

Є. О. Наум, зав. лабораторії

Одеський національний університет імені І. І. Мечникова,
лабораторія фізико-хімічних методів дослідження в біології,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна, e-mail: naum_elizaveta@onu.edu.ua

ЗАЛЕЖНІСТЬ ФЕНОТИПІВ МІДІЙ *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* (LAMARCK, 1819) ВІД ГЛИБИНИ ТА ҐРУНТУ В ОДЕСЬКІЙ ЗАТОЦІ ЧОРНОГО МОРЯ

Представлені результати аналізу розподілу фенотипів мідій *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) F_a , F_b , F_c на різних глибинах у прибережжі Одеської затоки північно-західної частини Чорного моря. На черепашково-піщаному ґрунті в чисельності переважали мідії фенотипу F_c – в середньому 1397 екз./м², в біомасі – F_a в середньому 16440,0 г/м². На кам'янистому ґрунті в чисельності і біомасі переважали мідії фенотипу F_c , в середньому, 3400 екз./м² і 1550,0 г/м².

Ключові слова: *Mytilus galloprovincialis*; фенотип; розподіл; глибини; мис Великий Фонтан; Чорне море.

Чорноморська мідія *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) – один з домінуючих видів макрозообентосу і обростань Чорного моря, в тому числі в його північно-західній частині. Завдяки своїй евритопності, мідія, як правило, звичайна і численна на скелях і каменях, на черепашковому, піщаному і мулистому ґрунті, в обростаннях металевих і бетонних гідротехнічних споруд. Зважаючи на широку екологічну валентність виду, популяція мідії в Одеській затоці відчуває певне напруження, тому що перебуває під сильним пресом природних та антропогенних чинників.

Мідія вивчається давно і різнопланово, в тому числі в північно-західній частині моря, в Одеській затоці [1–11]. Однак, у багатьох роботах не враховувався той факт, що вид представлений трьома фенотипами, які мають свої певні біологічні та екологічні особливості. Таким чином, актуальність фенотипових досліджень *M. galloprovincialis* не викликає сумнівів.

Мета роботи – проаналізувати розподіл різних фенотипів чорноморської мідії за глибинами та ґрунтом у районі Одеської затоки.

Матеріал і методи досліджень

Мідії були зібрані в жовтні 2013 р. у південно-західному районі Одеської затоки біля мису Великий Фонтан (рис.).

Для збору проб застосовували гідробіологічну рамку 0,25х0,25 м. На глибині більше 1,0 м використовували легковолозне спорядження. Глибоковод-

ні проби зібрані з човна малим дночерпаком (площа захоплення – 0,025 м²). Матеріал збирали на двох трансектах. Перша охоплювала, головним чином, черепашково-піщаний ґрунт, друга – кам'янистий (табл. 1).

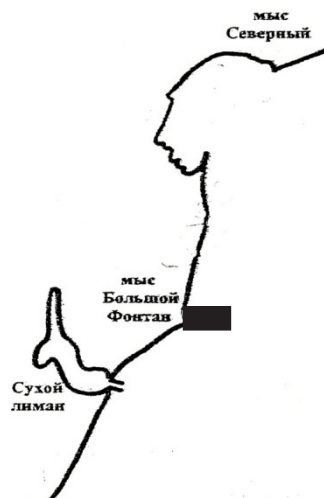


Рис. Карта-схема району досліджень
■ місця збору проб

Таблиця 1

Характеристика місць збору мідій біля мису Великий Фонтан

Трансекта I						
0–0,05	1,0	3,0	6,0	7,0	–	–
ракуша пісок	ракуша пісок	ракуша пісок	ракуша пісок	ракуша пісок		
Трансекта II						
0–0,05	1,0	3,5	6,6	6,6	9,5	17,0
каміння ракуша	каміння	каміння	каміння	пісок	каміння ракуша	мул

Примітка: над рисою – глибина, м; під рисою – характер ґрунту.

У мідій фенотипу F_a в призматичному шарі фіолетовий пігмент відсутній; F_b – пігмент забарвлює весь шар; F_c – пігмент локалізований у вигляді радіальних смуг, що чергуються з непігментованими зонами. Перші дві форми інтерпретуються як гомозиготні, остання – як гетерозиготна [9].

Результати досліджень та їх обговорення

У більшості випадків виявлені мідії всіх трьох фенотипів. На першій тран-

секті середня чисельність і біомаса мідій фенотипу F_a склала 836 екз./м² та 1636,6 г/м²; F_b – 1132 екз./м² та 1072,4 г/м²; F_c – 1258 екз./м² та 1144,1 г/м². Тобто, в чисельності переважали молюски фенотипу F_c , в біомасі – F_a . Якщо враховувати молюсків тільки на черепашково-піщаному ґрунті, виключивши черепашково-кам'янистий субстрат на глибині 7 м, то зазначена картина зберігалася: максимальна чисельність – мідії F_c : 1397 екз./м², максимальна біомаса – F_a : 1644,0 г/м².

На другій трансекті, головним чином на каменях, максимальною чисельністю і біомасою характеризувалися мідії фенотипу F_c : 2771 екз./м² і 3014,4 г/м². Виключивши інші субстрати (пісок, мул) для кам'янистого ґрунту отримали аналогічну картину – максимальні показники у фенотипу F_c 3400 екз./м² та 1550,9 г/м². За чисельністю мідії фенотипу F_a в цьому випадку займали третє місце, поступившись F_b (відповідно 1250 і 2325 екз./м²); за біомасою мідії F_a посіли друге місце – 781,7 г/м²; у мідій F_b 375,3 г/м².

На черепашково-піщаному ґрунті найбільшу загальну чисельність і біомасу мідій зафіксували на глибині 6 м – 5200 екз./м² і 8970,0 г/м² (табл. 2).

Таблиця 2

Розподіл мідій різних фенотипів за глибинами на черепашково-піщаному ґрунті

Глибина, м	F_a		F_b		F_c		Загальна чисельність	Загальна біомаса
	екз. / м ²	%	екз. / м ²	%	екз. / м ²	%		
	г / м ²	%	г / м ²	%	г / м ²	%		
0	480	23,6	560	27,6	990	48,8	2090 ± 63,0	23,4 ± 0,7
	5,90	25,2	6,4	27,4	11,10	47,4		
1,0	200	4,8	1800	42,8	2200	52,4	4200 ± 126,0	1836,4 ± 55,1
	0,88	4,7	786,0	41,7	962,4	53,6		
3,0	—	—	1600	52,2	1100	40,7	2700 ± 81,0	2162,0 ± 63,8
	—	—	1281,0	58,0	881,0	42,0		
6,0	2800	53,9	1100	21,1	1300	25,0	5200 ± 156,0	8970,0 ± 269,0
	4838,0	52,8	1893,0	22,0	2239,0	25,2		
7,0 ракуша каміня	700	35,0	600	30,0	700	35,0	2000 ± 60,0	4637,0 ± 139,0
	1614,5	34,8	1395,5	30,1	1627,0	35,1		

На глибині 1,0 м кількісна представленість мідій фенотипів F_b і F_c різко зростала, чисельність – в 3,2 і 2,2 рази, біомаса – в 123 і 87 разів, відповідно. Сумарна чисельність була більшою вдвічі, біомаса – в 78 разів за рахунок помітного збільшення кількості великих мідій. Частка в чисельності і біомасі найбільша у F_c – по 54 %.

Трьохметрова глибина явилася дещо несподіваним винятком від загальної картини – були відсутні мідії фенотипу F_a . Вважаємо, що фенотип F_a представлений на цій глибині, але не виявлений в зв'язку з невеликою чисельністю відповідних особин. Скоротилася кількість мідій фенотипу F_b і, особливо (вдвічі) – F_c . У той же час помітно збільшилася загальна біомаса за рахунок великих молюсків. Біомаса мідій фенотипу F_b була помітно більшою (табл. 2), але приблизно на 10 % зменшилася біомаса F_c .

На глибині 6 м різко, до 2000 екз./м² і 4838,0 г/м² зросли кількісні показники мідій фенотипу F_a – це невеликі значення з усіх зафіксованих на черепашково-піщаному ґрунті (табл. 2). На мідій фенотипу F_a довелося 54 % загальної чисельності і 53 % загальної біомаси. Саме за рахунок молюсків фенотипу F_a на 6-метровій глибині зафіксований вказаний вище максимум кількісних показників мідій на черепашково-піщаному ґрунті.

На глибині 7 м черепашково-піщаний ґрунт змінився черепашково-кам'янистим. Всупереч очікуванням – кам'янистий субстрат сприятливий для мідій – з переходом до нього і зі збільшенням глибини на 1 м чисельність мідій зменшилася в 2,6 рази, біомаса – в 1,9 рази. Чисельність мідій всіх фенотипів в порівнянні з 6-метровою глибиною і черепашково-піщаним ґрунтом скоротилася на порядок величин, біомаса мідій фенотипу F_a – майже втричі, F_b і F_c – в 7,4 рази (табл. 2).

На кам'янистих ґрунтах найбільша чисельність мідій була зафіксована на глибині 6,6 м – 7400 екз./м², найбільша біомаса – на кам'янисто-черепашково-му ґрунті, на глибині 9,5 м – 17000 екз./м² (табл. 3).

У зоні запліску, на відміну від ділянки з черепашково-піщаним ґрунтом, чисельність мідій була найбільшою – 11200 екз./м²; біомаса, навпаки, мінімальна – 12,9 г/м², вдвічі менше, ніж на черепашково-піщаному ґрунті. Практично всі мідії – молоді дрібні особини. За чисельністю і біомасою домінували мідії фенотипу F_c – 55 % і 53 % відповідно.

На глибині 1 м, на відміну від черепашково-піщаного ґрунту, чисельність мідій всіх фенотипів порівняно з зоною запліску помітно зменшилася: F_a – в 2,4 рази, F_b – в 4,2 і F_c – в 4,8 рази. При цьому помітно збільшилася біомаса внаслідок великої кількості крупних молюсків. В цілому, чисельність мідій скоротилася більш ніж у 4 рази, біомаса зросла у 140 разів. У чисельності і біомасі домінували мідії фенотипу F_c відповідно 48 % і 49%. Понад 33 % чисельності та біомаси утворювали молюски фенотипу F_b . На мідії фенотипу F_a довелося близько 18 % чисельності та біомаси.

Помітно збільшилася чисельність і біомаса мідій на каменях на глибині 3,5 м, склавши 6600 екз./м² і 7524,0 г/м². При цьому помітно знизилася частка в чисельності і біомасі молюсків фенотипу F_c , але помітно збільшилася (понад 51 %) у фенотипу F_b . Для кожного фенотипу кількісні показники зросли на порядок величин (табл. 3).

Таблиця 3

Розподіл мідій різних фенотипів за глибинами на кам'янистому ґрунті

Глибина, м	F_a		F_b		F_c		Загальна чисельність	Загальна біомаса
	екз. / м ²	%	екз. / м ²	%	екз. / м ²	%	екз. / м ²	г / м ²
	г / м ²	%	г / м ²	%	г / м ²	%		
0 ракуша каміння	1200	10,7	3800	33,9	6200	55,4	1200 ± 36,0	12,9 ± 0,4
	1,7	13,2	4,3	33,3	6,9	53,5		
1,0	500	18,5	900	33,3	1300	48,2	2700 ± 81,0	1792,7 ± 53,8
	332	17,5	597,0	33,8	863,7	48,7		
3,5	1000	15,2	3400	51,5	2200	33,3	6600 ± 19,8	7524,0 ± 22,6
	1140,0	15,0	3870,0	51,7	2508,0	33,3		
6,6	2300	31,1	1200	16,2	3900	57,7	7400 ± 22,2	5319,0 ± 159,6
	1653,0	31,0	861,0	15,0	2805,0	54,0		
9,5 каміння ракуша	1400	21,9	700	10,9	4300	67,2	6400 ± 19,2	17000,0 ± 510,0
	3727,0	20,4	1850,0	11,4	11422,5	68,2		

На глибині 6,6 м помітно збільшилася частка мідій фенотипу F_c як в чисельності, так і в біомасі: 53 % і 54 % відповідно. На цій глибині на друге місце за значимістю вийшли мідії фенотипу F_a – по 31 % загальної чисельності та біомаси, а F_b знизився на третю позицію (табл. 3).

На глибині 9,5 м (каміння, ракуша) зафіксована, як зазначено вище, найбільша біомаса – 17000 г/м². При цьому частка мідій фенотипу F_c досягала 67 % в чисельності та 68 % – у біомасі, найбільші показники для будь-якого фенотипу. При чисельності 4300 екз./м² біомаса мідій фенотипу F_c перевищила 11400 г/м². На цій же глибині зафіксована максимальна біомаса для F_a – 3727,0 г/м², що склало більше 20 % загальної біомаси.

На другій трансекті на глибині 6,6 м відзначено ділянку піщаного дна (табл. 1). Тут виявлені мідії тільки фенотипів F_a і F_c , проте траплялися в пробах в одиничних екземплярах. В цілому, загальна чисельність склала 200 екз./м², біомаса – 5,0 г/м². За фенотипами кількісні показники розподілилися рівномірно – по 100 екз./м², за біомасою 2,2 г/м² у F_a і 2,8 г/м² у F_c . Це були дрібні моллюски з індивідуальною масою 0,02–0,03 г.

Для порівняння розглянуті мідії, зібрані на мулистому ґрунті, на глибині 17 м (табл. 1). Загальна чисельність мідій склала 3400 екз./м². Кількість моллюсків за фенотипами коливалася від 100 екз./м² (2,9 % загальної чисельності) у F_b до 1900 екз./м² (56 % загальної чисельності) у F_a . Загальна біомаса склала 8478,6 г/м², за фенотипами: F_a – 4738,0 г/м²; F_b – 249,0 г/м²; F_c – 3491,6 г/м².

Висновки

1. В Одеській затоці виявлені мідії фенотипів F_a , F_b , F_c . На черепашково-піщаному ґрунті в чисельності переважали мідії фенотипу F_c – у середньому, 1397 екз./м², у біомасі мідії фенотипу F_a – 1644,0 г/м². На кам'янистому ґрунті найбільшою чисельністю і біомасою характеризувалися мідії фенотипу F_c – 3400 екз./м² і 1550,9 г/м² у середньому.

2. Частка мідій фенотипу F_a у загальній чисельності коливалася від 4,8 % (глибина – 1 м) до 53,9 % (6 м); у біомасі – від 4,7 % (1 м) до 5,8 % (6 м); частка F_b у загальній чисельності складала 21,1 % (6 м) – 52,2 % (3 м); у біомасі 22,0 % (6 м) – 58,0 % (3 м); частка F_c змінювалася в чисельності від 25,0 % (6 м) до 52,4 % (1 м); у біомасі – від 25,5 % (6 м) до 53,6 % (1 м).

Стаття надійшла до редакції 28.05.2018

Список використаної літератури

1. Жиликова И. Г. Промышленное разведение мидий и устриц / И. Г. Жиликова. – М.: «Издательство АСТ», Донецк «Сталкер», 2004. – 110 с.
2. Жиковская Е. А. О генетическом и морфологическом разнообразии черноморской мидии / Е. А. Жиковская, О. Р. Кодолова // Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження моллюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. – 2004. – С. 56–59.
3. Заика В. И. Митилиды Чёрного моря / В. И. Заика, Н. А. Валовая, А. С. Повчун, Н. А. Ревков. – К.: Наук. думка, 1990. – 208 с.
4. Зайцев Ю. П. Северо-западная часть Черного моря: биология и экология / Ю. П. Зайцев, Б. Г. Александров, Г. Г. Миничева – К.: Наук. думка, 2006. – 701 с.
5. Золотарев В. Н. Зооценоз мидий как биотоп для интродуцирования видов / В. Н. Золотарев, Г. В. Лосовская, Н. М. Шурова // Екологічні проблеми Чорного моря: мат-ли 4-го міжнар. симп. – 2002. – С. 298–301.
6. Печень-Финенко Г. А. Скорость фильтрации воды *Mytilus galloprovincialis* Lam как функция массы тела и температуры / Г. А. Печень-Финенко // Экология моря. – 1987. – 25. – С. 54–62.
7. Столбова Н. Г. Наследование цвета раковины у мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. / Н. Г. Столбова, А. В. Пиркова, Л. В. Ладыгина // Цитология и генетика. – 1996. – 30, № 6. – С. 62–65.
8. Финенко Г. А. Экологическая энергетика черноморских мидий / Г. А. Финенко, З. А. Романова, Г. И. Аболмасова // Биоэнергетика гидробионтов. – К.: Наук. думка, 1990. – С. 32–72.
9. Шурова Н. М. Анализ фенотипической структуры поселений мидий Чёрного моря по окраске наружного призматического слоя их раковин / Н. М. Шурова, В. Н. Золотарев // Мор. экол. журн. – 2008а. – 7, № 4. – С. 88–97.
10. Шурова Н. М. Изменения морфологических и функциональных характеристики черноморской мидии как результат антропогенного воздействия на прибрежные комплексы северо-западного шельфа Черного моря / Н. М. Шурова // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зоны и комплексное использование ресурсов шельфа. – 2008б. – С. 353–356.
11. Stadnichenko S. Estimating productivity of the Black Sea mussels from their density and biomass / S. Stadnichenko, N. Shurova // The Black Sea Ecological Problems Collected papers, 2000. – P. 297–300.

Е. А. Наум, зав. лабораторией

Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,
лаборатория физико-химических методов исследования в биологии,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина, e-mail: naum_elizaveta@onu.edu.ua

ЗАВИСИМОСТЬ ФЕНОТИПОВ МІДІЙ *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* (LAMARCK, 1819) ОТ ГЛУБИНЫ И ГРУНТА В ОДЕССКОМ ЗАЛИВЕ ЧЕРНОГО МОРЯ

Резюме

Введение. Черноморская мидия *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) – один из доминирующих видов макрозообентоса и обрастаний Черного моря. Встречается на скалах и камнях, на ракушечном, песчаном и илистом грунте, в обрастаниях металлических и бетонных гидротехнических сооружений. Вид представлен тремя фенотипами, которые имеют свои определенные биологические и экологические особенности.

Цель работы – проанализировать распределение различных фенотипов черноморской мидии по глубинам и грунтам в районе Одесского залива.

Методы. Материалом послужили мидии, собранные в октябре 2013 г. в северо-западном районе Одесского залива у мыса Большой Фонтан. На двух трансектах всего собрано и обработано по общепринятым методикам 739 экз. моллюсков (12 проб).

Результаты исследований и выводы. В Одесском заливе выявлены мидии фенотипов F_a , F_b , F_c . На ракушечно-песчаном грунте в численности преобладали мидии фенотипа F_c – в среднем, 1397 экз./м², в биомассе мидии фенотипа F_a – 1644,0 г/м². На каменистом грунте большей численностью и биомассой характеризовались мидии фенотипа F_c – 3400 экз./м² и 1550,9 г/м² в среднем. Доля мидий фенотипа F_a в общей численности колебалась от 4,8% (глубина – 1 м) до 53,9 % (6 м); в биомассе – от 4,7 % (1 м) до 5,8% (6 м); доля F_b в общей численности составляла 21,1 % (6 м) – 52,2 % (3 м); в биомассе 22,0 % (6 м) – 58,0 % (3 м); доля F_c изменялась в численности от 25,0 % (6 м) до 52,4 % (1 м); в биомассе – от 25,5 % (6 м) до 53,6% (1 м).

Ключевые слова: *Mytilus galloprovincialis*; фенотип; распределение; глубина; мыс Большой Фонтан; Черное море.

E. A. Naum, head of the laboratory

Odesa National Mechnykov University, Laboratory of physical and chemical methods of research in biology,

2, Dvoryanska str., Odesa 65082, Ukraine, e-mail: naum_elizaveta@onu.edu.ua

DEPENDENCE OF THE PHENOTYPES OF THE *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* (LAMARCK, 1819) ON THE DEPTH OF GROUND IN THE ODESA BAY OF THE BLACK SEA

Abstract

Introduction. The Black Sea mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) is one of the dominant species of macrozoobenthos and fouling of the Black Sea. It occurs on rocks and stones, on shell, sand and muddy ground, in fouling of metal and concrete hydraulic structures. The species is represented by three phenotypes which have their own specific biological and ecological characteristics.

The **aim** of the work is to analyze the distribution of various phenotypes of the Black Sea mussel over the depths and soils in the area of the Odesa Bay.

Methods. The material was mussels, collected in October 2013 p. in the north-western region of the Odesa Bay near the Big Fountain Cape. In two transects 739 specimens of mollusks (12 samples). were collected and processed according to standard methods.

Research results and conclusions. Mussel phenotypes F_a , F_b , F_c have been identified in the Odesa Bay. On the shell-sandy soil, mussels were predominant in the mussel phenotype – the average of 1397 ind./m², in mussel phenotype mussels F_a – 1644,0 g/m². On the stony ground, the mammalian phenotype F_c – 3400 ind./m² and 1550.9 g/m² on average were characterized by a larger number and biomass. The proportion of mussels of the phenotype F_a in the total number varied from 4.8 % (depth – 1 m) to 53.9 % (6 m); in biomass – from 4.7 % (1 m) to 5.8 % (6 m); the share of F_b in the total number was 21.1 % (6 m) – 52.2 % (3 m); in biomass 22.0 % (6 m) – 58.0 % (3 m); the share of F_c varied from 25.0% (6 m) to 52.4 % (1 m); in biomass – from 25.5 % (6 m) to 53.6 % (1 m).

Keywords: *Mytilus galloprovincialis*; phenotype; distribution; depth; the Big Fountain Cape; the Black Sea

References

1. Zhilyakova I. G. (2004) Industrial cultivation of mussels and oysters [Promyshlennoe razvedenie midij i ustric], M.: AST Publishing House, Donetsk Stalker, 110 p.
2. Zhukovskaya E. A., Kodolova O. P. (2004) “On the genetic and morphological diversity of the Black Sea mussels” [“O geneticheskom i morfologicheskom raznoobrazii chernomorskoj midii”], Ecological-functional and faunistic aspects of the study of molluscs, their role in bioindication of the state of the environment, pp. 56-59.
3. Zaika V. I. (1990) Mytilidae of Black Sea [Mitilidy Chyornogo morya], Kyiv, Nauk. dumka, 208 p.
4. Zaycev Ju. P., Aleksandrov B. G., Minicheva G.G. (2006) North-western part of the Black Sea: biology and ecology [Severo-zapadnaja chast' Chjornogo morja: biologija i jekologija], Kyiv, Naukova dumka, 701 p.
5. Zolotarev V. N., Losovskaya G. V., Shurova N. M. (2002) “Zoocenoses mussels as a habitat for

- the species introduction” [“Zoocenoz midij kak biotope dlja introducirovaniya vidov”], Ecological problems of the Black Sea: the 4th intern. simp, pp. 298–301.
6. Pechen'-Finenko G. A. (1987) “The rate of water filtration *Mytilus galloprovincialis* Lam as a function of body weight and temperature” [“Skorost' fil'tracii vody *Mytilus galloprovincialis* Lam kak funkciya massy tela i temperatury”], Ecology of the sea, № 25, pp. 54–62.
 7. Stolbova N. G., Pirkova A. V., Gah A. N. (1997) “Genetic variation of color shell mussel *Mytilus galloprovincialis* Lam” [“Geneticheskaya izmenchivost' cveta rakoviny u midi *Mytilus galloprovincialis* Lam”], Cytology and genetics, 31 (1), pp. 38–40.
 8. Finenko G. A., Romanova Z.A., Abolmasova G.I. (1990) Environmental Energy Black Sea mussels [Ekologicheskaya energetika chernomorskih midij], Kyiv, Nauk. dumka, pp. 32–72.
 9. Shurova N. M. (2008a) “Analysis of phenotypic structure of settlements in the Black Sea mussels color prismatic outer layer of their shells” [“Analiz fenotipicheskoy struktury poselenij midij Chyornogo morya po okraske naruzhnogo prizmaticheskogo sloyay rakovin”], Marine ecological journal, № 7 (4), pp. 88–97.
 10. Shurova N. M. (2008b) “Changes to the morphological and functional characteristics of the Black Sea mussels as a result of anthropogenic impacts on coastal systems northwestern Black Sea shelf” [“Izmeneniya morfologicheskikh i funktsional'nykh harakteristik chernomorskoj midi kak rezul'tat antropogennogo vozdeystviya na pribrezhnye komplekсы severo-zapadnogo shel'fa Chernogo morja”], Environmental safety of the coastal and offshore zone and integrated use of shelf resources, № 17, pp. 353–356.
 11. Stadnichenko S., Shurova N. (2000) “Estimating productivity of the Black Sea mussels from their density and biomass”, The Black Sea Ecological Problems Collected papers, pp. 297–300.