



DOI: <https://doi.org/10.23859/estr-240213>

EDN: <https://elibrary.ru/kcwpxx>

УДК 631.41 : 631.86:639.111.16

Научная статья

Влияние химуса из рубца европейского лося (*Alces alces* L., 1758) на эвтрофикацию почв в экосистемах южной тайги

А.Е. Скопин* , С.В. Липатникова 

Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М. Житкова, 610000, Россия, г. Киров, ул. Преображенская, д. 79

*scopin@bk.ru

Аннотация. Представлены результаты по содержанию питательных веществ в почве в местах выкладки куч содержимого рубца (химуса) от добытых в зимний период лосей (*Alces alces*). Кучи химуса (по 5 кг) размещали в начале мая 2020 г. в трех биотопах (лес, вырубка, зарастающее поле). Анализ питательных веществ в почве проводили через 4 месяца (в сентябре). Установлено, что в процессе выщелачивания растительных остатков химуса происходит повышение уровня pH в почве до уровня нейтральности. Концентрация нитратного азота в почве под кучами химуса в несколько раз превышала контрольные показатели, составляя в среднем 14.8–18.6 мг/кг в зависимости от биотопа. Содержание аммонийного азота было в 3 раза выше природного фона в лесу; в поле и на вырубке эти отличия были слабо выражены. В верхнем горизонте почвы содержание подвижных фосфатов было в 6.0–25.0 раза выше, чем в интактных биотопах. Разница в концентрации подвижного калия между контрольными образцами почв и участками с химусом лося в верхнем горизонте почвы отличалась в разных биотопах в 2.1–8.0 раза. Соотношение нитратного и аммонийного азота к подвижным фосфатам в почве под кучами химуса варьировало в зависимости от горизонта почвы и биотопа от 1 : 4.8 до 1 : 19.4, а на контрольных участках это соотношение изменялось от 1 : 0.8 до 1 : 2.9. Отношение минерального азота к подвижному калию в почве на участках под химусом варьирует от 1 : 10.7 до 1 : 21.5, а в контроле – от 1 : 2.1 до 1 : 7.8. Обсуждаются возможности использования химуса лося в качестве потенциального источника удобрений в охотничьих угодьях таежной зоны.

Ключевые слова: содержимое рубца, дикие копытные, химический состав почвы, таежная экосистема

Финансирование. Исследование выполнено в рамках государственного задания № FNWS-2022-0001.

Благодарности. Авторы выражают особую благодарность охотникам А.А. Полушкину, С.Ф. Стреляному, В.А. Густвину, предоставившим биоматериал от добытых лосей, Е.А. Мишутинской (ВятГУ) за помощь в переводе статьи на английский язык, а также анонимным рецензентам, замечания которых способствовали улучшению качества статьи.

ORCID:А.Е. Скопин, <https://orcid.org/0000-0002-9336-4596>С.В. Липатникова, <https://orcid.org/0009-0006-5595-0443>

Для цитирования: Скопин, А.Е., Липатникова, С.В., 2025. Влияние химуса из рубца европейского лося (*Alces alces* L., 1758) на эвтрофикацию почв в экосистемах южной тайги. *Трансформация экосистем* 8 (3), 10–34. <https://doi.org/10.23859/estr-240213>

Поступила в редакцию: 13.02.2024

Принята к печати: 26.08.2024

Опубликована онлайн: 01.08.2025

DOI: <https://doi.org/10.23859/estr-240213>EDN: <https://elibrary.ru/kcwpxp>

UDC 631.41 :631.86:639.111.16

Article

The influence of moose (*Alces alces* L., 1758) rumen chyme on soil eutrophication in ecosystems of the southern taiga

А.Е. Scopin*, S.V. Lipatnikova

Prof. B.M. Zhitkov Russian Institute of Game Management and Fur Farming, Preobrazhenskaya St. 79, Kirov, 610000 Russia

*scopin@bk.ru

Abstract. The influence of the piles of winter rumen digesta (chyme) from moose (*Alces alces*) on soils in natural sites is discussed. In early May 2020, the piles of chyme (5 kg each) were placed in three habitats (forest, deforestation area, overgrown field). The analysis of nutrients in soil was made after four months (in September). It has been established that in the process of leaching liquid components of chyme and decomposition of its plant residues, the pH in soil increases to the level of neutrality. The concentration of nitrate nitrogen in the soil under chyme piles is several times higher than the control values, averaging 14.8–18.6 mg/kg, depending on the habitat. The amount of ammonia nitrogen is three times higher in the experiment plots than in the natural sites of the forest. In the field and deforestation area, the differences between chyme and control plots are insignificant. In the upper soil layer, the quantity of phosphates under chyme influence is 6.0–25.0 times higher than in intact habitats. The difference in the concentration of mobile forms of potassium between the control and experimental plots with chyme is 2.1–8.0 times in the upper soil layers of different ecosystems. The ratio of nitrate and ammonium nitrogen to phosphates in the soil under chyme piles varies depending on the soil layer and habitat from 1:4.8 to 1:19.4; in the control sites, this ratio is from 1:0.8 to 1:2.9. The ratio of mineral nitrogen to mobile potassium in the soil under chyme is 1:10.7 – 1:21.5, and in the control – from 1:2.1 to 1:7.8. The possibilities to use the moose chyme as a potential source of fertilizers in hunting grounds of the taiga zone are being discussed.

Keywords: rumen chyme, wild ungulates, chemical composition of soil, taiga ecosystem

Funding. The study was carried out within the framework of project FNWS-2022-0001.

Acknowledgements. The authors express special gratitude to hunters (A.A. Polushkin, S.F. Strelyany, V.A. Gunstvin) who provided samples of moose rumen chyme, E.A. Mishutinskaya (Vyatka State University) for assistance in translating the manuscript into English and anonymous reviewers, whose comments contributed to improving the quality of this manuscript.

ORCID:

A.E. Scopin, <https://orcid.org/0000-0002-9336-4596>

S.V. Lipatnikova, <https://orcid.org/0009-0006-5595-0443>

To cite this article: Scopin, A.E., Lipatnikova, S.V., 2025. The influence of moose (*Alces alces* L., 1758) rumen chyme on soil eutrophication in ecosystems of the southern taiga. *Ecosystem Transformation* 8 (3), 10–34. <https://doi.org/10.23859/estr-240213>

Received: 13.02.2024

Accepted: 26.08.2024

Published online: 01.08.2025

Введение

Лось (*Alces alces* L., 1758) – один из самых хорошо изученных таежных растительноядных млекопитающих. В последние десятилетия подробно освещены различные стороны его участия в биогеохимических процессах в экосистемах (Разгулин, 2022; Bowyer et al., 1997; Christenson et al., 2010; Leroux et al., 2020; Pastor et al., 1993; Swain et al., 2023).

Охота на лосей – популярное и востребованное направление деятельности многих охотничьих хозяйств в России. По официальной статистике, за последние годы ежегодно в стране добывается около 40–50 тысяч особей этого копытного (Колесников и др., 2022). После добычи лося обработка туши должна быть проведена в течение 3–4 часов (Язан, 1961), поэтому охотники часто разделяют копытных непосредственно в угодьях. При этом не все части добытых животных используются человеком. После разделки туш в природных экосистемах часто остается большое количество биологических отходов. Животная органика достаточно быстро растаскивается и утилизируется хищниками и падальщиками (Лябзина и др., 2019; Barton and Bump, 2019; Selva et al., 2019). Иначе дело обстоит с содержимым желудочно-кишечного тракта лосей, представляющим собой смесь растительных частиц, пищеварительных ферментов и микроорганизмов.

Помет копытных состоит преимущественно из растительных компонентов и достаточно медленно разлагается в таежных и тундровых экосистемах. Большая длительность процесса разложения помета отмечена даже в условиях теплого климата, а засоренность им пастбищ ограничивает использование и отпугивает травоядных от этих территорий (Crowder, 1985). Тем не менее твердые экскреции растительноядных млекопитающих оказывают влияние на биогеохимические потоки в экосистеме, в частности влияют на химический состав почв, обогащая ее различными элементами (Bowyer et al., 1997; Hobbs, 1996; Pastor et al., 1993). Экскременты травоядных обеспечивают функционирование быстрого цикла питательных веществ в экосистеме, в то время как медленный цикл поддерживается за счет обычного разложения фрагментов растений из состава подстилки (Bakker et al., 2004; Christenson et al., 2010). С экскрементами травоядных в почву возвращается большое количество питательных веществ, и особенно важен в этом отношении азот (Jarvis, 2000). Однако химический состав помета и итоговое поступление питательных веществ в экосистему сильно варьирует в зависимости от вида животного и особенностей его питания (Valdes-Correcher et al., 2019).

Гораздо сильнее обогащено питательными элементами содержимое желудка копытных, или химус. Его состав включает разнообразные микроорганизмы, ферменты и биологически активные соединения (Adetunji et al., 2022; Van Soest, 1994), что делает химус более привлекательным для деструкторов органического вещества при попадании в почву. Однако информация о воздействии подобного типа биологических отходов на различные компоненты экосистем отсутствует. Роль различных остатков туш животных в поддержании биоразнообразия и устойчивости таежных экосистем во многом неизвестна, поэтому исследования в этом направлении актуальны в рамках рационального использования ресурсов диких копытных.

Целью данного исследования была оценка влияния химуса лося на концентрацию питательных веществ в почвах различных экосистем таежной зоны.

Материал и методы

Исследования проводили в 2020 г. в научно-опытном охотничьем хозяйстве ФГБНУ ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова (Кировская область, Зуевский район) в 1.0–1.5 км от пос. Мотоус (N 58°30' E 50°50'), в трех типах растительных сообществ, располагающихся в подзоне южной тайги.

В качестве экспериментальных полигонов (участков) были выбраны три ключевых биотопа: зарастающее поле, вырубка и смешанный лес. Местообитания, поросшие древесно-кустарниковой растительностью, представляют собой разные типы лесных охотничьих угодий, используемых лосем (Козловский, 1971). Гранулометрический состав почв экспериментальных участков определялся согласно ГОСТ 12536-2014¹.

1) Зарастающее поле – территория, ранее используемая для сенокосения, посевов и выпаса мелкого рогатого скота. В настоящее время это мозаичные угодья, где чередуются пятна разнотравных сообществ с участками древесно-кустарниковой растительности (*Betula* sp., *Salix* sp. и *Pinus sylvestris* высотой до 5–7 м и возрастом до 20 лет). Проективное покрытие деревьев и кустарников составляет 20–40%. Доминирующий тип почвы – трансформированные иллювиально-железистые подзолы песчаные и супесчаные, подстилаемые суглинками на глубинах от 0.5 до 1.0 м. Основу гранулометрического состава почвы составляют частицы 0.25–0.5 мм (50.8–52.8% в верхнем слое и 59.7–62.8% в нижнем) и 0.10–0.25 мм (34.4–39.9% в верхнем слое и 23.3–27.4% в нижнем). В отличие от других биотопов, в нижнем почвенном слое встречается галька и частицы почвы крупнее 10 мм (2%).

2) Вырубка возрастом 10 лет, образованная на месте смешанного елово-соснового леса. Вырубка зарастает *Populus tremula*, *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Salix caprea* высотой до 3.5 м и отдельными деревьями *Picea obovata*. Совокупное проективное покрытие подроста и кустарников достигает 90–95%. Покрытие травами составляет в среднем 30–50%. Почва – сильно трансформированный иллювиально-железистый подзол песчаный и супесчаный с хорошим промывным режимом без выраженной подстилки и без четких границ между почвенными горизонтами. Основу этой однородной почвы составляют примерно в равном соотношении частицы 0.25–0.5 мм (49.2% в верхнем слое и 35% в нижнем) и 0.10–0.25 мм (46.0% в верхнем слое, 57.9% в нижнем).

3) Участок перестойного смешанного сосново-елового леса с примесью березы. Возраст деревьев *Pinus sylvestris* – до 120 лет. Покрытие древесного яруса – 80–90%, кустарников – 20–40%, кустарничков (доминирует *Vaccinium myrtillus*) и трав – 40–60%. Почва – типичный иллювиально-железистый подзол с мощной подстилкой (5–8 см), грубогумусовым горизонтом (3–4 см) и элювиальным горизонтом (10–15 см). В верхнем слое почвы преобладают частицы почвы 0.25–0.5 мм (71.5%) и 0.10–0.25 мм (19.5%). В нижнем слое почвы доля крупных частиц меньше: 54.7–58.8% для частиц 0.25–0.5 мм и 35.9–38.7% – для 0.10–0.25 мм.

Известно, что повышение плодородия почвы в результате внесения в нее навоза поздней осенью и зимой не отличается от такового при внесении навоза весной, так как из-за низких температур и мерзлотности почвы потери азота и других питательных веществ незначительны (Randall and Goss, 2008). По этой причине эксперимент с внесением на почву химуса лося был начат весной.

В марте 2020 г. были заготовлены образцы содержимого рубца лося (от самцов и самок возрастом от 1 до 4 лет). Животных добывали по официальным разрешениям в соответствии с государственной научной программой «Мониторинг биологических ресурсов охотничьего хозяйства и факторов, определяющих их состояние, для обеспечения устойчивого природопользования» (№ 0766-2019-0001). Образцы свежего химуса замораживали и хранили при температуре –20 °С до начала проведения экспериментальных работ в природе.

В собранных образцах химуса из рубца добытых лосей определяли содержание азота по Кьельдалю (ГОСТ 13496.4-93²) и фосфора фотометрическим методом (ГОСТ 26657-97³). Калий в образцах химуса не определяли.

¹ ГОСТ 12536-2014. Грунты. Методы лабораторного определения гранулометрического (зернового) и микроагрегатного состава.

² ГОСТ 13496.4-93. Корма, комбикорма, комбикормовое сырье. Методы определения содержания азота и сырого протеина.

³ ГОСТ 26657-97. Корма, комбикорма, комбикормовое сырье. Методы определения содержания фосфора.

Для эксперимента химус от разных особей лося объединили и смешивали до получения однородной массы. В начале мая содержимое рубца массой по 5 кг в виде одной кучи выкладывали на поверхности почвы в разных биотопах в трехкратной повторности (Рис. 1). Масса химуса в 5 кг подобрана экспериментальным путем. Каждую кучу химуса в эксперименте в биотопах размещали на площади 0.5 м², что соответствует выкладке 20 кг химуса от одного взрослого лося на площади 2 м² (эквивалентно показателю 100 т/га). Данный уровень относится к экстремальным показателям разовой дозы внесения в почву органических веществ (свежего навоза) (Семенов и др., 2023).

За счет инфильтрации жидких компонентов химуса происходит постепенное направленное вертикальное изменение химического состава почвенного профиля. В почвах экосистем таежной зоны горизонтальная миграция питательных веществ из удобрений незначительна (Безносиков, 2001).

В середине сентября (через 4 месяца) в каждом из экспериментальных полигонов было выполнено 6 прикопок: 3 опытные прикопки под кучей разложенного еще весной химуса и 3 контрольные – на расстоянии 3 м от каждой опытной прикопки на схожем по составу растительности участке. Это позволило исключить такие факторы влияния на химический состав почвы, как микрорельеф и особенности парцеллярной структуры напочвенного покрова (Карпачевский, 1977; Федорец и др., 2006). Кроме того, необходимость отбора контрольных проб обусловлена тем, что в осенний период наблюдаются максимальные показатели накопления питательных веществ в почве в связи с поступлением свежего опада (Федорец и Бахмет, 2003), и без контрольных проб невозможно отделить воздействие внесенных питательных веществ от их естественного поступления.

После удаления подстилки отбирали образцы почвы из двух слоев (0–5 см и 5–20 см). Из каждого слоя был взят образец почвы объемом до 500 г. Указанная глубина была выбрана по той причине, что при применении азотных удобрений в таежной зоне азот сосредотачивается обычно не глубже 40 см (Безносиков, 2001). Эти поверхностные горизонты наиболее полно осваиваются корнями растений (Орлов, 1991), и именно в них прослеживается наиболее тесная связь между биогеоценотическим полем и свойствами почвы (Карпачевский, 2005).

В образцах почвы в соответствии с принятым подходом (Аринушкина, 1970) были определены стандартные показатели, определяющие питательный режим почв: рН, P₂O₅, K₂O, NH₄⁺-N, N-NO₃⁻. Уровень рН (солевая вытяжка) определяли по ГОСТ 26483-85⁴. Подвижные соединения фосфора (P₂O₅) и калия (K₂O) извлекали из почвы раствором HCl (0.2 моль/дм³) и измеряли их концентрацию с помощью фотоэлектроколориметра (ГОСТ Р 54650-2011⁵). Аммонийный азот (NH₄⁺-N) определяли с использованием окрашивающего раствора на фотоэлектроколориметре (ГОСТ 26489-85⁶). Нитратный азот (N-NO₃⁻) анализировали с помощью ионоселективного электрода (ГОСТ 26951-86⁷).

Результаты

В зимний период лось питается в основном древесно-кустарниковыми растениями, имеющими низкое содержание питательных веществ (Вебер и др., 1992; Дунин и Козло, 1992; Филонов, 1983). У исследованных особей лося нами определена достаточно сходная концентрация азота и фосфора в зимнем содержимом рубца: 17.18 ± 0.37 г/кг и 10.72 ± 0.43 г/кг абс. сухой массы соответственно. Это позволяет говорить о близких показателях химического состава химуса у разных животных, обитающих в одних и тех же участках охотничьих угодий. Массовая доля влаги в воздушно-сухих образцах составила 8.1 ± 0.1%. Влажность содержимого рубца лося в зимний период была в среднем 81.7% (n = 75). Таким образом, в 1 кг сырого химуса лося, используемого для опытов, содержалось в среднем 2.9 г азота и 1.8 г фосфора.

На опытных участках через 4 месяца после выкладки химуса отмечено повышение рН во всех биотопах (Рис. 2). Очень высокий уровень рН наблюдался на зарастающем поле: в верхнем почвенном слое в среднем показатель рН составил 6.50 ± 0.15. Минимальное превышение рН по сравнению с контрольными пробами отмечено на вырубке. Здесь в верхнем слое в среднем показатель рН был 3.73 ± 0.22. На всех экспериментальных полигонах в верхних слоях почвы отмечен более высокий уровень рН по сравнению с нижележащими слоями. На контрольных точках

⁴ ГОСТ 26483-85. Почвы. Определение рН солевой вытяжки, обменной кислотности, обменных катионов, содержания нитратов, обменного аммония и подвижной серы.

⁵ ГОСТ Р 54650-2011. Почвы. Определение подвижных соединений фосфора и калия по методу Кирсанова.

⁶ ГОСТ 26489-85. Почвы. Определение обменного аммония.

⁷ ГОСТ 26951-86. Почвы. Определение нитратов ионометрическим методом.

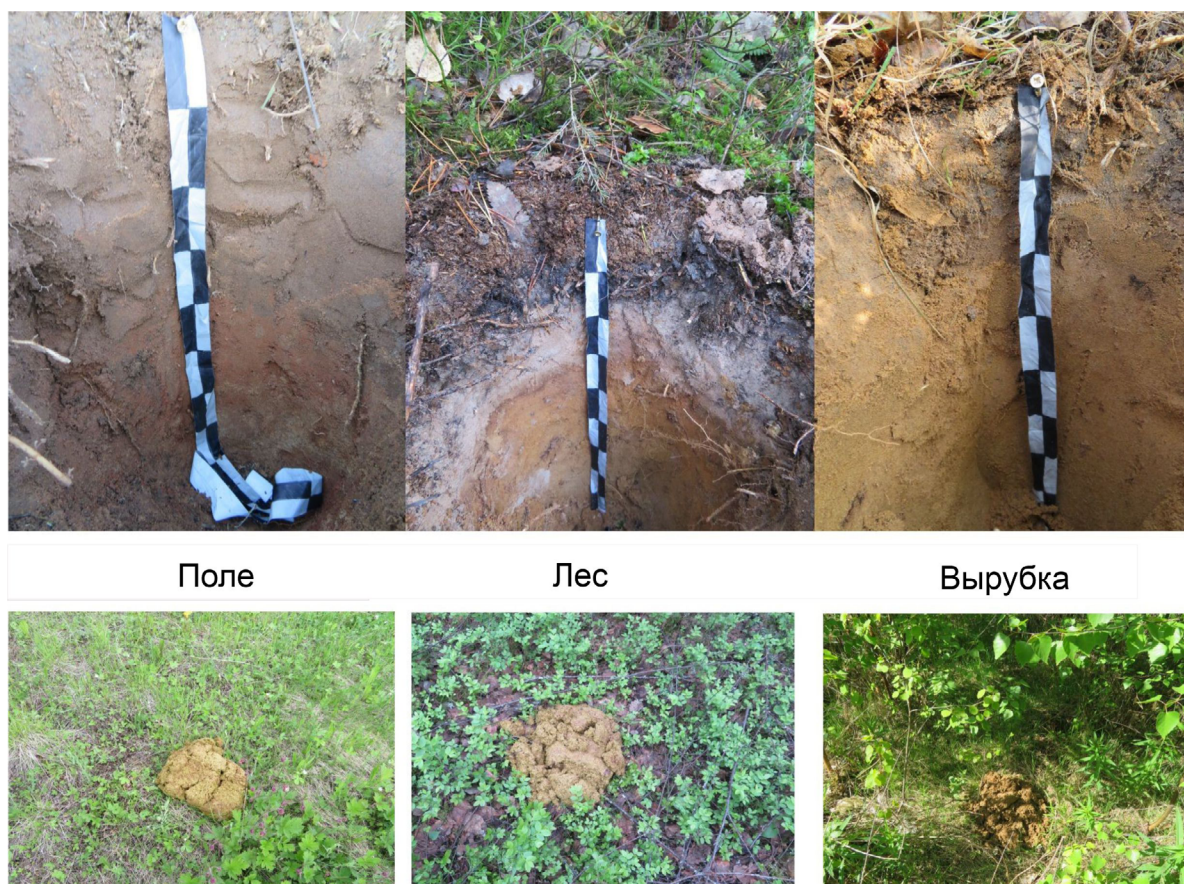


Рис. 1. Почвенные разрезы и места размещения химуса лося на экспериментальных полигонах.

отбора на зарастающем поле рН не превышал 5.6, в лесу был не выше 3.7, на вырубке – не выше 3.8. Разница по уровню рН между опытными и контрольными образцами в верхнем слое почвы составила в лесу 1.07 ± 0.55 , в поле – 1.00 ± 0.21 , на вырубке – 0.23 ± 0.13 , в нижнем слое эта разница была ниже – 0.47 ± 0.22 , 0.63 ± 0.20 , 0.50 ± 0.30 соответственно.

Содержание $\text{NH}_4^+\text{-N}$ превышало контрольные пробы (в среднем в 3 раза) только в лесу, что связано с ограничением передвижения инфильтратов химуса в почвенном профиле из-за мощной подстилки и плотной системы корней растений. Максимальный показатель $\text{NH}_4^+\text{-N}$ в верхнем горизонте леса составил 113.7 мг/кг. На зарастающем поле и на вырубке превышения аммонийного азота на полигонах с химусом при сравнении с контролем незначительны. В целом при попарном сравнении проб по обоим проанализированным горизонтам почвы в опытных образцах концентрация аммония в лесу была выше, чем в контроле, на 185.6–267.3%, в поле – на 16.8–18.0%, на вырубке – на 27.1–29.7%. Концентрация $\text{NH}_4^+\text{-N}$ на контрольных участках сходна в разных биотопах, однако максимальные показатели отмечены на зарастающем поле, где наиболее высока доля травяной растительности (Рис. 3).

Зарегистрирована более высокая концентрация N-NO_3^- на участках, где был выложен химус, во всех биотопах по всем почвенным слоям (Рис. 4). Максимальная концентрация нитратного азота в верхнем почвенном слое составила в лесу 14.8 мг/кг, в поле – 18.6 мг/кг, на вырубке – 16.6 мг/кг. В контроле максимальное значение этого показателя в верхнем слое составило 7.9 мг/кг (лес), 4.0 мг/кг (поле), 8.9 мг/кг (вырубка). В среднем концентрация N-NO_3^- в точках под химусом превышала контрольные показатели в 1.5–2.5 раза, а в верхнем слое в поле – в 4.5 раза. При попарном сравнении образцов в верхнем слое почвы содержание нитратного азота в опыте превышало их содержание в контроле в лесу на 133.7%, в поле – на 345.8%, на вырубке – на 117.8%. В нижнем слое почвы – на 121.3%, 95.1%, 58.3% соответственно.

В количественном выражении концентрация аммония в почве превышает содержание нитратов, за исключением двух проб в опыте на вырубке. Сравнение соотношения $\text{NH}_4^+\text{-N} / \text{N-NO}_3^-$ демонстри-

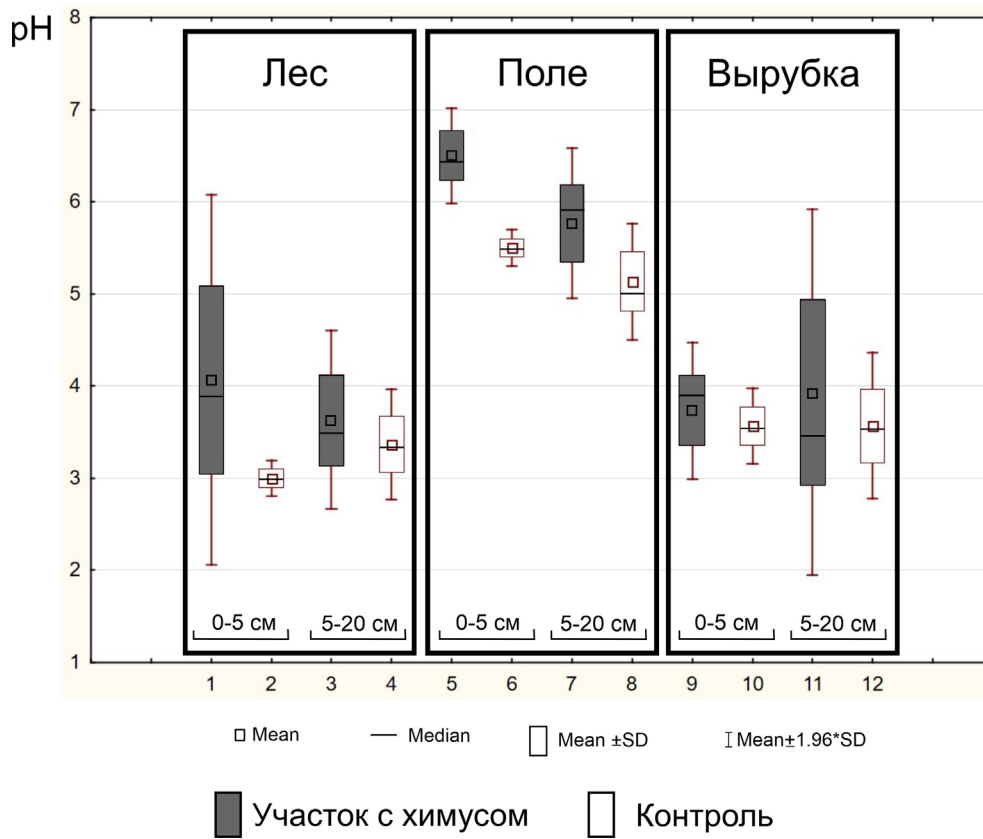


Рис. 2. Изменчивость показателя кислотности почвы на полигонах с химусом и в контроле.

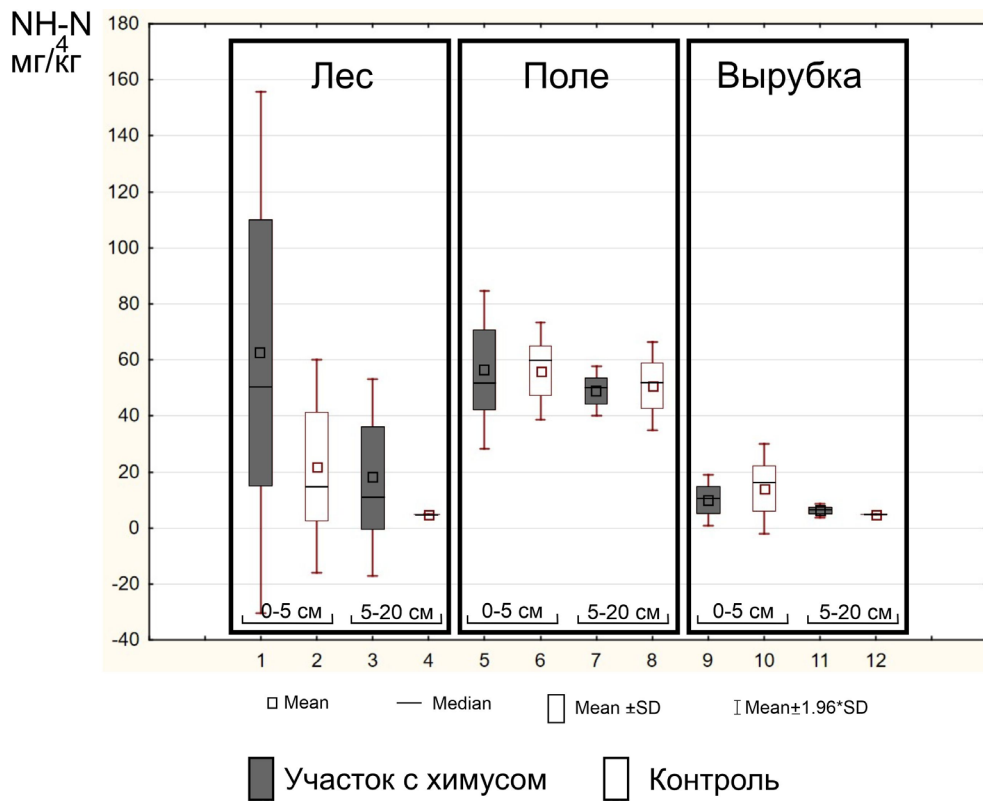


Рис. 3. Изменчивость аммонийного азота в почвах на полигонах с химусом и в контроле.

рует отличия между биотопами с доминированием древесной растительности (лес и вырубка) и травяной растительности (поле). В контрольных образцах в верхнем слое почвы в лесу и на вырубке аммонийного азота было больше ($\text{NH}_4^+\text{-N} / \text{N-NO}_3^- = 4.17 \pm 0.96$ и 3.93 ± 1.39 соответственно), чем в нижнем слое (2.03 ± 0.18 и 2.15 ± 0.08). В поле преобладание аммонийного над нитратным азотом в несколько раз больше, но отличия между почвенными слоями практически незаметны (19.83 ± 2.46 в верхнем и 19.37 ± 2.19 в нижнем). Это связано с тем, что низкорослая травяная растительность со слабо развитой системой корней на зарастающем поле не успевает утилизировать имеющийся в поле аммонийный азот, в отличие от древесно-кустарниковой растительности в лесу и на вырубке.

После попадания фракций химуса в почву ситуация меняется. В лесу за счет поступившей азотной органики содержание аммония в верхнем и нижнем почвенных слоях немного увеличивается (соотношение $\text{NH}_4^+\text{-N} / \text{N-NO}_3^- = 5.27 \pm 1.22$ и 2.90 ± 0.78 соответственно), на вырубке – немного снижается (2.43 ± 1.59 и 1.90 ± 0.70), а на поле резко падает, что особенно заметно в верхнем слое почвы (4.40 ± 0.29 и 11.17 ± 3.47). Таким образом, проникновение больших объемов азота в почву приводит к стимуляции и ускорению круговорота питательных веществ и, вероятно, к интенсификации активности микроорганизмов в почве. В перестойном лесу с невысоким проективным покрытием травяно-кустарниковой растительности происходит накопление аммонийного азота в верхних горизонтах почвы, так как основная биомасса корневых систем сосредоточена в более глубоких слоях, а активность микроорганизмов подавляется токсичными компонентами из хвойной подстилки. На вырубке, наоборот, поверхностные слои почвы густо окутаны корневой системой молодых растений подроста, подлеска и злаков, активно поглощающей поступивший азот. В поле в аэробных условиях приповерхностного слоя почвы происходит быстрая трансформация аммония до нитратов вследствие высокой активности почвенного микробиома.

По содержанию подвижных фосфатов почва под химусом и контрольные участки различаются наиболее сильно, поскольку P_2O_5 активно не трансформируется, в отличие от азотсодержащих соединений. В верхнем слое почвы под кучами химуса фосфатов в 6.0–25.0 раза больше, чем на контрольных участках (Рис. 5). В поле в верхнем слое почвы фосфатов в опыте было больше, чем в контроле, на 899.3 ± 19.4 мг/кг (639%), в нижнем слое – на 341.3 ± 41.1 мг/кг (219%). Максимальная зарегистрированная концентрация подвижных фосфатов на точках с химусом в поле составила 1.1 г/кг в слое 0–5 см. В лесу при попарном сравнении образцов из верхнего слоя почвы P_2O_5 было на 1451% больше в почве под влиянием химуса, чем в контроле, а на вырубке эта разница была еще выше – на 2208%. При сравнении концентрации фосфатов между верхним и нижним слоями почвы в разных биотопах и в опыте, и в контроле отличия не превышали 3.5 раз. В лесу фосфатов было больше в верхнем слое, а в отдельных пробах в поле и на вырубке более высокая концентрация фосфатов была обнаружена в нижнем слое – по-видимому, из-за высокой порозности почвы.

Содержание K_2O было высоким и превосходило объем подвижных фосфатов (Рис. 6). Наиболее высокие концентрации подвижного калия были зарегистрированы под кучами химуса в лесу и в поле. Самая большая концентрация калия была отмечена в верхнем горизонте в лесу – 2.5 г/кг. Здесь его количество в опытных образцах почвы было больше на 1164.7 ± 505.6 мг/кг (554%), чем в контроле. В поле в верхнем слое почвы калия в точках под химусом было больше по сравнению с контролем на 1085.7 ± 107.5 мг/кг (637%). В целом разница по концентрации калия в верхнем слое между опытными и контрольными образцами была очень существенна: в лесу – 6.5–8.0 раза, в поле – в 5.2–7.4 раза, на вырубке – в 2.1–7.5 раза. В опыте и контроле содержание K_2O в слое 0–5 см было выше, чем в слое 5–20 см: в лесу – в 3.0–14.5 раза, в поле – в 1.2–3.5 раза, на вырубке – в 1.4–7.2 раза.

Соотношение соединений азота и фосфора в почвах резко отличается на опытных полигонах, где был выложен химус, и на контрольных участках отбора образцов (Табл. 1). В химусе леса количество азотных соединений превалирует над соединениями фосфора (соотношение $\text{N} : \text{P} = 1.0 : 0.6$). Однако в почве опытных полигонов через 4 месяца после начала эксперимента это соотношение резко сменилось на противоположное (Табл. 1), что говорит об активной утилизации, трансформации и миграции азотсодержащих соединений, поступивших в почву с жидкими фракциями химуса. При этом в разных биотопах химический состав почвенного профиля заметно отличался.

При первоначальном поступлении компонентов химуса в почву происходит существенное обогащение поверхностных почвенных слоев питательными веществами. Однако к концу вегетационного периода азотные соединения утилизируются микробами и растениями почвы в большей степени, чем фосфоросодержащие, что резко изменяет соотношение этих макроэлементов. Перераспределение поступивших органических отходов в почвенном профиле зависит от его струк-

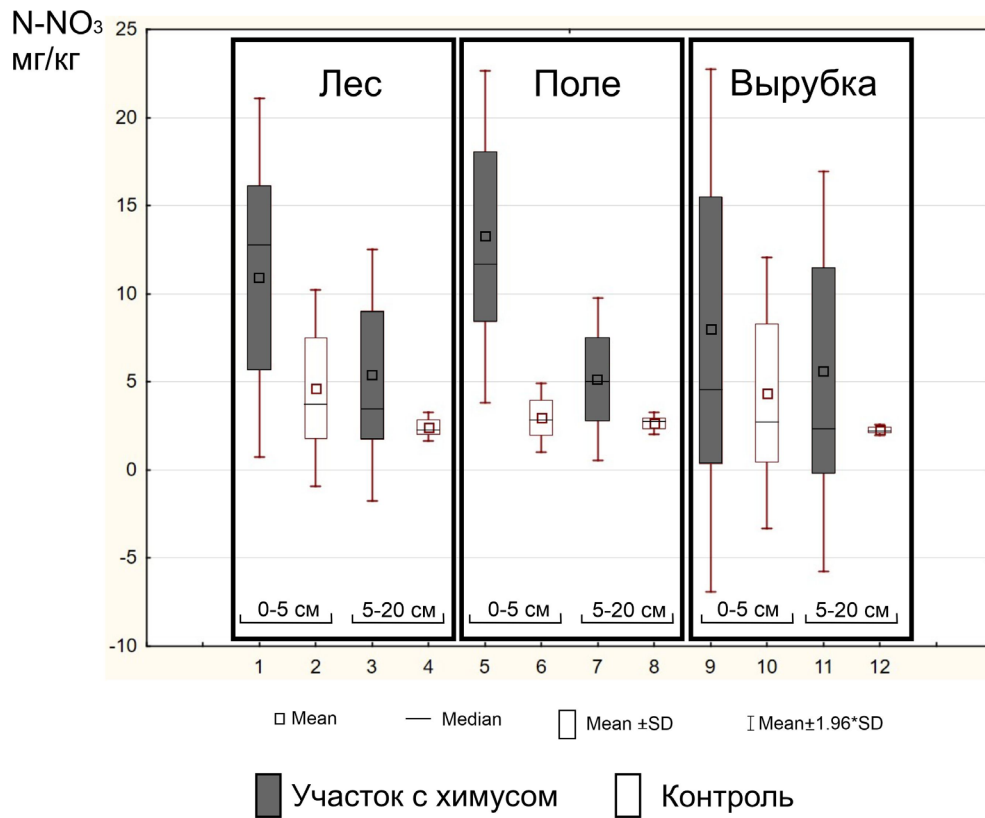


Рис. 4. Изменчивость нитратного азота в почвах на полигонах с химусом и в контроле.

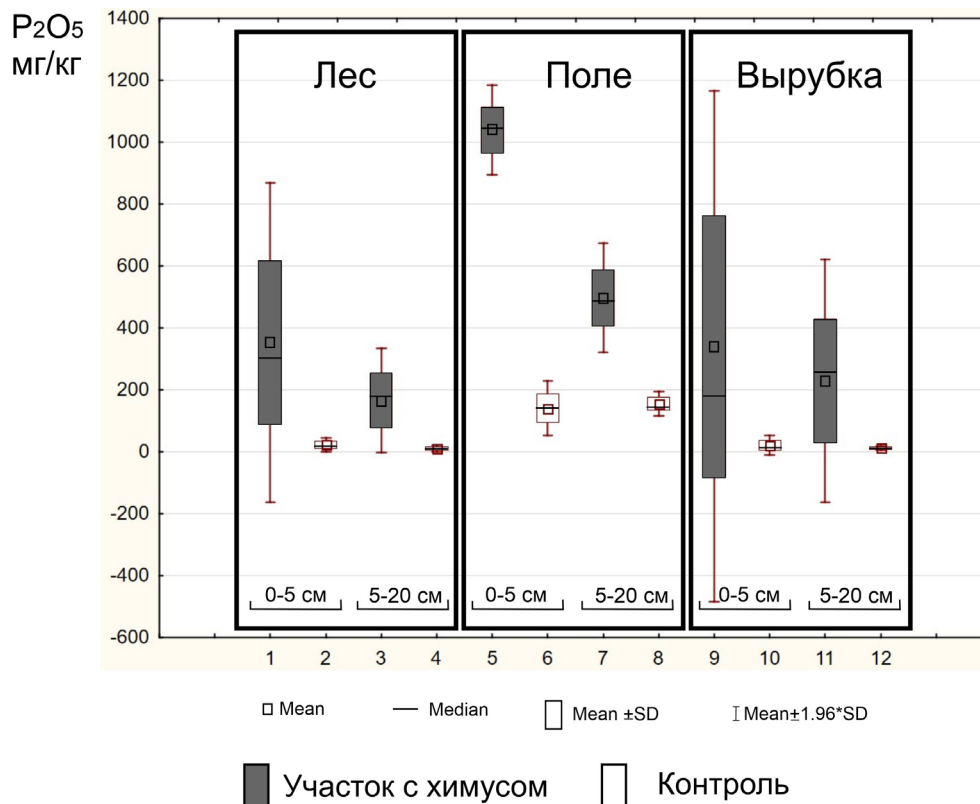


Рис. 5. Изменчивость подвижных фосфатов в почвах на полигонах с химусом и в контроле.

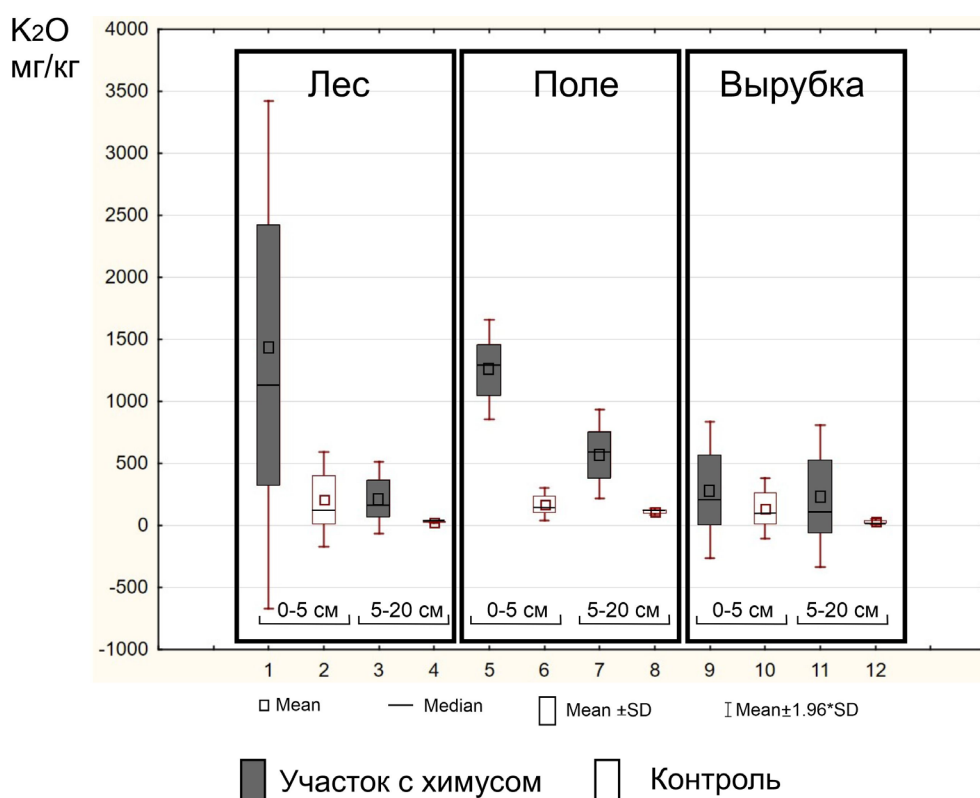


Рис. 6. Изменчивость подвижного калия в почвах на полигонах с химусом и в контроле.

туры. В лесу с выраженной мощной подстилкой фракции химуса удерживаются дольше в верхнем слое почвы и активно иммобилизируются микроорганизмами. Напротив, на вырубке с полностью трансформированными горизонтами почвы и высокой ее порозностью фракция химуса быстрее проходят в наиболее глубокие почвенные слои, поскольку легче вымываются осадками. На зарастающем поле в самом верхнем слое почвы происходит более активная утилизация азотных соединений, но за счет песчаной структуры почвы соединения азота постепенно перемещаются вниз по почвенному профилю, где сохраняются благодаря подстилающему слою глинистых отложений, что и отражается в большей концентрации азота в горизонте 5–20 см (Табл. 1). В почвах контрольных участков соотношение азота и фосфора достаточно стабильно (Табл. 1). При сравнении разных биотопов в контроле заметна небольшая тенденция снижения азота в нижних горизонтах почвы.

Сходная тенденция наблюдается при сравнении соотношения минерального азота и подвижного калия. Концентрация калия в почвах выше содержания фосфора как в контроле, так и на участках с химусом (Табл. 1, Рис. 6). В контроле больше всего калия по отношению к азоту на участках произрастания древесно-кустарниковой растительности (лес и вырубка) и меньше на зарастающем поле (Табл. 1). При этом максимальные значения наблюдаются в верхнем слое почвы. Это подтверждает известный факт, что концентрация калия в почве выше в верхних горизонтах, и его пул особенно велик под кронами и корнями растений (Schlesinger, 2021). После добавления химуса наступает резкое преобладание калия над азотом (Табл. 1), поскольку химусный азот в почве утилизируется быстрее, чем калий. Из-за высокой концентрации калия в химусе и почве отличия между разными биотопами сглаживаются. Однако в верхнем слое его сохраняется больше в биотопах с выраженными горизонтами (лес и поле), а в трансформированной (однородной по структуре) почве вырубке отличия в отношении азота к калию между проанализированными почвенными слоями не выявлены.

Обсуждение результатов

Поступление в почву разных форм удобрений в больших объемах активизирует в ней процесс эвтрофикации, и особенно широкое обогащение почвы питательными веществами отмечено при применении органических удобрений животного происхождения (Семенов и др., 2023). Почву обогащают любые биологические компоненты позвоночного животного: помет, фекалии, остатки

Табл. 1. Соотношение минерального азота и подвижного фосфора и калия в почве через четыре месяца после размещения химуса леса.

Биотоп	Слой почвы	Опытный полигон		Контроль	
		$\text{NH}_4^+\text{-N+N-NO}_3^- : \text{P}_2\text{O}_5$	$\text{NH}_4^+\text{-N+N-NO}_3^- : \text{K}_2\text{O}$	$\text{NH}_4^+\text{-N+N-NO}_3^- : \text{P}_2\text{O}_5$	$\text{NH}_4^+\text{-N+N-NO}_3^- : \text{K}_2\text{O}$
Лес	0–5 см	1 : 4.8	1 : 21.5	1 : 0.8	1 : 7.8
	5–20 см	1 : 7.1	1 : 11.7	1 : 1.5	1 : 3.8
Поле	0–5 см	1 : 14.9	1 : 19.3	1 : 2.4	1 : 2.9
	5–20 см	1 : 9.2	1 : 10.7	1 : 2.9	1 : 2.1
Вырубка	0–5 см	1 : 19.0	1 : 15.3	1 : 1.2	1 : 7.0
	5–20 см	1 : 19.4	1 : 15.5	1 : 1.7	1 : 4.4

туши, содержимое желудочно-кишечного тракта и даже натальные жидкости и ткани (Ferraro et al., 2023; Hobbs, 1996), создающие особые зоохимически обусловленные точки концентраций питательных веществ в экосистеме.

Вещества из биологических выделений и отходов копытных активно и быстро утилизируются микробами и беспозвоночными, что приводит к более быстрому разложению подстилки и ускорению круговорота питательных веществ (Ritzenthaler et al., 2018). Метеорологические условия (особенно засухи и осадки) влияют на его скорость. Например, сильные дожди могут способствовать вымыванию из почвы многих элементов, прежде чем они будут переработаны микроорганизмами и включены в органическое вещество (Ritzenthaler et al., 2018).

В бореальных лесах за счет внесения разных удобрений увеличивается концентрация питательных веществ в кормовых растениях, что повышает кормовую продуктивность угодий для диких копытных (Мануш, 1971). Это в итоге предопределяет более частое и охотное посещение таких кормовых участков этими травоядными (Будниченко и Стельмах, 1986; Ball et al., 2000; Edenius, 1993).

Опыт использования содержимого рубца от диких копытных в качестве источника удобрений не описан, хотя имеется информация о применении химуса от домашнего скота как удобрения на бедных питательными веществами почвах (Edeh et al., 2013). Эти и другие новые типы органических удобрений совсем не изучены в плане их воздействия на окружающую среду (Kulek, 2015). Однако в целом отмечено, что максимальное повышение продуктивности растений наблюдается при обеспечении почвы разовыми внесениями органических удобрений (Goulding et al., 2013).

В желудочно-кишечном тракте копытных идет активное ферментативное и микробиальное расщепление легкоперевариваемых углеводов, клетчатки и белков (Вебер и др., 1992; Кочанов и др., 1981). Желудок жвачных – основной орган ферментации и переваривания корма, поэтому его содержимое (химус) обогащено биологически активными веществами. Однако химический состав химуса может быть весьма изменчив из-за неоднородности качественного состава потребленного корма, разнообразия и концентрации симбионтных микроорганизмов.

Азотный обмен в рубце копытных основан на циркуляции в организме аммиака, мочевины, белкового и небелкового азота и аминокислот (Вебер и др., 1992; Харитонов, 2019; Van Soest, 1994). В осенне-зимний период в химусе рубца лосей более половины общего азота представлено аминным азотом, т.е. свободными аминокислотами – главными компонентами симбионтной микрофлоры рубца (Вебер и др., 1992). Фосфор в зимнем содержимом рубца лося находится только в составе потребленного корма, он практически не усваивается и быстро выносится с пометом (Кочанов и др., 1981).

Желудок лосей составляет 10–12% от массы тела животного, но он обычно наполнен только наполовину (Вебер и др., 1992; Саблина, 1970). Максимальная масса химуса в рубце лося осенью достигает 40 кг, а в зимний период не превышает 30 кг (Филонов, 1983). В эксперименте нами использована куча химуса массой 5 кг, что соответствует показателю внесения органики 100 т/га. Размещение химуса на поверхности почвы в большом объеме может оказать эвтрофицирующее действие не только на окружающую растительность, но на весь профиль почвы, угнетая процессы его самовосстановления (Кудеяров и Семенов, 1991; Никитишен, 1984). При этом такое воздействие может сохраняться в течение нескольких вегетационных сезонов. Это аналогично внесению навоза от домашних копытных. Навоз также содержит легко минерализуемый азот, и внесение подобных удобрений способствует улучшению азотного питания растений. Однако его использование растениями наблюдается не в год его внесения (Сычев, 2019).

В осенне-зимнем химусе лося концентрация макроэлементов значительно ниже, чем в содержимом рубца крупного рогатого скота (Харитонов, 2019), и по концентрации питательных веществ он более сходен с пометом коз и частично лошадей и крупного рогатого скота, хотя у последних эти показатели очень сильно варьируют (Pagliari and Laboski, 2012). Содержание макроэлементов в химусе лося примерно эквивалентно их количеству в листьях широколиственных пород, кустарничков и трав (Ремезов и др., 1959). И все же концентрация этих соединений в химусе заметно выше, чем в растительном опаде сосновых лесов как по азоту, так и по фосфору (Ремезов и др., 1959). Поэтому химус лося можно рассматривать как концентрированный комплекс питательных веществ, который может обогатить почвы таежных экосистем.

Во всех проанализированных нами контрольных участках органогенный верхний слой в среднем имел большую кислотность, чем нижний почвенный слой (Рис. 2). Это известная закономерность (Лукина и др., 2008). После внесения химуса лося во всех биотопах произошло резкое смещение показателя кислотности почв в сторону нейтральности, что было особенно заметно в верхнем слое почвы (Рис. 2). Это произошло в результате проникновения жидких субстанций химуса, имеющих нейтраль-

ную кислотность. В верхнем слое почвы в лесу уровень pH был на 35% выше по сравнению с данным показателем из проб почвы в контроле. В поле эта разница составила 18.2%, на вырубке – 6.2%.

Внесенные фракции химуса меняют устоявшуюся систему взаимодействия органических и минеральных компонентов почвы (стабилизация-дестабилизация), а также, вероятнее всего, подавляют развитие микроскопических грибов, бактерий и некоторых растений, ответственных за выработку органических кислот и, соответственно, за подкисление почвы (Шамрикова, 2013). Влияние химуса аналогично внесению навоза, снижающего кислотность почвы (Семенов и др., 2023; Ferreira et al., 2021). Поэтому часто рекомендуется использовать удобрения, которые повышают уровень pH, чтобы стимулировать развитие растений (Smith et al., 2020). Снижение уровня кислотности почвы, в свою очередь, активизирует жизнедеятельность почвенных беспозвоночных, участвующих в разложении органики (Шамрикова, 2013). Дополнительно за счет внесения навоза в почву и последующего увеличения ее pH стабилизируются почвенные агрегаты, повышается их устойчивость к воздействию воды и создается долговременный пул повышенной концентрации питательных веществ (Zain et al., 2023).

В целом в таежной зоне северо-востока Европейской России распределение азота в почве после внесения азотсодержащих удобрений находится в следующем соотношении: около 50% азота концентрируется в почве и почвенной растительности, 30% усваивается растениями, 15% смывается поверхностным стоком и 5% мигрирует в более глубокие слои почвы (Безносиков, 2001).

Азот – ключевой биогенный элемент таежной экосистемы, дефицит которого напрямую отражается на продуктивности растительности (Базилевич и Титлянова, 2008). Концентрация подвижных форм азота в почве в основном зависит от его общих запасов и минерализационно-иммобилизационных взаимодействий (Семенов, 2020). Интенсивность круговорота азота в почве сильно зависит от особенностей биотопа и погодных условий. Например, в ельниках биологический круговорот азота интенсивнее по сравнению с сосняками, но его запасы там ниже, так как идет активная переработка азота почвенными микроорганизмами (Федорец и Бахмет, 2003).

Концентрация азота в химусе лося в первую очередь определяется химическим составом потребленных кормов. Уровень концентрации азота в побегах древесно-кустарниковых кормовых растений в зимний период варьирует от 0.6 до 2.1% абс. сух. вещества (Дунин и Козло, 1992), что находится в пределах определяемых концентраций азота в содержимом рубца лося. Однако уровень азота в химусе у отдельных животных может сильно изменяться даже при использовании однообразного рациона. Известно, что концентрация питательных веществ в зимних кормовых растениях определенного вида может варьировать в 1.5–2.0 раза (Ahlen, 1975). Например, на свежих вырубках побеги березы, потребляемые лосем, содержат больше сырого протеина, чем на зарастающих вырубках (Wam et al., 2016).

При увеличении в корме жвачных сырого протеина возрастает концентрация азота в содержимом желудочно-кишечного тракта, помете и моче (Cole et al., 2006). Азота больше, как правило, в высококалорийном и легко ферментируемом корме, а меньше – в низкокалорийном корме с большим количеством клетчатки, поскольку азот легко ассоциируется с целлюлозой. Конденсированные танины из древесных кормов могут связывать азотсодержащие соединения в химусе, что снижает интенсивность синтеза аммония в рубце и в итоге может приводить к увеличению концентрации клетчатки в содержимом кишечного тракта, в том числе в помете (Norris and Smith, 2020). Для лося, в частности, характерна диета с большим объемом танинсодержащих растений, что способствует связыванию азота в желудке. Однако этот азот из растительных остатков содержимого рубца может быть использован в качестве потенциального удобрения.

Концентрации $\text{NH}_4^+\text{-N}$ во всех биотопах слабо отличаются от контрольных проб (Рис. 3). После внесения химуса на почву в течение вегетационного периода происходит аммонификация соединений органического азота из растительных остатков. Образовавшийся аммоний активно усваивается корнями растений; та же часть, которая не успела усвоиться в аэробных условиях, посредством микроорганизмов достаточно быстро трансформируется до N-NO_3^- (Барбер, 1988; Keeney and Hatfield, 2008), что особенно характерно для верхних горизонтов почвы. Поскольку в химусе лося содержится много азота в виде аминокислот, можно предполагать, что этот азот будет в значительной степени иммобилизован в почве (Никитишен, 1984; Семенов, 2020). Таким образом, после поступления $\text{NH}_4^+\text{-N}$ и N-NO_3^- в профиль с поверхности почвы этот органический азот постепенно будет минерализован микроорганизмами и в конечном итоге станет доступным для растений (Follett, 2008; Katz, 2020).

В нашем эксперименте поступившие с поверхности жидкие фракции химуса приводят к повышенной концентрации азотных соединений в верхних слоях почвы. Максимальные показатели

концентрации аммонийного азота отмечались в лесу с плотной подстилкой. Удержанию азота в обогащенных органикой горизонтах в лесных биотопах способствует высокое содержание полифенолов (Лукина и др., 2008). Напротив, наименьшее количество $\text{NH}_4^+\text{-N}$ зарегистрировано на вырубке с полностью трансформированной почвой, облегчающей ускоренное выщелачивание этого соединения из почвы (Рис. 3).

Потери внесенного в почву азота происходят за счет образования аммиака, а также при денитрификации (Семенов, 2020; Hiis et al., 2024). Аммиак – один из основных компонентов химуса копытных, который легко растворяется в жидкостях рубца, всасывается в кровь и конвертируется в печени в мочевины (Membrive, 2016; Van Soest, 1994). У лося максимальное содержание аммиака в рубце наблюдается в осенне-зимний период, когда снижаются разнообразие и концентрация бактерий, его продуцирующих и потребляющих, на фоне общего снижения качества и количества съеденного лосем корма (Вебер и др., 1992).

При внесении в почву химуса его микробный, аммонийный и неаммонийный азот под действием почвенных организмов трансформируется в аммонийные соединения с выделением аммиака. Выкладка химуса на поверхности почвы ускоряет процесс улетучивания аммиака (Katz, 2020), поэтому данное явление должно быть более значительно, чем его потери при выщелачивании, например, экскрементов копытных. В частности, у скота улетучивание азота из фекалий достаточно низкое (от 1 до 13%) за счет медленной минерализации органического вещества (Pagliari et al., 2020).

Анализ почвы в трех биотопах, проведенный нами в конце вегетационного периода, показал значительный уровень нитрат-иона на месте выкладки химуса, превышающий по этому показателю данные контроля (Рис. 4). Согласно известным категориям обеспеченности агрокультур соединениями азота (Никитишен, 2003), большинство проанализированных нами образцов в лесу и в поле под влиянием химуса относятся к категории высоких значений, а на вырубке – к категории средних значений богатства почвенного азота.

$\text{NH}_4^+\text{-N}$ и N-NO_3^- хорошо растворимы в воде; они могут за счет поступления влаги с осадками перемещаться в почвенном профиле и даже попадать в грунтовые воды (West and Nelson, 2018). При превышении оптимального уровня азота происходит его миграция в толще почвы за пределы корнеобитаемого слоя.

Распределение азотсодержащих соединений по профилю определяется свойствами и структурой почвы. Вымывание NO_3^- усиливается на легких песчаных почвах, а значительное количество $\text{NH}_4^+\text{-N}$ может фиксироваться в суглинках (Барбер, 1988; Никитишен, 1984; Follett, 2008; McNeill and Unkovich, 2007).

В целом в ходе нитрификации и денитрификации может теряться до 30% азота (Barker and Collins, 2018). В результате всех вышеперечисленных процессов после внесения химуса концентрация аммония в почве к концу вегетационного периода начинает приближаться к фоновым значениям.

В почвенном профиле фосфор и калий имеют четко выраженное элювиально-иллювиальное распределение, и с глубиной вариабельность их содержания снижается (Федорец и др., 2006). Калий – легкоподвижный элемент и хорошо вымывается из растений, подстилки и почвы, поэтому его содержание в минеральных горизонтах весьма изменчиво (Федорец и др., 2006). В охотничьих угодьях много калия поступает в почву с мочой диких копытных (Вебер и др., 1992; Кочанов и др., 1981).

Калий активно поглощается деревьями и кустарниками, поэтому его концентрация в биотопах с доминированием этих растений обычно ниже (Лукина и др., 2008). Наши данные согласуются с этим утверждением. Более высокая концентрация подвижного калия в опыте отмечалась на поле и гораздо меньшая – на вырубке и в нижнем слое почвы в лесу. Однако на всех полигонах с химусом наблюдается крайне высокая концентрация K_2O . Особенно много его аккумулируется в верхнем подстилочном слое почвы леса (Рис. 6). Эта концентрация в несколько раз превышает норму, необходимую для нормального роста растений (Барбер, 1988; Никитишен, 2003). В глубокие горизонты почвы калий из органических удобрений обычно не проникает (Никитишен, 1984). Растения всегда поддерживают запас калия в почвах выше их возможного потребления (Schlesinger, 2021), поэтому в почвах из биотопов с большей биомассой растений (лес, вырубка) преобладание калия над минеральным азотом было более заметно на фоне интенсивной утилизации минерального азота из химуса, чем в травяном сообществе (поле).

В химусе фосфор представлен соединениями из кормовых растений и в большей степени – из слюны животного (Cohen, 1980). Значительная часть фосфора из навоза с трудом вымывается из почвы, так как это малоподвижный элемент (Barker and Collins, 2018), поэтому в результате применения навоза всегда восполняется недостаток фосфора в почве (Сычев, 2019).

При постоянном внесении и поступлении больших разовых концентраций фосфора в почву, превышающих потребности растений, наблюдается загрязнение им местообитаний (Weddin and Russelle, 2020; West and Nelson, 2018). Многие соединения с фосфором адсорбируются глинистыми частицами почвы (Pagliari et al., 2020; Sharma, 2020).

Большая часть фосфора в навозе присутствует в различных растворимых и нерастворимых формах неорганического фосфата. Существование определенных фосфорных соединений зависит от pH навоза и конкретных видов металлов, присутствующих в нем (Pagliari et al., 2020). Повышение pH в результате внесения химуса и другой органики приводит к снижению растворимости фосфора в почвенном растворе (Никитишен, 1984).

В нашем эксперименте концентрация подвижных фосфатов в конце вегетационного периода оставалась на очень высоком уровне (Рис. 5, Табл. 1) и в отличие от азотсодержащих соединений была слабо использована растениями и микроорганизмами. Отмеченный в опытах с химусом уровень подвижных фосфатов в несколько раз превышает нормативы фосфорного питания, необходимые растениям, и такая концентрация может сохраняться в почве на протяжении нескольких лет (Никитишен, 2003).

В условиях скученного животноводства отходы в виде кала и мочи, содержащие высокие концентрации азота и фосфора, могут негативно влиять на окружающую среду, загрязняя почвы и воды (West and Nelson, 2018). Это общий недостаток всех пастбищных экосистем, для которых характерна неравномерность удобренности навозом (Follett, 2008). Внесение удобрений в большом объеме при соотношении N : P, близком к 1 : 1, может привести к негативным последствиям – накоплению избыточного фосфора (Smith et al., 2020). В химусе лося это соотношение 1 : 0.6, но оно далеко от оптимального – 4 : 1 (Smith et al., 2020). Поэтому на участках, где был выложен химус, нами наблюдалось повышенное содержание фосфора. Следовательно, оставляемые после охоты остатки химуса лосей необходимо перераспределять на большую площадь, а лучше закапывать, чтобы уменьшить потерю азотных соединений через улетучивание и снизить концентрацию фосфатов. Это позволит сохранить в почве питательные вещества химуса для растений. В частности, ранее было установлено, что выделяемые дикими копытными многочисленными мелкими кучки помета делают их питательные вещества более доступными для растений по сравнению с крупными кучами (Bakker et al., 2004; Pastor et al., 1996). Неравномерное распределение по угодьям биологических отходов, оставшихся после охот на копытных, будет аналогично разовому внесению органических удобрений и в долгосрочной перспективе не окажет отрицательного воздействия на окружающую среду. Возможен и другой вариант – компостирование содержимого рубца лося, поскольку известно, что формы азота в компостированном навозе гораздо более стабильны и дольше служат источником питательных веществ для растений (Eghball, 2004; Sharma, 2020).

Выводы

Внесение химуса лосей на поверхность почвы вызывает ее эвтрофикацию во всех исследованных биотопах. За счет воздействия химуса наблюдается заметное обогащение макроэлементами самого верхнего слоя почвы и происходит резкое повышение уровня pH. В лесу с более мощной подстилкой и структурированной почвой инфильтраты химуса дольше сохраняются в верхнем почвенном горизонте и медленнее диффундируют вниз по профилю. Поэтому в лесных биотопах внесенный химус будет дольше выступать в качестве источника питательных веществ, чем на зарастающих полях и вырубках.

Высокая концентрация в почве азота, фосфора и калия под кучами химуса даже в конце вегетационного сезона позволяет считать этот вид охотничьих биологических отходов в краткосрочной перспективе точечным источником эвтрофикации в экосистемах. Однако химус может также выступать как пул питательных веществ в почве в течение нескольких вегетационных сезонов. Рациональное применение биологических отходов от охот будет способствовать обогащению почвенного профиля питательными веществами и стимулировать биологический круговорот в таежных экосистемах.

В малонаселенной местности северных территорий, где население не использует навоз от домашнего скота в качестве источника азотных удобрений, содержимое кишечника лося может рассматриваться в качестве его аналога – как потенциальный источник органических удобрений.

Список литературы

- Аринушкина, Е.В., 1970. Руководство по химическому анализу почв. МГУ, Москва, СССР, 488 с.
- Базилевич, Н.И., Титлянова, А.А., 2008. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. СО РАН, Новосибирск, Россия, 381 с.
- Барбер, С.А., 1988. Биологическая доступность питательных веществ в почве. Агропромиздат, Москва, СССР, 376 с.
- Безносиков, В.А., 2001. Баланс и превращения азота удобрений. В: Зайдельман, Ф.Р., Забоева, И.В. (ред.), *Структурно-функциональная организация почвы и почвенного покрова европейского Северо-Востока*. Наука, Санкт-Петербург, Россия, 163–178.
- Будниченко, Н.И., Стельмах, Г.П., 1986. Развитие напочвенного покрова в лесных фитоценозах под влиянием минеральных удобрений. *Заповедники Белоруссии* 10, 3–12.
- Вебер, А.Э., Симаков, А.Ф., Чувьурова, Н.И., Чалышев, А.В., Бадло, Л.П., Кочан, Т.И., Мочалов, Н.И., 1992. Физиология питания и обмен веществ лося. Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия, 123 с.
- Дунин, В.Ф., Козло, П.Г., 1992. Лось в Беларуси: экология и лесохозяйственное значение. Наука и техника, Минск, Беларусь, 207 с.
- Карпачевский, Л.О., 1977. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. МГУ, Москва, СССР, 312 с.
- Карпачевский, Л.О., 2005. Экологическое почвоведение. ГЕОС, Москва, Россия, 336 с.
- Козловский, А.А., 1971. Лесные охотничьи угодья. Лесная промышленность, Москва, СССР, 159 с.
- Колесников, В.В., Дворников, М.Г., Зарубин, Б.Е., Козлова, А.В., Кудрявцева, А.А. и др., 2022. Состояние ресурсов охотничьих животных на территории страны и осуществление контроля получаемых данных при сохранении преемственности с предшествующими исследованиями. ФГБНУ ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова, Киров, Россия, 120 с.
- Кочанов, Н.Е., Иванова, Г.М., Вебер, А.Э., Симаков, А.Ф., 1981. Обмен веществ у диких жвачных животных (северные олени и лоси). Наука, Ленинград, СССР, 192 с.
- Кудеяров, В.Н., Семенов, В.М., 1991. Проблема нитратонакопления. В: Кудеяров, В.Н. и др. (ред.), *Экспериментальная экология*. Наука, Москва, СССР, 105–133.
- Лукина, Н.В., Полянская, Л.М., Орлова, М.А., 2008. Питательный режим почв северотаежных лесов. Наука, Москва, Россия, 342 с.
- Лябзина, С.Н., Лаврукова, О.С., Приходько, А.Н., Азовский, А.И., Попов, В.Л., 2019. Энтомокомплекс трупов крупных животных и особенности их разложения на севере европейской части России. *Зоологический журнал* 98 (6), 616–627. <https://doi.org/10.1134/S0044513419040093>
- Мануш, С.Г., 1971. Повышение кормовой продуктивности лесных охотничьих угодий путем внесения в почву минеральных удобрений. *Труды Завидовского заповедно-охотничьего хозяйства* 2, 183–205.
- Никитишен, В.И., 1984. Агрохимические основы эффективного применения удобрений в интенсивном земледелии. Наука, Москва, СССР, 214 с.

- Никитишен, В.И., 2003. Эколого-агрехимические основы сбалансированного применения удобрений в адаптивном земледелии. Наука, Москва, Россия, 182 с.
- Орлов, А.Я., 1991. Почвенно-экологические основы лесоводства в южной тайге. Наука, Москва, Россия, 102 с.
- Разгулин, С.М., 2022. Цикл азота в экосистемах южной тайги Европейской России. Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 162 с.
- Ремезов, Н.П., Быкова, Л.Н., Смирнова, К.М., 1959. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах европейской части СССР. МГУ, Москва, СССР, 284 с.
- Саблина, Т.Б., 1970. Эволюция пищеварительной системы оленей. Наука, Москва, СССР, 248 с.
- Семенов, В.М., 2020. Функции углерода в минерализационно-иммобилизационном обороте азота в почве. *Агрехимия* 6, 78–96.
- Семенов, В.М., Лебедева, Т.Н., Зинякова, Н.Б., Соколов, Д.А., Семенов, М.В., 2023. Эвтрофикация пахотной почвы: сравнительное влияние минеральной и органической систем удобрения. *Почвоведение* 1, 58–73.
- Сычев, В.Г., 2019. Современное состояние плодородия почв и основные аспекты его регулирования. РАН, Москва, Россия, 328 с.
- Федорец, Н.Г., Бахмет, О.Н., 2003. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия, 240 с.
- Федорец, Н.Г., Солодовников, А.Н., Мошкина, Е.В., Преснухин, Ю.В., Тимофеева, В.В., 2006. Почвы хвойных и мелколиственных лесов. В: Федорец, Н.Г. (ред.), *Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги*. Наука, Москва, Россия, 98–147.
- Филонов, К.П., 1983. Лось. Лесная промышленность, Москва, СССР, 246 с.
- Харитонов, Е.Л., 2019. Экспериментально-прикладная физиология пищеварения жвачных животных. ВНИИФБиП сельскохозяйственных животных, Боровск, Россия, 446 с.
- Шамрикова, Е.В., 2013. Кислотность почв таежной и тундровой зон Европейского Северо-Востока России. Наука, Санкт-Петербург, Россия, 157 с.
- Язан, Ю.П., 1961. Промысел лосей на путях осенне-зимней миграции. *Труды Печоро-Илычского государственного заповедника* 9, 202–216.
- Adetunji, Ch.O., Olaniyan, O.T., Osemwegie, O.O., Dash, R., Varma A., 2022. Biotechnology of rumen microorganisms: recent advances. In: Mahajan, S., Varma, A. (eds.), *Animal manure, agricultural and biotechnological applications*. Springer Nature, Cham, Switzerland, 1–11. https://doi.org/10.1007/978-3-030-97291-2_1
- Ahlen, I., 1975. Winter habitats of moose and deer in relation to land use in Scandinavia. *Viltrevy* 9 (3), 45–192.
- Bakker, E.S., Olf, H., Boekhoff, M., Gleichman, J.M., Berendse, F., 2004. Impact of herbivores on nitrogen cycling contrasting effects of small and large species. *Oecologia* 138, 91–101. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1402-5>
- Ball, J.P., Danell, K., Sunesson, P., 2000. Response of an herbivore community to increased food quality and quantity: an experiment with nitrogen fertilizer in a boreal forest. *Journal of Applied Ecology* 37, 247–255.

- Barker, D.J., Collins, M., 2018. Forage fertilization and nutrient management. In: Collins, M. et al. (eds.), *Forages. Vol. 1*. Wiley, Hoboken, New Jersey, USA, 235–252.
- Barton, Ph.S., Bump, J.K., 2019. Carrion decomposition. In: Olea, P.P. et al (eds.), *Carrion ecology and management*. Springer Nature, Cham, Switzerland, 101–132.
- Bowyer, R.T., Van Ballenberghe, V., Kie, J.G., 1997. The role of moose in landscape processes: effects of biogeography, population dynamics and predation. In: Bissonette, J.A. (ed.), *Wildlife and landscape ecology*. Springer-Verlag, New York, USA, 265–287.
- Christenson, L.M., Mithchell, M.J., Groffman, P.M., Lovett, G.M., 2010. Winter climate change implications for decomposition in northeastern forests: comparisons of sugar maple litter with herbivore fecal inputs. *Global Change Biology* **16**, 2589–2601. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02115.x>
- Cohen, R.D.H., 1980. Phosphorus in rangeland ruminant nutrition: a review. *Livestock Production Science* **7**, 25–37. [https://doi.org/10.1016/0301-6226\(80\)90046-9](https://doi.org/10.1016/0301-6226(80)90046-9)
- Cole, N.A., Defoor, P.J., Galyean, M.L., Duff, G.C., Gleghorn, J.F., 2006. Effects of phase-feeding of crude protein on performance, carcass characteristics, serum urea nitrogen concentrations, and manure nitrogen of finishing beef steers. *Journal of Animal Science* **84** (12), 3421–3432. <https://doi.org/10.2527/jas.2006-150>
- Crowder, L.W., 1985. Pasture management for optimum ruminant production. In: McDowell, L.R. (ed.), *Nutrition of grazing ruminants in warm climates*. Academic Press, Orlando, USA, 103–128.
- Edeh, I.G., Igwe, C.A., Ezeaku, P.I., 2013. Effects of rumen digesta on the physico-chemical properties of soil in Nsukka, Southeastern Nigeria. *Agro-Science. Journal of Tropical Agriculture, Food, Environment and Extension* **12** (3), 1–8.
- Edenius, L., 1993. Browsing by moose on Scots pine in relation to plant resource availability. *Ecology* **74** (8), 2261–2269.
- Eghball, B., 2000. Nitrogen mineralization from field-applied beef cattle feedlot manure or compost. *Soil Science Society of America Journal* **64**, 2024–2030. <https://doi.org/10.2136/sssaj2000.6462024x>
- Ferraro, K.M., Welker, L., Ward, E.B., Schmitz, O.J., Bradford, M.A., 2023. Plant mycorrhizal associations mediate the zoogeochemical effects of calving subsidies by a forest ungulate. *Journal of Animal Ecology* **92** (12), 2280–2296. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.14002>
- Ferreira, P.A.A., Coronas, M.V., Dantas, M.K.L., Somavilla, A., Brunetto, G. et al., 2021. Repeated manure application for eleven years stimulates enzymatic activities and improves soil attributes in a typic hapludalf. *Agronomy* **11**, 2467. <https://doi.org/10.3390/agronomy11122467>
- Follett, R.F., 2008. Transformation and transport processes of nitrogen in agricultural systems. In: Hatfield, J.L., Follett, R.F. (eds.), *Nitrogen in the environment: sources, problems, and management*. Elsevier Inc, Netherlands, 19–50.
- Goulding, K., Powlson, D., Whitmore, A., Macdonald, A., 2013. Food security through better soil carbon management. In: Lal, R. et al. (eds.), *Ecosystem services and carbon sequestration in the biosphere*. Springer Science, Dordrecht, Germany, 63–78. https://doi.org/10.1007/978-94-007-6455-2_4
- Hiis, E.G., Vick, S.H.W., Molstad, L., Røsdal, K., Jonassen, K.R., Winiwarter, W., Bakken, L.R., 2024. Unlocking bacterial potential to reduce farmland N₂O emissions. *Nature* **630**, 421–428. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-07464-3>

- Hobbs, N.T., 1996. Modifications of ecosystems by ungulates. *Journal of Wildlife Management* **60** (4), 695–713.
- Jarvis, S.C., 2000. Soil–plant–animal interactions and impact on nitrogen and phosphorus cycling and recycling in grazed pasture. In: Lemaire, G. et al. (eds.), *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. CABI Publishing, Wallingford, UK, 317–337.
- Katz, B.G., 2020. Nitrogen overload environmental degradation, ramifications, and economic costs. Wiley, Hoboken, New Jersey, USA, 251 p.
- Keeney, D.R., Hatfield, J.L., 2008. The nitrogen cycle, historical perspective, and current and potential future concerns. In: Hatfield, J.L., Follett, R.F. (eds.), *Nitrogen in the environment: sources, problems, and management*. Elsevier Inc, Netherlands, 1–18.
- Kulek, B., 2015. Nitrogen transformations in soils, agricultural plants and the atmosphere. *Sustainable Agriculture Reviews* **18**, 1–44. https://doi.org/10.1007/978-3-319-21629-4_1
- Leroux, Sh.J., Wiersma, Y.F., Vander Wal, E., 2020. Herbivore impacts on carbon cycling in boreal forests. *Trends in Ecology & Evolution* **35** (11), 1001–1010. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.07.009>
- Membrane, C.M.B., 2016. Anatomy and physiology of the rumen. In: Millen, D.D. et al. (eds.), *Rumenology*. Springer International Publishing, Cham, Switzerland, 1–38. https://doi.org/10.1007/978-3-319-30533-2_1
- McNeill, A., Unkovich, M., 2007. The nitrogen cycle in terrestrial ecosystems. In: Marschner, P., Rengel, Z. (eds.), *Nutrient cycling in terrestrial ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin –Heidelberg, Germany, 37–64. https://doi.org/10.1007/978-3-540-68027-7_2
- Norris, A.B., Smith, W.B., 2020. Farming characteristics and manure management of small ruminant and cervid livestock. In: Waldrip, H.M. et al. Z. (eds.), *Animal manure: production, characteristics, environmental concerns, and management*. American Society of Agronomy Inc., Madison, Wisconsin, USA, 129–144. <https://doi.org/10.2134/asaspecpub67.c7>
- Pagliari, P.H., Laboski, C.A.M., 2012. Investigation of the inorganic and organic phosphorus forms in animal manure. *Journal of Environmental Quality* **41** (3), 901–910. <https://doi.org/doi:10.2134/jeq2011.0451>
- Pagliari, P.H., Wilson, M., Waldrip, H.M., He, Zh., 2020. Nitrogen and phosphorus characteristics of beef and dairy manure nitrogen and phosphorus characteristics of beef and dairy manure. In: Waldrip, H.M. et al. (eds.), *Animal manure: production, characteristics, environmental concerns, and management*. American Society of Agronomy Inc., Madison, Wisconsin, USA, 45–62. <https://doi.org/10.2134/asaspecpub67.c4>
- Pastor, J., Dewey, B., Naiman, R.J., McInnes, P.F., Cohen, Y., 1993. Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isle Royale National Park. *Ecology* **74** (2), 467–480. <https://doi.org/10.2307/1939308>
- Randall, G.W., Goss, M.J., 2008. Nitrate losses to surface water through subsurface, tile drainage. In: Hatfield, J.L., Follett, R.F. (eds.), *Nitrogen in the environment: sources, problems, and management*. Elsevier Inc, Netherlands, 145–175.
- Ritzenthaler, C.A., Maloney, C.E., Maran, A.M., Moore, E.A., Winters, A., Pelini, Sh.L., 2018. The feedback loop between aboveground herbivores and soil microbes via deposition processes. In: Ohgushi, T et al. (eds.), *Aboveground–belowground community ecology*. Springer Nature, Cham, Switzerland, 201–221. https://doi.org/10.1007/978-3-319-91614-9_9

- Schlesinger, W.H., 2021. Some thoughts on the biogeochemical cycling of potassium in terrestrial ecosystems. *Biogeochemistry* **154**, 427–432. <https://doi.org/10.1007/s10533-020-00704-4>
- Selva, N., Moleyn, M., Sebastian-Gonzalez, E., DeVault, T.L., Quaggiotto, M.M. et al., 2019. Vertebrate scavenging communities. In: Olema, P.P. (eds.), *Carion ecology and management*. Springer Nature, Cham, Switzerland, 71–99. https://doi.org/10.1007/978-3-030-16501-7_4
- Sharma, I., 2020. Fertilizers and manures. Application, benefits and harmful effects. Random Publications, New Delhi, India, 290 p.
- Smith, W.B., Wilson, M., Pagliari, P., 2020. Organomineral fertilizers and their application to field crops. In: Waldrip, H.M. et al. (eds.), *Animal manure: production, characteristics, environmental concerns, and management*. American Society of Agronomy Inc., Madison, Wisconsin, USA, 229–243. <https://doi.org/10.2134/asaspecpub67.c18>
- Swain, M., Leroux, Sh.J., Buchkowski, R., 2023. Strong above-ground impacts of a non-native ungulate do not cascade to impact below-ground functioning in a boreal ecosystem. *Journal of Animal Ecology* **92**(10), 2016–2027. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13993>
- Valdes-Correcher, E., Sitters, J., Wassen, M., Brion, N., Venterink, H.O., 2019. Herbivore dung quality affects plant community diversity. *Scientific Reports* **9**, 5675. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42249-z>
- Van Soest, P.J., 1994. Nutritional ecology of ruminant. Cornell University Press, Ithaca–London, USA, 476 p.
- Weddin, D.A., Russelle, M.P., 2020. Nutrient cycling in forage production systems. In: Moore, K.J. et al. (eds.), *Forages*. Vol. 2. Wiley, Chichester, UK, 215–225.
- Wam, H.K., Histøl, T., Nybakken, L., Solberg, E.J., Hjeljord, O., 2016. Transient nutritional peak in browse foliage after forest clearing advocates cohort management of ungulates. *Basic and Applied Ecology* **17** (3), 252–261. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.11.006>
- West, Ch.P., Nelson, C.J., 2018. Managing grassland ecosystems. In: Collins, M. et al. (eds.), *Forages*, Vol. 1. Wiley, Hoboken, New Jersey, USA, 357–372.
- Zain, M., Adeel, M., Shakoore, N., Ahmad, M.A., Maqbool, S. et al., 2023. Organic phosphorous as an alternative to mineral phosphatic fertilizers. *Sustainable Agriculture Reviews* **58**, 49–67. https://doi.org/10.1007/978-3-031-16155-1_3

References

- Arinushkina, E.V., 1970. Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv [Soil chemical analysis guide]. Moscow State University, Moscow, USSR, 488 p. (In Russian).
- Adetunji, Ch.O., Olaniyan, O.T., Osemwegie, O.O., Dash, R., Varma A., 2022. Biotechnology of rumen microorganisms: recent advances. In: Mahajan, S., Varma, A. (eds.), *Animal manure, agricultural and biotechnological applications*. Springer Nature, Cham, Switzerland, 1–11. https://doi.org/10.1007/978-3-030-97291-2_1
- Ahlen, I., 1975. Winter habitats of moose and deer in relation to land use in Scandinavia. *Viltrevy* **9** (3), 45–192.
- Bakker, E.S., Olf, H., Boekhoff, M., Gleichman, J.M., Berendse, F., 2004. Impact of herbivores on nitrogen cycling contrasting effects of small and large species. *Oecologia* **138**, 91–101. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1402-5>

- Ball, J.P., Danell, K., Sunesson, P., 2000. Response of an herbivore community to increased food quality and quantity: an experiment with nitrogen fertilizer in a boreal forest. *Journal of Applied Ecology* **37**, 247–255.
- Barber, S.A., 1988. Biologicheskaya dostupnost pitatelnykh veshchestv v pochve [Soil nutrient bioavailability]. Agropromizdat, Moscow, USSR, 376 p. (In Russian).
- Barker, D.J., Collins, M., 2018. Forage fertilization and nutrient management. In: Collins, M. et al. (eds.), *Forages. Vol. 1*. Wiley, Hoboken, New Jersey, USA, 235–252.
- Barton, Ph.S., Bump, J.K., 2019. Carrion decomposition. In: Olea, P.P. et al (eds.), *Carrion ecology and management*. Springer Nature, Cham, Switzerland, 101–132.
- Bazilevich, N.I., Titlyanova, A.A., 2008. Bioticheskiy krugovorot na pyati kontinentakh: azot i zolnye elementy v prirodnykh nazemnykh ekosistemakh [Biotic cycle on five continents: nitrogen and ash elements in natural terrestrial ecosystems]. Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia, 381 p. (In Russian).
- Beznosikov, V.A., 2001. Balans i prevrashchenie azota udobrenii [Fertilizer nitrogen balance and conversion]. In: Zaidelman, F.R., Zaboeva, I.V. (eds), *Strukturno-funktsionalnaya organizatsiya pochv i pochvennogo pokrova Evropeiskogo Severo-Vostoka [Structural and functional organization of soils and soil cover in the European Northeast]*. Nauka, Saint-Petersburg, Russia, 163–178. (In Russian).
- Bowyer, R.T., Van Ballenberghe, V., Kie, J.G., 1997. The role of moose in landscape processes: effects of biogeography, population dynamics and predation. In: Bissonette, J.A. (ed.), *Wildlife and landscape ecology*. Springer-Verlag, New York, USA, 265–287.
- Budnichenko, N.I., Stelmakh, G.P., 1986. Razvitie napochvennogo pokrova v lesnykh fitotsenozakh pod vliyaniem mineralnykh udobrenii [Formation of ground vegetation cover in forest phytocenoses under the influence of mineral fertilizers]. *Zapovedniki Belorussii [Nature Reserves of Belarus]* **10**, 3–12. (In Russian).
- Christenson, L.M., Mithchell, M.J., Groffman, P.M., Lovett, G.M., 2010. Winter climate change implications for decomposition in northeastern forests: comparisons of sugar maple litter with herbivore fecal inputs. *Global Change Biology* **16**, 2589–2601. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02115.x>
- Cohen, R.D.H., 1980. Phosphorus in rangeland ruminant nutrition: a review. *Livestock Production Science* **7**, 25–37. [https://doi.org/10.1016/0301-6226\(80\)90046-9](https://doi.org/10.1016/0301-6226(80)90046-9)
- Cole, N.A., Defoor, P.J., Galyean, M.L., Duff, G.C., Gleghorn, J.F., 2006. Effects of phase-feeding of crude protein on performance, carcass characteristics, serum urea nitrogen concentrations, and manure nitrogen of finishing beef steers. *Journal of Animal Science* **84** (12), 3421–3432. <https://doi.org/10.2527/jas.2006-150>
- Crowder, L.W., 1985. Pasture management for optimum ruminant production. In: McDowell, L.R. (ed.), *Nutrition of grazing ruminants in warm climates*. Academic Press, Orlando, USA, 103–128.
- Dunin, V.F., Kozlo, P.G., 1992. Los v Belarusi: ekologiya i lesokhozyastvennoe znachenie [Moose in Belarus: ecology and forestry significance]. Nauka i tekhnika, Minsk, Belarus, 207 p. (In Russian).
- Edeh, I.G., Igwe, C.A., Ezeaku, P.I., 2013. Effects of rumen digesta on the physico-chemical properties of soil in Nsukka, Southeastern Nigeria. *Agro-Science. Journal of Tropical Agriculture, Food, Environment and Extension* **12** (3), 1–8.
- Edenius, L., 1993. Browsing by moose on Scots pine in relation to plant resource availability. *Ecology* **74** (8), 2261–2269.

- Eghball, B., 2000. Nitrogen mineralization from field-applied beef cattle feedlot manure or compost. *Soil Science Society of America Journal* **64**, 2024–2030. <https://doi.org/10.2136/sssaj2000.6462024x>
- Fedorets, N.G., Bakhmet, O.N., 2003. Ekologicheskie osobennosti transformatsii soedinenii ugleroda i azota v lesnykh pochvakh [Ecological features of the transformation of carbon and nitrogen compounds in forest soils]. Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia, 240 p. (In Russian).
- Fedorets, N.G., Solodovnikov, A.N., Moshkina, E.V., Presnukhin, Yu.V., Timofeeva, V.V., 2006. Pochvy khvoynykh i melkolistvennykh lesov [Soils of coniferous and small-leaved forests]. In: Fedorets, N.G. (ed.), *Raznoobrazie pochv i bioraznoobrazie v lesnykh ekosistemakh srednei taigi [Soil diversity and biodiversity in forest ecosystems of the middle taiga]*. Nauka, Moscow, Russia, 98–147. (In Russian).
- Ferraro, K.M., Welker, L., Ward, E.B., Schmitz, O.J., Bradford, M.A., 2023. Plant mycorrhizal associations mediate the zoogeochemical effects of calving subsidies by a forest ungulate. *Journal of Animal Ecology* **92** (12), 2280–2296. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.14002>
- Ferreira, P.A.A., Coronas, M.V., Dantas, M.K.L., Somavilla, A., Brunetto, G. et al., 2021. Repeated manure application for eleven years stimulates enzymatic activities and improves soil attributes in a typic hapludalf. *Agronomy* **11**, 2467. <https://doi.org/10.3390/agronomy11122467>
- Filonov, K.P., 1983. Los [Moose]. Lesnaya promyshlennost, Moscow, USSR, 246 p. (In Russian).
- Follett, R.F., 2008. Transformation and transport processes of nitrogen in agricultural systems. In: Hatfield, J.L., Follett, R.F. (eds.), *Nitrogen in the environment: sources, problems, and management*. Elsevier Inc, Netherlands, 19–50.
- Goulding, K., Powlson, D., Whitmore, A., Macdonald, A., 2013. Food security through better soil carbon management. In: Lal, R. et al. (eds.), *Ecosystem services and carbon sequestration in the biosphere*. Springer Science, Dordrecht, Germany, 63–78. https://doi.org/10.1007/978-94-007-6455-2_4
- Hiis, E.G., Vick, S.H.W., Molstad, L., Røsdal, K., Jonassen, K.R., Winiwarter, W., Bakken, L.R., 2024. Unlocking bacterial potential to reduce farmland N₂O emissions. *Nature* **630**, 421–428. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-07464-3>
- Hobbs, N.T., 1996. Modifications of ecosystems by ungulates. *Journal of Wildlife Management* **60** (4), 695–713.
- Jarvis, S.C., 2000. Soil–plant–animal interactions and impact on nitrogen and phosphorus cycling and recycling in grazed pasture. In: Lemaire, G. et al. (eds.), *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. CABI Publishing, Wallingford, UK, 317–337.
- Karpachevsky, L.O., 1977. Pestota pochvennogo pokrova v lesnom biogeotsenose [Variety of soil cover in forest biogeocenosis]. Moscow State University, Moscow, USSR, 312 p. (In Russian).
- Karpachevsky, L.O., 2005. Ekologicheskoe pochvovedenie [Ecological soil science]. GEOS, Moscow, Russia, 336 p. (In Russian).
- Katz, B.G., 2020. Nitrogen overload environmental degradation, ramifications, and economic costs. Wiley, Hoboken, New Jersey, USA, 251 p.
- Keeney, D.R., Hatfield, J.L., 2008. The nitrogen cycle, historical perspective, and current and potential future concerns. In: Hatfield, J.L., Follett, R.F. (eds.), *Nitrogen in the environment: sources, problems, and management*. Elsevier Inc, Netherlands, 1–18.

- Kharitonov, E.L., 2019. Eksperimentalno-prikladnaya fiziologiya pishchevareniya zhvachnykh zhivotnykh [Experimental and applied physiology of digestion in ruminants]. All-Russian Research Institute of Physiology, Biochemistry and Nutrition of Farm Animals, Borovsk, Russia, 446 p. (In Russian).
- Kochanov, N.E., Ivanova, G.M., Veber, A.E., Simakov, A.F., 1981. Obmen veshchestv u dikikh zhvachnykh zhivotnykh (severnye oleni i losi) [Metabolism in wild ruminants (reindeer and moose)]. Nauka, Leningrad, USSR, 192 p. (In Russian).
- Kolesnikov, V.V., Dvornikov, M.G., Zarubin, B.E., Kozlova, A.V., Kudryavtseva, A.A. et al., 2022. Sostoyanie resursov okhotnichikh zhivotnykh na territorii strany i osushchestvlenie kontrolya poluchaemykh dannykh pri sokhranении preemstvennosti s predshestvuyushchimi issledovaniyami [The state of game animal resources in the country and monitoring the data obtained while maintaining continuity with previous research]. All-Russian Research Institute of Hunting and Animal Husbandry, Kirov, Russia, 120 p. (In Russian).
- Kozlovsky, A.A., 1971. Lesnye okhotnichi ugodiya [Forest hunting grounds]. Lesnaya promyshchennost, Moscow, Russia, 159 c. (In Russian).
- Kudeyarov, V.N., Semenov, V.M., 1991. Problema nitratonakopleniya [Nitrate accumulation problem]. In: Kudeyarov, V.N. et al. (eds), *Eksperimentalnaya ekologiya [Experimental ecology]*. Nauka, Moscow, Russia, 105–133. (In Russian).
- Kulek, B., 2015. Nitrogen transformations in soils, agricultural plants and the atmosphere. *Sustainable Agriculture Reviews* 18, 1–44. https://doi.org/10.1007/978-3-319-21629-4_1
- Leroux, Sh.J., Wiersma, Y.F., Vander Wal, E., 2020. Herbivore impacts on carbon cycling in boreal forests. *Trends in Ecology & Evolution* 35 (11), 1001–1010. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.07.009>
- Lukina, N.V., Polyanskaya, L.M., Orlova, M.A., 2008. Pitatelny rezhim pochv severotaezhnykh lesov [Nutrient regime of soils in northern taiga forests]. Nauka, Moscow, Russia, 342 p. (In Russian).
- Lyabzina, S.N., Lavrukova, O.S., Prichodko, A.N., Azovsky, A.I., Popov, V.L., 2019. Entomokompleks trupov krupnykh zhivotnykh i osobennosti ikh razlozheniia na severe evropeiskoi chasti Rossii [Entomological complex of large animal corpses and the peculiarities of their decomposition in north of European Russia]. *Zoologicheskii Zhurnal [Zoological Journal]* 98 (6), 616–627. (In Russian). <https://doi.org/10.1134/S0044513419040093>
- Manush, S.G., 1971. Povyshenie kormovoi produktivnosti lesnykh okhotnichikh ugodii putem vneseniya v pochvu mineralnykh udobrenii [Increasing the forage productivity of forest hunting grounds by applying fertilizers into the soil]. *Trudy Zavidovskogo zapovedno-okhotnichiogo khozyastva [Proceedings of the Zavidovo Game Reserve]* 2, 183–205. (In Russian).
- Membrive, C.M.B., 2016. Anatomy and physiology of the rumen. In: Millen, D.D. et al. (eds.), *Rumenology*. Springer International Publishing, Cham, Switzerland, 1–38. https://doi.org/10.1007/978-3-319-30533-2_1
- McNeill, A., Unkovich, M., 2007. The nitrogen cycle in terrestrial ecosystems. In: Marschner, P., Rengel, Z. (eds.), *Nutrient cycling in terrestrial ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin –Heidelberg, Germany, 37–64. https://doi.org/10.1007/978-3-540-68027-7_2
- Nikitishen, V.I., 1984. Agrokhimicheskie osnovy effektivnogo primeneniya udobrenii v intensivnom zemledelii [Agrochemical basis for the effective use of fertilizers in intensive farming]. Nauka, Moscow, USSR, 214 p. (In Russian).

- Nikitishen, V.I., 2003. *Ekologo-agrokhimicheskie osnovy sbalansirovannogo primeneniya udobrenii v adaptivnom zemledelii* [Ecological and agrochemical foundations of balanced use of fertilizers in adaptive agriculture]. Nauka, Moscow, Russia, 182 p. (In Russian).
- Norris, A.B., Smith, W.B., 2020. Farming characteristics and manure management of small ruminant and cervid livestock. In: Waldrip, H.M. et al. Z. (eds.), *Animal manure: production, characteristics, environmental concerns, and management*. American Society of Agronomy Inc., Madison, Wisconsin, USA, 129–144. <https://doi.org/10.2134/asaspecpub67.c7>
- Orlov, A.Ya., 1991. *Pochvenno-ekologicheskie osnovy lesovodstva v yuzhnoi taige* [Soil-ecological foundations of forestry in the southern taiga]. Nauka, Moscow, Russia, 102 p. (In Russian).
- Pagliari, P.H., Laboski, C.A.M., 2012. Investigation of the inorganic and organic phosphorus forms in animal manure. *Journal of Environmental Quality* 41 (3), 901–910. <https://doi.org/doi:10.2134/jeq2011.0451>
- Pagliari, P.H., Wilson, M., Waldrip, H.M., He, Zh., 2020. Nitrogen and phosphorus characteristics of beef and dairy manure. In: Waldrip, H.M. et al. (eds.), *Animal manure: production, characteristics, environmental concerns, and management*. American Society of Agronomy Inc., Madison, Wisconsin, USA, 45–62. <https://doi.org/10.2134/asaspecpub67.c4>
- Pastor, J., Dewey, B., Naiman, R.J., McInnes, P.F., Cohen, Y., 1993. Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isle Royale National Park. *Ecology* 74 (2), 467–480. <https://doi.org/10.2307/1939308>
- Randall, G.W., Goss, M.J., 2008. Nitrate losses to surface water through subsurface, tile drainage. In: Hatfield, J.L., Follett, R.F. (eds.), *Nitrogen in the environment: sources, problems, and management*. Elsevier Inc, Netherlands, 145–175.
- Razgulin, S.M., 2022. *Tsykl azota v ekosistemakh yuzhnoi taigi evropeiskoi Rossii* [The nitrogen cycle in the ecosystems of the southern taiga of European Russia]. KMK Scientific Press Ltd, Moscow, Russia, 162 p. (In Russian).
- Remezov, N.P., Bykova, L.N., Smirnova, K.M., 1959. *Potreblenie i krugovorot azota i zolnykh elementov v lesakh evropeiskoi chasti SSSR* [Assimilation and cycle of nitrogen and ash elements in forests of the European part of the USSR.]. Moscow State University, Moscow, USSR, 284 p. (In Russian).
- Ritzenthaler, C.A., Maloney, C.E., Maran, A.M., Moore, E.A., Winters, A., Pelini, Sh.L., 2018. The feedback loop between aboveground herbivores and soil microbes via deposition processes. In: Ohgushi, T et al. (eds.), *Aboveground–belowground community ecology*. Springer Nature, Cham, Switzerland, 201–221. https://doi.org/10.1007/978-3-319-91614-9_9
- Sablina, T.B., 1970. *Evolutsiya pishchevaritelnoi sistemy oleni* [Evolution of the deer digestive system]. Nauka, Moscow, USSR, 248 p. (In Russian).
- Schlesinger, W.H., 2021. Some thoughts on the biogeochemical cycling of potassium in terrestrial ecosystems. *Biogeochemistry* 154, 427–432. <https://doi.org/10.1007/s10533-020-00704-4>
- Selva, N., Moleyn, M., Sebastian-Gonzalez, E., DeVault, T.L., Quaggiotto, M.M. et al., 2019. Vertebrate scavenging communities. In: Olema, P.P. (eds.), *Carrion ecology and management*. Springer Nature, Cham, Switzerland, 71–99. https://doi.org/10.1007/978-3-030-16501-7_4
- Semenov, B.M., 2020. *Funktsii ugleroda v mineralizatsionno-immobilizatsionnom oborote azota v pochve* [Functions of carbon in the mineralization–immobilization turnover of nitrogen in soil]. *Agrokhiimiya [Agrochemistry]* 6, 78–96. (In Russian).

- Semenov, V.M., Lebedeva, T.N., Zinyakova, N.B., Sokolov, D.A., Semenov, M.V., 2023. Eutrophication of arable soil: a comparative effect of mineral and organic fertilizers systems. *Eurasian Soil Science* **56** (1), 49–62.
- Shamrikova, E.V., 2013. *Kislotnost pochv taezhnoi i tundrovoi zon evropeiskogo severo-vostoka Rossii* [Acidity of soils in the taiga and tundra zones of the European North-East of Russia]. Nauka, Saint Petersburg, Russia, 157 p. (In Russian).
- Sharma, I., 2020. *Fertilizers and manures. Application, benefits and harmful effects*. Random Publications, New Delhi, India, 290 p.
- Smith, W.B., Wilson, M., Pagliari, P., 2020. Organomineral fertilizers and their application to field crops. In: Waldrip, H.M. et al. (eds.), *Animal manure: production, characteristics, environmental concerns, and management*. American Society of Agronomy Inc., Madison, Wisconsin, USA, 229–243. <https://doi.org/10.2134/asaspecpub67.c18>
- Sychev, V.G., 2019. *Sovremennoe sostoyanie plodorodiya pochv i osnovnye aspekty ego regulirovaniya* [The current state of soil fertility and the main aspects of its regulation]. Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia, 328 p. (In Russian).
- Swain, M., Leroux, Sh.J., Buchkowski, R., 2023. Strong above-ground impacts of a non-native ungulate do not cascade to impact below-ground functioning in a boreal ecosystem. *Journal of Animal Ecology* **92**(10), 2016–2027. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13993>
- Valdes-Correcher, E., Sitters, J., Wassen, M., Brion, N., Venterink, H.O., 2019. Herbivore dung quality affects plant community diversity. *Scientific Reports* **9**, 5675. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42249-z>
- Van Soest, P.J., 1994. *Nutritional ecology of ruminant*. Cornell University Press, Ithaca–London, USA, 476 p.
- Veber, A.E., Simakov, A.F., Chuvyurova, N.I., Chalyshev, A.V., Badlo, L.P., Kochan, T.I., Mochalov, N.I., 1992. *Fiziologiya pitaniya i obmen veshchestv losya* [Physiology of nutrition and metabolism of moose]. Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia, 123 p. (In Russian).
- Weddin, D.A., Russelle, M.P., 2020. Nutrient cycling in forage production systems. In: Moore, K.J. et al. (eds.), *Forages. Vol. 2*. Wiley, Chichester, UK, 215–225.
- Wam, H.K., Histøl, T., Nybakken, L., Solberg, E.J., Hjeljord, O., 2016. Transient nutritional peak in browse foliage after forest clearing advocates cohort management of ungulates. *Basic and Applied Ecology* **17** (3), 252–261. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.11.006>
- West, Ch.P., Nelson, C.J., 2018. Managing grassland ecosystems. In: Collins, M. et al. (eds.), *Forages, Vol. 1*. Wiley, Hoboken, New Jersey, USA, 357–372.
- Yazan, Yu.P., 1961. *Promysel losei na putyakh osenne-zimnei migratsii* [Moose hunting on the autumn-winter migration routes]. *Trudy Pechoro-Ilychskogo gosudarstvennogo zapovednika* [Proceedings of the Pechoro-Ilych State Reserve] **9**, 202–216. (In Russian).
- Zain, M., Adeel, M., Shakoore, N., Ahmad, M.A., Maqbool, S. et al., 2023. Organic phosphorous as an alternative to mineral phosphatic fertilizers. *Sustainable Agriculture Reviews* **58**, 49–67. https://doi.org/10.1007/978-3-031-16155-1_3