



Hazar Gölü'ne Dökülen Kürk Çayı'nın (Elazığ) Epipelik Diyatome Florası

Vesile YILDIRIM, Bülent ŞEN,* A. Kadri ÇETİN, ve M. Tahir ALP*
Fırat Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, ELAZIĞ
*Fırat Üniversitesi, Su Ürünleri Fakültesi, Temel Bilimler Bölümü, ELAZIĞ

Özet

Bu araştırmada Hazar Gölü'ne dökülen en önemli akarsulardan biri olan Kürk Çayı'nın epipelik diyatomeeleri bir yıl süre ile incelenmiştir. Toplam 42 takson belirlenmiş ve *Cyclotella meneghiniana* çayda belirlenen tek sentrik diyatome türü olmuştur. Pennat diyatomeeler arasında *Navicula* ve *Nitzschia* tür sayısı bakımından en zengin cinsler olarak belirlenmiştir. *Meridion circulare*, *Synedra ulna*, *Surirella ovata* var. *pinnata*, *Nitzschia palea* ve *Gomphonema olivaceum* örneklerde bulunuş sıklığı bakımından en önemli diyatomeeler olmuştur. Sonbaharda *Cymbella affinis*; kış aylarında *S. ulna*, *Navicula cryptocephala*, *N. palea*; ilkbaharda *Synedra ulna*, *Navicula trivialis*, *N. linearis*, *N. palea*, *C. affinis*; yaz aylarında alınan örneklerde ise *S. ulna*, *C. ventricosa* ve *G. olivaceum* nispi yoğunlukları bakımından en dikkat çekici diyatomeeler olmuşturlardır.

Anahtar Kelimeler: Epipelik diyatome, Kürk Çayı, Hazar Gölü, Türkiye

Epipellic Diatom Flora of Kürk Stream (Elazığ) Flowing into Lake Hazar

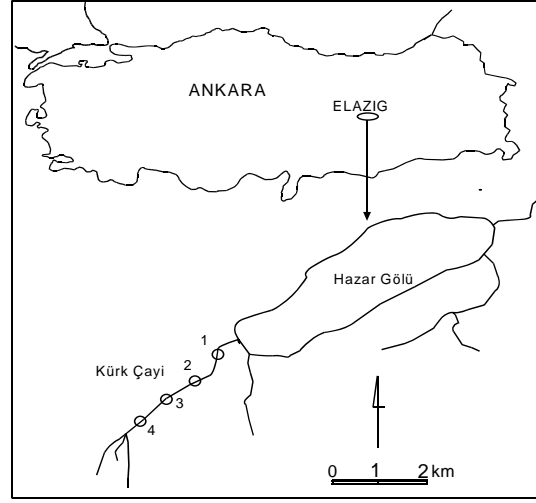
Abstract

Epipellic diatoms of Kürk Stream were investigated for a period of a year. A total of 42 taxa were recorded and *Cyclotella meneghiniana* was the only representative of centric diatoms. *Nitzschia* and *Navicula* were the richest genera in species composition; each genus being represented by 7 taxa. *Meridion circulare*, *Synedra ulna*, *Surirella ovata* var. *pinnata*, *Nitzschia palea* and *Gomphonema olivaceum* were the most conspicuous diatom taxa with respect to frequency of occurrence. In autumn *Cymbella affinis*; in winter *S. ulna*, *Navicula cryptocephala*, *N. palea*; in spring *Synedra ulna*, *Navicula trivialis*, *N. linearis*, *N. palea*, *C. affinis*; in summer *S. ulna*, *C. ventricosa* and *G. olivaceum* were recorded as the most noticable diatoms with their higher relative abundance in the stream.

Keywords: Epipellic diatoms, Kürk Stream, Lake Hazar, Turkey

1. Giriş

Hazar Gölü, Elazığ'ın güneydoğusunda tektonik özellikte bir göldür. Ortalama 4 km genişliğinde, 20 km uzunluğunda olan göl, Elazığ-Diyarbakır karayoluna paralel olarak uzanır. Hazar Gölü deniz seviyesinden 1248 m yükseklikte olup, ortalama derinliği 98 metredir (Şekil 1). Hazar Gölüne su girişi sağlayan en önemli kaynaklardan biri olan Kürk Çayı 2040 m uzunluğa sahip olup batı kıyısından göle karışmaktadır. Kürk Çayı'nda bu güne kadar yapılan tek limnolojik çalışma Şen vd. [1] ait olup, çalışmada Hazar Gölü'ne Kürk Çayı aracılığı ile taşınan bitki besin maddeleri ve organik madde yükleri incelenmiştir. Bu çalışmada bölgemizdeki önemli doğal yüzey su kaynaklarından Hazar Gölü'nü besleyen Kürk Çayı'nın epipelik diyatomeeleri incelenmiştir.



Şekil 1. Kürk Çayı ve örnek alma istasyonları (-O-)

2. Materyal ve Metot

Kürk Çayı epipelik diyatomeleleri bir yıl süreyle çayda seçilen dört istasyondan ayda bir alınan örneklerde incelenmiştir. İstasyonlar çayın göle döküldüğü noktadan kaynağına doğru yaklaşık 500 m aralıklarla seçilmiştir. Temmuz, Ağustos ve Eylül aylarında kuruma sebebiyle çaydan örnek almak mümkün olmamıştır. Diyatome örnekleri 3 cm çapında silindirik cam borular kullanılarak alınmıştır. Laboratuvara getirilen örnekler petri kutularına konulmuş ve karanlık bir yerde bekletilmişlerdir. Üzerine tülbent yerleştirilen petri kutuları aydınlık bir yere alınarak diyatomelelerin fototaksi özelliğiyle tülbente yapışması sağlanmıştır. Çamur üzerinden dikkatlice kaldırılan tülbentler, beher içerisinde saf su ile yıkanmış ve eşit hacimde $\text{HNO}_3 + \text{H}_2\text{SO}_4$ ilave edilmiştir. 15 dakika kaynatılan örnekler saf su ile yer değiştirilerek ortam nötr hale getirilmiştir. Nötr hale getirilen sulu ortamdan bir damla alınarak lamel üzerine damlatılmış ve oda sıcaklığında kurumaya bırakılmıştır. Her preparatta en az 100 valve sayılarak diyatomelelerin nispi yoğunlukları tespit edilmiştir [2,3]. Diyatomelelerin teşhisleri hazırlanan daimi preparatlarda ilgili kaynaklardan faydalanılarak yapılmıştır [4-8].

3. Bulgular

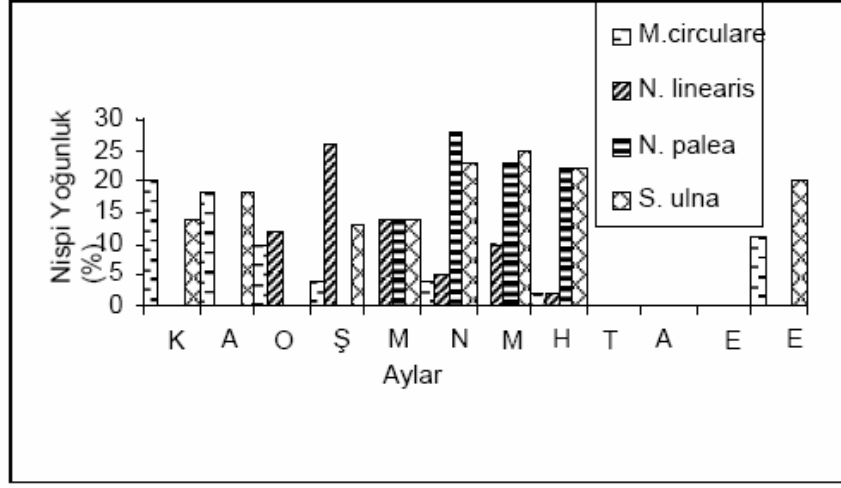
Çalışma süresince Kürk Çayı'ndan alınan örneklerde diyatomelelere ait toplam 42 takson belirlenmiştir. *Cyclotella meneghiniana* çayda tespit edilen tek sentrik diyatome olmuştur. Çalışma süresince tespit edilen diyatomelelerin istasyonlara göre dağılımları Tablo 1' de gösterilmiştir.

Birinci istasyonda *Cyclotella meneghiniana*, *Cymbella affinis*, *Cymbella helvetica*, *Gomphonema olivaceum*, *Meridion circulare*, *Navicula cryptocephala*, *Navicula pupula*, *Nitzschia linearis*, *Nitzschia palea*, *Surirella angustata* ve *Synedra ulna* önemli olurken, bu diyatomelelerin nispi yoğunlukları mevsimlere bağlı olarak farklılıklar göstermiştir (Şekil 2). Özellikle *Meridion circulare* ve *Synedra ulna* birinci istasyondan alınan örneklerde ortaya çıkış sıklığı bakımından diğer taksonlar arasında önemli diyatomeleler olurken *S. ulna* çalışma

süresince yüksek nispi yoğunluğuyla da dikkat çekmiştir. *N. linearis* şubat ayında, *N. palea* ise nisan, mayıs ve haziran aylarında yüksek nispi yoğunluklarla tespit edilmişlerdir.

Tablo 1. Kürk Çayı'nda tespit edilen bentik diyatomeler ve istasyonlara göre dağılımları

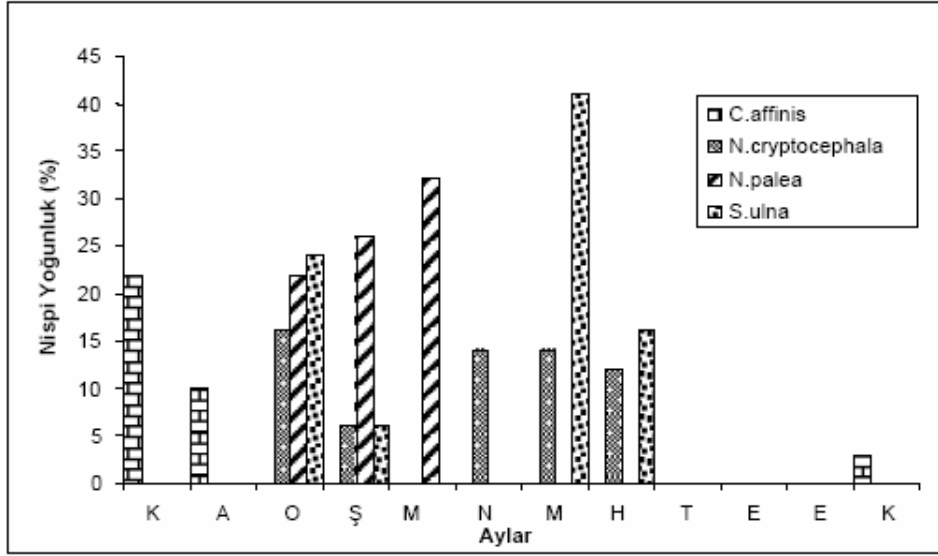
TAKSON	1. İst	2. İst	3. İst	4. İst
Centrales				
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kütz.	+	+	-	+
Pennales				
<i>Caloneis bacillum</i> (Grun.) Mereschkow.	-	+	-	-
<i>C. ventricosa</i> (Ehr.) Meister	+	-	-	-
<i>Ceratoneis arcus</i> Kütz.	+	-	-	-
<i>Cocconeis placentula</i> Ehr.	+	+	-	-
<i>Cymbella affinis</i> Kütz.	+	+	+	+
<i>C. caespitosa</i> (Kütz.) Brun.	+	-	-	-
<i>C. helvetica</i> Kütz.	+	+	+	-
<i>C. obtisiuscula</i> (Kütz.) Grun.	+	+	+	+
<i>C. ventricosa</i> Kütz.	+	-	-	-
<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehr.	+	+	-	-
<i>G. angustatum</i> var. <i>producta</i> Grun.	+	+	-	-
<i>G. constrictum</i> Ehr.	+	-	-	-
<i>G. olivaceum</i> Lyngbye	+	+	+	+
<i>G. parvulum</i> Kütz.	-	+	+	+
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.)Grun.	+	-	-	-
<i>Meridion circulare</i> Agardh		+	+	-
<i>M. c.</i> var. <i>constricta</i> (Ralfs)V. Heur.	+	-	-	-
<i>Navicula cryptocephala</i> Kütz.	+	+	+	+
<i>N. cuspidata</i> Kütz.	+	+	-	-
<i>N. gracilis</i> Ehr.	+	-	+	+
<i>N. pupula</i> Kützing	+	+	+	-
<i>N. radiosa</i> Kütz.	+	+	+	-
<i>N. reinhardtii</i> Grun.	-	-	+	+
<i>N. trivialis</i> Lange-Bertalot	-	+	-	+
<i>Nitzschia amphibia</i> Grun.	+	-	-	-
<i>N. angustata</i> (W. Sm.) Grun.	-	-	-	+
<i>N. apiculata</i> (Gregory) Grun.	+	-	-	-
<i>N. hungarica</i> Grun.	-	-	-	+
<i>N. linearis</i> W. Smith	+	+	+	+
<i>N. palea</i> (Kütz.) W. Smith	+	+	+	+
<i>N. recta</i> Hantzsch	+	+	-	-
<i>N. sigmoidea</i> (Ehr.) W. Smith	+	-	-	-
<i>N. thermalis</i> Grun.	+	-	-	-
<i>Pinnularia brebissonii</i> (Kütz.) Rabh.	+	+	+	-
<i>P. viridis</i> (Nitzsch.) Ehr.	-	+	-	-
<i>Stauroneis pygmae</i> Krieger	+	-	-	-
<i>Surirella angustata</i> Kütz.	+	+	+	+
<i>S. ovata</i> var. <i>apiculata</i> W. Smith	+	+	-	-
<i>S. ovata</i> var. <i>salina</i> W. Smith	+	+	-	-
<i>S. ovata</i> var. <i>pinnata</i> W. Smith	+	+	+	-
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsche) Ehr.	+	+	+	+



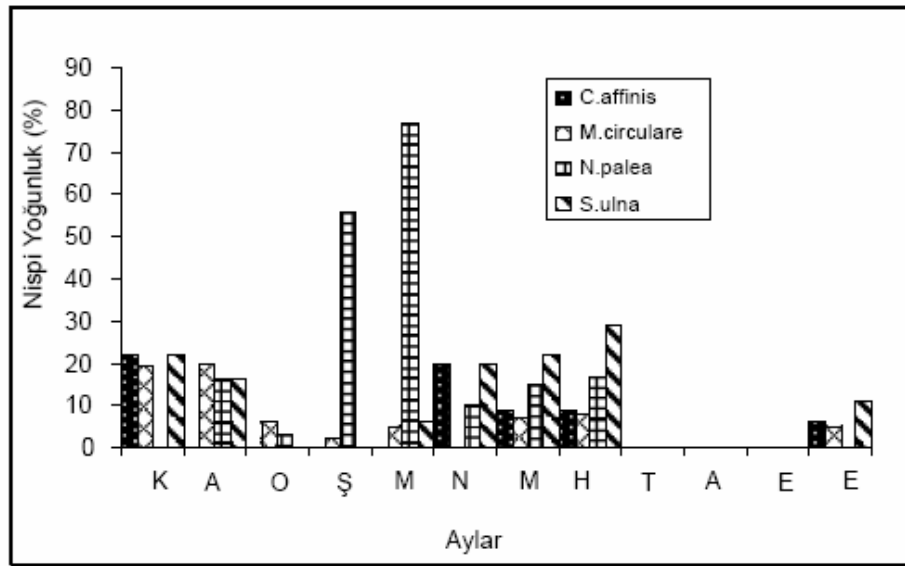
Şekil 2. Kürk Çayı'nda I. İstasyonda kaydedilen önemli diyatomelerin nispi yoğunluklarındaki aylık değişimler.

İkinci istasyondan alınan örneklerde *Cymbella affinis*, *Navicula cryptocephala*, *Nitzschia palea* ve *Synedra ulna* diğer diyatomelere göre daha bol olarak tespit edilmişlerdir. *Navicula cryptocephala* ikinci istasyonda araştırma süresince alınan örneklerde sürekli bulunurken ocak, nisan ve mayıs aylarında toplam diyatomeler içerisinde %10-15'i arasında bir nispi yoğunluğa ulaşabilmiştir. Kasım ve aralık aylarında *Cymbella affinis*, ocak, mayıs ve haziran ayında *Synedra ulna*, şubat ve mart aylarında ise *Nitzschia palea* diyatomeler içinde önemli olmuştur (Şekil 3). *Navicula cryptocephala* ortaya çıkış sıklığı bakımından en dikkat çekici diyatome olurken nispi yoğunluk bakımından aynı derecede önemli olamamıştır. *N. palea* ve *S. ulna* nispi yoğunlukları bakımından epipelik diyatomeler arasında en dikkat çekici diyatomeler olarak tespit edilmişlerdir. *N. palea* mart, *S. ulna* ise mayıs ayında en yüksek nispi yoğunluklarına ulaşmıştır. *C. affinis* ise kasım ve aralık aylarında iyi çoğalmıştır.

Üçüncü istasyon, tür çeşitliliği bakımından ilk iki istasyona göre daha fakir olmuş ancak bu istasyonun baskın diyatomeleri birinci ve ikinci istasyona benzerlik göstermiştir. *Cymbella affinis*, *Meridion circulare*, *Nitzschia palea*, *Surirella ovata* var. *pinnata* ve *Synedra ulna* bu istasyonda kaydedilen en önemli diyatomeler olmuştur. Bu dört takson çalışma süresince üçüncü istasyondan alınan örneklerin çoğunda bulunmuşlarsa da *N. palea* hariç diğer diyatomelerin nisbi yoğunlukları düşük olmuş ve mevsimsel değişimleri birbirine benzemiştir. *N. palea*, özellikle şubat (%56) ve mart (%79) aylarında alınan örneklerde toplam diyatomeler içinde yüksek nispi yoğunluğa ulaşmıştır (Şekil 4).



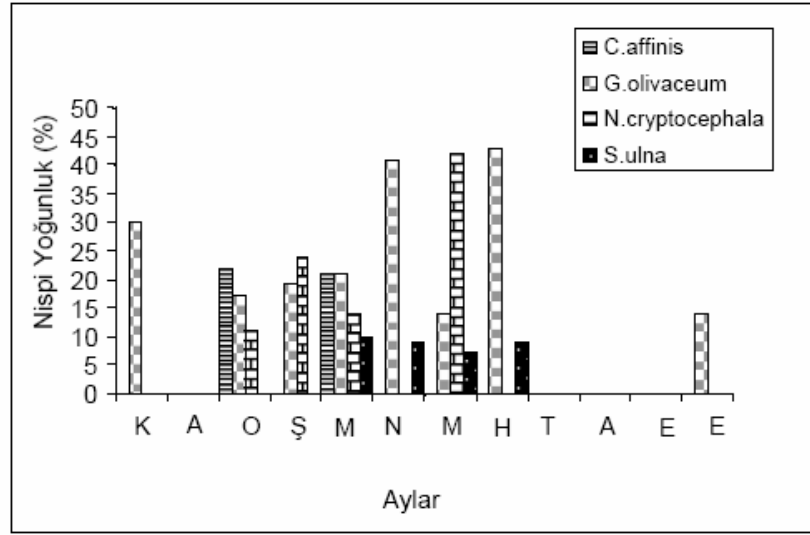
Şekil 3. Kürk Çayı'nda II. İstasyonda kaydedilen önemli diyatome türlerinin nispi yoğunluklarındaki aylık değişimler.



Şekil 4. Kürk Çayı'nda III. İstasyonda kaydedilen önemli diyatome türlerinin nispi yoğunluklarındaki aylık değişimler.

Cymbella affinis, *Gomphonema olivaceum*, *Navicula cryptocephala* ve *Synedra ulna* dördüncü istasyonda yüksek nispi yoğunluklarda tespit edilmişlerdir. Bu diyatome türleri arasında ise *Gomphonema olivaceum* bulunış sıklığı ve yüksek nispi yoğunluğuyla dikkat çekmiştir. *N. cryptocephala* ocak-mayıs ayları arasındaki dönemde alınan örneklerde sürekli yer almış ve en iyi çoğalmasını mayıs ayında gerçekleştirmiştir. *S. ulna* ortaya çıkış sıklığı ve nispi yoğunluğu

ile ilk üç istasyondan alınan örneklerde önemli olurken, dördüncü istasyonda nispi yoğunlukları oldukça düşük olmuştur. *Cymbella caespitosa*, *Cymbella obtisiuscula* ve *Nitzschia palea* ise dördüncü istasyonda çok sık kaydedilmelerine rağmen düşük nispi yoğunlukta tespit edilmişlerdir (Şekil 5).



Şekil 5. Kürk Çayı'nda IV. İstasyonda kaydedilen önemli diyatome türlerinin nispi yoğunluklarındaki aylık değişimler.

4. Tartışma ve Sonuç

Kürk Çayı'nın epipelik diyatome florasında 11 cinse ait 42 tür tespit edilmiştir. Planktonik formlar olarak bilinen sentrik diyatome türleri [9] çayın epipelik diyatome florasında sadece *Cyclotella meneghiniana* ile temsil edilirken epipelik diyatome florasının hemen tamamı pennat diyatome türlerinden oluşmuştur. Sentrik diyatome türlerinin Karasu [10] ve Meram [11] çaylarında oldukça az oldukları rapor edilirken, Kızılırmak ve Çubuk Çayı'nda [12,13] önemli miktarlarda tespit edilen *Cyclotella meneghiniana*, Kürk Çayı'ndan alınan örneklerde tespit edilen tek sentrik diyatome türüdür. Ancak *C. meneghiniana* ortaya çıkış sıklığı ve nispi yoğunluğu bakımından epipelik florada önemli olmamıştır.

Kürk Çayı'nda tespit edilen epipelik diyatome türleri, hem bölgemiz [14-17] hem de yurdumuzun diğer bölgelerindeki akarsularda [18-28] belirlenen diyatome türleri ile benzerlik göstermiştir. Özellikle bu araştırma süresince gözlenen *Cocconeis placentula*, *Cymbella affinis*, *Gomphonema olivaceum*, *Gomphonema parvulum*, *Hantzschia amphioxys*, *Navicula cryptocephala*, *Navicula cuspidata*, *Nitzschia amphibia*, *Nitzschia linearis*, *Nitzschia palea*, *Nitzschia sigmoidea*, *Surirella angustata* ve *Synedra ulna* akarsularımızda yapılan algolojik çalışmalarda genelde yaygın olarak tespit edilen diyatome türleridir. Bu diyatome türlerinden bazıları özellikle Meram [11], Çubuk Çayı [13], Keban Çayı [15], Değirmendere [19], Gökusu [20], Nilüfer Çayı [21], Ankara Çayı [24] Aras Nehri [26] ve Yeşilirmak'da [27] önemli sayılarda tespit edilmişlerdir. Kürk Çayı'nda ise *Cymbella affinis*, *Gomphonema olivaceum*, *Meridion circulare*, *Navicula cryptocephala*, *Nitzschia linearis*, *N. palea* ve *Synedra ulna* çalışma süresince epipelik diyatome türleri içerisinde hem ortaya çıkış sıklığı hem de yoğunluk bakımından

diğer diyatomelerden daha önemli olmuşlardır. Ülkemizin coğrafik olarak oldukça farklı bölgelerinde bulunan akarsularında yaygın olarak bulunan bu diyatomelerin geniş bir ekolojik toleransa sahip olduklarını söylemek mümkündür. Kürk Çayı alkali özellik gösteren akarsularımızdandır [29]. Ayrıca *Cocconeis placentula*, *Cymbella ventricosa*, *Gomphonema olivaceum*, *Gomphonema parvulum* ve *Nitzschia palea* kalker miktarı yüksek sularda iyi çoğaldığı bilinen diyatomelerdir [30]. Bu diyatomelerin ortalama pH'ı 8.17 gibi yüksek olan Kürk Çayı'nda da yaygın olarak bulunmaları yukarıdaki bulguyu doğrulamaktadır. Gerçekten Kürk Çayı epipelik diyatome florası genellikle alkali sularda iyi gelişen türlerden oluşan bir topluluk görünümü arz etmiştir. Kürk Çayı'ndaki epipelik diyatome florası Karasu [10], Meram [11], Kızılırmak [12], Çubuk [13], Cip [16] ve Keban Çayı [17], Şana [18] Nehri'nin diyatome floralarına da benzerlik göstermiştir.

Kürk Çayı epipelik diyatomelerinin hem tür çeşitliliği hem de populasyon yoğunluğu üzerinde suyun akış hızı, su sıcaklığı gibi faktörlerin etkili olduğu görülmüştür. Ayrıca suyun akış hızının arttığı mevsimlerde epipelik diyatomelerin tutundukları yüzeyden ayrılarak Çay suyuna karıştıkları belirlenmiştir. Su sıcaklığının artmaya başladığı ilkbahar mevsimiyle birlikte epipelik diyatomelerin gerek tür çeşitliliği gerekse de birey sayılarında belirgin bir çoğalma görülmüş ve bu özellik sonbahar mevsiminin başlangıcına kadar devam etmiştir. Sonbahar mevsiminden sonraki dönemde yağışlara bağlı olarak Kürk Çayı'nın akış hızının artması ve su sıcaklığının azalması diyatomelerin tür çeşitliliği ve birey sayılarındaki azalma üzerinde etkili olmuştur. Bu bulgular akış hızının akarsulardaki bentik alg florası üzerinde etkili olduğunu bir kez daha ortaya koymuştur.

Kaynaklar

1. B. Şen, M.T. Alp, F. Özrenk, Y. Ercan and V. Yıldırım, A Study On The Amounts Of Plant Nutrients and organic matter carried into Lake Hazar (Elazığ-Turkiye). Fresenius Environmental Bulletin, vol: 8, 5/6, 272-280, 1999.
2. F.E. Round, An Investigation of Two Benthic Algal Communities in Malharm Tarn, Yorkshire. J Ecol., 40, 97-174, 1953.
3. A. Sladeckova, Limnological Investigation Methods for the Periphyton (Aufwouch) Community. Bot. Rev., 28, 286-350, 1962.
4. F. Hustedt, The Pennate Diatoms. Koenigstein: Koeltz Sci. Books, 1985.
5. H. Germain, Flora Des Diatomées: Diatomophcées des eaux douces et saumâtres du Massif Armoricaïn et des contrées voisines d'Europe occidentale, Société. Nouvelle des Editions Boubée, Paris, 1981.
6. K. Krammer, H. Lange-Bertalot, Bacillariophyceae 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Süswasserflora von Mitteleuropa. (eds H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig and D. Mollenhauer). Gustav Fischer-Verlag, Stuttgart, 1986.
7. R. Patrick, C.W. Reimer, The Diatoms of the United States. Vol. I. Philadelphia, Acad. Sci. 1966.
8. R. Patrick, C.W. Reimer, The Diatoms of the United States. Vol. II, Philedelphia, Acad. Sci. 1975.
9. F.E. Round, The Ecology of Algae. Cambridge University Press, 1984.
10. Z. Altuner, H. Gürbüz, Karasu (Fırat) Nehri Epipelik Alg Florası Üzerinde Bir Araştırma. Doğa- Tr. J. of Botany, 15, 253-267, 1991.
11. K. Yıldız, Meram Çayı Alg Toplulukları Üzerinde Araştırmalar. Kısım III- Sedimanlar Üzerinde Yaşayan Algler. Doğa Bilim Dergisi, A2, 9, 2, 1985.

12. K. Yıldız, Ü. Özkıran, Kızılırmak Nehri Diyatomeleleri. *Doğa-Tr. of Botany*, 15,166-188, 1991.
13. K. Yıldız, Ü. Özkıran, Çubuk Çayı Diyatomeleleri. *Tr. J. of Botany*. 313-329, 1994.
14. B. Şen, B. Topkaya, M.T. Alp, F. Özrenk, Organik Madde ile Kirlenen Bir Çay (Seli Çayı, Elazığ) İçindeki Kirlilik ve Algler Üzerine Bir Araştırma. II. Ulusal Ekoloji ve Çevre Kong. Ankara. Bil. Kitabı, 599-610, 11-13 Eylül, 1995.
15. M. Aksın, A.K. Çetin, V. Yıldırım, Keban Çayı (Elazığ, Türkiye) Algleri. *F.Ü.Fen ve Müh. Bilimleri Der.* 11,1, 59-65. 1999.
16. A.K. Çetin, O.G. Yavuz, Cıp Çayı (Elazığ/Türkiye) Epipelik, Epilitik ve Epifitik Alg Florası. *F.Ü. Fen ve Müh. Bilimleri Dergisi*, 13, 2, 9-14, 2001.
17. O.G. Yavuz, A.K.Çetin, Cıp Çayı (Elazığ, Türkiye) Pelajik Bölge Algleri ve Mevsimsel Değişimleri. *F.Ü.Fen ve Müh.Bilimleri Der.* 12, 2, 29-35. 2000.
18. S. Kolaylı, S. Baysal, B. Şahin, A Study on the Epipellic and Epilithic Algae of Şana River (Trabzon/Turkey). *Doğa- Tr. J. of Botany*, 22,163-170, 1998.
19. H. Kara, B. Şahin, Epipellic and Epilithic Algae Of Değirmendere River (Trabzon/Turkey). *Doğa- Tr. J. of Botany*, 25,177-186, 2001.
20. M. Albay, G. Aykulu, Göksu Deresi'nin (İstanbul) Algolojik Özellikleri 1.Planktonik Algler. XII. Ulusal Biyoloji Kongresi, 157-165, 1994.
21. Ş. Dere, D. Karacaoğlu, N. Dalkıran, A Study on the Epiphytic Algae of the Nilüfer Stream (Bursa). *Doğa- Tr. J. of Botany*, 26, 219-234, 2002.
22. K. Yıldız, Diatoms of the Porsuk River, Turkey. *Doğa TU J. Biol.*, 11, 3, 162-182, 1987.
23. T. Atıcı, K. Yıldız, Sakarya Nehri Diyatomeleleri. *Doğa-Tr. of Botany*, 20,119-1134, 1996.
24. K. Yıldız, T. Atıcı, Ankara Çayı Diyatomeleleri. *Gazi Üniv. Fen-Ed.Fak. Fen Bilimleri Dergisi*, C.6, 59-87, 1996.
25. O. Ertan, A. Morkoyunlu, The Algae Flora of Aksu Stream (Isparta-Turkey). *Doğa-Tr. of Botany*, 22, 239-255, 1998.
26. Z. Altuner, A Study of the Diatom Flora of Aras River, Turkey. *Nova Hedwigia*, 46, 255-263, 1988.
27. Z. Altuner, K. Papuçcu, Yeşilirmak Nehri (Tokat) Bentik Diyatome (Bacillariophyta) Florası. XII. Ulusal Biyoloji Kongresi, İstanbul,1996.
28. A. Gönüloğlu, N. Arslan, Samsun-İncesu Deresinin Alg Florası Üzerinde Araştırmalar. *Doğa-Tr. of Botany*, 16,311-334, 1992.
29. B. Şen, M.T. Koçer, M.T. Alp, Hazar Gölü'ne Boşalan Akarsuların Bazı Fiziksel ve Kimyasal Özellikleri. *F.Ü.Fen ve Müh. Bilimleri Der.* 14,1, 241-248, 2002.
30. R. W. Butcher, The algal growth in certain highly calcareous streams. *J. Ecol.*, 33, 268-283, 1946.