

**ОСОБЛИВОСТІ ЗМІН ВМІСТУ АМОНІЙНОЇ ТА НІТРАТНОЇ ФОРМ
НІТРОГЕНУ В ДЕРНИНКАХ МОХІВ І У ҐРУНТІ ПІД НИМИ ЗАЛЕЖНО
ВІД ЕКОЛОГІЧНИХ УМОВ ЇХНІХ МІСЦЕВИРОСТАНЬ
У ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМАХ**

Л. Карпінєць*, О. Лобачевська

*Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна
e-mail: lyudmyla.vo@gmail.com*

Мохоподібні є вагомим джерелом Нітрогену в екосистемі. Швидко поглинаючи поживні речовини з атмосфери і ґрунту, вони акумулюють їх у відмерлій частині мохової дернинки та повільно виділяють унаслідок її мінералізації. Регулюючи температуру та вологість як у дернинці, так і у ґрунті, мохи забезпечують стабільне та сприятливе середовище існування для мікроорганізмів, зокрема, ціанобактерій, сприяючи фіксації N_2 в лісових екосистемах з обмеженим вмістом Нітрогену. Тому важливо визначити, як мікросередовище залежно від екологічних умов може змінити колообіг поживних речовин у мохових дернинках. Мета роботи – визначити зміни вмісту мінеральних форм Нітрогену (амонійної та нітратної) у пагонах мохів різних життєвих форм і під моховим покривом для з'ясування впливу умов середовища лісових екосистем на хімічні реакції, пов'язані з фіксацією й обміном біофільного елемента, а також із процесами мінералізації. Об'єктами досліджень були епігейні мохи з життєвою формою пухкої дернинки – *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. і пухкого плетива – *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) Schimp. Зразки мохів відбирали з дослідних ділянок заповідних і антропогенно порушених територій, які відрізнялися за водно-температурним режимом та інтенсивністю освітлення. Для визначення вмісту катіонів амонію в гаметофіті мохів і в поверхневому шарі ґрунту використовували реактив Неслера, кількість нітрат-аніонів визначали за В. І. Барановим зі співавт. Встановлено, що вміст амонійного нітрогену та нітрат-аніонів у гаметофіті мохів залежав від стабільності умов середовища, передусім від водного режиму, та від структурної організації дернинки. У пагонах із кращим водозабезпеченням ендогідричного моху *A. undulatum* зі старовікових бучин вміст амонійного нітрогену в 6,7 і 5,6 рази був більшим, порівняно з територією вирубки та рекреації. Процеси деструкції нітрогеновмісних органічних сполук (амоніфікація) та реакції окиснення відновленого амонію до нітратів (нітрифікація) активніше відбувалися на заповідних територіях за стабільніших умов едафотопу, ніж в екстремальних умовах антропогенно трансформованих екосистем.

Ключові слова: мохи, лісові екосистеми, нітрати, амоній, мікрокліматичні умови

Нітроген – один із ключових біогенних елементів, який бере активну участь у метаболізмі рослин, а його доступність є важливою для оцінки первинної продуктивності рослин в екосистемах. Цей елемент-органоген є головною складовою білків, амінокислот, нуклеїнових кислот, ферментів, міститься у складі порфіринів як основа хлорофілу й у складі цитохромів тощо. Відомо, що в атмосфері нітроген перебуває в хімічно інертному стані, оскільки його атоми в молекулі N_2 зв'язані досить міцним ковалентним неполярним зв'язком. Більшість рослинних організмів не може використати нітроген для синтезу важливих органічних сполук.

Одним із доступних способів засвоєння молекулярного нітрогену в рослинах є його біологічна фіксація за участю мікроорганізмів. Мохоподібні, які упродовж тривалого еволюційного періоду розвинули з нітрогенфіксуєчими ціанобактеріями тісні симбіотичні зв'язки [31], забезпечують потенційно важливе джерело надходження біогенного елемента в екосистеми та визначають родючість їхніх ґрунтів [18, 21, 28, 30]. Швидкість фіксації елемента й відновлення його до катіонів NH_4^+ , які включаються в біосинтез органічних сполук у мохах, значною мірою залежить від вологості, температурного режиму повітря й від інтенсивності сонячної радіації [19, 27, 29, 35, 36].

Мохам властиво залучати у метаболізм асимільований Нітроген, хоча певна його частка може вимиватись із їхніх живих тканин, зокрема, під час зневоднення-відновлення оводненості (десикації-регідратації) дернинки після сухих і вологих періодів [13]. Водночас бріофіти можуть секвеструвати елемент, утримуючи його у відмерлій нерозкладеній частині дернинки, а потім знов у формі неорганічних сполук (NH_4^+ , NO_3^-) використовувати завдяки ефективній внутрішній рециркуляції, що є ключовим механізмом збереження та впливу на динаміку обміну біогенного елемента в екологічних системах [16, 22].

Мохоподібні можуть отримувати мінералізовані сполуки Нітрогену – катіони амонію або нітрат-аніони з ґрунту внаслідок видоспецифічних механізмів поглинання [17]. Визначено, що мохи *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. та *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwagr., які формують значну біомасу в тундрових біомах, здатні адсорбувати NH_4^+ та NO_3^- із ґрунту завглибшки 3–8 см [24].

Вплив бріофітів на чисельність і різноманітність угруповань ґрунтової мікробіоти [20, 23] завдяки зміні широкого спектру фізико-хімічних властивостей ґрунту [32, 33] та його водно-термічного режиму [17] сприяє процесам мінералізації, зокрема, нітрогеновмісних органічних сполук до неорганічних форм – NH_4^+ та NO_3^- , які є доступними для поглинання рослинними організмами.

Мета роботи – визначити зміни вмісту мінеральних форм Нітрогену (амонійної та нітратної) у пагонах мохів різних життєвих форм і під моховим покривом для з'ясування впливу умов середовища лісових екосистем на хімічні реакції, пов'язані з фіксацією й обміном біофільного елемента, а також із процесами мінералізації.

Матеріали та методи

Об'єктами досліджень були епігейні види мохоподібних із дослідних ділянок, які відрізнялися за водно-температурним режимом та інтенсивністю освітлення.

Ділянки містилися на території Природного заповідника «Розточчя»: зона повного заповідання старовікових букових лісів Верещицького природоохоронного науково-дослідного відділення, зона стаціонарної рекреації «Верещиця» Яворівського Національного природного парку та зона вирубки 40-річного віку Страдчівського навчально-виробничого лісокомбінату.

Для старовікових букових лісів характерним є значне затінення внаслідок добре розвинутого різновікового підросту *Fagus sylvatica* L. та *Pinus sylvestris* L., що зумовило формування незначного трав'яного і мохового покриву. У зоні рекреаційного навантаження підлісок зберігся лише на невеликих ділянках унаслідок значної кількості порушених ділянок через витоптування й облаштування відпочинкових зон. На території вирубки буково-дубового лісу та соснових насаджень встановлено зниження проективного покриття деревостану, а також значну площу ділянок з порушеним рослинним і ґрунтовим покривом. Наземний моховий покрив у досліджуваних лісових екосистемах виявлено тільки у місцях майже без покриття лісовою підстилкою [6].

Відбір рослинного матеріалу та ґрунту здійснювали у сонячний день (липень 2023 р.) після дощового періоду, що зафіксовано показниками інтенсивності сонячної радіації, водно-температурного режиму повітря, дернинок і ґрунту під ними. Окрім того, дія екологічних чинників змінювалася залежно від умов місцевиростань мохів на різних ділянках заповідних і порушених лісових екосистем (див. таблицю). Погодні умови та мікросередовище місцевиростань мохоподібних були визначальними факторами, які вплинули на результати лабораторних досліджень.

На території досліджених лісових екосистем було визначено по три локалітети розміром 1 м² проективного покриття епігейних видів мохів на дослідній ділянці 10 м². Відзначені місцевиростання несуттєво відрізнялися між собою за мікrokліматичними умовами (див. таблицю). Методом конверта у межах кожного локалітету дослідної ділянки відбирали по 5 індивідуальних проб мохових дернинок (розмір загальної проби до 10 см²) та ризоїдального ґрунту під ними завглибшки до 3 см (до 100 г). Зразки ґрунту під моховим покривом перемішували та відбирали середню пробу, яку використовували для подальшого аналізу.

Для проведення у лабораторних умовах біохімічних досліджень відбирали мохи різних життєвих форм: пухкої дернинки – *Atrichum undulatum* (Hedw.) P.Beauv. і пухкого плетива – *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) Schimp. Біоморфна структура пухкого плетива у бокоплідного моху *B. rutabulum* характеризується системою рихлих сплетінь і рясно розгалужених бокових пагонів, які розміщені приблизно в одній горизонтальній площині з головними пагонами та мають незначну кількість ризоїдів. В *A. undulatum* із життєвою формою пухкої дернинки пагони вертикальні, невисокі, здебільшого нерозгалужені та покриті ризоїдною повстю [9].

Для аналізу вмісту катіонів амонію в гаметофіті мохів і в поверхневому шарі ґрунту використовували реактив Неслера [1, 2, 7]. Попередньо ґрунт екстрагували 1 н розчином KCl, пагони – дистильованою водою. До екстрактів із отриманих зразків додавали сегнетову сіль для зв'язування Ca²⁺ та Mg²⁺, які спричиняють опалесценцію розчину, що заважає фотометрії. Оптичну густину в отриманих розчинах із реактивом вимірювали за довжини хвилі 415 нм.

Кількість нітрат-аніонів у пагонах мохоподібних і у ґрунті під моховим покривом визначали за В. І. Барановим зі співавт. [1, 2]. Нітрати екстрагували зі свіжого рослинного матеріалу та ґрунту 1 % оцтовою кислотою. В отриманих екстрактах NO₃⁻ відновлювали Цинком та вимірювали оптичну густину розчинів спектрофотометрично з α -нафтиламином і сульфаніловою кислотою за довжини хвилі 540 нм.

Вміст вологи у мохових дернинках та у верхньому шарі ґрунту на досліджуваних ділянках заповідних і антропогенно порушених лісових екосистем визначали методом зважування й обчисленням її у відсотках від маси абсолютно сухої речовини [8]. Температуру повітря, ґрунту й у гаметофіті моху вимірювали ртутними термометрами, інтенсивність освітлення на дослідних ділянках – люксметром Ю-116.

Статистичне опрацювання отриманих результатів здійснювали за допомогою програм Microsoft Excel та стандартного пакета статистичних програм «Statistica». Під час проведення кореляційного аналізу результатів, який показує наявність статистичного зв'язку між досліджуваними величинами, використовували значення параметрів повторюваностей варіантів. Оцінку достовірності різниці між варіантами, яку вважали статистично значущою за $p < 0,01$, проводили за t-критерієм Стьюдента. Досліди проводили у трикратній повторності.

Результати і їхнє обговорення

Фіксація газоподібної форми N_2 у мохах відбувається завдяки асоціації з нітроген-фіксуєчими ціанобактеріями у спеціалізованих клітинах – гетероцистах. Ключову роль у цьому процесі відіграє фермент – нітрогеназа, яка є каталізатором АТФ-залежного відновлення молекулярного нітрогену до амонію. Оскільки процес потребує багато енергії та чутливий до Оксигену, біологічна фіксація N_2 регулюється на рівні транскрипції складними регуляторними системами, які реагують на низку екологічних факторів навколишнього середовища [12, 25].

Аміак (амоній) – первинний продукт фіксації нітрогену мікроорганізмами, який є «альфою та омегою метаболізму Нітрогену», тобто саме з аміаку починається обмін біогенного елемента у рослинах, ним і закінчується [4]. Амонійний нітроген у рослинних організмах може мати й іншу природу: утворюватися внаслідок окиснення гліцину у процесі фотодихання (гліколатний цикл фотосинтезу), у результаті відновлення нітратів чи вторинного розпаду білків у відмерлих частинах рослин [3, 4]. У рослинах вільний аміак міститься у незначній кількості. Оскільки високі концентрації катіонів NH_3^+ (більш ніж 20 мг/100 г сирової маси) [2] отруйні для клітин, ця мінеральна форма Нітрогену досить швидко залучається у біосинтез органічних нітрогеновмісних сполук. За наявності достатнього вмісту вуглеводів у клітинах NH_3^+ вступає у реакцію прямого амінування з утворенням амінокислот, які безпосередньо використовуються у конструктивному метаболізмі, спрямованому на синтез біополімерів [5].

За результатами проведеного аналізу встановлено, що на антропогенно порушених територіях, зокрема, в зонах рекреації та вирубки, вміст катіонів амонію в мохах був нижчим, порівняно з заповідними ділянками: в *A. undulatum* у 5,6 і 6,8 раза та в *B. rutabulum* у 1,6 і 2,7 раза відповідно (рис. 1). Це може свідчити про вплив екстремальних абіотичних чинників місцевиростань мохів на функціональну здатність мікроорганізмів, насамперед ціанобактерій, які, як відомо, співіснують з мохами на зеленій і бурій частинах дернинки [18], та окисно-відновні процеси перенесення електронів у метаболізмі Нітрогену (див. таблицю). Водночас в *A. undulatum* із досліджуваних територій кількість мінеральної форми Нітрогену в пагонах загалом була більшою, ніж у *B. rutabulum*, що може вказувати на активнішу фіксацію молекулярного нітрогену, на швидкість ферментативних реакцій, а також на інтенсивніше поглинання аміаку із ґрунту завдяки морфологічній організації дернинки. Ендогидричний мох *A. undulatum* краще зберігав вологу в екстремальних умовах території вирубки (відносний вміст води (в. в. в.) у дернинці $39,2 \pm 4,5\%$, тоді як у *B. rutabulum* – $30,7 \pm 3,3\%$) завдяки підземним ризомам, які утворюються з нижньої бурої частини плагіотропного пагона у моховій підстилці, та розвинутій ризоїдній повсті, яка посилює капілярну дію і сприяє швидшому транспорту води та поживних речовин по центральному провідному пучку стебла.

Слід відзначити, що в умовах впливу негативних мікрокліматичних чинників у зоні вирубки на кількість NH_4^+ у мохах, ймовірно, впливала і швидкість окиснення гліцину під час активізації ланцюгових реакцій фотоіндукованого дихання. Припускають, що в умовах стресу (посуха, висока температура) гліколатний цикл забезпечує регуляцію співвідношення АТФ до НАДФ- H_2 , які утворюються у світловій фазі фотосинтезу, та усуває надлишкову енергію, що зменшує таким чином ушкодження клітин [26].

На досліджуваних ділянках старовікового букового лісу в умовах незначної інтенсивності освітлення встановлено позитивну кореляцію між високим вмістом води у дернинках і кількістю мінеральної форми Нітрогену в пагонах мохів (див. таблицю, рис. 1).

Вочевидь, стабільність високих показників вологи у мохоподібних, а також температурного режиму повітря над дернинками та всередині них мала визначальний вплив як на активність нітрогенфіксуєючих мікроорганізмів, так і на ферментативні реакції відновлення молекулярного нітрогену до NH_4^+ . Варто відзначити, що нітрогеназа, яка каталізує реакцію відновлення фіксованого елемента, досягає своєї максимальної ефективності за температури повітря близько 25 °С [37]. В умовах високої вологи та невисоких температур у мохових дернинках, ймовірно, інтенсивніше відбувались і процеси вторинного розпаду білків у їхніх старіючих частинах, що могло зумовити збільшення кількості катіонів амонію у зелених пагонах (рис. 1).

Мікрокліматичні умови місцевиростань мохів
Atrichum undulatum і *Brachythecium rutabulum* на досліджуваних ділянках
заповідних (старовікові букові ліси) і антропогенно змінених
(зони рекреації та вирубки) лісових екосистем Українського Розточчя

| Назва виду моху | Температура, °С | | | Інтенсивність освітлення, тис. лк | Відносний вміст вологи, % | |
|--|-------------------------|-----------|------------------------|---|---------------------------|---------------------|
| | повітря над дерниною | у дернині | грунту під дерниною | | у дернині | грунту під мохом |
| Територія старовікових букових лісів (49°58'30.53" Пн. ш.; 23°38'8.99" Сх. д.) | | | | | | |
| <i>Atrichum undulatum</i> | 24,0-25,0 | 21,0-23,0 | 19,5-20,5 | 35-40 | 93,7±3,5 | 75,3±3,2 |
| <i>Brachythecium rutabulum</i> | 23,0-25,5 | 22,5-24,0 | 20,0-21,5 | 40-45 | 71,3±6,4 | 70,2±5,2 |
| Зона стаціонарної рекреації (49°59'8.46" Пн. ш.; 23°38'33.82" Сх. д.) | | | | | | |
| <i>Atrichum undulatum</i> | 29,0-30,5 | 20,5-22,0 | 22,0-23,0 | 80-90 | 45,2±10,0 | 53,9±6,5 |
| <i>Brachythecium rutabulum</i> | 27,0-29,5 | 21,0-23,0 | 22,9-24,0 | 70-85 | 32,2±7,7 | 22,2±1,8 |
| Територія вирубки та соснових насаджень (49°56'33.55" Пн. ш.; 23°38'13.20" Сх. д.) | | | | | | |
| <i>Atrichum undulatum</i> | 35,5-38,0 | 28,0-32,0 | 24,0-25,0 | 110-120 | 39,2±4,5 | 35,2±5,6 |
| <i>Brachythecium rutabulum</i> | 34,0-36,5 | 29,5-33,5 | 25,0-26,5 | 100-110 | 30,7±3,3 | 21,0±1,5 |

Примітка: у таблиці подано діапазони вимірюваних значень температури та інсоляції; похибка вимірювань не перевищувала 15 %

Установлено, що на території старовікових букових лісів вміст нітрат-аніонів перевищував їхній вміст у мохах із території рекреації та вирубки: в *A. undulatum* у 7,2 і 9,0 разів та у *B. rutabulum* у 2,4 і 3,0 рази відповідно, ймовірно, завдяки стабільнішим умовам середовища, насамперед водного режиму ґрунту, що сприяло вищій здатності дернинок до поглинання мінеральних форм Нітрогену (рис. 1). Окрім того, відомо, що незначна інсоляція середовища може знижувати рівень активності ключових ферментних систем (нітратредуктази), які катализують реакції відновлення NO_3^- , внаслідок чого вміст нітрат-аніонів у клітинах рослин може підвищуватись [10].

На досліджуваних територіях лісових екосистем загальна тенденція вищого вмісту катіонів амонію в пухких дернинках *A. undulatum*, порівняно з *B. rutabulum* з біоморфою пухкого плетива, зберігалась і для нітрат-аніонів.

Слід зазначити, що нітрати лише у рослинах перетворюються на аміак. Іони NO_3^- , перш ніж вступити у хімічну взаємодію з вуглеводами або продуктами їхнього перетворення для асиміляції в органічні сполуки Нітрогену, відновлюються до проміжної форми – нітритів, а відтак – до аміаку. У процесі редукції нітратів у рослинах донорами електронів є НАДФ- H_2 і ферредоксин, які забезпечуються світловими реакціями фотосинтезу та внутрішньоклітинним диханням [5, 16].

Мінералізація Нітрогену – біологічний процес, що супроводиться деполімеризацією органічних нітрогеновмісних сполук до неорганічних форм (NH_4^+ , NO_3^-) та залежить від

біотичних і абіотичних чинників ґрунту. Амоніфікація – перша стадія мінералізації білків, нуклеїнових кислот тощо до аміаку (або NH_4^+) та є принципово вагомим процесом у циклі перетворення Нітрогену. Відновлена форма NH_4^+ піддається нітрифікації, яку супроводжує її окиснення нітрифікуючими грамнегативними бактеріями до нітритів і нітратів.

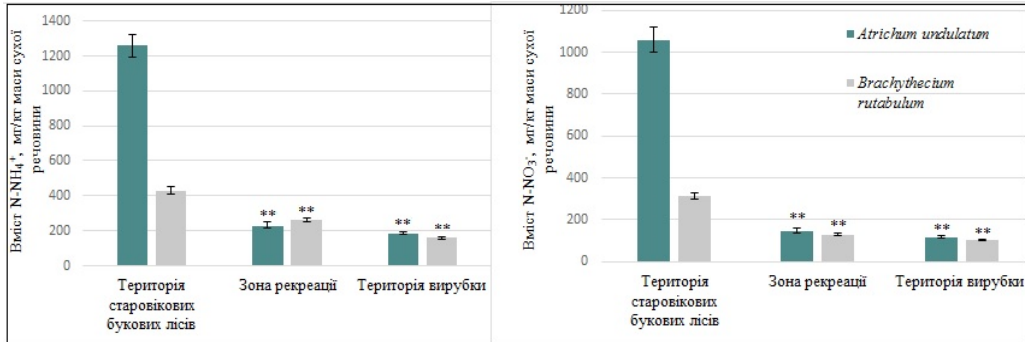


Рис. 1. Вміст амонійної та нітратної форм нітрогену в мохах залежно від екологічних умов місцевиростань у заповідних і порушених лісових екосистемах.

Примітка: різниця між зразками одного виду, порівняно з показниками в умовах старовікових букових лісів, статистично достовірна ** за $p < 0,01$

Результати досліджень з експериментальним видаленням мохового покриву в субтропічних екосистемах і деградованих карстових ландшафтах свідчать, що відсутність дернинок спричинила зниження окремих функцій ґрунту, зокрема, забезпечення елементами-органогенами: загальним Нітрогеном і його мінеральними формами, органічним Карбоном тощо, а також зумовлювала зменшення ефективності функціонування рослинно-мікробного симбіозу в 0–5 см поверхневому шарі, що призвело до змін структури бактеріальних спільнот, їхньої різноманітності, чисельності, загальної біомаси і ферментативної активності [11, 38]. Виявлено, що на ранніх стадіях відновлення рослинності після лісових пожеж наявність мохів, які поступово формували наземний покрив, впливала як на родючість ґрунту, так і на мікробіологічну активність, що відображалось на вищих показниках вмісту, зокрема, Нітрогену, органічного Карбону, а також мікробної біомаси та базального дихання ґрунту [14].

За результатами досліджень встановлено, що на дослідних ділянках старовікових букових лісів відсоток вологи під моховим покривом був вищим, порівняно з вологозабезпеченістю на ділянках у зоні рекреації та вирубки: для *A. undulatum* у 1,4 і 2,1 раза і для *B. rutabulum* – у 3,2 і 3,3 раза, відповідно (див.таблицю). Проте кількість катіонів NH_4^+ у ґрунті під мохами була більшою у *B. rutabulum*, ніж в *A. undulatum* та порівняно з їхньою кількістю під дернинками з порушених територій, що вказує на активні процеси деструкції органічних сполук Нітрогену з кінцевим продуктом амоніфікації – амонієм у стабільніших умовах водного режиму місцевиростань мохів (рис. 2). Мабуть, за більш аеробних умов під пухкими дернинками *A. undulatum* з підземними ризомами значно активніше відбуваються і процеси окиснення аміаку до нітрат-іонів, ніж під пухким плетивом *B. rutabulum*.

Варто відзначити, що важливу роль у деструктивних процесах органічних сполук відіграють, зокрема, ґрунтові мікроорганізми-редуценти, на чисельність і функціональну здатність яких впливає моховий покрив завдяки буферизації вологості й температури ґрунту, зменшенню добових температурних змін, вимиванню лабільних (вуглецевих) сполук із мохів після циклів десикації-регідратації, які слугують джерелом енергії для ґрунтової мі-

кробіоти [34]. Окрім того, бактерії, зокрема, гетеротрофи-амоніфікатори, які беруть участь у процесах дисиміляції нітрогеновмісних органічних сполук, як джерело енергії можуть застосовувати амінокислоти, що слугують донорами електронів. Позаклітинні ферменти, які продукують амоніфікатори, каталізують протеоліз білків, пептидів і дезамінування мономерів.

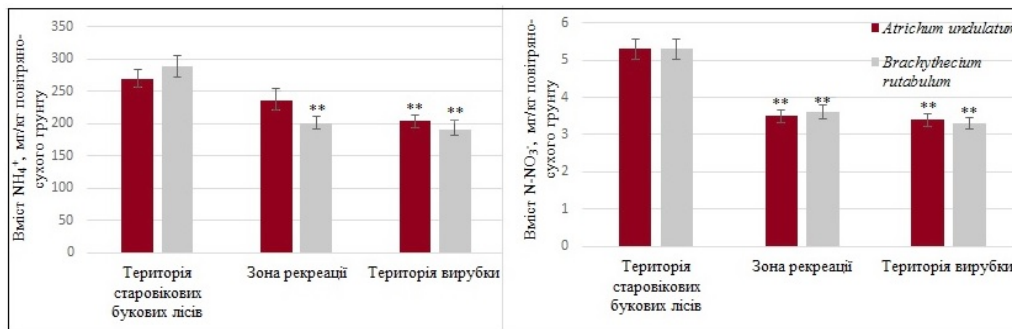


Рис. 2. Вміст амонійної та нітратної форм нітрогену під моховим покривом залежно від екологічних умов місцевиростань у заповідних і порушених лісових екосистемах.

Примітка: різниця між зразками одного виду, порівняно з показниками в умовах старовікових букових лісів, статистично достовірна ** за $p < 0,01$

Встановлено, що під моховим покривом на всіх ділянках порушених і заповідних екосистем загалом вміст нітрат-іонів був низьким, особливо у ґрунті під бриофітами з території вирубки, що зумовлено несприятливими мікрокліматичними умовами, зокрема, водним режимом. Водночас на ділянках старовікових букових лісів кількість нітратів під мохами була найвищою, що свідчить про активніші процеси нітрифікації у поверхневому шарі ґрунту насамперед за стабільних умов зволоження, які супроводжуються окисненням відновленої форми амонію до нітратів (рис. 2).

Варто зазначити, що на кількість іонів NO_3^- у ґрунті впливають і процеси денітрифікації, які відбуваються внаслідок функціонування анаеробних мікроорганізмів, здатних відновлювати нітрати, зокрема, до молекулярного N_2 . Якщо денітрифікація інтенсивно відбувається у слабо аерованих ґрунтах, то, ймовірно, цей процес не мав суттєвого впливу на вміст нітрат-аніонів під дернинками, оскільки моховий покрив збільшує пористість субстрату і покращує газообмін ґрунтового повітря з атмосферним, що послаблює ефект анаеробіозу [20, 33].

Загалом незначний вміст N-NO_3^- під дернинками, вочевидь, пов'язаний із кількістю опадів у період досліджень, що спричинило швидке вилугування ґрунтовими водами високомобільних і динамічних нітратів у глибші його шари, передусім у *A. undulatum*. Водночас амоній, який добре адсорбується негативно зарядженими частинками, є менш рухливим [15], тому вимивався менше (рис. 2).

Вплив лісової підстилки на вміст мінеральних форм нітрогену під моховим покривом вважаємо мінімальним, оскільки мохи поселяються на ділянках, на яких її практично немає.

Таким чином, стабільність мікрокліматичних умов водно-температурного режиму й інтенсивність освітлення на території старовікових букових лісів позитивно впливали на функціональну здатність нітрогенофіксуючих мікроорганізмів і окисно-відновні процеси перенесення електронів у метаболізмі Нітрогену, про що свідчать вищі показники вмісту NH_4^+ у пагонах мохів. Завдяки морфологічній організації дернинки моху *A. undulatum*, по-

рівняно із *B. rutabulum*, краще зберігали вологу як у пагонах, так і в ризоїдальному шарі ґрунту, що зумовило активнішу фіксацію Нітрогену, його обмін та поглинання неорганічної форми елемента. Встановлені найвищі показники вмісту амонію в пагонах мохів на ділянках старовікового букового лісу корелювали із показниками вологості дернинок, що може свідчити і про інтенсивніші процеси вторинного розпаду білків у їхніх відмерлих частинах.

Стабільніші умови середовища, насамперед водний режим ґрунту, на заповідній території сприяли вищій поглинальній здатності моховими дернинками і нітрат-аніонів. Незначна інтенсивність сонячної радіації опосередковано через ферментні системи впливала на редукцію нітратів у мохах, що зумовило збільшення їхньої кількості у зелених пагонах.

Вологозабезпеченість мохових дернинок на дослідних ділянках у зоні рекреації та вирубки була нижчою, ніж на території старовікових лісів, що, своєю чергою, вплинуло на кількість мінеральних форм Нітрогену під моховим покривом. Часте пересихання дернинок за несприятливих умов високої інтенсивності освітлення спричиняє значні втрати нагромаджених сполук Нітрогену і їхнє повільне відновлення у вологі періоди.

У стабільніших умовах водного режиму місцевиростань мохів на заповідній території мінералізація органічних сполук Нітрогену відбувалася активніше, про що свідчать вищі показники вмісту катіонів амонію та нітрат-аніонів під бріюфітами. Загалом за більш аеробних умов під пухкими дернинками *A. undulatum* з підземними ризомами значно інтенсивніше відбувалися процеси окиснення та відновлення мінеральних форм Нітрогену, ніж під пухким плетивом *B. rutabulum*.

Отже, кількість амонійного нітрогену та нітрат-аніонів у гаметофіті мохів насамперед залежала від стабільності умов середовища, головно водного режиму ґрунту, і структурної організації дернинок, що сприяло вищій здатності до поглинання мінеральних форм Нітрогену. У пагонах ендогідричного моху *A. undulatum* з життєвою формою пухкої дернинки здебільшого інтенсивніше відбувалася фіксація елемента, перебіг метаболічних процесів і поглинання його неорганічних форм із ґрунту. Низькі показники вмісту мінеральних форм Нітрогену в пагонах мохів на території вирубки можуть свідчити про значну залежність окисно-відновних процесів метаболізму елемента від екстремальних умов їхніх місцевиростань.

За стабільніших умов едафотопу в старовіковому буковому лісі екологічна роль впливу мохів на поверхневий шар ґрунту проявлялася найбільше, про що свідчать активніші процеси деструкції нітрогеновмісних органічних сполук (амоніфікація) та реакції окиснення відновленого амонію до нітратів (нітрифікація).

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Баранов В. І., Гумецький Р. Я. Мінеральне живлення рослин. Лабораторний практикум (з програмою та питаннями для комп'ютерного опитування студентів). Львів: ЛНУ ім. Івана Франка, 2003. 57 с.
2. Баранов В. І., Величко О. І., Карпінець Л. І. Великий практикум з фізіології та біохімії рослин. Розділ 1. Обмін Нітрогену в рослинах. Львів: ЛНУ ім. Івана Франка, 2020. 72 с.
3. Величко О. І. Роль обміну нітрогену в адаптації рослин конюшини лучної до умов нафтозабрудненого ґрунту // Біол. Студії. 2020. Том 14. № 1. С. 105–118.
4. Кобилецька М. С., Терек О. І. Біохімія рослин: навч. посіб. Львів: ЛНУ ім. Івана Франка, 2017. 269 с.
5. Коць С. Я., Михалків Л. М. Нітратредуктаза та її роль у бобово-ризобіальному симбіозі // Физиология растений и генетика. 2019. Т. 51. № 5. С. 371–387.

6. Лобачевська О. В., Рабик І. В., Карпінець Л. І. Епігейні мохоподібні лісових екосистем, особливості їх водообміну та продуктивності залежно від екологічних умов місцевості // Чорномор. ботан. журн. 2023. Т. 19. № 2. С. 187–199.
7. Ніколайчук В. І., Білик П. П. Лабораторно-практичні роботи з ґрунтознавства: навч. посіб. Ужгород: ВАТ «Патент», 1997. 112 с.
8. Польчина С. М. Методичні рекомендації до лабораторних і практичних робіт з ґрунтознавства. Чернівці: ЧДУ, 1991. 60 с.
9. Рабик І. В., Данилюк І. С. Життєві форми мохоподібних (Bryophyta) українського Розточчя // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. біол. 2005. № 1–4 (25). С. 6–11.
10. Arora V., Ghosh M. K., Singh P., Gangopadhyay G. Light regulation of nitrate reductase gene expression and enzyme activity in the leaves of mulberry // Indian J. Biochem. Biophys. 2018. Vol. 55. N 1. P. 62–66.
11. Cheng C., Gao M., Zhang Yu. et al. Effects of disturbance to moss biocrusts on soil nutrients, enzyme activities, and microbial communities in degraded karst landscapes in southwest China // Soil Biol. & Biochem. 2021. Vol. 152. doi: 10.1016/j.soilbio.2020.108065.
12. Dixon R., Kahn D. Genetic regulation of biological nitrogen fixation // Nat. Rev. Microbiol. 2004. Vol. 2. N 8. P. 621–631.
13. During H. J., Van Tooren B. F. Bryophyte interactions with other plants // Botan. J. Linn. Soc. 1990. Vol. 104. P. 79–98.
14. Garcia-Carmona M., Arcenegui V., Garcia-Orenes F., Mataix-Solera J. The role of mosses in soil stability, fertility and microbiology six years after a post-fire salvage logging management // J. Environ. Manage. 2020. Vol. 262. doi: 10.1016/j.jenvman.2020.110287.
15. Geisseler D., Horwath W. R., Joergensen R. G., Ludwig B. Pathways of nitrogen utilization by soil microorganisms // Soil Biol. & Biochem. 2010. Vol. 42. N 12. P. 2058–2067.
16. Glime J. M. Nutrient Relations: Requirements and Sources. Chapt. 8-1. Bryophyte Ecology. 2017. Vol. 1. 8-1-1 Physiological Ecology. E-book sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists.
17. Glime J. M. Bryophyte ecology. Physiological ecology. 2019. Vol. 1. E-book sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Website: <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1>.
18. Glime J. M. Roles of Bryophytes in Forest Sustainability – Positive or Negative? // Sustainability. 2024. Vol. 16. N 6. <https://doi.org/10.3390/su16062359>.
19. Gundale M. J., Nilsson M.-C., Bansal S., Jäderlund A. The interactive effects of temperature and light on biological nitrogen fixation in boreal forests // New Phytol. 2012. Vol. 194. P. 453–463.
20. Kyryk N. Y., Lobachevska O. V., Rabyk I. V., Kyryk V. H. Role of the bryophytes in substrate revitalization on a posttechnogenic salinized territory // Biosyst. Divers. 2020. Vol. 28. N 4. P. 419–425.
21. Lindo Z., Nilsson M. C., Gundale M. J. Bryophyte-cyanobacteria associations as regulators of the northern latitude carbon balance in response to global change // Global Change Biol. 2013. Vol. 19. N 7. P. 2022–2035.
22. Liu X., Wang Z., Li X. et al. High nitrogen resorption efficiency of forest mosses // Annals of Botany. 2020. Vol. 125. N 4. P. 557–563.
23. Maier S., Tamm A., Wu D. et al. Photoautotrophic organisms control microbial abundance, diversity, and physiology in different types of biological soil crusts // The ISME J. 2018. Vol. 12. N 4. P. 1032–1046.

24. McKane R., Johnson L., Shaver G. et al. Differentiation in uptake of ^{15}N by depth, season, and chemical form in an Arctic tussock tundra plant community // 78th Ann. ESA Meeting, 1993. Bull. Ecol. Soc. Amer. Program and Abstracts, Suppl. Vol. 74. N 2. P. 354.
25. Meeks J. C., Elhai J., Thiel T. et al. An overview of the genome of *Nostoc punctiforme*, a multicellular, symbiotic cyanobacterium // Photosynth. Res. 2001. Vol. 70. P. 85–106.
26. Noctor G., Veljovic-Jovanovic S., Driscoll S., Novitskaya L., C. H Foyer. Drought and oxidative load in the leaves of C_3 plants: a predominant role for photorespiration? // Ann Bot. 2002. 89. N 7. P. 841–850.
27. Permin A., Horwath A. B., Metcalfe D. B. et al. High nitrogen-fixing rates associated with ground-covering mosses in a tropical mountain cloud forest will decrease drastically in a future climate // Functional Ecol. 2022. Vol. 36. N 7. P. 1772–1781.
28. Rousk K., Jones D. L., DeLuca T. H. Moss-cyanobacteria associations as biogenic sources of nitrogen in boreal forest ecosystems // Front. Microbiol. 2013. Vol. 4. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00150>.
29. Rousk K., Sorensen P. L., Michelsen A. What drives biological nitrogen fixation in higharctic tundra: Moisture or temperature? // J. Ecosphere. 2018. Vol. 9. N 2. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2117>.
30. Rousk K., Pedersen P., Prieme A., Michelsen A. Extreme freeze-thaw cycles do not affect moss-associated nitrogen fixation across a temperature gradient, but affect nutrient loss from mosses // Acta Oecologica. 2021. Vol. 113. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2021.103796>.
31. Rousk K. Biotic and abiotic controls of nitrogen fixation in cyanobacteria–moss associations // New Phytol. 2022. Vol. 235. N 4. P. 1330–1335.
32. Siwach A., Kaushal S., Baishya R. Effect of Mosses on physical and chemical properties of soil in temperate forests of Garhwal Himalayas // J. of Tropical Ecol. 2021. Vol. 37. N 3. P. 126–135.
33. Siwach A., Kaushal S., Sarma K., Baishya R. Interplay of moss cover and seasonal variation regulate soil physicochemical properties and net nitrogen mineralization rates in Central Himalayas, India // J. Environ. Managem. 2023. Vol. 345. <https://doi: 10.1016/j.jenvman.2023.118839>.
34. Slate M. L., Sullivan B. W., Callaway R. M. Desiccation and rehydration of mosses greatly increase resource fluxes that alter soil carbon and nitrogen cycling // J. Ecol. 2019. Vol. 107. N 4. P. 1767–1778.
35. Tobias M., Niinemets Ü. Acclimation of photosynthetic characteristics of the moss *Pleurozium schreberi* to among-habitat and within-canopy light gradients // Plant Biol. 2010. Vol. 12. N 5. P. 743–754.
36. Turetsky M. R. The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling // The Bryol. 2003. Vol. 106. P. 395–410.
37. Vitousek P. M., Cassman K., Cleveland C. et al. Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation // Biogeochem. 2002. Vol. 57–58. P. 1–45.
38. Xiao L., Zhang W., Hu P. et al. Effect of moss removal on soil multifunctionality during vegetation restoration in subtropical ecosystems // Applied Soil Ecol. 2024. Vol. 194. <https://doi:10.1016/j.apsoil.2023.105170>.

Стаття надійшла до редакції 14.06.24

доопрацьована 14.10.24

прийнята до друку 22.11.24

**PECULIARITY OF THE CHANGES OF NITROGEN AMMONIUM AND
NITRATE FORMS CONTENT IN MOSS TURFS AND IN THE SOIL UNDER
THEM DEPENDING ON THE LOCAL GROWTH ENVIRONMENTAL
CONDITIONS IN THE FOREST ECOSYSTEMS**

L. Karpinets, O. Lobachevska

*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine*

Bryophytes are a significant source of the Nitrogen in ecosystem, quickly absorbing nutrients from the atmosphere and soil, they accumulate them in the dead part of the moss turf and slowly release them as a result of its mineralization. Regulating temperature and moisture in both turf and soil, mosses provide stable and favorable habitat for microorganisms, particularly cyanobacterias, contributing to the fixation of N_2 in nitrogen-limited forest ecosystems. Therefore, it is important to determine how the microenvironment, depending on ecological conditions, can change the cycle of nutrients in moss turfs. The purpose of the work was to determine of the nitrogen (ammonium and nitrate) mineral forms changes content in moss shoots of various life forms and under moss cover in order to find out the influence of the forest ecosystems environmental conditions on chemical reactions associated with fixation and exchange of the biophilic element as well as processes mineralization. The research objects were epigeic mosses with life form of loose turf – *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. and loose weft – *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) Schimp. Moss samples were taken from experimental sites reserved and anthropogenically disturbed territories, which differed in water and temperature regime and light intensity. The Nessler's reagent was applied to determine of the ammonium cations content in the mosses gametophyte and in the soil surface layer, amount of the nitrate-anions was determined according to V. I. Baranov and co-authors. It was established that the content of nitrogen ammonium and nitrate-anions in the mosses gametophyte depended on the stability of environmental conditions primarily water regime and the structural organization of turfs. In shoots with better water supply of the endohydric moss *A. undulatum* from old-growth beeches, the nitrogen ammonium content was 6,7 and 5,6 times higher, compared to the territory of the felling and recreation. The destruction processes of nitrogen-containing organic compounds (ammonification) and oxidation reactions of the reduced ammonium to nitrates (nitrification) took place more actively on reserved areas under more stable conditions of the edaphotope than in extreme conditions of anthropogenically transformed ecosystems.

Keywords: mosses, forest ecosystems, nitrates, ammonium, microclimatic conditions