
МАТЕМАТИЧНЕ МОДЕЛЮВАННЯ ГРУНТОВИХ ПРОЦЕСІВ

УДК 581.5

С. В. Чернышенко

ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОЦЕССОВ НАКОПЛЕНИЯ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ПОЧВЕ И ПОДСТИЛКЕ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ НА ОСНОВЕ МОДЕЛИ ЦЕНОМЫ

С. В. Чернышенко

Дніпропетровський національний університет

ДОСЛІДЖЕННЯ ПРОЦЕСІВ НАКОПИЧЕННЯ БІОГЕННИХ ЕЛЕМЕНТІВ У ҐРУНТІ ТА ПІДСТИЛЦІ ЛІСОВИХ БІОГЕОЦЕНОЗІВ НА ОСНОВІ МОДЕЛІ ЦЕНОМИ

Розглядаються питання математичного моделювання процесів накопичення біогенних елементів у ґрунті та підстилці лісних біогеоценозів, яке може відбуватися у ході біологічних кругообігів. Аналізуються два типи кругообігів: з лімітуванням передачі елемента та без лімітування. Чисельні експерименти з моделями елементарних кругообігів (ценома) демонструють великі можливості біогеоценозів компенсувати порушення в абіотичних частинах БГЦ.

Ключові слова: ґрунт, біогенний елемент, амфіценоз, ценома, кругообіг, математична модель.

S. V. Chernyshenko

Dnipropetrovsk National University

INVESTIGATION OF BIOGENIC ELEMENTS' ACCUMULATION IN SOIL AND BEDDING OF FOREST BIOGEOCOENOSES ON THE BASE OF THE COENOME MODEL

Problems of mathematical modelling of biogenic elements' accumulation in soil and bedding of forest ecosystems are considered. Two types of ecological cycles are considered: with limitation of element flows and without the limitation. Computer simulation with models of elementary cycles (coenomes) shows essential possibilities of biogeocoenoses to compensate disturbance in their abiotic part.

Key words: soil, biogenic element, amphicoenose, coenome, cycle, mathematical model.

Постановка проблеми и ее актуальность

В статье предлагается и анализируется математическая модель процесса накопления биогенных элементов в почве и подстилке лесных биогеоценозов. В основу модели положено представление об элементарном биологическом круговороте – "ценоме" (Чернышенко, 1997а). Цикличность является фундаментальным свойством экологических процессов, и модели, описывающие отрицательные обратные связи, необходимые для существования стабильных режимов (Голубец, 1982), должны способствовать пониманию природы этих процессов.

В. Н. Сукачев указывал, что "изучение деятельности всех компонентов, образующих конкретные типы биогеоценозов, ...направлено на подведение итогов этой деятельности, отражающей или выявляющей различия и сходства в обмене веществами и энергией между ними" (Зонн, Травлеев, 1989). Все теоретические предпосылки для этого имеются, хотя наполнение таких моделей количественными

© Чернышенко С. В., 2004

данными для конкретных БГЦ наталкивается на серьезные трудности, связанные с чрезвычайной сложностью и недостаточной изученностью всего многообразия реальных природных процессов (Родин и др., 1968).

Обзор состояния проблемы

Идея биологического круговорота была впервые проанализирована в работах немецкого натуралиста Я. Молешотта (1868). Круговорот биогенных веществ настолько важен, что иногда его называют основой для существования экосистем (Krebs, 1994). Часто в экологической литературе, особенно с природоохранным уклоном, рассмотрение миграции биогенных элементов в природе занимает центральное место (Агесс, 1982; Вильямс, 1947; Ковда, 1975). В словаре (Реймерс, 1980) биогеохимический цикл определяется как "круговорот химических веществ из неорганической природы через растительные и животные организмы обратно в неорганическую среду. Совершается с использованием солнечной энергии и отчасти энергии химических реакций". Отметим, что правильнее говорить о миграции не веществ, а элементов, которые в ходе круговорота могут многократно менять химическую принадлежность (Второв, Дроздов, 1981). С другой стороны, нельзя признать удачным использование термина "превращение" или "трансформация" элементов в биогеохимических циклах (Глазовская, 1974; Умаров, 2003). В круговоротах происходит трансформация именно химических веществ, но не элементов.

Круговороты могут различаться как по характеру, так и по масштабу рассматриваемых процессов (Васильевская, Богатырев, 2003). В последнем случае важно различать биогеоценотические круговороты, относительно быстротекущие и отражающие постоянно идущую миграцию элементов между составными частями БГЦ, и геохимические круговороты с гораздо большим периодом, соответствующие вековой миграции биогенных элементов в пределах геохимических ландшафтов (Снакин, 1987). Эти два уровня примерно соответствуют "обменному" и "резервному" фондам, которые выделяет в круговоротах Ю. Одум (1975). Иногда рассматривают промежуточные уровни, например "биогеохимический" (Снакин, 1987). А. А. Титлянова (1984) предлагает выделять в биогеохимических циклах биотические и абиотические составляющие. Ниже, говоря о круговоротах, мы будем иметь в виду биогеоценотический уровень.

Классификация круговоротов по характеру проходящих в них процессов в общих чертах соответствует классификации соответствующих им БГЦ (Базилевич, 1986). Классическая классификация такого типа, опирающаяся в большой степени на анализ почвенного блока, была предложена С. В. Зонном (Основы лесной ..., 1964). М. А. Глазовская (1974) предложила делить круговороты на "интенсивные компенсированные", когда происходит нормальная циркуляция элемента, и на "заторможенные некомпенсированные", когда цикл "буксует" и элемент накапливается в одном из звеньев. Как справедливо отмечается в цитируемой работе, в последнем случае круговорот не может быть устойчивым и трансформируется в ходе сукцессии в другой тип.

Другая классификация может быть получена, если взять за основу выделение основного элемента, определяющего темп круговорота (Родин, Базилевич, 1965). Надо отметить, что круговороты каждого биогенного элемента имеют специфичные черты, но в каждом БГЦ можно выделить основные элементы, циркуляция которых имеет определяющее значение для динамики биогеоценоза (в соответствии с принципом Либиха, понимаемым в широком смысле). Это может быть азот, кальций, кремний, хлор (Родин, Базилевич, 1965).

В целом можно согласиться с точкой зрения, высказанной в монографиях ученых (Тюрюканов, Снакин, 1976; Криволицкий, Покаржевский, 1990), о том, что в первом приближении о характере круговорота можно судить по содержанию зольных элементов в различных его звеньях. Хотя, как справедливо отмечено в монографии С. В. Зонна и А. П. Травлеева (1989), динамику нельзя подменять статикой, и под-

линную картину может дать лишь динамическое описание, учитывающее всю гамму факторов, влияющих на процесс. Именно для этого и должен привлекаться аппарат динамического моделирования (De Ruiter and others, 1994; Гильманов, 1975; Полуэктов и др., 1980).

Среди наиболее общих моделей процессов переноса веществ, базирующихся на идеях В. И. Вернадского (1978), следует отметить модели русского биофизика В. В. Алексеева (Алексеев и др., 1992). Опираясь на эту модель, нами была предложена модель динамического элемента БГЦ, представляющего элементарную ячейку круговоротов – т. н. "ценомы" (Чернышенко, 1997а).

1. Ценома как амфиценотический элемент

В соответствии с идеями А. Л. Бельгарда (1948, 1950) амфиценоз представляет собой комбинацию двух (или более) различных типов круговоротов. Постепенная смена одного круговорота другим обладает всеми свойствами сукцессии, когда, например, на месте злаковой степи образуются дерезняки, а их сменяет дубрава (Кожевников, 1955). В своем определении амфиценоза А. Л. Бельгард ставит в соответствие составляющим амфиценоз круговоротам соответствующие им "ценоморфические элементы". Это конструктивное определение, позволяющее практически определять наличие в БГЦ различных круговоротов (например, по наличию в нем в значительном объеме как сивлантов, так и степантов). Однако элементы реальных круговоротов не определяются только их ценоморфической принадлежностью, это сбалансированные системы, характеризующиеся неслучайным набором видов. Сократим название "ценоморфический элемент" и назовем соответствующие объекты "ценомами".

Будем понимать под ценомой элементарный биогеоценологический цикл, являющийся продуктом коэволюционного процесса и включающий с себя популяции, связанные трофическими связями и образующие относительно замкнутый круговорот биогенных элементов. Используя терминологию А. Тенсли (Tansley, 1939), можно определить ценому как самый низкий уровень структурной организации, который может быть назван экосистемой. Ценома, как следует из вышесказанного, включает в себя одну или несколько популяций продуцентов (в качестве источника энергии и формообразующего центра), редуцентов, "замыкающих" биогеохимические циклы, и консументов, способствующих повышению уровня энергетического обмена в системе.

Из приведенного определения ценомы следует, что она должна представлять (хотя бы потенциально) относительно замкнутую структурно-функциональную единицу, охватывающую всю толщу БГЦ. В частности, включение в структуру ценомы популяций редуцентов и связанных с ними детритных трофических цепей делает целесообразным рассматривать почву, которая является сосредоточением, порождением и итогом соответствующих процессов, в качестве одного из важнейших элементов ценомы. Подчеркивая роль почвы в биогеохимических циклах, Л. О. Карпачевский (1983) пишет, что почва – это "начало и конец ... трофической цепи в биогеоценозе". При этом, естественно, речь идет о процессе развития, в котором почва и играет важнейшую роль, а не о простом повторении прежних состояний.

Задача моделирования динамики БГЦ не может решаться без включения в модель почвенного блока, поскольку кроме того, что почва играет важную демпфирующую роль в динамике экосистем (Coleman, Crossley, 1996) и отражает процессы, происходящие в БГЦ, необходимо учитывать, что "на определенных этапах ... могут возникать такие качественно-процессные изменения почв, при которых они сами начинают активно влиять на фитоценозы, способствуют преобразованию биогеоценозов, а затем определяют их эволюцию в целом" (Зонн, Травлеев, 1989).

Модель ценомы имеет циклическую структуру и отражает т.н. «химический подход» к моделированию экосистем (Алексеев и др., 1992), когда перемещение

основных биогенных элементов от продуцентов в почвенный раствор и обратно рассматривается в качестве системообразующего процесса. Основными элементами ценомы считаем блоки продуцентов и редуцентов, а также почвенный блок и блок отмершей органики (рис. 1). Отметим, что не в любом случае элементы в ценоме проходят все четыре блока. Например, в случае микоризы может иметь место такое тесное сращение продуцента (высшего растения) и редуцента (гриба), что продукты разложения поступают в организм растения непосредственно, а не через почву (Даддингтон, 1972).

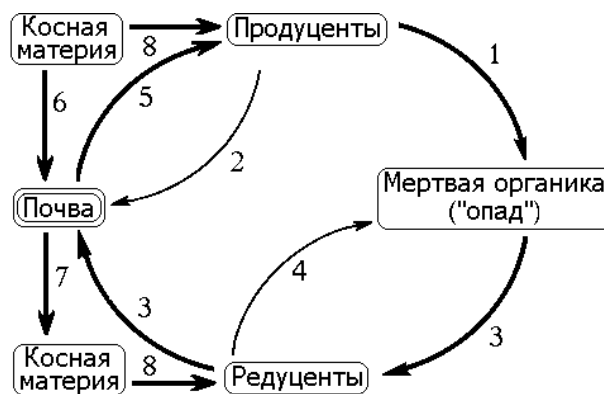


Рис. 1. Структурная схема круговорота биогенных элементов в ценоме

2. Два типа математических моделей ценомы

Рассмотрим вопросы, связанные с возможностью накопления биогенного элемента в отдельных блоках ценомы. Как отмечалось в статье С. В. Чернышенко (1997а), абсолютные значения биомассы (или содержания биогенных элементов) не являются столь же важными характеристиками БГЦ, как интенсивность прохождения потоков вещества, однако и они представляют несомненный экологический интерес. Абсолютные значения биомасс, сопутствующие различным типам потоков вещества и энергии, определяются именно параметрами круговоротов.

В предложенных ранее моделях ценомы (Чернышенко, 1997б, 2002) не отражены внутренние механизмы, которые могли бы детерминировать количество элемента, вовлеченное в круговорот. В реальных экосистемах это количество определяется либо особенностями взаимодействия биоты с косной средой (которые могут быть учтены через анализ внешних потоков 6–8, рис. 1), либо физиологическими ограничениями на интенсивность деятельности блоков продуцентов или редуцентов, которые на ограниченной площади имеют ограниченные возможности накапливать биогенный элемент и передавать его по цепи. Последнее обстоятельство может быть учтено через использование для продуцентов и/или редуцентов уравнений с самоограничением роста (типа логистического уравнения).

Имеющееся количество элемента распределяется определенным образом между блоками ценомы. То, каким образом это происходит, зависит от типа модели и значений ее параметров. Модели можно разделить на две категории. Часть из них обладает тем свойством, что равновесное содержание элемента в почве и опаде не зависит от его общего количества в ценоме. Эти модели не содержат лимитирования по биомассе продуцента, и элемент достаточно свободно перемещается по круговороту.

Другие модели такое лимитирование включают. Циркуляция в них является не такой свободной, как для моделей первого типа, и возможно накопление элемента в

почве или опаде. Содержание элемента в последних двух блоках пропорционально общему количеству элемента.

Ограничимся рассмотрением одной модели каждого из названных выше двух типов. Модель без лимитирования:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = aqx + e(q^* - q + |q^* - q|)x - bx, \\ \frac{dp}{dt} = abx + \lambda sy - rpy, \\ \frac{dy}{dt} = rpy - sy, \\ \frac{dq}{dt} = E + (1 - \alpha)bx + (1 - \lambda)sy - Dq - axq \end{cases} \quad (1)$$

и модель с лимитированием по биомассе продуцента (но без учета внутренней структуры почвенного блока):

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = A \frac{cq}{x + cq} x + e(q^* - q + |q^* - q|)x - bx, \\ \frac{dp}{dt} = abx + \lambda sy - R \frac{hp}{y + hp} y, \\ \frac{dy}{dt} = R \frac{hp}{y + hp} y - sy, \\ \frac{dq}{dt} = E + (1 - \alpha)bx + (1 - \lambda)sy - Dq - A \frac{cq}{x + cq} x - B_2(q - K + |q - K|). \end{cases} \quad (2)$$

Отметим некоторые особенности равновесного содержания элемента в почвенном растворе на основе модели (1). Первое уравнение модели (1) – уравнение динамики биомассы продуцента – однозначно определяет равновесное значение q концентрации биомассы в почвенном растворе. В зависимости от параметров ценымы равновесное значение равно:

$$q = \begin{cases} \text{равновесия не существует,} & b < aq^* \quad \text{и} \quad a < 2e \\ \frac{b - 2eq^*}{a - 2e} & b < aq^* \quad \text{и} \quad a > 2e \\ \frac{b - 2eq^*}{a - 2e} \quad \text{и} \quad \frac{b}{a} & b > aq^* \quad \text{и} \quad b < 2eq^* \quad \text{и} \quad a < 2e \\ \frac{b}{a} & b > aq^* \quad \text{и} \quad (b > 2eq^* \quad \text{или} \quad a > 2e) . \end{cases}$$

Возможные ситуации с равновесными состояниями почвенного блока продемонстрированы также в таблице. Для эффективного функционирования ценымы значения параметров a и b ее блока продуцентов должны быть достаточно велики. Это означает, что для устойчивости ценымы интенсивность круговорота элемента (в частности, потока через блок продуцентов) должна превосходить некоторое критическое значение. Интересно, что для существования равновесного состояния достаточно потребовать высокое значение одного из параметров (приращения a или отмирания b органики). При достаточно больших b и достаточно малых a возможно одновременное существование двух равновесий: при замкнутости круговорота и, на

более низком уровне, при постоянном извлечении элемента из окружающей косной среды.

Количество равновесных концентраций биогенного элемента в почвенном растворе при различных значениях параметров цены

	$b < aq^*$	$aq^* < b < 2eq^*$	$B > 2eq^*$
$a < 2e$	0	2	1 (без взаимодействия со средой)
$a > 2e$	1 (при взаимодействии со средой)		

3. Эффекты накопления элемента в блоках цены

Накопление мертвой органики возможно в реальных БГЦ. Наиболее известным процессом такого типа является процесс торфообразования. Этот процесс может быть очень длительным, и не существует объективных ограничений на величину накапливаемой биомассы. "Затор" в круговороте связан с низкой активностью редуцентов (вызванной неблагоприятными экологическими условиями), или, в обозначениях соответствующих моделей, малой величиной коэффициентов r , R или h .

Излишнее накопление биогенных элементов в почве также возможно, хотя его величина ограничена физико-химическими факторами. Это явление известно как засоление. Вначале оно провоцируется чрезмерным поступлением элемента в почву, а затем дополнительно провоцируется понижением активности продуцентов в силу эффекта ингибирования (Чернышенко, 2002). Математически повышенное содержание элемента в почвенном блоке связано с низкой величиной параметров a , A или c , отражающих интенсивность поглощения элемента продуцентами.

Поступление элементов в ценому возможно с потоками 6 и 8. Оба потока тесно связаны с почвенным блоком и соответственно на почвенном блоке лежат главным образом функции регуляции поступления элемента в биоту. Это является одной из причин, почему нарушения в почвенном блоке не могут иметь такой постоянный характер, как нарушения в блоке мертвой органики при торфообразовании.

Изучим процессы поступления и распределения элемента в ценоме путем проведения численных экспериментов с моделями цены (1), (2). Для всех экспериментов выберем следующие начальные значения:

$$x^{(0)} = 10; y^{(0)} = 4; p^{(0)} = 0; q^{(0)} = 5. \quad (3)$$

Таким образом, будем считать ценому в достаточной степени представленной блоками продуцентов и редуцентов, а также почвенным блоком.

4. Результаты численных экспериментов в случае модели с лимитированием потока элемента

Выберем следующие параметры модели (2):

$$A = 2; b = 1; R = 2; s = 1; \alpha = 1; \lambda = 0; c = 1; h = 0,05. \quad (4)$$

Предполагаем блок редуцентов малоэффективным (с очень низкой плотностью полунасыщения), что должно привести к высокому содержанию мертвой органики.

Параметры связи с абиотической частью БГЦ выбираем следующими:

$$e = 0,1; q^* = 10; E = 1; D = 0,5. \quad (5)$$

При содержании элемента в почве меньше 10 блок продуцентов извлекает дополнительное количество элемента из косной среды. Если же это содержание

превышает величину 2, вымывание элемента (поток 7, рис. 1) превышает его поступление (поток 6).

Результаты численных экспериментов представлены на рис. 2–4.

Поскольку исходное содержание элемента в почве меньше десяти, начинается процесс привнесения элемента в ценную часть продуцентов. Поступление элемента продолжается до тех пор, пока система не придет в состояние равновесия и поступление элемента не уравнивается его вымыванием (рис. 2).

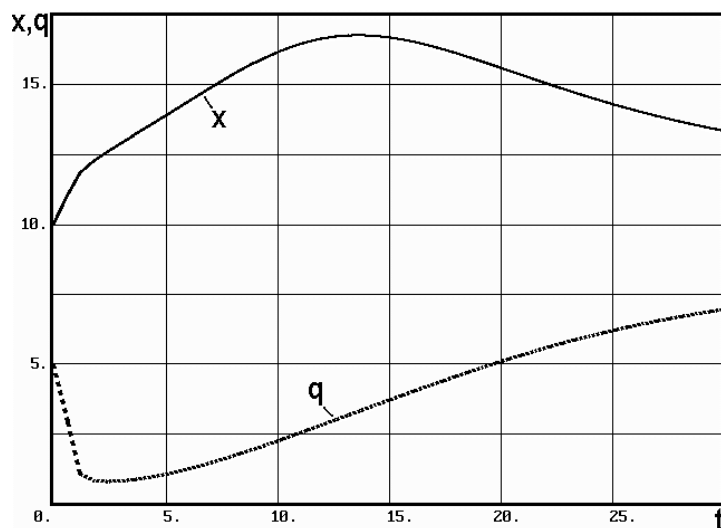


Рис. 2. Модель (2). Эффект "торфообразования" с выходом на стационарный уровень. Динамика блока редуцентов и почвенного блока

В силу низкой эффективности редуцентов накопление поступающего элемента происходит главным образом в блоке мертвой органики (рис. 3). Ее биомасса резко возрастает, однако и она постепенно приходит к равновесному значению.

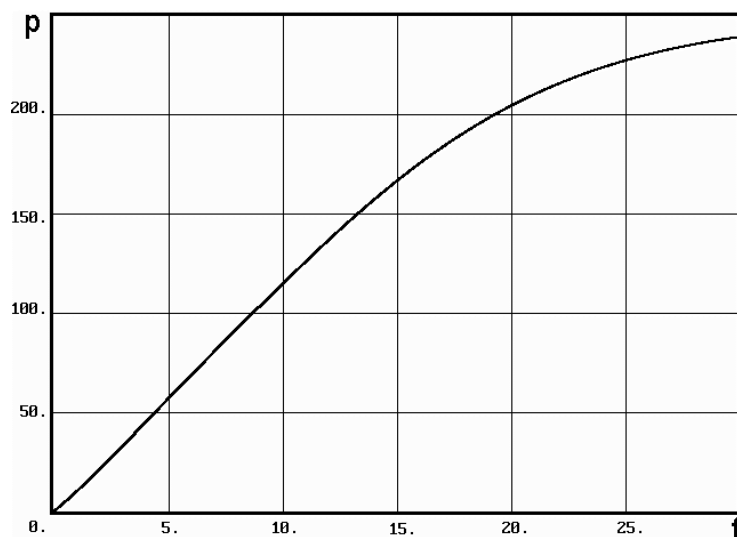


Рис. 3. Модель (2). Эффект "торфообразования" с выходом на стационарный уровень. Динамика блока мертвой органики

Модель отражает значительный рост массы мертвой органики, однако в силу своего стремления к равновесному состоянию не может описать ее постоянное накопление. Рассмотрим два подхода к описанию последнего эффекта.

Первый состоит в увеличении шага по времени, т. е. увеличении дискретности системы. Естественно, реальная экосистема не является абсолютно непрерывной, поэтому степень адекватности дискретного аналога модели (2) может оказаться не ниже, чем у исходной модели.

Взяв шаг по времени $\Delta t = 0,1$, получим следующую качественную картину (рис. 4). В силу "биения" решения в окрестности положения равновесия содержание элемента в почве все время остается меньше десяти, не приближаясь асимптотически к этому значению, как это имеет место в непрерывном случае. В результате происходит постоянная "подкачка" элемента блоком продуцентов, и большая его часть "оседает" в блоке мертвой органики. То есть имеем идущий с постоянной скоростью процесс "торфообразования".

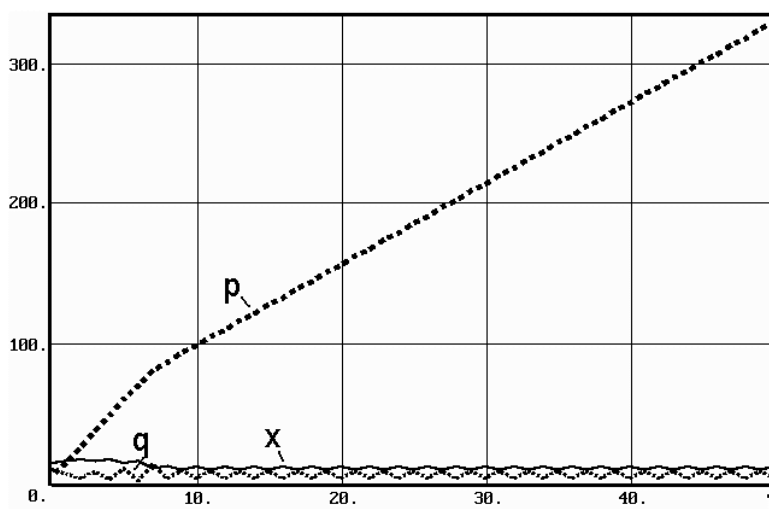


Рис. 4. Дискретный аналог модели (2). Эффект "торфообразования"

Другой подход состоит во введении в модель постоянного потока элемента в ценому из абитической части БГЦ. Считаем, например, что вынос элемента из почвы по каким-то причинам не происходит, в то время как его привнесение (например, с осадками) наблюдается. Выберем вместо формулы (5) значения:

$$e = 0,1 ; q^* = 10 ; E = 1 ; D = 0 . \quad (6)$$

Естественно, при постоянном увеличении содержания элемента ценома не может прийти к стационарному состоянию. Как и в предыдущем случае, структура системы такова, что весь "избыток" биогенного элемента скапливается главным образом в блоке мертвой органики (рис. 5).

При моделировании увеличения содержания элемента в почве (ее "засоления") поменяем, по сравнению с (4), значения c и h :

$$a = 2 ; b = 1 ; r = 2 ; s = 1 ; \alpha = 1 ; \lambda = 0 ; c = 0,05 ; h = 1 .$$

Таким образом, в данном случае блок продуцентов поглощает элемент из почвы с низкой эффективностью. Процесс постоянного засоления, как и в случае торфообразования, возможен лишь при постоянном поступлении элемента в ценому, поэтому связь с косной средой будем рассматривать в виде (6).

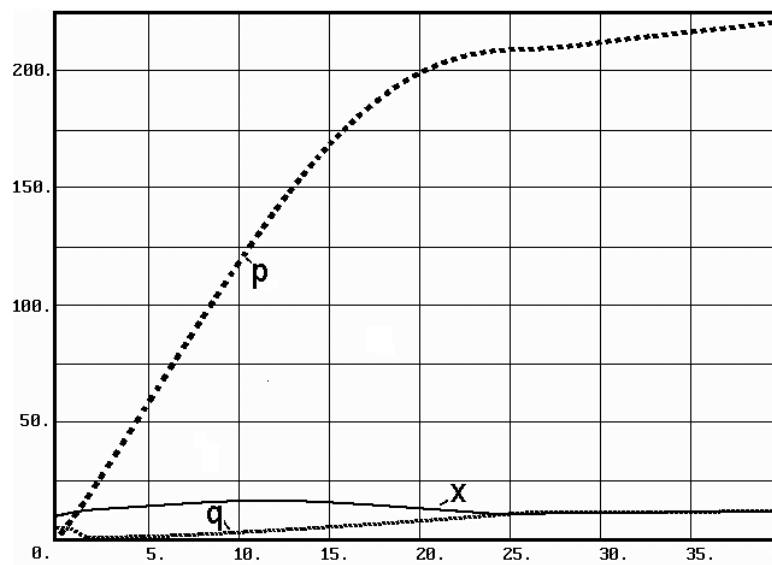


Рис. 5. Модель (2). Эффект "торфообразования" при учете взаимодействия почвенного блока с косной средой

Динамика показателей ценымы показана на рис. 6. До момента $t = 5$ происходит перераспределение элемента между блоками ценымы в сторону равновесного соотношения, а затем наблюдается общее линейное увеличение количества элемента, причем, как видно из рисунка, в основном за счет увеличения его содержания в почвенном блоке (с соблюдением равновесной пропорции).

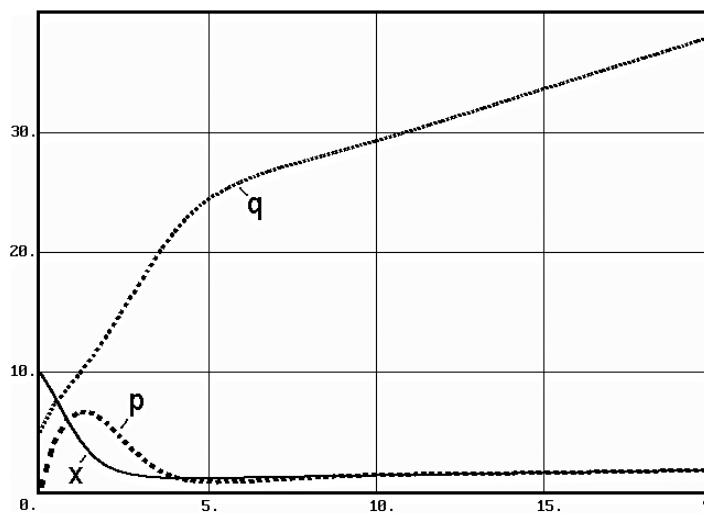


Рис. 6. Модель (2). Эффект "засоления почвы" при постоянном поступлении элемента в почвенный блок из косной среды

5. Результаты численных экспериментов в случае модели без лимитирования

Рассмотрим возможность моделирования накопления элемента блоками ценымы при использовании модели (1). Как уже отмечалось, в моделях такого типа в равновесном состоянии емкость блока мертвой органики и почвенного блока являются фиксированными величинами, не зависящими от общего содержания

элемента в ценоме. Оказывается, что в неравновесном случае, когда наблюдается постоянный приток элемента, емкость этих двух блоков остается постоянной, и дополнительное количество элемента распределяется между продуцентами и редуцентами в равновесном соотношении.

Оставляя в силе (3), параметры модели выберем следующими:

$$a = 1; b = 1; r = 0,1; s = 1; \alpha = 1; \lambda = 0.$$

Параметр r задает низкую эффективность редуцентов, поэтому равновесное содержание элемента в блоке мертвой органики должно оказаться большим. Связь с окружающей средой выбираем следующей:

$$e = 0,1; q^* = 2; E = D = 0.$$

Равновесное значение содержания элемента в почве равно единице, что меньше q^* , и, следовательно, продуценты будут извлекать его недостающее количество из косных элементов БГЦ.

Динамика системы изображена на рис. 7. Для системы (1) в значительно большей степени, чем для (2), характерны колебательные режимы, поэтому система приходит к моменту $t = 5$ в относительно устойчивое состояние после нескольких осцилляций. Затем содержание элемента в почве и мертвой органике практически не изменяется, а все поступающее его количество распределяется между продуцентами и редуцентами.

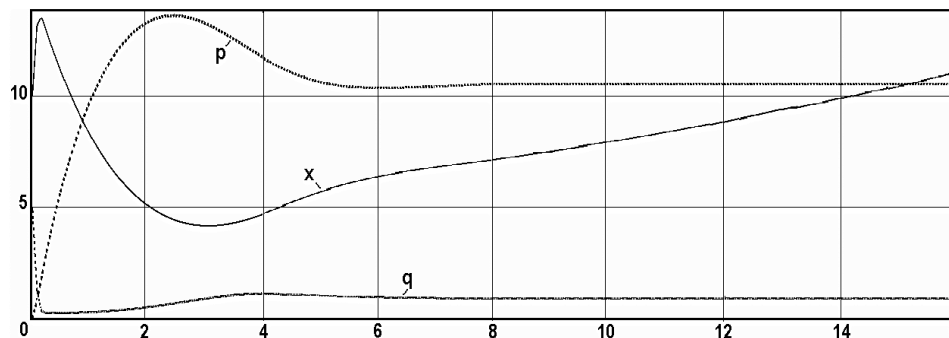


Рис. 7. Модель (1). Низкая эффективность редуцентов, накопление биомассы продуцентов

Для описания ситуации с низкой эффективностью продуцентов и соответственно высокой концентрацией элемента в почве остановимся на следующих значениях параметров модели:

$$a = 0,05; b = 1; r = 1; s = 1; \alpha = 1; \lambda = 0.$$

Учитывая большую равновесную концентрацию элемента в почве, увеличим требовательность продуцентов к этому показателю таким образом, чтобы они постоянно увеличивали содержание элемента в ценоме:

$$e = 0,05; q^* = 21; E = D = 0.$$

Динамика показателей системы представлена на рис. 8. Как и в предыдущем случае, некоторое время занимает переход системы в равновесное состояние. Поскольку начальные значения показателей были занижены, переход происходит монотонно, без осцилляций. Затем наблюдается процесс накопления поступающего биогенного элемента в биомассе продуцентов и редуцентов.

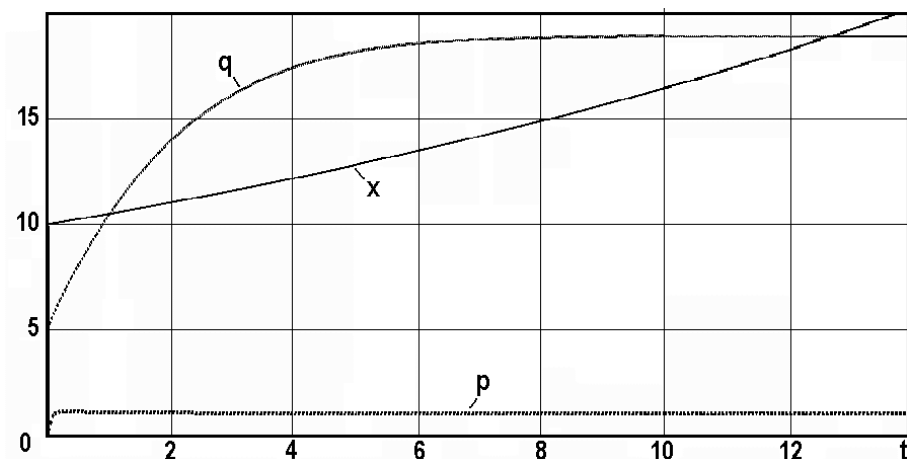


Рис. 8. Модель (1) при низкой эффективности продуцентов

Таким образом, даже при постоянном притоке элемента модели типа (1) не могут описывать его накопление в почвенном блоке или в блоке мертвой органики. При этом равновесное значение концентрации элемента в этих блоках может быть сколь угодно большим, что в принципе позволяет использовать эту модель и для описания таких процессов, как засоление.

Выводы и перспективы дальнейших исследований

Общий вывод, который можно сделать из рассмотрения моделей обоих типов, состоит в том, что для постоянного накопления ценомой биогенного элемента должны иметь место особенности в функционировании косной части БГЦ, которые не могут быть скомпенсированы за счет саморегуляции биоты. (Например, происходит поступление элемента в БГЦ с осадками, но в силу особенностей топографии он не выносится за счет почвенного стока.)

Для дальнейшего изучения процесса засоления почв естественно привлечь к рассмотрению модель почвенного блока, предложенную в статье С. В. Чернышенко (2002).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Агесс П. Ключи к экологии. - Л.: Гидрометеиздат, 1982. - 98 с.
 Алексеев В. В., Крышев И. И., Сазыкина Т. Г. Физическое и математическое моделирование экосистем. - СПб.: Гидрометеиздат, 1992. - 368 с.
 Базилевич Н. И. Структура и функционирование наземных экосистем. - М.: Наука, 1986. - 212 с.
 Бельгард А. Л. Об амфиценозах // Науч. зап. ДГУ. - Д.: ДГУ, 1948. - С. 87-89.
 Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР. - К.: Из-во КГУ, 1950. - 264 с.
 Васильевская В. Д., Богатырев Л. Г. Функции почв как основного звена в цикле биологического круговорота веществ и устойчивость наземных экосистем // Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в бисфере. - М.: Наука, 2003. - С. 174-188.
 Вернадский В. И. Живое вещество. - М.: Наука, 1978. - 358 с.
 Вильямс В. Р. Почвоведение. - М.: Сельхозгиз, 1947. - 455 с.
 Гильманов Т. Г. Методы системной динамики в моделировании биогеохимических циклов // Имитационное моделирование и экология. - М.: Наука, 1975. - С. 26-34.
 Глазовская М. А. Биогенное накопление и возможные превращения химических элементов в почвах (факты и гипотезы) // Почвоведение. - 1974. - N 6 - С. 3-16.

- Голубец М. А. Актуальные вопросы экологии. - К.: Наук. думка, 1982. - 158 с.
- Даддингтон К. Эволюционная ботаника. - М.: Мир, 1972. - 308 с.
- Зонн С. В., Травлев А. П. Географо-генетические аспекты почвообразования, эволюции и охраны почв. - К. Наук. думка, 1989. - 216 с.
- Карпачевский Л. О. Зеркало ландшафта. - М. Мысль, 1983. - 158 с.
- Ковда В. А. Биохимические циклы в природе и их нарушение человеком. - М.: Наука, 1975. - 74 с.
- Кожевников А. В. По тундрам, лесам, степям и пустыням. - М.: Гос. изд-во географ. лит., 1955. - 192 с.
- Кривоуцкий Д. А., Покаржевский А. Д. Введение в биогеоценологию. - М.: МГУ, 1990. - 104 с.
- Мошотт Я. Вращение жизни в природе. - М.; СПб., 1868. - 426 с.
- Одум Ю. Основы экологии. - М. Мир, 1975. - 740 с.
- Основы лесной биогеоценологии / Под ред. В. Н. Сукачева, Н. В. Дылиса. - М.: Наука, 1964. - 576 с.
- Полужтов Р. А., Пых Ю. А., Швытов И. А. Динамические модели экологических систем. - Л.: Гидрометеиздат, 1980. - 288 с.
- Реймерс Н. Ф. Азбука природы. Микроэнциклопедия биосферы. - М.: Знание, 1980. - 208 с.
- Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. - М.; Л.: Наука, 1965. - 254 с.
- Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. - Л.: Наука, 1968. - 114 с.
- Снакин В. В. Биогенный круговорот химических элементов и подходы к его изучению // Биогеохимический круговорот веществ в биосфере. - М.: Наука, 1987. - С. 138-152.
- Титлянова А. А. Системное описание круговорота веществ. Основные понятия и количественные параметры // Экология. - 1984. - N 1. - С. 16-30.
- Умаров М. М. Роль микроорганизмов в круговороте химических элементов в наземных экосистемах // Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере. - М.: Наука, 2003. - С. 125-139.
- Чернышенко С. В. О математическом моделировании динамической структуры биогеоценозов // Экология та ноосферологія. - 1997а. - Т.3, N 1-2. - С. 65-86.
- Чернышенко С. В. Системный анализ динамической структуры биогеоценоза // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель. - Д.: ДГУ, 1997б. - С. 18-31.
- Чернышенко С.В. Системный анализ функций почвенного блока в моделях биогеоценологических круговоротов // Грунтознавство. - 2002. - Т.3, N 3-4. - С. 111-125.
- Coleman D. C., Crossley D. A. Fundamentals of soil ecology. - N.-Y.: Harcourt Publishers, 1996. - 196 p.
- De Ruiter P.C., Neutel A.-M., Moore J. C. Modelling food webs and nutrient cycling in agroecosystems // Trends in Ecology and Evolution. - 1994. - N 9. - P. 378-383.
- Krebs C. J. Ecology. - N.-Y., Harlow: Addison Wesley, 1994. - 802 p.
- Tansley A. G. The British Isles and their Vegetation. - Cambridge: Cambridge University Press, 1939.

Надійшла до редколегії 19.09.04