

ЕКОЛОГІЯ

УДК 591.044:597.552.51

О. М. ВОДЯНЦЬКИЙ, О. С. ПОТРОХОВ, О. Г. ЗІНЬКОВСЬКИЙ, Ю. М. ХУДІЯШ

Інститут гідробіології НАН України
пр-т. Героїв Сталінграду, 12, Київ, 04210

ВПЛИВ КОЛИВАНЬ ТЕМПЕРАТУРНОГО ТА КИСНЕВОГО РЕЖИМІВ ВОДОЙМИ НА ВМІСТ БІЛКІВ ТА ГЛІКОГЕНУ В ЕМБРІОНАХ КОРОПОВИХ РИБ

Встановлена інтенсивна утилізація глікогену та білків ембріонами білого товстолобика в процесі їх адаптації до впливу підвищеної температури. За виживанням та відсутністю значної кількості ембріонатів оптимальною температурою для проходження ембріогенезу цього виду є 28–29°C. Ембріони білого амура краще витримують значні підвищення температури води та зниження концентрації розчиненого кисню. Величини вмісту білків та глікогену в ембріонах більш стабільні в широкому діапазоні температур, а оптимальною температурою для розвитку є 29°C. З підвищенням температури води прискорюється ембріональний розвиток коропа, однак збільшується кількість аномальних зародків. За показниками вмісту білків та глікогену в зародках, за їх виживаністю та відсутністю значної кількості ембріонатів оптимальною температурою для ембріонального розвитку коропа є 25–26°C.

Ключові слова: ембріогенез, білки, глікоген, температурний та кисневий режим, білий амур, білий товстолобик, короп

Фізіологічний стан риб істотно залежить від температури навколишнього середовища [7]. Найбільш вразливі до дії негативних чинників ікра та личинки, оскільки їх системи захисту формуються і вони не мають можливості покинути ділянки водойм з несприятливими умовами та зони забруднення [10]. Нехарактерні температури, істотні зміни газового режиму викликають порушення поділу клітин, процесів диференціації органів та тканин, різноманітні ембріопатії та змінюють перебіг метаболічних процесів в ембріонах риб [9, 16, 17].

Основні поживні речовини, зокрема фосфопротеїди, ліпопротеїди, глікопротеїди, глікоген, фосфоліпіди, жирні кислоти, тригліцериди та ін., містяться у жовтковому мішку. Частина його компонентів має ендогенне походження, а інша – екзогенне [8, 18, 19]. На відміну від інших хребетних тварин у переважній більшості видів риб наявне широке використання катаболізму білків у стресових чи несприятливих обставинах як основного джерела енергії та відповідно ресинтез та відновлення білкових ресурсів при нормалізації умов існування [4, 5, 6].

Рівень енергетичного обміну визначає нормальне функціонування організму і його здатність адаптуватися до постійно змінних умов навколишнього середовища [3, 6]. Основоположними процесами утворення енергії АТФ у вищих тварин є два метаболічних шляхи: аеробний шлях синтезу АТФ і анаеробний – гліколіз [1, 14, 15].

Завдяки регуляції обміну енергетичних ресурсів забезпечується термінова адаптація. Причому в цих процесах приймає участь нейрогуморальна, імунна, ферментна регуляторні системи організму [11, 13], однак ці системи у ембріонів риб недосконалі.

Отже, вивчення впливу абіотичних чинників на ранні етапи розвитку риб є необхідною умовою для обґрунтування безпечних рівнів змін у навколишньому середовищі, особливо за змінами клімату, та розробці прогнозів по відтворенню риб за цих умов.

Матеріал і методи досліджень

Дослідження проводилися на Білоцерківській експериментальній гідробіологічній станції Інституту гідробіології НАН України впродовж 2015–2016 років. Біологічним матеріалом були ікра та ембріони коропа (*Cyprinus carpio* L.), білого амура (*Ctenopharyngodon idella* Val.) та білого товстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.).

Нами були відібрані три водойми (ставки), які через особливості свого розташування та ступеню затінення відрізнялися за температурним, а завдяки цьому, і кисневим режимом. Температуру води вимірювали ртутним термометром впродовж доби о 4.00, 12.00 та 20.00 год. і по мірі проходження ембріональних стадій розвитку риб. Вміст розчиненого кисню вимірювали о четвертій годині ранку методом Вінклера [18]. Всі дослідні водойми наповнювалися водою з р. Рось. Ця вода характеризується такими гідрохімічними показниками: O_2 – 8,4–9,7 мг/дм³; рН – 8,3; твердість – 6,1 мг-екв./дм³; Ca^{2+} – 66,13 мг/дм³; Mg^{2+} – 34,02 мг/дм³; Cl^- – 30,13 мг/дм³; NH_4^+ – 0,277 мг N/дм³; NO_2^- – 0,006 мг N/дм³; NO_3^- – 0,080 мг N/дм³; PO_4^{3-} – 0,062 мг P/дм³; ПО – 8,0 мг O/дм³; БО – 18,48 мг O/дм³.

Експерименти проводилися впродовж травня-червня, в той час, коли у природних водоймах відбувається нерест риб. Штучно запліднена ікра піддослідних риб розміщувалася в сітчастих контейнерах у водоймі та підлягала дії всього комплексу екологічних умов водного середовища.

Вміст глікогену (мг/г) визначали – за допомогою антронового реагенту, вміст загальних білків (мг/г) за Лоурі і співавт. [2]. Отримані дані оброблені статистично за допомогою програми Statistica 5.5.

Результати досліджень та їх обговорення

Відомо, що швидкість використання ембріонами риб енергоємних сполук жовткового мішка істотно залежить як від температури оточуючого середовища, так і фізіологічного стану організму [3, 18].

Як показали результати досліджень, під час ембріогенезу білого товстолобика на стадії гастрюляції вміст білка не коливався в значних межах за температурою від 23 до 31°C. Найбільший вміст білка спостерігався при температурі води 29°C (3,34 мг/г) (рис. 1). Проте, по мірі розвитку ембріонів на стадії очні бокали помічено перші наслідки впливу температури оточуючого середовища. З підвищенням температури води рівень білка в ембріонах різко падає з 4,11 мг/г (при 23°C) до 1,69 мг/г (при 33°C) (рис. 2).

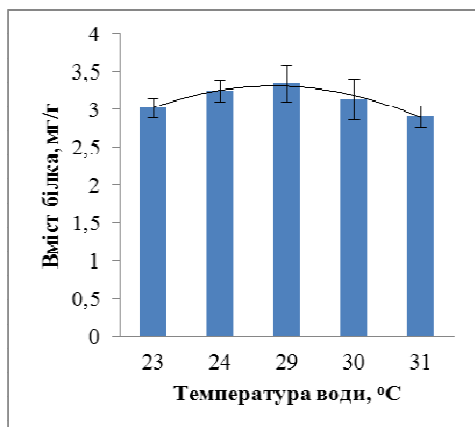


Рис. 1. Вміст білків в ембріонах білого товстолобика на стадії кінець гастрюляції

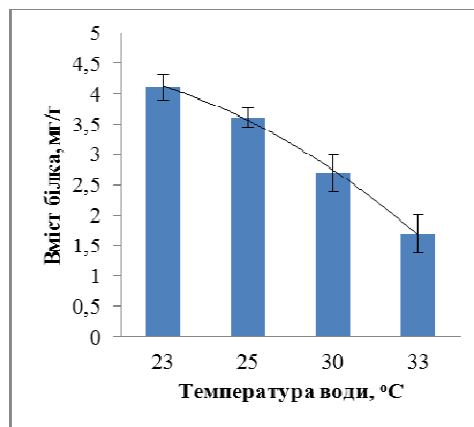


Рис. 2. Вміст білків в ембріонах білого товстолобика на стадії очні бокали.

Вміст глікогену у ембріонів білого товстолобика змінюються так само як і білків (рис. 3, 4). З підвищенням температури на стадії закінчення гастрюляції вміст глікогену в ембріонах зростає з 4,32 мг/г при 23°C до 4,67 мг/г при 30,0°C. На стадії очні бокали спостерігалась зворотна залежність, з підвищенням температури вміст глікогену різко падає з 3,33 мг/г при 23°C до 1,54 мг/г при 32°C.

Ембріони білого товстолобика витрачають значну кількість енергії для пристосування до збільшення температури, про що свідчить зменшення вмісту як білків, так і глікогену. На стадії очні бокали ця тенденція більш яскраво виражена, а ембріони на пізніх етапах розвитку більш вразливі до дії змін абіотичних чинників водного середовища, ніж на ранніх стадіях ембріогенезу. Також при зростанні температури води вище 31°C спостерігалось зменшення концентрації кисню у воді до 4,0–4,7 мг O₂/дм³, що, в свою чергу, спричинило кардинальну перебудову метаболізму ембріонів. Вірогідно вони починають використовувати гліколіз для енергетичного забезпечення. За результатами досліджень можна стверджувати, що оптимальною температурою для ембріонального розвитку білого товстолобика є 28–29°C. Це підтверджується низьким рівнем аномального розвитку зародків.

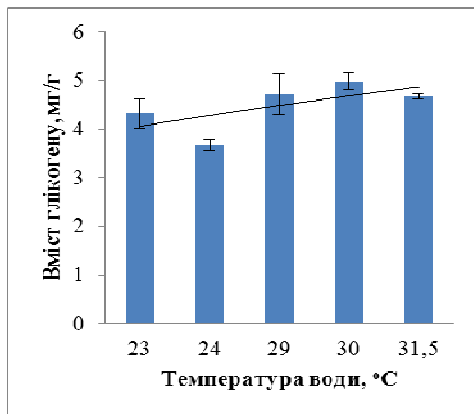


Рис. 3. Вміст глікогену в ембріонах білого товстолобика на стадії кінець гастрюляції.

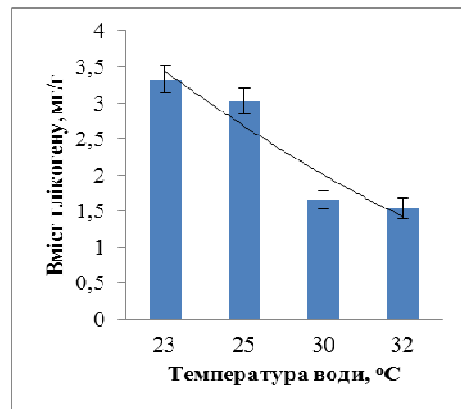


Рис. 4. Вміст глікогену в ембріонах білого товстолобика на стадії очні бокали.

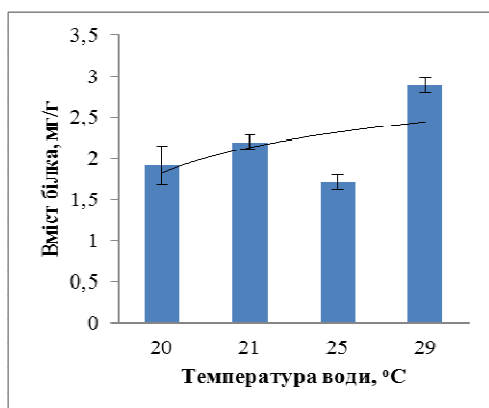


Рис. 5. Вміст білків в ембріонах білого амура на стадії кінець гастрюляції.

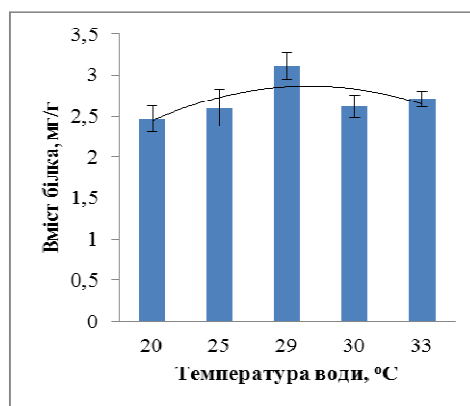


Рис. 6. Вміст білків в ембріонах білого амура на стадії очні бокали.

Також нами були досліджені й ембріони білого амура. На стадії кінець гастрюляції вміст білків в його ембріонах при 29°C був в 1,5 рази більшим, ніж при 20°C (рис. 5). Це свідчить про

менш значні витрати білка за вищої температури, тобто про кращі умови існування зародків. На стадії очні бокали при температурі 29°C помічено максимальний вміст білків – 3,11 мг/г (рис. 6).

В ембріонах білого амура відмічається хвилеподібний характер змін вмісту глікогену (рис. 7). Максимальні значення глікогену спостерігали при мінімальній та максимальній температурі – 5 мг/г (20°C) та 4,31 мг/г (29°C), а в середньому діапазоні температури (21–25°C) значення глікогену було в межах 3,27–3,64 мг/г.

На стадії очні бокали знову спостерігали пряму залежність між цими показниками – зі збільшенням температури вміст глікогену зростає (рис. 8).

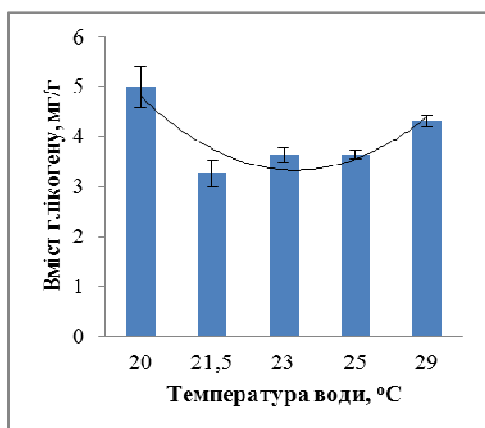


Рис. 7. Вміст глікогену в ембріонах білого амура на стадії кінець гастрულляції.

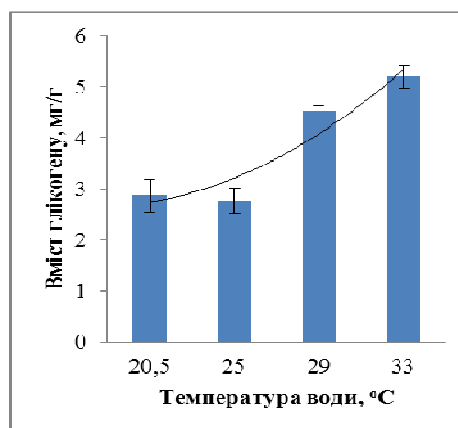


Рис. 8. Вміст глікогену в ембріонах білого амура на стадії очні бокали.

Так, при температурі 33°C цей показник був вищим в 1,8 рази, ніж при 20,5°C, що може свідчити про видову специфічність вуглеводного обміну ембріонів білого амура. Ймовірно, в зародках закладені значні адаптивні можливості, енергетичні ресурси використовуються в меншій мірі навіть при високій температурі (33°C), але за умов достатнього насичення води розчинним киснем (6,5–7,4 мг O₂/дм³). Очевидно, що температура води 29°C є найбільш оптимальною під час проходження ембріогенезу білого амура.

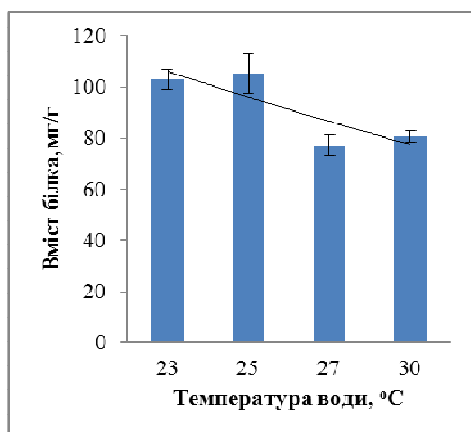


Рис. 9. Вміст білків в ембріонах коропа на стадії відділення хвоста.

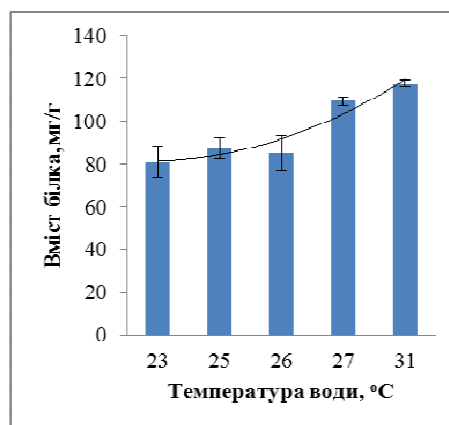


Рис. 10. Вміст білків в ембріонах коропа на стадії пігментація очей.

Для ембріонів коропа характерним є те, що на початкових стадіях ембріогенезу (кінець гаструлляції, початок відділення хвостового стебла) помітне різке зменшення кількості

загального білка по мірі підвищення температури води. Найвищий вміст білків був помічений при 25°C (105,29 мг/г), а при 30°C він був на 24,5% меншим (рис. 9).

На пізніх стадіях розвитку ембріонів коропа, помітна подібна залежність – найвищий вміст білків спостерігався при температурі 25–26°C – 96,67 мг/г, при підвищенні чи при зниженні температури води вміст білків знижується (рис. 10).

Це може свідчити про те, що температура в діапазоні 25–26°C є оптимальною для синтезу нових білків, які використовуються для адаптації організму.

На початкових стадіях розвитку ембріонів коропа рівень глікогену коливається в доволі вузьких межах. При чому найвищий його вміст встановлений при температурі 21°C – 37,5 мг/г, при 30°C цей показник був менше на 9,5% (рис. 11). Також не спостерігали різких коливань і на більш пізніх стадіях розвитку зародків (рис. 12). Це свідчить про те, що ембріони коропа цілком нормально розвивались в усьому діапазоні дослідженої температури. Проте, найоптимальнішою температурою є 25–26°C. З подальшим її підвищенням до 30°C і більше був помічений висока кількість аномалій ембріонального розвитку, що пояснюється підвищенням загальної швидкості метаболічних процесів та неспроможністю ембріонами вчасно і в достатній кількості синтезувати необхідні білки й глікоген. Нестача цих сполук на конкретній стадії розвитку й спричиняє утворення аномалій.

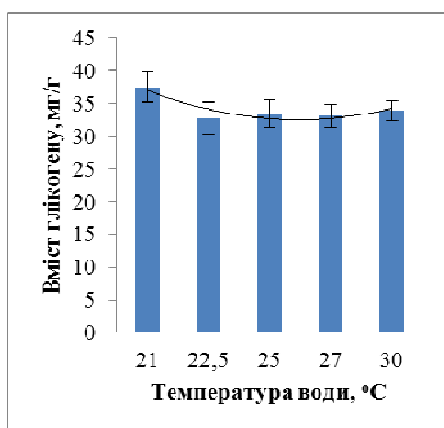


Рис. 11. Вміст глікогену в ембріонах коропа на стадії відділення хвоста.

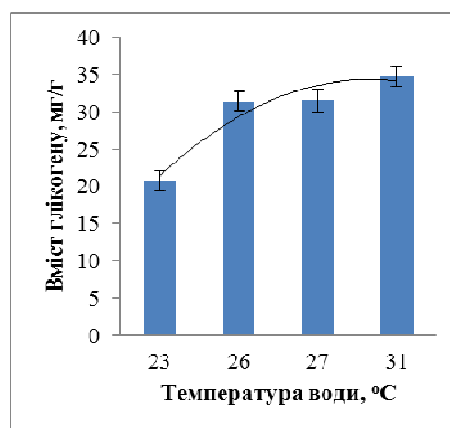


Рис. 12. Вміст глікогену в ембріонах коропа на стадії пігментація очей.

Висновки

Ембріони білого товстолобика більш чутливо реагують на підвищення температури води, ніж ембріони білого амура та коропа. При підвищенні температури з 23°C до 32°C на стадії очних бокалів зменшується вміст глікогену та білків в 2,2 та в 2,4 разів відповідно. Це свідчить про інтенсивну утилізацію цих енергоємних сполук в процесі адаптації ембріонів за підвищення температури. Крім того, при проходженні ембріонального розвитку білого товстолобика в умовах температури більш 31°C спостерігалось зменшення концентрації розчиненого кисню до 4,0–4,7 мг O₂/дм³. Разом з тим, за виживаністю та відсутністю значної кількості ембріопатів оптимальною температурою для проходження ембріогенезу білого товстолобика є 28–29°C за умов достатнього вмісту кисню у воді (вище за 5,0 мг O₂/дм³).

Ембріони білого амура краще, порівняно з ембріонами білого товстолобика, витримують значні підвищення температури води та зниження вмісту розчиненого кисню. Величини вмісту білків та глікогену більш стабільні в широкому діапазоні температур. Ембріони білого амура в процесі розвитку при 33°C та за умов високого насичення води киснем (6,5–7,4 мгO₂/дм³) почували себе в межах норми без появи значної кількості аномальних зародків. Встановлено, що за високим показником вмісту білка та глікогену в ембріонах температура води 29°C є найбільш сприятливою для цього виду риб.

При підвищенні температури води з 23°C до 31°C прискорюється проходження стадій розвитку ембріонів коропа та зростає кількість його аномальних зародків. За показниками вмісту білків та глікогену в ембріонах коропа, за їх виживаністю та відсутністю значної кількості ембріопатів, оптимальною температурою для ембріонального його розвитку є 25-26°C.

1. *Албертс Б.* Молекулярная биология клетки. 2-е изд. / Б. Албертс, Д. Брей, Д. Льюис и др. — М.: Мир, 1994. — Т. 1. — 465 с.
2. *Асатиани В. С.* Новые методы биохимической фотометрии / В. С. Асатиани. — М.: Наука, 1965. — 544 с.
3. *Бретт Дж.Р.,* Физиологическая энергетика / Дж. Р. Бретт, Т. Гроувс // Биоэнергетика и рост рыб. — М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1983. — 408 с.
4. *Бузлама В. С.* Методическое пособие по изучению процессов перекисного окисления липидов и состояние антиоксидантной системы защиты организма у животных / В. С. Бузлама. — Воронеж, 1997. — 415 с.
5. *Гилберт С.* Биология развития. / С. Гилберт. — М.: Мир, 1993. — Т. 1. — 228 с.
6. *Мещерякова О. В.* Сравнительная энзиматическая оценка углеводного обмена окуней *Perca fluviatilis* L. из водоемов с различным уровнем содержания гуминовых кислот / О.В. Мещерякова, А. Груздев, Н.Н. Немова // Известия РАН. Сер. биологическая. — 2004. — № 1. — С. 21—26.
7. *Немова Н. Н.* Биохимическая индикация состояния рыб / Н. Немова, Р. Высоцкая. — М.: Наука, 2004. — 215 с.
8. *Немова Н. Н.* Особенности динамики липидов в раннем развитии атлантического лосося *Salmo salar* L. / Н. Немова, З. Нефедова, С.Мурзина // Труды Карельского научного центра РАН. — 2014. — № 5. — С. 44—52.
9. *Романенко В.Д.* Основы гидроэкологии. / В.Д. Романенко. — К.: Генеза, 2004. — 664 с.
10. *Шатуновский М.И.* Эколого-физиологические подходы к периодизации онтогенеза рыб / М. Шатуновский // Экологические проблемы онтогенеза рыб: физиолого-биохимические аспекты. — М.: Изд-во МГУ, 2001. — С. 13—19.
11. *Allen R. G.* Oxidative stress and gene regulation / R.G. Allen, M. Tresini // Free Radikal Biol. Med.: B. — 2000. — Vol. 28. — № 3. — P. 463—499.
12. *Culbertson C. H.* A comparison of methods for the determination of dissolved oxygen in seawater / C.H. Culbertson, G. Knapp, R. Williams, F. Zemlyak. — WHP Office report. — WHPO—91—2, February 1991. [Updated 8/99].
13. *Drazen J. C.* Depth-related trends in metabolism of benthic and benthopelagic deep-sea fishes / J.C. Drazen, B. Seibel. — Limnol. Oceanogr. — 2007. — Vol. 52. — P. 306—316.
14. *Goolish E. M.* Aerobic and anaerobic scaling in fish / E.M. Goolish // Biological Reviews. — 1991. — Vol. 66. — P. 33—56.
15. *Guderley H.* Locomotor performance and muscle metabolic capacities: impact of temperature and energetic status / H. Guderley // Comp. Biochem. Physiol. B. Biochem. Mol. Biol. — 2004. — Vol. 139. — P. 371—382.
16. *Hochachka P. W.* Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution. / P.W. Hochachka. — Oxford: Oxford University Press, 2002. — 356 p.
17. *Janauer G. A.* Aquatic Vegetation in River Floodplains: Climate Change Effects, River Restoration and Ecohydrology Aspects / G.A. Janauer // Climate Change. Inferences from Paleoclimate and Regional Aspectsp. — New York: Springir, 2012. — P. 149—156.
18. *Kamler E.* Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective / E. Kamler // Reviews in Fish Biol. And Fisheries.— 2002. — Vol. 12. — P. 79—103.
19. *Killian J. A.* The «double life» of membrane lipids / J. Killian, G. Van Meer // EMBO. — 2001. — Vol. 21. — P. 91—95.

А. Водяницкий, А. Потрохов, О. Зиньковский, Ю. Худияш

Институт гидробиологии НАН Украины

ВЛИЯНИЕ КОЛЕБАНИЙ ТЕМПЕРАТУРНОГО И КИСЛОРОДНОГО РЕЖИМА ВОДОЕМОВ НА СОДЕРЖАНИЕ БЕЛКА И ГЛИКОГЕНА В ЭМБРИОНАХ КАРПОВЫХ РЫБ

Установлена интенсивная утилизация гликогена и белка эмбрионами белого толстолобика в процессе их адаптации к влияниям повышенной температуры. По выживаемости и отсутствию большого числа уродств, оптимальной температурой для прохождения эмбриогенеза этого вида, является 28–29°C. Эмбрионы белого амура лучше выдерживают повышение температуры воды и снижение концентрации растворенного кислорода. Показатели количества белка и

гликогена в эмбрионах более стабильны в широком диапазоне температур, а оптимальной температурой для развития является 29°C. При повышении температуры воды, ускоряется эмбриональное развитие карпа, но при этом увеличивается количество аномальных эмбрионов. По показателям содержания белка и гликогена в эмбрионах, жизнестойкости и отсутствием большого количества аномалий оптимальной температурой для развития карпа является 25–26°C.

Ключевые слова: эмбриогенез, белки, гликоген, температурный и кислородный режим, белый амур, белый толстолобик, карп

A. Vodianitskyi, A. Potrokhov, O. Zinkovskyi, Yu. Hudiyash

Institute of Hydrobiology of the NAofSci of Ukraine

EFFECTS OF FLUCTUATIONS IN TEMPERATURE AND OXYGEN REGIME RESERVOIRS ON THE PROTEIN AND GLYCOGEN OF CARP FISH EMBRYOS

The study reveals intensive utilization of glycogen and protein by white carp embryos in the process of adaptation to the effects of high temperatures. White carp embryos spend a significant amount of energy to adapt to increased temperatures, as evidenced by the reduction of a protein and glycogen. At the stage of eye-glasses, this trend is more pronounced and embryos at later stages of development are more vulnerable to the action of abiotic factors change in water environment than in the early stages of embryogenesis. Also, the water temperature rise above 31°C leads to the decrease of oxygen concentration to 4.0-4.7 mg/dm³, which in turn causes a drastic change of the metabolism of embryos. They are likely to use glycolysis to maintain energy balance. To survive and avoid embryopathy the optimum temperature to undergo embryogenesis of this type is 28-29°C.

Grass carp embryos withstand significant rise of water temperature and reduce the concentration of dissolved oxygen. The findings of the analysis prove that embryos are more stable over a wide temperature range. At the stage end of Gastrulation protein content in its embryos at 29°C was 1.5 times higher than at 20°C. This demonstrates a significant loss of protein at a higher temperature, conditions the most favourable for the existence of germs. At the stage of eye-glasses at a temperature of 29°C maximum protein content of 3.11 mg/g is observed. Grass carp embryos show considerable variation of glycogen content. The maximum value of glycogen is observed at the minimum and maximum temperature – 5 mg/g (20°C) and 4.31 mg/g (29°C) and the average range of temperature (21-25°C) glycogen values were within 3.27-3.64 mg/g. At the stage of eye-glasses a direct relationship between these indicators is established – the rise of temperature increases the amount of glycogen. Thus, at a temperature of 33°C, this indicator was 1.8 times higher than at 20.5°C. This may indicate a specific character of carbohydrate metabolism typical of grass carp embryos. Embryos may also be characterized by considerable adaptive capacity, when energy resources are used to a lesser extent even at high temperature (33°C), but only possible under conditions of sufficient oxygen saturation (6.5-7.4 mg/dm³). Obviously, 29°C is the best water temperature over the period of grass carp embryogenesis.

The temperature of water facilitates the embryonic development of carp, however, it may lead to the increased number of abnormal embryos. It is characteristic of carp embryos that the early stages of embryogenesis are marked by a dramatic decrease of total protein as temperature drops. The highest protein content was noticed at 25°C (105.29 mg/g), and at 30°C it was 24.5% lower. The later stages of embryo development demonstrate such a correlation – the highest protein content was observed at a temperature of 25-26°C – 96.67 mg/g, an increase or drop in water temperature decreases protein. This may indicate that the temperature range of 25-26°C is optimal for the synthesis of new proteins used as a building material.. In the initial stages of embryo development the level of glycogen fluctuates slightly. Moreover, the highest content is set at 21°C – 37.5 mg/g at 30°C, the number was less than 9.5%. Also, the experiment shows no sharp fluctuations in the later stages of embryo development. It is to prove a healthy development of embryos under the entire range of investigated temperatures. However, its subsequent increase to 30°C or more led to the increased number of anomalies in embryonic development. This is due to the increase of the metabolic rate and sufficient quantities to synthesize proteins and glycogen. The lack of these compounds on a particular

stage of development causes the formation of anomalies. In conclusion, in terms of protein and glycogen the optimum temperature for embryonic development of carp is 25-26°C.

Key words: embryogenesis, proteins, glycogen, temperature and oxygen regime, carp, white carp, grass carp

Рекомендує до друку

Надійшла 26.10.2016

В. В. Грубінко

УДК 631.421+622.882

Г. А. ЗАДОРЖНАЯ

Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара
пр-т. Гагарина, 72, Днепр, 40010

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ ТЕХНОЗЕМОВ: ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД

Исследована динамика пространственной неоднородности дерново-литогенной почвы на серо-зеленой глине по показателям твердости. Проведен экоморфический анализ растительности экспериментального участка. Путем неметрического многомерного шкалирования осуществлена ординация данных твердости почвы. Применен трехмерный вариант многомерного шкалирования. Взаимосвязь варьирования твердости почвы и факторов окружающей среды установлена при использовании фитоиндикационных шкал. С помощью техники пространственного анализа данных (PCNM) выделены элементы пространственной автокорреляции данных твердости почвы и определены процессы, лежащие в основе ее формирования.

Ключевые слова: твердость почвы, фитоиндикация, многомерное шкалирование

За последнее десятилетие объемы рекультивации техногенных ландшафтов по сравнению с нарушением земель сократились более чем в 2 раза, а ежегодные темпы восстановления нарушенных территорий снизились в 4,1 раза [27]. Общая площадь земель, нарушенных в результате добычи полезных ископаемых открытым способом и занятых под промышленные отходы в Украине достигает 270 тыс. га. До горных разработок они представляли собой плодородные черноземы, характерные для нашей климатической зоны. На данный момент – это почво-грунты на основе глин, вынесенных на дневную поверхность с разных глубин, затронутые почвообразовательным процессом в разной степени. Их хозяйственная пригодность, восстановление производительности, реконструкция, создание на месте "промышленных пустынь" новых культурных ландшафтов является предметом живой дискуссии в научном сообществе [3, 18, 27].

Рекультивационные почвы обладают высокой степенью неоднородности свойств [2, 8, 11]. Существование закономерной неоднородности почв на небольших пространствах является доказательством множественности строения и свойств почв и следствием разнонаправленного действия факторов почвообразования и особенно сложных и противоречивых взаимосвязей почвенного тела с растительностью и климатом [13, 22, 26, 32]. Наблюдаемая пространственная гетерогенность является результатом дополняющих друг друга причин экологического, биологического и исторического характера и проявляется на различных масштабных уровнях [45, 53]. Неоднородность почв в вертикальном направлении обусловлена удалением от поверхности и интенсивностью почвообразовательного процесса. Горизонтальную пространственную гетерогенность свойств почв связывают с мозаичностью строения биогеоценозов [1, 12]. Границы между элементарными единицами этой мозаики проводят по критерию смены растений-доминантов. На примерах почв бореальных лесов