

MIGRAÇÃO VERTICAL E TAXAS FISIOLÓGICAS DE *Thalia democratica* (SALPIDAE: THALIACEA) NA RESERVA MARINHA DO ARVOREDO, SANTA CATARINA

RESGALLA JR., C.; CARVALHO, J.L.; PEREIRA FO., J.; RÖRIG, L.R.; RODRIGUES-RIBEIRO, M.; TAMANAHA, M.S. & L.A.O. PROENÇA

CTTMar/UNIVALI - Cx.P. 360, Rua Uruguai 458, Itajaí, SC, 88.302-202, Brasil - cresgalla@univali.br

RESUMO

Entre os dias 17 e 18 de dezembro de 1998 foi realizado um fundeio na margem leste da ilha do Arvoredo, dentro da Reserva Biológica Marinha do Arvoredo (27°19,6'-27°8,6' S e 48°27,1'-48°9,1' W), com o Navio de Pesquisa Soloncy Moura (CEPSUL/IBAMA). Durante o fundeio foram realizados perfis de salinidade e temperatura utilizando um CTD bem como coletadas amostras de água para a determinação do amônio. A biomassa em peso úmido do zooplâncton, fracionada em classes de tamanho, foi coletada por arrastos verticais em 3 estratos na coluna de água. Foram executadas incubações a 5 m de profundidade, em frasco tipo DBO, de Oozóides da Salpa *Thalia democratica* com fitoplâncton coletado no mesmo local para as estimativas de suas taxas de filtração e de suas taxas de crescimento pela liberação de blastozóides. Os dados de temperatura e salinidade medidos durante 22 horas não mostraram uma variação temporal significativa, em que a Água Tropical ocorreu em superfície e a Água Subtropical abaixo dos 20 m de profundidade. A biomassa do zooplâncton apresentou um nítido comportamento de migração vertical, com uma maior concentração no estrato intermediário (10 a 20 m) durante o dia e com um deslocamento para o estrato superficial (0 a 10 m) no entardecer. Comportamento similar ocorreu com a concentração de amônio na coluna de água indicando provável processo de regeneração e bioconvecção deste nutriente. A Salpa *Thalia democratica* foi o organismo dominante na fração maior que 1000 µm e a responsável pela maior biomassa nas amostras. Os testes de incubação desta espécie apresentaram uma taxa de filtração média de 176,4 mL.dia⁻¹ e taxa de crescimento de blastozóides de 8 a 10,3 % em comprimento por hora.

Palavras Chave: *Thalia democratica*, Ilha do Arvoredo, Santa Catarina, Fisiologia, Migração vertical.

VERTICAL MIGRATION AND PHYSIOLOGICAL RATES OF THE *Thalia democratica* (SALPIDAE: THALIACEA) IN ARVOREDO BIOLOGICAL MARINE RESERVE, SANTA CATARINA

ABSTRACT

Between December 17th and 18th of 1998 the Soloncy Moura Research Vessel (CEPSUL/IBAMA) was stationed for 24 hours at the eastern margin of the Arvoredo island, inside of the Arvoredo Biological Marine Reserve (27°19,6'-27°8,6' S and 48°27,1'-48°9,1' W). During this time the temperature and salinity profiles were obtained using a CTD, and water samples were collected for ammonium determination. The biomass in wet weight of the size classed zooplankton, was collected by vertical trawls in 3 strata in the water column. Incubations were executed at 5 meters depth in DBO flasks, of the Salpidae *Thalia democratica* Oozoids and the phytoplankton collected in the same place. The filtration rates were estimated by the increase of feopigments and growth rates by blastozoids liberation. The temperature and salinity data measured along the 24 hours

didn't show a significant temporal variation, with the Tropical Water occurring at surface and the Subtropical Water below 20 meters depth. The zooplankton biomass presented a clear vertical migration behaviour, with larger concentrations in the intermediary stratum (10 to 20 m) during the day and with a displacement for the superficial stratum (0 to 10 m) at sunset. The ammonium concentration exhibited a similar behaviour in the water column indicating probable regeneration processes and bioconvection of this nutrient. The species *Thalia democratica* was the dominant organism in the fraction larger than 1000 μm and it was responsible for the highest zooplankton biomass in the samples. The incubation experiments of this species presented an average filtration rate of 176.4 $\text{mL}\cdot\text{day}^{-1}$ and growth rate of blastozoids from 8 to 10.3% in length per hour.

Keywords: *Thalia democratica*, Arvoredo Island, Santa Catarina State, physiology, vertical migration.

INTRODUÇÃO

As Salpas são organismos holoplanctônicos abundantes na costa sul e sudeste brasileira, ocorrendo principalmente no fim do verão e início do outono. Segundo Pires-Vanin *et al.* (1993) e Resgalla Jr. *et al.* (2001) estes organismos ocorrem em manchas e estão associados a regiões de ressurgências no embaçamento de São Paulo e sul do Brasil. Estas manchas, constituídas praticamente pela espécie *Thalia democratica* apresenta altas taxas de crescimento individual e populacional (Heron, 1972a e 1972b), o que ocasiona altos valores de biomassa zooplanctônica para a região (Meneghetti, 1973).

Somado a isto, estes organismos são também caracterizados por altas taxas de filtração e baixas de assimilação, fazendo com que exerçam forte influência sobre a ecologia pelágica, pois privam o desenvolvimento de outros herbívoros por competição e alteram a estrutura de tamanho dos produtores primários pelo empacotamento do fitoplâncton acelerando sua deposição para o fundo por meio de pelotas fecais (Andersen & Nival, 1988; Blackburn, 1979 e Esnal, 1981). As salpas podem atuar como bombas biológicas na remoção do CO_2 fixado pelo fitoplâncton como mecanismo compensatório das alterações climáticas mundiais. Segundo Gibbs (1995), o aumento das populações destes organismos nas últimas décadas é um indicativo indireto do aquecimento do planeta devido a maior disponibilidade do CO_2 na atmosfera.

A costa de Santa Catarina tem sido pouco investigada quanto a seus constituintes planctônicos (Brandini *et al.*, 1997 e Valentin *et al.*, 1994), mas a sua geomorfologia recortada, presença de ilhas e ventos dominantes de nordeste tem proporcionado condições de ocorrência de processos de ressurgências de curta duração (Carvalho *et al.*, 1998). Tentar relacionar a ocorrência de salpas e medidas de suas taxas fisiológicas em resposta a processos de ressurgências foi o objetivo deste trabalho que envolveu um fundeio de 24 horas próximo a ilha do Arvoredo (SC). Além disto, o conhecimento gerado sobre a ecologia deste importante constituinte do sistema pelágico será fundamental para o entendimento dos processos biológicos a que estão sujeitos a costa sul e sudeste do Brasil.

MATERIAL E MÉTODOS

Entre os dias 17 e 18 de dezembro de 1998 foi realizado um fundeio na margem leste da ilha do Arvoredo, dentro da Reserva Biológica Marinha do Arvoredo (27°19,6'-27°8,6' S e 48°27,1'-48°9,1' W), com o Navio de Pesquisa Soloncy Moura (CEPSUL/IBAMA) (Fig. 1). Durante o fundeio de 24 horas, a cada hora, foram realizados perfis verticais de salinidade e temperatura utilizando um CTD Sensiondata. Amostras de água foram obtidas com o auxílio de garrafas de amostragem tipo Niskin, em superfície, 10, 20 e 35 m de profundidade a cada 4 horas.

As amostras de água foram filtradas em filtro de fibra de vidro Whatman GF/F imediatamente após a coleta, divididas em alíquotas e congeladas para posterior determinação do amônio (NH_4^+) e o material retido nos filtros destinado para a determinação de pigmentos. O amônio foi determinado pela formação do complexo colorido azul de indofenol, corrigido pelo efeito da salinidade, conforme método descrito em Strickland & Parsons (1972). O complexo colorido foi lido em espectrofotômetro duplo-feixe (Shimadzu UV 160 A) em cubeta de 5 cm de trajeto óptico.

A concentração da clorofila a (cla a) e produtos de degradação foi determinada por meio de cromatografia líquida de alta eficiência (CLAE), segundo o método descrito em Wright *et al.* (1991). A extração foi feita em 2 a 3 mL de acetona 90%, em refrigerador por 24 horas. A cromatografia ocorreu numa coluna FLD-ODS 4 μm (4.5 cm x 4.5 mm, Shimadzu) e os pigmentos detectados por fotodiodo de varredura (SPD M10A) e fluorímetro (RF551) alinhados

em série. Os dados foram adquiridos por um computador carregado com o programa da LC10 da Shimadzu. A cla a foi calibrada em função da resposta do padrão (SIGMA). Os produtos de degradação foram separados em dois tipos básicos: feoforbídeos e feofitinas, conforme sua eluição anterior ou posterior a cla a, respectivamente (Barlow *et al.* 1993). A concentração dos produtos de degradação foi obtida a partir da resposta de fluorescência da cla a acidificada, considerando um fator de correção para perda de massa, PM= 592 para feoforbídeos e PM 870 para feofitinas.

Amostras de zooplâncton foram obtidas mediante arrastos verticais utilizando uma rede WP-2 de 200 μm de tamanho de malha, equipada com fluxômetro e dispositivo de fechamento. Os arrastos foram executados a cada 4 horas e em três estratos da coluna de água (0-10, 10-20 e 20-35 m) sendo o material coletado fixado em formol a 4 %. A biomassa em peso úmido do zooplâncton, fracionada em três classes de tamanho (> 2000, 2000-1000 e

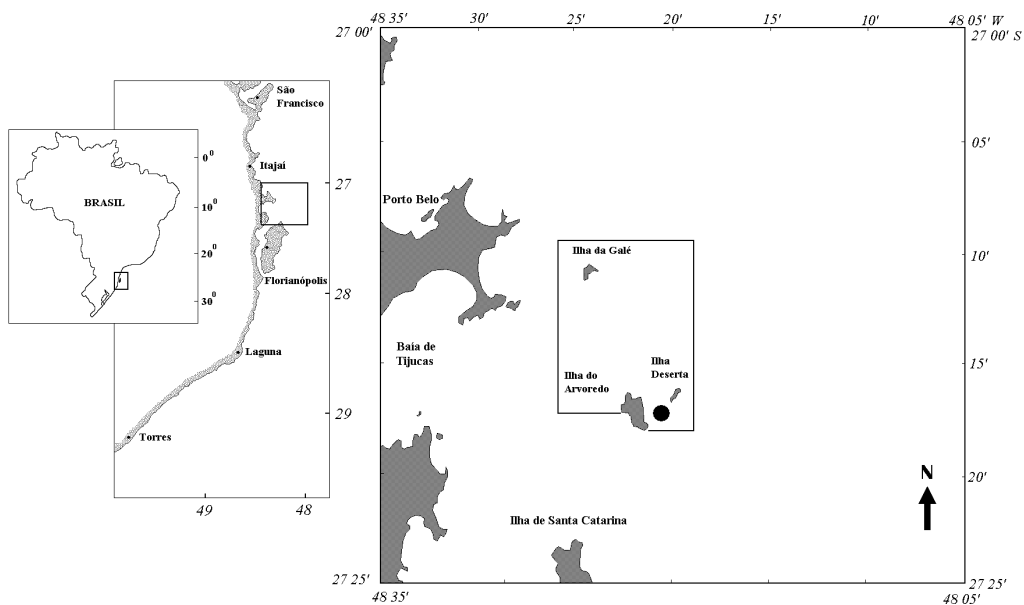


Figura 1 - Área de estudo com a localização do ponto do fundo (●).

1000-200 µm) foram estimadas segundo as recomendações de Beers (1976).

Para as estimativas da taxa de filtração e crescimento da salpa *Thalia democrática* foram realizadas incubações de 12 horas, em frascos tipo DBO de 300 mL, de Oozóides com estolão e blastozóides em desenvolvimento. Nos frascos teste foi inoculado fitoplâncton coletado no mesmo local com rede de 25 µm previamente filtrado em malha de 200 µm. Os experimentos foram executados em cinco réplicas e mais dois controles sem exemplares de salpas. Os organismos foram coletados em arrastos adicionais abrangendo toda a coluna de água e com a sua transferência individual para os frascos teste (DBO) com o auxílio de conta-gotas de boca larga. Os organismos foram aleatoriamente sorteados, sendo 5 fixados e destinados para análise biométrica para o tempo inicial e 5 destinados para as incubações. Os frascos de DBO foram fixados em estrutura plástica que os mantinha na horizontal e fixados em cabo a 5 m de profundidade do local do fundeio da embarcação.

As taxas de filtração foram estimadas pelo incremento de feopigmentos medidos por cromatografia líquida de alta eficiência (CLAE) segundo método apresentado para amostras de água. Para isto a água dos frascos teste foi filtrada em filtro de fibra de vidro Whatman GF/F a bordo e congelados. As estimativas das taxas de filtração foram realizadas pelo método modificado de Omori & Ikeda (1984):

$$TF = \frac{V}{N} \left\{ \left[\frac{(\ln C_{t1} - \ln C_{t0})}{\Delta T} \right] - f \right\}$$

sendo:

TF = Taxa de filtração (mL.dia⁻¹)

C_{t1} = Concentração de feopigmentos final

C_{t0} = Concentração de feopigmentos inicial

V = Volume do frasco teste (mL)

N = Número de organismos por frasco teste

ΔT = Intervalo de tempo do teste (dia)

f = fator de correção de feopigmentos calculado pela mesma fórmula para os fracos controle.

As taxas de crescimento de *Thalia democrática* foram estimadas pela variação no número e tamanho de blastozóides liberados durante o período de incubação a partir da separação e fixação em formol a 4 % dos organismos presentes nos frascos no fim dos experimentos. Medidas de comprimento foram realizadas em microscópio estereoscópico com ocular micrométrica. Os pesos dos organismos foram estimados mediante a relação comprimento X peso seco da espécie (Fig. 2).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os perfis de temperatura e salinidade realizados durante o fundeio não mostraram uma variação temporal significativa (Fig. 3), cuja Água Tropical (AT) ocorreu até os 20 m de profundidade e a Água Subtropical (AST) predominou abaixo desta profundidade. Devido aos ventos de quadrante oeste observado durante o período amostral, não foi observada uma elevação da Água Subtropical que pudesse caracterizar um processo de ressurgência.

As variações da cl a e de seus produtos de degradação não apresentaram um pa-

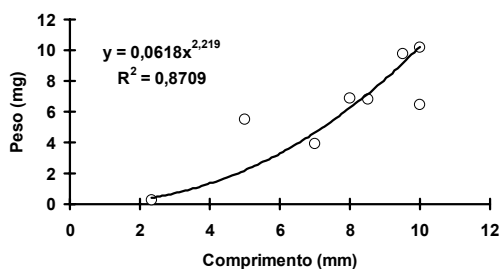


Figura 2 - Relação comprimento (mm) e peso seco de oozóides e blastozóides da salpa *Thalia democrática* obtido em exemplares fixados.

drão claro durante o período de estudo. A clorofila *a* variou de 89,7 a 683,3 ng/L, com média de 298 ng/L, o que pode ser considerado como valores de biomassa fitoplanctônica baixos para a costa de Santa Catarina (Proença, 2002).

Para o amônio, seu padrão de variação demonstrou um comportamento diferenciado na coluna de água (Fig. 4) com uma mudança dos valores mais elevados (> 20 Mol/L) de 20 m às 17 horas para 10 m de profundidade às 21 horas. A presença de amônio em águas marinhas bem oxigenadas está relacionada à atividade biológica. Esta variação coincidiu com a variação da biomassa zooplânctônica, como será vista a seguir, indicando a importância da atividade biológica na regeneração de nutrientes na coluna d'água.

Altos valores de biomassa do zooplâncton foram estabelecidos nos primeiros horários de amostragem do fundeio, sofrendo dispersão com o aumento dos ventos de quadrante oeste ocorridos durante o período. Entretanto, a biomassa do zooplâncton apresentou um nítido comportamento de migração vertical, com uma maior concentração no estrato intermediário (10 a 20 m) durante o dia e com um deslocamento para o estrato superficial (0 a 10 m) no entardecer (Fig. 5). Para estes horários de coleta, a *Salpa thalica* foi o organismo dominante na fração > 2000 μm para indivíduos adultos e na fração de 1000 a 2000 μm para indivíduos juvenis, sendo a responsável pela maior biomassa nas amostras.

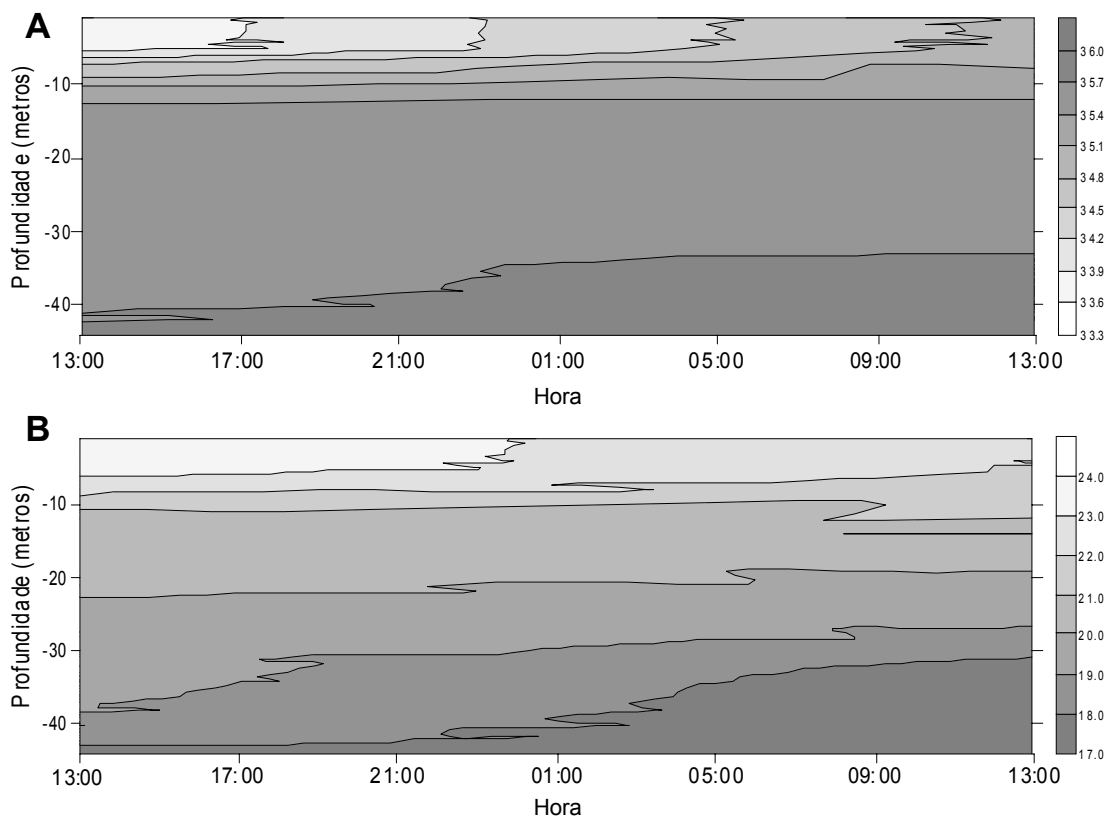


Figura 3 - Variação da temperatura (A) e salinidade (B) na coluna de água coletadas a cada hora por um período de 24 horas.

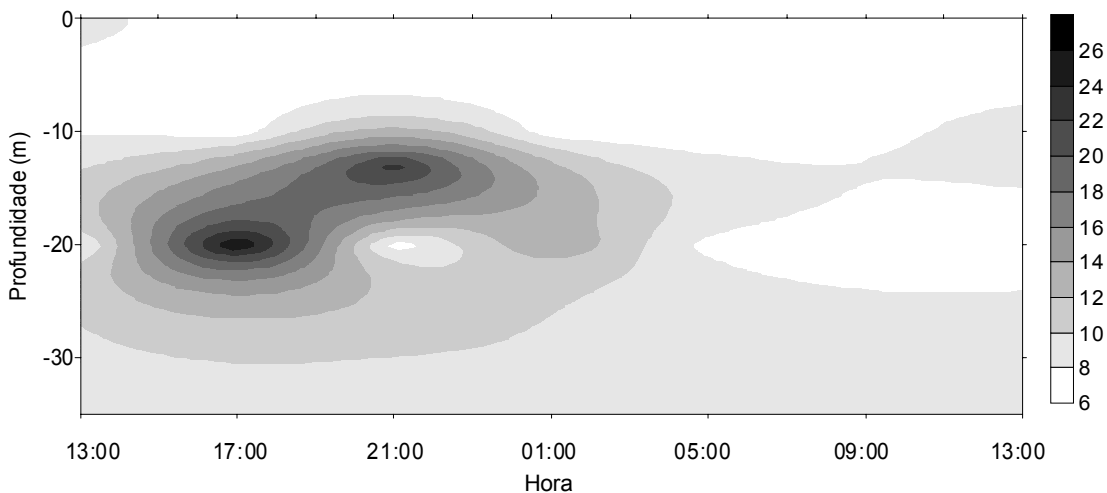


Figura 4 - Variação do $N-NH_4$ ((mol/L) na coluna de água coletados a cada 4 horas por 24 horas.

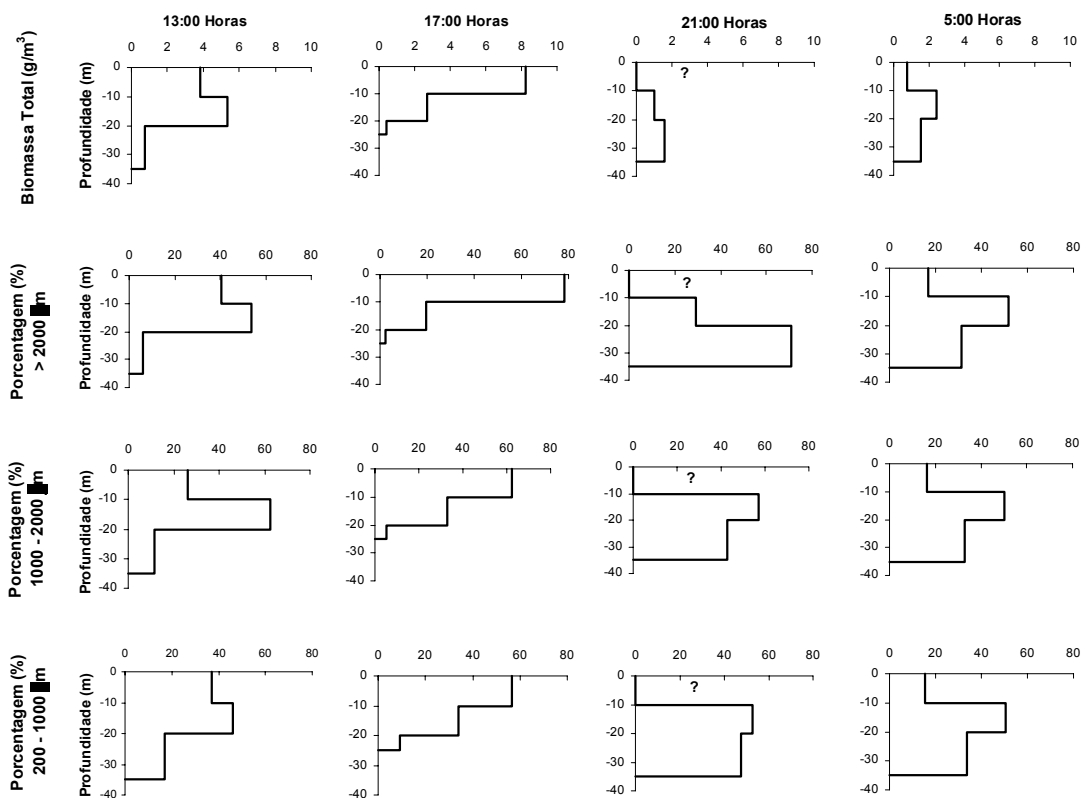


Figura 5 - Biomassa total do zooplâncton em peso úmido e os percentuais por classe de tamanho em três estratos da coluna de água coletados a cada 4 horas ao longo de 15 horas de amostragem.

Tabela 1 - Resultados dos experimentos de incubação de *T. democratica* durante 12 horas em frascos de DBO e fixados a 5 m de profundidade. Os exemplares de Oozóides do tempo inicial foram separados aleatoriamente e fixados em formol a 4 % para análises biométricas. Os exemplares de Oozóides e Blastozóides do tempo final foram separados e fixados a bordo antes da água de incubação ter sido filtrada para determinação dos pigmentos. (DP = Desvio Padrão).

Oozóide	Tempo Inicial					Tempo Final de Incubação (12 Horas)							
	Comprimento (mm)	Blastozóide (no estolão)	Comprimento médio (mm)	Número	Peso (mg)	Comprimento (mm)	Blastozóide (liberados)	Comprimento médio (mm)	Número	Peso (mg)	Taxa de crescimento de Blastozóides (mm/hora)	Taxa de crescimento de Blastozóides (%)	Taxa de filtração (mL/dia)
1	10,14		1,00	30	0,062	1,81		1,81	27	0,230	8,16	28,79	25,38
2	12,00		0,71	26	0,029	2,05		2,05	34	0,304	10,35	40,64	132,45
3	12,86		1,00	44	0,062	-		-	39	-	-	-	114,91
4	12,57		1,00	34	0,062	-		-	46	-	-	-	465,11
5	11,29		0,86	26	0,044	1,79		1,79	35	0,226	8,01	28,04	143,92
Média	11,77		0,91	32,00	0,052	1,88		1,88	36,20	0,253	8,84	32,49	176,36
DP	1,09		0,13	7,48	0,015	0,14		0,14	6,98	0,044	1,312	7,066	168,022

Thalia democrática já foi estudada na Reserva Biológica Marinha do Arvoredo por Fernandes (1998) em novembro de 1995. Foi a única espécie de salpa registrada, apresentando altas densidades ($> 7000 \text{ org./1000 m}^3$) e com predomínio de formas juvenis indicando reprodução contínua na área. Amaral (1996) e Amaral *et al.* (1997) destacaram a importância de *T. democrática* no sul e sudeste do Brasil, com distribuição mais costeira, mas com comportamento de migração inversa ao observado neste trabalho (Amaral *et al.*, 1997).

Os resultados obtidos neste trabalho sugerem que *Thalia democrática* apresenta atividade alimentar tanto em camadas superficiais como em estratos mais profundos ou sub-superficiais, que, associado aos resultados do amônio, podem favorecer a produção regenerada pelas taxas de excreção, indicando provável processo de regeneração e bioconvecção deste nutriente, sugerindo, com isto, uma forte relação de pastagem do zooplâncton sobre o fitoplâncton (Bidigare, 1983). Segundo Esnal & Daponte (1999), o comportamento de migração vertical de salpas pode estar relacionado também com a concentração destes organismos em superfície para o processo de liberação de gametas na fase sexuada.

Os experimentos das taxas de filtração mostram uma alta variação entre os frascos teste. Os valores das taxas variaram de 25,4 a 465,1 mL.dia^{-1} com uma média de 176,4 mL.dia^{-1} (Tabela 1). Os valores obtidos estão dentro do intervalo observado por outros autores, como Parsons *et al.* (1984) de 192 mL.dia^{-1} e entre 82 a 444 mL.dia^{-1} segundo Vargas & Madin (2004). Esta taxa individual de filtração de *T. democrática* equivale, no mínimo, a 20 copépodos, indicando um forte componente na ecologia pelágica do sistema (Parsons *et al.*, 1984).

Para as taxas de crescimento, observou-se que os oozóides incubados não apresentaram crescimento durante o período de incubação, mas foi observado uma liberação média de 36 blastozóides por oozóides e com

taxas de crescimento variando de 8 a 10,3 % em comprimento por hora o que equivale a mais de 30 % de crescimento médio em peso (Tabela 1). Heron (1972a), em seu clássico trabalho com *T. democrática*, ressalta taxas de crescimento (mm/hora) em laboratório superiores a 10 % sendo um dos maiores observados entre os invertebrados.

Apesar de não terem sido observados processos de ressurgência durante o fundeio, os resultados apresentados neste trabalho indicam o potencial de filtração e as altas taxas de crescimento de *T. democrática* na plataforma sul do Brasil. A ocorrência de manchas destes organismos, como ressaltado por Meneghetti (1973) e Pires-Vanin *et al.* (1993) apresentam uma explicação fisiológica de adaptação em crescimento individual e populacional, seja ela voltada como defesa a predação (Heron, 1972a), ou como um oportunismo frente a competidores herbívoros.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao CEP Sul/IBAMA pela oportunidade de uso do Navio de Pesquisa Soloncy Moura e a toda sua tripulação, assim como a Universidade do Vale do Itajaí por disponibilizar recursos para a saída da embarcação.

REFERÊNCIAS

- Amaral, W.J.A. 1996. Composição, distribuição e abundância de salpidae (Thaliacea) na plataforma brasileira entre as latitudes 24° S e 29° 42' S - SUESTE I. Monografia. Curso de Especialização em Ecologia Aquática Costeira. Depto. Oceanografia. FURG. 16pp.
- Amaral, W.J.A.; Montú, M.A. & I.M. Gloeden. 1997. Salpidae (Thaliacea) da plataforma continental do extremo sul do Brasil: com-

- posição, distribuição e abundância (verão de 1990). *Atlântica*, 19:51-66.
- Andersen, V. & P. Nival. 1988. A pelagic ecosystem model simulation production and sedimentation of biogenic particles: role of salps and copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 44:37-50.
- Barlow, R.G., Mantoura, F.A., Gouch, M.A. & T.W. Fileman. 1993. Pheopigment distribution during the 1990 spring bloom in the north-eastern Atlantic. *Deep-Sea Res.*, 40: 2229-2242.
- Beers, J.R. 1976. Determination of zooplankton biomass. In: H.F. Steedman (ed.), *Zooplankton fixation and preservation*. UNESCO, Paris. pp. 35-84.
- Bidigare, R.R. 1983. Nitrogen excretion by marine zooplankton. In: Carpenter, E.J. & D.G. Capone (eds.) *Nitrogen in the marine environment*. Academic Press, New York, 385-409.
- Blackburn, M. 1979. Thaliacea of California Current region: realations to temperature, chlorophyll, currents and upwelling. *CalCOFI Rep.* 20,184-212.
- Brandini, F.P.; Lopes, R.M.; Gutseit, K.S.; Spach, H.L. & R. Sassi. 1997. *Planctologia na plataforma continental do Brasil. Diagnose e revisão bibliográfica*. REVIZEE. 196pp.
- Carvalho, J.L.B.; Schettini, C.A.F. & T.M. Ribas. 1998. Estrutura termohalina do litoral centro-norte catarinense. *Notas Téc. FACIMAR*, 2:181-197.
- Esnal, G.B. & M.C. Daponte. 1999. *Salpida*. In: Boltovskoy, D. *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publ. Leiden. 2:1423-1444 pp.
- Esnal, G.B. 1981. Thaliacea: Sapididae. In: Boltovskoy, D. (ed.), *Atlas del zooplancton del Atlantico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. INIDEP, Publ. Esp. Mar del Plata. Argentina. pp. 793-808.
- Fernandes, L.M. 1998. Distribuição e abundância de Cladocera e Thaliacea na região e proximidades da Reserva Biológica Marinha do Arvoredo (Santa Catarina - Brasil). *Monografia, Univ. Algarve, Faro*. 46pp.
- Gibbs, W.W. 1995. Some like it hot. Thriving tunicates may help clear the air of excess CO₂. *Scient. Am.* December. 20-21.
- Heron, A.C. 1972a. Population ecology of a colonizing species: the pelagic tunicate *Thalia democratica*. I individual growth rate and generation time. *Oecologia*, 10,269-293.
- Heron, A.C. 1972b. Population ecology of a colonizing species: the pelagic tunicate *Thalia democratica*. II population growth rate. *Oecologia*, 10,294-312.
- Meneghetti, J.O. 1973. Zooplankton from southern Brazil - 1. Quantitative aspects. *Iheringia. Zoo.*, 43,60-74.
- Omori, M. & T. Ikeda. 1984. *Methods in marine zooplankton ecology*. John Wiley & Sons Publ., New York. 332p.
- Parsons, T.R.; Takahashi, M. & B. Hargrave. 1984. *Biological Oceanographic Processes*. 3rd Ed. Pergamon Press, Oxford. 330 pp.
- Pires-Vanin, A.M.S., Rossi-Wongtschowski, C.L.D.B., Aidar, A., Mesquita, H.S.L., Soares, L.S.H., Katsuragawa, M. & Y. Matsuura. 1993. Estrutura e função do ecossistema da plataforma continental da região de Ubatuba, São Paulo: síntese dos resultados. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. São Paulo*, 10,217-231.
- Proença, L.A.O. 2002. Clorofila a do fitoplâncton em seis enseadas utilizadas para o cultivo de moluscos bivalves no litoral de Santa Catarina. *Notas Téc. FACIMAR*, 6:33-44.
- Resgalla Jr., C. De La rocha, C. & M. Montú. 2001. The influence of Ekman transport on zooplankton biomass variability off southern Brazil. *J. Plank. Res.* 23(6):641-650.
- Strickland, J.D.H. & T.R. Parsons. 1972. *A practical handbook of seawater analysis*, Bull. Fish. Res. Bd. Canada. 167pp.
- Valentin, J.L.; Gaeta, S.A.; Sapch, H.L.; Montú, M.A. & C. Odebrecht. 1994. *Diagnóstico*

ambiental oceânico e costeiro das regiões sul e sudeste do Brasil. Volume 4. Oceanografia Biológica: Plâncton.

Vargas, C.A. & L.P. Madin. 2004. Zooplankton feeding ecology: clearance and ingestion rates of the salps *Thalia democrática*, *Cyclosalpa affinis* and *Salpa cylindrical* on naturally occurring particles in the Mid-Atlantic Bight. J. Plank. Res. 26(7):827-833.

Wright, S. W., Jeffrey, S. W., Mantoura, F. A., Llewellyn, C. A., Bjornland, T., Repeta, D. & N. Whelsmeyer. 1991. Improved HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids from marine samples. Mar. Ecol. Progr. Ser. 77:183-196.