

AZ AVARBOMLÁS TANULMÁNYOZÁSA A SIKFŐKÚTI BIOSZFÉRA-KUTATÁS KERETÉBEN

II. Az avarbomlás elméleti kérdései, kutatásaink jelenlegi helyzete és további feladatai*

TÓTH JÁNOS ATTILA

KLTE Növénytani Intézete, Debrecen

A síkfőkúti cseres-tölgyesben beindult bioszféra-kutatás magát az ökoszisztémát mint anyag-energetikai egységet, annak működési, szabályozási folyamatait tanulmányozza, melynek szerves részét képezi az avarbomlás teljes vizsgálata is (JAKUCS, 1973).

Jelen dolgozat — azon túlmenően, hogy irodalmi adatok alapján ismereti az avarbomlás sebességének meghatározási módszereit, továbbá az avarbomlásban szerepet játszó folyamatokat és az ezekre ható „potenciális” tényezőket — elméleti alapot kíván biztosítani a fenti vizsgálatokhoz, ugyanakkor röviden vázolja jelenlegi kutatásaink helyzetét és további feladatait.

Az avarbomlás sebességének meghatározási módszerei

Az avarbomlás sebességének meghatározására az irodalomban több módszer ismeretes.

REMEZOV (1959) az avarbomlás sebességét úgy határozza meg, hogy a lombhullás közötti időszakokban, amikor az avarhullás csekély mértékű, meghatározott időközönként a talajon levő avarból mintákat gyűjt be, majd megfelelő szárítás után megméri a súlyukat. A súlycsökkenésből kiszámítható az avar bomlási sebessége. Mivel a talajon levő avareloszlás nem egyenletes, hanem normáeloszlást mutat, célszerű nagy avarminta számmal dolgozni (TÓTH—B. PAPP, 1973). Az avarminták felszedésénél célszerű a begyűjtést az avarszintek (L, F₁, F₂) szerint végezni, ily módon többé-kevésbé megoldható az avar elkülönítése a talajtól (ATTIWILL, 1967). Ha az avarmintákban eleve nagyobb mennyiségű talaj volt, ezek eltávolítása vizes mosással ill. ülepítéssel történhet (TÓTH—B. PAPP, 1973). Ez esetben kétségtelenül kioldódnak a vízoldékony anyagok is, az ezzel járó súlycsökkenés azonban még mindig kisebb hibát okoz, mint ami a talajrészeknek tulajdonítható súlynövekedésből származna. A súlymérést célszerű 85°C-on vagy 105°C-on szárított anyaggal végezni.

* Közlemény a „Síkfőkút Project” munkáiból. Nr. 8.

A módszer nagyon előnyös a talajon levő különböző korú avar bomlási sebességének a meghatározására, mivel megszerkeszthető a lebomlási görbe is (l. alább). A REMEZOV- (1959) féle módszer hátrányai között kell megemlítenünk, hogy az időközben lehullt avarmennyeiség bizonyos mértékű pontatlanságot eredményez a bomlás sebességére kapott eredményekben. Az ebből származó hiba azonban a legtöbb esetben elhanyagolható a csekély mértékű avarhullásra való tekintettel. A fenti módszerrel kapcsolatban hátrányos az is, hogy a mérés időtartama a lombhullás közötti időszakokra korlátozódik.

Véleményünk szerint a fenti hibalehetőség és a mérés időtartama kiterjeszhető a lombhullás alatti időszakokra is, ha ismerjük ill. mérjük az avarprodukciónak az egyes mérések közötti időszakokban. Ha a talajon mért avarmennyeiség súlyához hozzáadjuk a következő mérésig lehullt avarmennyeiség súlyát és az így kapott összegből kivonjuk a következő meghatározáskor kapott értéket, akkor megkapjuk a vizsgált időszak alatt elbomlott avar mennyiségét. Ez alapján az avarbomlás sebessége kiszámítható. A fenti módszer lényegében a JENNY et al. (1949) féle módszer módosított változatának tekinthető (l. alább).

Számos szerző (BOCOCK et al., 1960, WITKAMP and OLSON, 1963, WITKAMP, 1963, 1966, ATTIWILL, 1967, EDWARDS and HEATH, 1963, GOSZ et al., 1973 stb.) az avarbomlás sebességének a meghatározására az ún. nylonhálósák módszert alkalmazza. A módszer lényege, hogy nylonháló zacskóba ismert súlyú lombavart helyeznek ki a vizsgálandó területre, majd meghatározott időközönként mérik a súlycsökkenést. A súlymérést itt is célszerű 85 °C-on vagy 105 °C-on szárított anyaggal végezni.

A bomlás sebesség nagymértékben függ az alkalmazott hálószem nagyságától (EDWARDS and HEATH, 1963, ANDERSON, 1973a). Kis lyukbőségű háló alkalmazása esetében ugyanis a nagyobb avarfogyasztó állati szervezeteket kizárjuk a lebontási folyamatból, mivel ezek nem férnek át a hálószemeken. Nagyobb lyukbőségű háló esetében a lebomlás mértéke általában megnő. Ez azonban nemcsak annak tulajdonítható, hogy a makroszervezetek képesek behatolni a hálószemeken és ezáltal résztvesznek az avarbomlásban, hanem módszertani hibának is. Nagyobb hálószem alkalmazása esetében az avarrészek egyszerűen kiesnek, anélkül, hogy ténylegesen elbomlottak volna (WITKAMP and OLSON, 1963, HOWARD, 1967). A nylonháló-zsák módszerrel kapott eredményeket az is módosíthatja, hogy hogyan történt a zsákok kihelyezése a területre; közvetlenül az avarrétegre vagy a humuszrétegre. Abban az esetben, ha a zsákok kihelyezése a humuszrétegre történik, a bomlás sebessége megnő (WITKAMP and OLSON, 1963). A nylonháló-zsák módszerrel kapott eredmények tehát csak azonos kísérleti feltételek mellett hasonlíthatók össze (azonos lyukbőség, ugyanolyan kihelyezési mód). A nylonzsák módszer a frissen hullt lomb bomlási sebességének meghatározásán túlmenően egyéb speciális kérdések tanulmányozására is alkalmas; így pl. a bomlás folyamán bekö-

vetkező kémiai és biológiai változások nyomon követésére, különböző termőhelyek hatásának az összehasonlítására stb. GORDEN (1972) a cellulózbomlás vizsgálatára javasolja vízi és szárazföldi ökoszisztémákban. A nylonháló-zsák módszerrel kapott eredmények nagymértékben hozzájárultak az avarbomlási folyamatok megismeréséhez, az erre vonatkozó információink legnagyobb része ezzel a módszerrel végzett vizsgálatoknak köszönhető.

Egyes esetekben az avarbomlás sebességét úgy határozzák meg, hogy az avarlevelek súlyát egyenként lemérik, ezután a levélnyel mentén nylon zsinórra felfűzve kihelyezik a területre, majd bizonyos időközönként mérik a súlycsökkenést (WITKAMP and OLSON, 1963, ANDERSON, 1973a). A kapott eredmények magasabbak mint a nylonháló-zsák módszer esetében. Ez azonban módszertani hibának is tulajdonítható. A letöredezett, de még bomlatlan avarrészek súlyát ugyanis nem tudjuk meghatározni, ennek megfelelően a fenti módszerrel „túlbecsüljük” az avarbomlás sebességét.

JÁRÓ (1963) az avarbomlás sebességét úgy határozza meg, hogy az avartól előzetesen megtisztított erdőtalajra, ismert légszárazsúlyú azonos fajú lombavart helyez ki, majd 1 év eltelté után méri a súlycsökkenést. Az időközben lehullt lomb eltávolításáról gondoskodik. Az így kapott eredmények szintén nagyobbak, mint a nylonháló-zsák módszerrel kapott eredmények, annál is inkább, mivel a zsákok kihelyezése a humusz rétegre történik. JÁRÓ (1963) módszeréhez lényegében hasonló eljárásokat alkalmaz GERE (1971a) is az avarbomlás sebességének meghatározására. Közvetlenül lombhullás előtt az erdő talajáról 2 db 10×10 m-es területről eltávolítja az avart, majd a lombhullás után 25×25 cm-es mintavevővel kb. félévenként 5–5 db avarmintát gyűjt be. A mintákból az ágdarabokat és a lágyszárú növényzet maradványait kézi válogatással eltávolítja, majd megfelelő szitálás után (3 ill. 5 mm-es lyukbőség alkalmazása mellett) méri a szárazanyagra vonatkoztatott súlycsökkenést. A kétféle szitálással kapott frakció összevetése felvilágosítást ad a bomlás folyamán bekövetkező aprózódás mértékére is. A következő lombhulláskor a talajra került avart időközben kézi válogatással eltávolítja. Fenti módszernek olyan változatát is alkalmazza, ahol ismert súlyú avart helyez ki a területre. Az avar rögzítését ez utóbbi esetben 25×25 cm-es, 3 mm-es lyukbőségű dróthálóval oldja meg. GERE (1971b) egy másik módszere azon alapszik, hogy a tavasszal 25×25 cm-es mintavevővel begyűjtött avarmintákban elkülöníti az ideit „friss” avart a korábbi már bomlásban levő „idős” avartól. Az „idős” avar mennyiségét az összavar („friss” + „idős”) százalékában fejezi ki. A kapott értékek alapján meghatározható az avarbomlás sebessége.

Az izotópos vizsgálatok az avarbomlás sebességének meghatározására, mivel nagyobb technikai apparátust igényelnek, még nem eléggé elterjedtek (MURPHY, 1962, WITKAMP and FRANK, 1969).

JENNY et al. (1949) az avarbomlás sebességét az „évi avarbomlási konstans” (k') alapján jellemzi.

Szerintük egyensúlyi viszonyok kialakulásakor az évi avarprodukciónak (A) és az 1 év alatt elbomló avar mennyisége megegyezik, azaz:

$$A = k' (F_E + A)$$

ahol F_E a talajon található „minimális” avarmennyiséget jelenti. Fenti egyenletből az avarbomlási konstans k' értéke:

$$k' = \frac{A}{F_E + A}$$

A JENNY et al.- (1949)féle módszerrel a bomlási %/év érték is meghatározható. Ha az egyensúly fennáll (ami a mérések alapján számszerűen is eldönthető), vagyis az évi avarprodukciónak (A) és az 1 év alatt elbomló avar mennyisége megegyezik, akkor a bomlási %/év érték az alábbi egyenletből kiszámítható:

$$\text{bomlási \% / év} = \frac{A \cdot 100}{F_E + A}$$

azaz

$$\text{bomlási \% / év} = k' \cdot 100$$

E módszer, hasonlóan REMEZOV (1959) módszeréhez, elsősorban a különböző korú avar bomlási sebességének meghatározására alkalmas. Az F_E érték meghatározására ugyanazok a szempontok irányadók mint a REMEZOV- (1959)féle módszernél a talajon levő avarmennyiség meghatározására. Az F_E érték meghatározásának optimális időpontját a folyamatos avarprodukciónak mérések alapján lehet meghatározni. Az évi avarprodukciónak (A) értékének a meghatározása többféle módszerrel történhet. JÁRÓ (1958) közvetlenül a lombhullás után, acélszalaggal körülhatárolt $1/2 \times 2$ m-es próbaterületekről, kézi válogatással gyűjti be a frissen hullt avart, gondosan elkülönítve az előző évi avartól. Az IBP kutatások keretében nagyon elterjedt az évi avarprodukciónak meghatározására az avargyűjtő zsákok és ládák használata (B. PAPP, 1972, B. PAPP—TÓTH, 1973).

Az avarbomlás sebességét a fenti módszereket alkalmazva legegyszerűbben a bomlási %/év vagy a bomlási %/hét értékkel jellemezhetjük (REMACLE, 1972). Ha a bomlási % időbeli lefutását derékszögű koordináta rendszerben ábrázoljuk, megkapjuk az ún. avarlebomlási görbét. [A JENNY et al. (1949)-féle módszer esetében ilyen lehetőség nincs, a bomlási %-ot az egy év alatt elbomló avarra lehet megadni.] Számos szerző szerint az avarbomlási görbe időbeli lefutása e^{-x} típusú exponenciális görbe szerint történik, azaz

$$\frac{X}{X_0} = e^{-kt}$$

ahol X_0 a kiindulási, X pedig a t idő alatt megmaradt avarmennyiséget jelenti. A k az OLSON- (1963)féle avarbomlási konstans. A JENNY et al. (1949) „évi

avarbomlási konstans" (k') és az OLSON-(1963)féle avarbomlási konstans (k) közötti összefüggés:

$$k' = 1 - e^{-kt}$$

mely egyenletből egyik paraméter ismeretében a másik kiszámítható. Az OLSON-(1963)féle avarbomlási konstansból (k) további paraméterek számíthatók; így a felezési idő $T_{1/2} = 0,639/k$, az „idő konstans” ($1/k$), amely idő alatt a kiindulási avarmennyiség $1/e$ azaz, 0,368-ad részre csökken, a 95%-os bomláshoz szükséges idő ($3/k$) és a 99%-os bomláshoz szükséges idő ($5/k$).

MINDERMAN (1968) szerint az avarbomlási görbe időbeli lefutása nem felel meg az e^{-x} típusú exponenciális görbének, az avart felépítő egyes kémiai komponensek eltérő bomlékonysága miatt. ANDERSON (1973a) vizsgálatai részben alátámasztják MINDERMAN (1968) megállapítását. ANDERSON (1973a) szerint e^{-x} típusú lebomlás csak akkor adódik, ha az avarbomlásban csak a mikrobiális tevékenység, ill. az abiotikus kioldódás játszik szerepet, vagyis a legfeljebb 175 mikron lyukbőségű nylonháló-zsák esetében, ahol a makroszervezetek nem tudnak behatolni a hálószemeken. Abban az esetben, ha a bontásban állati szervezetek is részt vesznek (a nagyobb lyukbőségű 3 ill. 7 mm-es nylonháló-zsákok esetében) az avarbomlási görbe nem exponenciális jellegű (ANDERSON, 1973a). A TYERESENKOVA (1973) által közölt avarbomlási görbék sem felelnek meg az e^{-x} típusú lebomlási görbének.

Mivel az utóbbi időben, mint fentebb láttuk, egyre többen kétségbe vonják az avarbomlási görbe exponenciális jellegét, célszerű az OLSON (1963) féle avarbomlási konstans (k) és az ebből számítható paramétereket felezési idő, „idő konstans” stb. mellőzni, ill. csak akkor megadni, ha az avarbomlási görbe valóban exponenciális jellegű. Az avarbomlás sebességét megfelelően jellemzi a bomlási %/év ill. a bomlási %/hét érték vagy a JENNY et al.- (1949)féle „évi avarbomlási konstans” (k'). Ez utóbbi paraméter ugyanakkor értékes információt szolgáltat az ökoszisztéma „egyensúlyi” helyzetére, pontosabban az évi avarprodukción és az 1 év alatt elbomló avarmennyiség viszonyára vonatkozóan.

A fentiekben világosan kitűnik, hogy az avarbomlás-sebességére kapott adatok csak akkor hasonlíthatók össze, ha meghatározásuk azonos módszerrel történt. Sajnálatos, hogy az IBP által kiadott összesítő közleményben, amelyben a különböző ökoszisztémák avarlebomlási %/hét adatai vannak felsorolva, az alkalmazott módszerek nincsenek feltüntetve (REMACLE, 1972).

Az avarbomlást eredményező folyamatok

Az irodalomból kitűnik, hogy az avarbomlás lényegében öt egyidejűleg és ugyanakkor egymásra ható folyamatnak tulajdonítható:

1. abiotikus kioldódás (NYKVIST, 1961, KOWAL, 1969, ANDERSON, 1973a),

2. abiotikus aprózódás (ANDERSON, 1973a),

3. abiotikus lebomlás. (A kémiai oxidáción kívül, itt azoknak az enzimeknek a lebontó hatását is tekintetbe kell vennünk, amelyek a növény pusztulása után még bizonyos ideig aktívak maradnak, egyes szerves anyagok részleges vagy teljes lebomlását eredményezik, humusz vagy humuszhoz hasonló anyagok keletkezése közben, in: STEFANOVITS, 1971),

4. biotikus aprózódás és lebontás állati szervezetekkel (WAKSMAN and TENNEY, 1928, DUDICH, BALOGH és LOKSA, 1952, GERE, 1956, EDWARDS and HEATH, 1963, SATCHELL and LOWE, 1966 stb.)

5. mikrobiális lebomlás (WITKAMP, 1963, 1966 1967, REMACLE 1971 stb.).

Mivel az avarbomlásban résztvevő folyamatok egyidejűleg és ugyanakkor egymás intenzitására is hatnak, metodikailag — természetes viszonyok között — meglehetősen nehéz az egyes folyamatok izolált hatását vizsgálni az avarbomlás sebességére. Erre a különböző lyukbőségű nylonháló-zsákokkal végzett kísérletek csak hozzávetőleges felvilágosítást adhatnak. Kis lyukbőségű (175 mikronos) nylonháló-zsákok esetében, ahol az állati szervezeteket kizárjuk a bontásból, a mikrobiális bomláson kívül nyilvánvalóan szerepet játszik az abiotikus kioldódás, valamint az abiotikus lebomlás is, ugyanakkor az abiotikus kimosódás vagy az abiotikus lebomlás sem vizsgálható izoláltan a mikrobiális lebomlás nélkül. Hasonló módon az állati szervezetek hatását sem vizsgálhatjuk elkülönítve a mikrobiális bomlástól vagy az abiotikus kioldódástól és lebontástól függetlenül. Ebben a tekintetben a módszertani nehézségeket még inkább fokozza az a körülmény, hogy az egyes folyamatok egymásra is hatnak, egymás intenzitását is növelik. A nagyobb lyukbőségű (3 ill. 7 mm-es) nylonháló-zsákok esetében ennek megfelelően a bomlási sebesség növekedése nem tulajdonítható kizárólag az állati szervezetek felaprózó ill. fogyasztó tevékenységének, ezzel párhuzamosan nyilvánvalóan növekszik az abiotikus kioldódás és a mikrobiális lebomlás mértéke is. Számos szerző (DUDICH, BALOGH, LOKSA, 1952, FEHÉR, 1954, MACFADYEN, 1963, NICHOLSON et al., 1966, GERE, 1956) az avarbomlásban résztvevő állati szervezetek jelentőségét — azon túlmenően, hogy az avar anyagainak mintegy 5—20%-át beépítik saját testükbe, továbbá az elöregedett gombahifákban levő immobilizált anyagokat feltárják és részt vesznek a humifikációs folyamatokban is — éppen abban látja, hogy az avar felaprózásával, őrlésével nagyobb felületet biztosítanak a mikroorganizmusok lebontó tevékenységéhez, azaz növelik a mikrobiális lebontás intenzitását.

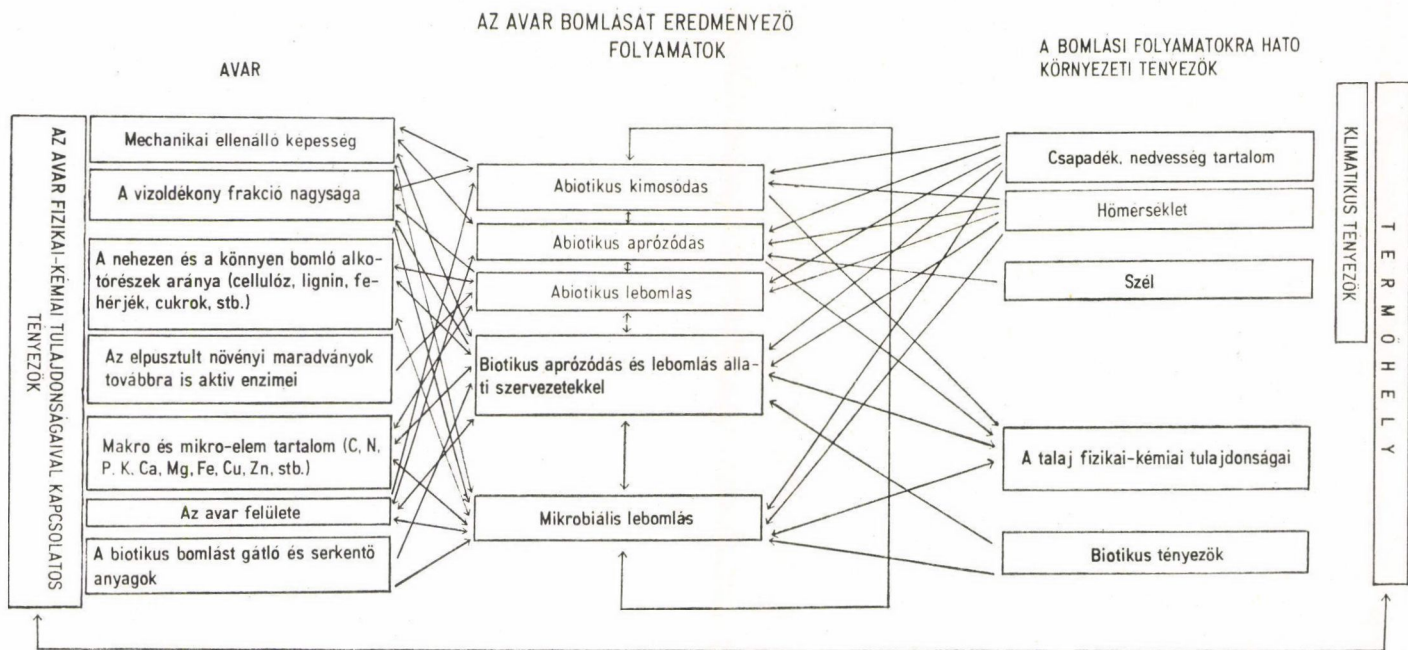
Az abiotikus aprózódás növekedése (az avar kiszáradása és újranedvesedése, átfagyása következtében, a szél hatására) a biológiai lebomlási folyamatok intenzitását fokozza (STEVENSON, 1956, BIRCH, 1958, WITKAMP, 1963). Ugyanígy az abiotikus kioldódás mértékének a növekedése a biológiai lebontási folyamatok növekedését vonja maga után (NYKVIST, 1961, KOWAL, 1969).

Az abiotikus lebomlás növekedése vagy csökkenése elsősorban az abiotikus kimosódási folyamatra hat. Az abiotikus bomlás során keletkező anyagok ugyanis többnyire vízdékonyak (in: STEFANOVITS, 1971).

Az avarbomlás sebességére ható tényezők hatásmechanizmusa

Az avarbomlás mint az előzőkben láttuk, nem egységes folyamat, hanem öt egyidejűleg és ugyanakkor egymásra ható folyamat eredőjének tekinthető. Az avarbomlás sebességére ható tényezők ezekre a folyamatokra ennek megfelelően közvetlenül és közvetve is hatnak, mivel a fenti folyamatok — mint az előző fejezetben láttuk — egymással oda-vissza ható konzekutív kapcsolatban állnak. Így pl. az avar vízdékony frakciójának a nagysága közvetlenül hat az abiotikus kimosódási folyamat intenzitására, ezen keresztül pedig a biológiai lebomlási folyamatokra (NYKVIST, 1961, KOWAL, 1969). Ugyanígy pl. valamilyen gátló anyag jelenléte az avarban vagy a talajban, nemcsak a biológiai lebomlási folyamatok hatékonyságát csökkenti, ezen keresztül csökken az abiotikus kioldódás és az abiotikus aprózódás mértéke is. A példákat tovább lehetne sorolni, ehelyett inkább az 1. ábrára utalunk, ahol az avarlebomlásban szerepet játszó folyamatokat és az ezekre ható tényezőket tüntettük fel.

Világosan kell látnunk azt a körülményt is, hogy az avarbomlás előrehaladtával maguk az avarbomlásra ható tényezők is változnak, ami az avarbomlás sebességének változását vonja maga után. Így pl. az avarbomlás folyamán változik az avar ásványi anyag összetétele, a vízdékony frakció mennyisége, az abiotikus bomlásban szerepet játszó enzimek aktivitása stb., ami az avarbomlás sebességének a változását vonja maga után. Hasonló módon a talajba kerülő ásványi és humusz anyagok módosítják a talaj tulajdonságait (JÁRÓ és HORVÁTH, 1959), ami szintén közvetlen és közvetett módon visszahat az avarbomlás sebességére. Másképpen megfogalmazva: az avarbomlással a talajba visszakerülő anyagok módosítják a termőhely állapotát, a termőhely pedig közvetlenül (l. alább) és közvetve is visszahat az avarbomlás sebességére, a kiindulási avar kémiai-fizikai tulajdonságainak a módosításán keresztül (JÁRÓ, 1963). Az 1. ábrán az oda-vissza ható kapcsolatokat két irányú nyíllal jelöltük meg. A továbbiakban az avarbomlásra „potenciálisan ható” tényezők áttekintésénél elsősorban az avarlebomlási folyamatokkal való közvetlen kapcsolatokra térünk ki, annak előrebocsátása mellett, hogy a fenti tényezők közvetett hatása sem elhanyagolható, sőt egyes esetekben rendkívül jelentős lehet.



1. ábra. Az avarbomlási folyamatokra ható „potenciális” tényezők vázlatos áttekintése

Az avar fizikai-kémiai tulajdonságaival kapcsolatos „potenciális” tényezők

Az avar növényi maradványainak szöveti mechanikai ellenálló képessége elsősorban az abiotikus és biotikus aprózódási folyamatok szempontjából jelentős, de közvetve hat az avarbomlásban szerepet játszó egyéb folyamatokra is (MIKOLA, 1954, MELIN, 1930).

A vízdékony anyagok mennyisége (vízdékony cukrok, fehérjék, humusz vagy humusz-szerű anyagok stb.) közvetlenül az abiotikus kioldódási folyamatra hat (NYKVIST, 1961, KOWAL, 1969).

Az avar nehezen (pektin, cellulóz, lignin, stb.) és könnyen (cukrok, keményítő, hemicellulóz, proteinek, stb.) bomló anyagainak mennyisége az abiotikus lebomlást, valamint az állati szervezetek és a mikroorganizmusok lebontó tevékenységét jelentősen befolyásolja.

Az elpusztult növényi maradványok továbbra is aktív lebontó enzimeit, amit korábban már említettünk, az abiotikus lebomlásban játszanak szerepet (in: STEFANOVITS, 1971). Ezek aktivitása az avarbomlás előrehaladtával — megfelelő utánpótlás hiányában — feltehetően csökken.

Az avar ásványi anyag tartalmával kapcsolatban nagyon lényeges szempont, hogy a bomlás folyamán valamelyik elem hiánya nem gátolja-e a mikrobiológiai lebomlást. Ebben a vonatkozásban kiemelkedő jelentőségű az avar N-tartalma ill. a C : N arány, tekintve, hogy a lehullt lomb N-tartalma meglehetősen alacsony (1–2%) ill. a C : N arány 90 : 1-ig terjedhet (GOSZ et al., 1973). Általában minél magasabb a kiindulási avar N-tartalma, azaz minél kisebb a C : N arány, annál nagyobb intenzitású az állati szervezetek és a mikroorganizmusok lebontó tevékenysége (WAKSMAN and TENNEY, 1928, WITTICH, 1948, SATCHELL and LOWE, 1966, WITKAMP, 1966). Éppen ezért az avar N-ben gazdag egyéb alkotóinak (állati hullák, ürülék, zöld növényi maradványok, a lágy szárú növények maradványai stb.) igen nagy jelentősége van a C : N arány „beszűkítésében” (BOCOCK, 1963, 1964, GOSZ et al., 1973, TYERESENKOVA, 1973). A biológiai bomláshoz szükséges N származhat a csapadékból (BOCOCK, 1963, 1964) és az atmoszferikus levegő N-jének a biológiai megkötéséből is (OLSEN, 1933).

Számos szerző szerint a bomlás folyamán a lombavar N-tartalma növekszik (OLSEN, 1933, GILBERT and BOCOCK, 1963, ANDERSON, 1973b), ami a bomló lomb humifikálódási folyamataival áll kapcsolatban (GERE—HARGITAI, 1971). JÁRÓ (1963) szerint a bomlás folyamán a lomb N-tartalmát ill. a humifikálódás mértékét a bomlási sebesség határozza meg. Így pl. a gyorsan bomló gyertyán lombjából egyéves bomlás után az eredeti N-tartalomnak mintegy 92%-a eltűnt, ugyanakkor a lassan bomló tölgyek lombjában egyéves bomlás után több volt a N, mint az eredeti kiindulási anyagban (JÁRÓ, 1963). A gyorsan bomló avarnál éppen amiatt, hogy nincs jelentősebb humuszfelhalmozódás,

a lomb bomlásával szinte egyidőben a felszabaduló tápanyagok közvetlenül rendelkezésre állnak a növényeknek, míg a lassabban bomló avarnál a nagy humuszképződés miatt, a növények a tápelemek jelentős részéhez csak fokozatosan a humusz lényegesen lassúbb feltáródása után juthatnak hozzá (JÁRÓ, 1963). A gyorsan bomló avar tehát intenzív tápanyagforgalmat eredményez, amit a növények többnyire jól hasznosítanak (JÁRÓ, 1963). Így pl. a gyorsan bomló nyárfa lomb esetében a nyárfa növekedése is gyors (JÁRÓ, 1963).

A N beépülésének a mechanizmusa a bomló lombba jelenleg nem ismeretes (Gosz et al., 1973). A bomló lomb N-tartalmának a növekedése a fentebb említett külső N-források felhasználásával történhet. A N szállításában valószínűleg a gombahifák N transzlokációja is szerepet játszik. A N-hez hasonlóan a lehullt lomb P- és S-tartalma is igen fontos szerepet játszik a mikrobiális bomlás folyamán, mivel igen kis mennyiségben van jelen (1% alatt). Gosz et al. (1973) az *Acer campestre*, a *Fagus grandifolia* és a *Betula allegheniensis* lombjának bomlásakor azt tapasztalta, hogy hasonlóan a N-hez a P- és a S-tartalom is nő. A növekedés oka a fentebb említett szerzők szerint hasonlóan a N-hez külső P és S források (pl. pollenszemek, állati hullák, ürülék stb.) beépülésével magyarázható. Fentiekkel ellentétben JÁRÓ (1963) mintegy 10 hazai fafaj lombjának vizsgálatakor azt tapasztalta, hogy a bomlás folyamán a P-tartalom csökken. A K, Mg és Ca mennyisége a lomb bomlása folyamán csökken (Gosz et al., 1973, ATTIWILL, 1967). A K csökkenés különösen a bomlás kezdeti szakaszában igen jelentős. A Ca csökkenés úgy látszik párhuzamot mutat a szárazanyag-tartalom csökkenésével, ami feltehetően annak tulajdonítható, hogy a Ca strukturális elem (Gosz et al., 1973). JÁRÓ (1963) szerint a nagyobb Ca tartalmú avar gyorsabban bomlik, szemben a Ca-ban szegény avarral. Ennek feltehetően az lehet a magyarázata, hogy a bomlás folyamán felszabaduló savas termékeket a Ca közömbösíti (TYERESSENKOVA, 1973).

Nem igényel különösebb részletezést, hogy a bomlásban levő lomb felületének növekedése közvetlenül és közvetve is gyorsítja az avarbomlást eredményező folyamatok sebességét.

Számos információt találunk az irodalomban, hogy a bomló lomb polifenol anyagai a fehérjékkel nehezen bontható komplexeket képeznek, amelyek ellenállóak a mikrobiális bomlással szemben (DAVIES et al., 1964). BASARABA és STARKEY (1966) tanninokkal kapcsolatban közölt hasonló eredményt. A lomb nagy polifenol tartalma csökkentti az állati szervezetek lebontó tevékenységét is (EDWARDS and HEATH, 1963, KING and HEATH, 1967, SACHELL and LOWE, 1966).

A fenyőavarból antibakteriális anyagokat vont ki WINTER és BUBLITZ (1953). Feltehetően a lombavarban levő gátló anyagoknak köszönhető az is, hogy egyes fajok lombját a mikroorganizmusok és az állati szervezetek jobban kedvelik mint más fajok lombját (JÁRÓ, 1963).

Mivel a különböző fajok lombavarjának fizikai-kémiai tulajdonságai

többé kevésbé eltérnek egymástól, érthető, hogy egyes fajok levelei viszonylag gyorsan, más fajok levelei kevésbé gyorsan bomlanak (WITTICH, 1939, WITKAMP, 1963, 1966, Gosz et al., 1973, ANDERSON, 1973a, JÁRÓ, 1963).

A termőhellyel kapcsolatos „potenciális” tényezők

Számos szerző a termőhely fontosságát hangsúlyozza az avarle bomlásban (FEHÉR, 1942, JÁRÓ, 1963, WITKAMP, 1963, MELIN, 1930, MIKOLA, 1954, STEVENSON, 1956). Egyes termőhelyeken nagyobb mértékben bomlik le ugyanazon lomb, mint más termőhelyeken (JÁRÓ, 1963, WITKAMP, 1963). A termőhely hatásánál az ökoszisztéma klimatikus és talajtani tényezőit kell figyelembe venni.

A csapadék közvetlenül az abiotikus kioldódásra, az abiotikus aprózódásra, az abiotikus lebomlásra és a biotikus lebomlási folyamatokra hat. Az avar kiszáradása és újranedvesedése fokozza az abiotikus aprózódás mértékét (WITKAMP, 1963, STEVENSON, 1956, SOULIDES and ALLISON, 1961). Nagyobb nedvességtartalomnál nő a mikrobiális lebomlás mértéke (NYKVIST, 1961, KOWAL, 1969, MELIN, 1930, MIKOLA, 1954). WITKAMP (1963) pozitív korrelációt mutatott ki a nedvességtartalom és a mikroorganizmus szám között. Alacsony nedvességtartalomnál a mikrobiális lebomlás jelentősen csökken (ANDERSON, 1973a). Az avar nedvességtartalma jelentősen hat az állati szervezetek lebontó tevékenységére is (NYKVIST, 1961, KOWAL, 1969).

Az avarbomlásban szerepet játszó folyamatokra jelentősen hat a hőmérséklet is. Az avar átfagyása kedvezően hat a lebomlási folyamatra (GERE—HARGITAI, 1971, WITKAMP, 1963, STEVENSON, 1956) valószínűleg az abiotikus fragmentáció növelésén keresztül. Gosz et al. (1973) szerint, mivel a téli hónapok alatt is növekedik a N-tartalom, feltételezi, hogy az alacsony hőmérséklet nem gátolja a mikroorganizmusok tevékenységét.

A szél az abiotikus aprózódásra hat (ANDERSON, 1973a). A fentiek alapján érthetővé válik TYERESENKOVA (1973) azon megállapítása, mely szerint az ökoszisztéma klimatikus viszonyai jelentősen hatnak az avarbomlás sebességére.

A talaj szerepe elsősorban a biotikus lebomlási folyamatok szempontjából jelentős. JÁRÓ (1963) szerint a „mull humuszú bázisos talaj kedvezőbb körülményeket biztosít a mikroorganizmusoknak és a gilisztáknak mint a moder humuszú”.

Az 1. ábrán biotikus tényezők alatt foglaltuk össze a talajfauna és a mikroorganizmusok mennyiségi és faji összetételét, ezek aktivitását és az aktivitásukat befolyásoló biotikus (fungisztázis, bakteriosztázis stb.) tényezőket.

A ható tényezők feltárása

Az eddigiekben az ún. „potenciális” tényezőkről volt szó. Felsorolásuk éppen ezért nem is lehet teljes, mivel a potenciális tényezők száma „végtelen” (JUHÁSZ NAGY, 1962). Segítségükkel azonban lehetőség nyílt az avarbomlási folyamat sokrétűségének, komplexitásának felvázolására.

A ténylegesen ható tényezők feltárása mindig konkrét esetben az adott ökoszisztémán belül történhet, ami mindenképpen óvatosságra int az eredmények általánosításánál. Egyik vagy másik „potenciális” tényezőt éppen ezért nem szabad abszolutizálni, általános érvényűnek tekinteni. Így pl. nem jelenthető ki, hogy az avarbomlás sebességét minden esetben az avar N-tartalma határozza meg; a vörös tölgy lombja ugyanolyan termőhelyi viszonyok között annak ellenére, hogy kisebb N-tartalmú mint a bükk és a molyhos tölgy lombavarja, mégis gyorsabban bomlik a fenti fajok lombjával szemben (JÁRÓ, 1963). Ugyanígy pl. aligha állítható fel a különböző fajok avarjának abszolút értelemben vett bomlási sora sem, tekintve, hogy a bomlás sebességét a termőhelyi viszonyok — mint korábban kifejtettük — közvetlenül és közvetve is befolyásolják (lásd in: JÁRÓ, 1963).

A ténylegesen ható tényezők meghatározása azonban nem könnyű feladat, feltárásuk csak sokoldalú, többlépcsős, ún. „lépcsőzetes szubordináció” elvén alapuló vizsgálat keretében lehetséges. Ennek potenciális lehetőségét nyújtja a síkfőkúti cseres-tölgyesben folyó bioszféra-kutatás.

A síkfőkúti bioszféra-kutatás avarbomlással kapcsolatos kutatásainak jelenlegi helyzete és további feladatai

A „Síkfőkút Project” avarbomlással kapcsolatos jelenleg (1973) folyó vizsgálati három nagyobb csoportra bonthatók:

- I. Vizsgálatok JENNY et al. (1949) módszerével.
 - II. A lombavar bomlásának vizsgálata „nylonháló-zsák” módszerrel.
 - III. Egyéb avarbomlással kapcsolatos vizsgálatok.
- I. Az avarbomlás-vizsgálat a lombavar, rügy, virág, termésmaradványokra vonatkozóan JENNY et al. (1949) módszerével.
- Fenti vizsgálattal kapcsolatban 1972 óta az alábbi méréseket végeztük:
- a) Az avarprodukción folyamatos mérése a fenti avaralkotó komponensek tekintetében (B. PAPP—TÓTH, 1973, TÓTH—B. PAPP, 1973).
 - b) A hőmérséklet, csapadék, légáramlás folyamatos mérése.
 - c) A talajon levő ún. minimális avarmennyiség, azaz F_E értékének meghatározása.

A vizsgálattal nyerhető eredmények információ értéke:

1. A fenti adatokból kiszámítható a lombavar, rügy, virág, termés-

maradványokra az évenként elbomló avar mennyisége kg/ha-ban, a bomlási %/év, valamint a JENNY et al. (1949) féle „évi avarbomlási konstans” (k') értéke.

A fenti adatok ökoszisztéma paraméternek tekinthetők.

2. A kapott ökoszisztéma paraméterek, valamint a meteorológiai adatok birtokában, véleményt alkothatunk arra vonatkozóan, hogy a fenti tényezők változása — több éves mérések viszonylatában — milyen változást eredményez a fenti paraméterek értékében, azaz a meteorológiai tényezők mennyiben tekinthetők ható tényezőknél.
 3. Az évenként elbomló avar mennyisége kg/ha-ban megadva számszerűen összevethető az évi avarprodukciónak kg/ha-ban megadott értékével. Ennek alapján vizsgálható az évi avarprodukciónak és az 1 év alatt elbomló avarmennyiség között fennálló „egyensúlyi” helyzet.
- II. A lombavar bomlásának komplex vizsgálata a „nylonháló-zsák” módszerrel.

Közismert, hogy az avar legnagyobb részét a lombavar alkotja. Ennek megfelelően a lombavar bomlásának a vizsgálatára különösen nagy súlyt helyezünk.

Mint az előzetes avarprodukciónak mérésekből kitűnt, a „Sikfőkút Project” legfontosabb lombavar alkotó fajai sorrendben a következők: *Quercus petraea*, *Quercus cerris*, *Cornus mas*, *Acer campestre* (B. PAPP—TÓTH, 1973). Fenti fajok lombjának bomlását külön, ugyanakkor kevert formában is vizsgáljuk. Vizsgálatainkkal arra a kérdésre kívánunk választ kapni, hogy az adott kísérleti körülmények között (1 mm-es lyukbőségű, 25 × 25 cm-es nylonháló-zsákkal dolgozunk, a zsákok kihelyezése 1972 novemberében az avartakaróra történt) milyen a fentebb említett fajok lombavarjának bomlása, ill. milyen tényezők hatnak a bomlás sebességére.

A fenti vizsgálattal kapcsolatos méréseink 2 havonként:

- a) Az avarbomlás folyamán az avar hőmérsékletének, nedvességtartalmának mérése.
- b) A szárazanyag súlycsökkenés mérése.
- c) Gombaszám, baktériumszám meghatározás. A bomlásban résztvevő mikroszkopikus gombafajok meghatározása.
A hifálás növekedés mértékének a meghatározása.
- d) A szervesanyag-tartalom minőségi és mennyiségi változásának nyomonkövetése. (Oldható fehérjék és szénhidrátok, cellulóz, lignin stb. meghatározás).
- e) Az ásványi anyag tartalom minőségi és mennyiségi vizsgálata a bomlás folyamán (C, N, P, K, Ca stb. meghatározás).

Fenti vizsgálatainkat két évre terveztük, ennek megfelelően méréseink hamarosan befejeződnek, a kapott eredményekről további dolgozatainkban fogunk beszámolni.

III. Az avarbomlással kapcsolatos egyéb vizsgálatok.

Ezek közül elsősorban a zoológiai kutatásokat kell megemlítenünk. A kapott eredmények feldolgozása folyamatban van, remélhetőleg hamarosan közlésre kerülnek. (ELTE, Állatrendszertani- és Ökológiai Tsz.). Itt említjük meg az avarbomlással szintén kapcsolatba hozható liziméteres vizsgálatokat is. (MTA, Bot. Kut. Int., Vácrátót).

Az avarbomlásra vonatkozóan értékes adatokat szolgáltatnak a szabad aminosav meghatározások és az avar humifikációs folyamatait tanulmányozó kutatások is. (KELTE Növénytan, Kertészeti Egy. Talajtan).

Az avarbomlással kapcsolatos kutatások további irányát mindenekelőtt a jelenlegi vizsgálatok eredményei fogják meghatározni. A II. és III. pontban említett kutatások intenzívebbé tételének a lehetősége azonban már a jelenlegi helyzetben is körvonalazható. Úgy gondoljuk, hogy a JENNY et al.- (1949)féle módszer módosított változatával (I. módszertani fejezet) még pontosabban lehetne mérni az avarbomlás sebességét — így az ezzel párhuzamosan végzett, a III. pontban vázolt kutatások, kiegészítve a nylonháló-zsák módszernél alkalmazott metodikákkal, maximális információs lehetőséget nyújtanak az avarbomlási folyamat ható tényezőinek a feltárásához. Az avarbomlás vizsgálatánál — amennyiben a fenti terepen végzett vizsgálatok nem elégségesek a ható tényezők feltárására — felvetődhet a laboratóriumi (pl. klímakamrában végzett) avarbomlási kísérletek beállításának a lehetősége is. További feladatainkat képezi még az ág-avar, a lágyszárú növények maradványainak és az elpusztult gyökérrészek bomlás-vizsgálata is.

Összefoglalás

Az avarbomlás sebességére kapott eredmények csak akkor hasonlíthatók össze, ha meghatározásuk azonos módszerrel történt. Az avarbomlás sebességének jellemzésére célszerű a bomlási %/év, a bomlási %/hét, valamint — ha az „egyensúly” fennáll — az az évi avarprodukciónak és az 1 év alatt elbomló avar mennyisége megegyezik a JENNY et al.- (1949)féle „évi avarbomlási konstans” (k') értéket megadni. Mivel az avarbomlási görbe exponenciális jellegét az utóbbi időben többen kétségbe vonták, célszerű az OLSON-(1963)féle avarbomlási konstans (k) és az ebből számítható egyéb paramétereket (felezési idő, „időkonstans”, stb.) csak akkor megadni, ha az avarbomlási görbe valóban exponenciális jellegű.

Az avarbomlás öt egyidejűleg és ugyanakkor egymásra ható folyamatnak tulajdonítható (abiotikus kioldódás, abiotikus aprózódás, abiotikus lebomlás, biotikus aprózódás és lebomlás állati szervezetek segítségével, mikrobiális lebomlás). Az avarbomlásra „potenciálisan” ható tényezők ezekre a folyamatokra közvetlenül és közvetve is hatnak, mivel a fenti folyamatok egymással konszekutív oda-vissza ható kapcsolatban állnak. A „potenciálisan” ható

tényezőket nem lehet abszolutizálni, általános érvényűnek tekinteni, ami óvatosságra int az eredmények általánosításánál. A ténylegesen ható tényezők feltárása az adott ökoszisztémán belül, az ún. „lépcsőzetes szubordináció” elvén alapuló, komplex, sokrétű kutatás keretében, számos különböző szakterületen dolgozó kutató bevonásával történhet. Ennek potenciális lehetőségét nyújtja a síkfőkúti bioszféra-kutatás.

A „Síkforkút Project” avarbomlással kapcsolatos jelenlegi vizsgálatai elsősorban a lombavar bomlására ható tényezők feltárására irányulnak. Ebben a kérdésben szerző szerint további előrehaladást jelentene a JENNY et al. (1949)-féle módszer módosított változatának bevezetése. Az egyéb avaralkotók (ág-avar, lágy szárú növények maradványai, elpusztult gyökerek) bomlásvizsgálata is további feladat.

IRODALOM

- ANDERSON, J. M.: The breakdown and decomposition of sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) leaf litter in two deciduous woodland soils. I. Breakdown, leaching and decomposition. *Oecologia* **12**, 251—274 (1973a).
- ANDERSON, J. M.: The breakdown and decomposition of sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) leaf litter in two deciduous woodland soils. II. Changes in the carbon, hydrogen, nitrogen and polyphenol content. *Oecologia* **12**, 275—288 (1973b).
- ATTIWILL, P. M.: The loss of elements from decomposing litter. *Ecology* **49**, 142—145 (1967).
- BASARABA, J. and STARKEY, R. L.: Effect of plant tannins on decomposition of organic substances. *Soil Sci.* **101**, 17—23 (1966).
- BIRCH, H. F.: The effect of soil drying on humus decomposition and nitrogen availability. *Plant and Soil* **10**, 9—31 (1958).
- BOCOCK, K. L.: Changes in the amount of nitrogen in decomposing leaf litter of sessile oak (*Quercus petraea*). *J. Ecol.* **51**, 555—556 (1963).
- BOCOCK, K. L.: Changes in the amounts of dry matter, nitrogen, carbon and energy in decomposing woodland leaf litter in relation to the activities of the soil fauna. *J. Ecol.* **52**, 273—284 (1964).
- BOCOCK, K. L., GILBERT, O., CAPSTICK, C. K., TWINN, D. C., WAID, J. S. and WOODMAN, M. J.: Changes in leaf litter when placed on the surface of soils with contrasting humus types. I. Losses in dry weight of oak and ash leaf litter. *J. Soil Sci.* **11**, 1—9 (1960).
- DAVIES, R. I., COULSON, C. B. and LEWIS, D. A.: Polyphenols in plant, humus and soil. IV. Factors leading to increase in biosynthesis of polyphenol in leaves and their relationship to mull and mor formation. *J. Soil Sci.* **15**, 310—318.
- DUDICH, E., BALOGH, J. és LOKSA, I.: Produktionsbiologische Untersuchungen über die Arthropoden der Waldböden. *Acta Biol. Hung.* **3**, 295—317 (1952).
- EDWARDS, C. A. and HEATH, G. W.: The role of soil animals in breakdown of leaf material. In: Doeksen, J. and van der Drift, J.: *Soil organisms*, 76—84, North-Holland Publ. Co., Amsterdam (1963).
- FEHÉR D.: Vizsgálatok az erdő szénsav táplálkozásáról. *Erdészeti Kísérletek* **44**, 166—199 (1942).
- FEHÉR D.: *Talajbiológia*, Bpest. (1954).
- GERE, G.: The examination of the feeding biology and the humificative funktion of Diplopoda and Isopoda. *Acta Biol. Hung.* **6**, 257—271 (1956).
- GERE, G.: Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzung in einem ungarischen *Quercetumpetraeae*-cerris Waldbestand. *Pedobiologia* **11**, 369—375 (1971a).
- GERE, G.: Untersuchungen über die Streumenge und ihre Zersetzung in der Wäldern Ungarns. *Erd. Kut.* **67**, 131—143 (1971b).
- GERE G. és HARGITAI, L.: Az avar humifikációjának vizsgálata egy cseres-tölgyes erdőben. *Erd. Kut.* **67**, 21—28 (1971).

- GILBERT, O., BOCOCK, K. L.: Changes in leaf litter when placed on the surface of soils with contrasting humus types. II. Changes in the nitrogen content of oak and ash litter. *J. Soil Sci.* **11**, 10—19 (1960).
- GORDEN, R. W.: Field and laboratory microbial ecology. WM. C. Brown Company Publishers 111—114 (1972).
- GOSZ, J. R., LIKENS, G. E. and BORMANN, F. H.: Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook Forest, New Hampshire. *Ecol. Monogr.* **43**, 173—191 (1973).
- HOWARD, P. J. A.: A method for studying the respiration and decomposition of litter. In: Graff, O. and Satchell, J. E.: *Progress in soil biology*, 464—472, North-Holland Publishing Co. Amsterdam (1967).
- JAKUCS, P.: „Síkfőkút Project”. Egy tölgyes ökoszisztéma környezetbiológiai kutatása a bioszféra-program keretén belül. *MTA Biol. Oszt. Közl.* **16**, 11—25 (1973).
- JÁRÓ Z.: Alommennyiségek a magyar erdő egyes típusaiban. *Erdészettudományi Közlemények* **1**, 151—162 (1958).
- JÁRÓ Z. és HORVÁTH E.: Tápanyagkörforgalom a magyar erdők egyes típusaiban. *Erd. Kut.* **6**, 231—245 (1959).
- JÁRÓ Z.: A lomb bomlása különböző állományok alatt. *Erd. Kut.* **59**, 95—106 (1963).
- JENNY, H., GESSEL, S. O. and BINGHAM, F. T.: Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Sci.* **68**, 419—432 (1949).
- JUHÁSZ NAGY P.: A modern növényökológia helyzete és problémaköre. *Acta Univ. Debreceniensis* 181—211 (1962).
- KING, H. G. C., HEATH, G. W.: The chemical analysis of small samples of leaf material and the relationship between the disappearance and composition of leaves. *Pedobiologia* **7**, 192—197 (1967).
- KOWAL, N. E.: Effect of leaching on pine litter decomposition rate. *Ecology* **50**, 739—740 (1969).
- MACFADYEN, A.: The contribution of the microfauna to total soil metabolism. In: Doeksen, J., van der Drift, J.: *Soil organisms*, 3—16, North-Holland Publ. Co., Amsterdam (1963).
- MELIN, E.: Biological decomposition of some types of litter from North American forests. *Ecology* **11**, 72—101 (1930).
- MIKOLA, P.: Experiments on the ability of forest soil Basidiomycetes to decompose litter material. *Comm. Inst. For. Fenn.* **42**, 7 (1954).
- MINDERMAN, G.: Addition, decomposition and accumulation of organic matter in forests. *J. Ecol.* **56**, 355—362 (1968).
- MURPHY, P. W.: A radio-isotope method for determination of disappearance of leaf litter in woodland. *Progress in soil zoology*, Butterworths, London (1962).
- NICHOLSON, P. B., BOCOCK, K. L., HEAL, O. W.: Studies on the decomposition of the faecal pellets of a millipede (*Glomeris marginata* Villiers). *J. Ecol.* **54**, 755—766 (1966).
- NYKVIST, N.: Leaching and decomposition of litter. IV. Experiments on needle litter of *Picea abies*. *Oikos* **12**, 264—279 (1961).
- OLSEN, C.: Studies of nitrogen fixation .1. Nitrogen fixation in dead leaves of forest beds. *C. R. Lab. Calsberg* **19**, 1—36 (1933).
- OLSON, J.: Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* **44**, 322—331 (1963).
- B. PAPP, L.: Az avarprodukciónak és jelentősége a biológiai produktivásban. *Bot. Közlem.* **59**, 173—180 (1972).
- B. PAPP L. és TÓTH J. A.: A síkfőkúti cseres-tölgyes 1972. évi avarprodukciónak vizsgálata. *Bot. Közlem.* **60**, 182—190 (1973).
- REMACLE, J.: Succession in the oak litter microflora at Mesnil-Eglise (Ferage), Belgium. *Oikos* **22**, 411—413 (1971).
- REMACLE, J.: Summary of results the first questionnaire on the work of woodland microbiologists in IBP. (Manuscript.) (1972).
- REMEZOV, N. P.: (Method of studying the biological cycle of elements in oak forest.) *Pocvoved.* **1**, 71—79 (1959).
- SATCHELL, J. E., LOWE, D. G.: Selection of leaf litter by *Lumbricus terrestris*. In: Graff, O., and Satchell, J. E.: *Progress in soil biology*, 102—119, North-Holland Publ. Co., Amsterdam (1966).
- SOULIDES, D. A., ALLISON, F. E.: Effects of drying and freezing soils on carbon dioxide production, available mineral nutrients, aggregation and bacterial populations. *Soil Sci.* **91**, 291—298 (1961).
- STARK, N.: Nutrient cycling pathways and litter fungi. *BioScience* 355—360 (1972).

- STEFANOVITS, P.: Brown forest soils of Hungary. Akadémiai Kiadó, Budapest (1971).
- STEVENSON, J. L.: Some observations on the microbial activity in remoistened air-dried soils. *Plant and Soil* **2**, 170—182 (1956).
- TÓTH J. A. és B. PAPP L.: Az avarlebontás tanulmányozása a síkfőkúti bioszféra-kutatás keretében. I. Az avarbontás sebességének meghatározása. *Bot. Közlem.* **60**: 177—181. (1973).
- TYERESENKOVA, I. A.: Vlihanie napocsvennava pakrova na razlozsényije lesznoj podsztilki dubovom leszu. *Vesztnyk Leningradzkavo Universiteta* **3**, 101—109 (1973).
- WAKSMAN, S. A., TENNEY, G. F.: Composition of natural organic materials and their decomposition in the soil. III. The influence of nature of plant upon the rapidity of its decomposition. *Soil Sci.* **26**, 155—171 (1928).
- WINTER, A. G. und BUBLITZ, W.: Untersuchungen über antibacterielle Wirkungen im Bodenwasser der Fichtenstreu. *Naturwiss.* **40**, 345—346 (1953).
- WITKAMP, M.: Microbial populations of leaf litter in relation to environmental conditions and decomposition. *Ecology* **44**, 370—377 (1963).
- WITKAMP, M. and OLSON, J.: Breakdown of confined and non-confined oak litter. *Oikos* **14**, 138—147 (1963).
- WITKAMP, M.: Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora and microbial respiration. *Ecology* **47**, 194—201 (1966).
- WITKAMP, M. and FRANK, M. L.: Loss of weight ^{60}Co , and ^{137}Cs from tree litter in three sub-systems of a watershed. *Environmental Science and Technology* **3**, 1195—1198 (1969).
- WITTICH, W.: Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzung auf einem Boden mit Mullzustand II. *Forstarchiv* **19**, 1—18. (1939).
- WITTICH, W.: Die heutige Grundlagen der Holzartenwahl. Shaper Verlag Hannover (1948).