

Novedades en *Moranopteris* R.Y. Hirai & J. Prado (Polypodiaceae) para el Neotrópico

Alexander Francisco Rojas-Alvarado

Universidad Nacional de Costa Rica Apdo. 86-3000, Heredia, Costa Rica, C.A.

Correspondencia

A.F. Rojas-Alvarado

e-mail: alfrojasa@yahoo.com

Recibido : 11 julio 2017

Aceptado: 21 julio 2017

Publicado on-line: diciembre 2017

Resumen

Estudios en la familia Polypodiaceae para la flora Pteridophyta de Costa Rica ha permitido encontrar una especie nueva de *Moranopteris* R.Y. Hirai & J. Prado de los Tepúes y Mesetas en Colombia y Venezuela: *Moranopteris steyermarkii* A. Rojas. Se ha encontrado también que *Moranopteris truncicola* (Klotzsch) R.Y. Hirai & J. Prado está conformado por dos especies, por lo que se combina a *Moranopteris andina* (Hook.) A. Rojas como especie válida. Finalmente, *Micropolypodium setulosum* (Rosenst.) A.R. Sm., no fue combinado a *Moranopteris*, probablemente debido a los comentarios realizados por Moran en Flora Mesoamericana, sobre su posible relación con *M. nanum* (Fée) A.R. Sm.; sin embargo, debido a la observación de un isotipo en el herbario US, se pudo determinar que la especie es válida y está más relacionada a *Moranopteris truncicola*. Lo anterior definió como objetivo de esta investigación la resolución taxonómica del grupo.

Palabras clave: Complejo *Moranopteris truncicola*, especies nueva, helechos, *Micropolypodium*, nuevas combinaciones, Pteridophyta.

Abstract

Novelties in Moranopteris R.Y. Hirai & J. Prado (Polypodiaceae) from the Neotropics

Studies in the Polypodiaceae family for the flora Pteridophyta of Costa Rica has allowed to find a new species of Tepúes and Mesetas in Colombia and Venezuela: *Moranopteris steyermarkii* A. Rojas. It has also been found that *Moranopteris truncicola* (Klotzsch) R.Y. Hirai & J. Prado is conformed by two species, so it combines with *Moranopteris andina* (Hook.) A. Rojas as a valid species. Finally, *Micropolypodium setulosum* (Rosenst.) A.R. Sm., was not combined with *Moranopteris*, probably due to the comments made by Moran in Flora Mesoamericana, about its possible relation with *M. nanum* (Fée) A.R. Sm.; however, due to the observation of an isotype in the US herbarium, it was possible to determine that the species is valid and more related to *Moranopteris truncicola*. The above defined the objective of this research the taxonomic resolution of the group.

key words: Ferns, new species, *Micropolypodium*, *Moranopteris truncicola* complex, new combinations, Pteridophyta.

Introducción

El grupo que hoy se conoce como el género

Moranopteris R.Y. Hirai & J. Prado ha sufrido varios cambios a través de la historia. El primer trabajo de este grupo fue realizado por Maxon (1916) dentro

del género *Polypodium* L. y refiriéndolo como el grupo *P. trichomanoides*, junto con lo que hoy se llama *Leucotrichium* Labiak y *Stenogrammitis* Labiak. Posteriormente, fueron ubicados bajo *Xiphopteris* Kaulf. incluyendo igualmente ambos grupos. Después de esto, fueron transferidas a *Grammitis* Sw. sección *Xiphopteris* (Kaulf.) Presl.

Smith (1992) transfiere las especies de este grupo a *Micropolypodium* Hayata, un género que se describió en 1928, con base en la especie *Polypodium pseudotrichomanoides* Hayata, una especie de Asia, pero en este caso excluyendo a *Leucotrichium* Labiak y *Stenogrammitis* Labiak que aún permanecían agrupados en el género *Lellingeria* A.R. Smith & R.C. Moran, según Smith, Moran & Bishop (1991).

Smith (1992) separa al género *Micropolypodium* de otros géneros de Grammitidaceae por tener segmentos o pinnas con una vena simple o 1-furcada, rizoma erecto, frondas lineares generalmente menos de 1 cm de ancho, segmentos unisoriados e hidátodos prominentes.

El trabajo realizado por Ranker et al. (2004) fue el primer estudio filogenético enfocado a los grammitoides de todo el mundo, incluyendo 73 especies y representando a 16 géneros, en este se usaron elementos moleculares y caracteres morfológicos, resultando en el descubrimiento de que varios géneros tradicionalmente reconocidos no eran monofiléticos, entre ellos *Micropolypodium* donde algunas especies de este clado aún permanecían dentro del género *Terpsichore* A.R. Sm. Sin embargo, dentro del clado de *Micropolypodium* no se incluyeron especies asiáticas.

Hiray et al. (2011) descubren que las especies del Neotrópico representan un clado diferente y lo describen como *Moranopteris*, caracterizado por la presencia de diminutos tricomas ramificados y ligeramente catenados (con o sin una rama setiforme) y algunas veces con tricomas no ramificados presentes en los estípites, costas y tejido laminar abaxialmente; en tanto que *Micropolypodium* s.str. sólo tiene diminutos tricomas no ramificados y catenados, y que este está confinado al este de Asia.

Materiales y métodos

La especie nueva y las combinaciones en el género *Moranopteris* son el resultado de estudios en la flora pteridofita de Costa Rica, con la comparación de especímenes con las especies registradas de Costa Rica, Panamá, Colombia y Ecuador, y después de la revisión de especies relacionadas y claves de los Neotrópicos como:

Gómez & Arbeláez (2009), Moran & Riba (1995), Murillo et al. (2008), Mickel & Smith (2004), Smith (1995) y Tryon & Stolze (1989). Los especímenes citados están depositados en los herbarios: herbario Nacional de Costa Rica (CR), Missouri Botanical Garden (MO), herbario de la Universidad de California (UC), United States National Herbarium (US) y herbario de la Universidad de Costa Rica (USJ). Las nuevas especies y estatus se determinaron con base en el análisis de los especímenes tipo depositados en los siguientes herbarios: B, BM, GH, K, L, MO, MICH, NY, P, UC and US (acrónimos siguiendo Thiers 2016), vistos a través de la página JSTOR (<http://plants.jstor.org/>).

Resultados

Especie base

Moranopteris truncicola (Klotzsch) R.Y. Hirai & J. Prado, *Taxon* 60(4): 1132. 2011.

Basiónimo. *Polypodium truncicola* Klotzsch, *Linnaea* 20: 374. 1847. Tipo: Venezuela, Aragua, Colonia Tovar, *J. Moritz 252* (B!; isolectotipos: BM!, K!, L!, MICH!, P!, US!). Lectotipo designado por Morton, *Amer. Fern J.* 42: 102. 1952.

Descripción. Rizoma ca. 1 mm de diámetro, compacto; escamas del rizoma 1,0–1,5 × 0,3–0,7 mm, lanceoladas, pardo-dorado a pardas, el margen entero o con unas pocas sétulas 0,1–0,2 mm de largo cerca del ápice, estas pardo oscuro; frondas 3–7 × 0,4–1,0 cm, erectas a ligeramente curvadas; estípite ausente o menos de 3 mm de largo, debido a un tejido laminar decurrente; lámina pinnatífida 1/3–3/5 de la distancia al raquis, ápice agudo a obtuso y gradualmente reducido a un segmento pinnatífido, setosa sobre ambas superficies y los márgenes, las setas 1,0–2,5 mm de largo, pardo oscuro a pardo-rojizas, rígidas, con unos pocos tricomas 0,05–0,2 mm de largo, hialinos a pardo claro, glanduliformes, sobre venas y tejido laminar; raquis atropurpúreo, adaxialmente escasamente resaltado, peloso, con setas 2–3 mm de largo, medianamente densas, pardas a pardo oscuro; lóbulos más grandes 1,5–2,5 mm de ancho, ovados, ascendentes ca. 60–75° del raquis, sin una joroba acroscópica, obtusos en el ápice; costas con un único nérvulo acroscópico sobre las pinnas fértiles; soros redondos, no traslapándose al raquis en la madurez; hidátodos presentes, dorados a pardo claro.

Distribución. Costa Rica, Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú a 2000–2800 m.

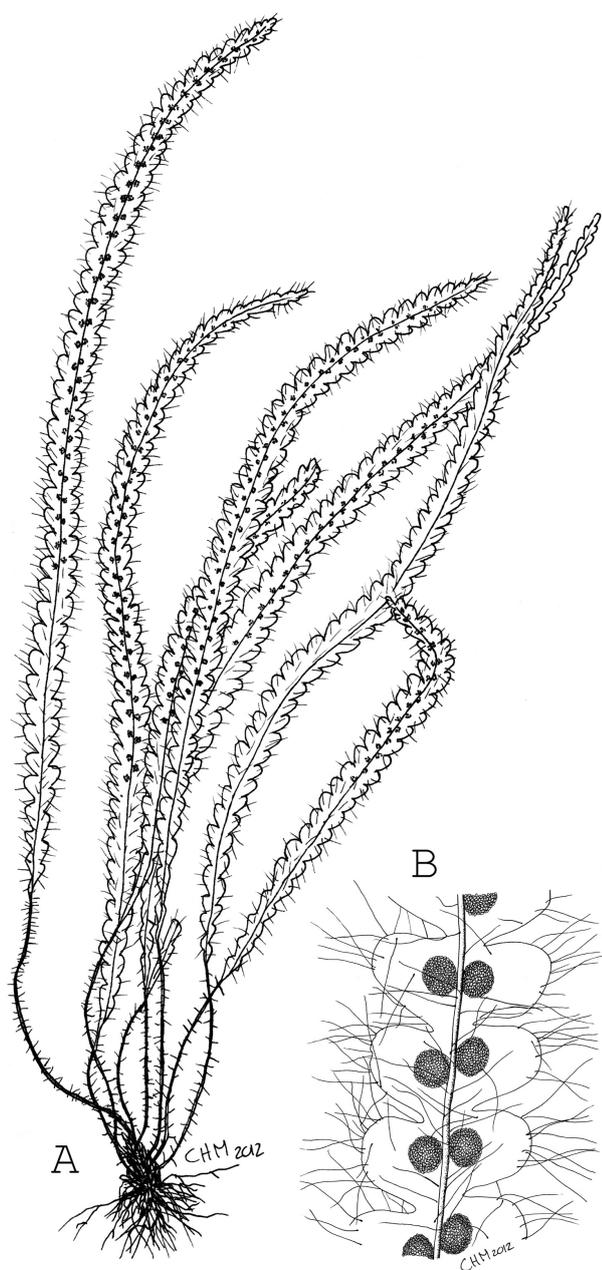


Figura 1. A–B. *Moranopteris steyermarkii* (J. Steyermark & J. Wurdack 1148, US). **A.** Aspecto general del espécimen tipo. **B.** Detalle de la lámina. **Figure 1. A–B.** *Moranopteris steyermarkii* (J. Steyermark & J. Wurdack 1148, US). **A.** General aspect of type specimen. **B.** Blade detail.

Especie nueva

Moranopteris steyermarkii A. Rojas, *sp. nov.*
(fig. 1)

TIPO: VENEZUELA. Bolívar: Chimantá Massif, Agparaman Tepuí, SE facing, below escarpment, 1880–1955 m, 26 Feb 1955, J. Steyermark & J. Wurdack 1148 (Holotipo: US).

Diagnosis. The new species differs from *Moranopteris truncicola* because has longer fronds (10–22 cm long vs. 3,0–7,5 cm); stipe 5–40 mm long (vs. absent or less than 3 mm long, due to decurrent laminar tissue); more dissected blade (1/2–3/4 the distance between costa and margin vs. 1/3–3/5) and with acuminate to attenuate apex (vs. obtuse to acute).

Descripción. Rizoma ca. 1 mm diámetro, corto ascendente; escamas del rizoma 1,5–2,0 × 0,3–0,5 mm, angostamente lanceoladas, pardas, cortamente setulosas; frondas adultas 10–22 cm de largo; estípote 5–40 mm de largo, peloso, los tricomas 1–2 mm de largo, pardos; lámina 0,6–0,9 cm de ancho, incisa 1/3–1/4 entre el margen y la costa, linear elíptica, atenuada en la base, el ápice acuminado a atenuado, pelosa en ambas superficies, los tricomas 2–4 mm de largo, pardo-amarillentos a pardos; segmentos anchamente ovados con el ápice redondo, levemente ascendentes, tricomas del ápice de los segmentos a menudo en incisiones; costas con un único nérvulo acroscópico sobre las pinnas fértiles; soros redondos, comúnmente cercanos a la costa.

Distribución. Conocida de Colombia y Venezuela a 1880–2100 (–2775) m.

Material adicional revisado. COLOMBIA.

Cundinamarca: ridge above upper San Antonio (Río San Martín Valley), 15 km SE of Gutiérrez, 60 km S of Bogotá, 2775 m, 3 Aug 1944, M. Grant 9821 (US). VENEZUELA. Amazonas: Dpto. Río Negro, Neblina Massif, Camp 12, 1950 m, Venezuelan-Brazilian frontier, 1950 m, 26–27 Feb 1985, B. Boom et al. 6008 (US). Bolívar: Meseta de JAUÁ, Cerro Jáua, cumbre de la porción Central-Occidental de la Meseta, 4°45'N, 64°26'W, 36 mi náuticas o 60 km NW de la misión de Campamento Sanidad del Río Kanarakuni, 1922–2100 m, 22–27 Mar 1967, J. Steyermark 98095 (US).

Etimología. Esta especie es dedicada a Julian Steyermark, colector del material tipo, quien ha hecho innumerables colectas de helechos en Suramérica.

Comentarios. Difiere de *Moranopteris truncicola* (Klotzsch) R.Y. Hirai & J. Prado, por presentar frondas más largas (10–22 cm de largo vs. 3,0–7,5 cm); estípote 5–40 mm de largo (vs. ausente o menos de 3 mm de largo, debido a un tejido laminar decurrente); lámina más incisa (1/2–3/4 de la distancia entre el margen y la costa vs. 1/3–3/5) y con ápice acuminado a atenuado (vs. obtuso a agudo).

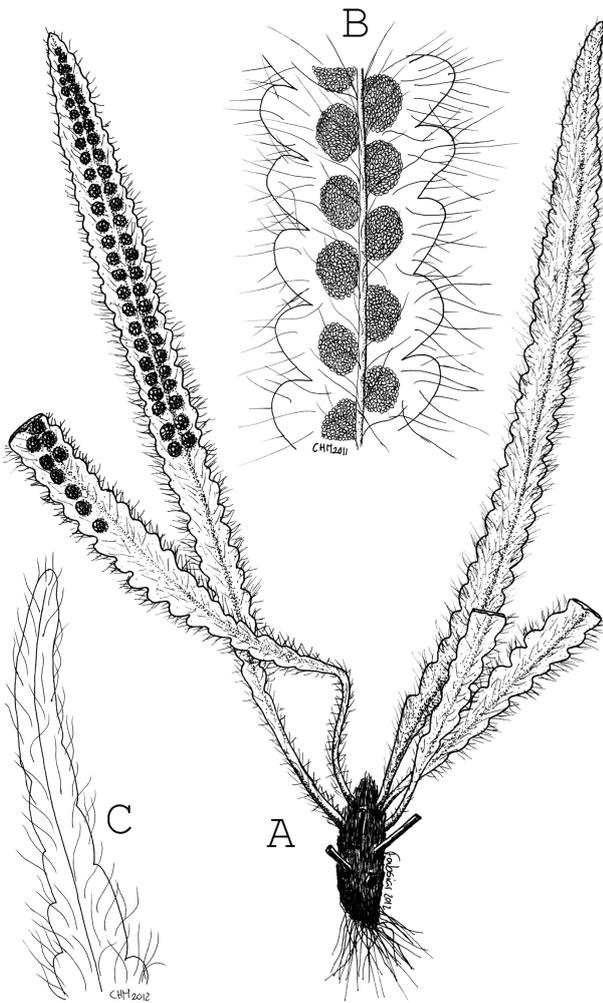


Figura 2. A–B. *Moranopteris andina* (A. Rojas 2484, CR). **A.** Espécimen de herbario. **B.** Detalle de la lámina. **C.** Detalle del ápice de la lámina. **Figure 2. A–B.** *Moranopteris andina* (A. Rojas 2484, CR). **A.** Herbarium specimen. **B.** Blade detail. **C.** Blade apex detail.

Nuevas combinaciones

Moranopteris andina (Hook.) A. Rojas, comb. nov. (fig. 2)

Basiónimo. *Polypodium andinum* Hook., Sec. Cent. Ferns, pl. 6. 1860. TIPO: Ecuador, Pichincha, río Hondacha, Andes of Quito, *W. Jameson 780* (Holotipo: K, no visto; Isotipo: BM!, <http://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.bm000937559>). Lectotipo designado por Morton, Contr. U.S. Natl. Herb. 38: 98. 1967.

Descripción. Rizoma 0.5–1 mm de diámetro, compacto; escamas del rizoma 0,8–1,2 × 0,2–0,4 mm, parda, los márgenes con unas pocas sétulas 0,1–0,2 mm cerca del ápice, pardo oscuro; frondas

(7,5–) 8,5–12,0 × 0,7–0,9 cm, erectas a ligeramente curvadas; estípites ausentes; lámina pinnatífida 1/3–1/2 de la distancia al raquis, setosa sobre ambas superficies y los márgenes, las setas (1–) 1,5–2,5 mm de largo, pardo oscuro a pardo-rojizas, rígidas, con unos pocos tricomas 0,05–0,2 mm, hialinos a pardo claro, glanduliformes; raquis pajizo a pardo claro, a menudo negruzco en 1/5–1/2 basal, peloso, con setas 2–3 mm de largo, medianamente densas, pardas a pardo oscuro; lóbulos más grandes 2,5–3,0 mm de ancho, ovados a deltados, ascendentes ca. 60–70° del raquis, sin una joroba acroscópica, obtusas en el ápice; costas con un único nérvulo acroscópico sobre las pinnas fértiles; soros redondos, no traslapándose al raquis en la madurez; hidátodos presentes, dorados a pardo claro.

Distribución. Conocida de Costa Rica, Panamá, Colombia y Ecuador a 1000–1800 (–2000) m.

Material adicional revisado. COSTA RICA.

Alajuela: San Ramón, Los Ángeles, Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Sendero entre La Estación y Volcán Muerto, 10°11'50"N, 84°37'00"W, 1470 m, 15 sep 1994, *G. Herrera et al. 7311* (CR); San Ramón, Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Sendero a Volcán Muerto, entre la base del cerro y la cuspide, 10°11'55"N, 84°37'05"W, 1350–1500 m, 8 feb 2007, *A. Rojas & J. Cervantes 7515* (CR, MO, USJ). **Cartago:** Paraíso, Mirador Ecológico Monte Sky, 9°44'40"N, 83°50'00"W, 1700–2000 m, 23 sep 1995, *A. Rojas et al. 2484* (CR); along trail leading eastward into mountains from road into Tapantí Reserve ca 1 km S of jct. of Quebrada Salto and Río Grande de Orosi, also known as "Quebrada Valverde", 9°43'N, 83°47'W, 1500–1800 m, 1 Feb 1986, *A. Smith et al. 2157* (CR, UC?). **Heredia:** between easternmost fork of Río Volcán and westernmost fork of Río San Rafael, Atlantic slope of Volcán Barva, 10°12'–13'N, 84°06'W, 1600–1800 m, 12 Apr 1986, *M. Grayum et al. 7075* (CR, MO?); Barva, Barva, transect trail between Volcán Barva y Finca La Selva, 10° 14'09"N, 84°5'05"W, 1400 m, *J. Kluge 4248* (CR). **Puntarenas:** Reserva Biológica Monteverde, Chomogo trail, 21 Apr 1988, *S. Bigelow & P. Kukle 109* (CR, MO); Atlantic facing ridge beyond the Monteverde Forest Reserve, near road across the ridge, ca. 1600 m, 12 June 1975, *D. Lellinger et al. 1752* (US). **San José:** vicinity of La Palma, 1450–1550 m, 6–8 May 1906, *W. Maxon 392* (US); Forêts de La Palma, 1500 m, 27 Sep 1898, *A. Tonduz 12648* (US); La Honduras, 15 ago 1933, *M. Valerio 1808* (CR, US).

COLOMBIA. Cali: W of Cordillera de Cali, 1500–2000 m, Sep 1877, *F. Lehmann 7653* (US). **Cauca:** La Depresión, 2000 m, 25 Sep 1944, *E. Core 1345* (US); W flank of Cordillera Occidental, W of tambo, 1500 m, 12 Nov 1946, *O. Haught 5233* (US). **Huila:** 15 km SE of Garzón, Cordillera Oriental, 7700 ft [2350 m], 1 Feb 1945, *E. Little 9354* (US).

ECUADOR. Imbabura: San Pablo in the Río

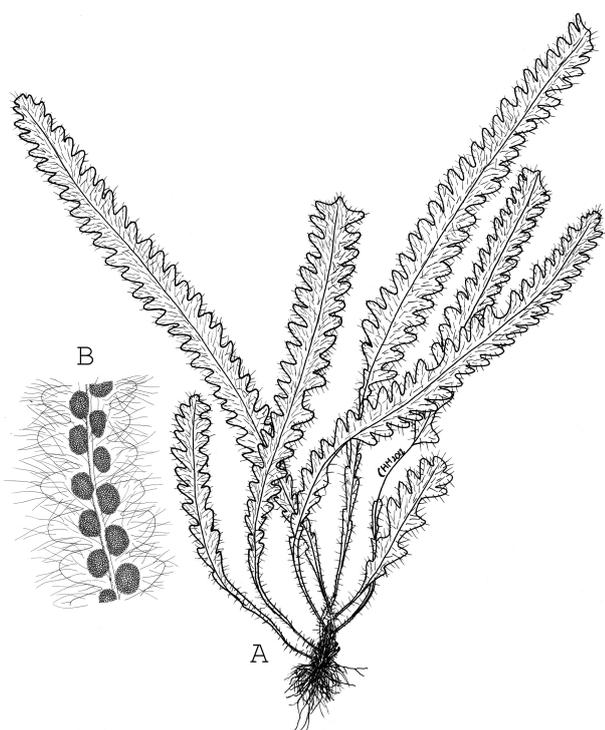


Figura 3. A–B. *Moranopteris truncicola* (O Rangel 2397, COL). **A.** Espécimen de herbario. **B.** Detalle de la lámina.
Figure 3. A–B. *Moranopteris truncicola* (O Rangel 2397, COL). **A.** Herbarium specimen. **B.** Blade detail.

Pamplona, Selva Alegre, SW of Volcán Cotocachi, 6000 ft [1830 m], 30 Nov 1943, *M. Ownbey 2616b* (US).

Comentarios. Difiere de *Moranopteris truncicola* (Klotzsch) Hirai, por presentar frondas más largas ((7,5–) 8,5–12,0 cm de largo vs. 3,0–7,5 cm, excepto en Suramérica hasta 14 cm), lámina menos incisa (1/3–1/2 de la distancia entre el margen y la costa vs. 1/2–3/4) con la base antes del primer par de segmentos más ancha (> 1 mm vs. ≤ 1 mm), lóbulos perpendiculares (vs. ascendentes), ápice acuminado a atenuado (vs. obtuso a agudo) y distribuidas a menor elevación (1000–1800 (–2000) m vs. 2000–2800 m).

Moranopteris setulosa (Rosenst.) A. Rojas, **comb. nov.**

Basionimo. *Polypodium setulosum* Rosenst., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 10(251–253): 277. 1912. TIPO: Costa Rica, San José, San Isidro del General, 656 m, *A. Tonduz* [*Herb. Jiménez 214*] (Holotipo: S, no visto; Isotipo: US! (fragm.))

Descripción. Rizoma 0,5–1,0 mm de diámetro, compacto; escamas del rizoma 1,0–1,5 × 0,2–0,4 mm, pardo-anaranjadas, los márgenes

con unas pocas sétulas 0,1–0,2 mm cerca del ápice, estas pardas; frondas 1,5–5,5 × 0,2–0,4 cm, ligeramente curvadas; estípite 0,3–10 (–20) mm de largo, pajizo a pardo, setoso, las setas 2–3 mm de largo, atropurpúreas, a veces terminadas en una punta aplanada y/o retorcida de color pardo claro; lámina profundamente pinnatífida, agudo en ambos extremos, setosa sobre ambas superficies y los márgenes, dispersamente pelosos en el haz, densamente peloso en el envés, las setas 2–3 mm de largo, atropurpúreas, rígidas; raquis pajizo a pardo claro, peloso, con setas largas como las del estípite y con unos pocos tricomas 0,1–0,3 mm, hialinos, ramificados; pinnas más grandes 1,0–1,5 mm de ancho, ovadas a deltadas, contiguas y unidas en la base, ascendentes c. 45–60° del raquis, sin una joroba acroscópica, obtusas en el ápice; costas con un único nervulo anterior sobre las pinnas fértiles; soros redondos, ligera a ampliamente traslapándose el raquis en la madurez; hidátodos ausentes.

Distribución. Conocida para Costa Rica, Panamá y Colombia en las cordilleras a 850–1800 m.

Material adicional revisado. COSTA RICA. **Alajuela:** San Carlos, Buena Vista, Finca La Constancia, 850 m, 3 mar 1963, *A. Jiménez 436* (CR). **Cartago:** Paraíso, Orosi, camino al Parque Nacional Tapantí, ca. 1 km antes de la entrada al parque, ca. 100 m después del cruce al Restaurant Kiri, 9°46'15"N, 83°47'50"W, 1240 m, 21 nov 2004, *A. Rojas 6277* (CR, MO, USJ); W of Quebrada Casa Blanca, Tapantí, 9°47'N, 83°48'W, ca. 1350 m, 1 feb 1986, *A. Smith et al. 2200* (CR, UC). **San José:** Desamparados, San Cristóbal, sin fecha, *O. Jiménez 270* (CR).

Comentarios. Moran (1995), p. 383–385, menciona que el tipo de *Micropolypodium setulosum* (Rosenst.) A.R. Sm. (= *Moranopteris setulosa*) es de una elevación baja, donde también se encuentra *M. nanum* (Fée) A.R. Sm., y asume que pudiera tratarse de la misma especie, donde *M. nanum* tiene prioridad. Sin embargo, el autor de este trabajo ha observado el isotipo *Tonduz s.n.* en US! (una fronda), concluyendo que son especies diferentes.

Difiere de *Micropolypodium nanum* (Fée) A. R. Sm., por presentar lámina menos incisa (profundamente pinnatífida vs. pinnatisecta a pinnada), con tejido laminar medianamente pelosa en el haz y densamente pelosa en el envés (vs. dispersamente pelosa en ambas superficies) y segmentos ovados a deltados (vs. lanceolados a oblongos). Difiere de *Moranopteris truncicola* (A.R. Sm.) A.R. Sm. por lámina más angosta (0,2–0,4 cm

de ancho vs. 0,4-1,0 cm) y más incisa (ca. 1 mm de la costa vs. más de 2 mm de la costa), tejido laminar más densamente peloso en el envés (vs. medianamente pelosa en ambas superficies) y distribuidas a menor elevación (850-1800 m vs. 2000–2800 m).

Agradecimientos

Agradezco al Ministerio de Ciencia y Tecnología (MICIT) y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONICIT) por financiarme el viaje a Estados Unidos para revisar los especímenes, a la Universidad Nacional de Costa Rica (UNA) por el apoyo de mi tiempo laboral. Se agradece a los herbarios: Herbario Nacional de Costa Rica (CR), Missouri Botanical Garden (MO), herbario Universidad de California (UC), United States National Herbarium (US) y herbario de Biología de la Universidad de Costa Rica (USJ), por permitirme consultar sus colecciones. A Christian Herrera Martínez y Fabián Sibaja Cerdas, por sus excelentes ilustraciones. A los revisores anónimos que ayudaron a mejorar este trabajo.

Referencias

- Gómez, L.D. & Arbeláez, A.L. (2009) *Flora de Nicaragua. Tomo IV: helechos*. St. Louis, Missouri, USA: *Missouri Botanical Garden*.
- Hirai, R.Y., Rouhan, G., Labiak, P.H., Ranker, T.A. & Prado, J. (2011). *Moranopteris*: A new Neotropical genus of grammitid ferns (Polypodiaceae) segregated from Asian *Micropolypodium*. *Taxon*, 60(4): 1123–1137.
- Mickel, J.T. & Smith, A.R. (2004) The Pteridophytes of Mexico. *Mem. New York Bot. Gard.* 88: 1–1029.
- Maxon, W.R. (1916) Studies of tropical American ferns—No. 6. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 17: 541–608.
- Moran, R.C. (1995) *Micropolypodium*. Pp. 383–385. In: R. C. Moran & R. Riba (eds.), *Flora Mesoamericana. Volumen 1. Psilotaceae a Salviniaceae*. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, D. F., México.
- Murillo, M.T., Murillo, J., León, A. & Triana, L.A. (2008) *Los Pteridófitos de Colombia*. Bogotá, DC: Arfo. 533 p.
- Ranker, T.A., Smith, A.R., Parris, B.S., Geiger, J.M.O., Hauffer, C.H., Straub, S.C.K. & Schneider, H. (2004) Phylogeny and evolution of grammitid ferns (Grammitidaceae): A case of rampant morphological homoplasy. *Taxon*, 53: 415–428.
- Smith, A.R., Moran, V. & Bishop, V. (1991) *Lellingeria*, a new genus of Grammitidaceae. *Amer. Fern J.*, 81(3): 76–88.
- Smith, A.R. (1995) A review of the fern genus *Micropolypodium* (Grammitidaceae). *Novon* 2: 419–425.
- Smith, A.R. (1992) Pteridophytes. In: P. E. Berry, B. K. Holst, and K. Yatskievych (eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana*. Volume 2. Pteridophytes, Spermatophytes: Acanthaceae-Araceae (pp. 1–327). Portland, Oregon, U.S.A: Timber Press.
- Tryon, R.M. & Stolze, R. (1989) Pteridophyta of Peru. Part V. 18. Aspleniaceae-21. Polypodiaceae. *Fieldiana Bot. n.s.*, 32: 72–115.