

APORTACION AL ESTUDIO CARIOLOGICO DE LAS GRAMINEAS ESPAÑOLAS

S. TALAVERA

Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias, Sevilla

(Recibido el 22 de julio de 1977)

Resumen. Se estudian cariológicamente 20 taxones españoles de la familia *Gramineas*, 12 de los cuales no se tiene noticia de que hayan sido estudiados con anterioridad con material español. De ellos, 10 son diploides, 6 tetraploides, 4 hexaploides y 1 octoploide. Al parecer, es la primera vez que se encuentra una población diploide de *Arrhenatherum erianthum* ($n = 7$), así como una hexaploide de *Aegilops triuncialis* ($n = 21$).

Summary. The chromosome number of 20 Spanish taxa of *Gramineae* is reported in this note, among which 12 are studied for the first time for Spain. Out of them, 10 are diploid, 6 tetraploid, 4 hexaploid and 1 octoploid. A diploid population of *Arrhenatherum erianthum* ($n = 7$) and an hexaploid population of *Aegilops triuncialis* ($n = 21$) are reported presumably for the first time.

INTRODUCCION

La familia *Gramineas* ha sido objeto de numerosos estudios cariológicos en casi todos los países del mundo, debido quizás a la enorme importancia que tienen muchas de sus especies, sobre todo en la alimentación del hombre y animales domésticos. En la Península Ibérica, salvo los excelentes trabajos de FERNANDES & QUEIRÓS (1969) sobre material portugués (se incluyen alrededor del 90 % de las especies portuguesas) y de LÖVE & KJELLQVIST (1973) sobre plantas españolas, o de taxonomistas interesados por determinados géneros, tales como *Anthoxanthum* (VALDÉS, 1973a, 1973b), *Helictotrichon* y *Avenochloa* (GERVAIS, 1968, 1972 & 1973), todos los demás recuentos que aparecen en la bibliografía son muy aislados y están in-

cluidos en el estudio de unas cuantas Angiospermas tomadas de zonas muy determinadas (AZEVEDO-COUTINHO & LORENZO-ANDREU, 1948; LORENZO-ANDREU & GARCÍA-SANZ, 1950; LORENZO-ANDREU, 1951; MESQUITA RODRIGUES, 1953; DAHLGREN & al., 1971).

Teniendo en cuenta que el número de especies de Gramíneas de la flora española se estima en unas 370 (PAUNERO, 1969: 310) y que los recuentos realizados hasta la fecha sobre material español no sobrepasan el 30 % del total, es de suma importancia abordar el estudio cariológico de esta familia, ya que se han descrito para España numerosos taxones, muchos de los cuales posiblemente no son más que razas poliploides, de las que son tan ricas las Gramíneas. Esta aportación incluye datos de 20 especies, de 12 de las cuales no se tiene noticia que hayan sido estudiadas con anterioridad con material español. Para la ordenación de las especies se ha seguido la clasificación de POTZTAL (1964).

MATERIAL Y METODOS

Todos los recuentos se han realizado con material de origen silvestre. Los botones florales recogidos en el campo fueron fijados en alcohol-acético (3 : 1) y teñidos con carmín alcohólico, según la técnica descrita por TALAVERA (1974: 286). Los distintos recuentos se han realizado en meiosis de células madres de microsporas. Las plantas testigo se encuentran en el Departamento de Botánica de la Facultad de Ciencias de Sevilla (SEV).

OBSERVACIONES

TRIBU POEAE

Catapodium rigidum (L.) Hubbard ex Dony, *Fl. Belforsh.* 437 (1953).

Material. Entre Archidona y Salinas (Málaga), 7.V.1975, *Galiano, Talavera & Valdés* 1598.75 (SEV 27356).

El número cromosómico encontrado, $n = 7$ (Lám. I, fig. 1), concuerda con el hallado por FERNANDES & QUEIRÓS (1969: 36) en material portugués, DAHLGREN & al. (1971: 260) con plantas de Mallorca, y con el de numerosos autores que estudian material de esta especie de orígenes diversos.

Festuca elatior L. subsp. *arundinacea* (Schreb.) Hack., *Mon. Fest.* 153 (1882)

Material. Riofrío (Granada), 7.V.1975, *Galiano, Talavera & Valdés* 1607.75 (SEV 27372).

Número cromosómico encontrado: $n = 21$ (Lám. I, fig. 2). Este recuento coincide con los efectuados por MESQUITA RODRIGUES (1953: 37) y FERNANDES & QUEIRÓS (1969: 28) con material portugués. LÖVE & LÖVE (1974: 62) indican numerosos recuentos efectuados por diversos autores con plantas de otros países pertenecientes a esta subespecie, coincidiendo todos ellos con el número ya indicado.

Nardurus maritimus (L.) Janchen, *Mitt. Naturw. Ver. Wien* 5: 86 (1907).

Material. Entre Archidona y Salinas (Málaga), 7.V.1975, *Galiano, Talavera & Valdés* 1606.75 (SEV 27355).

El número cromosómico encontrado, $n = 7$ (Lám. I, fig. 3), coincide con el recuento efectuado por KOZUHAROV & PETROVA (1973: 287) con material búlgaro (sub *Nardurus tenuiflorus*).

Echinaria capitata (L.) Desf., *Fl. Atl.* 2: 385 (1800).

Material. Entre Archidona y Salinas (Málaga), 7.V.1975, *Galiano, Talavera & Valdés* 1599.75 (SEV 27365).

Número cromosómico encontrado, $n = 9$ (Lám. I, fig. 4). Este recuento confirma el efectuado por KOZUHAROV & PETROVA (1974: 962) con material búlgaro.

Melica minuta L., *Mantissa* 32 (1767), subsp. *minuta*.

Material. Linares de la Sierra (Huelva), 2.V.1975, *Cabezudo, Talavera & Valdés* 1479.75 (SEV 27368).

Número cromosómico encontrado, $n = 9$ (Lám. I, fig. 5). Este número concuerda con el de DAHLGREN & al. (1971) sobre plantas de Baleares. FERNANDES & QUEIRÓS (1969: 40) encuentran en una población de *M. arrecta* Kunze (= *M. minuta* subsp. *major* (Parl.) Trabut, según Maire, 1955) de los alrededores de Coimbra (Portugal) $2n = 36$, y LÖVE & KJELLQVIST (1973: 153) indican $2n = 18$ en material de *M. minuta* subsp. *major* (Parl.) Trabut, procedente de la Sierra de Albarracín (Teruel).

Lolium temulentum L., *Sp. Pl.* 83 (1753).

Material. Linares de la Sierra (Huelva), 2.V.1975, *Cabezudo, Talavera & Valdés* 1495.75 (SEV 27373).

El número cromosómico encontrado, $n = 7$, concuerda con el indicado por FERNANDES & QUEIRÓS (1969: 44) para material portugués y DAHLGREN & al. (1971: 260) para plantas de Mallorca. LÖVE & LÖVE (1974: 63) indican numerosas referencias sobre autores que estudian esta especie coincidiendo todas con el número ya indicado.

Lolium rigidum Gaudin, *Agrost. Helv.* 1: 334 (1811).

Material. El Garrobo (Sevilla), 2.V.1975, *Cabezudo, Talavera & Valdés* 1408.75 (SEV 27376). Entre Sevilla y Carmona (Sevilla), 24.IV.1975, *Cabezudo & Talavera* 1080.75 (SEV 27377).

FERNANDES & QUEIRÓS (1969: 43) con material portugués, LÖVE & KJELLQVIST (1973: 154) en material de la Serranía de Cuenca, DAHLGREN & al. (1971: 260) sobre plantas de Menorca y numerosos autores con plantas de distintas procedencias, dan para esta especie $2n = 14$, número que concuerda con el encontrado en las dos poblaciones estudiadas: $n = 7$.

Lolium perenne L., *Sp. Pl.* 83 (1753).

Material. Entre Sevilla y Carmona (Sevilla), 24.IV.1975, *Cabezudo & Talavera* 1079.75 (SEV 27378).

Número cromosómico encontrado: $n = 7$. Este número concuerda con el indicado por FERNANDES & QUEIRÓS (1969: 44) para material portugués y por LÖVE & KJELLQVIST (1973: 154) sobre plantas de Cazorla (España). LÖVE & LÖVE (1974: 63) indican numerosas referencias sobre autores que estudian esta especie, coincidiendo todos con el número ya indicado.

Bromus diandrus Roth., *Bot. Abh.* 44 (1789).

Material. Alrededores de Córdoba, 17.IV.1975, *Cabezudo & Talavera* 2703.75 (SEV 27362).

Número cromosómico encontrado: $n = 28$ (Lám. I, fig. 6). Este número coincide con el de numerosos autores anteriores y con el de FERNANDES & QUEIRÓS (1969: 44) y LÖVE & KJELLQVIST (1973: 155) con material de la Península Ibérica.

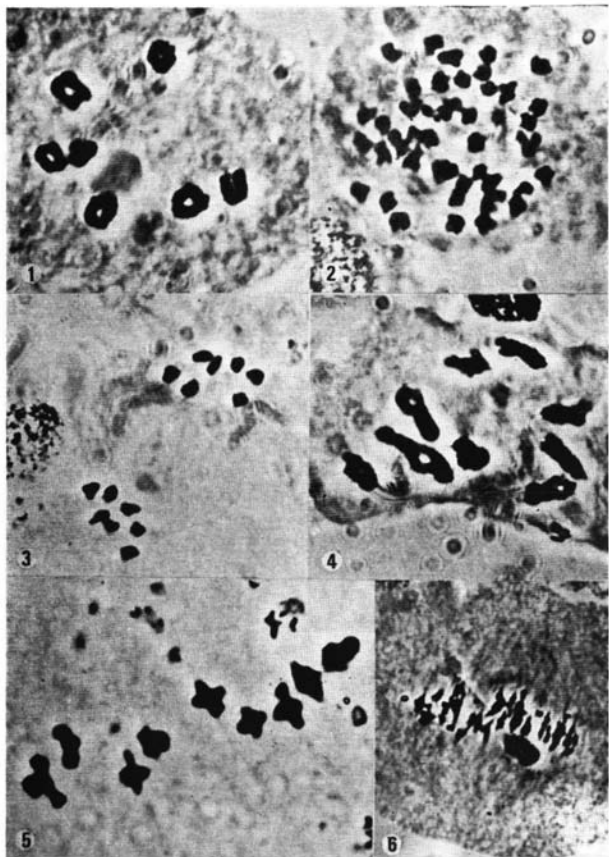


LÁMINA I.—Células meióticas de distintas especies estudiadas. Fig. 1, diacinesis de *Catabodium rigidum*, $n = 7$ (SEV 27356). Fig. 2, anafase II de *Festuca elatior* subsp. *arundinacea*, $n = 21$ (SEV 27372). Fig. 3, anafase I de *Nardurus maritimus*, $n = 7$ (SEV 27355). Fig. 4, diacinesis de *Echinaria capitata*, $n = 9$ (SEV 27365). Fig. 5, metafase I de *Melica minuta* subsp. *minuta*, $n = 9$ (SEV 27369). Fig. 6, metafase I de *Bromus diandrus*, $n = 28$ (SEV 27362).

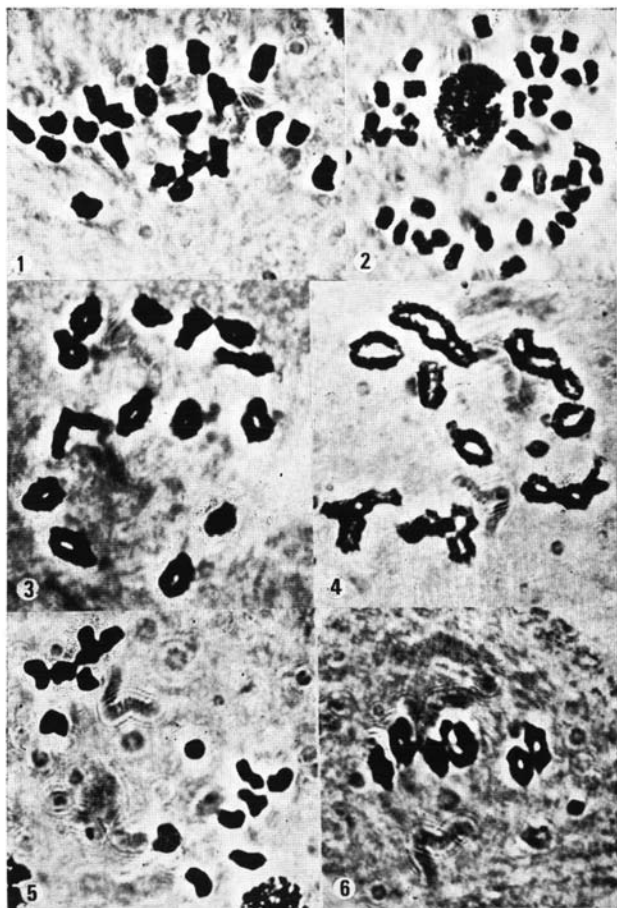


LÁMINA II.—Células meióticas de distintas especies estudiadas. Fig. 1, anafase I de *Aegilops triuncialis*, $n = 21$ (SEV 27370). Fig. 2, anafase II de *Parapholis incurva*, $n = 21$ (SEV 27375). Fig. 3, diacinesis de *Avena alba*, $n = 14$ (SEV 27371). Fig. 4, diacinesis de *Arrhenatherum erianthum*, $n = 14$ (4 II, 5 IV) (SEV 27358). Fig. 5, anafase I de *Arrhenatherum erianthum*, $n = 7$ (SEV 27360). Fig. 6, metafase I de *Helictotrichon saracenorum*, $n = 7$ (SEV 27379).

Bromus matritensis L., *Amoen. Acad.* 4: 265 (1759).

Material. Ronda, Pantano de Montejaque (Málaga), 21.III.1975, *Cabezudo, Domínguez & Talavera* 325.75 (SEV 27363).

El número cromosómico encontrado, $n = 14$, coincide con el indicado por FERNANDES & QUEIRÓS (1969: 46) para material portugués y por DAHLGREN & al. (1971: 259) para plantas de Baleares, y con el de numerosos autores que estudian esta especie en diversas regiones del Mediterráneo.

Brachypodium distachyum (L.) P. Beauv., *Agrost.* 101 (1812).

Material. Linares de la Sierra (Huelva), 2.V.1975, *Cabezudo, Talavera & Valdés* 1002.75 (SEV 27361).

Número cromosómico encontrado: $n = 10$. FERNANDES & QUEIRÓS (1969: 49) con material portugués, y numerosos autores que estudian esta especie en distintos puntos de su área de distribución (sec. LÖVE & LÖVE, 1974: 89, sub *Trachynia distachya* (L.) Link), encuentran $2n = 30$. ROUX (1957: 197) con material de Montpellier y KOZUHAROV & PETROVA (1973: 286) con plantas búlgaras, indican $2n = 10$. GOULD & SODERSTROM (1970: 104) indicaron $2n = 28$ para plantas procedentes de Túnez. Toda esta diversidad de números cromosómicos nos indica que *B. distachyum* presenta dos números básicos, $x = 7$ y $x = 5$. Teniendo en cuenta que el número básico de la tribu y del género es $x = 7$, es de suponer que $x = 5$ sea un número derivado del anterior. Por consiguiente, las poblaciones con $2n = 28$ deben corresponder a un tetraploide con $x = 7$, mientras que las poblaciones con $n = 5, 10, 15$, representan una serie poliploide continua con $x = 5$, siendo diploides, tetraploides y hexaploides respectivamente.

TRIBU TRITICEAE

Elymus caput-medusae L., *Sp. Pl.* 84 (1753).

Material. Entre Corte de la Concepción y Pantano de Aracena (Huelva), 2.V.1975, *Cabezudo, Talavera & Valdés* 1463.75 (SEV 27369).

Como FERNANDES & QUEIRÓS (1969: 51, sub *Hordeum caput-medusae* (L.) Cosson & Dur.) con material portugués y otros autores que lo estudian en la cuenca mediterránea, se ha encontrado en el material estudiado $n = 7$.

Aegilops triuncialis L., *Sp. Pl.* 1051 (1753).

Material. El Garrobo (Sevilla), 2.V.1975, *Cabezudo, Talavera & Valdés* 1414.74 (SEV 27370).

FERNANDES & QUEIRÓS (1969: 57) con material portugués y numerosos autores (LÖVE & LÖVE, 1974: 93) con material de diversas procedencias, indicaron para esta especie $2n = 28$. FERNANDES & QUEIRÓS (l. c.) hacen notar que en la diacinesis y en metafase I se aprecian 14 bivalentes. El material analizado de El Garrobo presenta $n = 21$, y en la observación de la diacinesis y metafase I se aprecian 21 bivalentes. Según la bibliografía consultada, es la primera vez que aparecen poblaciones hexaploides en esta especie (Lám. II, fig. 1).

TRIBU MONERMEAE

Parapholis incurva (L.) Hubbard, *Blumea (Supl. 3)* 14 (1946).

Material. Entre Archidona y Salinas (Málaga), 7.V.1975, *Galiano, Talavera & Valdés* 1601.75 (SEV 27375).

Número cromosómico encontrado: $n = 19$ (Lám. II, fig. 2). Este número confirma los recuentos efectuados por MESQUITA RODRIGUES (1953: 44) y FERNANDES & QUEIRÓS (1969: 59) con material portugués, RUNEMARK (1962: 3) con plantas griegas y SCRUGLI & BOCCHIERI (1976: 218) con material italiano. GOULD & SODERSTROM (1970: 105) indicaron $2n = 36$ para plantas de Túnez, y GOULD (1958: 765) encontró en una población de Texas $n = 21$. Según RUNEMARK (1962: 3), el número básico del género es $x = 7$. Por consiguiente, las poblaciones con $n = 21$ serán hexaploides, mientras que las poblaciones con $n = 19$, de acuerdo con FERNANDES & QUEIRÓS (1969: 60) son probablemente hipohexaploides.

TRIBU AVENEAE

Avena alba Vahl, *Symb. Bot.* 2: 24 (1791).

Material. Alrededores de Baza (Granada), 8.V.1975, *Galiano, Talavera & Valdés* 1644.75 (SEV 27371).

El número cromosómico encontrado, $n = 14$ (Lám. II, fig. 3), está de acuerdo con el indicado por DAHLGREN & al. (1971: 259) para material de

Mallorca y con el de la mayoría de los autores que han estudiado esta especie (LÖVE & LÖVE, 1974: 104). El número básico es $x = 7$, por lo que dichos recuentos corresponden a tetraploides, encontrándose poblaciones diploides ($2n = 14$) en Portugal (FERNANDES & QUEIRÓS, 1969: 63) y hexaploides ($2n = 42$) en Francia (LABADIE, 1976: 637) y Canarias (BORGES, 1974: 207).

Arrhenatherum erianthum Boiss. & Reuter, *Pug. Pl. Nov. Hisp.* 121 (1842).

Material. El Garrobo (Sevilla), 2.V.1975, *Cabezudo, Talavera & Valdés* 1411.75 (SEV 27358). Entre El Gandul y Trujillo (Sevilla), 2.V.1975, *Cabezudo, Talavera & Valdés* 1531.75 (SEV 27359). Linares de la Sierra (Huelva), 2.V.1975, *Cabezudo, Talavera & Valdés* 1482.75 (SEV 27360).

Número cromosómico encontrado en las dos poblaciones de Sevilla: $n = 14$. Número cromosómico del material de Huelva: $n = 7$. FERNANDES & QUEIRÓS (1971: 373) encontraron en una población de Alcácer do Sal (Portugal) $n = 14$, número que queda confirmado por las dos poblaciones de Sevilla; se trata, por tanto, de un tetraploide con número básico 7, cuyo diploide aparece representado en la población de Huelva (Lám. II, fig. 5).

En diacinesis, las poblaciones tetraploides poseen de 5 a 6 tetravalentes y de 4 a 2 bivalentes (Lám. II, fig. 4), lo que posiblemente indica un origen autoploiploide.

Helictotrichon sarracenorum (Gandoger) Holub, *Preslia* 31: 50 (1959).

Material. Puerto de la Mora (Granada), 7.V.1975, *Galiano, Talavera & Valdés* 1613.75 (SEV 27379).

Helictotrichon sarracenorum (= *H. filifolium* (Lag.) Hern. subsp. *filifolium* var. *velutinum* (Boiss.) Paunero), que se diferencia claramente de *H. filifolium* (Lag.) Hern. (= *H. filifolium* (Lag.) Hern. subsp. *filifolium* var. *filifolium*) por sus hojas más cortas y más anchas y con una vellosidad densa, sobre todo en la cara inferior, posee también un área y hábitat diferente. Según GERVAIS (1973: 62), *H. sarracenorum* ocupa un área más reducida que *H. filifolium*, teniendo un carácter orófilo más marcado que esta especie. GERVAIS (1968: 107, 1972: 58, 1973a: 83 y 1973b: 63) indicó para *H. sarracenorum* $2n = 14, 28 + 0 - 3B$ y 70. El material de Granada estudiado presenta $n = 7$ (Lám. II, fig. 6), tratándose por tanto de una población diploide. Para poblaciones españolas de *H. filifolium*, varios autores han encontrado $2n = 70, 84 + 1B$ y 96.

TRIBU PHALARIDEAE

Phalaris arundinacea L., *Sp. Pl.* 55 (1753).

Material. Almería: Rambla del Río, 18.IV.1975, *Soler* 1278.75 (SEV 27374).

El número cromosómico encontrado, $n = 14$, concuerda con el indicado por numerosos autores (LÖVE & LÖVE, 1974: 121). Se trata de poblaciones tetraploides, ya que el número básico del género es $x = 7$. FERNANDES & QUEIRÓS (1969: 86) encontraron en una población portuguesa $2n = 48$, indicando que puede tratarse de un hexaploide con cromosomas supernumerarios.

TRIBU ARISTIDEAE

Aristida adscensionis L., *Sp. Pl.* 82 (1753).

Material. Sierra de Carrascoy (Murcia), 8.V.1975, *Galiano, Talavera & Valdés* 1699.75 (SEV 27366).

Número cromosómico encontrado: $n = 11$. Este número confirma los recuentos efectuados por GOULD & SODERSTROM (1970: 104) con material de Túnez y BOURREIL & al. (1974: 809) en una población del Sudán. MALIK & TRIPATHI (1970: 439) encontraron $n = 21$ en material de la India.

TRIBU ANDROPOGONEAE

Hyparrhenia hirta (L.) Stapf., *Fl. Trop. Afr.* 315 (1918).

Material. Entre El Gandul y Trujillo (Sevilla), 2.V.1975, *Cabezudo, Talavera & Valdés* 1533.75 (SEV 27364).

Número cromosómico encontrado: $n = 15$. FERNANDES & QUEIRÓS (1969: 108-109) indicaron para dos poblaciones portuguesas $2n = 40$ y $2n = 45 + 1B$, y GOULD & SODERSTROM (1970: 104) con material de Túnez encontraron $2n = 40, 40 + 1B, 48$ y 60 . De acuerdo con la bibliografía encontrada, se han indicado para esta especie $2n = 30, 40, 44, 45, 48$ y 60 . La presencia de $2n = 45$ indica, según FERNANDES & QUEIRÓS (1969: 109), que el número básico de la especie es 5. Por consiguiente, la población estudiada de la provincia de Sevilla debe ser hexaploide.

BIBLIOGRAFIA

- ACEVEDO-COUTINHO, L. & A. LORENZO-ANDREU (1948) Contribución al estudio cariológico de la flora espontánea de la estepa de Aragón. I. *Anal. Est. Exper. Aula Dei* 1: 3-33.
- BORGEN, L. (1974) Chromosome numbers of Macaronesian flowering plants. II. *Norw. Journ. Bot.* 21: 159-210.
- BOURREIL, P., M. L. RICHARD & CL. GHIGLIONE (1974) in A. LÖVE (ed.) IOPB Chromosome number reports. XLVI. *Taxon* 23: 809.
- DAHLGREN, R., T. KARLSSON & P. LASSEN (1971) Studies on the flora of the Balearic Islands. I. Chromosome numbers in Balearic Angiosperms. *Bot. Not. (Lund)* 124: 249-269.
- FERNANDES, A. & M. QUEIRÓS (1969) Contribution á la connaissance cytotoxonomique des Spermatophyta du Portugal. I. Gramineae. *Bol. Soc. Brot., 2.^a ser.* 43: 20-140.
- & M. QUEIRÓS (1971) Sur la caryologie de quelques plantes récoltées pendant la III^{ème} Réunion de Botanique Péninsulaire. *Mem. Soc. Brot.* 21: 343-385.
- GOULD, F. W. (1958) Chromosome numbers in Southwestern Grasses. *Amer. Journ. Bot.* 45: 757-767.
- & T. R. SODERSTROM (1970) in A. LÖVE (ed.) IOPB Chromosome number reports. XXV. *Taxon* 19: 104-105.
- GERVAIS, C. (1968) Notes de cytotoxonomie sur quelques avoines vivaces. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 91: 105-117.
- (1972) Nouvelles déterminations de nombres chromosomiques chez les avoines vivaces. I. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 95: 57-61.
- (1973a) Nouvelles déterminations de nombres chromosomiques chez les avoines vivaces. II. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 96: 57-61.
- (1973b) Contribution à l'étude cytologique et taxinomique des avoines vivaces. *Mem. Soc. Helvét. Sci. Nat.* 58: 1-166.
- KOZUHAROV, S. I. & A. V. PETROVA (1973) in A. LÖVE (ed.) IOPB Chromosome number reports. XL. *Taxon* 22: 286-288.
- & A. V. PETROVA (1974) Cytotoxonomic study on Poaceae. VI. *Compt. Rend. Acad. Bulg. Sci.* 27: 961-964.
- LABADIE, J. P. (1976) in A. LÖVE (ed.) IOPB Chromosome number reports. LIV. *Taxon* 25: 636-639.
- LORENZO-ANDREU, A. (1951) Cromosomas de plantas de la estepa de Aragón. III. *Anal. Est. Exper. Aula Dei* 2: 195-203.
- & M. P. GARCÍA-SANZ (1960) Estudio comparativo de *Phalaris canariensis* L. diploide y tetraploide. I. *Anal. Est. Exper. Aula Dei* 6: 125-135.
- LÖVE, A. & E. KJELLQVIST (1973) Cytotaxonomy of Spanish plants. II. Monocotyledons. *Lagascalia* 3: 147-182.
- & D. LÖVE (1974) *Cytotaxonomical Atlas of the Slovenian Flora*. Lehre.
- MAIRE, R. (1955) *Flore de l'Afrique du Nord* 3. Paris.
- MALIK, C. P. & R. C. TRIPATHI (1970) in A. LÖVE (ed.) IOPB Chromosome number reports. XXVII. *Taxon* 19: 439-440.
- MESQUITA-RODRIGUES, J. E. (1953) Contribuição para o conhecimento cariológico das halófitas e psamófitas litorais. Coimbra.

- PAUNERO, E. (1969) Las gramíneas de España. *V Simp. Flora Europaea*: 309-315. Sevilla.
- POTZTAL, E. (1964) Gramineae in A. ENGLER (ed.). *Syllabus der Pflanzenfamilien* 2. Berlin.
- ROUX, J. (1957) Notes caryosystematiques. II. *Brachypodium distachyum* (P. B.) Roem. & Sch. *Nat. Monspel. (Bot.)* 9: 197-199.
- RUNEMARK, H. (1962) A revision of *Parapholis* and *Monerma* in the Mediterranean. *Bot. Not. (Lund)* 115: 1-17.
- SCRUGLI, A. & E. BOCCHIERI (1976) Numeri cromosomici per la flora italiana. 263-269. *Inform. Bot. Ital.* 8: 203-223.
- TALAVERA, S. (1974) Contribución al estudio cariológico del género *Cirsium* en la Península Ibérica. *Lagascalia* 4: 284-296.
- VALDÉS, B. (1973a) Revisión de las especies anuales del género *Anthoxanthum* (Gramineae). *Lagascalia* 3: 99-141.
- (1973b) Números cromosómicos de algunas plantas españolas. I. *Lagascalia* 3: 211-217.