

Рельеф как фактор формирования экологических условий и экосистем

Экологическая роль рельефа зависит от общей структуры рельефа, от высоты, от степени крутизны, длины склона и экспозиции склона.

С высотой уменьшается плотность воздуха, давление, температура и влажность.

7.1. Теплота и абсолютная температура

ТЕПЛОТА — кинетическая часть внутренней энергии вещества, определяемая интенсивным хаотическим движением молекул и атомов, из которых это вещество состоит. Мерой интенсивности движения молекул является температура. **Температура это средняя мера одномоментного измерения количества тепловой энергии передаваемой многими частицами вещества.** Физиологическое ощущение теплоты передается суммарным воздействием отдельных частиц как носителей кинетической энергии. Чем больше плотность частиц воздействующих на единицу площади нашего тела при одной и той же кинетической энергии, тем больше ощущения нагрева. С высотой удельная плотность воздуха (количества частиц в единице объема) уменьшается, соответственно уменьшается и нагрев тела. Градусная шкала температур при этом всегда условная, относительно принятого нуля. По шкале Цельсия за нуль принята температура таяния льда при нормальном атмосферном давлении. Температура, отсчитываемая от абсолютного нуля по шкале Кельвина, называется абсолютной температурой. За нуль Кельвинов (К) принята температура, при которой прекращается тепловое передвижение молекул, она составляет -273° по шкале Цельсия ($^{\circ}\text{C}$). Если известна температура воздуха t по шкале Цельсия, то абсолютную температуру можно найти по формуле:

$$T=t+T_0,$$

где $T_0=-273\text{K}$;

t - температура воздуха по шкале Цельсия.

Зная температуру воздуха у земли по шкале Цельсия, можно найти температуру воздуха на различных высотах по формуле:

$$T=273\text{K}+t-6,5H,$$

где T - температура на высоте H , K t - температура воздуха у земли, $^{\circ}\text{C}$;

H - высота, км.

Повышение уровня местности на каждые 100 м в тропосфере сопровождается уменьшением температуры воздуха примерно на $0,5^{\circ}\text{C}$.

Изменяются также **влажность воздуха и инсоляция**. В горах наблюдается поясное распределение климата и растительности, в известной степени аналогичное широтно-зональному. У подножья господствуют типы растительности, характерные для данной географической зоны, выше они последовательно сменяются более холодостойкими.

7.2. Давление воздуха

Атмосферное давление объясняется тем, что воздух подобно всем другим веществам обладает массой и взаимодействуя с массой Земли приобретает вес, пропорциональный своей плотности. Давление - это сила, действующая на единицу площади перпендикулярно к ней. Всякое тело, находящееся в неподвижном воздухе, испытывает со стороны последнего давление, одинаковое со всех сторон (закон Паскаля).

За единицу давления принята техническая атмосфера (атм.) - давление, равное одному килограмму силы на один квадратный сантиметр ($\text{кгс}/\text{см}^2$). Давление обозначается буквой P , на уровне моря - P_0 .

По международной системе СИ давление измеряется в Паскалях, т. е. ньютонах на квадратный метр ($\text{Н}/\text{м}^2$).

Барометрическое давление - это давление, измеренное в миллиметрах ртутного столба (мм рт. ст.). Обозначается буквой B , на уровне моря - B_0 .

Стандартным барометрическим давлением называется давление на уровне моря в мм рт. ст. Оно в зависимости от температуры и влажности колеблется от 700 до 800 мм рт. ст. и в среднем равно 760 мм. рт. ст.

Давление в $1 \text{ кгс}/\text{см}^2$ равнозначно столбу ртути высотой 735,6 мм и **называется технической атмосферой**.

7.3. Плотность воздуха

Плотность воздуха - это количество воздуха, содержащегося в 1 м^3 объема. В физике существует понятие двух видов плотности - весовая (удельный вес) и массовая.

Вес воздуха G - величина непостоянная и изменяется в зависимости от географической широты и силы инерции, возникающей от вращения Земли вокруг своей оси. На полюсах вес воздуха на 5% больше, чем на экваторе.

Установлено, что 1 м^3 воздуха при стандартных атмосферных условиях (барометрическое давление 760 мм рт. ст., $t=+15^{\circ}\text{C}$) весит 1,225 кгс, следовательно, весовая плотность (удельный вес) 1 м^3 объема воздуха в этом случае равна $=1,225 \text{ кгс}/\text{м}^3$.

Массовая плотность воздуха - это масса воздуха в объеме 1 м³. Обозначается греческой буквой ρ . Масса единицы объема тела - величина постоянная. За эталон единицы массы принята масса гири из иридиевой платины, хранящейся в Международной палате мер и весов в Париже.

Согласно закону Бойля-Мариотта плотность воздуха будет тем больше, чем больше давление, а согласно закону Гей-Люссака плотность воздуха тем больше, чем меньше температура воздуха. Объединив эти два закона для определения зависимости между плотностью, давлением и температурой воздуха, получим уравнение состояния газа (закон Бойля-Мариотта - Гей-Люссака)

$$Pv=RT,$$

где P - давление, кгс/м²;

v - удельный объем, м³/кг;

R - газовая постоянная, кгс м/кг град или Дж/кгК (для воздуха равная 27,3).

Таким образом, можно сделать заключение, что чем выше давление и ниже температура, тем больше плотность воздуха. Поэтому наибольшая плотность воздуха зимой в морозную погоду, а наименьшая летом в теплую погоду. Также следует заметить, что плотность влажного воздуха меньше, чем сухого (при одних и тех же условиях). Поэтому иногда учитывают и влажность, вводя при этом в расчеты соответствующие изменения.

С высотой плотность воздуха падает, так как давление в большей степени падает, чем понижается температура воздуха. В стратосфере (примерно с высоты 11 км и до 32 км) температура почти постоянна, и поэтому плотность воздуха падает пропорционально уменьшению давления. Давление падает потому что падает массовая плотность атмосферы как следствие общего закона гравитационной дифференциации.

7.4. Физика изменения теплового баланса с высотой. Величина солнечной радиации (инсоляции) с высотой увеличивается примерно на 10% на каждый 1км. Однако это происходит за счет увеличения лишь доли холодных ультрафиолетовых лучей, так как ниже они фильтруются атмосферой, а вот парниковый тепловой эффект снижается за счет снижения с высотой плотности атмосферы и уменьшения количества водяных паров и пыли. Кроме того, земная поверхность нагревается больше, чем прилегающий воздух. В результате температура воздуха в

тропосфере с высотой падает. При этом вертикальный температурный градиент в сотни раз превышает горизонтальный (широтный), так что на протяжении нескольких километров по вертикали можно наблюдать ландшафтные изменения, равноценные перемещению в тысячи км с экватора в более высокие широты.

Изменения влажности в горах с высотой

Условия увлажнения также существенно изменяются по мере подъема в горы, но характер этих изменений по своей направленности и интенсивности более сложный, чем при смене широтных зон.

Барьерный эффект. Выпадение осадков в горах в большей мере обязано барьерному эффекту рельефа. У наветренных склонов горных хребтов происходит восходящее движение воздушных масс. В связи со снижением температуры с высотой усиливается конденсация влаги и количество осадков начинает возрастать, хотя лишь до известного предела.

Высотный уровень максимума выпадения осадков меняется в зависимости от широтной и секторной принадлежности. Обычно в сухих областях он выше, чем во влажных. Так, в Альпах он расположен на высоте около 2000 м, на Кавказе около 2400м, в Тянь-Шане около 3000м.

Поскольку выпадение осадков в горах связано с накоплением и восхождением воздушных масс перед склонами хребтов, то наветренные склоны могут получать влаги во много раз больше, чем подветренные. При этом распределение осадков в горах характеризуется исключительной пестротой в зависимости от орографических особенностей местности. Абсолютная высота, при этом, играет подчиненную роль.

Роль экспозиция склонов в формировании ландшафтов

Наряду с высотой и расчлененностью рельефа еще одним фактором

ландшафтной дифференциации служит *экспозиция склонов*. Различаются два типа экспозиции - солярная (инсоляционная), и ветровая, или циркуляционная. Первая означает ориентировку склонов по странам света (и соответственно к солнечному освещению) вторая - по отношению к воздушным потокам.

От солярной экспозиции напрямую зависит тепловой, а косвенно и водный режим склонов. Инсоляционные склоны (те которые обращены к солнцу), прогреваются сильнее, и испарение на них протекает более интенсивно, следовательно, при прочих равных условиях они должны быть и суше. На этих склонах границы высотных поясов обычно сдвинуты вверх. Контрасты между противоположными солярными экспозициями особенно хорошо заметны в горах, расположенных на стыке ландшафтных зон. Так, на юге Забайкалья северные склоны часто покрыты лесом, тогда как южные (солнопеки) - степью. *Влияние солярной экспозиции сильнее сказывается в умеренных широтах, чем в полярных и тропических, при этом не только в горах, но и на равнине.* В наших краях весной на склонах южной экспозиции оврагов или балок раньше сходит снег, а летом здесь раньше выгорает трава. Да и характер растительности может быть разным. На инсоляционном склоне она типично степная, а на противоположном растут кустарники, деревья (фото Н. Кисляй). Плотность растительного покрова также слабее на склоне южной экспозиции, что приводит здесь к росту эрозионных процессов. Поэтому эти склоны более овражисты.



Ландшафты солнечного и теневого склонов балки



Характер растительности склонов разной экспозиции по берегам р. Кисляй (с. Нижний Кисляй)

7.5. Вертикальная поясность Рельеф не принадлежит к таким прямодействующим экологическим факторам, как вода, свет, тепло, почва. Но характер рельефа, местоположение в нем растения или растительного сообщества оказывают большое влияние на жизнь растения, поскольку рельеф часто обуславливает сочетание прямодействующих факторов и перераспределяет в пространстве те количества тепла, света, влаги, которые являются зональными, т. е. зависят от широтного положения местности. Таким образом, рельеф в жизни растений выступает как косвенно действующий фактор.

Изменение ландшафта заметно ощущается уже при колебаниях абсолютных отметок в пределах первых сотен метров. Еще выше начинают проявляться черты, свойственные соседней, более северной зоне, а по мере дальнейшего нарастания высот происходит существенная смена климатических условий и появление сменяющих друг друга снизу вверх растительных зон, опоясывающих горы. Это и есть высотные пояса. Их последовательность до некоторой степени аналогична последовательности широтных ландшафтных зон, но, ее лишь очень условно может рассматривать в качестве аналога широтной зональности.



Поясность, тем не менее, тесно связана с широтной зональностью, то есть в каждой широтной зоне высотная поясность несет черты широтной зональности: система высокогорных поясных ландшафтов напоминает пирамиду, основанием которой является своя широтная зона, а вершиной - ледяная пустыня.

Особенности ландшафтных поясов

Высотные пояса отличаются от широтных зон многими структурно-функциональными особенностями. Некоторые ландшафтные пояса в горах являются специфическими, например, отсутствуют типичные таежные, а нередко вообще лес, но вот альпийские луга характерны лишь для гор. При этом каждой широтной ландшафтной зоне присущ свой особый поясной ряд, характеризуемый числом поясов, последовательностью их расположения, высотными границами. С

приближением к экватору число поясов увеличивается, структура поясного ряда усложняется, вертикальные границы поясов смещаются вверх. Соответственно по мере перемещения в более высокие широты из этого спектра последовательно выпадают нижние пояса, и вертикальные рубежи поясов постепенно снижаются.

Структура поясности отличается, прежде всего, для гор гумидного и аридного климата. В гумидной зоне снеговая линия спускается ниже, например, на Кавказе она находится на высоте 2800- 3000м.

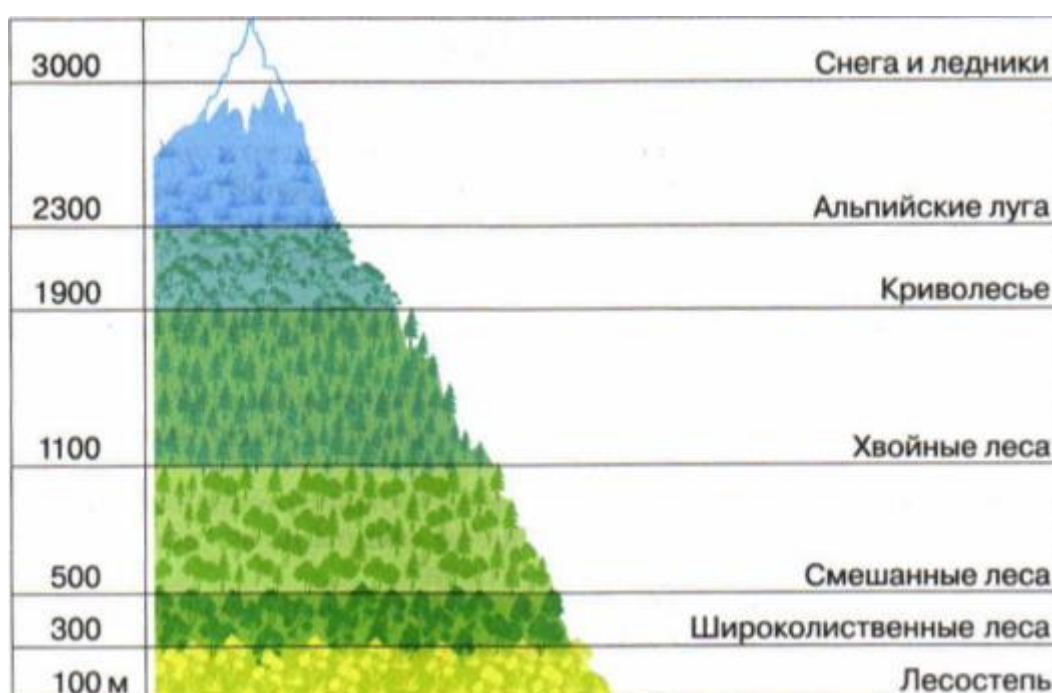


Рис. 1 Высотная поясность лесостепной зоны



Рис.4 Высотная поясность экваториальной зоны

7.6. Высотный пояс как структурная единица биотического покрова

[Горышина, 1979, с. 208]. Растения являются хорошими индикаторами экологических условий и часто дают возможность определения экологического потенциала горной территории в более общем плане, поскольку другие природные компоненты (климатические параметры, почвенные характеристики) могут быть изучены только на ограниченных по площади участках. Поэтому физиономически наиболее часто высотные пояса выделяются по ведущему типу растительности. Пояс растительности рассматривается как сложная комбинация климатически обусловленных растительных сообществ, принадлежащих одному или нескольким типам растительности в пределах определенной высотной ступени, связанных между собой в экологодинамические ряды (фитокатены) на склонах разных экспозиций. Выраженность поясов растительности в пространстве, их протяженность по высоте часто определяются историческими причинами, но поддерживаются современными местными природными условиями. Контрастность растительности на склонах разных экспозиций характерна не только для гор, но и для равнин.

Нередко решающее значение в формировании структуры растительного покрова гор приобретают особенности рельефа, литологии пород, морфологии склонов. С растительным покровом высотных поясов

тесно связано их животное население. В современной биогеографической литературе высотный пояс рассматривается как сложное биогеографическое явление, обусловленное географическим положением горной страны и абсолютной высотой местности [Абдурахманов, 2008, с. 306-307].

7.7. Экология высокогорных организмов

В горах на больших высотах для растений создается весьма своеобразный комплекс экологических условий, их часто называют "альпийскими" независимо от географического пункта. Приход солнечной радиации в горах увеличен отчасти в связи с некоторой разреженностью атмосферы, но главным образом из-за ее большой прозрачности. В высокогорьях Памира освещенность в дневные часы составляет около 130 тыс. лк, т. е. лишь немногим меньше, чем на границе земной атмосферы. Ультрафиолетовая радиация здесь значительно сильнее, чем на равнинах: так, на высотах 2500 - 4000 м интенсивность радиации в области 290-310 нм (у границы видимого света) в десятки раз больше, чем на уровне моря [Горышина, 1979, с. 208]. Другие характерные черты высокогорных условий - пониженные температуры, в частности, ночные заморозки, действующие на растения в некоторых горных районах в течение большей части или даже всего вегетационного периода, сильные ветры, значительно укороченный вегетационный сезон. На больших высотах снижено содержание углекислоты в воздухе. Например, на Памире на высоте 3800 м концентрация CO₂ всего 0,012- 0,020%. Что касается режима увлажнения в высокогорьях, то он складывается по-разному в зависимости от общеклиматического фона местности: есть горные районы гумидного характера (Альпы, Западный Кавказ, Карпаты) и высокогорья, где растения живут в условиях большой сухости (области "холодных пустынь" на Памире, Тянь-Шане и в других азиатских горных массивах). Особо своеобразны условия в нивальном (приснежном) поясе, в непосредственной близости от массивов снега и льда, возле границы вечных снегов, тающих ледников и снежников.

В целом альпийские условия представляют пример "крайних" для жизни растений (на верхней границе распространения растительности это выражение имеет не только экологический, но и прямой - пространственный смысл). Они отражаются на всех сторонах жизнедеятельности растений - строении, физиологии, сезонном развитии. Для высокогорных растений характерен приземистый рост. Во всех высокогорных областях земного шара преобладают низкорослые стелющиеся кустарники и кустарнички, подушковидные и розеточные многолетние травы, дерновинные злаки и

осоки, мхи и лишайники. Однако есть и более крупные, весьма своеобразные формы, например распространенные в высокогорьях Южной Америки (Анды) и Африки древовидные розеточные растения из родов *Senecio*, *Espeletia*, *Lobelia* с высоким колонновидным стеблем, несущим наверху крупную розетку мясистых, часто сильно опушенных листьев [Горышина, 1979, с. 2010]. Характерная морфологическая черта многих высокогорных приземистых растений (кустарников, кустарничков) - значительное преобладание подземной массы по сравнению с надземной. Низкорослость высокогорных растений, по-видимому, связана как с адаптацией к низким температурам, так и с формообразующим действием радиации, богатой коротковолновой частью спектра которая тормозит ростовые процессы. Еще в конце прошлого века классические опыты французского ботаника Боннье показали, что многие растения с "обычной" формой роста, имеющие длинные цветоносные стебли, после пересадки в горы приобретали розеточную форму. В анатомическом строении высокогорных растений есть ряд черт, которые отчасти способствуют защите от избыточной радиации, отчасти связаны с особенностями водного и ветрового режима и некоторых сторон обмена веществ в высокогорьях: утолщение покровных тканей, опушение, усиленное развитие механических тканей, придающих устойчивость к сильным ветрам. Однако в горах довольно обычны и растения с листьями, лишенными опушения и воскового налета. С увеличением высоты местности, как правило, уменьшаются размеры клеток, и возрастает плотность тканей, увеличивается число устьиц на единицу поверхности листа и уменьшаются их размеры; иными словами, наблюдаются изменения в сторону ксероморфоза. Особенно четко они выражены у растений, растущих на скалах. Напротив, у видов, обитающих вблизи талых вод или других источников увлажнения, листья крупнее, а ксероморфные черты выражены гораздо слабее. Низкие температуры и сильная освещенность способствуют образованию больших количеств антоциана (Антоцианы – группа водорастворимых пигментов, которые окрашивают фрукты и овощи в яркие тона (фиолетовый, красный, жёлтый, синий). Природные красители сконцентрированы в генеративных органах растений (пыльце, цветках), вегетативных частях (листьях, корнях, побегах), плодах, семенах. Их количество в продукте зависит от энергии фотосинтеза и особенностей климата), отсюда - глубокие, насыщенные тона окраски цветков. Сочетание крупных яркоокрашенных цветков и небольших листьев при малом (иногда совсем крохотном) росте - характерная черта многих альпийских растений. Основные физиологические процессы у растений в высокогорных условиях характеризуются повышенной интенсивностью. Прежде всего, это относится

к газообмену. На больших высотах отмечены очень высокие величины фотосинтеза (у некоторых видов до 50-100 мг CO₂ на 1 г листа в 1 ч). Правда, в гумидных высокогорьях (Альпы, Гиссарский хребет) фотосинтез довольно умеренный. Тем не менее, в целом по мере поднятия в горы прослеживается тенденция к увеличению фотосинтеза. Она отмечается и при сопоставлении интенсивности фотосинтеза разных видов в высотных поясах [Горышина, 1979, с. 211-212]. Характерная черта физиологии и биохимии высокогорных растений - повышение интенсивности окислительно-восстановительных процессов, увеличение активности участвующих в них ферментов (каталазы, пероксидазы). Более низкие, чем у равнинных растений, температурные оптимумы их работы. Во многих исследованиях отмечено усиление дыхания растений на больших высотах, а следовательно, увеличение энергии, освобождающейся при распаде сложных соединений. По современным представлениям это связано с тем, что в трудных условиях горной среды у растений появляются такие пути усиленного потребления энергии дыхания в обмене веществ, каких нет на равнинах. Водный режим высокогорных растений во влажных областях вполне "благополучен" за исключением засушливых условий (особенно в горных холодных пустынях), где они испытывают влияние таких особенностей среды, как малая доступность почвенной влаги из-за низких температур, а иногда и сильная физическая сухость почвы в сочетании с опасностью большой транспирации при сильном освещении. Поэтому с увеличением высоты в основных показателях водного режима растений часто отмечаются сдвиги: уменьшение общей обводненности тканей при повышении доли связанной воды, возрастание осмотического давления и водоудерживающей способности листьев. Общая экологическая черта различных физиологических процессов у высокогорных растений - снижение температурных оптимумов, хорошо заметное при сравнении с температурными адаптациями растений низкогорных или равнинных местообитаний. В целом сопоставление основных физиологических показателей у горных и равнинных видов (а для широкораспространенных видов - у соответствующих популяций) показывает, что на больших высотах жизнедеятельность растений значительно интенсивнее. **Очевидно, эволюция высокогорных растений шла в направлении наиболее полного использования всех возможностей короткого и холодного вегетационного периода.** Существенно изменяется при поднятии в горы сезонное развитие растений. Чем выше, тем позже тает снег весной и раньше выпадает осенью, тем короче вегетационный период, тем позже начинается весеннее развитие и раньше наступает осень. Весной, поднимаясь в горы, можно видеть сезонное развитие одного и того же вида в

обратной последовательности (например, в низкогорном поясе - цветение, в среднем - бутонизацию, еще выше - начало вегетации и, наконец, только появление из-под снега). Напротив, осенью при подъеме в горы можно наблюдать ускоренное наступление осенних фенофаз (осеннее расцветивание листвы, листопад, отмирание надземных частей). В связи со сжатыми сроками вегетации в высокогорьях темпы сезонного развития здесь значительно ускорены.

Разные виды растений неодинаково относятся к высотной зональности. Одни имеют широкий высотный диапазон и растут в разных поясах, но при этом у них сильно изменяются внешний облик и основные стороны жизнедеятельности. Примером могут служить черника и голубика в Карпатах, распространенные от низкогорного до альпийского пояса, типчак в горах Кавказа.

Однако широкий высотный диапазон не всегда связан с большой экологической пластичностью растений: так, встречающийся в Тянь-Шане на разных высотах шафран Королькова - *Crocus korolkovii* во всех высотных поясах вегетирует только вскоре после таяния снега, то есть в одинаковых гидротермических условиях, хотя сроки его развития и приходятся на разное время, с января по июнь. Это пример очень узкой экологической амплитуды при широком высотном диапазоне. Другие виды распространены в ограниченных пределах нескольких или одного (иногда довольно узкого) высотного пояса и исчезают при переходе в соседние, сменяясь замещающими видами

7.8. Влияние экспозиции и крутизны склона на организмы

Наряду с высотой над уровнем моря условия для жизни растений в горах в большой мере определяются экспозицией и крутизной склонов. Известно, что на склонах южной экспозиции угол падения солнечных лучей ближе к прямому, чем на горизонтальной поверхности (за исключением экваториальных областей) Склоны северной экспозиции получают прямые лучи под очень острыми углами ("скользящие" лучи), а при большой крутизне в дневные часы довольствуются лишь рассеянной радиацией. Отсюда существенные различия в прогревании воздуха и почвы, режиме увлажнения (в частности, скорости снеготаяния и иссушения почвы) и других элементах микроклимата. Нередко при переходе с северного склона на южный условия так резко отличаются, как будто расстояние составляет несколько сот километров к югу в широтном направлении

Различны в зависимости от экспозиции и морфофизиологические особенности растений одного и того же вида. Так, туркестанский можжевельник арча (*Juniperus turkestanica*) в субальпийском поясе гор Киргизии обычно имеет стланиковую форму (в возрасте 300-500 лет длина стволов всего 2-3 м), но у скал южной экспозиции он растет в виде высоких стройных деревьев, поскольку здесь обеспечена защита от зимнего высухания и вымерзания. Сравнительное исследование деревьев бука на склонах северной и южной экспозиции в итальянских Альпах показало, что на северных склонах структуре листьев в целом свойственны более "теневые" черты, а водному режиму - более гигрофильные (меньшая транспирация, большая оводненность листьев). Однако в более напряженных условиях водоснабжения и температуры могут иметь место иные соотношения: так, растения злаково-разнотравных лугов Кавказа больше транспирируют на северных склонах. Влияние различной экспозиции отражается на составе растительности не только в случае крупных элементов рельефа; оно хорошо заметно и на небольших холмах, повышениях, валунах [Горышина, 1979]. Влияние крутизны склона на условия жизни растений сказывается главным образом через особенности почвенной среды, водного и температурного режима. Сильный сток воды и смыв почвы с крутых склонов создают трудные условия для поселения растений. Преимущество здесь имеют виды литофильного характера с глубокой и цепкой корневой системой, экономно расходующие воду. На склонах с более мягким грунтом (например, крутые стенки глубоких оврагов) хорошо закрепляются растения-пионеры с поверхностной и разветвленной корневой системой.

В горных странах с весьма сложным рельефом создается очень сложное переплетение влияний - широтных факторов, вертикальной зональности, различий экспозиции склонов, их крутизны, степени изрезанности, а также особенностей почвенно-грунтовых условий, водного режима. Поэтому картина распределения экологических факторов и растительности может быть сильно усложнена. Так, в замкнутых котловинах, даже на небольшой высоте, скапливается более холодный воздух, чем в вышележащих поясах; в таких случаях возможны инверсии (обращения) зональности. Например, очень наглядны инверсии в предгорьях Низких Татр в Словакии со сложным рельефом в области карстовых явлений: высокогорные виды спускаются здесь очень низко по холодным и влажным ущельям, а многие теплолюбивые виды низин, напротив, поднимаются по хорошо освещенным и прогретым известняковым хребтам выше своего обычного высотного ареала.

В хорошо защищенных элементах рельефа могут создаваться чрезвычайно благоприятные для растений условия, способствующие сохранению особо теплолюбивых реликтовых форм. Таковы, например, широкие расщелины между скалами над Дунаем в Восточной Сербии, защищенные от ветров и испытывающие увлажняющее действие реки. В них сохранились многие редкие, реликтовые и эндемичные формы.

7.9. Роль элементов мезорельефа и микрорельефа в жизни организмов

Для менее крупных, чем горы, форм рельефа - расчлененных возвышенностей - изменение ландшафтов и, в частности растительного покрова, с высотой выражено очень слабо. В лесной зоне примеси дуба и ясеня в древостоях приурочены к повышенным местам, а на низменных равнинах, подверженных заболачиванию, поселяются более северные элементы. Конечно, здесь играет роль не столько само положение над уровнем моря, сколько геоморфологические факторы (расчлененность рельефа) и связанное с ними изменение почвенно-гидрологических условий. Основное значение элементов мезорельефа состоит в перераспределении зональных экологических факторов. Сочетание различных элементов мезорельефа, иногда очень сложное, может до неузнаваемости изменить зональные климатические и почвенные факторы и обусловить поселение совершенно особой растительности, как это имеет место, например, в долинах крупных рек. По выражению А. П. Шенникова, долины рек - как бы дороги, по которым климат двух соседних широтных зон проникает один в другой.

И, напротив, в каждой зоне имеются наиболее свободные от влияния рельефа местообитания, наиболее полно отражающие характерные для данной географической зоны особенности климата и почв. Такие местообитания (как правило, ровные, равнинные) называют плакорными или плакорами (ровнядями). Обычно это водораздельные равнины со сравнительно однородными условиями или их отдельные участки. Влияние мезорельефа на сочетание экологических факторов особенно ярко проявляется там, где те или иные факторы близки к минимуму. Например, в южных областях с сухим климатом рельеф существенно влияет на распределение влаги для растений.

Скопление снега и талых вод в отрицательных элементах рельефа - оврагах и балках - делает возможным произрастание овражных (так называемых байрачных) лесов в безлесной степи юга европейской части РФ.

На плоской равнине лесостепи Западной Сибири в незначительных по высоте замкнутых понижениях влажность почвы настолько значительна, что там может расти древесная растительность в виде лесных островков - "колков". В ковыльных степях Украины едва приметные, но широкие понижения - "поды" - весной собирают талые воды, что обеспечивает более мезофильный состав степного травостоя. Напротив, слегка повышенные участки степи заняты более ксерофильными растительными группировками. Весьма наглядный пример влияния рельефа на комплекс экологических факторов и растительность представляет сопоставление заросших овражных склонов разной экспозиции в южной части лесостепной зоны.

В более восточных районах лесостепной зоны по растительности можно почти безошибочно определить экспозицию склона: северные и северо-западные заняты лесами, южные и юго-восточные - безлесные, остепненные.

В отрицательных элементах рельефа фенологическое развитие растений может задерживаться из-за длительного сохранения снега).

Микрорельеф может быть связан как с неровностями поверхности почвы, так и с особенностями роста самих растений (образование кочек крупнодерновинными злаками и осоками, пристволовые повышения в лесу). Некоторые формы микрорельефа имеют зоогенное происхождение (выбросы землероев - кротовины, сурчины). Микрорельеф способствует проявлению различий в среде обитания растений, незначительных по пространственной протяженности, но достаточно резко выраженных по характеру действия экологических факторов. Поэтому от микрорельефа часто зависит микроструктура растительного покрова - чередование на небольшом пространстве видов с разными экологическими особенностями. Примеры - грядово-мочажинный комплекс на болотах (сочетание более ксерофильных и крайне гигрофильных элементов); мозаичная растительность кочковатого луга; комплексная полупустыня в Прикаспии, в зависимости от мелких разностей микрорельефа - сочетание небольших пятен черноземных почв, солонцов и глинистых почв с разным видовым составом растительного покрова. Особенно заметно влияние микрорельефа в крайних условиях существования: так, в Восточной Сибири на многолетней мерзлоте оттаивание кочек идет быстрее, чем западин; в результате в редкостойных сосновых и лиственничных лесах разница в сроках начала вегетации и зацветания багульника на расстоянии нескольких метров может достигать полумесяца (что соответствует нескольким сотням километров по широте).