
Prof.Dr.Koray Haktanır-Doç.Dr.Sevinç Arcak

TOPRAK EKOSİSTEMİNİN GELİŞMESİ VE EDAFONUN JEOBİYOKİMYASAL KATKISI

Toprak organizmaları buldukları habitatlarda nem, havalanma, sıcaklık, pH ve besin maddeleri gereksinimi gibi bazı toprak özelliklerindeki değişimler yolu ile etkilenir ve çeşitlilik gösterirler. Her koşulda gelişebilme yeteneğinde bulunan bir organizma yoktur. Her çevresel faktör için organizmaların gelişimini kontrol eden ve sınırlayan bir minimum değer bulunmaktadır. Benzer şekilde maksimum değerlerde organizmaların bulunuşu ve gelişmesi üzerine sınırlayıcı rol oynar. Her tür için bu iki değer arasında bulunan bir düzey vardır. Bu kavram genellikle türlerin **ekolojik toleransları** şeklinde tanımlanır. Her hangi bir faktör organizmanın gelişmesini yavaşlatma eğilimi gösteriyorsa buna **kısıtlayıcı faktör** denmektedir.

Kısıtlayıcı faktör kavramı ilk kez 1840 yılında Alman Kimyacı **Justus Von Liebig** tarafından tanımlanmıştır. "**Minimum Yasası**" olarak tanımlanan bu yaklaşımda Liebig toprakta bulunan anorganik **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** bitki besin elementlerinin miktarı ile bitkisel net üretim üzerinde durmuş ve bitki gelişmesinin ortamda minimum durumda bulunan besin maddesi tarafından sınırlandırıldığını saptamıştır. Bitki gelişimi ile ürün artışı arasındaki doğrusal olan bu ilişkinin en az durumda bulunan besin maddesi tarafından sınırlandırılması diğer çevresel koşulların optimal **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** olduğu durumda çok açık bir şekilde tanımlanabilir. Ancak bir ekosistemde tüm çevresel faktörler ile canlı gelişimi interaksyon **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** halindedir. Bu nedenle Odum, Liebig'in minimum yasaını aşağıdaki şekilde düzenlemiştir:

Ekosistemdeki bir populasyon **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** veya komünitenin başarısı birbirini etkileyen karmaşık faktörlere bağlıdır; bu faktörlerden herhangi biri, organizma veya grubun tolerans limitlerine yaklaşır veya onu aşarsa **kısıtlayıcı (minimum) faktör** olarak tanımlanır.

Bir konifer **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** (iğne yapraklı) ağacın gelişmesi üzerine iki besin maddesinin kısıtlayıcı interaksyonu Şekil 9.1'de gösterilmektedir. Bu üç boyutlu yaklaşımda besin maddelerinden biri kısıtlayıcı etki yaparken diğerinin artışının optimal **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** gelişme bakımından bir etkisinin olmadığı veya çok az olduğu görülmektedir. Buna göre dikey eksenle temsil edilen ürün artışı (verim) bütün kısıtlayıcı faktörler ile çok boyutlu bir etkileşim gösterir.

Şekil 9.1. Kısıtlayıcı faktörlerin etkileşimi (*Araucaria cunninghamii*'nin gelişimi üzerine N ve P'un etkileri).

Ekosistemin gelişmesinde kısıtlayıcı faktörlerin araştırılması Rus toprak bilimcisi **Dokuchaev**'in esaslarına bağlı kalarak Hans Jenny tarafından tanımlanan "durum faktörleri" yaklaşımı ile ele alınmaktadır.

Bu yaklaşıma göre, herhangi bir noktada ve zamandaki sistemin durumu belirli değişkenlerin (durum faktörlerinin) incelenmesi ile tanımlanabilir. Ekosistem analizinde bir t zamanında (sistemin yaşı) sistemde bulunan özellik veya maddelerin miktarı (1_o) ile, dış kuvvetler (P_x), sistemde herhangi bir ölçülebilen özelliği tanımlarlar. Bu faktörlere bağlı olarak (1) eşitliği yazılabilir.

$$1=f(1_o, P_x, t) \quad (1)$$

Durum faktörlerinin (1_o ve P_x) ekosistem **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** analizinde kullanılabilmesi için daha açık tanımlanması gerekmektedir. 1_o faktörü toprak ana maddesi (p), topografya veya röliye **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** (r) özelliklerinden oluşur. P_x ise çevresel özellikler olup, bunlar, bölgesel iklim özellikleri (cl) ve biyotik **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** faktörlerdir (o). Son faktör yörenin kolonizasyonunu oluşturan tüm organizmaları kapsar. Bu verilerle eşitlik yeniden düzenlenirse;

$$1=f(cl, o, r, p, t) \text{ yazılabilir.} \quad (2)$$

İki nolu eşitlik genel durum faktörleri eşitliği olarak tanımlanır. Toprak biliminde toprak oluşu ve gelişimi tanımlanırken Dokuchaev'in eşitliği toprak oluşturan çevresel faktörler olarak tanımlanır. Bu bilim adamı aynı ana materyalden, farklı iklim ve vejetasyon **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** etkisi ile farklı toprakların oluştuğunu ilk kez saptamış ve daha sonra toprak ekosisteminin yukarıda tanımlanan beş faktörün etkisi altında geliştiğini ortaya koymuştur.

Bu çevresel faktörler veya durum faktörleri üç alt sistemle interaksiyon **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** halindedir. Bunlar toprak (T), bitkiler (b), ve hayvanlar (h) dir. 1 değeri bu etkileşim içindeki alt sistemlerin bileşik bir değeri olarak tanımlanır.

Tüm sistemin bu üç bileşeni karşılıklı olarak birbirine bağlıdır. Örneğin bir toprağın özellikleri yalnızca çevresel dış potansiyel ile ilgili olmayıp, aynı zamanda doğrudan vejetasyon **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** veya hayvan alt-sistemleri yolu ile tayin edilir. Bundan dolayı genel durum eşitliği aşağıdaki şekilde yazılır:

$$1, b, h, T= f(cl, o, r, p, t)$$

Faktörlerden birinin ekosistem **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** gelişimi üzerine olan etkisini anlayabilmek için, diğer bütün faktörlerin nisbeten sabit kaldığı koşulda, bu tek faktörün değişiminin etkilerini izlemek gerekmektedir. Jenny, ana materyal, topografya ve biyotik **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** faktörlerin benzer olduğu koşullarda iklim etkeninin değişmesinin çok farklı özellikler oluşturduğunu ve toprak azot kapsamının iklimin bir fonksiyonu olduğunu gösterebilmiştir. Buna göre son eşitlik;

$$T = f(\text{cl})_{\text{o,r,p,t}}$$

şeklinde düzenlenebilir. Benzer şekilde ana materyalin herhangi bir toprak özelliği üzerine olan etkisi araştırılabilir ve eşitlik;

$$T = f(\text{p})_{\text{cl,o,r,t}}$$

düzenlemesi ile gösterilebilir. Röliyeğin etkilerinin araştırıldığı durumda da;

$$T = f(\text{r})_{\text{cl,o,p,t}}$$
 'dir.

Durum faktörlerinin analizinin doğasında bulunan kavramsal zorluklar genel eşitliğin her iki tarafında da bulunan organizmalar ele alındığında gerçek bir sorun olarak ortaya çıkmaktadır. Çünkü ekosistemin gelişmeye başladığı t_0 zamanından itibaren biyolojik ardışıklığın, toprak oluşumuna etkilerinin belirlenmesi ne kadar zor ise, belirli bir bölgede biyolojik varlıkların etkisinin belirlenmesi de, o denli zor ve karmaşıktır. Canlılar arasındaki etkileşimlerin ve komünitelerin diğer faktörlere bağlı olarak aktivitelerinde oluşan değişimlerin ortaya konması ve bu aktivite ürünlerinin toprak oluşmasına katkısının saptanması gerekmektedir.

Yer kürenin üzerinde ince bir katman oluşturan, su, hava ve canlı varlıklar yanında, ölü veya çeşitli düzeylerde değişime uğramış organik maddelerin katkıları ile etkilenen en üst ayrışma katmanını **toprak** olarak tanımlamaktayız.

Toprağın oluşması ve gelişmesi ana kaya üzerine fiziksel, kimyasal ve biyolojik olayların birlikte etki etmesi ile başlayan bir süreçtir. Kayalar farklı fiziksel özellikler gösteren değişik kimyasal yapıdaki minerallerden oluşmuştur. Sıcaklık değişimi zaman içinde minerallerin farklı genleşme ve daralma özelliklerinden dolayı kaya içindeki minerallerin organizasyonunu etkiler ve çatlaklar ortaya çıkar. Bu çatlaklar hem suyun donma genleşmesi ve hem de biyolojik varlıkların etkileri ile genişler. Kayaların mekanik ufalanması yanında, yağış sularındaki karbonik asitin çözücü etkisi ile kimyasal ayrışma oluşur. Çıplak kaya yüzeyleri ve ham toprak üzerinde ilk kolonize olan liken **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** türünden canlılar, mineral maddelerin kristal örgülerinin çözünmesinde ürettikleri asitler ile etken olurlar. Bu öncü organizmaların kayaların çözünmesindeki biyokimyasal etkileri yanında, ilk organik maddenin üretilmesi ve toprakta primer humus **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** maddelerinin oluşması ve birikmesini sağlamaları nedeniyle toprak oluşumunu hızlandırıcı rol oynarlar. Bu organizmalar mineral besin maddelerini silikat kayalarının çözünmesinden sağlarken, bir yandan da havadaki elementel azot gazından azot gereksinimlerini karşılayarak CO_2 özümlemesi yaparlar. Likenlerin kolonize olduğu ortamlarda takiben kara yosunları ve azot fikse eden mavi-yeşil algler primer üretimi sağlarlar. Ancak bütün bu vejetasyon **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** içinde kayaların ayrışmasında en etken organizmalar likenlerdir. Kaya yüzeylerine kolonize olan epilitik **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** likenler ile çatlaklar arasına yerleşen endolitik **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** likenler, daha önceki bölümlerde detayları verildiği gibi çıkarmış oldukları polihidroksi-polikarbon asitleri ile silikatları çözümlenerek Ca, Mg, Mn, Fe ve Al gibi çok değerlikli kanyonları kristal örgüden ayırır ve suda çözünebilir metal-organik kompleksler haline çevirirler. Bu olay toprak kimyasında şelatlaşma (veya kileyt) olayı olarak tanımlanmaktadır.

Bakteri türlerinden yalnızca *Arthrobacterler*'in Alp dağlarında çıplak kayalar üzerinde kolonize olarak silikat minerallerinin ayrışmasında etkili olduğu saptanmıştır. Bu organizmaların aynı zamanda azot fiksasyonu **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** yaptıkları saptanmıştır. Bu bakteri **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** aktivitesinin söz edilen diğer

organizmalardan farklı yönü ise karbon kaynağı olarak organik maddelere gereksinim duymalarıdır.

Toprak bulunmayan çıplak alanlarda, bu türden öncül yerleşim oluştuktan sonra, protozoalar, nematodlar, rotator ve tartigradlar için yeterli düzeyde bir mikro habitat **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** oluşur. Bu ilkel habitatta basit madde döngüleri oluşmaya başlar. Böyle alanlarda daha sonra bir örtü halinde yosunların yayıldığı gözlenir, böylelikle kazanılan nemlilik daha uzun süreler korunabilir hale gelir. Bu habitatta kollemboller ve oribatidler uygun yaşam koşulları bulabilirler. Bütün bu canlıların ölü dokuları ile atıkları kaya çatlakları arasına depolanır. Bu kalıntılar daha sonra tekrar mikroorganizmalarca ve mikrofauna tarafından işlenir ve sonuçta yüzeysel ham bir toprak oluşur. Bu ince toprak katı çeşitli otsu bitkilerin ve sukulentlerin gelişmeleri için uygun bir ortam sağlar.

Organik maddenin döngüsünü oluşturan pek çok heterotrof **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** bakteri **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** ve mantar **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.**, organik asitlerin oluşumunda etken olarak ayrışma işlevine katılırlar. Örneğin çeşitli organizmalar tarafından oksalik, asetik **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.**, formik, sitrik, propionik, fumarik, bernstein ve 2-keto glukonik asit gibi asitler oluşturulur. Bu asitlerde liken **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** asitleri gibi, kaya ayrışması ve toprak çözeltisinin hidrojen iyonları derişiminin yükselmesine ve mineral maddelerin çözünmesine neden olurlar.

Pek çok bakterinin oluşturdukları sümüksü salgı maddeleri de (çeşitli asit ve enzim **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** içermeleri nedeniyle) önemli düzeyde çözücü özelliğe sahiptir. Bu tür mikrohabitat aktivitesini takiben, yüksek bitki kökleri de bu faaliyetlere katılır ve toprakta fiziksel, kimyasal değişimler oluştururlar. Bu konuda yapılan çalışmalar kalsiyum karbonatların çözünmesinde bitki köklerinin kendi aktivitesinden daha çok, kökler üzerinde bulunan mikroorganizma kolonilerinin etkili olduğunu göstermektedir.

Kayaçların bu şekilde çözünmesi, iklim koşullarına bağlı olarak mineral maddelerin yikanması veya birikmesi, kimyasal ve biyokimyasal değişimler sonucu toprakta özel nitelikler taşıyan organik maddeler yanında, değişim ürünü olan yeni, ikincil minerallerin oluşması toprak ekosisteminde çok önemli bir kademedir. Yeni oluşan kil mineralleri ile humus **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** çeşitli organomineral kompleksler meydana getirirler. Bu kademedeki ana maddenin bileşimi, iklim ve edafon **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** toprak gelişimini yönlendiren esas faktörlerdir. Daha yüksek organizasyon yapısına sahip vejetasyonun gelişebilmesi ile ekosistemdeki birincil üretim artış gösterir ve buna bağlı olarak ayrıştırıcıların aktiviteleri artar. Bu süreç içinde toprağın devamlı organik fraksiyonu olan humus maddesinin oluşması ve birikmesi artar. Doğal ekosistemlerde net birincil üretimin ve bunun fauna **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** tarafından kullanılmasından sonra oluşturulan tüm kalıntılar, edafon tarafından mineralize edilmektedir. Doğal ekosistemlerin tarım ve ekonomik orman şekline dönüşmesi ile doğal madde döngüleri antropojenik **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** (insan) aktivite sonucu miktar ve işlev bakımından etkilenir ve toprağa giren organik madde düzeyi azalır.

9.1. Biyotik Faktör

Ekosistemin gelişmesi **ekolojik süksesyon** **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** * olgusunu zorunlu kılar. Çünkü ekosistemdeki komünitelerin sıralı (ardışık) değişimi, fiziksel çevrenin organizmalar yolu ile kısmen değiştirilmesi ile sonuçlanır ve bu süreç sonunda denge durumundaki sisteme (klimaks **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.**) ulaşılır (süksesyon kavramı * , ekosistemi oluşturan canlıların gelişim, rekabet **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** ve regenerasyon özelliklerinin farklı oluşu nedeniyle komünite ve biyotopun işlev ve yapısında ortaya çıkan değişimlerin zaman bakımından sırasını ifade eder. Bu değişimlerin son aşaması denge konumu (steady state) olup "klimaks" olarak adlandırılır. Diğer bir deyimle, klimaks,

belirli çevre koşullarına optimal **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** uyum sağlamış, devamlılık gösteren olgun bir ekosistemi tanımlar).

Önemli olan nokta, süksesyonun öncelikle fiziksel faktörler tarafından değil, gelişen komünitenin biyolojik özellikleri tarafından kontrol edilmesidir. Süksesyonda otojenik **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** (sistem içi) olayların hakim olmasına rağmen, biyotik **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** ve çevresel faktörler arasındaki etkileşimde allojenik **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** (dış) olaylar bazen önem kazanabilir.

Toprak ekosisteminde, toprak mikroplarının allojenik **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** süksesyonu, bitkisel otojenik **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** süksesyonun ilk gelişme basamaklarındaki yakın ilişkide gözlenebilir. Böyle bir durumda dış faktörler (bitki kökleri) mikrobiyal süksesyon **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** desenini kontrol eder. Bununla beraber kemoototrofik toprak organizmalarındaki süksesyon genel olarak otojeniktir.

Toprak alt-sistemindeki süksesyon **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.,** vejetasyon **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** alt-sisteminden farklılık gösterir. Otojenik bitki süksesyonunda, organik maddeyi artırıcı bir gelişme vardır ve ilk basamaklardan klimaksa doğru sistem olgunlaştıkça, sistemde biriktirilen enerji miktarı artar. Bunun tersi olarak, toprak ekosistemindeki heterotrofik mikropların süksesyonu, enerji kaynaklarının (bitki ve hayvan kalıntı ve salgıları) azalmasına neden olur. Bu nedenle **Garrett,** "mikrobiyal süksesyonun son noktası klimaks **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** olmayıp, sıfır noktasıdır" şeklinde bir yorum getirmektedir. Topraktaki organik madde ayrışmasının son ürünü **humus** **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** olup, toprak ekosisteminin devamlı bileşenlerinden biridir ve teorik "sıfır" noktasına hiç bir zaman erişilemez. Genel olarak klimaks mikrobiyal komünite, toprağın "otokton **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** mikroflorası" olarak tanımlanmakla birlikte, bu husus ileride, organik madde ayrışması bölümünde tekrar tartışılacaktır.

Heterotrofik süksesyon **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.,** sistem enerjisi esas alındığında ototrofik süksesyondan farklılık gösterebilir. Bir otojenik **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** süksesyonun gelişme basamaklarında, "brüt üretim komünite solunumu" oranı (P/R **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.**) 1 değerini aşarken, heterotrofik süksesyonda P/R oranı 1'den çok daha düşüktür.

9.2. Topraktaki Mikrobiyal Süksesyon

Toprak ekosistemindeki süksesyon **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.,** bitki dokularının toprak mantarları tarafından kolonizasyonu göz önünde bulundurularak Çizelge 9.1 de verilmiştir (Garrett, 1963). Bu kuramsal ardışık sırada bitkilerin ölmekte olan dokuları, onlar toprağa düşmeden önce zayıf parazitler tarafından kolonize edilmektedir. Yere düştükten sonra öncelikle saprofitik "şeker mantarları" şekerleri ve selülozdan daha basit karbon hidratları kullanırlar. Bu mantarlar tipik *Phycomycetes* ve *Fungi imperfectii* gruplarıdır. Bu mantar **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** türleri hızlı misel **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** gelişimi ve spor **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** oluşumu ile yavaş gelişen türlere karşı iyi bir rekabet **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** avantajına sahip organizmalardır.

Çizelge 9.1 . Bitki dokuları üzerindeki kuramsal mantar **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** süksesyonu

Basamak	Dokunun Durumu	Substrat Grubu
1 _a	canlı	Zayıf parazitler

1	ölu	Birincil, saprofitik Őeker mantarları
2	ölu	Selüloz ayrıştırıcılar ve ikincil Őeker mantarları
3	ölu	Lignin ayrıştırıcılar

Birincil Őeker mantarlarını, ikincil Őeker mantarları ile selüloz **Hata! Yer iŐareti tanımlanmamıŐ.** ayrıştırıcılar takip eder. Selüloz ayrıştırıcılar çoĐunluk *Ascomycetes*, *Fungi imperfecti* ve *Basidiomycetes* grubundan mantarlardır. İkincil Őeker mantarları ise yeni dökülmüŐ bitki dokularındaki Őekerler için birincil Őeker mantarları ile rekabet **Hata! Yer iŐareti tanımlanmamıŐ.** edemez. Bu organizmalar selüloz mantarlarının oluŐturduĐu ayrılma ürünlerinden yararlanırlar. Bu kuramsal süksesyon **Hata! Yer iŐareti tanımlanmamıŐ.**, en zor ayrılŐan bitki doku maddesi olan lignin **Hata! Yer iŐareti tanımlanmamıŐ.** ayrılŐıran basidiomycetes ile son bulur.

9.3. Heterotrofik Süksesyon Üzerine Deneysel ÇalıŐmalar

Yukarıda örneĐi verilen kuramsal mikrobiyal süksesyon **Hata! Yer iŐareti tanımlanmamıŐ.** örneĐi, ekosistemin karmaŐık bileŐimi göz önüne alındıĐında çok basit kalmaktadır. Çünkü süksesyonel geliŐme yalnızca enerji kaynaĐı veya substrat **Hata! Yer iŐareti tanımlanmamıŐ.** çeŐidinden etkilenmekle kalmaz, bunun yanında mikroflora **Hata! Yer iŐareti tanımlanmamıŐ.** ve mezofaunanın doĐasından ve çevresel faktörlerden de etkilenir. Mikrobiyal süksesyon çalıŐmalarında iki deneysel yaklaŐım bulunmaktadır. Birincisi kimyasal bakımdan tanımlanmıŐ bir substratı topraĐa vererek, diĐeri ise yaprak döküntü katmanı gibi karmaŐık, doĐal substratların ayrılmasını inceleyerek uygulanan yöntemlerdir. İlk yöntemde topraĐa selüloz **Hata! Yer iŐareti tanımlanmamıŐ.** filmleri gömülerek birincil kolonize olan organizmalar saptanmıŐtır. Buna göre topraklardaki türler, topraktan topraĐa deĐiŐim göstermektedir. Nötralden alkaliye kadar deĐiŐen özellik gösteren iŐlenen topraklarda, *imperfectii* grubundan *Botryotrichum* ve *Humicola* ve *Ascomycetes* 'lerden *Chaetomium* baŐat organizmalardır. İĐne yapraklı orman altındaki asit koŐullu topraklarda ise yine imperfectii grubundan *Oidiodendron* hakim türdür. Birincil kolonize organizmalar arasında *Phycomycetes*'in bulunmayıŐı substratın karmaŐıklıĐı ile açıklanmaktadır. ÇeŐitli haftalar sonra selüloz film üzerinde, mantar **Hata! Yer iŐareti tanımlanmamıŐ.** miselleri çevresinde bakterilerin bol bir Őekilde geliŐtiĐi gözlenmektedir.

Mikrobiyal dokular ve selüloz **Hata! Yer iŐareti tanımlanmamıŐ.** toprak hayvanları tarafından tüketilmektedir. Asit, kumlu bir toprakta akarlar baŐat faunayı oluŐtururken, nötr ve alkali topraklarda toprak pireleri (collembole) *Enchytraeid* kurtlar daha yaygın bulunmaktadır. Topraktaki substratların ayrılması daha karmaŐık bir olay olup, mikroplar yanında bir çok mesofauna üyesi bu iŐlele katılmaktadır.

Mikrobiyal süksesyon **Hata! Yer iŐareti tanımlanmamıŐ.** üzerine ikinci tür deneysel çalıŐma çam ormanı döküntü katmanındaki iĐne yaprakların mantar **Hata! Yer iŐareti tanımlanmamıŐ.** popülasyonları tarafından kolonizasyonu üzerine yapılmıŐtır. Yeni dökülmekte olan yaprakların parazitik bir *Ascomycet* tarafından enfekte edildiĐi gözlenmiŐtir (*Lophoderium*). Bu mantar L katmanındaki iĐnelerde sonbahar ve kıŐ ayları boyunca aktif kalmakta ve kıŐ sonuna doĐru ve baharda spor **Hata! Yer iŐareti tanımlanmamıŐ.** oluŐturarak, canlı yaprakları tekrar enfekte etmektedir.

Yaprak dökümünden hemen önce, ölu yapraklar üzerinde saprofitik Fungi imperfectii grubundan *Aurebasidium* ve *Fusicoccum* yerleŐmektedir. L (litter **Hata! Yer iŐareti tanımlanmamıŐ.**) katmanında yapraklar çok yaygın bir tür olmamakla birlikte, *Fungi imperfectii* grubundan *Sympodiella* ve *Helicoma* türlerinin hif **Hata! Yer iŐareti tanımlanmamıŐ.** aĐı ile örtülmekte ve aynı zamanda *Ascomycetes* grubundan *Desmazierella* iç dokulara hücum etmektedir. İĐne yapraklar ortalama olarak altı ay kadar L katmanında

kalmakta ve daha sonra saprofitik mantarlar sporlanırken F₁ katmanına geçmektedir. Takib eden yaz içinde, sporların çoğu ve yüzeyde kalan miseller, akar ve kollemboller tarafından yenilmektedir.

İlk sporlanmadan bir yıl sonra, ikincisi meydana gelir ve takiben mesofauna tarafından tüketilir. Daha fazla yaprağın dökülmesi sonucu yaşlı yapraklar sıkışır ve mikroçevre daha nemli bir konum kazanır. Bu dönem sırasında mesofil dokunun büyük kısmı ayrıştırıldığından, iğne yaprakların etrafındaki kütikül katman ile iletim sistemindeki ligninleşmiş dokular geriye kalır. Yaprak dökümünden yaklaşık ikibuçuk yıl sonra yapraklar F₂ katmanına girerler ve bu devrede *Basidiomycet* grubu mantarlar selüloz **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** ve lignin **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** ayrışmasında aktivite gösterir. Basidiomycet aktivitesi, toprak fuanasının önemli düzeyde artışı ile sonuçlanır ve yapraklar ile mantar **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** kalıntıları fekal pelletler **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** (hayvan dışkıları) ile koyu renkli bir kütleye dönüşür, fauna **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** aktivitesi sonucu mineral toprakla karışarak humus **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** katmanı (H-katmanı) olarak tanımlanan horizonun belirmesinde etken olur. Bu bölgede kitin **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** ayrıştıran mantarların aktivitesi yüksektir. Yaprakların F₂ katmanında ayrışması ve humus katmanı oluşumu yaklaşık yedi yıl devam eder ve sonuçta biyolojik aktivite aşağı düzeylere iner.

Çam ibreleri döküntüsündeki bu süksesyonda başat organizmalar mantarlar ve küçük hayvanlardır. Bakteriler görece az bir etkiye sahiptir. Bunun nedeni büyük olasılıkla döküntü katmanının düşük pH'sı (3-4) ve ibrelerin ayrışması sırasında bakteriostatik nitelikteki fenollü bileşiklerin serbest kalmasıdır. Süksesyonda bazı aktinomiset **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** türleri de gözlenmekte ise de bu organizmaların rolleri bilinmemektedir. Saman kompostunun tanımlandığı diğer bir süksesyonda ise pH'nın altı veya daha yüksek olduğu koşullarda, bakteriler çok aktif olup, büyük populasyon **Hata! Yer işareti tanımlanmamış.** oluştururlar.