акваторії 200-мильних економічних зон тріска, мешкає в єдиному екологічному комплексі даного регіону. З цього часу рибальська діяльність здійснюється на двосторонній основі в рамках змішаної комісії (СРНК) з рибальства, яка гарантує обом країнам право промислу у водах один одного. У ході роботи СРНК по тріскі поступово склався найбільш повний в порівнянні з іншими промисловими видами комплекс заходів регулювання, який включає лімітування щорічного вилову з розподілом його на національні квоти, охорону молоді та забезпечення умов нересту у місцях розмноження.[11]

Після істотного відновлення в період 2009-2013 років вилови атлантичної тріски (*Gadus morhua*) в північно-східній частині Атлантичного океану стабілізувалися на рівні близько 1,3 млн. т, однак в північно-західній частині Атлантичного океану вони залишаються як і раніше дуже мізерними і не перевищують 70 тис.т після різкого спаду на початку 90-х років.[11]

ВИСНОВОК

Інтенсивні дослідження, особливо в останній чверті попереднього століття, привели до деяких цілком певних висновків. Оскільки логічно припустити, що нульовий нерестовий запас дасть нульове поповнення, і від малого запасу з'явиться переважно слабе поповнення.

Однак у роки з багатим нерестовим запасом відповідь чисельності поповнення не настільки однозначний, у роки не завжди з'являються лише багаті покоління, так як вплив умов середовища на розвиток молоді дуже значний. Тому дуже важливо знайти ту область, ті точки перелому, ту чисельність виробників, нижче за яку починають з'являтися лише слабкі покоління. Це нагальна задача вчених на сучасному етапі.

Однак, важливо зазначити, що прес промислу на популяції не слабшає, і поки будуть проводитися дослідження, багато експлуатованих запасів можуть зникнути, а їх відновлення - це важке завдання з багатьма невідомими. Тому для збереження запасів було запропоновано концепцію запобіжного підходу.

Цілком імовірно, цей захід тимчасовий, що має право на існування лише до тих пір, поки не з'являться більш точні та глибокі знання про функціонування популяцій риб, що дозволяють за відомими предикторами прогнозувати динаміку розвитку чергових поколінь риб і цілих екосистем, і, спираючись на них, розумно регулювати їхній промисел.

ПЕРЕЛІК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ПОСИЛАНЬ

1. Тріскові [Електронний ресурс] - Режим доступу:
<https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A2%D1%80%D1%96%D1%81%D0%BA%D0%BE%D0%B2%D1%96>
2. Іхтіологія підручник [Електронний ресурс] - Режим доступу:
<https://nubip.edu.ua/sites/default/files/u104/%D0%86%D1%85%D1%82%D1%96%D0%BE%D0%BB%D0%BE%D0%B3%D1%96%D1%8F%20%D0%9F%D1%96%D0%B4%D1%80%D1%83%D1%87%D0%BD%D0%B8%D0%BA.pdf>
3. Тріска – опис, види, фото, де мешкає [Електронний ресурс] - Режим доступу: <https://zelenvsit.cx.ua/triska.html>
4. УДК 504 УкрНЦЕМ [Електронний ресурс] - Режим доступу:
https://sea.gov.ua/img/reports/2017/Theme_14.pdf
5. Основи гідроекології: теорія і практика [Електронний ресурс] - Режим доступу: <https://evnuir.vnu.edu.ua/bitstream/123456789/11832/1/Hidroekolohiia.pdf>
6. Інтенсивні технології в аквакультурі [Електронний ресурс] - Режим доступу:
https://moodle.znu.edu.ua/pluginfile.php?file=/293576/mod_resource/content/1/%D0%A0%D0%B8%D0%B1%D0%BE%D0%B3%D0%BE%D1%81%D0%BF%D0%BE%D0%B4.%20%D0%9C%D0%B5%D0%BB%D1%96%D0%BE%D1%80%D0%B0%D1%86%D1%96%D1%8Fintensiv_teh_v_akvakulture.pdf
7. Загальна іхтіологія [Електронний ресурс] - Режим доступу:
https://rep.btsau.edu.ua/bitstream/BNAU/7251/1/Zahalna_Ikhtiologiia.pdf
8. Міністерство освіти і науки України[Електронний ресурс] - Режим доступу:
http://eprints.library.odeku.edu.ua/id/eprint/8041/1/%D0%9CR_Xarenko_2020.pdf
9. Оптимізація раціонів за використання органічних сполук [Електронний ресурс] - Режим доступу:

<https://dspace.dsau.dp.ua/bitstream/123456789/6277/1/%D0%A7%D0%B5%D1%80%D0%B5%D0%BF%20%D0%9E.%D0%9C..pdf>

10. Загальна Іхтіологія [Електронний ресурс] - Режим доступу: https://rep.btsau.edu.ua/bitstream/BNAU/7251/1/Zahalna_Ikhtiologia.pdf

11. Світове рибне господарство [Електронний ресурс] - Режим доступу: https://dspace.dsau.dp.ua/bitstream/123456789/8571/1/%D0%9A%D0%BE%D0%BD%D1%81%D0%BF%D0%B5%D0%BA%D1%82%20%D0%BB%D0%B5%D0%BA%D1%86%D1%96%D0%B9_%D0%93%D1%83%D0%B1%D0%B0%D0%BD%D0%BE%D0%B2%D0%B0_%D0%9D%D0%BE%D0%B2%D1%96%D1%86%D1%8C%D0%BA%D0%B8%D0%B9_2023.pdf

12. Ajiad A., Jakobsen T. Incorporating age diversity index and temperature in the stock-recruitment relationship of the Northeast Arctic cod // Working document No. 3 for the Study Group on Precautionary Approach. - Copenhagen, ICES. - December 2002.

13. Allee W.C. The Social Life of Animals. -1938. - London: Heinemann.

14. Bogstad B., Haug T., Mehl, S. Who eats whom in the Barents Sea?// NAM-MCO Scientific Publications. -2000. -Vol.2. -P.98-119.

15. Dulvy N.K., Sadovy Y. and Reynolds J.D. Extinction vulnerability in marine populations // Fish and Fisheries. -2003. - Vol.4. -P.25-64.

16. Hylen A. Fluctuations in abundance of Northeast Arctic cod during the 20th century // ICES Mar. Sci. Symposia. -2002. -Vol.215. -P.543-550.

17. Jennings S., Kaiser M.J., Reynolds J.D. Marine Fishery Ecology. -Blackwell Science, Oxford, 2001. -432 p.

18. Makhotin V., Solemdal P. Types and frequency of malformations and mortality in eggs of Arcto-Norwegian cod: a field study // ICES C.M. 2001/N:12.-10p.

19. Stock-recruitment relationships for cod (*Gadus morhua callarias* L.) in the central Baltic Sea incorporating environmental variability / Jarre-Teichmann A., Weiland K., Mackenzie B.R., Hinrichsen H.-H., Plikch M., Aro E. // Arch. Fish. Mar. Res. -2000. -Vol. 48. -P.97-123.

20. Tretyak V.L. Optimization of a structure of the spawning stock of the North-east Arctic cod is a key to its rational exploitation //ICES CM/2003/Y:13. -23 pp.
21. Yaragina N.A. Northeast arctic cod maturity ogives for 1959-1983 (by PINRO data)// Working document No.3 for the Arctic Fisheries Working Group.-2001. -9 p.