

ПРОБЛЕМА ОПТИМАЛЬНОГО УЛОВА

Г. Ф. Гаузе

Из лаборатории экологии Института зоологии МГУ

Несомненно, что постановка многих исследований над динамикой популяций животных связана в первую очередь с тем большим народно-хозяйственным значением, которое эти исследования могут иметь для вопросов пушного дела, рыбного хозяйства и многих других отраслей. Значительная часть экологических работ как раз и посвящена разрешению этих специальных проблем. Однако с практической точки зрения наиболее существенным является следующий вопрос: каким образом организовать наиболее рациональное хозяйственное использование данной популяции животных таким образом, чтобы выход продукции, или, иными словами, улов животных, являлся бы максимальным и устойчивым? Конечно, эколог всегда ставит перед собой и более отдаленную задачу: путем изучения биоценотических отношений выявить наиболее напряженные участки пищевых или каких-либо иных зависимостей и добиться такой качественной перестройки биоценоза, чтобы выход продукции, являющийся «максимальным» в данный момент, был бы через некоторое время перекрыт новой, еще более высокой величиной. Но, несмотря на эту основную задачу, эколог должен научиться отвечать и на более узкий практический запрос: какую максимальную устойчивую продукцию мы можем получить в данный момент, при данной структуре биоценоза?

На актуальность этого вопроса указывает ряд статей, опубликованных в нашей советской зоологической литературе. Многие авторы пытаются наметить практический способ расчета роста численности стада и подойти с этой точки зрения к вопросу о наиболее рациональных мероприятиях при отстреле ценных пушных зверей в заповедниках и т. д. Те работы, которые ведутся у нас в Союзе С. А. Северцовым и А. Н. Формозовым, делают возможным определение в ряде случаев, хотя бы в форме самого первого приближения к действительности, некоторых показателей размножения животных, необходимых для таких расчетов. Таким образом, вопрос о практическом определении оптимального улова достаточно назрел, и он должен быть подвергнут специальной экологической разработке.

Занимаясь экспериментальной работой в этом направлении, мы столкнулись с работами норвежских авторов над проблемой оптимального улова (Hjort, *The optimum Catch*, Hvalradets Skrifter, Nr. 7, *Essays on population*, Oslo 1933) и хотели бы в настоящей статье критически рассмотреть некоторые методы исследования, применяемые школой Хьорта. С теоретической стороны к проблеме оптимального улова следует подходить с точки зрения современного учения о популяциях животных. Известно, что при росте популяции на какой-либо территории или в каком-либо заповеднике скорость роста, прирост (в единицу времени), сперва возрастает, затем достигает максимума и, наконец, понижается, так как начинает сказываться

неблагоприятный эффект большой плотности популяции, превысившей оптимальную величину. Если мы теперь зададимся целью сохранять популяцию приблизительно стационарной, вылавливая лишь количество животных, соответствующее общему приросту, то мы увидим, что при разных плотностях популяции наши уловы будут неодинаково велики. Если плотность популяции велика и прирост меньше максимального, то наибольший улов, возможный при сохранении стационарной популяции, будет невелик. Нам выгодно таким образом разредить животных, чтобы плотность популяции снизилась приблизительно до половины насыщающей данный биоценоз плотности популяции, так как в это время имеет место наибольший прирост, и, изымая его, мы получим максимальный устойчивый улов. Если же мы плотность популяции разредим еще больше, то прирост снизится, и соответственно снизится максимальный устойчивый улов.

Если с теоретической стороны вопрос об оптимальном улове не вызывает особых сомнений, то при применении этих положений на практике мы обычно встречаемся с рядом затруднений. Каковы запасы животных в природе, или, иными словами, каковы величины тех популяций, с которыми мы имеем дело, и в каком отношении к этим популяциям находятся получаемые нами уловы? Очевидно, что для практического подхода к вопросу об оптимальном улове эти данные имеют существенное значение, и в связи с этим мы и хотели бы критически разобрать здесь методы, которыми при таких расчетах пользуется школа Хьюрта.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВЕЛИЧИНЫ УМЕНЬШАЮЩЕЙСЯ ПОПУЛЯЦИИ ЖИВОТНЫХ

Один из простых методов расчета величины популяции диких животных на основании данных об их отстреле или об их отлове был предложен Геландом (Heland) для определения числа бурых медведей (*Ursus arctos*) в Норвегии. В табл. 1 приведено среднее число медведей, убитых в Норвегии, по пятилетним периодам.

Таблица 1

| Годы | Среднее число убитых медведей в год | Годы | Среднее число убитых медведей в год |
|-----------|-------------------------------------|-----------|-------------------------------------|
| 1846—1850 | 265 | 1881—1885 | 99 |
| 1851—1855 | 210 | 1886—1890 | 82 |
| 1856—1860 | 222 | 1891—1895 | 63 |
| 1861—1865 | 196 | 1896—1900 | 39 |
| 1866—1870 | 143 | 1901—1905 | 41 |
| 1871—1875 | 100 | 1906—1910 | 24 |
| 1876—1880 | 148 | — | — |

Можно предположить, что между общей величиной популяции медведей и числом убитых животных существует определенное соотношение (если не происходило резких изменений в интенсивности охоты), так что уменьшение вдвое числа убитых медведей в первом приближении свидетельствует о том, что популяция медведей также уменьшилась вдвое.

Если B — число медведей, убитых за один год, и b — число убитых через n лет, то процент p , на который ежегодно уменьшалась популяция медведей, может быть найден из формулы:

$$b = B \left(1 - \frac{p}{100} \right)^n$$

Для расчетов может быть использована любая пара чисел. Так, в 1906—1910 гг. было убито 122 медведя, в среднем 24 в год, причем эта средняя цифра должна быть приписана середине рассматриваемого периода, т. е. 1908 г. В 1846—1850 гг. было убито 1324 медведя со средней годовой цифрой 265, которую следует приписать 1848 г. Между этими двумя наблюдениями прошло 60 лет, и, подставляя эти числа в вышеприведенную формулу, мы получаем выражение:

$$122 = 1324 \left(1 - \frac{p}{100}\right)^{60}$$

На основании этого выражения процент ежегодного снижения улова, который Геланд считает пропорциональным проценту ежегодного снижения численности всей популяции медведей, будет составлять 3,9.

При вычислении процента уменьшения популяции по пятилетним периодам были получены следующие цифры:

| Год | Процент |
|--------|---------|
| 1848 . | 3,6 |
| 1853 . | 3,5 |
| 1858 . | 4,0 |
| 1863 . | 4,2 |
| 1868 . | 4,1 |
| 1873 . | 3,5 |
| 1878 . | 5,6 |
| 1883 . | 5,1 |
| 1888 . | 5,6 |
| 1893 . | 5,7 |

Средний процент уменьшения популяции составляет 4,5. На основании этих данных Геланд следующим образом рассчитывает величину популяции медведей. Если в 1908 г. было убито 24 медведя, и этот отстрел привел к снижению численности всей популяции на 4,5%, то можно сказать, что общая численность популяции составляла приблизительно 530 медведей. На основании среднего процента снижения можно также сказать, что в 1911 г. будет убито приблизительно 22 медведя, и действительно, в этом году было застрелено 16 медведей.

Таблица 2

| Год | Улов | Год | Улов |
|------|------|------|------|
| 1900 | 823 | 1908 | 761 |
| 1901 | 1192 | 1909 | 947 |
| 1902 | 1305 | 1910 | 649 |
| 1903 | 1257 | 1911 | 428 |
| 1904 | 983 | 1912 | 176 |
| 1905 | 1014 | 1913 | 125 |
| 1906 | 650 | 1914 | 35 |
| 1907 | 843 | 1915 | 54 |

По поводу этих расчетов Геланду был сделан целый ряд возражений. Повидимому, вычисляемый этим путем процент ежегодного снижения численности популяции несколько ниже действительного процента снижения; кроме того, он не учитывает наличия на территории Норвегии нескольких, не связанных друг с другом популяций медведей, численность которых может изменяться несогласованно, друг с другом.

Хьорт (1933) применил этот способ расчета к данным китобойного промысла; при этом он его значительно детализировал и путем многократных сопоставлений с фактическими наблюдениями подошел к оценке степени надежности получаемых этим путем цифр.

Заметное снижение результатов китобойного промысла в исландских водах стало наблюдаться после 1902 г.; в табл. 2 приводится среднее число китов, добытых по отдельным годам.

Попрежнему исходя из предположения, что снижение улова свидетельствует о снижении величины популяции вылавливаемых животных, Хьорт получил следующие проценты понижения для различных лет.

| Год | Процент |
|--------|---------|
| 1903 | 23,07 |
| 1904 . | 23,19 |
| 1905 . | 25,61 |
| 1906 . | 24,16 |
| 1907 | 29,08 |
| 1908 . | 31,47 |
| 1909 | 37,96 |
| 1910 . | 39,19 |
| 1911 . | 42,15 |
| 1912 . | 32,56 |
| 1913 | 34,27 |

Средний процент составляет 30,37. Нетрудно видеть, что процент понижения сильно колеблется из года в год, и при вычислении величины популяции китов можно пользоваться (1) как средним процентом, так и (2) процентом снижения улова, варьирующим по отдельным годам. При вычислениях по этим обоим способам Хьорт получил следующие результаты.

Таблица 3

| Год | Популяция | | Год | Популяция | |
|------|--------------------|--------------------|------|--------------------|--------------------|
| | 1-й способ расчета | 2-й способ расчета | | 1-й способ расчета | 2-й способ расчета |
| 1902 | 4 293 | 6 014 | 1908 | 2 503 | 2 416 |
| 1903 | 4 135 | 5 442 | 1909 | 3 115 | 2 492 |
| 1904 | 3 234 | 4 237 | 1910 | 2 135 | 1 656 |
| 1905 | 3 424 | 4 066 | 1911 | 1 586 | 1 142 |
| 1906 | 2 138 | 2 686 | 1912 | 579 | 540 |
| 1907 | 2 773 | 2 897 | 1913 | 411 | 364 |

Ряд последующих расчетов, на которых мы остановимся в дальнейшем, показал, что второй способ вычислений дает большее приближение к действительности, чем первый. Следует также отметить, что при этих расчетах не учитывается естественное обновление популяции в результате размножения животных. В результате вычисляемый процент снижения улова оказывается слишком низким и, следовательно, вычисляемая величина популяции слишком высокой. Для устранения этого недостатка были предложены некоторые другие способы расчета численности популяции китов на основании данных о возрастном составе популяции.

Третьим объектом, на котором был испытан расчет величины популяции по методу Геланда, является палтус, вылавливаемый английскими рыбаками в южной части Северного моря; относительно уловов этого последнего существуют весьма обширные статистические данные. Обычно ловятся только «большие палтусы», к которым относятся особи, достигшие четырехлетнего возраста. Следует отметить, что уловы палтуса значительно снизились в

1920 — 1925 гг., в последующем же они держались на приблизительно постоянном уровне. Наиболее вероятное объяснение этой закономерности сводится к тому, что при устойчивых уловах последующих лет происходило как раз изъятие тех особей, которые переходили в категорию «больших палтусов» из более молодых возрастных стадий, после того как популяция палтусов, разросшаяся, благодаря отсутствию рыболовства в Северном море, в военное время, была сильно разрежена рыболовами. Очевидно, что уровень, к которому приближаются уловы, в этом случае будет составлять определенный процент от годового пополнения популяции подростом. Естественно, что этот уровень может снизиться еще дальше, если изъятие более молодых возрастных групп станет более интенсивным. Процент годового снижения уловов в случае палтуса составлял:

| | | | | | |
|-----|------|------|------|------|------|
| Год | 1920 | 1921 | 1922 | 1923 | 1924 |
| % | 54,9 | 52,5 | 54,7 | 58,2 | 68,5 |

Пользуясь фактическим процентом снижения улова, Хьорт вычислил популяции «больших палтусов» по методу Геланда, и его результаты приводятся нами в табл. 4. Поскольку метод Геланда связан с рядом допущений, интересно проконтролировать его каким-либо другим способом. Если справедливо, что устойчивые уловы «больших палтусов» в 1926—1931 гг. могут рассматриваться как константные части от ежегодных добавлений рыб молодых возрастных групп к популяции «больших палтусов», то можем вычислить популяции для всех лет ранее 1926 г. (принимая для 1926 г. средний годичный улов за 1926—1931 гг., который составляет 9,903 центнера). Та часть, на которую улов данного года (за 1920—1924 гг.) превосходит 9,903, может рассматриваться как константный процент (57,8%) снижения популяции, накопившейся за время войны¹. При расчете величины популяции по этому способу Хьорта, так же как и по способу Геланда, были получены в общем близкие результаты (табл. 4). Таким образом, у нас есть основания предполагать, что эти расчеты довольно близки к действительности.

Таблица 4. Запасы популяции «больших палтусов» в южной части Северного моря, вычисленные по способу Геланда (1) и по способу Хьорта (2), в центнерах

| Год | 1 | 2 |
|------|---------|---------|
| 1920 | 349 534 | 328 433 |
| 1921 | 145 444 | 146 267 |
| 1922 | 84 687 | 79 812 |
| 1923 | 50 261 | 43 357 |
| 1924 | 30 115 | 24 003 |

¹ Эта часть расчетов изложена в работах Хьорта крайне неясно, и она может быть подвергнута критике на следующем основании. Хьорт считает, что систематическое снижение уловов в 1920—1924 гг. (см. выше) является результатом не вообще отлова (так как отлов ежегодного подростка популяции «больших палтусов» привел после 1926 г. к устойчивым уловам), а лишь отлова «запасов», накопившихся во время войны. Поэтому процент ежегодного снижения уловов в 1920—1924 гг. должен быть поставлен в связь не с общим уловом, а лишь с превышением улова данного года над «устойчивым» уловом (9,903 центнера). Если так, то почему пользоваться при расчетах средним процентом снижения популяции (57,8%), а не фактическими процентами понижения по отдельным годам? Однако в первом приближении к действительности оба эти метода расчета величины популяции должны дать близкие результаты.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВЕЛИЧИНЫ ПОПУЛЯЦИИ НА ОСНОВАНИИ ИССЛЕДОВАНИЯ
ЕЕ ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА

Этот подход к определению запасов животных в природе был разработан Хьюртом применительно к данным китобойного промысла. При расчетах он исходил из следующих допущений:

1. Число самок китов равно числу самцов.
2. Животные достигают зрелости в возрасте двух лет.
3. Начиная с этого возраста, животные рассматриваются как равноценные в отношении плодовитости и подверженности убою.
4. Каждая самка приносит детенышей через год.
5. Естественная смерть животного не принимается во внимание (см. ниже).
6. Ловятся только половозрелые животные (в возрасте двух лет и старше).
7. Изучаемая популяция является ограниченной, т. е. как эмиграция, так и иммиграция отсутствуют.

В дальнейшем будет обращено внимание на следующие возрастные группы в популяции:

1. Половозрелые животные (в возрасте свыше двух лет).
2. Возрастная группа 1 — 2 года.
3. Возрастная группа 0 — 1 год.

Предположим, что в какой-нибудь определенный год, до начала китобойного промысла в этом году, популяция китов обладает уровнем K , т. е. состоит из K животных, распределенных следующим образом по трем возрастным группам:

- | | |
|-----------------------------------|-------|
| 1. Половозрелые животные . . . | $k.K$ |
| 2. Возрастная группа 1 — 2 года . | $l.K$ |
| 3. Возрастная группа 0 — 1 год | $m.K$ |

В соответствии с допущением (6) китобойный промысел затрагивает только группу половозрелых животных, и улов может быть выражен следующим образом: $x.k.K$. В каком соотношении три интересующих нас возрастных группы будут представлены в популяции на следующий год? Очевидно, что группа «зрелых животных» будет состоять из тех, которые существовали в предшествующем году ($k.K$), минус число пойманных животных ($x.k.K$) и плюс подросшие из предшествующей возрастной группы ($l.K$).

Иными словами,

$$kK + lK - xkK = kK(1 - x) + lK.$$

Число новорожденных животных на следующий год будет таково. Так как каждая вторая самка приносит детеныша, то число рождений будет составлять $\frac{1}{4}$ часть от числа взрослых непойманных животных:

$$\frac{1}{4}(kK - xkK) = \frac{1}{4}kK(1 - x).$$

Следующая таблица показывает число животных в каждой из трех возрастных групп на протяжении двух лет:

| | 1-я группа | 2-я группа | 3-я группа | Улов |
|-----------|----------------|------------|----------------------|---------|
| 1-й год . | $k.K$ | lK | mK | $x.k.K$ |
| 2-й год . | $kK(1-x) + lK$ | mK | $\frac{1}{4}kK(1-x)$ | |

Можно видеть, что численность популяции на второй год и ее распределение по возрастным группам зависят от величины k, l, m и x . Следовательно, для того чтобы, несмотря на отлов, популяция сохранялась стационарной, т. е. между численностью возрастных групп сохранялось бы устойчивое соотношение, между величиной k, l, m и x должны существовать также определенные соотношения,

которые могут быть вычислены. Условие устойчивости популяции может быть записано как равенство генетически связанных друг с другом возрастных групп.

$$\begin{aligned} kK &= kK(1-x) + lK, \\ lK &= mK \\ mK &= \frac{1}{4} kK(1-x). \end{aligned}$$

Кроме того, мы знаем, что $k + l + m = 1$. Из этих четырех уравнений могут быть определены четыре неизвестных величины:

$$k = \frac{5}{7}, \quad l = m = \frac{1}{7} \quad \text{и} \quad x = \frac{1}{5}.$$

Иными словами, интересующая нас популяция китов такого состава:

| | |
|--------------------------------|------------------|
| 1. Половозрелые животные . . . | $\frac{5}{7} K$ |
| 2. Возрастная группа 1—2 года | $\frac{1}{7} K$ |
| 3. Возрастная группа 0—1 год . | $\frac{1}{7} K,$ |

не будет уменьшаться в своей численности и в своем составе, если ежегодно вылавливается $\frac{1}{5}$ часть половозрелых животных. Мы можем теперь поставить вопрос таким образом: какой минимальной величиной должна обладать популяция китов, чтобы не снизиться в результате ежегодного отлова Q животных? Минимальная величина всей популяции (K) в этом случае будет:

$$5,7 K = 5Q, \quad \text{или} \quad K = 7Q.$$

Все эти конкретные числа относятся, конечно, только к популяции китов, и могут быть оправданы только при справедливости рассмотренных в самом начале положений о биологии китов. Для некоторых затруднительных моментов могут быть введены дальнейшие уточнения. Так, например, положение о том, что только половозрелые животные затрагиваются промыслом, не соответствует действительности. Это препятствие может быть устранено, если мы допустим известный процент смертности для молодых животных, и включим в этот процент также и животных, убиваемых китоловами. Статистические расчеты показывают, что общая смертность неполовозрелых китов (естественная смертность и отбой) составляет около 33 %.

При переходе от этих общих положений к конкретным расчетам оптимального улова в случае китобойного промысла в исландских водах Хьорт (1933) сравнил сперва изменение общего улова по отдельным годам с соответствующим изменением улова, приходящегося на каждое китобойное судно. Наибольший общий улов имел место в 1902 г., но наибольшее число пойманных китов на судно наблюдалось несколько раньше (1895); дальнейшее возрастание улова являлось лишь результатом увеличения числа ловецких единиц при одновременном снижении улова каждой такой единицы. Если допустить, что в 1895 г. был взят максимальный устойчивый улов, т. е. изъят как раз максимальный прирост популяции, то, исходя из этого положения, можно расчислить величину популяции в этом году. Число китов, добытых в 1895 г., составляло 768; если эта величина составляла $\frac{1}{7} K$, то вся популяция китов составит 5376 особей, которые следующим образом распределяются по трем возрастным группам:

| | |
|--------------------------------|--------|
| 1. Половозрелые животные . . . | . 3840 |
| 2. Возрастная группа 1—2 года | 768 |
| 3. Возрастная группа 0—1 год . | 768 |

Беря эту популяцию за основу, мы можем по приведенным выше формулам рассчитать ее уменьшение в последующие годы в резуль-

тате отлова, величина которого по отдельным годам нам точно известна. При этом Хьорт принял, что общая смертность неполовозрелых групп животных составляет 33 %. Вычисленная по этому способу общая величина популяции китов в отдельные годы приведена в табл. 5.

Таблица 5. Величина популяции китов в исландских водах (1). Результаты вычислений по способу Геланда (с изменчивым процентом) (2). Результаты вычислений на основании данных об отлове и возрастном составе популяции (см. в тексте)

| Год | Величина популяции | | Год | Величина популяции | |
|------|--------------------|-------|------|--------------------|-------|
| | (1) | (2) | | (1) | (2) |
| 1902 | 6 014 | 4 880 | 1908 | 2 416 | 2 223 |
| 1903 | 5 442 | 4 330 | 1909 | 2 492 | 1 844 |
| 1904 | 4 237 | 3 759 | 1910 | 1 656 | 1 204 |
| 1905 | 4 066 | 3 372 | 1911 | 1 142 | 800 |
| 1906 | 2 686 | 2 870 | 1912 | 540 | 521 |
| 1907 | 2 897 | 2 683 | 1913 | 364 | 438 |

Для сравнения здесь приведены результаты вычисления величины популяции по способу Геланда (с изменчивым процентом), которые были рассмотрены нами выше.

Следует отметить, что при пользовании двумя совершенно различными методами расчета величины популяции китов были получены в общем сходные результаты; можно заключить, что эти методы действительно дают нам основания для суждения о запасах животных в природных условиях в форме самого первого приближения к действительности. Конечно, эти методы нуждаются в дальнейшем развитии и критической проверке в самой разнообразной обстановке.

Проблема оптимального улова представляет собой яркий пример практического значения учения о динамике популяции животных. Основной вывод, к которому при этом приходят теоретические исследования и конкретные расчеты, сводится к тому, что наибольший улов мы можем получить в том случае, если производим отлов животных с определенной оптимальной (и при этом далеко не малой) интенсивностью. Если интенсивность лова будет больше оптимальной, то это, в конце концов, приведет к снижению уловов, если же интенсивность лова будет меньше оптимальной, то мы не получим всей той продукции, которую данная популяция может нам дать. В настоящей статье были рассмотрены некоторые конкретные расчеты, относящиеся к определению величины популяции животных в природе и влиянию отловов животных на величину популяции. Проблема оптимального улова как большая и самостоятельная проблема учения о популяциях только еще начинает разрабатываться, и много вопросов здесь еще предстоит разрешить. Разрешение этих вопросов может представить для экологов немаловажный теоретический и практический интерес.

THE PROBLEM OF OPTIMUM CATCH

by G. F. Gause

Laboratory of Ecology, Zoological Institute, University of Moscow

In this paper a description is made of several methods elaborated by Hjort and some other Norwegian investigators which give us an opportunity of calculation the size of animal populations under natural conditions. It is pointed out that further studies along this line should be of considerable ecological interest.