

ORIGINAL PAPER

Influence of moss cover on the nitrogen mineral compounds content depending on microclimatic and edaphic factors of the environment in forest ecosystems of the Ukrainian Roztochchya

Lyudmyla I. KARPINETS ¹  | Oksana V. LOBACHEVSKA ¹  | Halyna V. YAVORSKA ^{1,2} 

Affiliation

¹Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Sciences of Ukraine, Lviv, Ukraine

²Ivan Franko National University of Lviv, Ukraine

Correspondence

Lyudmyla Karpinets
lyudmyla.vo@gmail.com

Funding information

no support

Co-ordinating Editor

Nataliya Zagorodnyuk

Data

Received: 28 July 2025

Revised: 17 December 2025

Accepted: 22 December 2025

e-ISSN 2308-9628

<https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-4>

**ABSTRACT**

Question: How does the moss *Atrichum undulatum* affect changes in the NH_4^+ and NO_3^- content in the soil under different ecological conditions of the Ukrainian Roztochchya forest ecosystems?

Location: Ukrainian Roztochchya.

Methods: field research in established plots with different ecological indicators.

Nomenclature: Virchenko & Nyporko 2022.

Results: The differences in the N mineral forms content under the moss *Atrichum undulatum* depending on its growth location in forest ecosystems were established. It was found that in summer, in areas of old-growth forest under more favorable soil microconditions, the amount of NH_4^+ and NO_3^- under moss was higher compared to areas of felling and recreation, which is probably caused by more active fixation and exchange of N with the participation of microbiota and by leaching of mineral compounds from the brown part of turf. It was established that in all areas of forest ecosystems, the NH_4^+ content under moss was higher than in soil without turfs. However, the amount of the NO_3^- under turf in the reserve area ($19,5 \pm 0,6$ mg/kg d. s.) and in the recreation area ($17,1 \pm 0,5$ mg/kg d. s.) was lower than that without plants ($20,3 \pm 0,7$ mg/kg d. s. and $18,7 \pm 0,8$ mg/kg d. s., respectively), which probably indicates its more active absorption by the gametophyte under higher moisture supply of soil than in the felling. It was determined that in xeromorphic conditions of felling, extreme indicators of insolation and water-thermal regime of the soil surface layer caused a significant decrease in the NH_4^+ and NO_3^- content in the substrate without turfs. Under the turf in the felling zone, the temperature was lower and the humidity was higher, which contributed to the functional activity of microbiota and increasing in the amount of N mineral compounds. The pH value under moss was more acidic compared to soil without turfs, and probably created optimal conditions for N fixation and mineralization, which led to greater amount of, particularly NH_4^+ . Apparently, the effect of ecological factors on the NH_4^+ and NO_3^- content had comprehensive character: both the pH value and the hydro-thermal regime of the microenvironment were affected.

Conclusion. In various ecological conditions of the reserve and disturbed of forest ecosystems moss cover changing the hydrothermal and chemical characteristics of the soil promotes the activation of redox reactions associated with N transformation (increasing of the NH_4^+ and NO_3^- content) with participation of soil microbiota.

KEYWORDS

moss *Atrichum undulatum*, NH_4^+ , NO_3^- , water-thermal regime, pH value

CITATION

Karpinets, L.I., Lobachevska, O.V., Yavorska, H.V. (2025) Influence of moss cover on the nitrogen mineral compounds content depending on microclimatic and edaphic factors of the environment in forest ecosystems of the Ukrainian Roztochchya. *Chornomorski Botanical Journal* 21 (4): 354–364. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-4>

ВСТУП

Унікальні еколого-фізіологічні особливості бріофітів дають змогу по-іншому, ніж судинні рослини, впливати на колообіг елементів, води та енергії. Вони відіграють вагомий роль у підтримці функціонування наземних екосистем, їхній динаміці, стабільності завдяки секвестрації поживних речовин у дернинці й повільному вивільненню їх у ґрунт (Turetsky 2003, Karpinets et al. 2014, 2017, Siwach et al. 2021) та формуванні органічно-аккумулятивного шару під моховим покривом (Kyvak 2016, Eldridge et al. 2023). Процеси десикації-регідратації мохів, що сприяють вилугуванню лабільних (вуглецевих) субстратів, можуть збільшувати потоки ресурсів й стимулювати колообіг, зокрема нітрогену, у ґрунті (Slate et al. 2019). Показано, що мохи позитивно впливають на кореневу зону лісу завдяки збагаченню мікросередовища ґрунту поживними речовинами (Nakatsubo 1997, Liu et al. 2020, Glime 2024).

Мінералізація нітрогену у ґрунті є ключовою частиною біологічного процесу, який контролює циклічність елемента усередині екологічних систем, коли органічні форми перетворюються на неорганічні – катіони амонію та нітрат-аніони (Glime 2024). Конверсія нітрогену у сполуки з різним ступенем його окиснення є важливим механізмом продуктивності мохоподібних в екосистемах (Hu et al. 2014, Lindo & Griffith 2017, Siwach et al. 2023) та істотно залежить від активності різних фізіологічних груп мікроорганізмів.

Розвиток бріофітного покриву впливає на фізико-хімічні властивості ґрунту, регулює водний баланс й температурний режим (Gornall et al. 2007, Porada 2016, Glime 2019, Xiao & Bowker 2020, Lobachevska et al. 2023) та змінює рН реакцію мікросередовища (Glime 2006, Hawkins et al. 2017, Kyvak et al. 2020). Під дернинкою моху знижуються показники кислотності через вимивання протонів H^+ у ґрунтовий розчин, які вивільняються завдяки високій катіонообмінній здатності клітинних стінок. Реакцію середовища у бік підкиснення визначає і ступінь дисоціації вільних органічних кислот, які мають у складі кислі функціональні групи, що вилуговуються із мохових дернин.

Зміни едафо-кліматичних чинників у поверхневому шарі ґрунту завдяки мохоподібним безпосередньо впливають на чисельність, функціональну здатність мікробіоти та різноманітність її угруповань (Gornall et al. 2007, Kyvak et al. 2020, Koranda & Michelsen 2021, Siwach et al. 2021, 2023, Glime 2024, Xiao et al. 2024), що сприяє мінералізації, зокрема нітрогену, до розчинних форм елементів живлення (NH_4^+ та NO_3^-), доступних для поглинання іншими рослинами (Glime 2017, Karpinets & Lobachevska 2024).

Мета роботи – визначити вплив мохового покриву *Atrichum undulatum* на зміни вмісту катіонів амонію та нітрат-аніонів залежно від мікрокліматичних та едафічних умов середовища у заповідних та порушених лісових екосистемах.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Об'єкт досліджень – лісовий ґрунт, зразки якого відбирали під дернинками епігейного виду моху *Atrichum undulatum* та без рослин, на дослідних ділянках старовікового букового лісу (територія Природного заповідника «Розточчя») та антропогенно змінених лісових екосистем: у зоні стаціонарної рекреації «Верешиця» і вирубки буково-дубового лісу (Яворівський національний природний парк).

Для визначення впливу мохового покриву на вміст мінеральних сполук нітрогену у ґрунті відбір проб здійснювали протягом літа (червень, липень, серпень) в умовах істотних несприятливих змін мікрокліматичних та едафічних умов на досліджуваних територіях (Karpinets & Lobachevska 2024).

На території повного заповідання структура рослинності бучини представлена переважно добре розвинутим різновіковим підростом із високим показником повноти деревостану, що створює значне затінення для приземного ярусу лісу. У зоні стаціонарної рекреації підлісок займає невелику площу, оскільки наявні порушені ділянки, що виникли через витоптування та облаштування відпочинкових місць. На території вирубки зменшення щільності деревостану та проєктивного покриття підліску, зокрема кущів та молодих дерев, зумовлені активною антропогенною діяльністю, внаслідок чого утворилися великі площі відкритих ксероморфних ділянок із значним впливом сонячної радіації та підвищеним вітровим режимом. Ці чинники безпосередньо впливають на водозабезпечення ґрунту та його температурні показники.

Оскільки на території лісових екосистем моховий покрив епігейних видів сформований на ділянках, де лісова підстилка практично відсутня (Lobachevska & Karpinets 2024), вважаємо, що її вплив на вміст мінеральних форм нітрогену під дернинами *A. undulatum* є мінімальним.

На кожній дослідній ділянці площею $\sim 10 \text{ м}^2$ на території заповідної та порушених лісових екосистем визначено по три локалітети розміром 1 м^2 проєктивного покриття епігейного моху *A. undulatum*. Відбір зразків ґрунту проводили влітку 2024 року методом конверта: на кожній ділянці у 5-ти місцях відбирали по 5 індивідуальних проб ризоїдального шару ґрунту під мохом та без дернинки завглибшки до 3 см (до 100 г). Після перемішування проб відбирали середню, яку використовували для подальшого аналізу.

Для визначення вмісту нітратів у ґрунті за методом Грандваль-Ляжу використовували дисульфогенолову кислоту (Nikolaychuk & Bilyk 1997). Попередньо зразки випарювали до цілковитої сухості на водяній бані, а потім приливали реактив. Після нейтралізації лугом кислого розчину, вимірювали оптичну густину дослідних зразків на спектрофотометрі Specord 210 Plus за довжини хвилі 240 нм.

Для визначення вмісту катіонів амонію у поверхневому шарі ґрунту використовували реактив Неслера. Попередньо ґрунт екстрагували 1н розчином КСІ. До екстрактів із отриманих зразків додавали сегнетову сіль (K-Na-виннокислий) для зв'язування Ca^{2+} та Mg^{2+} , оскільки катіони спричиняють опалесценцію розчину. Оптичну густину в отриманих розчинах із реактивом вимірювали за довжини хвилі 415 нм (Nikolaychuk & Bilyk 1997).

Вміст вологи у верхньому шарі ґрунту завглибшки до 3 см на досліджуваних ділянках заповідних та антропогенно порушених лісових екосистем визначали за С.М. Польчиною, зважуючи та обчислюючи її у відсотках від маси абсолютно сухої речовини (Polchina 1991). Температуру повітря вимірювали ртутними термометрами, інтенсивність освітлення на дослідних ділянках – люксометром Ю-116. Актуальну кислотність (pH) визначали у водній витяжці за співвідношення ґрунт : вода (1:5) із використанням іонометра Thermo Orion (model 320) (Nikolaychuk & Bilyk 1997).

Отримані дані опрацьовували за допомогою пакетів прикладних програм: Microsoft Excel та Statistica. Аналіз достовірності різниці між варіантами проводили за t-критерієм Стюдента, яку вважали статистично значущою за $p < 0.05$. Досліди повторювали тричі.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Мінералізація нітрогену у ґрунті супроводжується деполімеризацією високомолекулярних сполук, зокрема білків, до неорганічних форм – катіонів амонію та нітрат-аніонів. Сумарна кількість мінералізованих сполук є діагностичним критерієм наявності у ґрунтовому середовищі доступного N.

Найбільш динамічною ланкою у трансформації нітрогену є амоніфікація, яка є першою стадією мінералізації органічних нітрогенвмісних сполук з кінцевим продуктом ферментативного процесу – аміаком.

Окиснення аміаку (іону амонію) до нітратів є наступним етапом мінералізації. Процес нітрифікації у ґрунті забезпечують аеробні хемотрофні нітрифікатори, які використовують для життєдіяльності енергію окиснення NH_4^+ до NO_3^- , та гетеротрофні організми-нітрифікатори, які безпосередньо окиснюють органічні сполуки N до нітритів та нітратів (van Kessel et al. 2015, Paśmionka et al. 2021). Встановлено, що у лісових екологічних системах з кислою реакцією у ґрунті значну роль у мінералізації нітрогену відіграє гетеротрофна нітрифікація (Zhang et al. 2013, Paśmionka et al. 2021).

На кількість нітрат-аніонів у ґрунті впливають і процеси денітрифікації, які здійснюють як аеробні, так і анаеробні мікроорганізми-денітрифікатори (He et al. 2021, Xuejiao et al. 2021). Мікробіота відновлює іони NO_3^- до молекулярного N, унаслідок чого вміст наявного нітратного нітрогену у ґрунті зменшується.

Окрім інтенсивності трансформації нітрогенвмісних сполук завдяки активності мікробіоти, вміст катіонів амонію та нітрат-аніонів у ґрунті залежить від процесів вилуговування. Негативні нітрат-аніони не поглинаються ґрунтовими колоїдами, а навпаки, відштовхуються від них та можуть вимиватись у глибші шари ґрунту завдяки здатності до мобільності та постійно переміщатися по його профілю як горизонтально, так і вертикально (Olness et al. 2001, Sponseller et al. 2016). Катіони амонію із позитивним зарядом, порівняно з нітратами, добре адсорбуються негативно зарядженими колоїдними частинками, що зумовлює їхню відносну нерухомість у ґрунті та стійкість до вилуговування по ґрунтовому профілю (Wang et al. 2020).

За результатами проведених досліджень встановлено, що влітку на ділянках заповідної території кількість N-NH_4^+ під мохом була вищою ($273,4 \pm 9,7$ мг/кг сухого ґрунту (с. г.)), ніж у ґрунті без дернин ($231,5 \pm 10,0$ мг/кг с. г.), та найбільшою, порівняно з порушеними зонами: вирубкою ($210,2 \pm 13,1$ мг/кг с. г.) та рекреаційним навантаженням ($254,3 \pm 11,3$ мг/кг с. г.). Вочевидь, в умовах старовікового лісу у затінених мезофітних місцевиростаннях *Atrichum undulatum* за інтенсивності освітлення до 40–50 тис. лк найвищі показники вологості ($13,3 \pm 0,3\%$) ґрунту під бріофітним покривом були одними із визначальних факторів, які впливали на функціональну здатність деструкторів-амоніфікаторів (TABLE 1, FIGURE 1).

Визначено, що на ділянках бучини значення рН водного ґрунтового розчину під мохом було нижчим, аніж без нього: різниця становила 0,3 од. та була найбільшою, порівняно із іншими досліджуваними територіями. Це може свідчити про те, що в умовах вищого ($79,0 \pm 5,2\%$) вологозабезпечення дернини, ймовірно, активно вилуговувалися у ґрунтовий розчин іони H^+ як вивільнені з екстрацелюлярного простору клітинних стінок, так і внаслідок дисоціації водорозчинних органічних кислот, які циркулюють у гаметофіті моху із високим вмістом вологи (Glime 2006).

Слід зазначити, що із мохового покриву можуть вимиватись і неорганічні форми нітрогену. Оскільки у бурій старіючій частині гаметофіту, яка інтегрована із ґрунтом, відбуваються процеси мінералізації, при тому із вологого середовища дернини продукти розпаду органічних сполук нітрогену (аміак та нітрати) можуть потрапляти у ризоїдальний шар ґрунту (Karpinets & Lobachevska 2025).

На досліджуваних ділянках лісових екосистем визначена кількість амонію у субтраті, вочевидь, обумовлена і фізіологічною активністю вільноживучих діазотрофів-нітрогенфіксаторів, які, завдяки каталітичним реакціям нітрогенази, беруть участь у відновленні атмосферного N до катіонів амонію. Встановлено, що гетеротрофна швидкість реакцій за участі ензиму, визначена у температурному діапазоні від 5 до 25 °C, показала експоненційне збільшення із підвищенням температури (Diáková et al. 2016) та зменшувалась лінійно зі зниженням водного потенціалу ґрунту (Michelsen 2012).

ТАБЛИЦЯ 1. Мікрокліматичні та едафічні умови місцевиростань *A. undulatum* влітку на досліджуваних територіях заповідної (старовіковий буковий ліс) і антропогенно змінених (зони рекреації та вирубки) лісових екосистем Українського Розточчя

TABLE 1. Microclimatic and edaphic conditions of *A. undulatum* localities in summer in the studied territories of protected (old-growth beech forest) and anthropogenically changed (recreation and felling zones) forest ecosystems in the Ukrainian Roztochchya

Показники		Територія старовікових букових лісів	Зона стаціонарної рекреації	Зона вирубки
Діапазон інтенсивності освітлення, тис. лк		40–50	55–60	100–110
Температура, °C	повітря на поверхні мохової дернинки	25,1±0,8	26,9±2,3	29,3±1,0*
	грунту під мохом	21,2±0,6	21,8±1,4	25,8±1,0*
	грунту без моху	21,6±1,0	22,4±2,1	26,9±1,3*
Вміст води, %	повітря на поверхні мохової дернинки	31,0±2,3	29,5±2,2	22,0±1,2*
	у дернинці моху	79,0±5,2	68,3±5,5	49,5±4,2*
	у ґрунті під мохом	13,3±0,3**	11,7±0,9	9,3±0,4* **
	грунту без моху	11,9±0,3	10,4±1,9	7,8±0,2*
рН значення ґрунтового розчину	грунту під мохом	6,3±0,1	5,9±0,1*	6,2±0,1
	грунту без моху	6,6±0,2	6,1±0,1	6,4±0,1

Примітка: * – різниця статистично достовірна, порівняно з показниками в умовах старовікового букового лісу, за $p < 0.05$; ** – різниця статистично достовірна, порівняно з показниками у ґрунті без мохового покриву, за $p < 0.05$.

Comments: * – the difference is statistically significant, compared to the indicators in the conditions of the old-growth beech forest, at $p < 0.05$; ** – the difference is statistically significant, compared to the indicators in the soil without moss cover, at $p < 0.05$.

Літературні дані щодо впливу величини рН водного ґрунтового розчину на активність нітрогенази є неоднозначними. Наявна інформація про те, що високі показники кислотності можуть обмежувати чи гальмувати швидкість реакцій за участі ензиму (Chapin & Bledsoe 1992), що призводить до зменшення чисельності та функціональної здатності вільноживучих діазотрофів. Проте відомо, що фіксація молекулярного N відбувалась навіть і за рН 3,2–3,4 (Diáková et al. 2016). Тобто, діапазон активності мікробіоти у ґрунті щодо значень рН є досить широким, втім оптимум для її фізіологічної здатності, ймовірно, був на рівні визначених нами величин рН, оскільки встановлено вищу кількість амонійного нітрогену під дернинами. Зазначимо, що дія на показники вмісту мінеральної форми, мабуть, є комплексною і залежить від водно-термічних характеристик ґрунту.

Встановлено, що на відкритих ділянках вирубки значні показники інсоляції (100–110 тис. лк) зумовили формування екстремального температурного (29,3±1,0 °C) режиму повітря, що спричинило швидке нагрівання (до 26,9±1,3 °C) поверхневого незадернованого шару ґрунту та втрату його води (7,8±0,2 %). За таких умов вміст катіонів амонію у ґрунті без бріофітного покриву (196,1±9,9 мг/кг с. г.) був меншим, ніж під *A. undulatum* (210,2±13,1 мг/кг с. г.), та, порівняно з іншими територіями, ймовірно, внаслідок його випаровування (TABLE 1, FIGURE 1). Показники кислотності під мохом були вищими, ніж у субстраті без дернинки, та у межах оптимуму для фізіологічної активності мікроорганізмів, що здійснюють трансформацію нітрогену. Втім визначальними факторами, що вплинули на зменшення кількості катіонів амонію, а також і нітрат-аніонів, ймовірно, були високий температурний режим та дефіцит води у ґрунті.

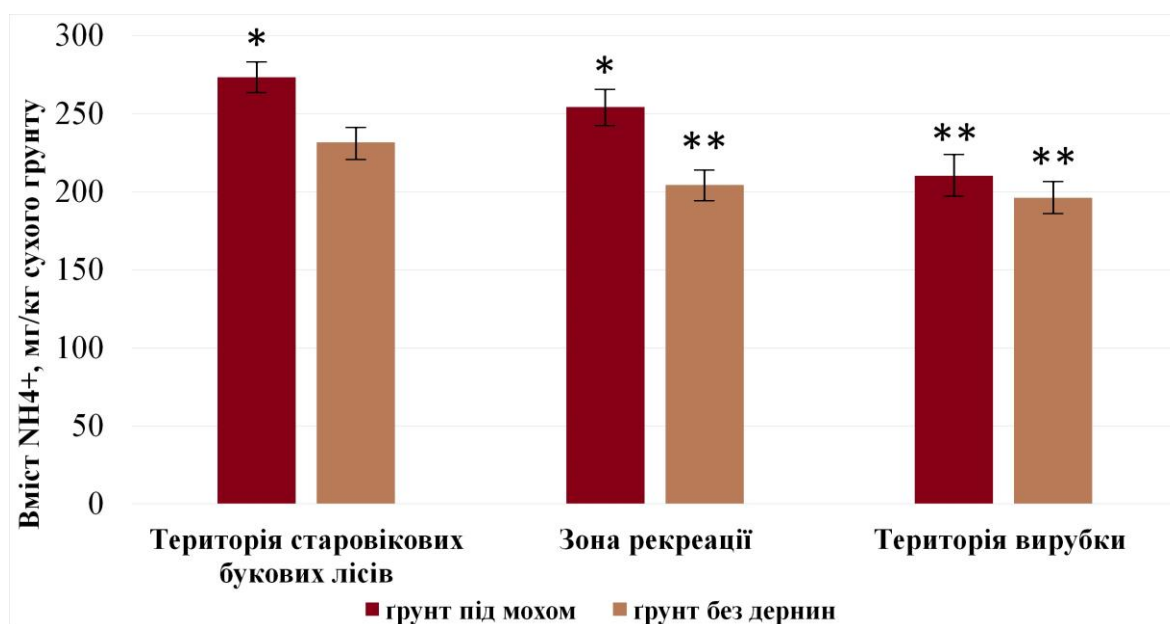


РИСУНОК 1. Вміст катіонів амонію під мохом *A. undulatum* та незадернованому ґрунті залежно від умов лісових екосистем Українського Розточчя: * – різниця статистично достовірна, порівняно з показниками у ґрунті без мохового покриву, за $p < 0.05$; ** – різниця статистично достовірна, порівняно з показниками в умовах старовікового букового лісу, за $p < 0.05$.

FIGURE 1. The content of ammonium cations under *A. undulatum* moss and unsodded soil depending on the conditions of the Ukrainian Roztochchya forest ecosystems: * – the difference is statistically significant, compared to the indicators in the soil without moss cover, at $p < 0.05$; ** – the difference is statistically significant, compared to the indicators in the conditions of the old-growth beech forest, at $p < 0.05$.

За результатами проведеного аналізу встановлено, що на заповідній та антропогенно змінених територіях кількість нітратного нітрогену у ґрунті на порядок була меншою, ніж амонійного (FIGURE 1, 2). Показано, що зазвичай у лісових екосистемах концентрація катіонів амонію у ґрунтовому розчині значно вища, ніж нітратів (Cui & Song 2007), що можна інтерпретувати особливістю окисненої форми N до мобільності та вилуговування у глибші шари ґрунту (Olness et al. 2001, Sponseller et al. 2016, Wang et al. 2020), а також подальшим відновленням, зокрема до молекулярного N, під час процесу денітрифікації. Окрім того, припускають, що значне переважання NH_4^+ над NO_3^- у ґрунтовому водному розчині може бути зумовлене, зокрема, мікробним поглинання нітратів та меншою доступністю амонійного нітрогену, оскільки автотрофні нітрифікатори не можуть успішно конкурувати за катіони з гетеротрофними мікроорганізмами (Cui & Song 2007). Варто зазначити, що автотрофна нітрифікація є двостадійним процесом, який опосередкований окисненням бактеріями аміаку до нітритів та нітритів до нітратів. Натомість гетеротрофна нітрифікація супроводжується повним окисненням аміаку до нітрат-аніонів у одному організмі з використанням джерел органічного карбону (Van Kessel et al. 2015, Vijayan et al. 2021).

Визначено, що у спекотний літній період на відкритих ділянках вирубки із високою інсоляцією та нестабільним водним режимом кількість нітратів у ґрунті як під моховими дернинками ($10,3 \pm 0,4$ мг/кг с. г.), так і без них ($8,9 \pm 0,2$ мг/кг с. г.) була найменшою, порівняно з іншими досліджуваними територіями, що, можливо, зумовлено сповільненими процесами нітрифікації за високих температурних показників та низького водного режиму ґрунту (TABLE 1, FIGURE 2). Оскільки ця зона характеризується найбільш ксероморфними мікроумовами влітку, то, вочевидь, фізіо-

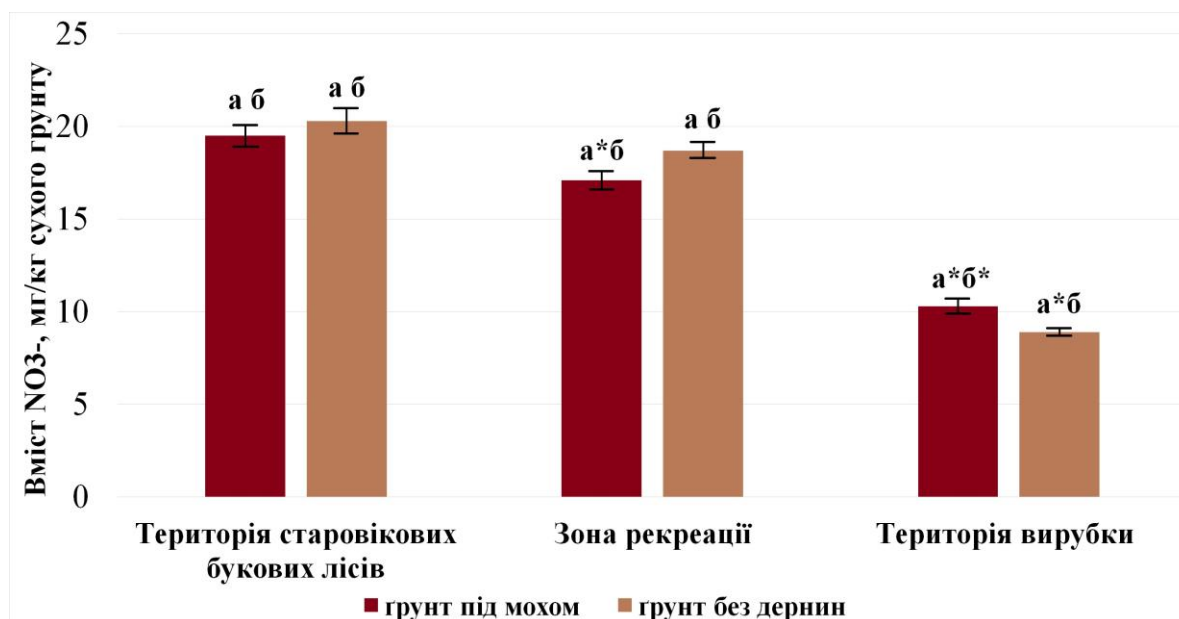


РИСУНОК 2. Вміст нітрат-аніонів під мохом *A. undulatum* та незадернованому ґрунті на дослідних ділянках лісових екосистем Українського Розточчя: а* – різниця статистично достовірна, порівняно з показниками в умовах старовікового букового лісу, за $p < 0.05$; б* – різниця статистично достовірна, порівняно з показниками у ґрунті без мохового покриття, за $p < 0.05$.

FIGURE 2. The nitrate anion content under *A. undulatum* moss and unsodden soil on experimental plots of the Ukrainian Roztochchya forest ecosystems: a* – the difference is statistically significant, compared to the indicators in the conditions of the old-growth beech forest, at $p < 0.05$; б* – the difference is statistically significant, compared to the indicators in the soil without moss cover, at $p < 0.05$.

логічна активність мікроорганізмів-нітрифікаторів була найнижчою. Водночас під дернинкою *A. undulatum*, ймовірно, окиснення катіонів амонію відбувалось інтенсивніше, ніж у незадернованому ґрунті, про що свідчить вища в 1,2 раза кількість NO_3^- .

Виявлено, що на ділянках бучини та рекреації, порівняно із вирубкою, показники вмісту нітратів у ґрунті без мохового покриття перевищували їхні показники під *A. undulatum*. Вочевидь, вищий вміст вологи під дернинками на цих ділянках сприяв насамперед активнішому поглинанню нітрат-аніонів та їхньому висхідному транспорту по центральному провідному пучку стебла моху до апікальних меристем пагонів, що і зумовило зменшення кількості мінеральної форми (FIGURE 2). Визначено, що, завдяки поглинанню рослинами нітратів, рівень кислотності у ґрунті знижується (Custos et al. 2020), хоча сам процес нітрифікації супроводжується підкисненням субстрату через збільшення кількості вивільнених протонів під час окиснення аміаку (Cytryn et al. 2012). Тобто ці процеси можуть певною мірою нівелювати зміну кислотності, створюючи таким чином буферний ефект.

Встановлено, що рівень нітрифікації ґрунту є відносно низьким у кислих ґрунтах і підвищується зі збільшенням показників рН водного ґрунтового розчину (Neina 2019). Проте є вагомі докази того, що хемолітоавтотрофна мікробіота бере активну участь у процесах нітрифікації й у ґрунтах з низьким значенням рН (Tarre & Green 2004, Zhang et al. 2013). Відомо про філогенетичне положення цих мікроорганізмів у кислому ґрунтовому середовищі та механізми, які забезпечують їхню фізіологічну активність в таких умовах (De Boer & Kowalchuk 2001). Тобто діапазон показників кислотності для функціональної здатності мікробіоти, яка пов'язана з окисними реакціями, є досить широким, що може охоплювати екологічні системи від кислих ґрунтів до озер із значним вмістом карбонатів (Ni et al. 2023).

Таким чином, в умовах заповідної та антропогенно порушених територій зміна екологічних умов ґрунту завдяки фізіологічним особливостям мохів та їхній здат-

ності регулювати водно-термічний режим під дерниною сприяє збільшенню чисельності й функціональній активності мікробіоти, ферментні системи якої каталізують низку послідовних окисно-відновних реакцій, пов'язаних із фіксацією й обміном N, що має першочергове значення, оскільки трансформація елемента у його глобальному циклі (амоніфікація, нітрифікація тощо) впливає на продуктивність лісових екосистем.

ВИСНОВКИ

Отже, у сприятливіших умовах гідротермічного режиму мохових дернин та ґрунту під ними заповідної зони під *A. undulatum* активніше відбувалась мінералізація органічних сполук нітрогену й процеси його фіксації, поглинання окисненої форми, а також вилуговування NH_4^+ та NO_3^- із бурої частини гаметофіту, що підвищувало їхній вміст у ризоїдальному шарі ґрунту.

Вплив нижчих значень рН водного ґрунтового розчину та показників гідротермічного режиму мікросередовища під мохом мав загалом комплексний характер на мікробіологічну активність ґрунту, що зумовлювало мінливість вмісту катіонів амонію та нітрат-аніонів.

Визначено, що у ксероморфних умовах вирубки екстремальна інсоляція, дефіцит вологи та висока температура повітря і поверхневого шару ґрунту спричинили значне зменшення вмісту амонію та нітратів у незадернованому субстраті внаслідок гальмування перебігу біохімічних реакцій метаболізму нітрогену та пришвидшили випаровування NH_3^+ . Під моховою дернинкою на порушеній території температура була нижчою, а вологість вищою, що і сприяло більшій кількості як амонійного, так і нітратного N.

REFERENCES

- Bonan, G.B. & Shugart, H.H. (1989). Environmental-Factors and Ecological Processes in Boreal Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **20**: 1–28. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.000245>
- Chapin, D.M. & Bledsoe, C.S. (1992). Nitrogen fixation in Arctic plant communities. In: Chapin, F.S., Jeffries, R.L., Reynolds, J.F., Shaver, G.R., Svoboda, J. (eds.). *Arctic Ecosystems in a Changing Climate: an Ecophysiological Perspective*. San Diego: Academic Press, 301–319.
- Cui, X. & Song, J. (2007). Soil $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ nitrogen characteristics in primary forests and the adaptability of some coniferous species. *Frontiers of Forestry in China* **2**(1): 1–10. <https://doi.org/10.1007/s11461-007-0001-8>
- Custos, J.-M., Moyne, C. & Sterckeman, T. (2020). How root nutrient uptake affects rhizosphere pH: a modelling study. *Geoderma* **369**: 114314. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114314>
- Cytryn, E., Levkovitch, I., Negreanu, Ya., Dowd, S., Frenk, S. & Silber, A. (2012). Impact of short-term acidification on nitrification and nitrifying bacterial community dynamics in soilless cultivation media. *Applied and Environmental Microbiology* **78** (18): 6576–6582. <https://doi.org/10.1128/AEM.01545-12>
- De Boer, W. & Kowalchuk, G.A. (2001). Nitrification in acid soils: micro-organisms and mechanisms. *Soil Biology and Biochemistry* **33** (7–8): 853–866. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00247-9](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00247-9)
- Diáková, K., Biasi, Ch., Čapek, P., Martikainen, P.J., Marushchak, M.E. Patova, E.N. & Šantrůčková, H. (2016). Variation in N_2 fixation in subarctic tundra in relation to landscape position and nitrogen pools and fluxes. *Journal Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **48** (1): 111–125. <https://doi.org/10.1657/AAAR0014-064>
- Eldridge, D.J., Guirado, E., Reich, P.B., Ochoa-Hueso, R., Berdugo, M., Sáez-Sandino, T., Blanco-Pastor, J.L., Tedersoo, L., Plaza, C., Ding, J., Sun, W., Mamet, S., Cui, H., He, J.Z., Hu, H.W., Sokoya, B., Abades, S., Alfaro, F., Bamigboye, A.R., Bastida, F., Durán, J., Gaitan, J.J., Guerra, C.A., Grebenc, T., Illán, J.G., Liu, Y.R., Makhallanyane, T.P., Mallen-Cooper, M., Molina-Montenegro, M.A., Moreno, J.L., Nahberger, T.U., Peñaloza-Bojacá, G.F., Picó, S., Rey, A., Rodríguez, A., Siebe, C., Teixido, A.L., Torres-Díaz, C., Trivedi, P., Wang, J., Wang, L., Wang, J., Yang, T., Zaady, E., Zhou, X., Zhou, X.Q., Zhou, G., Liu, S. & Delgado-Baquerizo, M. (2023). The global contribution of soil mosses to ecosystem services. *Journal Nature Geoscienc* **16** (5): 430–438. <https://doi.org/10.1038/s41561-023-01170-x>
- Glime, J.M. (2006). *Bryophyte Ecology*. Vol. 1. Physiological Ecology. Sponsored by Michigan Technological University (MTU), Botanical Society of America (BSA), International Association of Bryologists (IAB). published online at <http://www.bryoecol.mtu.edu/>.

- Glime, J.M. (2017). *Nutrient Relations: Nitrogen*. Chapt. 8-3. In: Glime, J.M. Bryophyte Ecology 1. Physiological 8-3-1 Ecology. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Last updated 17 July 2020 and available at <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>
- Glime, J.M. (2019). *Bryophyte ecology. Physiological ecology 1*. E-book sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Website: <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1>
- Glime, J.M. (2024). Roles of bryophytes in forest sustainability—positive or negative? *Sustainability* **16** (6): 2359. <https://doi.org/10.3390/su16062359>
- Gornall, J.L., Jónsdóttir, I.S., Woodin, S.J. & van Der Wal, R. (2007). Arctic mosses govern below-ground environment and ecosystem processes. *Oecologia* **153**: 931–941. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0785-0>
- Hawkins, B.J., May, E. & Robbins, S. (2017). Nitrate and ammonium uptake in 21 common species of moss from Vancouver Island, British Columbia. *Botany* **96** (3): 201–208. <https://doi.org/10.1139/cjb-2017-0154>
- He, T., Wu, Q., Ding, Ch., Chen, M. & Zhang, M. (2021). Hydroxylamine and nitrite are removed effectively by *Streptomyces mediolani* strain EM-B2. *Ecotoxicology and Environmental Safety* **224** (22): 112693. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112693>
- Hu, R., Wang, X., Pan, Y., Zhang, Ya. & Zhang, H. (2014). The response mechanisms of soil N mineralization under biological soil crusts to temperature and moisture in temperate desert regions. *European Journal of Soil Biology* **62**: 66–73. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2014.02.008>
- Karpinets, L., Lobachevska, O. & Baranov, V. (2014). The influence of the bryophytes on the content of macroelements and organic carbon in technozems of the dumps of the Chervonohrad mining industrial complex. *The Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Series Biology* **3**: 52–58. http://nbuv.gov.ua/UJRN/Vkhnav_biolo_2014_3_9. (in Ukrainian)
- Karpinets, L., Lobachevska, O., Baranov, V., Diakiv, S. & Hnatush, S. (2017). Total content of nitrogen and heavy metals in the mosses gametophyte and in upper layer of technogenic substrates of the mine dumps. *Studia Biologica* **11** (1): 101–108. <http://dx.doi.org/10.30970/sbi.1101.521> (in Ukrainian)
- Karpinets, L. & Lobachevska, O. (2024). 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. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology* **93**: 18–28. <http://dx.doi.org/10.30970/vlubs.2024.93.03> (in Ukrainian)
- Karpinets, L.I. & Lobachevska, O.V. (2025). Seasonal dynamics of the nitrogen mineral forms content in the shoots of the moss *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. depending on conditions of the Ukrainian Roztochchia forest ecosystems. *State Museum of Natural History* **41**: 75–86. <https://doi.org/10.36885/nzdpn.2025.41.75-86> (in Ukrainian)
- Koranda, M. & Michelsen, A. (2021). Mosses reduce soil nitrogen availability in a subarctic birch forest via effects on soil thermal regime and sequestration of deposited nitrogen. *Journal of Ecology* **109** (3): 1424–1438. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13567>
- Kyyak, N.Ya. (2016). Role of the bryophyte cover in accumulation of organic carbon and biogenic elements in technogenic substrate on the territory of sulfur deposit. *Studia Biologica* **10** (3–4): 71–82. http://nbuv.gov.ua/UJRN/bist_2016_10_3-4_8 (in Ukrainian)
- Kyyak, N.Y., Lobachevska, O.V., Rabyk, I.V. & Kyyak, V.H. (2020). Role of the bryophytes in substrate revitalization on a post-technogenic salinized territory. *Biosystems Diversity* **28** (4): 419–425. <https://doi.org/10.15421/012054> (in Ukrainian)
- Lindo, Z. & Griffith, D.A. (2017). Elevated atmospheric CO₂ and warming stimulates growth and nitrogen fixation in a common forest floor cyanobacterium under axenic conditions. *Forests* **8** (3): 73. <https://doi.org/10.3390/f8030073>
- Liu, X., Wang, Z., Li, X., Rousk, K. & Bao, W. (2020). High nitrogen resorption efficiency of forest mosses. *Annals of Botany* **125** (4): 557–563. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz199>
- Lobachevska, O.V., Rabyk, I.V. & Karpinets, L.I. (2023). Epigeic bryophytes of the forest ecosystems, peculiarities of their water exchange and productivity depending on the ecological locality conditions. *Chornomorski Botanical Journal* **19** (2): 187–199. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2023-19-2-3> (in Ukrainian)
- Lobachevska, O. & Karpinets, L. (2024). Water exchange of the forest ecosystems epigeic bryophytes depending on changes of the structural and functional organization of their turfs and the influence of the local growth environmental conditions. *Studia Biologica* **18** (2): 139–156. <https://doi.org/10.30970/sbi.1802.766> (in Ukrainian)
- Michelsen, A. (2012). Moss-specific changes in nitrogen fixation following twodecades of warming, shading, and fertilizer addition. *Plant Ecology* **213**: 695–706. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0034-4>
- Nakatsubo, T. (1997). The role of bryophytes in terrestrial ecosystems with special reference to forests and volcanic deserts. *Japanese Journal of Ecology* **47** (1): 43–54. https://doi.org/10.18960/seitai.47.1_43
- Neina, D. (2019). The role of soil pH in plant nutrition and soil remediation. *Applied and Environmental Soil Science* **2019** (1): e5794869. <https://doi.org/10.1155/2019/5794869>

- Ni, G., Leung, P.M., Daebeler, A. & Greening, C. (2023). Nitrification in acidic and alkaline environments. *Essays in Biochemistry* **67** (4): 753–768. <https://doi.org/10.1042/EBC20220194>
- Nikolaychuk, V.I. & Bilyk, P.P. (1997). *Laboratory and practical work on soil science: a textbook*. Uzhhorod: Patent, 112 p. (in Ukrainian)
- Olness, A., Lopez, D., Archer, D., Cordes, J., Sweeney, C., Mattson, N., Rinke J. & Voorhees, W.B. (2001). Factors affecting microbial formation of nitrate-nitrogen in soil and their effects on fertilizer nitrogen use efficiency. *Scientific World Journal* **1**: 122–129. <https://doi.org/10.1100/tsw.2001.308>
- Paśmionka, I.B., Bulski, K. & Boligłowa, E. (2021). The participation of microbiota in the transformation of nitrogen compounds in the soil – a review. *Agronomy* **11** (5): 977. <https://doi.org/10.3390/agronomy11050977>
- Polchyna, S.M. (1991). *Metodychni rekomendatsii do laboratornykh i praktychnykh robot z gruntoznastva*. Chernivtsi: ChDU, 60 p. (in Ukrainian)
- Porada, P., Ekici, A. & Beer, C. (2016). Effects of bryophyte and lichen cover on permafrost soil temperature at large scale. *The Cryosphere* **10**: 2291–2315. <https://doi.org/10.5194/tc-10-2291-2016>
- Siwach, A., Kaushal, S. & Baishya, R. (2021). Effect of mosses on physical and chemical properties of soil in temperate forests of Garhwal Himalayas. *Journal of Tropical Ecology* **37** (3): 126–135. <https://doi.org/10.1017/S0266467421000249>
- Siwach, A., Kaushal, S., Sarma, K. & Baishya, R. (2023). Interplay of moss cover and seasonal variation regulate soil physicochemical properties and net nitrogen mineralization rates in Central Himalayas, India. *Journal of Environmental Management* **345**: <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2023.118839>
- Slate, M.L., Sullivan, B.W. & Callaway R.M. (2019). Desiccation and rehydration of mosses greatly increase resource fluxes that alter soil carbon and nitrogen cycling. *Journal of Ecology* **107** (4): 1767–1778. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13162>
- Sponseller, R.A., Gundale, M.J., Futter, M., Ring, E. Nordin, A., Näsholm T. & Laudon H. (2016). Nitrogen dynamics in managed boreal forests: recent advances and future research directions. *Ambio* **45** (2): 175–187. <https://doi.org/10.1007/s13280-015-0755-4>
- Tarre S. & Green M. (2004). High-rate nitrification at low pH in suspended- and attached-biomass reactors. *Applied and Environmental Microbiology* **70** (11): 6481–6487. <https://doi.org/10.1128/AEM.70.11.6481-6487.2004>
- Turetsky M.R. (2003). The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. *Bryologist* **106** (3): 395–409. <https://doi.org/10.1639/05>
- Van Kessel, M.A.H.J., Speth, D.R., Albertsen, M., Nielsen, P.H., Op den Camp, H.J. M., Kartal, B., Jetten, M.S.M. & Lüscher, S. (2015). Complete nitrification by a single microorganism. *Nature* **528** (7583): 555–559. <https://doi.org/10.1038/nature16459>
- Vijayan, A., Jayadradhan, R.K.V., Pillai, D., Geetha, P.P., Joseph, V. & Sarojini, B.S.I. (2021). *Nitrospira* as versatile nitrifiers: taxonomy, ecophysiology, genome characteristics, growth, and metabolic diversity. *Journal of Basic Microbiology* **61** (2): 88–109. <https://doi.org/10.1002/jobm.202000485>
- Virchenko V.M., & Nyporko S.O. (2022). *Prodromus of spore plants of Ukraine: bryophytes*. Kyiv: Naukova Dumka, 176 p. (in Ukrainian)
- Wang, J., Tu, X., Zhang, H., Cui, J., Ni, K., Chen, J., Cheng, Y., Zhang, J. & Chang, S. (2020). Effects of ammonium-based nitrogen addition on soil nitrification and nitrogen gas emissions depend on fertilizer-induced changes in pH in a tea plantation soil. *Science of the Total Environment* **747**: 141340. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141340>
- Xiao, B. & Bowker, M.A. (2020). Moss-biocrusts strongly decrease soil surface albedo, altering land-surface energy balance in a dryland ecosystem. *Science of the Total Environment* **741**: 140425. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140425>
- Xiao, L., Zhang, W., Hu, P., Zhao, J. & Wang, K. (2024). Effect of moss removal on soil multifunctionality during vegetation restoration in subtropical ecosystems. *Applied Soil Ecology* **194**: 105170. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2023.105170>
- Xuejiao, H., Tie, W., Xie, D., & Li, Z. (2021). Low C/N Ratios Promote Dissimilatory Nitrite Reduction to Ammonium in *Pseudomonas putida* Y-9 under Aerobic Conditions. *Microorganisms* **9** (7): 1524. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9071524>
- Zhang, J.B., Müller, C., Zhu, T.B., Cheng, Y. & Cai, Z.C. (2013). Heterotrophic nitrification is the predominant NO_3^- production mechanism in coniferous but not broad-leaf acid forest soil in subtropical China. *Biology and Fertility of Soils* **49**: 955–957. <https://doi.org/10.1007/s00374-012-0772-4>

РЕЗЮМЕ

Карпинець, Л.І., Лобачевська, О.В., Яворська, Г.В. (2025). Вплив мохового покриву на вміст мінеральних сполук нітрогену залежно від мікрокліматичних та едафічних чинників середовища у лісових екосистемах Українського Розточчя. *Чорноморський ботанічний журнал* **21** (4): 354–364. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-4>

Встановлено відмінності вмісту мінеральних форм N під мохом *Atrichum undulatum* (залежно від його місцевиростань у лісових екосистемах. Виявлено, що влітку на ділянках старовікового лісу у сприятливіших мікроумовах ґрунту кількість NH_4^+ та NO_3^- під мохом була більшою, порівняно із ділянками вирубки та рекреації, що, ймовірно, зумовлено активнішими фіксацією й обміном N за участі мікробіоти та вимиванням мінеральних сполук із бурої частини дернини. Встановлено, що на усіх ділянках лісових екосистем вміст NH_4^+ під мохом був більшим, аніж у незадернованому ґрунті. Втім кількість NO_3^- під дернинами на заповідній території ($19,5 \pm 0,6$ мг/кг с. г.) та у зоні рекреації ($17,1 \pm 0,5$ мг/кг с. г.) була меншою, ніж без рослин ($20,3 \pm 0,7$ мг/кг с. г. та $18,7 \pm 0,8$ мг/кг с. г. відповідно), що, ймовірно, свідчить про активніше його поглинання гаметофітом за вищого, ніж на вирубці, вологозабезпечення ґрунту. Визначено, що у ксероморфних умовах вирубки екстремальні показники інсоляції та водно-термічного режиму поверхневого шару ґрунту спричинили значне зменшення вмісту NH_4^+ та NO_3^- у незадернованому субстраті. Під дерниною у зоні вирубки температура була нижчою, а вологість вищою, що і сприяло функціональній активності мікробіоти та збільшенню кількості мінеральних сполук N. Рівень pH під мохом було кислішим, порівняно із незадернованим ґрунтом, та, ймовірно, створювало оптимальні умови для фіксації та мінералізації N, що зумовлювало більшу кількість, зокрема NH_4^+ . Мабуть, дія екологічних чинників на вміст NH_4^+ та NO_3^- загалом мала комплексний характер: впливали як показники значення pH, так і гідротермічного режиму мікросередовища.

Ключові слова: мох *Atrichum undulatum*, NH_4^+ та NO_3^- , водно-термічний режим, величина pH.