УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ, 2009, том 129, № 1, с. 91–103

УДК [574.34:51–76(282.247.41:556.54)]:598.2+581.526.3

ПРОСТРАНСТВЕННО-ДЕТАЛИЗИРОВАННАЯ МОДЕЛЬ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ПРИБРЕЖНО-ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ЧИСЛЕННОСТИ ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ ВОЛГИ

© 2009 г. С. В. Бердников[1, 2], Л. В. Маркитан[1, 2], О. В. Степаньян@[1, 2]

[1] *Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, Мурманск*

[2] *Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону*

С помощью пространственно-детализированной модели воспроизведены процессы, происходившие с прибрежно-водной растительностью и популяциями лысухи, лебедя-шипуна, серого гуся и кряквы в период с 1930 по 2000 гг. в устьевой области Волги. Показано, что происходит смещение гнездовых территорий водоплавающих птиц вглубь устьевой области (из авандельты Волги в островную зону), при этом снижается риск гибели птиц от загрязнения при предполагаемых аварийных разливах нефти.

Экосистема Каспийского моря находится под влиянием циклических подъемов и спадов уровня моря, обусловленных вариациями климатических факторов и использованием стока рек на хозяйственные нужды. В период 1930–1978 гг. уровень Каспийского моря относительно уровня Мирового океана понизился с отметки минус 26.0 м до минус 29.0 м, затем к 1995 г. повысился на 2.5 м и в настоящее время колеблется в интервале от минус 26.5 до минус 27.0 м [9].

Изменения уровня моря оказывают влияние условия обитания многих видов птиц в дельтах Волги, Урала, Терека, Кумы и крупных заливах – Аграханский и Кизлярский, которые являются крупнейшими мировыми резерватами для их гнездования и миграций [3, 10–13, 18, 19]. Значительную долю орнитофауны этого региона составляют водоплавающие птицы: лысуха (Fulica atra), лебедь-шипун (Cygnus olor), серый гусь (Anser anser), кряква (Anas plathyrhynchos). Для описания динамики численности водоплавающих птиц мы предлагаем пространственно-детализированную математическую модель, которая основана на установленной В.Г. Кривенко [10] зависимости между развитием прибрежно-водной растительности (ПВР) и плотностью птиц в период гнездования. С помощью модели мы показали, что изменения уровня Каспийского моря в период 1960–1985 гг. позволяют объяснить наблюдаемую динамику численности водоплавающих птиц в тех районах устьевой области Волги, где проводились наблюдения, что дает основание использовать разработанную модель для получения оценок общей численности водоплавающих птиц в устьевой области Волги в период 1940–2000 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Районирование. В пределах устьевой области Волги мы выделяем три зоны, в наибольшей степени заселенные водоплавающими птицами: дельту, островную зону и авандельту (рис. 1). Наиболее динамичной является островная зона, которая располагается ниже устья дельтовых протоков и, в основном, занята слабо проточными, мелководными водоемами. Суша в этой зоне представлена в основном косами и островами. Ширина островной зоны существенно зависит от уровня Каспия. В 30–40-е годы XX века ее ширина не превышала 20–40 км, при низком положении уровня достигала 70–90 км. Авандельта Волги – обширная мелководная акватория Северного Каспия, площадь более одного млн. га, в которой хорошо развита водная растительность, что создает обширную кормовую базу для гусеобразных и пастушковых птиц. Понижение уровня моря способствует выдвижению дельты в сторону моря, расширению островной зоны и перемещению границы авандельты в юго-восточную часть.

При самом низком положении уровня Каспийского моря в период 1960–1985 гг. границы между этими зонами соответствовали изобатам – минус 29 и минус 30 м соответственно. Колебания уровня моря приводят к существенным изменениям границ между рассматриваемыми областями, но используемые в работе данные географически привязаны в выделенным районам, поэтому в дальнейшем мы будем придерживаться принятого условного деления.

Прибрежно-водная растительность. Основу ПВР устьевой области Волги образует тростник обыкновенный (Phragmites australis) [6, 17]. До 30-х гг. прошлого века ПВР занимала узкую (0.5–3

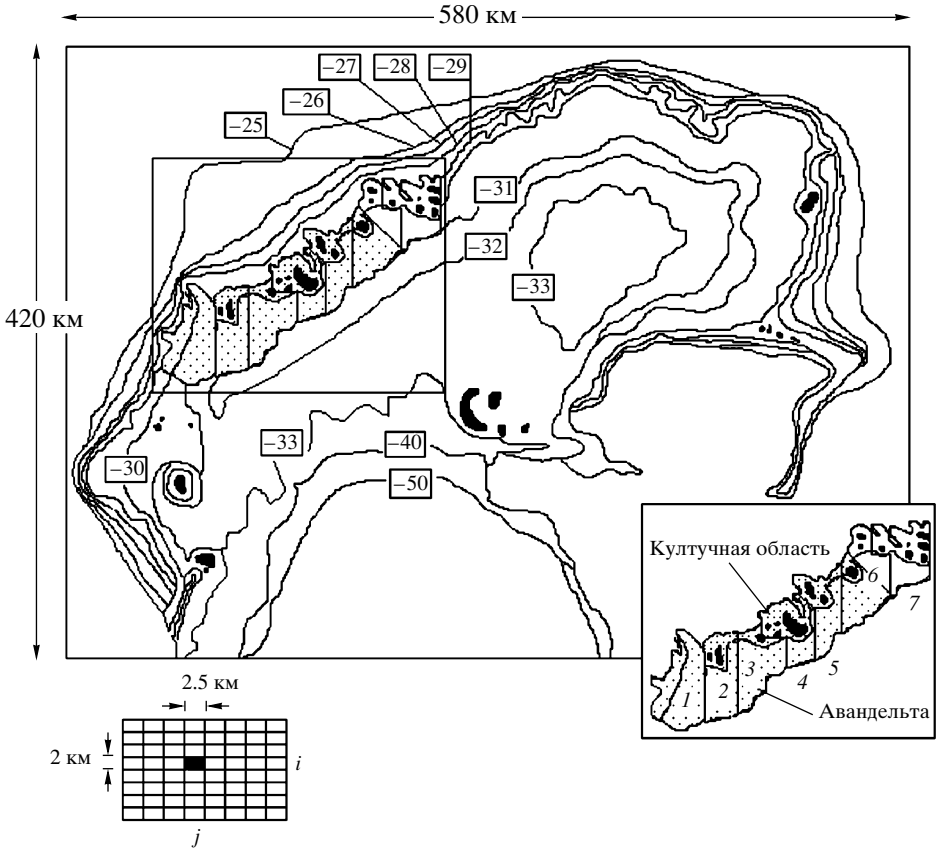

Рис. 1. Карта-схема Северного Каспия. Линиями показаны изобаты. Выделены районы (1–7, см. также табл. 1), для которых опубликованы данные о развитии прибрежно-водной растительности (1960–1976 гг.), и численности водоплавающих птиц (островная область, авандельта, 1960–1985 гг., точками на врезке). Показано сеточное деление области исследований для пространственно-детализированной модели. См. пояснения в тексте.

км) полосу вдоль морского края дельты, затем в течение последующих двадцати лет по мере снижении уровня моря происходило расширение этой области. Количественные оценки динамики зарастания островной и морской частей дельты Волги основаны на данных авианаблюдений в период относительно стабильного положения уровня моря (1963–1966 гг.) и резкого его снижения к 1978 г. для ряда областей (табл. 1), географическое положение которых приведено на рис. 2. В начале 1960-х гг. только относительно небольшая площадь мелководий на морском краю дельты (10–20%) была занята ПВР. Снижение уровня воды до отметки минус 29 м, резкое уменьшение глубин и затухание динамической активности вод привели к бурному развитию растительности и в авандельте. К концу рассматриваемого периода акватория, занятая растительностью в отдельных районах превышала 90% площади, а ширина растительного покрова достигала 50 км [4].

В период снижения уровня Каспийского моря осушенные площади бывшего морского дна в восточной части Северного Каспия практически полностью превратились в солончаки, на которых максимальное развитие получили только солевыносливые низкорослые растения. Аналогичные процессы протекали в западной части Северного Каспия, в Аграханском заливе, южная часть которого к 1970 г. представляло мелководное соленое озеро [15]. Подъем уровня Каспийского моря после 1978 г. привел к росту глубин в авандельте Волги с 0.5–1 м до 2–3 м. Это отрицательно повлияло на развитии ПВР и привело к практически полному ее исчезновению. Области, занятые ПВР, сместились в островную зону и заместили сенокосные и пастбищные луга, которые к этому времени получили здесь широкое распространение [5].

Увеличение уровня Каспийского моря и объема речного стока в 1995–2002 гг. привели к тому, что ранее частично пересыхающие реки теперь достигают Каспийского моря и здесь начинают восстанавливаться собственные дельты. Увлажненные прибрежные территории активно зарастают прибрежно-водной растительностью. В тоже время развитие растительности в восточной части Северного Каспия все еще ограничено из-за засоления прибрежных почв.

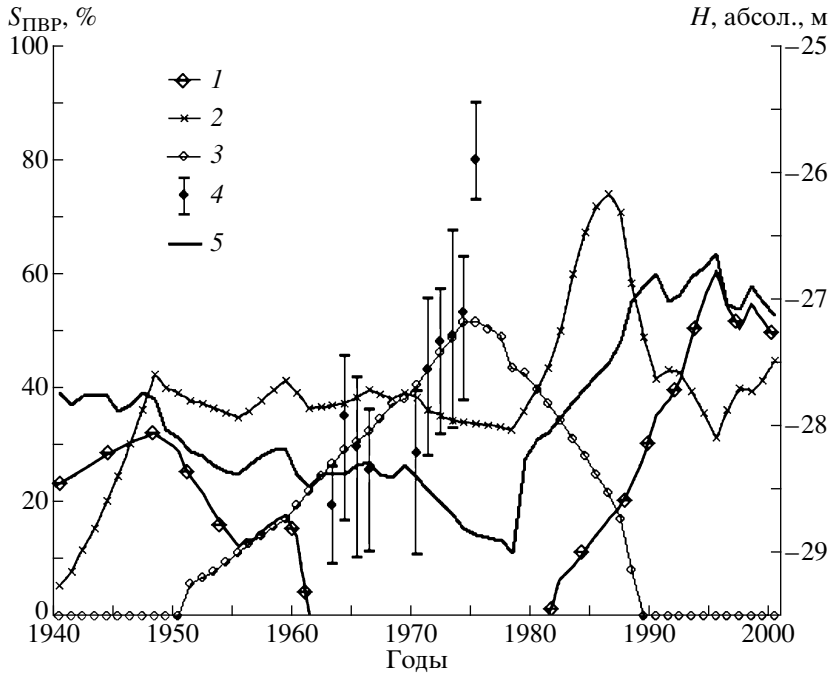

Рис. 2. Динамика развития прибрежно-водной растительности в устьевой области Волги по результатам расчетов (1–3) и данным наблюдений (4) при изменении уровня Каспийского моря; *1* – дельта, *2* – островная зона, *3* – авандельта. Для данных наблюдений (*4*) приведены средняя доля площади, занятая ПВР, и ее размах по семи районам наблюдений (см. рис. 1); $s_{ПВР}$ – площадь ПВР, Н – уровень Каспийского моря.

Динамика численности водоплавающих птиц в дельте Волги в период 1960–1985 гг. Одновременно с сукцессией прибрежно-водной растительности изменялась и численность массовых видов водоплавающих птиц, использующих тростник и сопутствующую растительность в качестве основных гнездовых биотопов. В результате проведенных в период 1960–1985 гг. сотрудниками Астраханского государственного заповедника комплексных орнитологических исследований [7, 10, 11, 13], в нашем распоряжении имеются довольно подробные оценочные данные численности мас-

Таблица 1. Динамика зарастания морского края дельты Волги (км^2) [4]

Год	Район, канал						
	Волго-Каспийский	Гандуринский	Кировский	Каратский, Тишковский	Белинский	Карайский	Иголкинский
	1	2	3	4	5	6	7
1963	85	94	267	230	266	189	104
1964	145	410	583	375	461	346	134
1965	90	425	538	385	478	288	214
1966	137	383	303	335	419	237	161
1970	122	372	365	363	376	375	196
1971	314	641	617	463	565	560	611
1972	358	663	642	485	603	411	630
1973	370	682	657	529	622	636	654
1974	430	690	695	585	670	690	770
1975	825	930	1120	830	1085	670	1370
	Оценка максимальной площади района, км^2						
	1200	1400	1600	930	1260	1840	1900

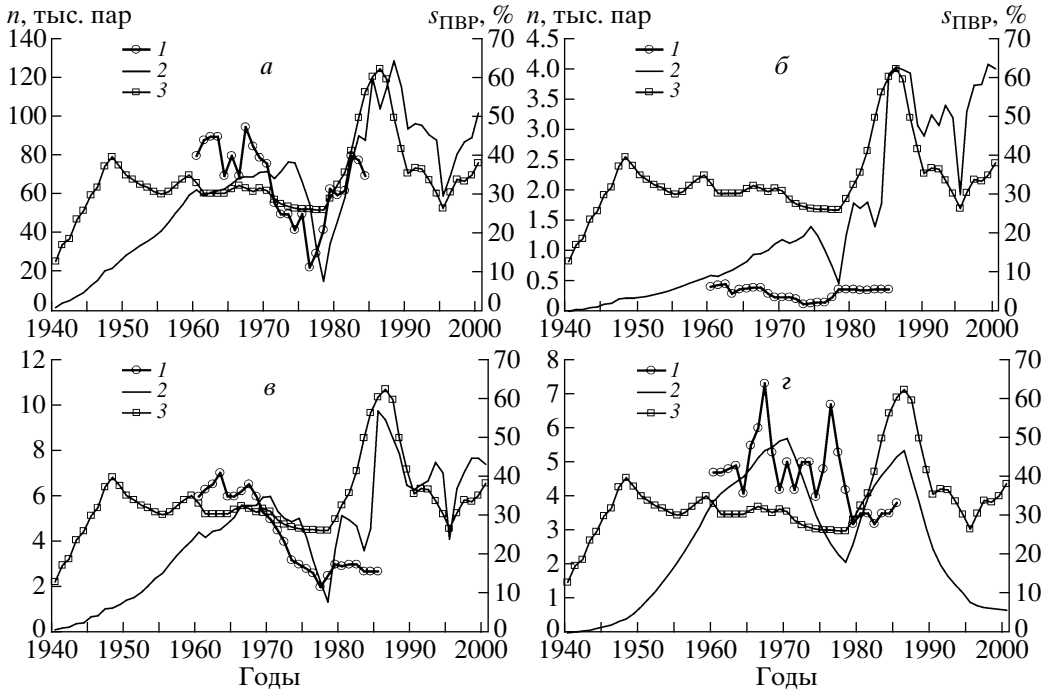

Рис. 3. Динамика расчетной численности (*n*) водоплавающих птиц в островной зоне устьевой области Волги в сопоставлении с данными наблюдений; *А* – лысуха, *Б* – лебедь-шипун, *В* – серый гусь, Г – кряква; *1* – численность, данные, *2* – численность, расчет, *3* – доля площади, занятая прибрежно-водной растительностью, расчет; $s_{ПВР}$ – площадь ПВР. Рассматриваются только участки, охваченные наблюдениями (см. рис. 1), данные по численности оцифрованы с рисунков, приведенных в [10].

совых видов водоплавающих птиц на обширной территории островной зоны и морской части устьевой области Волги (табл. 2). Их распределение по разным зонам определяется, прежде всего, особенностями биологии видов.

Лысуха самый многочисленный вид, который встречается во всех зонах устьевой области Волги [1, 10, 13, 18, 19]. Вид гнездится исключительно на акваториях временных и постоянных водоемов надводной и подводной дельты, в изреженных зарослях тростника или рогоза и обязательно поблизости от открытой воды. До середины 1960-х гг. лысуха гнездилась преимущественно в островной зоне (рис. 3), так как имеющиеся здесь биотопы в полной мере соответствовали экологическим требованиям вида, прежде всего, по структуре зарослей и глубине воды. В этот период авандельта используется птицами этого вида преимущественно как нагульный ареал, уже в конце июля птенцы во втором птенцовом наряде и взрослые птицы перемещались в эту зону на откорм и линьку, а в октябре наблюдалась их обратная откочевка. Увеличение степени зарастаемости участков авандельты способствует расширению характерных для лысухи биотопов и росту ее численности в этой зоне, при этом в островной части дельты численность вида в период гнездования снижается. Авандельта становится не только основной территорией для гнездования, но и местом нагула и линьки в послегнездовой период. Необходимо отметить, что большая часть местной популяции лысухи остается зимовать в дельте

Таблица 2. Плотность гнездования водоплавающих птиц (количество гнезд на 100 га) в зависимости от возраста (годы) и площади (% от площади участка) прибрежно-водной растительности [10]

Виды	Возраст (площадь) прибрежно-водной растительности							
	1–2 (20)	3–4 (30)	5–6 (40)	7–10 (50)	11–15 (60)	16–20 (70)	21–25 (80)	26–30 (90)
Лебедь-шипун	–	15	20	15	5	4	–	–
Серый гусь	–	–	30	40	30	25	–	–
Кряква	–	–	–	19	35	32	4	2
Лысуха	18	38	450	680	690	350	35	5

и на взморье, а межгодовые колебания плотности гнездования также связаны с погодными условиями, прессом охоты и хищников.

Лебедь-шипун до 30-х гг. XX века – обычный гнездящийся вид дельты. Затем отмечено резкое снижение численности этого вида, вплоть до того, что встречи стали единичными [8, 11, 13]. С 1940-х гг. численность лебедя-шипуна стала увеличиваться, благодаря природоохранным мерам на территории заповедника и образованию новых площадей в островной зоне, ставшей основой для гнездования этого вида (в период размножения лебедь-шипун избегает сплошных зарослей без обширных участков открытой воды). На остальных участках дельты лебедь-шипун отмечался только на пролете. Численность вида в островной зоне стабильна на протяжении всего исследуемого периода, а в авандельте отмечен рост числа размножающихся пар, который проходил на фоне увеличения площадей, пригодных для гнездования. В рассматриваемом районе отмечен колониальный тип поселения лебедя: на отдельных участках сосредотачивается до 100 пар на 50–80 га [10].

До начала 1970-х гг. серый гусь гнездился преимущественно в островной зоне дельты и в ильменях (небольших озерах) низовий Волги, как на участках суши, так и на воде. Пластичность в выборе местообитаний позволила виду широко заселить все зоны дельты и островную зону. В рассматриваемом регионе в годы с очень высокой численностью серые гуси гнездились очень скученно, что объясняется заповедным режимом большинства территорий. В литературе приводятся случаи [13], когда гнезда этого вида располагались на расстоянии 4–5 м друг от друга. Серый гусь избегает густых зарослей тростника без открытой воды. В 1990-е гг. авандельта стала основным резерватом гнездования серого гуся в дельте Волги и Северном Каспии [1].

Кряква на гнездовании предпочитает заселять заросли мозаичного типа с многочисленными заломами. В собственно дельте этот вид устраивает гнезда преимущественно на земле и на деревьях. Такой способ размещения гнезд уменьшает гибель кладок во время половодий. На островах авандельты кряква также гнездиться на земле. Успех размножения в таких биотопах очень высок [13]. Таким образом, совокупная площадь островов, валов, кос в дельте, поросших тростником, определяет плотность гнездования этого вида.

Взаимосвязь между сукцессией ПВР и динамикой численности водоплавающих птиц (в понимании В.Г. Кривенко [10]) основана на изменении структуры гнездовых биотопов по мере развития растений в условиях относительно стабильного положения уровня (табл. 2). Сначала на мелководьях появляются отдельные островки тростника, которые через 1–2 года становятся густыми и многочисленными. Такие заросли привлекают виды, которые строят гнезда плавающего типа, не требующие дополнительной маскировки, так как птицы самостоятельно защищают кладки от хищников. Это, прежде всего, чомга (Podiceps cristatus), лысуха. Наличие больших пространств воды привлекает на гнездование крупных водоплавающих птиц – кудрявого и розового пеликанов (Pelecanus crispus и P. onocrotalus) и лебедя-шипуна. Через 5–6 лет островки тростника достигают большей густоты и высоты и покрывают 40–50% акватории. В этот период на гнездовании в зарослях этого типа появляются серый гусь и красноносый нырок. Эти виды строят гнезда на заломах тростника. Численность лысухи, чомги и лебедя-шипуна продолжает увеличиваться. На 7–8 году островной тип зарослей переходит в ленточно-островной. Подобные заросли активно заселяет кряква, численность других видов растет. Через 18–30 лет открытые пространства воды сильно зарастают, и численность водоплавающих птиц начинает сокращаться. Это связано в первую очередь с ухудшением кормовых условий: уменьшается биомасса погруженной растительности, и как следствие, снижаются запасы донных форм гидробионтов. Сокращение площади открытых участков воды затрудняет перемещение выводков и крупных видов птиц – пеликанов и лебедя. Заросли тростника 26–30-ти летнего возраста становятся непригодными для гнездования водоплавающих птиц, поэтому они перестают заселять такие биотопы.

Пространственно-детализированная математическая модель динамики прибрежно-водной растительности и численности водоплавающих птиц. В Северном Каспии введена сеточная область с ячейками размером 2.5 км по долготе и 2 км по широте (рис. 1) и проведена оцифровка карты глубин (высот). Таким образом, в каждой расчетной ячейке (i, j) рассматриваемой области получено абсолютное значение уровня H_{ij} относительно уровня Балтийского моря (м). Для рассматриваемой задачи учитываются только ячейки, в которых $-32 \text{ м} < H_{ij} < -25$ м.

Относительные значения уровня (высоты) $h_{ij}(t)$ в расчетный год t определяются разницей между оцифрованными значениями и текущим положением уровня Каспийского моря $H(t)$:

$$h_{ij}(t) = H_{ij} - H(t).$$

Состояние ПВР описывается одной переменной – долей площади $P_{ij}(t)$, которую она занимает в каждой ячейке в текущем году t. Динамика этой переменной определяется уравнением:

$$dP_{ij}/dt = (a(P_{ij}, h_{ij}, S_{ij}) - b)P_{ij}. \quad (1)$$

где a, b – скорости увеличения и сокращения площади ПВР(1/год) соответственно.

Предполагается, что для ячеек, находящихся под водой, скорость развития растительности определяется глубиной и соленостью воды, а для ячеек суши – их высотой над уровнем моря:

$$a = a_{\max}P^*(h_{ij}(t))/(P^*(h_{ij}(t)) + P_{ij}(t))f(S_{ij}), \text{ если } h_{ij}(t) < 0. \quad (2а)$$

$$a = a_{\max}P^*(h_{ij}(t))/(P^*(h_{ij}(t)) + P_{ij}(t)), \text{ если } h_{ij}(t) > 0.$$

Здесь $f(S_{ij})$ – функция влияния солености ($0 < f(S_{ij}) < 1$, $f(S_{ij})$ уменьшается с ростом S_{ij}), $P^*(h_{ij}(t))$ – параметр, определяющий предельное развитие ПВР в зависимости от текущего значения уровня (высоты) $h_{ij}(t)$, $a_{\max}$ – максимальная скорость зарастания. Если величина $h_{ij}(t)$ стабильна в течение длительного времени ($h_{ij}(t) = h^*$), то площадь ПВР достигает предельного значения:

$$P_{\text{пр}} = P^*(h^*)(a/b - 1). \quad (3а)$$

Это позволяет для участков с относительно постоянным, но разным уровнем, сделать оценки величины P^*.

Зависимость $P^*(h)$ унимодальная, равна нулю за пределами диапазона (–1.5 м, –2 м) и максимальные значения принимает в интервале оптимальных для развития ПРВ глубин (0, –0.5 м). При выполнении расчетов величина $P^*(h)$ задана таблично (в промежуточных значениях используется линейная интерполяция):

$$P^*(h < 1.5 \text{ м}) = 0, \quad P^*(h = 1 \text{ м}) = 35\%,$$
$$P^*(h = 0.5\text{м}) = 35\%, \quad P^*(h = 0 \text{ м}) = 60\%,$$
$$P^*(h = -0.2 \text{ м}) = 100\%; \quad P^*(h = -0.5 \text{ м}) = 90\%; \quad (4а)$$
$$P^*(h = -1.0 \text{ м}) = 50\%; \quad P^*(h = -1.5 \text{ м}) = 20\%;$$
$$P^*(h > -2.0 \text{ м}) = 0\%.$$

Для нормального развития тростника обыкновенного оптимальной является вода соленостью 0–0.3 г/л, хотя рост возможен и в воде с содержанием солей до 5–6 (25) г/л [14]. Увеличение солености приводит к подавлению ростовой функции прибрежно-водных растений, снижению их высот, уменьшению диаметра стеблей. Например, при солености 5–6 г/л, происходит уменьшение в 2 раза диаметра стеблей, падение биомассы до 1 кг сыр.массы/м^2, снижение высоты побегов до 0.5–1.5 м [2, 14, 16].

Интегральная функция влияния солености $f(S)$ задана таблично:

$$f(S > 7‰) = 0, \quad f(S = 5‰) = 0.1,$$
$$f(S = 4‰) = 0.5, \; f(S = 3‰) = 0.6, \quad (5а)$$
$$f(S = 1‰) = 0.7, \quad f(S \le 1‰) = 1.0.$$

Для выполнения расчетов применяется разностный аналог (1) с годовым шагом по времени:

$$P_{ij}(t + 1/2) = P_{ij}(t)(1 + a);$$
$$P_{ij}(t + 1) = P_{ij}(t + 1/2)/(1 + b). \quad (6)$$

Здесь годовой интервал разделен на два периода: весенне-летний, когда растительность развивается и ее площадь увеличивается, и осенне-зимний, когда площадь ПВР сокращается. Предполагается также, что растительность появляется в данной ячейке, если в соседних ячейках уже есть ПВР.

Для расчета динамики численности птиц в рамках разностной модели развития ПВР применяется следующий алгоритм:

$$\gamma_{ij}(t) = G_{ij}(P_{ij}(t))/\sum_{ij} G_{ij}(P_{ij}(t)), \quad (7а)$$

$$n_{ij} = \alpha n_{ij}(t) + (1 - \alpha)N(t)\gamma_{ij}(t), \quad (7б)$$

$$n_{ij}(t + 1) = \beta n_{ij}, \quad 0 \le \beta \le 1, \quad (7в)$$

$$n^0_{ij}(t + 1) = r_{ij}(t)n_{ij},$$
$$r_{ij}(t) = r_{\max}G_{ij}(P_{ij}(t))/(G_{ij}(P_{ij}(t)) + kn_{ij}/2), \quad (7г)$$

$$N(t + 1) = \sum_{ij}(n_{ij}(n_{ij}(t + 1) + n^0_{ij}(t + 1)). \quad (7д)$$

Величина $G_{ij}(P_{ij}(t))$ равна максимальному количеству гнезд, которое может быть в текущей ячейке в зависимости от развития ПВР – $P_{ij}(t)$. Соотношение (7а) определяет вклад данной ячейки в общий фонд гнездопригодной территории. Перед началом сезона размножения производится расчет (7б) числа взрослых особей в данной ячейке (n_{ij}), которое складывается из особей, вернувшихся на данный участок, и новых особей, которые занимают здесь участки пропорционально гнездовой емкости территории. Параметр α ($0 \le \alpha \le 1$) характеризует степень гнездового консерватизма, $N(t)$ – суммарная численность птиц перед началом сезона размножения.

До следующего сезона размножения доживает только часть (β_1) взрослых особей (7в), а до взрослого состояния – определенное количество птенцов (n^0_{ij}). Фактический успех размножения (величина кладки, число птенцов, молодых птиц, поднявшихся на крыло и доживших до половозрелости) на данном участке $r_{ij}(t)$ меньше максимально возможного ($r_{\max}$) и зависит от соотношения оптимального и фактически сформированного числа гнезд согласно (7г). Параметр k характеризует чувствительность успеха размножения к фактической заселенности данного участка и числу мест, удобных для формирования гнезд.

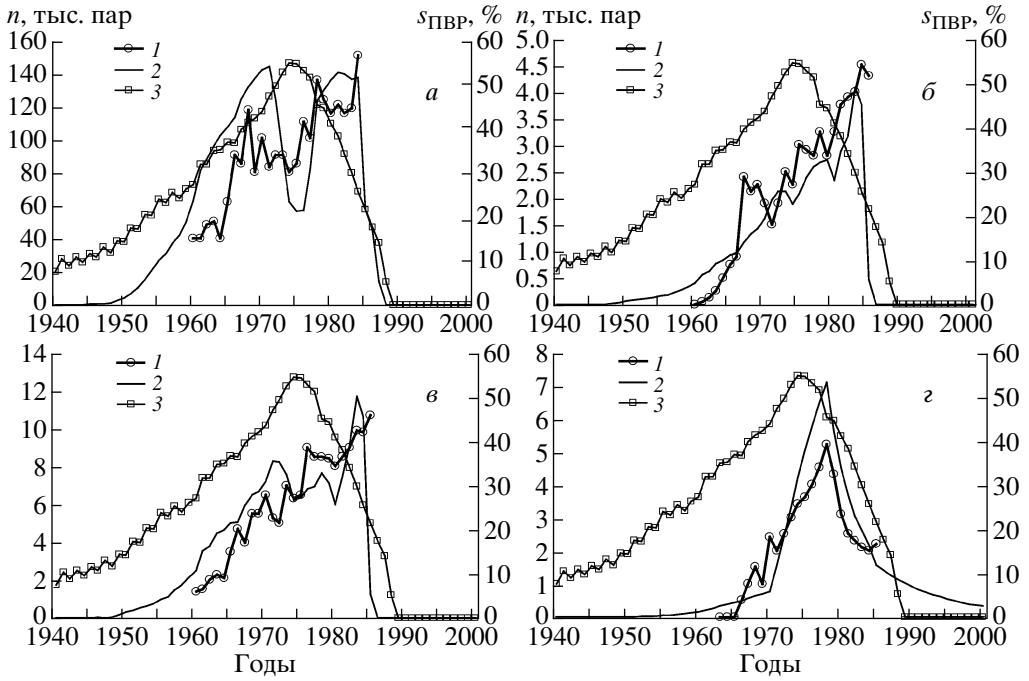

Рис. 4. Динамика расчетной численности водоплавающих птиц в авандельте устьевой области Волги в сопоставлении с данными наблюдений. Обозначения и условия см. рис. 3.

Соотношение (7д) позволяет учесть, что до конца года доживает только часть птенцов α (β_0), а $N(t + 1)$ – суммарное число взрослых особей, доживших до следующего года.

Вычислительные эксперименты. Расчет динамики ПВР проводился для периода 1930–2000 гг. по рассмотренной выше математической модели. В 1930 г. для ячеек, соответствующих береговой линии (примерно соответствует изобате минус 26.0 м), задана площадь, занятая ПВР (5%). По мере изменения уровня Каспийского моря и, соответственно, глубин (высот) рассчитывалась площадь ПВР в остальных ячейках, при этом, предполагалось, что растительность появляется в свободной ячейке, если в соседних ячейках уже есть ПВР. При расчетах для параметров, определяющих темпы расширения и сокращения площади ПВР, заданы следующие значения: a_{max} = 8.0 год$^{-1}$, b = 4.2 год$^{-1}$.

По результатам расчетов построены карты распределения ПВР, для сопоставления расчетных и наблюдаемых значений проведено осреднение полученных результатов по районам наблюдений (рис. 2), а также в пределах выделенных зон устьевой области Волги (дельты, островной зоны и авандельты).

Одновременно с динамикой ПВР рассчитана численность водоплавающих птиц – лысухи, лебедя-шипуна, серого гуся (в соответствии с алгоритмом, рассмотренным выше). Данные о численности этих видов птиц в островной зоне в период 1960–1985 гг. служили для калибровки параметров модели (прежде всего, корректировались такие параметры как максимально возможное число гнезд в оптимальных для данного вида условиях развития ПВР, степень гнездового консерватизма, смертность). Для верификации модели использовались данные о численности вида в авандельте и суммарная численность особей в обеих зонах (рис. 3–5). Так как наблюдениями были охвачены не все участки островной зоны и авандельты, то были сделаны оценки численности рассматриваемых видов птиц в период 1960–1985 гг. для всей дельты Волги, а также экстраполяция модельных траекторий на весь период изменения уровня Каспийского моря (1930–2000 гг.).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика прибрежно-водной растительности. По данным наблюдений к 1976 г. практически для всех исследованных районов (кроме 6) островной зоны и авандельты Волги площадь ПВР превышала 70% (табл. 1). По результатам имитационных экспериментов только районы 4–7 имели площадь ПВР более 75%, третий район ~60%, а первый и второй районы заросли не более чем на 25% (табл. 3). Этим и определяются более низкие значения средней по всей рассматриваемой акватории расчетной площади прибрежно-водной растительности (рис. 2). Вместе с тем, в период снижения уровня Каспийского моря модельная динамика зарастания островной зоны и

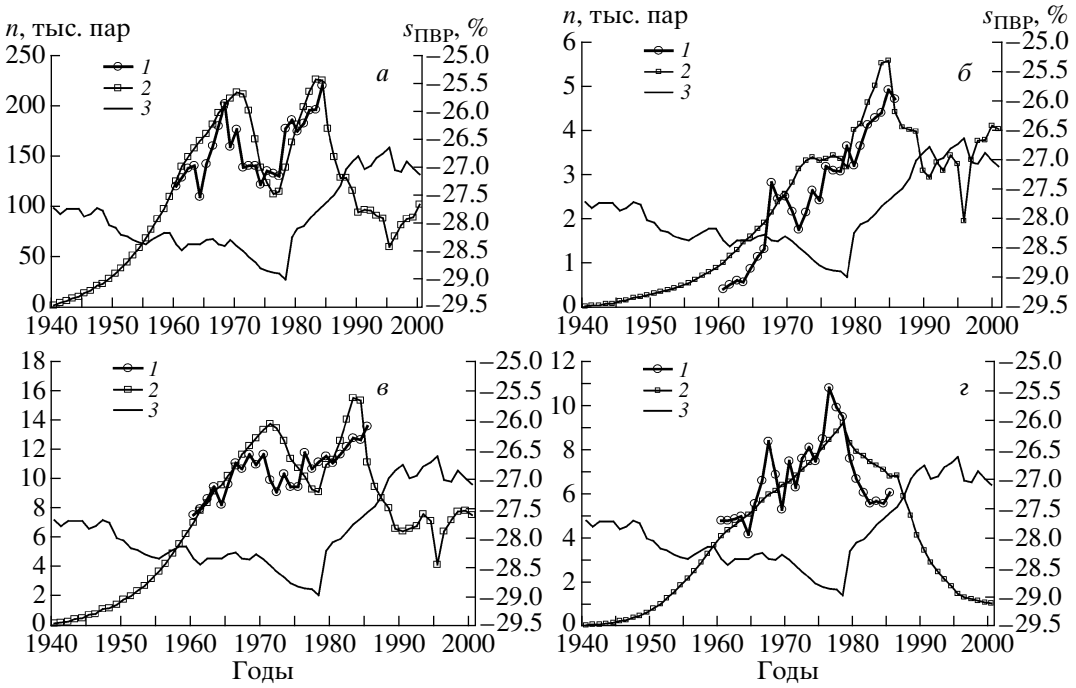

Рис. 5. Динамика суммарной расчетной численности водоплавающих птиц в островной зоне и авандельте устьевой области Волги в сопоставлении с данными наблюдений. Обозначения и условия см. рис. 3; Н – уровень Каспийского моря.

морской части дельты в целом адекватна данным наблюдений. Это дало основание экстраполировать расчетные оценки как на годы, когда систематических натурных исследований не проводилось, так и на всю устьевую область Волги.

По результатам расчета для дельты Волги (рис. 2) ПВР должна была смениться луговой растительностью в начале 1970-х гг. После 1980 г. с подъемом уровня моря ПВР начинает развиваться вновь и в настоящее время следует ожидать, что в дельте Волги ее площадь превышает 50%.

Таблица 3. Расчетная относительная динамика зарастания островной области и авандельты Волги (%)

Год	Район, канал						
	Волго-Каспийский	Гандуринский	Кировский	Каратский, Тишковский	Белинский	Карайский	Иголкинский
	1	2	3	4	5	6	7
1963	19.8	12.9	21.1	27.4	43.1	43.5	13.7
1964	20.1	14.5	23.9	33.0	47.4	47.5	18.1
1965	19.9	15.2	25.6	37.2	49.6	49.6	21.7
1966	19.7	16.1	27.7	41.6	51.7	51.6	26.2
1967	20.2	17.2	30.6	47.0	55.7	55.7	31.5
1968	20.6	18.5	34.0	52.3	59.4	59.7	37.4
1969	20.4	18.8	35.5	54.8	60.0	60.6	41.5
1970	20.9	19.8	38.9	59.2	63.1	63.9	47.2
1971	21.7	21.0	43.0	64.6	67.5	68.7	53.7
1972	22.5	22.2	47.4	69.7	71.7	73.2	60.2
1973	23.3	23.3	51.5	74.3	75.7	77.3	66.3
1974	24.1	24.3	55.8	78.5	79.4	81.2	72.1
1975	24.0	24.3	56.9	78.4	78.9	80.6	73.7

Таблица 4. Статистические характеристики данных наблюдений и расчетных значений численности птиц в островной зоне и авандельте в период 1960–1985 гг.

Параметр	Лысуха, тыс. пар			Лебедь-шипун, тыс. пар			Серый гусь, тыс. пар			Кряква, тыс. пар		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Расчет												
Максимум	90	143	226	1.8	4.1	5.5	6.0	11.7	15.3	5.7	7.1	9.1
Минимум	16	56	112	0.5	0.4	1.0	1.3	2.5	6.9	2.1	0.2	4.0
Среднее	63	109	173	1.1	1.9	3.0	4.6	6.6	11.2	4.2	2.5	6.7
Медиана	67	123	172	1.1	2.0	3.1	4.8	6.7	11.2	4.3	2.1	7.0
Стандартное отклонение	17	30	36	0.4	1.0	1.3	1.1	2.1	2.2	1.1	2.2	1.4
Коэффициент вариации, %	26	27	21	36	53	43	24	32	20	25	90	22
Данные												
Максимум	95	150	220	0.5	4.5	4.9	7.0	9.9	12.6	7.3	5.2	10.7
Минимум	23	40	110	0.1	0.1	0.4	2.0	1.4	7.4	3.2	0.5	4.1
Среднее	66	91	157	0.3	2.2	2.5	4.3	5.9	10.3	4.6	2.7	6.7
Медиана	70	90	142	0.4	2.3	2.5	4.0	6.3	10.5	4.7	2.5	6.5
Стандартное отклонение	19	31	30	0.1	1.3	1.3	1.7	2.7	1.4	1.0	1.3	1.7
Коэффициент вариации, %	29	34	19	31	58	54	38	46	14	22	47	26
Сравнение средних значений												
Абсолютная ошибка, тыс. пар	3	–18	–16	–0.8	0.3	–0.5	–0.2	–0.7	–0.9	0.5	0.2	0.0
Относительная ошибка, %	5	17	9	71	18	18	5	10	8	11	8	0
Квадрат коэффициента корреляции между данными наблюдений и результатом расчета, %												
	14	27	47	0	55	87	5	29	40	1	90	56

Примечание. Оценка статистических характеристик была сделана на основе значений, полученных путем оцифровки графиков, приведенных в [10]; 1 – островная зона, 2 – авандельта, 3 – две зоны вместе.

Для островной области (по результатам расчетов) площадь ПВР оставалась стабильной примерно до 1980 г. (35–45%), в период резкого подъема уровня возросла до 75%, затем снизилась до 30% и в настоящее время площадь ПВР может занимать 45–50% территории. Таким образом, к 1980 г. островная зона в результате зарастания должна была потерять свое значение в качестве гнездового биотопа для водоплавающих птиц. Гнездовые территории, характерные для исследуемых видов, сместились в сторону моря, дальнейшее повышение уровня моря привело к отступлению тростниковых зарослей и локализации их в островной зоне. В авандельте по результатам расчетов площадь ПВР должна была сократиться практически до нуля.

Динамика численности водоплавающих птиц в период 1960–1985 гг.

В рамках рассмотренной математической модели удалось подобрать параметры популяций массовых видов водоплавающих птиц таким образом, что и в островной зоне (рис. 3) и в авандельте (рис. 4) Волги в пределах участков, охваченных наблюдениями в период 1960–1985 гг., расчетная динамика численности лысухи, лебедя-шипуна, серого гуся и кряквы в целом адекватна данным наблюдений. Это подтверждают и статистические характеристики, полученные на основе модельных и натурных данных за этот период (табл. 4) – максимальные и минимальные значения, средние, коэффициенты вариации.

Таблица 5. Оценка общей численности водоплавающих птиц в период гнездования в устьевой области Волги (тыс. пар)

Вид	Дельта	Островная зона	Морской край дельты	Вся устьевая область
1960–1985 гг.				
Лысуха	10	72	168	250
Лебедь-шипун	0.2	1.3	2.9	4.3
Серый гусь	0.7	5.1	10.4	16.2
Кряква	0.7	4.6	4.6	9.9
2000 г.				
Лысуха	159	115	34	308
Лебедь-шипун	4.4	4.5	1.3	10.2
Серый гусь	8.8	8.3	2.5	19.6
Кряква	7.0	0.9	0.6	8.6

Таким образом, заложенный в основу модели механизм прямой зависимости динамики численности от наличия гнездопригодных территорий, определяемых развитием прибрежно-водной растительности, позволяет объяснить значительную долю межгодовой изменчивости численности рассматриваемых видов птиц. Вместе с тем, динамика численности лебедя-шипуна и кряквы в островной зоне в период гнездования, по-видимому, не определяется только этим механизмом. Кряква отличается высокой пластичностью в выборе гнездовых биотопов в период размножения и в меньшей мере связана с ПВР. Она устраивает гнезда как в зарослях надводной растительности на акваториях временных и постоянных водоемов, так и на суше, часто на деревьях, занимая пустующие гнезда врановых. Большое значение для размножения этого вида имеют высокие паводки, которые могут приводить к затоплению значительной части гнездовых биотопов. В частности, пики численности кряквы в островной зоне в 1967 и 1974 гг. соответствуют низким значениям весеннего половодья. Хотя модель позволяет объяснить динамику численности кряквы в авандельте (~90% дисперсии), она показывает более высокие значения численности в отдельные годы и примерно в два раза больший коэффициент вариации. Мелководная и разнообразная в биотопическом отношении островная зона, по-видимому, является более привлекательной для кряквы в период размножения по сравнению с авандельтой, но эти различия не учтены моделью.

Из сопоставления расчетной численности лебедя-шипуна в островной зоне и авандельте с данными наблюдений видно, что расширение и зарастание авандельты и увеличение здесь гнездопригодных участков привело к стремительному росту численности лебедя-шипуна и неравномерному распределению особей между двумя зонами. Принятый в модели механизм перераспределения численности популяции в пределах устьевой области Волги пропорционально количеству удобных для формирования гнезд участков в соответствующих условиях развития ПВР, по-видимому, не позволил в полной мере отразить этот процесс. Так как в островной зоне на протяжении всего рассматриваемого периода численность лебедя-шипуна оставалась невысокой и стабильной, то, возможно, это связано с тем, что количество гнездопригодных площадей в этой зоне ограничено конкуренцией за оптимальные местообитания. Поэтому, птицы этого вида уже с конца 1980-х гг. начали более активно осваивать авандельту. При этом гнездовая емкость этой зоны используется видом максимально, более того в рассматриваемом регионе отмечены колониальные поселения лебедя-шипуна [10]. Значительное, более чем в три раза, превышение расчетных данных над литературными для островной зоны, компенсируется соответствующим превышением данных наблюдений над расчетными в авандельте, так, что суммарная для обеих зон численность (рис. 5) в целом имеет близкую динамику и характеристики (табл. 3).

Для лысухи и серого гуся, которые имеют примерно одинаковые тип зависимости плотности гнездований от возраста (степени развития) ПВР (табл. 2), рассматриваемая модель дает лучший результат для суммарной численности птиц в островной зоне и авандельте, чем для каждой из них в отдельности (рис. 3–5, табл. 4), но в целом, модельные кривые позволяют объяснить 47 и 40% межгодовой изменчивости соответственно.

Отсутствие данных по возрастному и половому составу популяций, гибели кладок и выводков от хищников и болезней, влиянию охоты не позволило учесть эти факторы при построении модели, что естественно вносит некоторую долю погрешности в полученные результаты.

Оценки и прогнозы

Предлагаемая пространственно-детализированная модель воспроизводит процессы, которые происходили с популяциями лысухи, лебедя-шипуна, серого гуся и кряквы в период с 1960 по 1985 гг. в наблюдаемых районах устьевой области Волги, позволяет реконструировать динамику численности птиц за пределами этих зон в период падения уровня Каспийского моря, сделать прогнозные оценки изменения численности массовых видов водоплавающих птиц для современного периода (рис. 6, табл. 5).

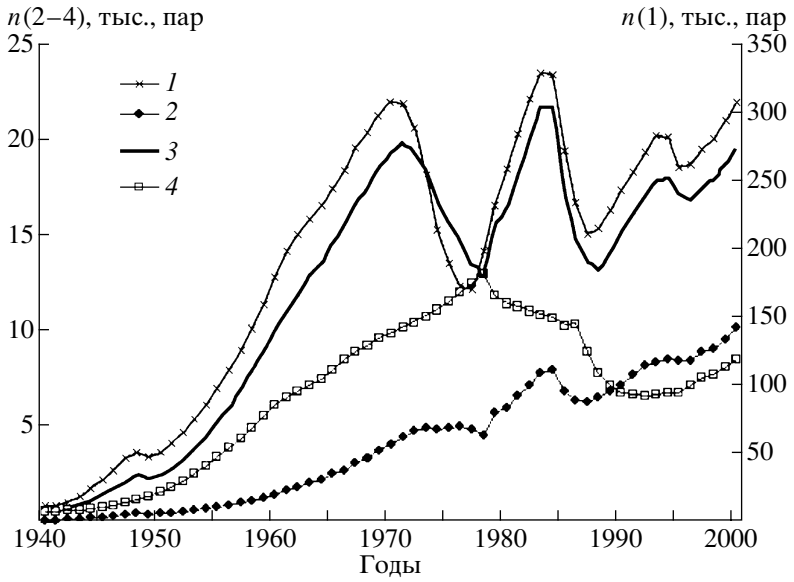

Рис. 6. Расчетная динамика численности (h) водоплавающих птиц в устьевой области Волги; 1 – лысуха, 2 – лебедь-шипун, 3 – серый гусь, 4 – кряква.

По модельным оценкам после резкого падения численности с началом подъема уровня моря с 1990 г. наблюдается рост численности популяций лысухи, серого гуся и лебедя-щипуна, относительная стабилизация численности кряквы (рис. 6). Такая динамика, в основном связана с освоением птицами дельты, где по результатам расчетов начала интенсивно развиваться ПВР, при этом авандельта практически потеряла свое значение как гнездовой биотоп для всех рассматриваемых видов птиц.

В последние годы проведение учетов гнезд водоплавающих птиц на гнездопригодных территориях рассматриваемых зон дельты Волги ограничено, количественные данные по плотности гнездования исследуемых видов зачастую отсутствуют, оценки носят преимущественно качественный характер [20].

Экспедиционные наблюдения по основным водотокам в дельте Волги весной и летом 2005 г. показали, что наблюдается иное соотношение численности водоплавающих птиц (табл. 6), чем это следует из результатов модельных расчетов. Самым неожиданным является отсутствие ранее самой многочисленной популяции лысухи в весенний период. Имеется обратное соотношение численности между лебедем-шипуном и серым гусем, причем доминирующим в этой паре видов является лебедь.

По-видимому, процесс сокращения и сильного изреживания тростниковых зарослей в островной зоне при подъеме уровня моря не описывается рассматриваемой моделью и требует корректировки. Даже при близком к оптимальному для лысухи и серого гуся соотношению открытой и занятой ПВР акватории, эти биотопы не осваива-

Таблица 6. Средняя плотность водоплавающих птиц (количество особей/км^2) в устьевой области Волги

Вид	Район наблюдений (учетная площадь, км^2)					
	Кировский канал (135)	Белинский канал (82)	Иголкинский канал (104)	Белинский канал (76)	Главный канал (107)	Гандуринский канал (25)
	май 2005 г.			август 2005 г.		
Лысуха	–	–	17	–	0.7	0.3
Лебедь-шипун	3.8	9.2	32.8	7.4	12.4	1
Серый гусь	0.1	0.6	0.2	–	0.9	0.2
Кряква	0.6	0.3	4.6	0.6	1.1	3.4

Примечание. Прочерк – отсутствие птиц.

ются данными видами, а их перераспределение в дельту не произошло.

В настоящее время Северный Каспий является районом активного разворачивания нефтегазодобывающей отрасли. В российском секторе Каспийского моря в 2009–2010 гг. начнется добыча нефти и газа. По нашим расчетам, аварийные разливы нефти или газоконденсата масштаба 500–3000 т представляют угрозу для любого участка береговой зоны Северного Каспия, при этом загрязнение береговой зоны может охватывать площадь 100 км^2 на участках до 60 км.

Представленные результаты расчетов, даже при том, что модель требует корректировки, уточнения и проверки для современного периода, могут быть полезны для предварительных оценок воздействия на орнитофауну региона. Наблюдаемая в последние годы и подтверждаемая расчетами тенденция смещения гнездовых территорий водоплавающих птиц вглубь устьевой области, из авандельты Волги в островную зону, снижает риск гибели птиц от загрязнения нефтепродуктами при аварийных разливах по сравнению, например, с периодом низкого стояния уровня, когда птицы в основном гнездились на морском краю устьевой области. Однако дельта Волги и мелководья Северного Каспия по-прежнему имею ключевое значение как территории остановки во время миграции, осеннего нагула молодых особей и линяющих водоплавающих птиц. Численность птиц на водно-болотных угодьях данного региона в позднелетний и осенний периоды остается высокой [20], поэтому освоение акватории Северного Каспия нефтегазодобывающими компаниями должно проходить с учетом этих факторов.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке ФЦП “Мировой океан” (подпрограмма “Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов Каспийского моря”), Программы Президиума РАН “Организация экспедиций, в т.ч. морских, и содержание научных стационаров”, Программы фундаментальных исследований ОНЗ РАН “Развитие технологий мониторинга, экосистемное моделирование и прогнозирование при изучении природных ресурсов в условиях аридного климата”, РФФИ (грант №07–01–00473). Авторы выражают глубокую признательность Г.М. Русанову за ценные замечания, а также особую благодарность руководству ООО “Лукойл-Нижневолжскнефть” за финансовую помощь на отдельных этапах исследования, и Российскому фонду фундаментальных исследований (код проекта № 07-01-00473).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Астраханский заповедник / Под ред. Г.А. Кривоносова и Г.В. Русакова. М: Агропромиздат, 1991. 190 с.
2. *Бейдеман И.Н.* // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 1. С. 80.
3. *Воробьев К.А.* // Тр. Астраханского заповедника. Вып. 1. М. 1936. С. 3.
4. *Егоров И.Г., Зубрилкин Е.И., Русаков Г.В.* // Сб. работ Астрах. зональн. гидрометеообсерв. В. 2. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. С. 41.
5. *Живогляд А.Ф.* // Тез. докл. междунар. конферен. “Каспий – настоящее и будущее” (г. Астрахань, 16–17 ноября 1995 г.). Астрахань: Изд-во Интерпресс, 1995. С. 77.
6. *Живогляд А.Ф.* // Природные экосистемы дельты Волги. Л.: Изд-во Геогр. общ-ва СССР, 1984. С. 29.
7. *Залетаев В.С.* // Тр. Астраханского заповедника. Вып. 8. Астрахань, 1963. С. 349.
8. *Залетаев В.С., Курочкин Ю.В., Луговой А.Е.* // Тр. Астраханского заповедника. Вып. 4. Астрахань, 1958. С. 311.
9. *Карпычев Ю.А.* // Водные ресурсы. 2001. Т. 28. № 1. С. 5.
10. *Кривенко В.Г.* Водоплавающие птицы и их охрана. М.: Агропромиздат, 1991. 271 с.
11. *Кривоносов Г.А.* // Тр. Астраханского заповедника. Вып. 8. Астрахань, 1963. С. 377.
12. *Луговая Л.А., Луговой А.Е.* // Тр. Астраханского заповедника. Вып. 4. Астрахань, 1958. С. 301.
13. *Луговой А.Е.* // Тр. Астраханского заповедника. Вып. 8. Астрахань, 1963. С. 9.
14. *Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н.* Физиология высших водных растений. Киев: Наукова Думка, 1988. 188 с.
15. *Львов Л.Л.* // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 1. С. 64.
16. *Пьянков В.П.* // Экология. 1991. № 4. С. 81.
17. *Русаков Г.В.* // Природные экосистемы дельты Волги. Л.: Изд-во Геогр. общ-ва СССР, 1984.С. 5.
18. *Русанов Г.М.* // Тез. докл. междунар. конфер. (г. Астрахань, 16–17 ноября 1995 г.). Астрахань, 1995. С. 115.
19. *Русанов Г.М.* // Тез. докл. междунар. конфер. (Астрахань 16–17 ноября 1995 г.). Астрахань, 1995. С. 116.
20. Структурные изменения экосистем Астраханского биосферного заповедника, вызванные подъемом уровня Каспийского моря / Под ред. Г.М. Русанова. Астрахань, 2003. 223 с.

A Spatially Detailed Model of the Long-Term Dynamics of Riverside and Aquatic Vegetation and Waterfowl Population in the Volga River Mouth Reach Area

S. V. Berdnikov[1, 2], L. V. Markitan[1, 2], O. V. Stepan'yan[1, 2]

[1] *Murmans marine Biological Institute, Kola Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russia*
[2] *Southern Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, Russia*

The spatially detailed model simulates processes that affect the riverside and aquatic vegetation and populations of common coot, mute swan, gray goose, and mallard duck over the period of 1930–2000 at the Volga River mouth area. A shift of waterfowl nesting territories deep into the mouth reach area (from the avant-delta of the Volga River to the insular zone) is shown to take place reducing the risk of birds' death upon the contamination of the terrtory from oil spill.