

ANTONI STACHURSKI i JERZY R. ZIMKA
Centrum Badań Ekologicznych PAN
Dziekanów Leśny
05-092 Łomianki
e-mail: antoni.stachurski@wp.pl

OBIEG PIERWIASTKÓW W EKOSYSTEMACH LĄDOWYCH

Celem artykułu jest przedstawienie dorobku naukowego dotyczącego zagadnienia krążenia pierwiastków w ekosystemach lądowych jaki został zgromadzony w Instytucie Ekologii: w latach 1972–2000. W Instytucie początek badań nad krążeniem pierwiastków przypada na lata 70, a więc szczytowy okres rozwoju badań nad produktywnością układów biologicznych. Ich podjęcie wynikało w dużej mierze z pewnych trudności interpretacyjnych jakie wiązały się z czysto energetyczną próbą wyjaśniania zjawisk zachodzących w układzie ściółkowo-glebowym w ekosystemach leśnych. Okazało się mianowicie, że sprzężenie: wyższa retencja ściółki – wyższa biomasa i produktywność saprofagów realizowało się tylko w niektórych ekosystemach. Dla większości ekosystemów leśnych typowa była raczej inna prawidłowość: im większy był stopień nagromadzenia ściółki tym niższa była biomasa i metabolizm saprofagów. O stopniu włączenia saprofagów w procesy rozkładu ściółki leśnej decydowały więc nie tylko względy energetyczne – ilość energii zmagazynowanej w zalegającej ściółce, ale również inne przyczyny (STACHURSKI i ZIMKA 1975a). Jednym z nasuwających się przypuszczeń, które szybko zostały potwierdzone, była nierównocенność różnego typu ściółek leśnych od strony atrakcyjności pokarmowej dla saprofagów. Okazało się, że niektóre typy ściółki leśnej są pokarmem wysoko azotowym, wysoko fosforowym, inne zaś zawierają niewielkie ilości tych pierwiastków (STACHURSKI 1973). To stało się motywacją do podjęcia badań zmierzających do wyjaśnienia,

jakie mechanizmy powodują, że roślinność leśna wprowadza do obiegu duże lub niewielkie ilości pierwiastków, co decyduje o różnej atrakcyjności ściółki dla saprofagów.

Rezultatem tych badań było wykrycie, że w ekosystemach leśnych realizują się dwa przeciwstawne typy przekazywania pierwiastków do obiegu: oligotroficzny i eutroficzny. Oligotroficzny, reprezentowany przez lasy z dominacją sosny, charakteryzuje się silnym wycofywaniem pierwiastków z listowia (N, P, K) w okresie jesiennym. W efekcie do gleby przekazywane są niewielkie ilości biogenów, a opadająca ściółka jest znacznie zubożona w takie pierwiastki jak azot i fosfor. Najprawdopodobniej decyduje to o niewielkiej atrakcyjności pokarmowej ściółki, przez co aktywność saprofagów jest niska, a procesy rozkładu ściółki i uwalniania pierwiastków przebiegają wolno, przy głównym udziale mikroorganizmów.

Natomiast w eutroficznym typie przekazywania, a więc takim jaki reprezentują ekosystemy z dominacją olchy, prawie cała pula biogenów zawarta w listowiu jest wprowadzana corocznie do obiegu, co jest wynikiem niskiej intensywności jesiennych procesów wycofywania pierwiastków z listowia. Opadająca ściółka bogata w biogeny i przez to najprawdopodobniej atrakcyjna dla heterotrofów jest szybko rozkładana przy dominującym udziale saprofagów, a procesy uwalniania pierwiastków przebiegają szybko (STACHURSKI i ZIMKA 1975b, 1981; ZIMKA i STACHURSKI 1976a, 1980).

Wyniki tych badań zasugerowały, jak duża jest ewentualna rola układów biotycznych w sterowaniu procesami krążenia w ekosystemach leśnych. O tempie procesów uwalniania pierwiastków ze ściółki wydawał się pośrednio decydować typ fizjologicznej gospodarki pierwiastkami: oligotroficzny lub eutroficzny, jaki reprezentował dany układ roślinny. Wyniki te uwypukliły również dominującą rolę saprofitów w procesach uwalniania biogenów ze ściółki. Uwalnianie całego szeregu pierwiastków (N, P, Ca, C) wolne przy mikrobiologicznym typie rozkładu, stawało się szybsze przy silniejszym włączaniu się saprofitów w łańcuch detryfikacji. Tylko niektóre pierwiastki, jak np. potas, były uwalniane ze ściółki przy dominującym udziale czynnika abiotycznego – hydrologicznego (STACHURSKI i ZIMKA 1976a, 1977).

Dla zbudowania bardziej całościowego obrazu krążenia pierwiastków w ekosystemach leśnych w zakres zainteresowań włączono również zagadnienia związane z przepływem wód deszczowych przez korony drzew. W świetle badań światowych okazało się bowiem, że niektóre pierwiastki są wprowadzane do obiegu przez roślinność nie tylko w formie opadu martwej materii organicznej, ale i w formie roztworów, co może stanowić główną formę ich przesyłania (Na, K). Już pierwsze wyniki były w pewnym stopniu zaskakujące. Okazało się po pierwsze, że azot zawarty w wodach deszczowych jest silnie absorbowany w strefie koron drzew (STACHURSKI i ZIMKA 1984a). Po drugie, cynk, uważany powszechnie za pierwiastek nieruchliwy w ekosystemach leśnych, jest w dużym stopniu przesyłany do obiegu przez roślinność również w formie roztworów, co wskazywało na jego znaczną mobilność (STACHURSKI i ZIMKA 1982a). Potwierdziły to również badania nad tempem uwalniania cynku ze ściółki. Połowiczny czas uwalniania tego pierwiastka ze ściółki dorównywał niekiedy szybkości uwalniania potasu, a więc pierwiastka uznanego za łatwo uwalniany z rozkładającej się ściółki. Do listy pierwiastków o szybkiej rotacji w ekosystemach leśnych, takich jak sód i potas, można było również dołączyć cynk. Okazało się przy tym, że szybkość rotacji cynku jest w dużej mierze uzależniona od struktury gatunkowej drzewostanu, jak również stopnia zanieczyszczenia środowiska tym pierwiastkiem. Niektóre gatunki, jak np. brzoza, osika, silnie akumulują cynk w swoich tkankach i przekazują go w

dużych ilościach do obiegu, co powoduje szybkie uwalnianie tego pierwiastka z opadłej materii organicznej. Proces ten był znacznie intensywniejszy w lasach zasiedlających silnie zanieczyszczone strefy uprzemysłowione – np. rejon Śląska (ZIMKA i współaut. 1981, STACHURSKI i ZIMKA 1982b).

Powyższe wyniki zasugerowały potrzebę podjęcia szerszych badań nad rozpoznaniem prawidłowości towarzyszących przepływowi przez strefę koron drzew w ekosystemach leśnych wód deszczowych i zawartych w nich pierwiastkom. Dodatkowym argumentem był również fakt, że to ogniwo cyklu przekazywania pierwiastków w badaniach światowych było jakby niedoceniane i jedyne uogólnienia i opisy matematyczne dotyczyły bilansu wodnego.

Badania bilansu pierwiastków (N, K, Ca, Mg, Na, Fe, Mn, Zn, Cu) w trakcie przepływu wód deszczowych przez korony drzew przeprowadzono w 9 ekosystemach leśnych należących do 5 jednostek fitosocjologicznych. Z uwagi na spodziewany wieloczynnikowy charakter zjawisk rozgrywających się w koronach drzew zastosowano metody analizy wieloczynnikowej: metody regresji i korelacji wielokrotnej (STACHURSKI 1987).

Wynikiem zastosowania tej metodologii było wykrycie, że w koronach drzew ekosystemów leśnych realizują się zarówno procesy absorpcji pierwiastków, jak i wydalanie jonów z roślinności mające swoje podłoże w modyfikującym oddziaływaniu niektórych jonów dopływających z atmosfery (NH_4^+ , Ca^{2+}), działalności fitofagów, jak też wydalania jonów sprzężonego z trofią gleby. Działanie czynnika hydrologicznego – ilość wody przepływającej przez korony drzew – okazało się w większości przypadków nieistotne statystycznie. Był to fakt w pewnym sensie zaskakujący, zważywszy na dość utarte w piśmiennictwie wyobrażenie o dużej „wymywalności” całego szeregu pierwiastków (Na, K, Ca, Mg).

Szczegółowa analiza równań regresji wykazała, że absorpcja koronowa pierwiastków jest procesem powszechnie występującym w ekosystemach leśnych i dotyczy wszystkich uwzględnianych pierwiastków. Procesy te realizują się według kilku schematów, które najprawdopodobniej można sprowadzić do jednej krzywej typu esowatego. Charakteryzują ją trzy fazy: (1) faza nie pobierania, a nawet wydalania jonów w zakresie niskich atmosferycznych dopływów pierwiastków, (2) faza

mniej więcej liniowego pobierania o intensywności około 0.8x w zakresie średnich dopływów i (3) faza ograniczania intensywności absorpcji przy dużych atmosferycznych dopływach pierwiastków. Na przebieg absorpcji niektórych jonów (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Mn^{2+}) w dużym stopniu rzutuje stopień zaopatrzenia roślin w pierwiastki: im niższa jest trofia siedliska tym bardziej skraca się faza wydalania jonów i tym bardziej skuteczny staje się model pobierania pierwiastków umożliwiający wykorzystanie zewnętrznego dopływu jonów przez roślinność.

Element zmiennej charakterystyki przebiegu absorpcji pierwiastków daje roślinności leśnej możliwość optymalizowania stężenia pierwiastków w listowiu w trakcie przepływu wód deszczowych przez korony drzew. Przy niskiej trofii siedliska dominują głównie procesy absorbowania pierwiastków i roślinność na tej drodze uzupełnia niedobór pierwiastków. Natomiast przy wysokiej trofii siedliska dominują głównie procesy wydalania jonów i roślinność obniża stężenie pierwiastków w listowiu. Fakty te, jak się wydaje, stanowią dalszy przyczynek do rozpoznania systemu adaptacji roślin do zmiennej trofii siedliska.

Jednym z mechanizmów absorpcji i wydalania niektórych jonów w strefie koron drzew są zjawiska jonowymienności. Na przykład, jon NH_4^+ dopływający z atmosfery jest absorbowany w strefie koron i absorpcja ta powoduje równoważnikową wymianę z jonami Na^+ , K^+ , Zn^{2+} (STACHURSKI i ZIMKA 1984a, STACHURSKI 1987). Udowodniono również, opracowując materiały innych badaczy, że taki typ reakcji zachodzi pomiędzy jonami Ca^{2+} - K^+ . Przypuszczenia niektórych autorów odnośnie możliwości zachodzenia reakcji jonowymiennych w strefie koron zostały więc w pełni potwierdzone i to w formie dowodowej. Z całą pewnością reakcje takie mogą wywołać jony NH_4^+ i Ca^{2+} i najprawdopodobniej również, jak przypuszczają badacze amerykańscy, jony wodoru. Natomiast przedmiotem jonowymienności są głównie jony Na^+ i K^+ , niekiedy również cynku.

Znaczenie reakcji jonowymiennych wydaje się dotyczyć trzech zagadnień. Po pierwsze, mechanizm ten umożliwia roślinności bardzo szybkie i bezpośrednie zdobycie na ogół deficytowego i ważnego biogennie pierwiastka jakim jest azot. Drugą stroną reakcji jonowymiennych jest jednakże usuwanie z roślinności jonów Na^+ , K^+ , Zn^{2+} , co powoduje nawet bardzo znaczną intensyfikację przekazywania tych

jonów do obiegu. Absorpcja jonu NH_4^+ przez roślinność zmniejsza również realną efektywność absorbowania jonów Na^+ , K^+ , Zn^{2+} z wód deszczowych, co nabiera szczególnego znaczenia w przypadku jonów cynku – pierwiastka który, w nadmiarze jest toksyczny dla roślin. W wyniku reakcji wymiennej NH_4^+ - Zn^{2+} efekty absorbowania cynku w warunkach dużego atmosferycznego dopływu tego pierwiastka, mogą zostać w znacznym stopniu zniwelowane, przy równoległym dopływie jonu NH_4^+ z atmosfery. Konsekwencje zjawisk jonowymienności w strefie koron są więc wielostronne. Obok efektów troficznego zasilania układów roślinnych obserwuje się stymulację procesów przekazywania niektórych pierwiastków do obiegu, jak również efekt detoksykacyjny w przypadku Zn.

Działanie fitofagów wiąże się z większym przekazywaniem pierwiastków do gleby w formie roztworów, przez co wpływają one na ogólną intensyfikację procesów przekazywania w ekosystemach leśnych. Ten stymulujący wpływ jest proporcjonalny do wielkości konsumowania listowia przez fitofagi w odniesieniu do takich pierwiastków jak N, Ca, Mg, Mn. Jest on natomiast niewspółmiernie duży w przypadku potasu a szczególnie Na i Zn. Wskazuje to, że fitofagi, nawet w zakresie ich niewielkiej aktywności w ekosystemach leśnych, odgrywają rolę poważnego modyfikatora procesów krążenia niektórych pierwiastków, roli niedocenianej w literaturze, szczególnie w zakresie niskich konsumpcji listowia. Na uwagę zasługuje również sam model aktywności fitofagów wskazujący na ich zharmonizowanie z rytmem aktywności roślin. Najwyższa ich aktywność przypada na okres, gdy roślinność ma jeszcze szansę powtórnego pobrania i wykorzystania jonów przekazanych do obiegu przez fitofagi, co bez wątpienia minimalizuje ewentualne negatywne następstwa ich działalności. Taki sposób działania fitofagów powoduje, że w fazie intensywnego wzrostu roślin nawet duży atmosferyczny dopływ toksycznego cynku i związane z tym skutki w postaci absorpcji tego pierwiastka mogą być w znacznej mierze zniwelowane, szczególnie jeśli towarzyszyć mu będzie zwiększony dopływ jonu NH_4^+ z atmosfery. Przemawia to za tym, że funkcje fitofagów w ekosystemach leśnych można rozpatrywać nie tylko z pozycji klasycznego szkodnika leśnego, ale i poważnego modyfikatora tempa krążenia niektórych pierwiastków, jak również czynnika wspomagającego (lub zastę-

pującego) mechanizmy roślin w zakresie obniżania stężeń toksycznych pierwiastków w listowiu (STACHURSKI 1987, STACHURSKI i ZIMKA 1992).

Przedstawione powyżej wyniki dobrze nawiązywały do wcześniejszych rezultatów tworząc względnie spójny i całościowy obraz krążenia pierwiastków w ekosystemach leśnych. We wcześniejszych badaniach wykazano, że azot jest pierwiastkiem bardzo oszczędnie wprowadzanym w obieg przez roślinność leśną. Minimalizowane jest przekazywanie tego pierwiastka do gleby w formie opadu organicznego poprzez uruchomienie procesów wycofywania azotu w okresie jesiennym. Jak wykazały to prezentowane wyniki, zminimalizowane jest również przekazywanie w formie roztworów, a spośród czynników mogących zwiększyć ten kanał przekazywania jedynie fitofagi wykazują pewne niewielkie działanie. Konsekwentnie, również pula azotu, zawarta w wodach deszczowych, docierająca do gleby jest znacznie zmniejszona w rezultacie silnej koronowej absorpcji tego pierwiastka, niezakłóconej dopływem innych jonów z atmosfery. W świetle uzyskanych wyników wydaje się, że azot jest pierwiastkiem o niejako programowo oszczędnym systemie przekazywania do gleby, poza pewnymi wyjątkami, jak np. system przekazywania u olchy, drzewa wiążącego symbiotycznie azot i mającego z reguły duży dopływ „zlewniowy” pierwiastków. Minimalizowanie ilości azotu w roztworach przekazywanych do obiegu, silna absorpcja liściowa nie podlegająca interferencji ze strony innych jonów, wydaje się tu być wyrazem ogólnej strategii roślin w zakresie prowadzenia oszczędnej gospodarki azotem w ekosystemach leśnych mającej swoje podłoże w ogólnej deficytowości tego pierwiastka, zwykle nieobecnego w skale macierzystej gleby, dużym zapotrzebowaniu roślin, jak również, najprawdopodobniej mało wydajnym cyklem uwalniania w układzie ściółkowo-glebowym.

Zupełnie inny, lecz równie spójny wydaje się być obraz krążenia takich pierwiastków jak potas czy sód. Są to pierwiastki niezbyt silnie kontrolowane przez roślinność leśną i czynniki zewnętrzne mogą nawet znacznie zintensyfikować ich przekazywanie do obiegu ekosystemalnego. Ale ich deficytowość przeciętnie rzecz biorąc jest znacznie mniejsza, a jak wykazały to wcześniejsze badania, cykl uwalniania ze ściółki jest bardzo wydajny. W związku z

tym gospodarowanie tymi pierwiastkami w ekosystemach leśnych wydaje się opierać na innych zasadach niż gospodarka azotem. Obserwuje się tu intensywną rotację w układzie gleba-roślina, łatwe wchodzenie do obiegu stymulowane szeregiem czynników zewnętrznych, ale i łatwe powtórne pobieranie przez roślinność przy zachowaniu bardzo szczelnego systemu obiegu. Są to pierwiastki o dużej ekologicznej ruchliwości w ekosystemach leśnych, chyba adekwatnie do ich dużej fizjologicznej mobilności w samych układach roślinnych (STACHURSKI 1987).

Prezentowane badania dały względnie dobre podstawy do zarysowania ogólnego obrazu cyklu krążenia pierwiastków w ekosystemach leśnych. Wiele procesów pozostało jednak w dalszym ciągu niezbyt dobrze poznanych, niejasnych, budzących kontrowersje, względnie ich znaczenie pozostawało nadal w sferze hipotetycznej. Na przykład, jeśli chodzi o zjawiska translokacji pierwiastków, w piśmiennictwie istniały sporne opinie co do realności wycofywania niektórych pierwiastków, roli zasobności troficznej w kształtowaniu ich intensywności. Właściwie brak było danych dotyczących występowania zjawisk translokacji mikroelementów i ciągle niezbadane były wzajemne interakcje pomiędzy pierwiastkami. W dalszym ciągu dyskusyjnym zagadnieniem był związek pomiędzy typem strategii jaki realizują układy roślinne w zakresie wprowadzania pierwiastków do obiegu a szybkością procesów uwalniania pierwiastków w układzie ściółkowo-glebowym.

Powyższe względy stały się motywacją dla podjęcia bardziej pogłębionych studiów nad zjawiskami retranslokacji pierwiastków u roślin i powiązaniem tych zjawisk z szybkością procesów uwalniania pierwiastków w łańcuchu detryfikacji ściółki. W zakres zainteresowań włączono również zagadnienia związane z czynnikami determinującymi zlewniowe bilanse pierwiastków w ekosystemach leśnych (ZIMKA 1989).

Wszechstronną analizę zjawisk translokacji pierwiastków ułatwiał fakt, że dysponowano dużym materiałem – 125 przypadków pomiarów translokacji pierwiastków u kilkunastu gatunków roślin leśnych, co umożliwiło zastosowanie wieloczynnikowych metod statystycznych. Zaowocowało to wykryciem całego szeregu prawidłowości.

Okazało się, że zjawiska translokacji pierwiastków w okresie jesiennego starzenia się li-

stowia są bardzo rozpowszechnione u roślinności leśnej. Szczególnie silnie są wycofywane z listowia pierwiastki biogenne (N, P, K), w znacznie mniejszym stopniu – magnez i węgiel, natomiast wapń i mikroelementy należą do grupy pierwiastków na ogół nie wycofywanych ze starzejącego się listowia.

Matematyczna analiza wieloczynnikowa ujawniła, że proces wycofywania jest determinowany zarówno przez procesy o charakterze fizjologicznym, jak i ekologicznym. Wycofywanie jednych pierwiastków jest ilościowo powiązane z wycofywaniem innych, np. N-C, N-P, N-Mg, Fe-Mg oraz P-K. To ilościowe sprzężenie wynika najprawdopodobniej ze względów strukturalnych – wycofywanie związków organicznych które w budowie strukturalnej mają kilka pierwiastków (np. C i N w przypadku aminokwasów, C, N, P – w przypadku kwasów nukleinowych). Wydaje się ono również wynikać ze względów funkcjonalnych – sprzężenie P-K, pierwiastków wspólnie uczestniczących w funkcjonowaniu systemu wiązania i przenoszenia energii w listowiu (ZIMKA 1989, ZIMKA i STACHURSKI 1992).

Analiza statystyczna udowodniła również, wbrew wielu opiniom literaturowym, że nasilenie retranslokacji pierwiastków jest jednak kształtowane przez status troficzny roślinności, przy czym im niższy jest ten status, tym na ogół wyższy jest stopień wykorzystania przez roślinność rezerw pierwiastków zgromadzonych w starzejącym się listowiu. Trudność metodologiczną w bezpośrednim wykryciu od jakiego czynnika troficznego jest uzależniony poziom retranslokacji pierwiastka sprawia tu fakt, że często nasilenie retranslokacji jest uzależnione od tzw. względnego zaopatrzenia roślin w pierwiastki. Najbardziej spektakularnym przykładem jest stosunek N:P. Pogarszające się względne zaopatrzenie roślin w azot wyrażające się zmniejszeniem stosunku N:P w listowiu, jest ogólnym sygnałem do wzmożenia intensywności wycofywania tego pierwiastka z listowia. Dalszym przykładem może być układ Mg-K. Uzyskanie wyższego statusu troficznego w zakresie zaopatrzenia roślin w magnez powoduje zmniejszenie nasilenia retranslokacji potasu z listowia. Właśnie nieuwzględnienie możliwości zachodzenia tego typu zjawisk jest, jak się wydaje, jedną z przyczyn niepowodzeń w poszukiwaniu roli zasobności troficznego w determinowaniu proces-

ów translokacji pierwiastków u roślinności leśnej.

Generalnie, procesy retranslokacji pierwiastków wydają się być przejawem istotnej adaptacji roślinności leśnej do zmiennej i niekiedy niskiej trofii siedliska. Sprzężenia ilościowe pomiędzy wycofywanymi pierwiastkami dają roślinności możliwość szybkiej i precyzyjnej odbudowy potencjału fotosyntetyzującego w następnym sezonie wegetacyjnym i to przy znacznie ograniczonych potrzebach pobierania pierwiastków z gleby. Z kolei, pewna elastyczność procesu wycofywania pierwiastków powoduje, że roślinność leśna zwiększając poziom retranslokacji może aktywnie kształtować wykorzystanie rezerw pierwiastków zgromadzonych w obumierającym listowiu i, co się z tym wiąże, w dużym stopniu uniezależniać się od trofii siedliska.

Jakkolwiek roślinność leśna może do pewnego stopnia obniżać parametry wycofywania pierwiastków, zwłaszcza w warunkach wyższej trofii siedliska, to jednak wśród roślinności leśnej zdecydowanie dominuje model silnego wycofywania pierwiastków biogennych, przy czym jest to strategia charakterystyczna zarówno dla gatunków iglastych, jak i liściastych. Gatunki o trwale wykształconych mechanizmach niskiego wycofywania pierwiastków należą do rzadkości i tego typu adaptacja wydaje się rozwijać w specjalnych warunkach: uzyskiwania wysokiego azotowego statusu, np. z racji współżycia z mikroorganizmami i programowego zasiedlania środowisk o dużym zlewniowym dopływie pierwiastków (przykładem może być olcha).

Obecność w strukturze drzewostanu gatunków o różnym stopniu wycofywania pierwiastków może w znacznym zakresie, nawet kilkukrotnie, zróżnicować ilość pierwiastków wprowadzanych do obiegu wewnątrzsystemalnego. W tym kontekście okazało się, że roślinność jest ważnym modyfikatorem kształtującym i jakością opadającej materii organicznej, a więc jej atrakcyjność dla heterotrofów, i ilość pierwiastków wprowadzanych do obiegu wewnątrzsystemalnego. W związku z tym starano się wyjaśnić, jakie znaczenie dla przebiegu procesów uwalniania pierwiastków z układu ściółkowo-glebowego ma fakt włączania do obiegu przez roślinność różnej ilości pierwiastków. Dzięki opracowaniu odpowiedniej metodyki obliczenia współczynników wiązania pierwiastków przez materię organiczną gleby, przy wyliczeniach

szybkości uwalniania pierwiastków uwzględniono nie tylko akumulację pierwiastków w warstwie ściółki LFH, ale również glebową retencję pierwiastków (ZIMKA i współaut. 1990, ZIMKA 1989).

Stwierdzono, że w układzie ściółkowo-glebowym szybkość mineralizacji węgla nie jest ściśle powiązana z tempem uwalniania innych pierwiastków. Wiele z nich (K, Mg, Zn) ma wielokrotnie krótszy czas uwalniania niż węgiel. Inne pierwiastki (N, P, Fe, Mn) charakteryzują się znacznie wolniejszym, przeciętnie 2-3 krotnym tempem uwalniania. W ten sposób zweryfikowane zostały niektóre poglądy literaturowe, zgodnie z którymi losy węgla i innych pierwiastków byłyby ściśle sprzężone. Taką równoległość uwalniania zaobserwowano tylko w przypadku N i P – całkowity czas uwalniania ok. 120 lat.

Potwierdziły się również wcześniejsze przypuszczenia odnośnie możliwości wiązania szybkości procesów uwalniania pierwiastków z opadającą ściółką z jej parametrami jakościowymi. Aktywność saprofagów była wyraźnie uzależniona od cech jakościowych ściółki: jej zasobności w azot, potas oraz takie mikroelementy, jak Fe i Cu. W przypadku, gdy do obiegu roślinność włączała większe ilości pierwiastków biogennych (N i K), opadająca materia organiczna krócej zalegała w formie ściółki i jednocześnie przyspieszeniu ulegały procesy mineralizacji węgla i azotu. Pod wpływem rosnącej zasobności azotowej zmienił się również model zalegania opadłej materii organicznej w glebie na korzyść zalegania w formie silnie rozdrobnionego humusu usytuowanego w głębszych warstwach gleby. Również uwalnianie ze ściółki pierwiastków o szybkiej rotacji, takich jak K, Zn, było uzależnione od cech jakościowych opadłej materii organicznej: im wyższa była koncentracja, tych pierwiastków w opadającej ściółce tym szybszy przebieg miały procesy ich uwalniania.

W związku z powyższym nasuwa się dobrze udokumentowany, jak się wydaje, wniosek, że sprawność przebiegu procesów uwalniania pierwiastków z układu ściółkowo-glebowego jest uzależniona od jakości opadającej ściółki, jak i ilości pierwiastków wprowadzanych do obiegu. Ekosystemalny cykl krążenia pierwiastków wydaje się realizować na zasadzie sprzężenia zwrotnego: im bardziej wydajny jest proces retranslokacji pierwiastków (cykl wewnętrzny), tym mniej sprawny staje się cykl uwalniania pierwiastków z opadającej, bardzo

zubożonej w pierwiastki materii organicznej. System bardziej oszczędnego wprowadzania pierwiastka do obiegu, oparty o strategię silnego wycofywania pierwiastków z listowia, będzie w konsekwencji prowadzić do zmniejszenia efektywności uwalniania pierwiastków w łańcuchu detryfikacji. Natomiast bardziej eutroficzny typ wprowadzania pierwiastków do obiegu będzie się wiązał ze zwiększeniem sprawności cyklu uwalniania pierwiastków.

W zakresie zagadnień związanych z przekazywaniem pierwiastków poza ekosystem starano się opisać empirycznymi równaniami matematycznymi jakie procesy decydują o zlewniowych bilansach pierwiastków w ekosystemach leśnych. Zastosowana wieloczynnikowa metoda analizy pozwoliła ustalić, że o bilansie decydują zazwyczaj dwa przeciwstawne procesy. Z jednej strony atmosferyczny dopływ pierwiastków jest w zlewniach leśnych z reguły silnie przechwytywany w stopniu 0,8-0,9x. Z drugiej strony, czynnik hydrologiczny – przepływ wody, w związku z erozyjnością pierwiastków z gleby, powiększa ucieczkę jonów przesuwając bilanse w kierunku strat. Ostateczny bilans danego pierwiastka jest wynikiem współgry: wielkości dopływu z atmosfery oraz wielkości przepływu wody przez ekosystem (ZIMKA 1989).

W dalszych badaniach koncentrowano się nie tylko na określeniu prawidłowości wewnątrzekosystemalnego cyklu krążenia pierwiastków w ekosystemach leśnych, ale również na prawidłowościach przesyłania pierwiastków realizujących się w krajobrazie. Zagadnienia te we współczesnym nurcie badań ekologicznych zajmują istotną pozycję zarówno od strony teoretycznej, jak i praktycznej. Zgodnie z rozpowszechnionym poglądem pewne typy ekosystemów, np. układy bagienne miałyby pełnić w krajobrazie rolę bariery biogeochemicznej zmniejszającej ładunek jonów dopływających z łądu, niejako osłaniając ekosystemy wodne przed eutrofizacją.

Ażeby zweryfikować te poglądy, jako obiekt badań wybrano ciek drenujący zlewnię leśno-łąkową, który w końcowym biegu przepływa przez klasyczne przepływowe bagno (zasiedlone przez roślinność szuwarową) i po jego przejściu wpływał do jeziora Skok (miejsowość Bobrówko, Mazury). Celem uzyskania możliwie wszechstronnego obrazu funkcjonowania układu bagiennego w

badaniach uwzględniono zarówno szerokie spektrum pierwiastków (N, P, K, Ca, Mg, S, Cl, Fe, Mn, Zn, Cu), jak i wszystkie formy ich przesyłania w ciek: jonowe, związane z organiczną frakcją rozpuszczoną, jak i formy zawieszonowe.

Uzyskane wyniki nie potwierdziły spodziewanej barierowej roli bagien w krajobrazie.

Sumaryczny ładunek N i P, jak również innych pierwiastków, wcale nie ulegał istotnemu zmniejszeniu po przejściu przez układ bagienny, a pula takich pierwiastków jak Fe, Mn, Zn ulegała nawet zwiększeniu. Modyfikujące oddziaływanie bagniska wyrażało się tylko zmianą formy przekazywania: zmniejszeniu ulegało przekazywanie pierwiastków w formie nieorganicznej, np. PO_4 , NO_3 , zwiększała się zaś organiczna forma przesyłania pierwiastków.

Również sezonowa dynamika łatwo przyswajalnych form fosforu nie wskazywała na możliwości przeciueutrofizacyjnego działania badanego układu bagiennego. Szczyt przesyłania fosforanów przypadał na okres wiosenny, a więc neutralny moment z punktu widzenia eutrofizacji jezior (wody drenujące ekosystemy lądowe nie wykazywały takiej charakterystyki). Przyczyną było powstanie w bagnisku warunków beztlenowych okresie wiosennym i towarzyszące temu wzmożone uwalnianie P i Fe z frakcji żelazowo-fosforowych osadów bagniska.

Nieco bardziej optymistyczny obraz przeciueutrofizacyjnego działania bagien otrzymano w przypadku azotu. Dynamika przesyłania nieorganicznych form tego pierwiastka wskazywała na wyraźne zmniejszenie ładunku po przejściu przez bagnisko. Jednakże towarzyszące temu zwiększenie form organicznych azotu znacznie ograniczało efekt przeciueutrofizacyjny.

Analiza funkcjonowania układu bagiennego przemawiała raczej za coraz bardziej ugruntowującym się w najnowszych badaniach poglądem, że wiele ekosystemów bagiennych pełni w krajobrazie rolę czynnika modyfikującego, a nie ograniczającego pulę pierwiastków przesyłanych z łądu. Z punktu widzenia ochrony ekosystemów wodnych bardziej istotne wydaje się położenie głównego nacisku na optymalizację zabiegów nawożeniowych stosowanych w rolnictwie, a nie na mocno problematyczną i raczej przecenianą

skuteczność osłaniającego działania mokradła (STACHURSKI i ZIMKA 1994).

Często mokradła po zmeliorowaniu są wykorzystywane jako użytki rolne mające zapewnić wysoką produktywność roślinności trawiastej. Osuszeniu bagien towarzyszy jednak zazwyczaj zwiększona intensywność procesów mineralizacji azotu w glebie. Patrząc na to pobieżnie można by potraktować to zjawisko jako objaw pozytywny, gdyż zwiększenie uwalniania biogenego azotu mogłoby nawet stymulować produkcję roślinną. Nasuwało się jednak pytanie czy tak jest rzeczywiście i jakie są wszechstronne, ekologiczne skutki intensyfikacji procesów mineralizacji azotu, wyrażające się między innymi wpływem na cykl krążenia innych pierwiastków, zasobność troficzną siedliska, wielkość produkcji roślinnej, stopień eutrofizacji wód gruntowych. Za celowością przeprowadzania takich badań przemawiały również współczesne poglądy, zgodnie z którymi silna eutrofizacja ekosystemów lądowych azotem ma szereg negatywnych następstw, które mogą być nawet jedną z przyczyn obumierania niektórych ekosystemów.

Obiektem badań było kilka zmeliorowanych łąk bagiennych w dolinie Biebrzy. Stwierdzono, że w wyniku braku optymalizacji stosunków wilgotnościowych (zbytne przesuszenie gleby) na niektórych łąkach procesy utleniania azotu ulegają bardzo silnej intensyfikacji – produkcja jonów azotanowych osiąga poziom ponad $300 \text{ kg N-NO}_3 \text{ ha}^{-1} \text{ sez. weg}^{-1}$. Produkowane w trakcie nitrifikacji jony wodoru były równoważnikowo wymieniane w kompleksie sorpcyjnym gleby na jony Ca^{2+} i Mg^{2+} , ale tylko w niewielkim stopniu na jony K^+ i Na^+ . W rezultacie intensyfikacja procesów utleniania azotu wiązała się z podwyższeniem trofii siedliska w zakresie N, S, a również Ca i Mg. Zjawiskom tym nie towarzyszyło jednak równoległe zwiększenie trofii siedliska w zakresie tak ważnego biogenicznie pierwiastka jak potas. Powodowało to określone konsekwencje dla odżywiania roślinności łąkowej. Roślinność była dobrze zaopatrzona w N, S, Ca, Mg, natomiast wyraźnie pogarszało się ich zaopatrzenie w potas. Był to między innymi wynik stwierdzonego, antagonistycznego oddziaływania jonów amonowych, produkowanych w trakcie mineralizacji azotu w glebie, na pobieranie jonów potasu.

Powstająca dysharmonia pokarmowa na stanowiskach o silnie wzmożonej nitrifikacji

skutkowało: zmniejszeniem produktywności biomasy roślinności łąkowej, zmniejszeniem efektywności wykorzystania dostępnej w glebie puli pierwiastków, nie zutilizowane jony okresowo wzbogacały wody gruntowe (NO_3^- , Ca^{2+} , Mg^{2+}).

O skali eutrofizowania wód gruntowych może świadczyć fakt, że z produkowanych 300 kg azotu w sezonie wegetacyjnym roślinność utylizowała tylko ok. 100 kg N, natomiast blisko 200 kg N zasilało wody gruntowe. Intensywna mineralizacja azotu to również silne zakwaszenie środowiska. Nitryfikacja rzędu 300 kg N-NO_3^- jest równoznaczna z produkowaniem ponad 25 keq wodoru $\text{ha}^{-1}\text{sez.weg}^{-1}$. Tymczasem ładunek 1–2 keq wodoru wnoszony rocznie wraz z opadami deszczu jest już sygnalizowany w badaniach światowych jako silne obciążenie ekosystemów lądowych kwaśnymi opadami.

W sumie przy pozorach procesu o charakterze pozytywnym, bardzo intensywna nitryfikacja wydaje się być procesem o charakterze negatywnym, silnie destabilizującym cykle krążenia pierwiastków, zakłócającym harmonijność zaopatrzenia roślin w pierwiastki, prowadząca do eutrofizacji ekosystemów wodnych (ZIMKA i STACHURSKI 1996c, STACHURSKI i ZIMKA 1998).

Przeprowadzone badania wykazały jak rozległe skutki mają procesy mineralizacji azotu w glebie. Wydają się one być wiodącym procesem glebowym, bez uwzględnienia którego trudne wydaje się zrozumienie zjawisk zachodzących nie tylko w ekosystemie, ale i kraj-obrazie.

Kolejnym zagadnieniem, które stało się przedmiotem badań, była tematyka związana z wyjaśnieniem przyczyn obumierania lasów w strefie Karkonoszy. Obiektem badań były lasy świerkowe i bukowe w okolicach Jakuszyca. Analizowano wskaźniki kondycji świerka (koncentracja chlorofilu a, polifenoli, stopień defoliacji drzew) na tle zawartości pierwiastków w igliwiu (N, P, S, Cl, Na, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Al, Zn, Cd, Pb, Cu). Z uwagi na spodziewany wieloczynnikowy charakter powiązań, do analizy materiału wykorzystano metody wieloczynnikowej analizy regresyjnej.

Otrzymane wyniki ujawniły, że w realiach Karkonoszy jednoczynnikowe hipotezy literaturowe (np. hipoteza amonowa, hipoteza wiodącego wpływu Al) nie mogą mieć w ogóle zastosowania. Wykazano, że zjawisko obumierania lasów świerkowych w Sudetach ma cha-

rakter kompleksowy o podłożu pokarmowym. Z jednej strony występuje deficyt całego szeregu pierwiastków (N, K, Ca, Mg, Fe), z drugiej zaś nadmiar i toksyczne działanie innych: S, Al, Pb. Do tego dołączają zakłócenia wywołane względny nadmiarem fosforu w stosunku do zaopatrzenia roślin w N, K i Fe. Te pokarmowe zaburzenia wpływają negatywnie na metabolizm roślin: obniża się wytwarzanie chlorofilu, zwiększa produkcja związków organicznych o charakterze wtórnych metabolitów (polifenole), a w przypadku silnego deficytu Mg następuje proces defoliacji prowadzący do obumierania drzew.

Podkreślana w piśmiennictwie wiodąca rola deficytu Mg znalazła pełne potwierdzenie w uzyskanych wynikach. Natomiast weryfikacji powinny raczej ulec te hipotezy, które zjawisk obumierania lasów upatrują w nadmiarach azotu. Metody analizy wieloczynnikowej jednoznacznie wykazały, że jeśli istnieje dysharmonia pokarmowa, to leży ona w zakresie względnych nadmiarów P w stosunku do zaopatrzenia roślin w N, K i Fe, co stanowi *novum* w literaturze. Nie jest wykluczone, że wykazana w badaniach wieloczynnikowość przyczyn obumierania lasów nie jest wcale specyficzna dla rejonu Sudetów, ale może występować również w innych częściach Europy, natomiast niewykrucie pewnych zależności może być wynikiem zbyt wąskiego ujęcia metodologicznego w niektórych badaniach światowych (STACHURSKI i współaut. 1993, 1994a, 1994b, 1996; ZIMKA i współaut. 1995).

W celu wykrycia przyczyn powstawania zakłóceń troficznych u świerka w dalszej fazie badania zostały ukierunkowane na określenie charakteru dopływu pierwiastków z atmosfery. Zgodnie z najnowszymi badaniami użycie do monitoringu atmosferycznego dopływu klasycznych pułapek deszczowych może powodować nawet kilkukrotne zniżenie wartości tego dopływu. Przyczyną jest nie uwzględnienie przez ten typ pułapek zjawisk przechwytywania przez strefę koron drzew aerozolo-gazowych form pierwiastków zawartych w atmosferze.

W związku z powyższym do badań wykorzystano nowy typ pułapek wyposażonych w sztuczne listowie (o znanej powierzchni) umieszczane ponad pułapkami deszczowymi. Taki zabieg metodyczny umożliwił uwzględnienie w badaniach również frakcji aerozolo-gazowej przechwytywanej przez listowie, często decydującej o wielkości atmosfery-

cznego dopływu pierwiastków (STACHURSKI i ZIMKA 2000).

Zastosowane eksperymenty wykazały, że atmosferyczny dopływ wielu jonów (SO_4^{2-} , Pb^{2+} , H^+ , NO_3^- , NH_4^+) jest dodatnio sprzężony z wielkością powierzchni listowia. Szczególnie wydatnie powiązanie to zaznaczyło się w przypadku azotu: przy wzroście powierzchni przechwytywanej od 0 do $10 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ następowało nawet podwojenie ładunku docierającego do gleby w sezonie wegetacyjnym. Natomiast w przypadku takich biogennych pierwiastków jak P i K nie zarejestrowano takich prawidłowości – atmosferyczny dopływ był niezależny od wielkości powierzchni sztucznego listowia. Ponadto, wzrostowi powierzchni listowia towarzyszyło również zwiększenie kwasowości wód deszczowych. Jest to rezultat silniejszego zwiększania się puli anionów w stosunku do neutralizujących je kationów w omawianym gradiencie (STACHURSKI i ZIMKA 2000).

Uzyskane wyniki wydają się w znacznym stopniu wyjaśniać przyczyny powstawania zakłóceń troficznych u świerka. Dodatnie sprzężenie: wielkość powierzchni listowia – wielkość dopływu atmosferycznego oznacza, że ekosystemy o bardzo dużej powierzchni asymilacyjnej, jak np. lasy świerkowe ($10\text{-}12 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$), otrzymują w Karkonoszach z atmosfery znacznie większą pulę jonów: H^+ , SO_4^{2-} , Pb^{2+} , niż ekosystemy o niewielkiej powierzchni, jak np. traworośla. Wyjaśniałoby to przyczyny powstawania nadmiarów takich pierwiastków jak np. S, Pb w lasach świerkowych. Z drugiej strony, zwiększające się w ekosystemach o dużej powierzchni listowia dysproporcja pomiędzy dostawami z atmosfery azotu w stosunku do potasu i fosforu może również skutkować zakłóceniami harmonii troficznej. Nie bez znaczenia wydaje się również fakt, że atmosferyczny dopływ Ca, a szczególnie Mg, w rejonie Karkonoszy jest minimalny. W powiązaniu z bardzo niską trofią gleby w tym zakresie (utwory granitowe) może to łatwo doprowadzić do deficytu Mg i Ca. Dalszych zakłóceń troficznych może dostarczać zwiększony dopływ jonów wodoru z atmosfery utrzymujący wysoką aktywność jonów Al^{3+} w glebie, pierwiastka występującego w dużej ilości w skale macierzystej, jak i jonów Pb^{2+} w zwiększonej ilości dochodzących z atmosfery (ZIMKA i STACHURSKI 1996a, 1996b; KRAM i współaut. 1998; STACHURSKI i ZIMKA 2000). Istotny wydaje się również fakt, że większy atmosferyczny dopływ azotu jest skutecznie

przechwytywany już w fazie jego przechodzenia przez korony drzew. Absorbowany jon NH_4^+ jest wymieniany z K^+ i Mg^{2+} zawartymi w listowiu. Natomiast jony NO_3^- są absorbowane równocześnie z H^+ najprawdopodobniej na zasadzie wnikania par kwasu azotowego (HNO_3) do listowia. Ta silnie oszczędzająca strategia w stosunku do zasobów azotu, jaką reprezentują ekosystemy leśne w specyficznych warunkach Karkonoszy, może mieć jednak negatywne następstwa. Absorpcja HNO_3 może doprowadzić do zakwaszenia roztworów komórkowych w listowiu, a możliwości neutralizacyjne puli kationów metalicznych mogą potencjalnie być zmniejszone poprzez ich eliminowanie w trakcie wymiany jonowej z absorbowanym jonem NH_4^+ (STACHURSKI i ZIMKA 2000).

Tych wszystkich komplikacji troficznych w dużym stopniu wydają się unikać ekosystemy o niewielkiej powierzchni listowia, jak np. traworośla, do których z atmosfery docierają znacznie mniejsze ładunki niektórych pierwiastków i dopływ pierwiastków biogennych jest znacznie bardziej harmonijny. Być może obserwowany w rejonie Karkonoszy fakt łatwego eliminowania zespołów o bardzo dużej powierzchni listowia (lasy świerkowe), a zachowywania, a nawet ekspansji zespołów o niewielkiej powierzchni listowia (np. traworośla) można wytłumaczyć właśnie na drodze odmiennej charakterystyki dopływu atmosferycznego, modyfikowanej przez właściwości aparatu asymilacyjnego. Całkiem prawdopodobny staje się pogląd, że w strefie Karkonoszy drzewostany świerkowe działają samodesrukcyjnie: same determinują nadmiary pierwiastków o biogennym, jak i toksycznym charakterze, wywołując zaburzenia w trofii siedliska. Pewne cechy morfologiczne wykształcone u roślinności leśnej (np. silnie rozbudowany aparat asymilacyjny) stanowiący najprawdopodobniej jedną ze skutecznych adaptacji do niskiej trofii siedliska z racji możliwości podwyższania trofii siedliska na zasadzie przechwytywania aerozolo-gazowych form pierwiastków zawartych w atmosferze, w obecnej antropogenicznej rzeczywistości stają się nie adaptatywne, a nawet letalne dla roślinności leśnej (ZIMKA i STACHURSKI 1996a, STACHURSKI i ZIMKA 2000).

Nie zawsze jednak roślinność leśna stymuluje atmosferyczny dopływ pierwiastków o tak niekorzystnej charakterystyce, jak to się obserwuje w Karkonoszach. W centralnej Polsce roś-

linność leśna również powoduje wzbogacanie atmosferycznego dopływu ale jest to dopływ bez cech dysproporcjonalności w pierwiastki – o harmonijnym powiększeniu puli wszystkich biogenów oraz zbliżonym do neutralnego odczynie wód deszczowych (KRAM 2001). Najprawdopodobniej to właśnie harmonijny charakter dopływu pierwiastków z atmosfery może być w centralnej Polsce przyczyną braku bardziej widocznych zakłóceń troficznych w drzewostanach.

W dalszych badaniach, zgodnie zresztą ze światowymi trendami w tej dziedzinie przewidujemy rozwój badań nad uwarunkowaniami atmosferycznego dopływu pierwiastków, powiązaniu tego elementu z charakterystyką ich uwalniania w układzie glebowym, co może wyjaśnić podłoże obserwowanych często zakłóceń troficznych w obrębie ekosystemów leśnych.

STUDIES ON NUTRIENT FLUX IN TERRESTRIAL ECOSYSTEMS

S u m m a r y

Two opposite systems of matter flux have been found in forest ecosystems: an oligotrophic system typical of pine forests and a eutrophic system typical of alder woods. The oligotrophic system is characterised by intensive withdrawal of nutrients (N, P, K) during leaf ageing in autumn, whereas in the eutrophic system these processes are weak. The system of nutrient flux determines the degree of the contribution of heterotrophic organisms to detritification processes, the rate and efficiency of nutrient release in the litter-soil system, and, consequently, the type of soil (mor or mull).

It has been found that during the flow of rainwater through the canopy, nutrients are absorbed by as well as released from the vegetation, depending on the modifying effects of some ions (NH_4^+ , Ca^{2+}), the activity of phytophages, and soil fertility. It has been found that atmospheric NH_4^+ is absorbed by the canopy at a high rate, and this absorption accounts for ion exchange in leaves (most often K^+ and Mg^{2+} , occasionally Na^+ and Zn^{2+}).

It has been found that marshlands do not function as barriers in the landscape. They only change the form of nutrient (N, P) transfer from inorganic to organic, whereas the total pool of nutrients remains un-

changed. Drainage of marshland can yield a number of negative consequences such as very intensive nitrogen mineralization in soil leading to soil acidification, competition of NH_4^+ ions with K^+ leading to a potassium deficit followed by a decrease in the productivity of grassland ecosystems, and to the loss of metallic cations (Ca^{2+} , Mg^{2+}) from the ecosystem.

It has been found that the dying of spruce forests in the Karkonosze mountains is caused by trophic perturbations such as deficiency of some nutrients, disproportional supply of other nutrients (N-P, P-K), or toxic effects of such ions as Pb^{2+} and Al^{3+} . These trophic disturbances account for a reduction of chlorophyll production in spruce needles, for an increase in the production of secondary metabolites (polyphenols), and in the case of an extreme Mg^{2+} deficit they cause the death of leaves/needles and of the whole stands. The experiments with artificial leaves showed that trophic disturbances were due to a very large surface area of spruce leaves, capable of very effective capture of aerosol-gaseous forms of nutrients/elements from the atmosphere. As a result, spruce stands receive from the atmosphere high loads of nutrients that can eutrophicate (N, S), acidify (H+), or poison (Pb^{2+}).

LITERATURA

- KRAM K. J., 2001. *Influence of leaf area on atmospheric input of elements to the ecosystems of the Kampinos National Park (Central Poland)*. Pol. J. Ecol. 49, 327-337.
- KRAM K. J., STACHURSKI A., ZIMKA J. R., 1998. *Evaluation of zinc, lead, cadmium, and copper in bulk precipitation and throughfall in some forest ecosystems of Karkonosze Mts. and Kampinos Forest*. [W:] *2nd International Conference „Trace Elements: Effects on Organisms and Environment”, Cieszyn, 23-26 June 1998*. MIGULA P., DOLEŻYCH B., NAKONIECZNY M. (red.). 43-46.
- STACHURSKI A., 1973. *Carbon and Nitrogen content in the body of saprophages, in their food and feces*. Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 21, 409-411.
- STACHURSKI A., 1987. *Nutrient control in throughfall waters of forest ecosystems*. Ekol. Pol. 35, 3-69.
- STACHURSKI A., ZIMKA J. R., 1975. *Leaf fall and rate of litter decay in some forests*. Ekol. Pol. 23, 103-108.
- STACHURSKI A., ZIMKA J. R., 1975. *Methods of studying forest ecosystems: leaf area, leaf production and withdrawal of nutrients from leaves of trees*. Ekol. Pol. 23, 637-648.
- STACHURSKI A., ZIMKA J. R., 1976a. *Methods of studying forest ecosystems: microorganism and saprophage consumption in the litter*. Ekol. Pol. 24, 57-67.
- STACHURSKI A., ZIMKA J. R., 1976b. *Methods of studying forest ecosystems: nutrient release from the decomposing litter*. Ekol. Pol. 24, 253-262.

- STACHURSKI A., ZIMKA J. R., 1977. *Release of macronutrients from decomposing litter in Pino-Quercetum and Carici elongatae-Alnetum associations. The role of litter microorganisms and saprophages in releasing processes.* Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 24, 655-662.
- STACHURSKI A., ZIMKA J. R., 1981. *The patterns of nutrient cycling in forest ecosystems.* Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 29, 141-147.
- STACHURSKI A., ZIMKA J. R., 1982a. *The leaching of zinc from vegetation of forest ecosystems: the need to apply high retention capacity filters and inhibitors of microflora development in rain water traps.* Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 29, 239-248.
- STACHURSKI A., ZIMKA J. R., 1982b. *Zinc cycling in forest ecosystems.* Pol. Ecol. Stud. 8, 343-359.
- STACHURSKI A., ZIMKA J. R., 1984a. *The budget of nitrogen dissolved in rainfall during its passing through the crown canopy in forest ecosystems.* Ekol. Pol. 32, 191-218.
- STACHURSKI A., ZIMKA J. R., 1984b. *Niektóre konsekwencje dużych dopływów pierwiastków dla ekosystemów leśnych.* [W:] *Reakcje biologiczne drzew na zanieczyszczenia przemysłowe.* R. SIWECKI (red.). Wydawnictwa Uniwersytetu Poznańskiego 85-109.
- STACHURSKI A., ZIMKA J. R., 1992. *Evaluation of consumption, assimilation, production and respiration of folivores in forest ecosystems, calculated by methods of balancing productivity parameters of phosphorus and nitrogen.* Ekol. Pol. 40, 527-551.
- STACHURSKI A., ZIMKA J. R., 1994. *Transfer of elements in a catchment with increasing area of wetland.* Ekol. Pol. 42, 73-102.
- STACHURSKI A., ZIMKA J. R., 1998. *The influence of nitrogen and sulphur mineralization in peat soils on nutritional status of plants.* Pol. J. Ecol. 46, 101-116.
- STACHURSKI A., ZIMKA J. R., 2000. *Atmospheric input of elements to forest ecosystems: A method of estimation using artificial foliage placed above rain collectors.* Environ. Pollut. 110, 345-356.
- STACHURSKI A., ZIMKA J. R., 2002. *Atmospheric deposition and ionic interactions within a beech canopy in the Karkonosze Mountains.* Environ. Pollut. 118, 75-87.
- STACHURSKI A., ZIMKA J. R., KWIECIEŃ M., 1994a. *Niektóre aspekty krążenia pierwiastków w ekosystemach leśnych na terenie Jakuszy (II).* [W:] *Karkonoskie badania ekologiczne.* FISCHER Z. (red.). Ofic. Wyd. IE PAN, 207-232.
- STACHURSKI A., ZIMKA J. R., KWIECIEŃ M., 1994b. *Forest decline in Karkonosze (Poland). I. Chlorophyll, phenols, defoliation index and nutrient status of the Norway spruce (Picea abies L.).* Ekol. Pol. 42, 289-316.
- STACHURSKI A., ZIMKA J. R., KWIECIEŃ M., 1996. *Próba oceny przyczyn powstawania chloroz liściowych u świerka (Picea abies) w Karkonoszach.* [W:] *Reakcje biologiczne drzew na zanieczyszczenia przemysłowe. III krajowe sympozjum.* Kórnik. 1994. R. SIWECKI (red.). 369-376.
- STACHURSKI A., ZIMKA J. R., KWIECIEŃ M., WALD M., 1993. *Niektóre aspekty krążenia pierwiastków w ekosystemach leśnych na terenie Karkonoszy.* [W:] *Karkonoskie badania ekologiczne.* FISCHER Z. (red.). Ofic. Wyd. IE PAN, 115-122.
- ZIMKA J. R., 1989. *Analysis of processes of element transfer in forest ecosystems.* Pol. Ecol. Stud. 15, 135-212.
- ZIMKA J. R., STACHURSKI A., 1976a. *Regulation of C and N transfer to the soil of forest ecosystems and the rate of litter decomposition.* Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 24: 127-132.
- ZIMKA J. R., STACHURSKI A., 1976b. *Vegetation as a modifier of carbon and nitrogen transfer to soil in various types of forest ecosystems.* Ekol. Pol. 24, 493-514.
- ZIMKA J. R., STACHURSKI A., 1980. *The role of nutrient translocation and leaching on chemical composition of falling leaves in the box-alder Acer negundo L.* Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 27, 835-844.
- ZIMKA J. R., STACHURSKI A., 1992. *Intensity of retranslocation of macro- and microelement from ageing foliage of deciduous forest vegetation.* Ekol. Pol. 40, 333-351.
- ZIMKA J. R., STACHURSKI A., 1996a. *Forest decline in Karkonosze Mts. (Poland). Part II. An analysis of acidity and chemistry of atmospheric precipitation, throughfall and forest streamwaters.* Ekol. Pol. 44, 135-159.
- ZIMKA J. R., STACHURSKI A., 1996b. *Kwaśne opady deszczu a obumieranie lasów świerkowych w Karkonoszach.* [W:] *Chemizm i oddziaływanie kwaśnych deszczy na środowisko Przyrodnicze.* WALNA B., KACZMAREK L., SIEPAK J. (red.), 41-59.
- ZIMKA J. R., STACHURSKI A., 1996c. *Intensity of nitrification in peat soils of meadows of Biebrza river (Poland) an effect on cation release and eutrophication of ground water.* Ekol. Pol. 44, 307-328.
- ZIMKA J. R., STACHURSKI A., GRUM L., MOCHNACKA-ŁAWACZ H., WASILEWSKI A. 1981. *The significance of species composition of forest stand in zinc transfer.* Pol. Ecol. Stud. 7, 137-144.
- ZIMKA J. R., STACHURSKI A., KWIECIEŃ M., 1990. *Methods of studies on forest ecosystems: evaluation of nitrogen accumulation in leaf litter in the association Pino-Quercetum.* Ekol. Pol. 38, 383-398.
- ZIMKA J. R., STACHURSKI A., KWIECIEŃ M., 1995. *Wskaźniki kondycji a status troficzny świerka (Picea abies) w Karkonoszach.* [W:] *Problemy ekologiczne wysokogórskiej części Karkonoszy.* FISCHER Z. (red.). Ofic. Wyd. IE PAN, 247-264.