

УДК: 577.486 : 631.416.1

Я. П. Дідух

## АЗОТ ЯК ІНДИКАТОР СТІЙКОСТІ ТА ФУНКЦІОНУВАННЯ ЕКОСИСТЕМ <sup>1</sup>

*Більшість сполук азоту недоступні для рослин, і він завжди є дефіцитним ресурсом. Азот виступає індикатором передачі енергії, стійкості та функціонування екосистем. На основі перетворення сполук азоту можна пояснити багато проблемних питань екології.*

Однією з найактуальніших проблем сучасної екології є проблема стійкості та функціонування екосистем, яка слугувала предметом дискусій і досліджень цілого ряду екологів протягом декількох останніх десятиліть. Багато уваги цьому питанню приділяв В. І. Вернадський, який розглядав стійкість як властивість природного тіла або явище, що проявляється в постійності об'єктів. При цьому кількість живої речовини на планеті є постійною протягом доступного для нашого вивчення геологічного часу, тобто з початку кембрійської епохи. Одночасно постійність живого в біосфері проявляється в безперервному ланцюгу поколінь організмів на різних рівнях організації (популяцій, видів, біоценозів). Таким чином, категорії стійкості та розвитку тісно пов'язані між собою.

Теоретичні, методологічні аспекти цих проблем досить добре розроблені (Фрей, 1971; Голубец, 1982; Шеляг-Сосонко, Крисаченко, Мовчан, 1991). Водночас вони є досить складними і багатогранними, що утруднює розробку методики їхньої оцінки. Тут не може бути універсальної методики, а їх буде кілька і зовсім різних, залежно від використання методологічних постулатів, технічних можливостей тощо.

Розробка методики починається з питання щодо критеріїв та мірила стійкості екосистем. На підставі чого можна стверджувати, що одна система стійкіша за іншу або розвивається швидше? Таким мірилом є оцінка процесів, які відбуваються в природі. Якщо фіксуються одні й ті самі процеси і вони відбуваються з однаковою швидкістю, повторністю, то динамічна система стійкіша, ніж у разі зміни процесів, що призводить до втрати властивостей, структури системи, а відтак і її зміни та зниження стійкості. Завдяки класичним роботам Ю. Одума, Д. Гейтса

доведено, що мірою оцінки і порівняння різних процесів служить енергія, яка відіграє ключову роль у функціонуванні екосистем. Енергію називають екологічною валютою. Встановлення законів збереження та перетворення енергії є основою розуміння багатьох процесів в екосистемах. Згідно з другим законом термодинаміки, будь-яка екосистема спрямована на вдосконалення внутрішньої організації, зв'язування та збереження енергії, переведення її в такий потенційний стан, яким потім можна скористатися. Тобто екосистема спрямована на підвищення ентропії, що одночасно забезпечує підвищення стійкості.

Але оскільки екологічні системи досить складні й відкриті (отримують енергію ззовні, перетворюють в різні форми, передають у різних напрямках і різними шляхами), то наступне питання полягає в кількісній оцінці таких змін. Чи можна виділити певну ознаку, фактор, який виступав би в ролі індикатора відповідної інформації, енергії? Ця ознака має бути пов'язана з перетворенням енергії або принаймні корелювати з її трансформацією.

Екологія, біологія володіють арсеналом методів посередньої оцінки факторів. Це методи індикації, зокрема фітоіндикації. Їхня суть полягає в оцінці факторів за допомогою таких флористичних ознак, які чутливо реагують на зміну факторів, візуально фіксуються. Г. Штекер (Stocker, 1981) розглядає їх як метод моніторингу оточуючого середовища, що дає можливість прогнозувати поведінку і розвиток екосистеми.

Основний принцип індикації – це адекватність індикатора до фактора чи системи, яка індикуються (індиката), що вимагає глибоких знань про природу як індикатора, так і індиката та їх взаємозв'язок (Дідух, Плото, 1994). Не вдаючись детально в цю складну і дискусійну проблему, опис тривалого шляху, яким ми пройшли, аналізуючи проблеми енергетики, все ж доходимо

<sup>1</sup> Доповідь виголошена на щорічних читаннях В. І. Вернадського.

логічного висновку, що показником, котрий відображає енергетичний стан і зміни екосистеми, є азот, а точніше — його доступні для засвоєння відповідні сполуки, які ми проаналізуємо нижче. Для цього розглянемо “місце” азоту серед інших елементів в екосистемі і простежимо за його поведінкою.

Хоча “азот” перекладається як “безжиттєвий”, але включення саме його до органічних сполук визначає життя, бо він входить до складу всіх 20 амінокислот. Оскільки молекула азоту ( $N_2$ ) малоактивна, то для розриву потрійного зв'язку ( $N\equiv N$ ) і включення його в органічний цикл необхідно багато енергії — тобто реакції, які протікають з участю азоту в органічних сполуках, характеризуються високою енергією інактивації. Саме тут, як і в сполуках фосфору, знаходиться механізм засвоєння енергії і активність подальшої конкуренції за енергію тісно корелює з вмістом азоту. Можливо, саме через великі енергетичні затрати ані вищі рослини, ані тварини не здатні засвоювати азот з повітря.

Азот — своєрідний хімічний елемент. У природі практично не існує ні амідів ( $NH_4$ ), ні нітридів ( $NH_3$ ), ні оксидів ( $NO$ ,  $NO_2$ ), ні будь-яких інших сполук азоту. Їх відсоток мізерний (2 % від загальної кількості азоту в ґрунті) (Блек, 1973). Всі реакції відбуваються до утворення аміаку ( $NH_3$ ), який, окислюючись, дає молекулярний азот, що знаходиться в повітрі.

Отже, всі процеси в природі спрямовані на розкладання та розсіювання азотних сполук, на відміну від інших елементів (С, О, Н, Р, Са), які концентруються у вигляді твердих сполук, геологічних покладів. Винятком є відомі поклади чилійської селітри ( $NaNO_3$ ), але в умовах надмірного засолення ( $NaCl$ ) вони недоступні для живих організмів. Таким чином, цикл азоту починається і завершується у повітрі. Його там досить багато (78,2 %), він є головною складовою, і всі організми ніби “купаються” в ньому.

Але парадокс полягає в тому, що більшість живих організмів (за окремими винятками, про які мова піде нижче), не можуть засвоювати азот з повітря. Тим часом прості організми (бактерії, актиноміцети, синьозелені водорості) здатні на це. Гриби, забираючи органічний вуглець з рослин, засвоюють з ґрунту мінеральні біогени,  $P^{++}$ ,  $N^{+++}$ ,  $Ca^{++}$  і забезпечують ними рослини.

Лишайники є симбіозом ліхенізованих грибів лише з тими водоростями, які фіксують азот з атмосфери. Встановлено, що поселення їх на корі забезпечує обмін — віддачу азоту вищим рослинам і забирання від них вуглецю, бо еволюційно просунуті вищі рослини чи тварини не здатні до безпосереднього засвоєння азоту, хоча кисень вони засвоюють з повітря. Таким чином,

виникає логічне запитання: вони втратили цю властивість, чи її ніколи й не було? Тоді “нижчі” організми, по суті, є не нижчими, а вторинно спрощеними. Чому еволюція адаптації не йшла в напрямку використання повітряного азоту, наприклад, разом з киснем, а, навпаки, ізоляції організмів від цього процесу? Залишимо цю загадку майбутнім поколінням вчених та повернемося до реалій життя.

Азот засвоюється лише за таким ланцюгом: органіка розкладається в ґрунті в процесі нітрифікації до нітратів ( $NO_3^-$ ) та амонію ( $NH_4^+$ ), які добре розчиняються у воді й поглинаються кореневою системою рослин, що формують амінокислоти та білки. Від рослин азотні сполуки передаються до тварин завдяки харчуванню. Саме наявність такого вузького, обмеженого ланцюга лімітує передачу енергії в екосистемах, сприяє засвоєнню енергії організмами. Наявність мінеральних форм азоту чи доступність його для рослин визначає такі важливі властивості:

- 1 — екологічну нішу видів;
- 2 — консортивні зв'язки;
- 3 — сукцесії (хід, напрямок, швидкість), тобто розвиток екосистем.

Розглянемо це на деяких прикладах. Сосна характеризується високою конкурентною здатністю в крайніх і зовсім взаємовиключних умовах: (на пісках; болотах; крейді; виходах каміння) і низькою — в оптимальних умовах. Всі ці типи екотопів відзначаються недостатньою кількістю мінеральних форм азоту. При їх збільшенні сосна витісняється більш конкурентоздатними видами, зокрема листяними деревами. Саме накопичення таких форм азоту зумовлює хід сукцесії, а відсутність їх — поширення сосни по борвих терасах річок далеко на південь.

Доступність мінеральних форм азоту зумовлює появу тих чи інших біоморф і типів стратегій рослин.

Терофіти (експлеренти) швидко засвоюють надлишок азоту, але повністю відмирають (біомаса відмерлих частин становить 100 %), залишаючи лише насіння.

Гемікриптофіти та геофіти (патієнти) швидко засвоюють мінеральний азот і, відмираючи (листя, стебло), запасують його в приземних чи підземних органах, що становлять від 20 до 50 % біомаси.

Криптофіти та фанерофіти максимум біомаси запасують у багаторічних надземних пагонах, а деякі — у вічнозелених листках. Відмерла частина біомаси в них коливається від декількох до 50 % (Ткаченко, 1955).

Таке явище, як епіфітизм полягає в пристосуванні до поглинання сполук азоту, що накопичуються в корі дерев, тріщинах. Засвоєнню

азоту сприяє і мікориза. Навіть для паразитичних грибів субстратом служить та частина рослин, де відмирають клітини, в результаті чого вивільнюється азот. Тварини, як ми згадували вище, отримують азот лише в процесі живлення і не засвоюють його з повітря.

Азот – це показник, який є індикатором внеску біосистеми в екосистему, і віддачі екосистеми в біосистему.

Таким чином, стратегія видів, їх екологічна ніша, sukcesійний хід, а значить і динаміка, стабільність, стійкість та резистентність екосистем зумовлюються специфікою і характером накопичення і трансформації азотистих сполук у ґрунті.

При цьому можливі такі варіанти співвідношення накопичення ( $N_b$ ) до розкладу ( $N_e$ ) органіки:

$N_b \text{ max} : N_e \text{ max} = \text{стеги}$

$N_b \text{ max} : N_e \text{ min} = \text{ліси}$

$N_b \text{ min} : N_e \text{ max} = \text{рослинність мінеральних субстратів}$

$N_b \text{ min} : N_e \text{ min} = \text{оліготрофні болота.}$

З іншого боку, це зумовлює тип сукцесії.

$\uparrow \downarrow (N_b/N_e) = 1$  — екосистема стабільна

$\uparrow (N_b/N_e) > 1$  — ендодинамічна сукцесія

$\downarrow (N_b/N_e) < 1$  — екзодинамічна сукцесія.

Якщо розглянути суть сукцесійних процесів з цих позицій, то стає зрозумілим, чому лишайники є тими піонерними угрупованнями, що здатні заселятися в екстремальних умовах. Природна сукцесія спрямована на накопичення запасів азоту. У процесі збільшення його запасів сукцесія уповільнюється. Останнє відбувається відповідно до зменшення відмирання, що виражається таким чином:

100 %	70 %	10 %	5 %
терофіти	багато-річники	листяні ліси	хвойні ліси

Отже, еволюція екосистем відбувалась у напрямку затримки азоту, його відкладання, накопичення в біомасі, а еволюція видів — у напрямку відчуження від атмосферного азоту.

Мобілізація азоту прискорюється від полюсів до екватора, від вологих до сухих умов.

Одна з найдискусійніших проблем геоботаніки — проблема відношення чи конкуренції між лісом і степом — це проблема не тільки випасання, вмісту карбонатів у ґрунті, а й проблема азоту, бо саме випасання і вміст карбонатів у ґрунті впливають на кругообіг азоту, характер його запасання та витрат.

Якщо опади перевищують випаровування, то мінеральні форми азоту вимиваються і на бідних підзолистих та латеритних ґрунтах формується лісовий тип екосистеми, спрямований на фіксацію, утримання азоту в екосистемі. В лісі

нормою є практично безвідходна циркуляція азоту. Тут винос і постачання азоту невелике, і він концентрується в біомасі (Бигон та ін., 1989).

Коли випаровування перевищує кількість опадів, формуються чорноземи, багаті ґрунти з трав'янистим типом угруповань, які характеризуються щорічним відчуженням органіки, швидкою її мінералізацією. Тут винос азоту перевищує накопичення в 60 разів і він концентрується, як і енергія, в ґрунті (Погребняк, 1993), тому чорноземи є енергетично найбагатшими ґрунтами.

Досить тривалий час дискутується питання відносно доцільності викошування степів: якщо лучні степи не косити — формується ліс (“Михайлівська цілина”). Чому цього не відбувається в “Асканії-Нова”?

І косіння, і випасання, і пали спрямовані на відчуження біомаси шляхом: а) поїдання; б) витоптування, ламання; в) механічної зміни структури ґрунту (збільшення щільності); г) збільшення мікротермічних показників; д) зменшення вологості тощо. Це сприяє інтенсифікації кругообігу азоту, його розкладу. Якщо є надлишок азоту в ґрунті, то екосистема намагається перевести його в біомасу, біологічну складову (з'являються дерева, фанерофіти). В південних степах типу Асканії процес розкладу азоту відбувається інтенсивніше в природних умовах (висока температура, сухість), тому випас тут не потрібний і ліс не формується.

Разом з тим екосистема, накопичуючи азот у біомасі, збільшує інерційність, стійкість. У процесі формування лісу та опідзолення ґрунтів на місці степів зменшуються запаси азоту в ґрунті й збільшуються в біомасі. Степ неспроможний витіснити ліс, забрати цей азот з біомаси і повернути його в ґрунт. Стійкішою є та екосистема, де азот більше зв'язаний в органічних формах — ліс, верхове болото тощо.

Отже, ми робимо висновок, що азотні сполуки є тим важливим інформаційним матеріалом, який зумовлює стійкість і трансформацію екосистем. Проблема полягає в наявності різних форм азоту (доступний і недоступний для рослин), які відіграють різну роль. Азоту може бути багато, але, залежно від того, як швидко чи повільно він витрачається, зв'язується, виноситься, відбуваються процеси динаміки в екосистемі.

Наступне питання полягає в тому, які механізми впливають на обсяги, масу, швидкість та накопичення чи розклад азоту, обумовлюють його потенційні запаси та динаміку. Таких механізмів є досить багато: це внутрішня біологічна складова та дія зовнішніх факторів, що лімітують ці процеси. Як мовилось раніше, різний тип біоморф по-різному накопичує і віддає азот у вигляді органічних форм, а перетворення їх у

мінеральні форми залежить від біологічних та хімічних властивостей ґрунтів, які сприяють консервації органіки або її розкладу. Кожна екосистема намагається оптимізувати ці співвідношення для певних умов.

Існує взаємозалежність між поглинанням води і мінеральних солей з ґрунту, але найтіснішими є зв'язки між поглинанням води та нітратів (Тюрин, 1937). Нітрат-іони ( $\text{NO}_3^-$ ) рухаються у воді без перешкод, і їх максимум настає при насиченні водою до польової вологоємності. Це оптимум для рослин, бо якщо вміст доступної води в ґрунті нижчий, то нітрат-іони рухаються повільніше ( $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{Na}^{++}$  — швидко,  $\text{K}^+$ ,  $\text{P}^-$  — нижче потреб, бо фосфати зв'язані поверхнею ґрунтових колоїдів) (Перельман, 1961).

При надмірному обводненні, застоюванні води не вистачає кисню, відсутні нітрофіксуючі бактерії, тому органіка не мінералізується до  $\text{NO}_3^-$  чи  $\text{NH}_4^+$ , а відкладається у вигляді торфу, потенційно багатшого ніж ґрунт, але недоступного для рослин (Тюрин, 1937; Роде, 1955). При розкладі частина азоту переходить у форму  $\text{N}_2$ ,  $\text{N}_2\text{O}$ ,  $\text{NH}_3$  (аміак) і надходить в атмосферу, тобто стає недоступною для рослин, дефіцитним ресурсом, що спричинює дефіцит енергії. Саме тому в крайніх кислих оліготрофних умовах рослини (*Andromeda polifolia*, *Oxycoccus*) мають вигляд ксерофітів. Вони не можуть переганяти надли-

шок води, бо це призводить до втрати азоту й енергії.

У крайніх ксерофітних умовах органічні сполуки азоту швидко мінералізуються, його запаси втрачаються і він стає дефіцитним ресурсом, тому формуються угруповання з таких досить різних життєвих форм, як однорічники або чагарнички.

У крайніх кислих умовах відсутні нітрифікуючі бактерії. В умовах надлишку карбонатів форми азоту коагулюються, зв'язуються, перетворюються у форми гумусу, недоступні для рослин. При крайньому засоленні на солончаках, де мінералізація азоту йде швидко, він втрачається, тому тут формуються ценози однорічників, яким властивий максимум відчуження органіки, або чагарничків, які потребують мінімуму азотних сполук.

Таким чином, кожен з названих едафічних факторів при його максимальному чи мінімальному вираженні призводить до дефіциту ресурсу мінерального азоту, тобто, обмежує енергетичні можливості екосистеми. Отже, вміст азоту в ґрунтах різного типу обмежується різними факторами, що проявляється у відповідній кореляції.

Тому важливим, ключовим питанням оцінки стійкості та динаміки екосистем є дослідження запасів азоту та їх трансформації в різні форми.

### Література

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х томах.— 478 с.; — 668 с.
2. Блэк К. А. Растение и почва.— М.: Колос, 1973.— 503 с.
3. Голубец М. А. Актуальные вопросы экологии.— К.: Наук. думка, 1982.— 158 с.
4. Дажо Р. Основы экологии.— М.: Прогресс, 1975.— 415 с.
5. Дідух Я. П., Плюта П. Г. Фітоіндикація екологічних факторів.— К.: Наук. думка, 1994.— 280 с.
6. Перельман А. И. Геохимия ландшафта.— М.: Географгиз, 1961.— 496 с.
7. Погребняк П. С. Лісова екологія і типологія лісів.— К.: Наук. думка, 1993.— 496 с.
8. Роде А. А. Почвоведение.— М.; Л.: Гослесбумиздат, 1955.— 292 с.
9. Тейт Р. Л. Органическое вещество почвы.— М.: Мир, 1991.— 399 с.
10. Ткаченко М. Е. Общее лесоводство.— М.; Л., 1955.— 599 с.
11. Тюрин И. В. Органическое вещество почв.— Л.: Сельхозгиз, 1937.— 312 с.
12. Фрей Т. Фитоценоз как кибернетическая система // Количественные методы анализа растительности. 2.— Рига, 1971.— С. 293—297.
13. Шеляг-Сосонко Ю. Р., Крисаченко В. С., Мовчан Я. И. Методология геоботаники.— К.: Наук. думка, 1991.— 272 с.
14. Stöcker G. Zu einiger theoretischen und methodischen Aspekten der Bioindikation // Arch. Natursch. Landschaftsforsch.— 1981.— Bd. 24.— S. 187—209.

YA. P. DIDUKH

### NITROGEN AS INDICATION OF ECOSYSTEMS STABILITY AND FUNCTIONINGS

Majority of nitrogen are inaccessible for plants so there is always shortage of this resource. Nitrogen can be an indicator of energy transfer, ecosystems stability and functioning. On the basis of transformation of nitrogen compounds a lot of ecological problems can be explained.