



VNIVERSITAT E VALÈNCIA

**El género *Uloa* D. Mohr en la Península Ibérica y
una nueva visión del complejo de *U. crispa* (Hedw.)
Brid. (Orthotrichaceae, Musci).**

Tesis doctoral presentada por Rut Caparrós Callejo dentro
del programa de Biodiversidad y Biología Evolutiva

Dirigida por los doctores Ricardo Garilleti Álvarez, Francisco Lara García y
Vicente Mazimpaka Nibarere

Valencia 2015

A mis padres

*A Gabriel, que siempre
estuvo en mi mente desde
que comencé a recorrer
este camino*

Agradecimientos

En primer lugar, quería agradecer a mis directores de tesis, Ricardo Garilleti, Francisco Lara y Vicente Mazimpaka, la bonita oportunidad que me brindaron de iniciarme en el mundo de los briófitos. Para una iniciada en la fanerogamia y asidua de las herbáceas, este pequeño pero interesante mundo suponía todo un reto. En especial, les agradezco que pensaran en mí para un trabajo de taxonomía de musgos, y que confiaran en mi criterio para ir solucionando las preguntas que iban surgiendo. Con los años he descubierto que este trabajo me gusta más de lo que podría imaginar. También quiero agradecerles el intenso esfuerzo y dedicación que han puesto en los últimos meses para poder llegar a tiempo a la impresión final de este documento.

Además, este trabajo, como el resto de mi formación docente e investigadora, ha sido posible gracias a la financiación pública a través de los proyectos ministeriales y la beca de Formación de Personal Universitario (FPU), esta última, disfrutada a través de la Universidad de Valencia, gracias a la cual tuve la oportunidad de impartir docencia en ella, lo que supuso una de las experiencias más enriquecedoras a lo largo de esta tesis.

Quiero que conste mi agradecimiento a los conservadores de todos los herbarios a los que solicité préstamos de pliegos, y también a Pierre Boudier y Des Callaghan, por ser tan amables de enviarme materiales de sus herbarios personales.

La historia no escrita de esta tesis, la parte humana que me ha acompañado, abrigado y permitido que milagrosamente esta etapa se cierre, ha sido infinita, intensa, llena de detalles, risas, lágrimas y sorpresas; llena de personas y momentos de incalculable valor que han quedado grabadas en mi memoria y que no sólo han hecho que esta tesis sea mejor, sino que han supuesto realmente una experiencia de vida para mí.

Mis diferentes estancias fuera de España han supuesto siempre un impulso en esta investigación, de todas ellas traje siempre un saco lleno de respuestas y otras muchas preguntas. Tengo mucho que agradecer a las personas que allí encontré.

De mi estancia en el Museo de Historia Natural, en Londres, quisiera agradecer a Len Ellis, conservador de briófitos, a Jovita Yesilyurt, encargada de las colecciones del Herbario de Criptogamia, y a Alison Paul, conservadora de pteridófitos, por su amable disposición a ayudarme en todo momento, y por su interés en cómo avanzaba con el ingente trabajo que suponía revisar este herbario. Quiero mencionar también a Holger Thues, conservador de líquenes, por sus consejos acerca de las etiquetas de revisión, y a Armando Méndez, trabajador de la biblioteca, por ayudarme a conseguir muchos de los protólogos y referencias antiguas que necesité. También quisiera dar mis más sinceras gracias al resto del personal del NHM: Gerardo, Elisabeth, Elisabetta, Rhina, Mamen, Jovita, Alan, . . . , por cuidarme y hacer de la estancia en el Museo y en Londres una etapa mucho más agradable.

De mi estancia en Nueva York quería agradecer a Bill Buck que me acogiera en el Jardín Botánico de esta ciudad y me consiguiera un lugar de lujo para trabajar cómodamente toda mi estancia, por su eficiencia en la resolución de todos los problemas logísticos que se me plantearon durante este período, y por su invitación para la recolección en Chile. Tampoco puedo olvidar a Ellen Bloch, encargada de las colecciones del Herbario de Criptogamia, por su amabilidad y rapidez en la gestión de préstamos, y su ayuda con otros problemitas más cotidianos, y a Gena Fernández, asistente del Herbario de Criptogamia, por resolver todas mis dudas en relación con la revisión de especímenes que allí me surgieron. Además, quiero que conste mi agradecimiento a Lisa Fruscella, por solucionar mis dudas burocráticas en la distancia, siempre con gran paciencia, y a Xavier Cornejo, por la ayuda con la preparación de uno de los mapas que luego verían su luz con la publicación de un artículo, y por las interesantes conversaciones compartidas aquí y allá. Quiero recordar a los maravillosos compañeros de comidas y charlas en los momentos de descanso y paseos por Nueva York: Stella Sylva, Christina Mozzicato, Benito Santos, Gena Fernández y Xavier Cornejo. Mi estancia hubiese sido muy diferente sin ellos por allí. En especial quería agradecer a mi Liz, compañera de faenas de la sala de al lado y aventuras por la gran Urbe, y a Waldo Bonet el escuchar mis teorías taxonómicas y mis momentos *eureka*. Gracias a Douglas Daly por poner el punto de calidez en el Jardín Botánico con inmejorables “coffee times” y agradables charlas, estupendas para desconectar del trabajo. A Daniel Atha, mi compañero de piso, por su amabilidad y por cuidarme con sopitas bien calientes los días que llegaba tarde de trabajar y hacía frío, y por dejarme acompañarle al campito en alguno de sus muestreos.

Por último, de entre las personas que se cruzaron en mi camino durante mi estancia en Nueva York, agradezco infinitamente a Bobbi Angell, ilustradora científica del Jardín Botánico sus consejos con los dibujos y su sencillez y amabilidad al compartir conmigo sus materiales de trabajo.

Además, Juan Castillo, ilustrador científico del Real Jardín Botánico de Madrid, me dio también buenos consejos sobre dibujos de plantas, que han supuesto un valioso recurso para poder hacer los míos.

De mi estancia en Ginebra agradezco a Michelle Price su inestimable ayuda con la búsqueda bibliográfica de referencias antiguas y reconstrucción de historias nomenclaturales y al resto de las personas que allí me ayudaron o acompañaron.

En la Universidad de Valencia quería agradecer a M^a Jesus Sanchís y Consuelo Muñoz su amabilidad y paciencia con los trámites administrativos y su ayuda en la distancia, desde los comienzos hasta los últimos momentos antes del depósito de la tesis. En especial quería agradecer a Belén Albertos y Richi el que me acogieran en su casa en más de una ocasión, y más tarde en sus vidas durante mis estancias en Valencia, en las que no eché en falta nada. Gracias por adoptarme y cuidarme durante este tiempo y gracias por las muchísimas risas compartidas. A Patricio, Ruth, Antonio y, de nuevo, a Belén y Richi, por aquellas agradables comidas, los cafés y las horchatas entre preparación y preparación de microscopio, imprescindibles para mi trabajo diario.

Quiero agradecer a la Sociedad Española de Briología (SEB) sus Ayudas a la Movilidad, que han permitido que pudiese asistir a alguna de las reuniones y congresos de criptogamia.

Deseo dedicar un especial agradecimiento a la Unidad de Botánica de La Universidad Autónoma de Madrid. Se puede decir que allí nació y creció mi interés por la botánica, gracias, a pesar de las dificultades, creo que no podría haber elegido otro camino mejor.

Para mi mesa camilla de la Universidad Autónoma en Madrid, vaya un enorme GRACIAS, compañeros de hoy y de ayer: Fátima, Helios, Gabriel, Manuel, Pedro, Beatriz, Juancho, Belén, Rafa, Nagore, Isabel, Alberto, Narel y Gorka. Guardo infinidad de estupendos recuerdos con vosotros, habéis sido uno de los pilares emocionales más importantes durante la realización de esta tesis.

A mis increíbles compañeros briólogos de la Universidad Autónoma de Madrid. Han sido sin duda un gran aliciente para mi trabajo diario y mi curiosidad científica, además de un apoyo y susurro de ánimos constante. Simplemente esta tesis hubiese sido mucho más ardua sin ellos. A Belén Estébanez, porque nunca me dio un no por respuesta a ninguna de mis peticiones de ayuda. Da mucha tranquilidad saber que siempre podía y puedo contar con ella. Por lo mucho aprendido a su lado, porque sin ella este período no hubiese sido tan divertido, gracias por enseñarme la cara más bonita de la

investigación y por confiar en mi profesionalidad. A Nagore, gracias infinitas por la ayuda con mapas y la maquetación. Ella ha sido la hechicera particular de mi tesis, sabía resolver en décimas de segundo cada uno de los problemas que le planteaba y que me afligían; y por escuchar con gran paciencia mi lucha interna por desentramar el complejo del grupo *Ulota crispa* día sí y día también. Creo que el mejor oxígeno que he compartido en mi vida ha sido el respirado durante nuestro trabajo en Quintos de Mora, fue un placer. Como dijiste alguna vez, no somos tan distintas y me alegro mucho por ello. A Rafa, por la ayuda con textos en latín y búsquedas bibliográficas, por las bonitas y emocionantes conversaciones sobre lo que debía ser una especie, por los momentos de dar rienda suelta a las locuras de un taxónomo, y por comprenderme tan bien cuando llegaban los bajones tras esas exaltaciones. A Isabel, que cargó con una parte sustancial del trabajo molecular de esta tesis, le doy muchas gracias de corazón por su paciencia y por todo lo que he aprendido al respecto a su lado. A Bea, compañera de sótano y de duras jornadas al microscopio, gracias por la buena compañía y las charletas, ayudaron a relajar mentes y comprender mejor lo que tenía enfrente.

También quiero dedicar un recuerdo especial a mi amigo David, que resolvió muchas de mis dudas con la nomenclatura de las especies. Horas de teléfono entre Murcia y Madrid llevamos a nuestras espaldas para hablar de lo emocionante que habíamos descubierto, o simplemente para tranquilizar el alma después de un día intenso. Ahora, a pesar de su lejanía, sigue estando muy presente en este momento tan especial.

A mis amigas de Universidad, que siempre me han animado, Eva García, Pilar Marcos y Ana Lara, en particular a Eva, gracias por los ánimos y las charlas en días difíciles y por todos los útiles manuales, libros y páginas interesantes que me enseñaste.

A toda la gente de las asociaciones Nostoc y Nao, por aprender juntos de otros seres fotosintéticos y por concederme la oportunidad de dar alguna que otra charla a una audiencia tan especial.

A Mónica, Jose Ángel y Chema, amigos y compañeros de sueños, me ofrecieron ayuda en mil y un momentos. Gracias, Mónica, por tus cuidados a Gabriel, no los puede haber mejores; y por tus constantes ánimos.

Quería dar gracias a la familia: primas, tías y hermana han vivido el proceso muy de cerca y siempre han tenido palabras de ánimo para mí. Gracias a Rebeca, Angelines y Luci, mis largas jornadas

de trabajo fueron más tranquilas al saber que podía contar con vosotras para cuidar a Gabriel. En especial, quiero agradecerle a mi hermana Irene, que aunque a sus ojos yo debía ser un tanto peculiar, siempre le parecía estupendo que hiciera lo que más me gustaba, y me lo recordara de vez en cuando en los momentos en los que todo, de repente, perdía el sentido. También quisiera dedicar unas líneas a David Costo, que siempre se preocupó de forma muy sincera por mis avances con la tesis.

Quisiera recordar aquí a mis abuelos Restituto y Segunda, porque en realidad mi interés y sensibilidad por el campo comenzaron en el pueblo, en sus arenosos pinares y dorados campos de cereales. Cuántas veces mi abuela me habrá preguntado qué era eso de la tesis y que si era trabajo. Ya está abuela, terminé la tesis, y dejo aquí escrito para siempre un GRACIAS enorme con mucho cariño para los dos, por ser como sois y quererme tanto.

A Óscar le tengo que agradecer tantas cosas que duplicaríamos el tamaño de este documento. Su ayuda con la maquetación de la tesis y los mil y un problemas de ordenador solucionados han sido imprescindibles. Gracias por los continuos acompañamientos a muestreos, por su paciencia cada vez que quería bajarme del coche para raspar algún tronco o rama, por escuchar lo que iba descubriendo y compartir y apoyar mis sueños, por soportar mis ausencias y mis largas jornadas de trabajo, por ayudarme a levantarme en cada tropiezo durante todo este tiempo, y, en suma, por ser el mejor compañero de vida que pudiera tener.

A mis padres, que siempre me dejaron libertad para decidir a qué quería dedicarme, que me empujaron siempre hacia adelante en momentos de indecisión y que incluso después de tantos años en condiciones un pelín precarias nunca han mencionado un “para qué” o un “te has equivocado”, todo lo contrario. Porque a ellos les debo gran parte de lo que soy, y muy probablemente lo que llegaré a ser y el poder estar ahora escribiendo estas palabras. En la última fase de esta tesis su ayuda ha sido indispensable para poder compatibilizarla con la crianza de Gabriel.

Por último, un enorme gracias a las personas de las que pudiese estar olvidándome en estos momentos, algo que no es demasiado difícil bajo los efectos hipnóticos de una fase final de tesis.

Índice general

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN.....	1
Antecedentes históricos	1
Estudios moleculares.....	5
Circunscripción morfológica del género	8
Ecología, distribución y diversidad del género	13
Problemática en torno al género <i>Ulot</i> en Europa.....	18
Planteamiento y objetivos de la presente memoria	21
CAPÍTULO 2. OBJETIVOS	23
CAPÍTULO 3. METODOLOGÍA	25
Material biológico estudiado	25
Caracteres taxonómicos.....	26
CAPÍTULO 4. EL GÉNERO <i>ULOTA</i> EN LA PENÍNSULA IBÉRICA.....	43
Descripción del género.....	43
Clave de especies.....	46
Descripciones de las especies.....	47
CAPÍTULO 5. TYPIFICATION OF THREE CONFLICTING NAMES: <i>ORTHOTRICHUM CRISPUM</i> HEDW., <i>ULOTA CRISPULA</i> BRUCH AND <i>ULOTA INTERMEDIA</i> SCHIMP. (BRYOPSIDA: ORTHOTRICHACEAE).....	77
Abstract	77
Introduction	78
Typification	79
Acknowledgements	89
References	89
CAPÍTULO 6. INTEGRATIVE TAXONOMY SHEDS LIGHT ON AN OLD PROBLEM: THE <i>ULOTA CRISPA</i> COMPLEX (ORTHOTRICHACEAE, MUSCI)	91
Abstract	91
Introduction	92
Materials and methods.....	95
Results	98
Discussion	106
Taxonomic section.....	111
Acknowledgements	123

References.....	123
Appendix 1.....	129
CAPÍTULO 7. DISCUSIÓN GENERAL.....	141
Interés taxonómico de los caracteres morfológicos	144
Consideraciones finales	158
CAPÍTULO 8. RESUMEN Y CONCLUSIONES.....	163
Resumen.....	163
Conclusiones	165
CAPÍTULO 9. BIBLIOGRAFÍA.....	167

Capítulo 1.

Introducción

Antecedentes históricos

El género *Ulota* fue propuesto por el botánico alemán Daniel Matthias Heinrich Mohr (1780-1808) en *Annals of Botany (König & Sims)* 2: 540 (1806). A lo largo de diecinueve páginas, este perceptivo autor narra, en un tono que hoy parece relajado, sus conocimientos acerca del género *Orthotrichum* Hedw., y su propio concepto acerca de *Neckera* Hedw. Considera Mohr (1806) que la circunscripción del género *Orthotrichum* es uno de los grandes quebraderos de cabeza para los mejores botánicos de su época, pues no hay caracteres estables que lo diferencien: “*no genus has occasioned greater trouble to the ablest muscologists, desirous of establishing it on correct and solid characters*”. Según indica, los rasgos diferenciales que se han empleado hasta el momento –principalmente la configuración del perístoma y la pilosidad de la caliptra– no parecen constantes o exclusivos, con lo que se crea la confusión a la que se refería en la anterior cita.

Buscando otras diferencias sólidas, este autor es el primero en interpretar que el anillo externo del perístoma (exóstoma) de *Orthotrichum* está formado bien por 8 pares de dientes o bien por 16 dientes libres. También se le puede atribuir una acertada interpretación de la variación en el número de segmentos endostomiales y, muy notablemente, su importancia en el control de la liberación de las esporas. El párrafo que ocupa íntegramente la página 534 y parte de la 535 de su obra es, en este sentido, excelente. A continuación, analiza la pilosidad de las caliptras de *Orthotrichum* y su relación con otros géneros, encontrando que la simple presencia de pelos no es útil para separar este grupo de musgos. En cambio, encuentra un nuevo carácter que piensa sí que es diferencial para el género: la forma en que se producen los pliegues de la caliptra, que además asocia con la división de esta estructura en su base. A partir de aquí encuentra una variabilidad interna que permite separar un nuevo género, *Ulota*. Mohr considera que, mientras en *Orthotrichum* la ruptura basal de la caliptra se produciría en las crestas de los pliegues, en *Ulota* lo haría en los surcos. Como diferencia añadida señala las hojas crespas como

específico de *Ulot*. En la breve diagnosis con que separa *Orthotrichum* de *Ulot*, Mohr añade un carácter que hoy parece confuso o una interpretación forzada para poder incluir en su nuevo género una especie bien diferente, como se comenta más adelante. Este carácter es el número de dientes del exóstoma, que este autor cifra en menos de 16 para *Orthotrichum* y justamente en 16 para *Ulot*.

Mohr expresa que su intención es presentar el género para conocer la opinión del resto de los botánicos de la época. Sin embargo, esto parece más bien una fórmula retórica o de cortesía, pues el detalle y el énfasis con que describe sus observaciones no dejan lugar a dudas sobre que su intención es describir de manera efectiva un nuevo género. Así, se cumple lo previsto en el código nomenclatural, actualmente bajo el artículo 36.1 del Código Internacional de Nomenclatura de Algas, Hongos y Plantas (McNeill *et al.* 2012).

Al presentar el género *Ulot*, Mohr discute dos especies que hoy resultan evidentemente diferentes, *Neckera polytrichoides* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr [\equiv *Lepidopilum polytrichoides* (Hedw.) Brid.] y *Orthotrichum crispum* Hedw., sin que se pueda, sin embargo, considerar que está haciendo claramente combinaciones nomenclaturales. La parte principal de la discusión que hace este autor se centra en la comparación de *O. crispum* con otras especies del género *Orthotrichum*, mientras que los comentarios que hace sobre *Neckera* son más generales. Esto, y, por supuesto, las evidentes diferencias entre *Neckera* y *Orthotrichum*, permiten establecer que el concepto del autor es más próximo a la circunscripción actual de *Ulot* y seleccionar como tipo del género a *Ulot crisper* (Hedw.) Brid., a pesar de que este binomio fuera publicado formalmente con posterioridad a la creación del género.

Sorprendentemente, Mohr parece cambiar casi inmediatamente de opinión acerca del valor de su propio género y solo un año más tarde es coautor de una publicación (Weber & Mohr 1807) en la que se ubica *Orthotrichum crispum* dentro de *Neckera ulophylla* Weber & Mohr, *nom. illeg.*, sin mencionar a *Ulot* en las extensas observaciones que siguen a la descripción.

Aunque el primer botánico en emplear el género de Mohr fue S. Liljeblad (1816), quien combinó *Ulot curvifolia* (Wahlenb.) Lilj., no es hasta que Bridel (1818) lo incluye en su *Muscologiae recentiorum supplementum pars IV*, que empieza a ser ampliamente reconocido. Bridel publica dentro de *Ulot* cinco especies: *U. crisper* (Hedw.) Brid., la citada *U. curvifolia*, *U. plicata* (P. Beauv.) Brid., *U. ludwigii* (Brid.) Brid. y *U. phyllantha* Brid. Todas ellas permanecen en la actualidad en el género en

que este autor las situó. En todo caso, Bridel mostró algunos reparos acerca de la validez del género, pues opinaba que probablemente era mejor considerarlo una subdivisión de *Orthotrichum* del que se separaría, como señalaba Mohr (1806), por los filidios crespos y la manera de romperse la base de la caliptra.

De esta forma, Bridel inicia una larga discusión acerca de la relación entre ambos géneros que, con diferentes intensidades, ha estado más o menos presente hasta la actualidad, cuando nuevos datos moleculares aportan perspectivas muy diferentes al problema. A lo largo de los años, diferentes autores –a veces incluso el mismo autor–, lo han considerado alternativamente un género independiente o un grupo (subgénero o sección) subordinado a *Orthotrichum*. Los principales hitos de esta discusión – desde la perspectiva morfológica y dejando la visión aportada por los datos moleculares para más adelante– se resumen a continuación.

Müller (1849) indica en su enciclopédica obra que es más correcto considerar *Ulot* como una sección de *Orthotrichum*, agrupando en ella, con el mismo criterio expuesto por Bridel (1818), a las especies con filidios de curvos a crespos. Lo limitado de emplear únicamente este criterio se constata en que en esta clasificación de Müller, *O. pulchellum* Hook & Tayl., un musgo con estomas inmersos (criptóporo), se agrupa con especies de *Ulot* tal como se entienden hoy día, todas de estomas superficiales (faneróporas).

Hammar (1857) considera de nuevo a *Ulot* como género independiente, y es pionero en describir y dar toda su importancia a uno de los principales caracteres diferenciales del género frente a *Orthotrichum*, las bandas basales marginales de los filidios, formadas por células hialinas diferenciadas. Paralelamente, establece que no todas las *Ulot* tienen hojas retorcidas, con *U. hutchinsiae*¹ como excepción en Suecia. Es así crucial para la comprensión posterior del género.

¹ Las autorías de los nombres de las especies aceptadas de *Ulot* aparecen en la Tabla 1.1, por lo que, en adelante, se omiten en el texto de la Introducción.

Mitten (1869) es el primer briólogo con acceso a amplias colecciones del hemisferio sur, lo que le permite estudiar y describir un buen número de nuevas especies. Este autor considera en un primer momento que se trata de un género independiente. Sin embargo, no mucho después, en su gran estudio sobre los musgos sudamericanos, Mitten (1869) sigue el criterio de Müller (1849) y trata de nuevo a *Uloa* como una sección de *Orthotrichum*.

Boulay (1884) considera que la existencia de especies con caracteres intermedios, como el mismo *Orthotrichum pulchellum*, o como *Uloa hutchinsiae*, justifica mantener un único género. Sin embargo, entiende que el rango adecuado no es el de sección, y crea en su lugar el subgénero *Uloa*. De nuevo, son la posición de los filidios secos y la división de la base de la caliptra los caracteres más definitorios, aunque no los únicos. Boulay advirtió la importancia de la posición de los estomas (que le permite retornar *O. pulchellum* al seno de los *Orthotrichum* típicos) y añade como nuevo carácter diagnóstico la forma de las células basales de los filidios, que son largamente lineares en *Uloa*, frente a las sub-rectangulares en el subgénero *Orthotrichum*. Este carácter ya fue citado por Müller (1849) en sus descripciones, pero no empleado como diferencial para su sección *Uloa*.

Malta, un verdadero especialista en el grupo, en sus trabajos de 1927 y 1932 mantiene el género independiente. Esta parece ser la consideración más extendida hacia finales del siglo XIX y, desde luego, a comienzos del siglo XX. A pesar de esto, Malta manifiesta serias dudas sobre la validez de *Uloa*, más allá de como un subgénero de *Orthotrichum* (Malta 1932). En las importantes revisiones de las especies del hemisferio sur realizadas por este autor, las características morfológicas básicas para el estudio del género, tal y como se considera en la actualidad, ya están claramente establecidas.

Finalmente, cabe señalar que poco antes de la aparición del trabajo de Mohr (1806), Gärtner, Meyer & Scherbius (1802) publicaron el género *Weissia* Ehrh. ex G. Gaertn., B. Mey. & Scherb., homónimo posterior de *Weissia* Hedw., en el que acomodan las tres especies descritas por Hedwig (1801), *O. anomalum*, *O. striatum* y *O. crispum*. Lo que estos autores hacen es recuperar un nombre de Schreber, reconocido por Hedwig en la descripción original de *Orthotrichum*. Sin grandes repercusiones en cuanto al concepto del taxón, lo cierto es que esta ilegítima *Weissia* fue rápidamente asociada con el concepto del nuevo género de Mohr, y, dado que su publicación precedía a la de *Uloa*, varios autores notables prefirieron este nombre, que permanece en la literatura hasta final del siglo XIX (e.g. Lindberg 1879; Braithwaite 1887; Britton 1894).

La evidente similitud de estos grupos de Orthotrichaceae ha propiciado que en la historia nomenclatural del género *Ulot*, la transferencia de taxones desde *Orthotrichum* haya sido notable y continuada hasta hoy en día (v.g., Albertos *et al.* 2008). Mucho más rara ha sido, sin embargo la transferencia inversa o desde géneros diferentes. Así, *Bryodixonia perichaetialis* Sainsbury fue transferida a *Ulot* por Goffinet (Goffinet, Bayer & Vitt 1998), mientras que *Ulot ventricosa* fue descrita como un *Zygodon* (Müller 1844) y considerada como tal hasta la revisión de Malta (1932).

Estudios moleculares

El parecido morfológico entre el género *Ulot* y el género *Orthotrichum* también se ve reflejado en sus relaciones filogenéticas, aunque éstas permanecen sin dilucidar debido a que los resultados obtenidos hasta el momento son poco concluyentes e, incluso, controvertidos. Son pocos los estudios filogenéticos en los que se ven involucradas simultáneamente especies de ambos géneros, y en ellos se analiza un escaso número de representantes.

Pionero en el análisis filogenético de las Orthotrichaceae desde un punto de vista molecular es el trabajo de Goffinet, Bayer & Vitt (1998), en el que también se revisa la circunscripción de esta gran familia. Para ello se basaron en secuencias del gen cloroplástico *rbcL* y se analizaron 27 representantes de distintos géneros de Orthotrichaceae, algunos de los cuales fueron luego excluidos de las Orthotrichales. En un estudio posterior, Goffinet *et al.* (2004) evaluaron las relaciones filogenéticas de las Orthotrichaceae, centrándose en los géneros de la subfamilia Orthotrichoideae, utilizando nuevos marcadores moleculares: dos secuencias de genoma cloroplástico, la región *trnL-trnF* y el gen *rps4*, una secuencia del genoma mitocondrial, el intrón *nad5*, así como dos secuencias parciales del gen nuclear que codifica para la subunidad grande del ARN ribosomal (26S).

Estos dos estudios iniciales concluyen que la familia Orthotrichaceae sería monofilética. Ambos ponen de manifiesto que *Orthotrichum*, tal como ahora se entiende, es una entidad polifilética y que los representantes analizados de *Ulot* quedan agrupados junto con los *Orthotrichum* faneróporos y parecen derivar de un ancestro común. Sin embargo, Goffinet *et al.* (2004) entienden que el muestreo es excesivamente limitado y los resultados carecen de la robustez necesaria como para ignorar la considerable diferenciación morfológica que existe entre los dos grupos, de forma que muestran cautela antes de establecer un nuevo género que agrupe a las *Ulotae* y los representantes faneróporos de *Orthotrichum*.

El único trabajo adicional aparecido hasta el momento que aborda la cuestión (Sawicki, Plášek & Szczecińska 2009), se centra en el género *Orthotrichum* y se basa en el análisis de secuencias ITS del genoma nuclear. Este estudio pone de manifiesto, igualmente, la condición polifilética de *Orthotrichum* ya que, entre otros resultados, los representantes faneróporos y los criptóporos son resueltos en clados bien diferenciados en la reconstrucción filogenética obtenida por el método de inferencia bayesiana (Figura 1.1). En esta misma reconstrucción, el único representante de *Uloa* incluido en el análisis aparece aislado en una rama sin relación con los *Orthotricha* faneróporos y en el mismo clado que los *Orthotricha* criptóporos y los del subgénero *Orthophyllum* (considerado, por éste y los estudios moleculares previos, un género independiente, *Nyholmiella* Holmen & E. Warncke). Pese a que este resultado parece netamente diferente de los obtenidos por Goffinet, Bayer & Vitt (1998) y Goffinet *et al.* (2004), Sawicki, Plášek & Szczecińska (2009) mantuvieron la interpretación de que *Uloa crispera* estaría emparentada con las especies de *Orthotrichum* faneróporas, basándose en los resultados (no mostrados en el artículo) de los análisis de máxima parsimonia y mínima evolución.

Los resultados de los tres estudios moleculares aludidos dejan un panorama de incertidumbre en lo referente a la relación filogenética de *Orthotrichum* y *Uloa* y a la consideración como género de este último, sin que la morfología pueda ayudar a dilucidarlo. La relación señalada por Goffinet, Bayer & Vitt (1998) y Goffinet *et al.* (2004), que implicaría un ancestro común para *Uloa* y los *Orthotrichum* faneróporos, choca con la ausencia de sinapomorfías para este clado. Según Goffinet *et al.* (2004), *Uloa* es un grupo morfológicamente bien definido, caracterizado por la presencia de células basales marginales cuadradas con las paredes transversales engrosadas, por tener filidios desde flexuosos a crespos y por una caliptra que cubre solo la mitad de la cápsula. El primero de estos caracteres es exclusivo del grupo, dentro de las Orthotrichaceae, y apoya la monofilia de *Uloa*, pero nada dice sobre el común origen con los *Orthotricha* faneróporos. Por otra parte, los filidios flexuosos o crespos, que también se observan, aunque más raramente, en algunos *Orthotricha* faneróporos –*Orthotrichum lyellii* y otros representantes de la sección *Leiocarpa* Mol. del subgénero *Gymnopus* (Braithw.) Limpr.–, podrían constituir el buscado carácter derivado dentro de las Orthotrichoideae y presente en ambos grupos, lo que apoyaría la existencia de un ancestro común (Goffinet, Bayer & Vitt 1998). Sin embargo, esta característica también se observa en algunos representantes de *Orthotrichum* criptóporos del subgénero *Pulchella* (Schimp.) Vitt, como refieren Medina *et al.* (2012). El aspecto de éstos es tan semejante a diversas especies de *Uloa* que algunos taxones fueron adscritos a este género o sus epítetos específicos aluden a su parecido con él: es el caso de *Orthotrichum ulotaeforme* Renaud & Cardot y

El género *Ulota* en la Península Ibérica y una nueva visión del complejo de *U. crispa*

Ulota glabra Renaud & Cardot (sinónimos de *O. columbicum* Mitt.) y *Ulota hendersonii* Renaud & Cardot (sinónimo de *O. pulchellum* Brunt). Por último, la caliptra corta no es realmente una característica de *Ulota*, aunque sí aparece en *U. perichaetialis*, previamente considerada en otro género (*Bryodixonia* Sainsbury). Por el contrario, es un rasgo característico de diversos géneros de Orthotrichoideae, como *Sehnemobryum* Lewinsky-Haapasaari & Hedenäs y *Stoneobryum* Norris & Robinson (Lewinsky-Haapasaari & Hedenäs 1998).

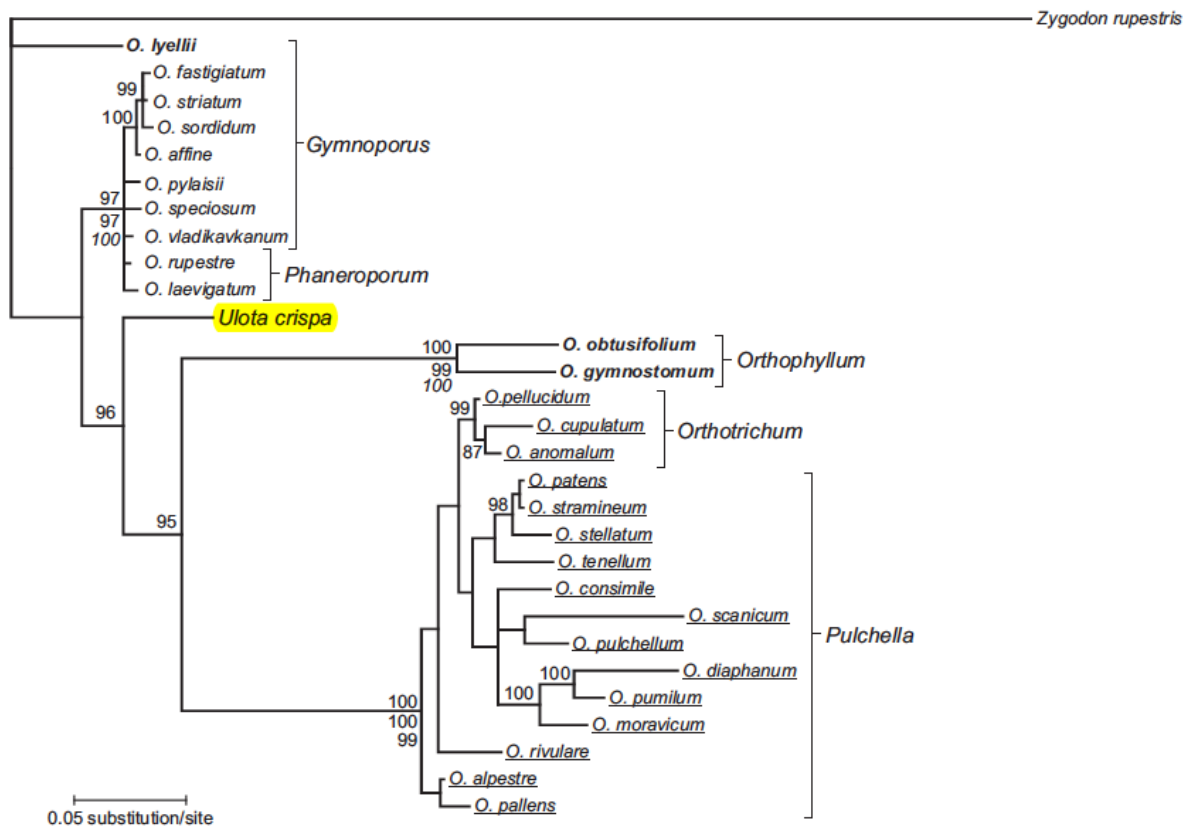


Figura 1.1 Filograma aportado por Sawicki, Plásek & Szczecińska (2009), basado en una aproximación bayesiana para 28 especies de *Orthotrichum* con datos de secuencias de ITS. Los valores de credibilidad de los clados por encima del 95% se indican en la parte superior de las ramas. Los valores de bootstrap para máxima parsimonia y mínima evolución (en cursiva) de los clados con soporte se incluyen bajo las ramas. Las especies con estomas inmersos (criptóporas) están subrayadas y las especies dioicas aparecen en negrita. El cladograma solo ha sido alterado para destacar la posición de *Ulota crispa*.

Circunscripción morfológica del género

Los musgos del género *Ulota* son acrocárpicos. Sus gametofitos tienen un crecimiento erguido y forman generalmente almohadillas de diferente densidad. Algunas veces presentan hábito reptante, con ramas principales ascendentes o plagiótropas, formando céspedes (p. ej., *U. barclayi*, *U. eurystoma*, *Ulota viridis* o *U. macrocalycina*). En casos más excepcionales los observamos totalmente postrados, como sucede con *Ulota reptans* o *U. perbreviseta*. La mayor parte de las especies del género miden entre 1 y 2,5 cm de alto, pero pueden llegar a superar los 3 o 4 cm (p. ej., *U. obtusiuscula*); *U. splendida*, especie de China y Papúa-Nueva Guinea, constituye un caso excepcional pues puede llegar a alcanzar 9 cm de alto (Vitt, Koponen & Norris 1993; Wang & Jia 2012). En cuanto a la extensión, pueden formar pequeñas o grandes almohadillas de hasta 6 cm de diámetro y las especies formadoras de céspedes o de hábito reptante (*U. curvifolia*, *U. reptans*, *U. megalospora*) pueden llegar a ocupar superficies de hasta 8 cm o más. La coloración de las plantas recoge distintas tonalidades de verde, aunque excepcionalmente puede aproximarse al negro en individuos añosos de algunas especies, como *U. curvifolia*, *U. hutchinsiae* o *U. drummondii*.

Los filidios varían ampliamente en el género. En estado seco pueden quedar más o menos erectos, a veces ligeramente adpresos al tallo, y ser más o menos rectos, curvados, falcados, tortuosos o circinados. El predominio de una o varias de estas disposiciones es la causa del aspecto más o menos cesposo de los individuos. Así, los filidios rectos y curvados predominan en especies como *Ulota coarctata*, *U. drummondii*, *U. hutchinsiae*, *U. magellanica*, *U. rehmannii* o *U. viridis*. En otras especies, los filidios presentan mayores grados de torsión, predominando los tortuosos y los circinados, como se observa en *U. crispa*, *U. lutea* y *U. novo-guinensis*, *U. perbreviseta*. En húmedo, los filidios aparecen incurvados o bien de erectos a patentes hasta recurvados o, a veces, algo retorcidos. En algunos casos, como en *U. novo-guinensis*, son sinuosos en el borde de la lámina. En cuanto al tamaño, lo más común es que oscilen entre 1,5 y 2,5 mm de longitud, pero en algunas especies son menores de 2 mm (*U. gigantospora*, *U. hutchinsiae*, *U. rehmannii*) y en otras sobrepasan con frecuencia los 3 mm de longitud (*U. bruchii*, *U. crispa*, *U. japonica*, *U. perbreviseta*) o, más excepcionalmente, son muy largos, de hasta 4,5 mm (*U. calvescens*, *U. obtusiuscula*, *U. robusta*). La anchura de los filidios es también variable. Alcanza 0,9 mm en la base de las especies de filidios más anchos (*U. calvescens*, *U. crispa*, *U. phyllantha*), hasta 0,7 mm en las especies con valores intermedios (*U. bruchii*, *U. coarctata*, *U. drummondii*, *U. obtusiuscula*, *U. rehmannii*) y desde 0,3 hasta aproximadamente 0,5 mm en las bases

de las especies con filidios más estrechos (*U. billbuckii*, *U. curvifolia*, *U. lutea* o *U. yakushimensis*). La lámina filidiar es de contorno lanceolado, a veces relativamente ancha y más o menos triangular (*U. hutchinsiae* y *U. rehmannii*), estrechamente lanceolada o linear lanceolada en la mayor parte de los casos y, raramente, lingüiforme (*U. phyllantha*). Resulta variablemente aquillada y uniestratificada o, en raras ocasiones, irregularmente biestratificada hacia los márgenes (*U. calvescens*, *U. hutchinsiae* var. *rufescens*). En *U. calvescens* existen células submarginales alargadas diferenciadas en una estrecha banda que, desde la base, asciende por la zona inferior de la lámina. Las bases de los filidios suelen ser marcadamente más anchas que la lámina y se estrechan hacia ella de manera brusca o gradual; solo raramente están poco diferenciadas de la lámina. Su forma puede ser oblonga, elíptica, obovada, oblata o más o menos redondeada y suelen ser más o menos cóncavas, aunque algunas veces muy levemente o resultan prácticamente planas; en este último caso las bases presentan además pliegues longitudinales a cada lado del nervio, como sucede en *U. calvescens*, *U. japonica*, *U. phyllantha* o *U. robusta*. Los ápices filidiales normalmente son agudos o más o menos largamente acuminados; algunas veces resultan acanalados debido a que los márgenes superiores son incurvos, y rara vez son obtusos o terminados en un acumen (*U. curvifolia*, *U. japonica*) o mucrón (*U. phyllantha*). En ocasiones, los márgenes largamente acuminados acaban en una única fila de células más o menos larga, que es de 2-5(6) células en *U. bruchii*, 3-5 en *U. macrospora*, 2-4(6) en *U. gigantospora*, y de (3-5)6-7(10-11) células en *U. megalospora*. Los márgenes de los filidios son generalmente planos o débil e irregularmente recurvados en uno o ambos lados de la lámina, pero algunas veces son incurvos en las bases (*U. calvescens*, *U. phyllantha*, *U. robusta*) y, de forma extraordinaria, recurvos desde las bases hasta las proximidades del ápice (*U. hutchinsiae*). Son enteros y lisos, crenulados o crenulado-papilosos, a veces denticulados a denticulado-papilosos en las bases. El nervio normalmente desaparece a cierta distancia del ápice o en sus proximidades; raramente es percurrente (*U. calvescens*, *U. curvifolia*) y excepcionalmente excurrente (*U. phyllantha*). Las células medias y superiores de la lámina son más o menos irregularmente redondeadas o elípticas, con paredes más o menos engrosadas, variablemente papilosas, con papilas normalmente bajas y poco conspicuas, simples o, más raramente, elevadas y bi- o trifurcadas o claviformes (*U. curvifolia*, *U. hutchinsiae*); algunas veces son lisas. Las células basales internas tienen un color verdoso, amarillento o más o menos intensamente anaranjado; son de largamente rectangulares a lineares y poseen paredes celulares engrosadas, más o menos sinuosas y, algunas veces, porosas, rara vez algo papilosas (*U. calvescens*, *U. phyllantha*). Las células basales marginales, características del género, están variablemente diferenciadas en las distintas

especies. Son hialinas, de cuadradas a rectangulares, con las paredes transversales más o menos engrosadas, y forman bandas marginales más o menos conspicuas en función del número de filas de células que las constituyen: desde 1 a 20 filas de células, aunque en algunas especies cierta proporción de filidios puede mostrar márgenes basales sin ninguna hilera de células hialinas. Estas hileras ascienden más o menos por la base del filidio, pero en algunos casos quedan limitadas a la porción proximal de la base (*U. gigantospora*, *U. yunnanensis*) y en otros alcanzan la parte inferior de la lámina (*U. calvescens*).

Todas las especies de *Ulota* son autoicas, con la única excepción de *U. phyllantha*, que es dioica. Se trata también de la única especie que desarrolla propágulos, que se originan en los nervios excurrentes de los filidios de zonas terminales de los caulidios. Los filidios periqueciales están más o menos diferenciados de los filidios normales en las distintas especies y en algunas de ellas destacan netamente (p. ej., *U. perichaetialis*). La vagínula puede ser cilíndrica, oblonga u elipsoidal, y resultar glabra o más o menos pelosa. Los pelos de la vagínula son de longitud variable, hialinos o coloreados, bien uniseriados, de paredes finas y lisas o bien variablemente multiseriados, parcialmente constituidos por hasta 3(6) filas de células, de paredes gruesas y normalmente papilosas. Excepcionalmente pueden aparecer algunos pelos vaginulares ramificados o con forma de escama (p. ej., *U. novo-guinensis*). La caliptra, que salvo excepciones (*U. perichaetialis*) cubre ampliamente la cápsula inmadura, es más o menos campanulada y variablemente pelosa, aunque algunas veces glabrescente (p. ej., *U. magellanica*) o completamente glabra (*U. glabella*, *U. macrocalycina*, *U. ventricosa*); en *U. calvescens* hay poblaciones con escasos pelos en la caliptra, pero en otras resultan abundantes. Es además plegada, normalmente con papilas en los pliegues, más o menos lobada en la base, que, ocasionalmente, es también escariosa. Los pelos de la caliptra son variablemente multiseriados, cilíndricos, formados por 1-6 filas de células de paredes gruesas y más o menos papilosas.

Los esporófitos aparecen en el ápice de las ramas, aunque su posición es a veces pseudolateral. La seta tiene una longitud muy variable, en general entre 1,5 y 5(6) mm, por lo que suele sobrepasar ampliamente los filidios periqueciales, pero puede resultar muy corta, de menos de 1 mm (p. ej., *U. perbreviseta*) o incluso de solo 0,3 mm en el caso más extremo (*U. perichaetialis*); las más largas alcanzan los 8 mm (*U. laticiliata*, *U. bruchii*) e, incluso, los 10 mm (*U. obtusiuscula*). En relación con ello, la cápsula es habitualmente exerta o largamente exerta, más raramente ligeramente exerta o emergente, como en el caso de *U. eurystoma*, *U. perbreviseta* y *U. yakushimensis*; tan solo en *U.*

perichaetialis es completamente inmersa. Su coloración es variable y, con frecuencia, cambia con la edad. Las cápsulas normalmente se estrechan progresivamente hacia la seta a través de un largo cuello y solo excepcionalmente lo hacen de forma brusca, como *U. angustilimbata* (Vitt 2014). Algunas veces el cuello resulta muy ancho (p. ej., *U. billbuckii*, *U. eurystoma*, *U. gigantospora*, *U. yakushimensis*), y en casos como *U. perbreviseta*, también muy corto. En cuanto a la urna, es la estructura más variable. Cuando está llena y en estado seco, suele ser más o menos oblonga, cilíndrica o elipsoidal y, con menos frecuencia, de corta a largamente ovoide o urceolada (*U. curvifolia*); más raramente resulta piriforme (*U. coarctata*) o globosa (*U. gigantospora*, *U. yakushimensis*). En estado seco y cuando está vacía puede ser aproximadamente obloide, cilíndrica, obcónica, así como larga o cortamente ovoide o cupuliforme (*U. eurystoma*); puede también quedar fruncida en la boca dando lugar a morfologías más o menos fusiformes o elipsoidales (*U. bruchii*, *U. delicata*, *U. gymnostoma*, *U. streptodon*) o bien piriformes (*U. coarctata*). Cuando la urna se constriñe bajo la boca se obtienen formas urceoladas (p. ej., *U. cr**ispa*, *U. japonica*). Ocho costillas, de diferente longitud y grosor según las especies, recorren normalmente la urna desde la boca, alcanzando comúnmente el cuello. Pueden ser más o menos prominentes –a veces lo son levemente– y pueden quedar muy próximas entre sí o netamente separadas por espacios intercostales o surcos más o menos anchos. Cada una de las 8 bandas exoteciales que dan origen a las costillas está constituida por (1-)2-7(8) columnas de células diferenciadas. Éstas son normalmente rectangulares u oblongas y en menor medida cuadradas u oblatas, aunque estas últimas predominan en algunas especies, como en *U. calvescens*. Con respecto a las células exoteciales normales, las de las bandas desarrollan paredes más gruesas, especialmente las longitudinales, pueden estar diferencialmente coloreadas o ser concoloras y, a menudo, tienen mayor tamaño. Pueden estar diferenciadas a todo lo largo de la urna o en parte de ella y en algunas especies quedan limitadas a la zona distal de ésta. Mientras que en muchas especies se originan desde la misma boca de la cápsula (p. ej., *Ulot* *bruchii*, *U. macrospora*), en otras quedan separadas de ésta por un anillo de células netamente más pequeñas, cortas y más o menos anchas (p. ej., *U. curvifolia*, *U. ecklonii*, *U. macrocalycina*). Los representantes del género son faneróporos y los estomas se localizan generalmente en la base de la urna y a menudo se adentran más o menos por el cuello; más raramente, se sitúan en la parte media (*Ulot* *megalospora*) o alta de la urna (ejemplos: *U. cochleata*, *U. fuegiana*, *U. gymnostoma* o *U. streptodon*).

El perístoma es un órgano de gran interés taxonómico en *Ulot* por su variabilidad interespecífica. Es doble, con exóstoma y endóstoma, en la mayoría de los casos, aunque a veces puede no parecerlo por la reducción extrema del endóstoma (*U. drummondii*). Pocas veces, está verdaderamente limitado al exóstoma, por lo que resulta simple (p. ej., *U. yakushimensis*) y solo de

forma extraordinaria se encuentran especies gimnóstomas, es decir, con cápsulas completamente carentes de perístoma (*U. gymnostoma*, *U. rhytiore*). El exóstoma está formado por 8 pares de dientes, que pueden dividirse en 16 dientes con mayor o menor facilidad. Los pares son más larga o más cortamente triangulares y, ocasionalmente, pueden ser muy pequeños (*U. coarctata*). Los dientes son más o menos persistentes, o bien frágiles y fácilmente caducos en algunas especies. Su coloración varía desde un blanco o amarillo pálido hasta un anaranjado, aunque pueden adquirir coloraciones más oscuras, generalmente solo en las bases y con el tiempo; rara vez son translúcidos (*U. curvifolia*, *U. yunnanensis*). En seco, los dientes suelen quedar reflejos, pero en algunas especies permanecen erectos o patentes (*U. curvifolia*, *U. drummondii*, *U. yakushimensis*, *U. yunnanensis*).

La superficie externa del exóstoma –procedente de la capa externa del perístoma, en inglés *outer peristome layer* (OPL)– se encuentra, por lo general, variable y densamente ornamentada con diferentes combinaciones de papilas, estrías, crestas y retículos. La superficie interna del mismo –procedente de la capa media del perístoma, o *principal peristome layer* (PPL)– generalmente es hialina y lisa o está ligera y suavemente ornamentada. Aunque en la literatura rara vez se menciona, un próstoma está presente con frecuencia. Se trata de una estructura exostomial no esencial que procede de las paredes exteriores de la capa externa del perístoma (OPL), y que persiste adosada a la superficie externa de los dientes. El próstoma, cuando está presente, aparece variablemente desarrollado y puede observarse como restos basales o fragmentos repartidos a lo largo de los dientes o más o menos extensivo, hasta alcanzar las partes distales de los mismos.

Por su parte, el endóstoma aparece formado, en la mayoría de los casos, por 8 segmentos que quedan en posición alterna con los pares de dientes del exóstoma, pero puede llegar a observarse hasta 16 segmentos (p. ej., *U. longifolia*, *U. macrospora*, *U. membranata*), gracias a la aparición de los llamados segmentos intermediarios, que se sitúan enfrentados a la mitad de los pares de dientes; estos intermediarios pueden ser idénticos a los principales (los que alternan con los pares de dientes) o de longitudes menores como en *U. lutea* (Sainsbury 1955), desde 2/3-1/3 de longitud del exóstoma a meros esbozos. Los segmentos endostomiales están totalmente ausentes o son vestigiales en algunas *Ulotae* (*U. coarctata*, *U. drummondii*, *U. streptodon*, *U. yakushimensis*). En las distintas especies son lanceolados, lineares, triangulares, subulados o filiformes. En seco, quedan de incurvos a más o menos erectos, aunque a veces (los más delicados) aparecen reflejos. Pueden ser uniseriados, biseriados o irregularmente biseriados y relativamente robustos y persistentes o más o menos frágiles y caedizos. La cara externa de los segmentos endostomiales –que también procede de la PPL–, normalmente es

hialina, lisa o tenuemente ornamentada, mientras que la cara interna –procedente de la capa interna del perístoma o *inner peristome layer* (IPL)– suele aparecer ornamentada por papilas, líneas o retículos variablemente prominentes.

En las cápsulas, el opérculo puede ser de plano a convexo, cónico o cuadrangular, con un pico variablemente desarrollado, generalmente rostrado. Puede ser uniformemente coloreado, generalmente pardo o amarillento, o presentar un anillo basal diferenciado teñido de naranja o rojo (*U. curvifolia*, *U. drummondii*, *U. macrospora*, *U. megalospora*, *U. membranata*, *U. gigantospora*, *U. rehmannii*). Las esporas están ornamentadas y suelen ser papilosas o más o menos verrucosas, muy raramente son casi lisas. En la mayor parte de los casos son unicelulares, las más pequeñas en el rango de 15-20 μm de diámetro (p. ej., *U. hutchinsiae*, *U. longifolia*), las de tamaños intermedios están entre 20 y 27 μm (es el caso de la mayoría de las especies del hemisferio norte, como *U. crista*, *U. calvescens*, *U. coarctata*, *U. bruchii*, *U. japonica*), mientras que las que podemos considerar grandes alcanzan 35 o 40 μm , caso de muchas especies del hemisferio sur (*U. cochleata*, *U. lutea*, *U. macrocalycina*, *U. viridis*) y algunas del hemisferio norte (p. ej., *U. macrospora*, *U. obtusiuscula*, *U. reptans*); excepcionalmente presentan tamaños muy grandes, de hasta 50 o 60 μm (*U. angustilimbata*, *U. glabella*, *U. magellanica*, *U. megalospora*). Algunas especies de diferentes áreas en torno al océano Pacífico desarrollan esporas pluricelulares (*U. billbuckii*, *U. gigantospora*, *U. larrainii*, *U. membranata*, *U. novo-guinensis*, *U. streptodon*, *U. yakushimensis*, *U. yunnanensis*). Estas esporas se generan como consecuencia de una germinación endospórica y precoz (dentro de la cápsula), y aunque la pared esporal no se rompe, se estira, de forma que adquieren tamaños muy grandes: entre 70 μm las más pequeñas (*U. membranata*, *U. yakushimensis*) y 160 μm las mayores (*U. streptodon*).

Ecología, distribución y diversidad del género

El género *Ulota* comprende musgos esencialmente epífitos, que crecen sobre ramillas, ramas o troncos de una gran variedad de árboles y arbustos. Solo algunas especies crecen preferentemente sobre rocas (*U. curvifolia*, *U. hutchinsiae*) y varias de las de vida epifítica pueden desarrollarse ocasional o más frecuentemente en comunidades saxícolas (p. ej., *U. phyllantha*). También las rupícolas pueden colonizar a veces las cortezas de diversos forófitos.

La mayor parte de las especies viven en ambientes templados y templado-fríos, especialmente en el ámbito de los bosques caducifolios y aciculifolios. Abundan bajo climas oceánicos (de hiperoceánicos a suboceánicos) y es en algunas de las zonas más lluviosas del planeta donde mayor

número de especies de *Ulota* se ha constatado (Malta 1932; Ignatov & Ochyra 1994; Albertos *et al.* 2008). Sin embargo, también existen algunos núcleos en el interior de los continentes septentrionales que albergan cierto número de especies (Ignatov & Ochyra 1994). En la franja tropical resultan infrecuentes y quedan limitadas a bosques de niebla de algunas altas montañas. Estas especies aparecen generalmente en el piso subalpino por encima de los 3000 m, especialmente en bosques de densidad moderada o baja, lo que favorece un aumento en importancia de los musgos epífitos (Frahm 1991; Rafiqpoor & Nieder 2006). Es el caso de las especies que crecen en diversas montañas del sureste asiático: *Ulota splendida*, *U. angusti-limbata*, *U. novo-guinensis* y *U. rubella* en Nueva Guinea, *U. hattorii* en Borneo y *U. morrisonensis* en Taiwán (Noguchi 1937; Bartram 1942, 1945; Iwatsuki 1969; Vitt *et al.* 1993). En Centroamérica aparece *U. rhythiore*, la única hallada en las altas montañas tropicales del Nuevo Mundo (Albertos *et al.* 2008).

En cuanto a su diversidad, *Index Muscorum* (Van der Wijk, Margadant & Florschütz 1969) reconocía 74 taxones, 14 de ellos infraespecíficos. Enfoques más sintéticos han estimado el número de especies aceptadas en unas 60 (Crosby *et al.* 2000; Cortini Pedrotti & Lara 2001; Albertos *et al.* 2008; Caparrós *et al.* 2011). En la actualidad, Garilleti, Mazimpaka & Lara (2015) cifran el número de *Ulotae* en 69, dos de ellas variedades (Tabla 1.1). Este número se debe al hallazgo y descripción en los últimos años de varias nuevas especies, a la transferencia de especies desde otros géneros próximos a *Ulota* y a la consideración –puesto que los estudios hasta ahora realizados en nuestro equipo de investigación parecen avalarlo– de algunas especies que distintas floras regionales reconocen como diferentes.

El género *Ulot* en la Península Ibérica y una nueva visión del complejo de *U. cr*ispa

Tabla 1.1 Relación de taxones reconocidos dentro del género *Ulot* Mohr, según Garilleti, Mazimpaka & Lara (2015), con la indicación de su distribución según se muestra en la Figura 1.2

Taxones	Núcleos con presencia
<i>U. angusti-limbata</i> E.B. Bartram	m
<i>U. angustissima</i> Müller Hal.	n
<i>U. aurantiaca</i> Dusén ex Malta	n
<i>U. barclayi</i> Mitt.	a
<i>U. bellii</i> Malta	r
<i>U. billbuckii</i> Garilleti, Mazimpaka & F. Lara	n
<i>U. breviseta</i> Malta	r
<i>U. bruchii</i> Hornsch.	d
<i>U. calvescens</i> Wilson	d
<i>U. carinata</i> Mitt.	n
<i>U. cervina</i> Hoe & H.A. Crum	i
<i>U. coarctata</i> (P. Beauv.) Hammar	c, d
<i>U. cochleata</i> Venturi	r
<i>U. cr</i> ispa (Hedw.) Brid.	c, d, f, g, h
<i>U. crispula</i> Bruch	d
<i>U. curvifolia</i> (Wahlenb.) Lilj.	a, b, c, d, e, f, g
<i>U. delicata</i> Q.-H. Wang & Y. Jia	h
<i>U. dixonii</i> Malta	r
<i>U. drummondii</i> (Hook. & Grev.) Brid.	a, c, d, g
<i>U. ecklonii</i> (Hornsch. A. Jaeger	o
<i>U. eurystoma</i> Nog.	g
<i>U. fernandeziana</i> Malta	n
<i>U. fuegiana</i> Mitt.	n
<i>U. fulva</i> Brid.	p
<i>U. germana</i> (Mont.) Mitt.	n
<i>U. gigantospora</i> F. Lara, Caparrós & Garilleti	h
<i>U. glabella</i> Mitt.	n
<i>U. gymnostoma</i> Guo, Enroth & Virtanen	h
<i>U. hutchinsiae</i> var. <i>hutchinsiae</i> (Sm.) Hammar	a, c, d, f, g
<i>U. hutchinsiae</i> var. <i>rufescens</i> (E. Britton) Dixon	c
<i>U. japonica</i> (Sull. & Lesq.) Mitt.	g
<i>U. larrainii</i> Garilleti, Mazimpaka & F. Lara	n
<i>U. laticiliata</i> Malta	r
<i>U. latisegmenta</i> Q.-H. Wang & Y. Jia	h
<i>U. lativentrosa</i> Müll. Hal. ex Malta	n
<i>U. longifolia</i> Dixon & Sakurai	g

Taxones	Núcleos con presencia
<i>U. lutea</i> var. <i>lutea</i> (Hook. f. & Wilson) Mitt.	r
<i>U. lutea</i> var. <i>robusta</i> Dixon ex Malta	r
<i>U. luteola</i> (Hook. f. & Wilson) Mitt.	n
<i>U. macrocalycina</i> Mitt.	n
<i>U. macrodontia</i> Dusén ex Malta	n
<i>U. macrospora</i> Baur & Warnst.	d
<i>U. magellanica</i> (Mont.) A. Jaeger	n
<i>U. megalospora</i> Venturi	a, g
<i>U. membranata</i> Malta	r
<i>U. morrisonensis</i> Horik.	g, h
<i>U. novae-seelandiae</i> Sainsbury	r
<i>U. novo-guinensis</i> Bartram	m
<i>U. obtusiuscula</i> Müll. Hal. & Kindb.	a
<i>U. perbreviseta</i> Dixon & Sakurai	g
<i>U. perichaetialis</i> (Sainsbury) Goffinet	r
<i>U. phyllantha</i> Brid.	a, c, d, g, n, r
<i>U. phyllanthoides</i> (Müll. Hal.) Kindb.	q
<i>U. pusilla</i> Malta	n
<i>U. pycnophylla</i> Dusén ex Malta	n
<i>U. pygmaeothecia</i> (Müll. Hal.) Kindb.	n, r
<i>U. rehmannii</i> Jur.	d, f, g
<i>U. reptans</i> Mitt.	g
<i>U. rhytiore</i> (B.H. Allen) F. Lara, Garilleti, Albertos & Mazimpaka	j
<i>U. robusta</i> Mitt.	h
<i>U. rubella</i> E.B. Bartram	m
<i>U. rufula</i> (Mitt.) A. Jaeger	n, r
<i>U. schmidii</i> (Müll. Hal.) Mitt.	k
<i>U. splendida</i> E.B. Bartram	l, m
<i>U. streptodon</i> Garilleti, Mazimpaka & F. Lara	n
<i>U. ventricosa</i> (Müll. Hal.) Malta	n
<i>U. viridis</i> Venturi	r
<i>U. yakushimensis</i> Z. Iwatsuki	h
<i>U. yunnanensis</i> F. Lara, Caparrós & Garilleti	h

La distribución mundial del género es fundamentalmente bipolar. Se encuentra en varias áreas disyuntas con un reparto de la diversidad muy desigual (Garilleti, Mazimpaka & Lara 2015). Los núcleos con mayor diversidad de especies son 7: cuatro repartidos por el hemisferio norte y tres por el hemisferio sur (Figura 1.2). Todos ellos contienen un mínimo de 7 especies. En el hemisferio norte existen dos núcleos norteamericanos, correspondientes a las franjas oeste y este del subcontinente, un núcleo europeo, que alcanza hasta el occidente de Rusia y se extiende hasta las zonas adyacentes de Asia menor, y dos núcleos asiáticos, uno correspondiente al extremo noreste de Asia y otro a China subtropical y áreas aledañas. En el hemisferio sur existe un núcleo en Sudamérica y otro en el extremo sureste de Australia y Nueva Zelanda. Otras áreas, menos importantes en cuanto al número de especies, son los montes Altái y sus alrededores, que al igual que Papúa-Nueva Guinea albergan 4 especies cada una. Por último, hay que reseñar las áreas que albergan una única especie. Es el caso de la región de Hawái, El Salvador en Centroamérica, Madagascar, la Península del Cabo, las islas Kerguelen, Borneo y el extremo suroeste de la Península del Indostán, cada una de las cuales es refugio de especies tropicales, en su mayoría endémicas de áreas muy limitadas. Finalmente, *Ulota curvifolia* se extiende en solitario por las extensas áreas septentrionales de Norteamérica y Eurasia.

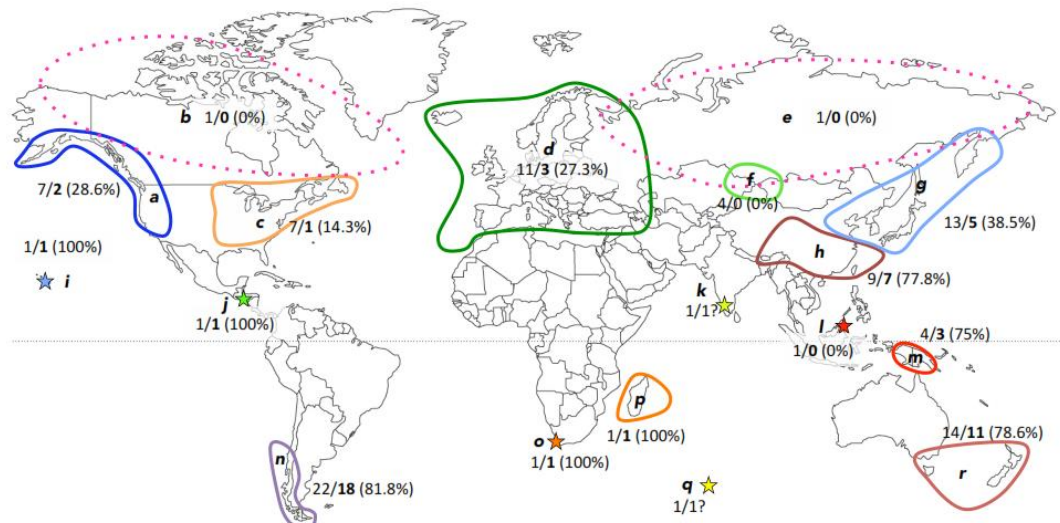


Figura 1.2 Núcleos de presencia y diversidad del género *Ulota*. Las cifras muestran el número total de especies/número de endemismos (porcentaje de endemismos) de cada núcleo. Las estrellas corresponden a zonas con una sola especie, que pueden ser endemismos locales. **a**: oeste de Norteamérica, **b**: territorios septentrionales de Norteamérica, **c**: este de Norteamérica, **d**: Europa y alrededores, **e**: territorios septentrionales de Eurasia, **f**: Altái y áreas próximas de Asia central, **g**: noreste de Asia, **h**: China subtropical y alrededores, **i**: islas Hawái, **j**: América Central, **k**: suroeste de India, **l**: Borneo, **m**: Papúa-New Guinea, **n**: sur de Sudamérica, **o**: Península del Cabo en Sudáfrica, **p**: región de Madagascar, **q**: isla Kerguelen, **r**: sur de Australasia. Tomado de Garilleti, Mazimpaka & Lara (2015).

Con los datos que se conocen hasta el momento, el hemisferio sur es algo más rico en número de especies de *Ulota* (Garilleti, Mazimpaka & Lara 2015). De los siete núcleos de diversidad principales, el área que engloba un mayor número de taxones es Sudamérica, seguida muy de cerca por la región australásica. En el hemisferio norte, el noreste de Asia es el más diverso para el género *Ulota*.

Problemática en torno al género *Ulota* en Europa

La familia Orthotrichaceae es una de las más diversas entre los musgos, pero *Ulota* es, en este sentido, un género modesto. Sin embargo, se trata de un grupo complicado en el que existen, a lo largo de su distribución mundial, diversos complejos de especies, morfológicamente muy próximas, que históricamente no han sido resueltos satisfactoriamente. Aunque para el hemisferio sur se dispone de dos antiguas y magníficas revisiones taxonómicas de ámbito regional (Malta 1927, 1932), en el norte se carece de obras comparables, aunque hay diferentes floras que cubren distintas áreas y que tratan mejor o peor el grupo (Iwatsuki 1959; Ignatov & Ochyra 1994; Lewinsky-Haapasaari 1998; Vitt 2014). La única síntesis continental, enfocada a Asia (Wang & Jia 2012), adolece de una falta de análisis morfológico crítico para la mayoría de las especies.

En definitiva, todavía no se tiene una visión conjunta del género y, como consecuencia, numerosas especies permanecen poco definidas. Esta vaga delimitación se traslada a las claves, de forma que la identificación se basa, a menudo, en pocos caracteres. Además, los caracteres taxonómicos seleccionados no siempre son suficientemente informativos, cuando no poco adecuados para su utilización en solitario o escasamente apoyada, por ser compartidos por más de una especie. El resultado es una larga historia de confusiones en la identificación de muchos de los taxones de este género.

La brioflora europea ha sido la más estudiada a lo largo de la historia y hoy se conoce ampliamente, en especial en lo que respecta a los territorios británicos y escandinavos y a diversas áreas centroeuropeas. Pese a ello, los datos sobre la distribución de las especies de *Ulota* en el continente son ciertamente incompletos. Para grandes áreas, los materiales disponibles en los herbarios son antiguos y, en gran medida, proceden repetidamente de un número limitado de localidades, entre las que son escasas las obtenidas en muestreos recientes. Hay, pues, un importante sesgo de la información desde el punto de vista biogeográfico.

Menos importantes son, aparentemente, los problemas taxonómicos del género en el continente, para el que hasta hace poco se reconocía un total de 10 especies (Hill *et al.* 2006): *Ulot* *bruchii*, *U. calvescens*, *U. coarctata*, *U. crispa*, *U. curvifolia*, *U. drummondii*, *U. hutchinsiae*, *U. macrospora*, *U. phyllantha* y *U. rehmannii*. La mayor parte de estas especies quedan bien delimitadas, son bien comprendidas y conocidas y su identificación no ha tenido grandes dificultades. Sin embargo, aún persisten algunos problemas de consideración.

Un buen ejemplo lo constituye la circunscripción de *Ulot* *macrospora*. La especie fue descrita originalmente por Warnstorf y Baur (Baur 1893), a mediados del siglo XX fue designada como subespecie de *U. rehmannii* (Podpěra 1954) y a finales, sinonimizada dentro de esta última (Corley & Hill 1981). Unos años más tarde, Pierrot (1988) retomó el conflicto y devolvió a *U. macrospora* el estatus de especie. Este autor argumentaba que *U. macrospora* presenta más similitudes con *U. bruchii* que con *U. rehmannii*. Cerca de una década después, Boudier & Pierrot (1996) y Sauer (1998) realizaron sendas comparativas de estas tres especies y obtuvieron caracteres morfológicos distintivos para todas ellas.

Aunque estos estudios mejoraron notablemente el conocimiento del género en Europa, tanto *U. macrospora* como *U. rehmannii* siguen siendo especies poco conocidas, no tanto por su dificultad taxonómica como por su rareza (Ahrens 2004; Schnyder 2004; Maslovski 2005; Luth 2009; Ros *et al.* 2013). *Ulot* *macrospora* es un endemismo centroeuropeo (Boudier & Pierrot 1996), con escasas y pequeñas poblaciones conocidas. El área de distribución de *U. rehmannii* es más extensa, pues se extiende a diversas localidades de Asia. Sin embargo, es una especie escasa en casi toda su área euroasiática, con excepción de algunas localidades del NE de Turquía y de las Montañas del Altái (Ignatov & Ochyra 1994; Lara *et al.* 2010).

Pero, sin duda, la especie en torno a la que gira buena parte de la problemática taxonómica del género en Europa es *Ulot* *crispa*. Tanto *U. macrospora* como *U. rehmannii*, como buena parte del resto de las especies presentes en Europa se han confundido en algún momento con esta otra. Ello se debe, en parte, a la amplia área de distribución de *U. crispa*, que solapa con la de muchas otras especies europeas. *Ulot* *crispa* parece estar presente, de forma discontinua, en gran parte del Holártico, desde la costa este de Norte América y Europa hasta las zonas templadas de Asia y Japón (Iwatsuki 1959; Noguchi & Iwatsuki 1989; Ignatov & Ochyra 1994; Sotiaux & Vanderpoorten 2001; Smith 2004;

Hallingbäck, Hedenäs & Weibull 2006; Ignatov *et al.* 2006; Papp 2008; Sabovljević *et al.* 2008; Lara *et al.* 2010; Jia, He & Guo 2011, Ros *et al.* 2013). Incluso se ha especulado sobre su presencia en Hawái y el hemisferio sur al sinonimizar varios taxones del entorno del Pacífico (Wang & Jia 2012).

Ulota crispa ha sido repetidamente estudiada por diferentes autores que, a lo largo de más de dos siglos, han propuesto diversas soluciones taxonómicas, aunque la solución aceptada en los últimos tiempos es que se trata de un solo taxón con elevada variabilidad morfológica. El elevado número de sinónimos con que cuenta (Van der Wijk, Margadant & Florschütz 1969; Wang & Jia 2012) indica que es una de las especies que han suscitado más curiosidad dentro del género. En Europa, las especies más frecuentemente confundidas con *U. crispa* (Atherton, Bosanquet & Llawley 2010) son *U. calvescens* – extendida por los territorios atlánticos, incluida la Macaronesia (Sérgio 1990; Smith 2004)– y *U. bruchii*, un endemismo europeo (Cortini Pedrotti & Lara 2001; Smith 2004). Ambas especies pueden convivir con *U. crispa* a todo lo largo de sus respectivas áreas de distribución y su distinción puede ser difícil tanto en el campo como en el laboratorio.

En lo relativo a *Ulota calvescens*, tradicionalmente ha sido identificada de forma efectiva gracias a algunos caracteres gametofíticos exclusivos. Se trata, fundamentalmente, de la diferenciación en los filidios de una fila de células submarginales que, desde la base, se adentran profundamente en la lámina, así como de pliegues en las bases a ambos lados del nervio (Smith 2004; Casas *et al.* 2006, Frey *et al.* 2006). Sin embargo, los ejemplares en los que estos caracteres son menos conspicuos o que aparecen entremezclados con *U. crispa* suelen pasar desapercibidos, lo cual puede ser trascendental en territorios donde se considera una especie escasa, como sucede en la Península Ibérica. Uno de los retos que se debe acometer es la búsqueda de nuevos caracteres diferenciales, centrados especialmente en el esporófito.

En cuanto a *Ulota bruchii*, aunque su distinción de *U. crispa* ha sido problemática, hoy día está ampliamente resuelta. Esta especie fue descrita en 1827, pero no es hasta mucho después cuando Smith & Hill (1975) propusieron combinarla con rango de variedad: *Ulota crispa* var. *norvegica* (Gronv.) Smith & Hill. Poco más tarde, ambas especies se consideraron completamente conspecíficas, quedando *U. bruchii* en la sinonimia de *U. crispa* (Corley & Hill 1981). Tradicionalmente, *U. bruchii* había sido separada de *U. crispa* por sus filidios menos crespos y su cápsula estrechada hacia la boca. Sin embargo, estos caracteres dejaban un número alto de muestras intermedias sin clasificar. Las diferencias

encontradas en caracteres esporofíticos por Rosman-Hartog & Touw (1987) y más tarde por Garilleti *et al.* (2000) permitieron separar con seguridad ambos taxones, que en adelante han sido considerados especies netamente independientes (Hill *et al.* 2006).

Al margen de las dos especies comentadas, en el seno de *Ulot cr* se han conocido a lo largo del tiempo dos extremos morfológicos principales. En síntesis, las formas con esporófitos más grandes y filidios muy crespos eran atribuidas a *U. cr* (Bridel 1818), mientras que las de esporófitos más pequeños y de filidios menos crespos, fueron definidas por Bruch (Bridel 1827) como *U. crispula*. Además, existía un conjunto de formas con caracteres compartidos o intermedios, que Schimper (1876) recogió bajo el nombre de *Ulot intermedia*. En el último siglo, Smith & Hill (1975), y, más recientemente, Rosman-Hartog & Touw (1987), llegaron a la conclusión de que esta abundancia de formas intermedias entre *U. cr* y *U. crispula* hacían difícil e inestable la circunscripción taxonómica de los diferentes morfotipos y propusieron aceptar toda la diversidad morfológica como correspondiente a una misma especie. Los trabajos de estos últimos autores terminaron de asentar y generalizar un concepto sintético para *U. cr*, que podría culminar una larga historia de desacuerdos (cf. Capítulo 5). Y, precisamente, es esa variabilidad intraespecífica tan amplia la que sigue incomodando a algunos briólogos y la que ha servido en gran medida de inspiración para esta memoria de tesis.

Planteamiento y objetivos de la presente memoria

Como se ha expuesto anteriormente, los principales problemas para identificar las especies que carecen de llamativas características distintivas están ligados a una falta de visión de conjunto del género *Ulot*, así como a la deficiente definición y delimitación de los caracteres más informativos. De esta forma, para poder clarificar –y quizás resolver– los principales conflictos taxonómicos del género, parece imprescindible reevaluar los caracteres diagnósticos empleados hasta el momento. Por esta razón, uno de los principales esfuerzos en el proceso de realización de esta tesis doctoral se ha dirigido al análisis de los caracteres morfológicos utilizados y de los potencialmente utilizables en la taxonomía del género. Aunque está fuera del alcance de este trabajo el conseguir una síntesis mundial, se ha puesto especial interés en el estudio de un amplio número de especies de *Ulot* procedentes de todo el mundo, evaluando la validez de numerosos caracteres en los especímenes examinados. Se ha prestado especial atención a los caracteres tradicionales empleados en la literatura clásica, pero también a otros más

recientes, empleados en distintas revisiones y trabajos regionales (p. ej., Malta 1927, 1932; Iwatsuki 1959; Crum & Anderson 1981; Ignatov & Ochyra 1994). De igual manera se han buscado y evaluado nuevos caracteres, en buena medida al analizar la efectividad de rasgos que en *Orthotrichum* –el género más afín a *Ulota*– han permitido obtener buenos resultados en las últimas décadas (Lewinsky 1993; Lara *et al.* 2009).

Este análisis de caracteres ha sido aplicado al estudio y definición de los representantes ibéricos del género, plasmado en el Capítulo 4. Posteriormente ha servido para reevaluar profundamente la diversidad morfológica en el seno del complejo de *Ulota crispa*, con el fin de encontrar una solución taxonómica bien asentada para el mismo. El entendimiento de este grupo es crucial para comprender una buena parte de otras especies, no solo europeas, sino holárticas e, incluso, australes y, por tanto, crucial en la concepción global del género. Comprender y delimitar la variabilidad morfológica de *U. crispa* es, por tanto, una cuestión estratégica, que permitirá no solo resolver la identidad de una especie o grupo de especies con importancia en la brioflora y la vegetación epifítica de diversas áreas mundiales, si no también poner las bases para esclarecer sus relaciones con el resto de las formas similares, lo que permitiría la resolución de un buen número de conflictos taxonómicos. El estudio del complejo de *U. crispa* se ha abordado, por un lado, mediante el cuidadoso estudio de los tipos nomenclaturales de los taxones implicados (cf. Capítulo 5). Y, por otro lado y en paralelo, mediante un completo análisis de las características morfológicas de los representantes atribuibles a cada taxón del grupo en conflicto, para intentar alcanzar una hipótesis taxonómica que pudiera ser testada mediante análisis moleculares (cf. Capítulo 4).

Los tres capítulos centrales de esta tesis han sido redactados y estructurados para su publicación de forma que tienen la apariencia con la que vieron la luz (caso del Capítulo 3: Caparrós, Garilleti & Lara 2014), o con la que han sido preparados para enviarlos a publicar, de forma simultánea, en revistas de prestigio internacional (cf. capítulos 4 y 5).

Capítulo 2.

Objetivos

El **objetivo general** de los trabajos realizados en el marco de esta tesis doctoral es tratar de avanzar de una manera significativa en la taxonomía del género *Ulot*, asentando las bases para el estudio moderno de su diversidad. Esta ambiciosa empresa se ha abordado a través de los siguientes **objetivos específicos**:

- Alcanzar una amplia perspectiva de la diversidad morfológica del género, para evaluar la utilidad de los caracteres usualmente empleados, así como otros potencialmente utilizables, en la taxonomía de las Ulotae.
- Describir y delimitar morfológicamente las especies ibéricas de *Ulot* halladas hasta el momento, para facilitar el conocimiento de las mismas y su identificación en el marco del proyecto Flora Briofítica Ibérica.
- Entender el concepto que subyace a las diferentes propuestas taxonómicas que ha recibido el complejo de *Ulot crista* a lo largo de la historia y conseguir tipificar los diferentes taxones implicados.
- Analizar el conjunto de formas conocidas en la actualidad bajo el nombre específico de *Ulot crista* (complejo de *U. crista*) para tratar de esclarecer su complejidad desde la perspectiva de la taxonomía integrativa.
- Identificar los caracteres que verdaderamente definen y delimitan con precisión a la especie *Ulot crista s.s.*, para así permitir evaluar las formas y taxones que han sido atribuidas a esta especie fuera del ámbito europeo.

Capítulo 3.

Metodología

Material biológico estudiado

Para la realización de esta tesis doctoral se ha estudiado más de 1500 especímenes procedentes de todo el mundo. La mayor parte corresponde a muestras de diferentes zonas favorables para el género en el hemisferio norte, pero también se han examinado diversos especímenes de algunas áreas del hemisferio sur. La escasez de estudios y recolecciones en parte de Asia templada o la inaccesibilidad del material recolectado, caso de los materiales guardados en herbarios de China y Rusia, ha sido la causa de que se haya revisado un menor número de pliegos procedentes de estas regiones.

Los especímenes estudiados proceden de varias fuentes. Por un lado, se ha obtenido material en préstamo de diferentes herbarios públicos con interesantes colecciones de *Ulotia* de diferentes áreas mundiales: ALA (Fairbanks, Alaska), BCB (Barcelona), BP (Budapest), DUKE (Durham, Carolina del Norte), FCO (Oviedo), FH (Cambridge, Massachusetts), H (Helsinki), HIRO (Hiroshima), LISU (Lisboa), MA (Madrid, Real Jardín Botánico), MHA (Moscú), MO (San Luis, Misuri), MUB (Murcia), NICH (Nichinan), S (Estocolmo), TU (Tartu) VIT (Vitoria), y los herbarios personales de P. Boudier (Chartres) y D. Callaghan (Rainhill). Por otro lado, la autora ha realizado estancias de investigación para la revisión de los materiales conservados en algunos grandes herbarios de Europa y EE.UU.: BM (Londres), G (Ginebra) y NYBG (Nueva York).

Además, se ha contado con el material conservado en MAUAM (Madrid, Universidad Autónoma), cuya colección briológica está centrada en la familia Orthotrichaceae y es alimentada y mantenida por nuestro equipo de investigación. Durante el estudio, la colección ha sido enriquecida con los materiales de *Ulotia* procedentes de varias campañas de recolección llevadas a cabo ex profeso: norte de Turquía (2005), norte de la Península Ibérica (2009, 2010), costa pacífica norteamericana entre Oregón y el sur de Alaska (2011) y, finalmente, Japón (2012). Diversos colegas aportaron también algunos materiales de interés.

Caracteres taxonómicos

En este apartado se presentan los caracteres que consideramos con valor taxonómico para la identificación de especies de *Ulot*, seleccionados de entre el conjunto de las características del género según lo expuesto en la Introducción. Son los utilizados en los distintos análisis morfológicos realizados en el marco de esta tesis doctoral. En el estudio expuesto en el Capítulo 5, el profundo análisis morfológico llevado a cabo se ha complementado con análisis moleculares. La metodología molecular, por ser específica de tal estudio, queda expuesta únicamente en el mismo.

Para cada uno de los caracteres que se exponen a continuación, se ofrece una breve explicación que incluye su rango de variación o, en el caso de los caracteres cuantitativos, se detalla cómo se han tomado las medidas. Se indican por separado los caracteres gametofíticos y los esporofíticos, y, dentro de cada uno de estos apartados, se exponen primero los aspectos macroscópicos y, posteriormente, los caracteres microscópicos; en general se tratan los más obvios antes que los más sutiles y complejos. En los casos que lo requieren, se ofrece una explicación detallada o se complementa con dibujos ilustrativos.

Durante el proceso de realización de esta tesis doctoral se ha identificado como taxonómicamente útiles una serie de caracteres que no se habían empleado con anterioridad para la diferenciación de especies en el género. Dada la novedad de estos caracteres, se han explicado con algo más de profundidad. Todos ellos aparecen destacados con un asterisco (*).

Caracteres gametofíticos

Colonias

- *Hábito* – Las diferentes especies crecen formando bien almohadillas o bien céspedes, y pueden presentar crecimiento reptante o ascendente. El hábito reptante no siempre es evidente a simple vista y puede pasar desapercibido en los especímenes más compactos si no se examina de forma minuciosa la planta. Este examen permitirá ver, si los hay, los ejes rastreros o plagiótropos de los que surgen ramas más erguidas, típicos en este tipo de crecimiento.

El género *Ulota* en la Península Ibérica y una nueva visión del complejo de *U. crispa*

- *Altura y extensión de la almohadilla o césped* – Para cuantificar la altura de la colonia, se ha medido el pie de planta con la máxima longitud. Como parámetro de la extensión se ha considerado el diámetro mayor de las almohadillas o la distancia entre los extremos más alejados del césped.
- *Coloración de la almohadilla* – Son posibles distintas tonalidades de verde (lo más común en el género), pero ocasionalmente pueden predominar otras coloraciones (amarillento, rojizo, negruzco).

Filidios

Los filidios ofrecen multitud de caracteres taxonómicos, no solo relativos a su envergadura y forma, sino también a su disposición.

- *Disposición en seco* – Los filidios permanecen más o menos adosados o próximos a los caulidios y pueden adoptar posturas que van desde rectos a curvados, falcados en distintos grados, tortuosos o circinados y, algunas veces, adquieren aspectos sinuosos (Figura 3.1 a-f). Se indica también el aspecto más o menos crespo del conjunto. La disposición en húmedo no ofrece una variación significativa entre las especies.
- *Tamaño de los filidios* – Medidas de la longitud y el ancho de los mismos en posiciones fijas (Figura 3.1 g)

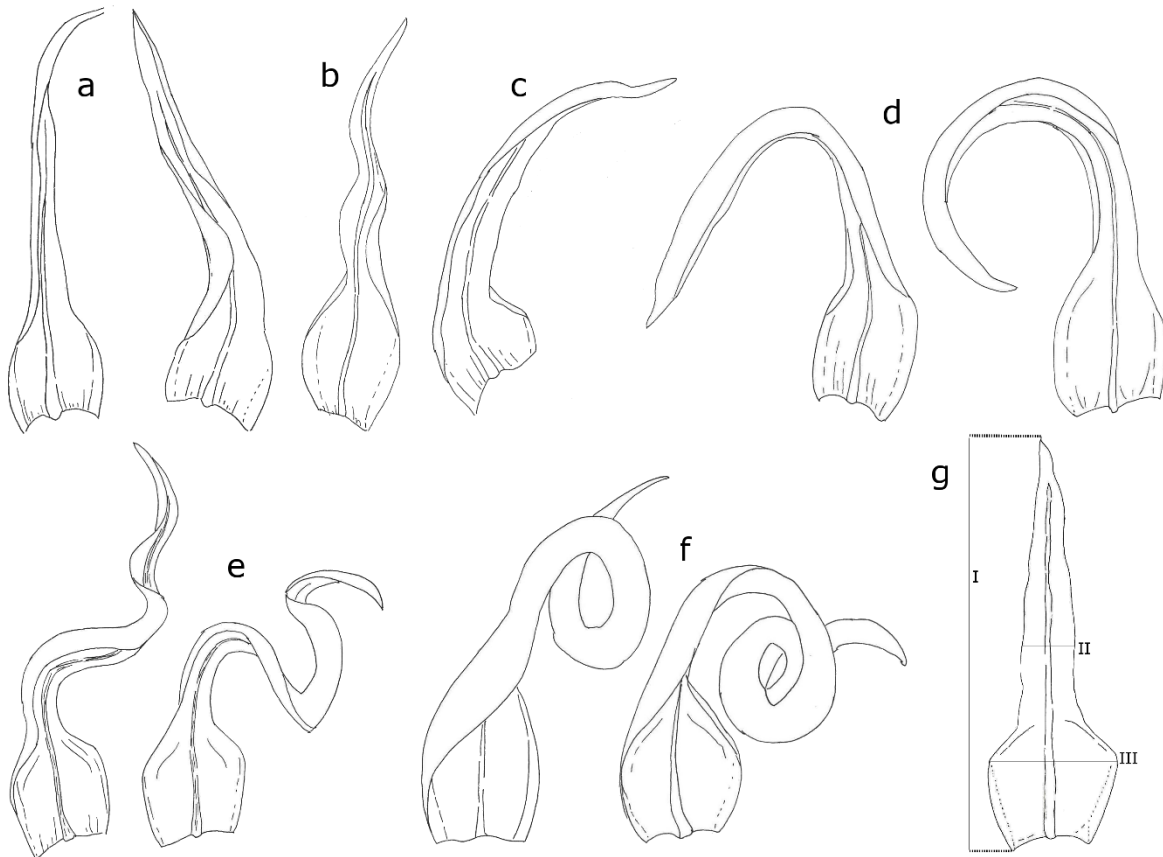


Figura 3.1 **Distintas disposiciones de los filidios en estado seco (a-f):** a) rectos, b) sinuosos; c), curvados, d) falcados o fuertemente falcados, e) tortuosos, f) circinados. **Medidas del filidio:** g) I. longitud del filidio, II. anchura de la lámina, III. anchura de la base (elaboración propia).

- *Base filidiar* – La base de los filidios es, en *Ulot*, una estructura muy informativa debido a la variabilidad de su forma y areolación. Se examina su grado de concavidad, la brusquedad con que se estrecha hacia la lámina, su forma, las bandas de células hialinas marginales, la presencia o ausencia de pliegues longitudinales y la posible presencia de márgenes incurvos.
 - Grado de concavidad: se indica si es muy pronunciada o poco pronunciada o, más excepcionalmente, si la base no presenta concavidad alguna.
 - Estrechamiento hacia la lámina: se indica si las bases se estrechan hacia la lámina más o menos brusca o gradualmente (Figura 3.2 b, c).

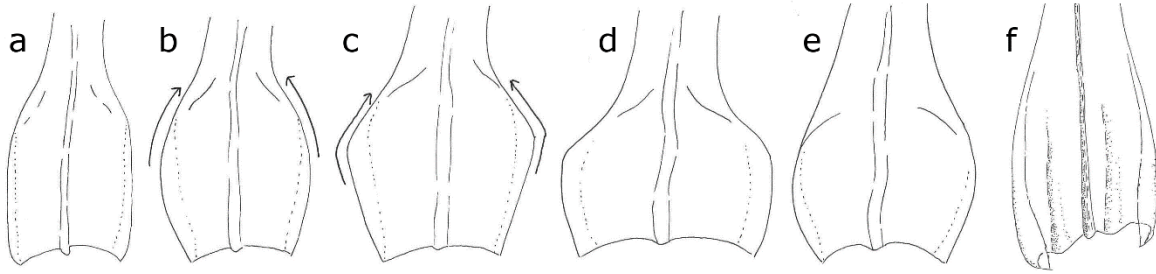


Figura 3.2 **Morfología y tipos de estrechamiento de las bases hacia la lámina (a-e):** a) base oblonga, b) base elipsoidal con estrechamiento gradual hacia la lámina, c) base obovada con estrechamiento brusco hacia la lámina, d) base oblata, e) base redondeada. **Caracteres especiales de las bases de los filidios:** f) base poco diferenciada con presencia de pliegues longitudinales y márgenes incurvos (elaboración propia).

- Forma: las bases pueden ser más o menos largas y ensanchadas, de forma que su contorno resulta aproximadamente redondeado, oblongo, elíptico, obovado o, incluso, oblato (Figura 3.2 a-e).
- Pliegues longitudinales basales: en algunas especies existen pliegues en la base, a ambos lados del nervio. Su presencia es destacable (Figura 3.2 f).
- Bandas hialinas basales-marginales: la diferenciación en los márgenes de la base filidiar de hileras de células hialinas con paredes engrosadas es una característica del género *Ulot*. Las denominadas bandas corresponden al área hialina formada por el conjunto de hileras de cada margen y su anchura se estima en función del número de hileras que la componen (Figura 3.3). Para obtener este dato se tiene en cuenta tan solo las hileras constituidas por células hialinas subcuadradas o rectangulares que se diferencian bien de las coloreadas, alargadas, sinuosas y de lúmenes estrechos típicas de la zona media basal en los filidios de este género. Se descartan, si las hubiera, las filas de células con morfología intermedia entre ambos extremos; estas células suelen tener formas elipsoidales, no rectangulares, y pueden ser más o menos hialinas o coloreadas.

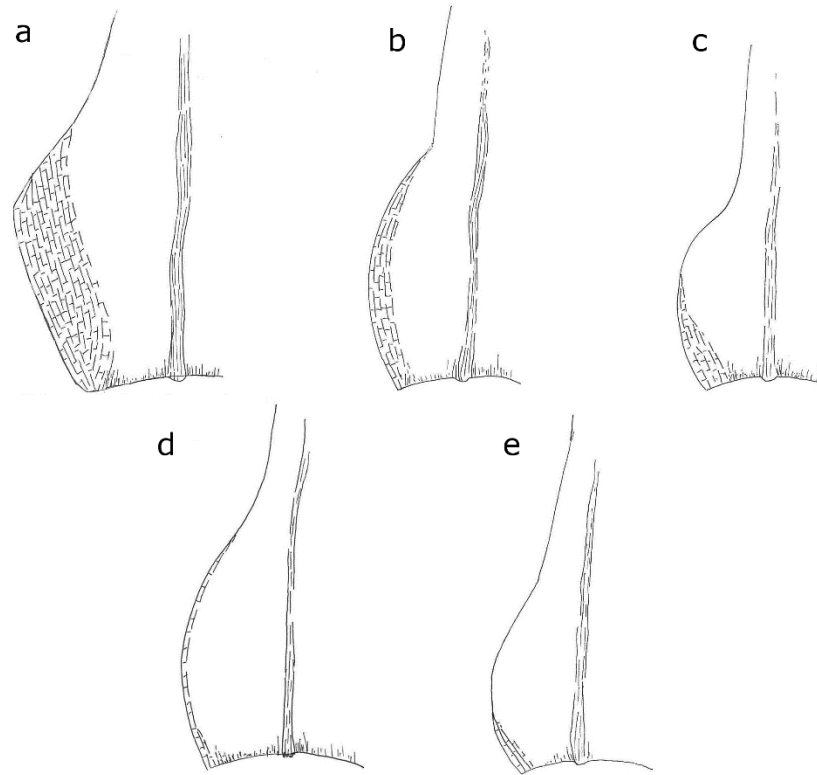


Figura 3.3 **Diversidad de anchuras y longitudes de las bandas hialinas basales marginales:** a) banda hialina ancha que asciende por todo el margen del filidio hasta alcanzar la lámina, b) banda hialina estrecha que asciende por todo el margen del filidio hasta alcanzar la lámina, c) banda hialina estrecha que no alcanza la lámina del filidio, d) banda hialina reducida a una o dos filas de células que ascienden por la base del filidio hasta la lámina, e) banda hialina estrecha reducida a la zona proximal de la base (elaboración propia).

- La longitud de las bandas también es variable y se indica en relación a lo que ascienden por la base del filidio. Pueden quedar reducidas a la zona proximal de la base o pueden recorrer los márgenes basales en mayor o menor medida hasta alcanzar la zona de estrechamiento en el limbo (Figura 3.3)
- Integridad de los márgenes: aunque los márgenes basales son predominantemente enteros, en algunos casos presentan pequeños dientes bigeminados o papilas.
- Márgenes incurvos (*): la mayor parte de las especies poseen filidios cuyas bases son de márgenes planos, pero en algunas otras los márgenes basales resultan incurvos, una característica diferencial que parece haber pasado desapercibida.

- *Lámina filidiar* – Los rasgos de la lámina suelen presentar menor utilidad taxonómica que los de la base. Sin embargo, algunas características excepcionales son específicas de determinados taxones y deben ser tenidas en cuenta.
 - Contorno de la lámina: para estudiar la morfología de los filidios hay que centrarse en los que han completado su desarrollo (generalmente situados en las partes altas de las ramas). En la mayoría de los casos, las láminas filidiales son de contorno más o menos estrecha o anchamente lanceolado, pero ocasionalmente resultan linear-lanceoladas o triangulares, los extremos de la variabilidad.
 - Papiloidad: se estudia el grado de papiloidad de las células, la prominencia de las papilas y la morfología de las mismas. En la práctica, la prominencia se considera relevante cuando es extraordinaria y la forma de las papilas cuando son bifurcadas o trifurcadas o presentan morfologías especiales. Estos rasgos se suelen observar mejor en filidios jóvenes y más o menos desarrollados; en los filidios viejos las papilas pueden estar erosionadas y en muestras antiguas de herbario pueden no observarse bien.
 - Bandas de células submarginales: la diferenciación de una estrecha banda de células alargadas que asciende desde la base por el limbo en paralelo al margen es un rasgo completamente excepcional y de gran valor diagnóstico (Figura 4.1 e).
 - Recurvatura de los márgenes: los márgenes de la lámina son planos o parcial e irregularmente recurvados y, solo por excepción, recurvados en casi toda su longitud.
 - Estratificación del margen: casi invariablemente el margen filidiar es uniestratificado, pero en raras ocasiones aparece irregularmente biestratificado, por lo que se deben realizar cortes transversales del limbo para la observación de este carácter.
- *Ápice filidiar* – La morfología del ápice del filidio presenta un patrón bastante constante en el género, aunque se puede observar cierta variabilidad en cada especie. Son de especial relevancia los casos menos típicos: con un corto acumen, largamente acuminados, o acabados en una fila de células más o menos larga e hialina.

Propágulos

La propagación vegetativa mediante yemas es excepcional en el género, característica de una sola especie.

Vagínula

La variabilidad relativa a la vagínula se centra fundamentalmente en la cantidad y constitución de los pelos que se originan en ella.

- *Grado de pilosidad de la vagínula* – Se constata si la vagínula es muy pelosa, posee pelos dispersos o es completamente glabra.
- *Constitución de los pelos vaginulares* – La variabilidad estriba en la longitud y la estructura de los pelos, que pueden ser uniseriados o parcialmente pluriseriados, y en la papiloidad de las células de los mismos, pero son relevantes en pocos casos. Extraordinariamente se encuentran pelos ramificados o escamosos, pero no se conoce la significación taxonómica de su presencia, que puede ser inconstante en las especies en que han sido advertidos.

Caliptra

- *Tamaño relativo de la caliptra* – las caliptras normalmente cubren completamente o en su mayor parte las cápsulas verdes casi maduras pero, extraordinariamente, puede ser una estructura muy corta, que cubre solo la parte superior de la cápsula. Este carácter es por tanto de gran valor diagnóstico aunque de relevancia muy restringida.
- *Grado de pilosidad de la caliptra* – Las caliptras son variable y, por lo común, abundantemente pelosas en el género. En algunas especies aparecen caliptras con escasos pelos (glabrescentes), pero diferentes poblaciones de las mismas pueden desarrollar caliptras pelosas. Muy pocos representantes de *Ulotia* tienen caliptras completamente glabras. Estos tres niveles de pilosidad han sido siempre constatados en las muestras analizadas aunque raramente han sido relevantes.

Caracteres esporofíticos

Esporófito

Interesa, especialmente, el tamaño y el grado de visibilidad del esporófito.

- *Longitud total del esporófito* – Se trata de la longitud conjunta de la seta y de la cápsula. La medida se ha tomado por encima de la vagínula y hasta la boca de la urna, puesto que el opérculo está ausente con frecuencia. En este género es un parámetro más fácilmente medible que las longitudes independientes de la seta y de la cápsula debido a la indefinición morfológica que suele observarse en la región correspondiente a la transición entre el cuello y la seta, pues a veces es muy larga. La longitud de los esporofitos es variable incluso dentro de la misma especie, pero cada una posee rangos y tendencias característicos.
- *Posición relativa de las cápsulas* – La considerable longitud de las setas en la mayor parte de los representantes del género determina el que las cápsulas queden habitualmente en posición exerta o muy exerta. Tan solo en escasas ocasiones la seta está completamente oculta por los filidios periqueciales o apenas sobresale de ellos, de forma que las cápsulas son escasamente exertas o emergentes; es extraordinario que todo el esporofito quede inmerso en el periquecio.

Cápsula

La cápsula ofrece multitud de caracteres de gran valor taxonómico. La dificultad para determinar, sin diseccionar la cápsula, el límite entre la urna y el cuello, debido a la amplitud habitual del mismo, hace que normalmente no nos refiramos a la urna, que sería la parte más informativa, sino a la cápsula en su conjunto (aunque, salvo que se explicita, no consideremos el opérculo).

- *Morfología general de la cápsula* – La forma de las cápsulas varía con el nivel de hidratación, su madurez y el contenido en esporas. Para poder compararlas es necesario establecer fases concretas para observar y constatar su forma. Una es la correspondiente a cápsulas maduras, llenas de esporas, deshidratadas, y, si es posible, aún con opérculo (Figura 3.4 a-g). La otra corresponde a cápsulas vacías de esporas y completamente deshidratadas (Figura 3.4 h-o).

Aunque siempre es mejor observar las cápsulas vacías producidas en el año de la recolección, cuando se carece de ellas no hay que descartar la observación las cápsulas viejas, ya que normalmente conservan la forma característica en la especie. La observación conjunta de ambas fases proporciona información de gran valor taxonómico. Las formas posibles de las cápsulas en cada uno de estos estadios son las expuestas en el Capítulo 1. Las cápsulas medio llenas de esporas o hidratadas pueden ser bastante diferentes y son más difíciles de valorar o menos informativas, por lo que han sido tenidas en cuenta para las descripciones, pero no para la comparación. En algunos casos, la boca de la cápsula aparece fruncida en distinto grado. Este carácter es de interés por ser distintivo de determinadas especies.

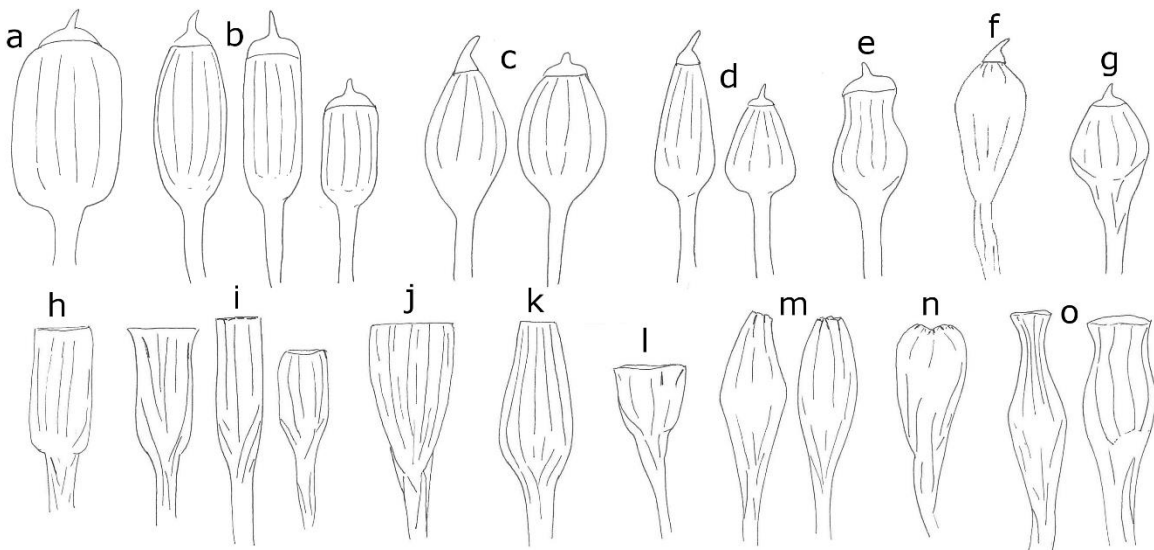


Figura 3.4 **Morfología de la cápsula llena y en estado seco (a-g):** a) oblonga, b) cilíndrica, c) elipsoidal, d) corta y largamente ovoide, e) urceolada, f) piriforme, g) globosa. **Morfología de la cápsula vacía y en estado seco (h-o):** h) obloide, i) cilíndrica, j) obcónica, k) ovoide, l) cupuliforme, m) fusiforme, elipsoidal, n) piriforme, o) urceolada (elaboración propia).

- *Coloración general de la cápsula (*)* – En una misma especie, las cápsulas pueden adquirir diferentes coloraciones según su edad o grado de madurez. Los cambios en coloración pueden afectar a toda la cápsula o solo, o especialmente, a una parte concreta de ella. Las coloraciones de los distintos estadios de las cápsulas de una especie son a veces diferenciales con respecto a otras especies similares, por lo que debe prestársele atención.

- *Exotecio* – Los principales caracteres con relevancia taxonómica relacionados con la pared de la urna corresponden a las costillas longitudinales y los espacios intercostales, así como a las bandas exoteciales y al grado de desarrollo de un anillo suboral de células, localizado entre el extremo superior de las bandas exoteciales y la boca de la cápsula.
 - Costillas: es especialmente significativo su grado de prominencia. Dado que este carácter puede variar según el desarrollo de la cápsula, conviene comparar (de estar disponibles) cápsulas maduras, llenas de esporas y operculadas, con estadios posteriores, en los que las costillas frecuentemente sobresalen más. Los casos en los que las costillas no son prominentes, o solo escasamente, son también de gran interés.
 - Espacios intercostales (*): la anchura de los surcos que quedan entre las costillas aporta igualmente información de interés. Este carácter se debe observar, con la lupa binocular, en varias cápsulas de la colonia, siempre en estado seco y vacías de esporas. Hay que constatar la amplitud de los surcos (anchos o estrechos) y si ésta es más o menos constante a lo largo de la cápsula o presenta zonas con estrechamientos bruscos, donde se unen o aproximan mucho las costillas (Figura 3.5 a, b).

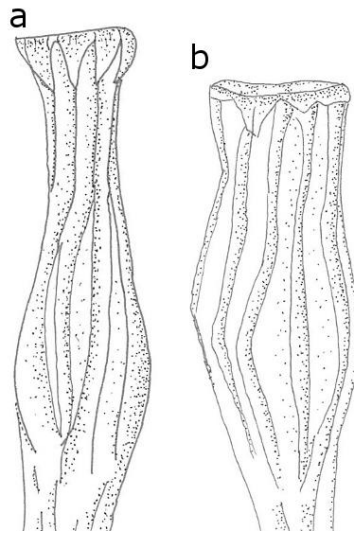


Figura 3.5 **Espacios intercostales de la cápsula:** a, estrechos; b, anchos (elaboración propia).

- **Bandas exoteciales:** las bandas longitudinales de células exoteciales diferenciadas están en relación directa con las costillas, pues las generan, pero ciertos detalles microscópicos ofrecen valiosa información adicional. Es especialmente interesante su anchura, medida como el número de hileras de células diferenciadas que la conforman (Figura 3.6). La medida se toma un poco por debajo de extremo superior de la banda, nunca en el mismo extremo superior o demasiado abajo (es decir, más allá de la mitad de la urna), pues el número de células puede sufrir alteraciones (reducción, duplicaciones, escasa definición) con respecto a la conformación que interesa.

Es también de interés la coloración de las bandas en su conjunto, así como la de las células que las constituyen, pues pueden tener un color uniforme o con las paredes laterales más intensamente pigmentadas, o diferente según las hileras. Igualmente es interesante constatar el grado de contraste que existe entre la coloración de las células de las bandas con respecto al resto de las células exoteciales, algo que puede variar según la especie. La morfología de estas células suele ser poco variable, pero conviene estudiar la forma y grado de engrosamiento de las paredes laterales.

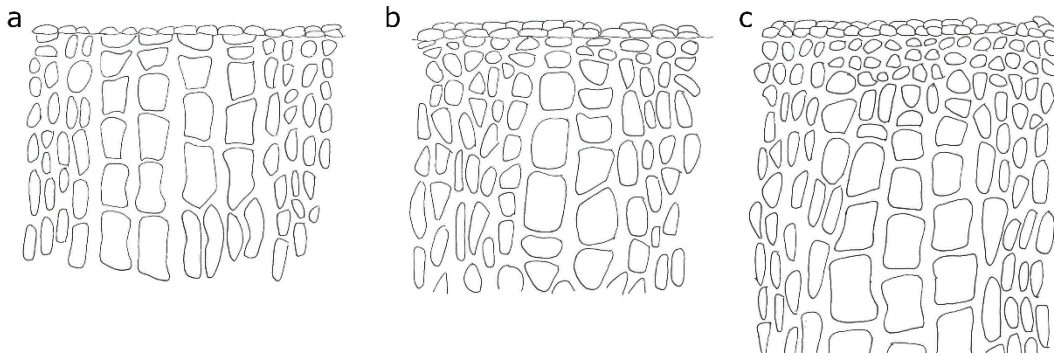


Figura 3.6 **Anchura de las bandas exoteciales y presencia o ausencia de anillo suboral:** a) bandas anchas que alcanzan la boca de la cápsula, ausencia de anillo suboral, b) bandas estrechas que no alcanzan la boca de la cápsula, presencia de anillo suboral, c) bandas anchas que no alcanzan la boca de la cápsula, anillo suboral ancho (elaboración propia).

- **Anillo suboral:** en el género *Ulota* es relevante el hecho de si las bandas exoteciales alcanzan o no la misma boca de la cápsula (Figura 3.6). Si no la alcanzan, un carácter adicional que se debe cuantificar es la anchura del anillo de células cortas que

constituye la separación entre el extremo superior de las bandas y la boca de la cápsula; para ello, observándolo al microscopio, se constata el número medio de estratos (o filas horizontales) de células cortas que forman el anillo. Solo cuando el anillo es muy ancho puede observarse a la lupa cómo las costillas desaparecen antes de llegar a la boca de la cápsula.

- *Estomas* – Desde un punto de vista taxonómico, el carácter relativo a los estomas que resulta más informativo es su posición en la cápsula. En la mayor parte de los casos se sitúan en la base de la urna y parte superior del cuello (aunque en el conjunto de la cápsula puede parecer que se encuentran en el centro por ser la urna corta y el cuello amplio); más raramente aparecen en la mitad o parte superior de la urna.

Opérculo

El opérculo raramente ha sido destacado en la bibliografía como fuente de caracteres taxonómicos para el género *Ulota* y, sin embargo, es una estructura que, con frecuencia, ofrece rasgos específicos diferenciales. Los que aquí se destacan deben ser examinados bajo la lupa binocular.

- *Morfología general* del opérculo – Importa si la base es plana, convexa, fuertemente convexa o cónica. Por lo demás, los opérculos son normalmente rostrados, pero el pico puede ser más o menos largo (Figura 3.7 a-d).

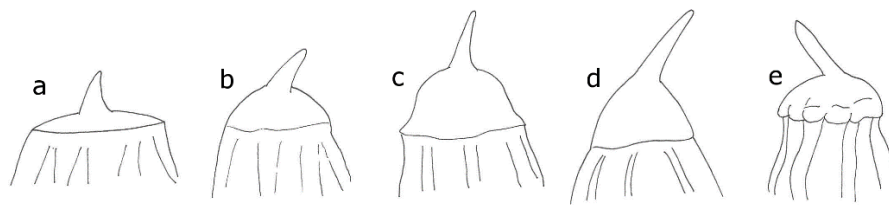


Figura 3.7 **Morfología general del opérculo y base del opérculo con relieve:** a) plano, b) convexo, c) fuertemente convexo d) cónico, e) opérculo de base ondulada (elaboración propia).

- *Anillo basal diferenciado* – El borde externo de la base puede ser concoloro con el resto del opérculo pero en diversas especies aparece diferenciado, normalmente con una coloración anaranjada o rojiza. La coloración, el grado de diferenciación y la posible variabilidad (pues

puede no ser constante en un mismo ejemplar o en la especie) son aspectos que deben ser considerados.

- *Relieve de la base (*)* – En algunas especies la superficie de la base del opérculo cerca de su borde no es lisa, sino que presenta un cierto relieve, especialmente cuando está todavía unido a la boca de la cápsula. Normalmente aparece como leves protrusiones que son la continuación de las costillas de la cápsula. Este carácter se observa fácilmente en un plano cenital y entonces la base del opérculo tiene un aspecto ondulado (Figura 3.7 e).
- *Forma de la sección basal (*)* – El contorno de la base del opérculo suele ser redondeado, pero en ocasiones resulta aproximadamente cuadrangular. Éste es un carácter relativamente difícil de apreciar pero muy significativo.

Perístoma

Esta estructura ofrece numerosas características con significación taxonómica más o menos importante. Diferenciamos, por un lado, los caracteres relativos a los dientes del exóstoma y, por otro, los que hacen referencia a los segmentos del endóstoma.

- *Exóstoma* – Diversas características estructurales, de disposición y de ornamentación de las superficies de los dientes son taxonómicamente relevantes.
 - Tendencia a la escisión de los pares de dientes: mientras que en unas especies los dientes permanecen pareados incluso en cápsulas viejas, en otras los pares tienen tendencia a dividirse más o menos pronto. Es necesario, por tanto, constatar el número de dientes que presentan las cápsulas e interpretarlo según el estado de éstas. Pueden ser 8 dientes pareados, 16 dientes independizados, o números intermedios si los pares se escinden irregularmente. Si solo en cápsulas viejas se observa separación (parcial o total), se interpreta que los pares de dientes tienen escasa tendencia a la escisión. Si, por el contrario, aparecen 16 dientes independientes o buena parte de los pares escindidos en cápsulas llenas de esporas, con perístomas que han sufrido uno o pocos movimientos higroscópicos, entonces la tendencia a la escisión es muy alta. También puede haber situaciones intermedias, que corresponden a una moderada tendencia a la escisión de los pares de dientes.

- Disposición en seco: en la mayor parte de las especies, los dientes se recurvan hasta tocar la pared de la cápsula y quedan más o menos adosados a ella en seco. En unos pocos casos permanecen erectos o patentes.
- Exóstoma fusionado por la base (*): algunos representantes de *Ulot* poseen exóstomas peculiares en los que todos los pares de dientes quedan unidos por su parte basal, de forma que aparece una especie de banda basal rígida de mayor o menor altura (aunque siempre de pocas células de alto). Esta base, o al menos su parte inferior, no realiza movimientos higroscópicos, de forma que normalmente los dientes se recurvan de una manera peculiar, sin que su parte inferior toque la boca de la cápsula por quedar elevados sobre ella. El carácter puede ser más o menos visible según la edad de las cápsulas y su posible variación temporal se debe constatar (Figura 3.8 a).
- Ornamentación de la cara externa (OPL): el patrón de papilas o líneas de las especies es variable y, a veces, característico. Se debe describir la apariencia del conjunto y si existen variaciones importantes a lo largo de los pares de dientes. La presencia de un próstoma es habitual y no parece que posea significación taxonómica.
- Ornamentación de la cara interna (PPL exostomial): es menos variable que la externa, pero resulta de especial significación la aparición de cancelaciones (restos prominentes de paredes celulares con apariencia de cancela) en las porciones distales de los dientes.
- Presencia de un margen hialino en el exóstoma (*): algunos representantes tienen dientes exostomiales en los que la PPL, hialina, es visible desde el exterior, formando una especie de halo que bordea a la OPL cuando se examina al microscopio (Figura 3.8 b).
- Coloración de los dientes (*): en la mayoría de las especies, la coloración del exóstoma adquiere tonalidades que van desde el blanco al amarillo anaranjado, raramente naranja intenso; sin embargo, excepcionalmente, los dientes pueden ser translúcidos o estar especialmente coloreados en sus bases (lo que coincide con un engrosamiento de esa parte del diente), de forma que su coloración queda muy contrastada.

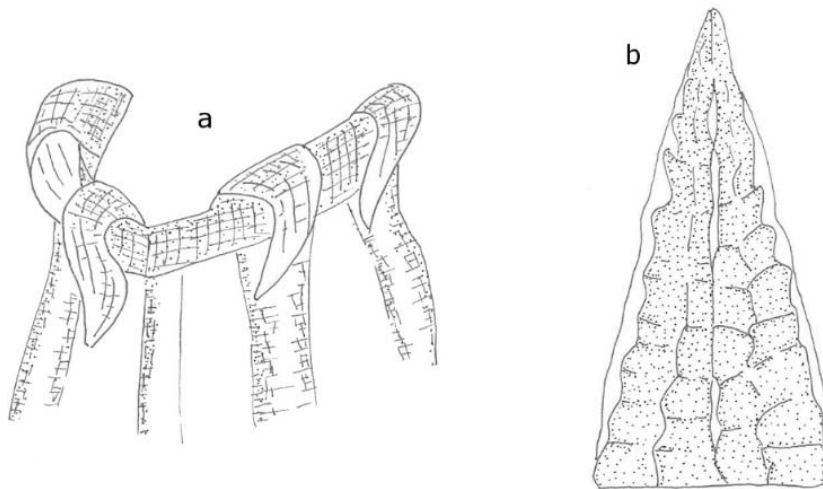


Figura 3.8 **Exóstoma:** a) dientes del exóstoma fusionados por las bases, b) halo hialino que rodea el diente del exóstoma (elaboración propia).

- *Endóstoma* – Resulta una estructura muy informativa aunque, al ser normalmente muy delicada, no siempre es posible observarla en las muestras que no tienen cápsulas en esporosis o que no se han conservado de manera apropiada. Se ha tenido en cuenta el número de segmentos que lo conforman, su disposición en seco, su estructura, su consistencia, su morfología y la ornamentación de la cara interna del mismo.
 - Número de segmentos: aunque son 8 en la mayor parte de los casos, pueden aparecer otros 8 segmentos intermedios, aunque en algunas muestras solo algunos de éstos se desarrollan. Ocasionalmente, los segmentos faltan por completo. Es preciso realizar una observación cuidadosa en distintas cápsulas para poder concluir el número final presente, pues en ocasiones hay segmentos vestigiales o muy frágiles que pasan fácilmente desapercibidos.
 - Disposición en seco: por lo general los segmentos quedan incurvos (hacia el interior de la cápsula) pero en diferentes especies se disponen de erectos a patentes o se doblan irregularmente hacia atrás. Para sacar conclusiones precisas sobre este carácter es conveniente estudiar distintas cápsulas.

- Consistencia y caducidad: según su firmeza o fragilidad, los segmentos pueden ser más o menos persistentes o caducos, lo que debe deducirse de la observación de cápsulas en distintos estadios de envejecimiento.
- Morfología: los segmentos son bastante variables en cuanto a su contorno (lineares, subulados, triangulares, etc.), pero en cada especie éste resulta un rasgo muy característico.
- Coloración: los segmentos pueden ser hialinos o más o menos teñidos de color amarillo o anaranjado; pueden ser también opacos y blanquecinos.
- Estructura: la constitución de los segmentos también varía entre especies, aunque puede haber también cierta variación intraespecífica. Importa el número de filas de células que lo componen y si ello sucede a lo largo de todo el segmento o solo de forma parcial o irregular. También si son apendiculados (con proyecciones perpendiculares) en sus ápices o si tienen paredes transversales prominentes.
- Aspecto y ornamentación de la cara interna (IPL): los segmentos pueden ser lisos u ornamentados de manera más o menos evidente o tenue; a veces son tan densamente ornamentados que su apariencia es lisa. También interesa el tipo de elemento estructural que compone la ornamentación (papilas, estrías, retículo, etc.) y la variabilidad que presenta, tanto a lo largo del segmento como en distintos individuos.

Esporas

Las esporas resultan variables en ornamentación, tamaño y constitución, pero son los caracteres esporales relacionados con estos dos últimos aspectos los que se consideran de especial significación taxonómica.

- Tamaño: se estudian los rangos de diámetro de las esporas que, en ocasiones, son muy amplios. No se consideran las esporas abortadas, que presentan tamaños muy pequeños, ni las que están en estadios previos a la germinación, que pueden estar hinchadas.
- Constitución: La mayor parte de las especies presentan esporas unicelulares, pero en algunas son multicelulares.

Capítulo 4.

El género *Ulota* en la Península Ibérica²

Descripción del género

Ulota D. Mohr.

Ann. Bot. (König & Sims) 2(3): 540. 1806

Ulota crispa (Hedw.) Brid. (tipo)

Plantas de medianas a robustas, a veces pequeñas, que crecen formando almohadillas compactas o, más raramente, tapices más o menos laxos. **Caulidios** erectos, menos frecuentemente rastreros, variablemente ramificados. **Rizoides** en la base de los caulidios o que ascienden por ellos, pardos o rojizos, lisos. **Filidios** de crespos a sinuosos, a veces variablemente curvados o erectos en seco, de erecto-patentes a extendidos en húmedo, mayoritariamente linear-lanceolados de ancha base elíptica u ovada, menos frecuentemente lanceolados, a veces ondulados, planos o aquillados; **lámina** uniestratificada; **ápice** acuminado, a veces agudo, apiculado o estrechamente obtuso; **márgenes** de enteros a diversamente crenulados o papiloso-crenulados, planos, a veces estrecha y variablemente reflejos, en especial hacia la mitad de los filidios, raramente incurvos en la base, habitualmente uniestratificados, por excepción irregularmente biestratificados. **Nervio** que termina a cierta distancia del ápice, percurrente o en ocasiones excurrente. **Células superiores y medias** de la lámina redondeadas o elípticas, de paredes más o menos engrosadas, con 1-3(5) papilas en cada superficie,

² Caparrós R., Garilleti R. & Lara F. (2014) *Ulota* D. Mohr. In: *Flora Briofítica Ibérica. Volumen V.* (Eds J. Guerra, M.J. Cano & M. Brugués), pp. 34–50. Universidad de Murcia - Sociedad Española de Briología, Murcia.

simples o raramente bifurcadas, en ocasiones lisas; **células basales** de lineares a rectangulares, con frecuencia muy largas, hialinas o de color verde a verde amarillento que puede tornarse amarillo-anaranjado con el tiempo, de paredes frecuentemente gruesas, sinuosas o nodulosas; **células basales-marginales** diferenciadas en 1-15 hileras de células hialinas, de cuadradas a rectangulares, de paredes engrosadas, especialmente las transversales; **células submarginales alargadas** a veces diferenciadas en hileras que penetran en la parte inferior de la lámina desde la parte superior de la base. **Propágulos** desarrollados excepcionalmente. **Autoica**, raramente dioica. **Perigonios** terminales o laterales. **Periquecios** terminales; **filidios periqueciales** similares a los superiores o diferenciados, a veces muy netamente. **Vagínula** de corta a largamente cilíndrica, a veces doliforme, glabra o pilosa, con pelos lisos o papilosos. **Seta** de longitud variable, que generalmente sobrepasa las hojas periqueciales. **Cápsula** exerta, a menudo largamente, como excepción inmersa, amarilla, parda o rojiza; **urna** de piriforme a cilíndrica, a veces ovoide, acopada, globosa, fusiforme o urceolada, surcada por 8 costillas más o menos largas y marcadas, por lo general progresivamente estrechada hacia la seta a través de un largo cuello. **Células exoteciales** generalmente rectangulares, las de las bandas de paredes engrosadas, coloreadas o concoloras con el resto de las células exoteciales, dispuestas en 2-6 hileras, células de la región oral generalmente pequeñas y oblatas o redondeadas; **estomas** faneróporos en el cuello o en la base de la urna, raramente hacia el centro o 1/2 superior. **Perístoma** doble, a veces simple, raramente vestigial o inexistente. **Próstoma** bajo, frecuente, a veces extensivo y caduco. **Exóstoma** de 8 pares de dientes, en general largamente triangulares, a veces con tendencia a escindir-se, variablemente ornamentados, recurvados, ocasionalmente de erectos a patentes en seco, raramente rudimentarios o inexistentes. **Endóstoma** de 8 ó 16 segmentos, generalmente lineares, a veces largamente triangulares, lisos, papilosos o estriados, sin membrana conectiva, a veces inexistentes o vestigiales. **Opérculo** de plano a cónico, mamilado o rostrado, con o sin anillo basal coloreado. **Caliptra** generalmente campanulada, pilosa, a veces casi glabra, a menudo papilosa en los pliegues y pelos, de color amarillo a amarillo anaranjado, de pico oscuro. **Esporas** isomórficas, unicelulares o excepcionalmente multicelulares, parduscas o verdosas, papilosas.

Observaciones

Género con más de 70 especies propias de las áreas templadas del planeta, en especial bajo climas oceánicos. Se trata mayormente de musgos de vida epifítica, con marcado carácter pionero, por lo que frecuentemente colonizan las ramillas de árboles y arbustos, aunque también viven sobre la corteza de ramas y troncos; algunos son característicos de comunidades saxícolas. Sus representantes resultan similares a muchas especies de *Orthotrichum*, por lo que la separación de ambos géneros ha sido a veces cuestionada, aunque generalmente aceptada desde antiguo. Recientes resultados moleculares sugieren también una estrecha relación filogenética con los *Orthotricha* de estomas faneróporos, aunque no hay todavía estudios concluyentes. Como advierten Goffinet *et al.* (1998), si se confirma el carácter parafilético del género *Orthotrichum*, éste debería ser dividido en pequeñas entidades antes que englobar a los representantes de *Ulota* puesto que, pese a su íntima relación, *Ulota* es un grupo bien diferenciado desde el punto de vista morfológico (Albertos *et al.* 2008).

Notas sobre medida de caracteres: en este género, a diferencia del resto de las Orthotrichaceae, se ofrece la medida de la urna sin incluir el cuello, pues éste es difícil de estimar, ya que típicamente es muy largo y poco definido. Por ello, y dado que la transición a la seta es prolongada, no es evidente en absoluto cuándo se termina el cuello y empieza la seta. La separación entre ambas partes del esporófito sí se puede realizar con estudios anatómicos, pero este carácter no parece tener valor para distinguir entre las especies incluidas en esta Flora.

Bibliografía

Albertos, B. *et al.* 1999. *Nova Hedwigia* 70: 461-470. Albertos, B. *et al.* 2008. *Bryologist* 111: 323-327. Casas, C. *et al.* 2006. *Handbook of mosses of the Iberian Peninsula and the Balearic Islands*. Cortini Pedrotti, C. & Lara, F. 2001. Orthotrichales. En: *Flora dei muschi d'Italia, parte I*. Frey, W. *et al.* 2006. *The liverworts, mosses and ferns of Europe*. Garilleti, R. *et al.* 2000. *J. Bryol.* 22: 273-278. Garilleti, R. & Albertos, B. 2012. *Atlas y Libro Rojo de los briófitos amenazados de España*. Goffinet, B. *et al.* 1998. *Am. J. Bot.* 85: 1324-1337. Ignatov, M. & Ochyra, R. 1994. *Arctoa* 3: 59-66. Iwatsuki, Z. 1959. *J. Hattori Bot. Lab.* 21: 138-156. Lewinsky-Haapasaari, J. 1998. Orthotrichales. En: *Illustrated flora of Nordic mosses, fasc. 4*. Malta, N. 1927. *Acta Horti Bot. Univ. Latv.* 2: 165-208. Malta, N. 1932[1933]. *Acta Horti Bot. Univ. Latv.* 7: 1-24. Noguchi, A. 1989. *Illustrated moss flora of Japan, part 3*. Ramsay, H. 2006. *Ulota*. En: *Flora of Australia, vol. 51, Mosses 1*. Smith, A. J. E. 2004. *The moss flora of Britain and Ireland*.

Clave de especies

1. Filidios con nervio excurrente en un mucrón grueso y relativamente largo, con frecuencia cubierto de propágulos cilíndricos a fusiformes, pardos **1. *U. phyllantha***
1. Filidios con nervio terminado bajo el ápice o percurrente, carente de propágulos..... **2**
2. Plantas de aspecto no crespo, con predominio de filidios rectos o más o menos curvados en seco **3**
2. Plantas de aspecto más o menos crespo, con predominio de filidios muy curvados, circinados o tortuosos en seco..... **4**
3. Urna vacía piriforme en seco, rápidamente contraída en la boca, que queda fruncida por fuertes costillas limitadas a la parte superior de la urna **2. *U. coarctata***
3. Urna vacía más o menos cilíndrica en seco, con la boca abierta, ni contraída ni fruncida, con costillas débiles que recorren la urna **3. *U. hutchinsiae***
4. Urna vacía fusiforme, no contraída bajo la boca en seco; segmentos del endóstoma estriados en la base **4. *U. bruchii***
4. Urna vacía subcilíndrica, campanulada o urceolada, más o menos contraída bajo la boca en seco; segmentos del endóstoma variablemente ornamentados, no estriados en la base..... **5**
5. Urna ligeramente contraída bajo la boca o recta; bandas exoteciales formadas por 2-4 hileras de células, que no alcanzan la boca de la cápsula..... **5. *U. crispula***
5. Urna fuertemente contraída bajo la boca; bandas exoteciales formadas por (3)4-5(6) hileras de células, que alcanzan netamente la boca de la cápsula o quedan muy próximas a ella **6**
6. Filidios con banda submarginal de células alargadas que desde la base ascienden por la lámina; pares de dientes del exóstoma con marcada tendencia a la escisión. **6. *U. calvescens***
6. Filidios sin banda submarginal de células alargadas; pares de dientes del exóstoma que permanecen íntegros en cápsulas Viejas..... **7. *U. crispa***

Descripciones de las especies

Ulota phyllantha Brid.

Muscol. recent. suppl. 4: 113. 1819[1818]

(Figura 4.1: l-q)

Ind. loc.: “In Jutlandiae maritimis prope Tundern”. Holótipo: B!

Plantas 1,3-4,0 cm, en almohadillas medianas o grandes, compactas, generalmente de aspecto claramente cesposo, de color verde pálido a oscuro, pardo muy oscuro abajo. **Caulidios** profusamente ramificados. **Rizoides** en la base, de color de rojo a pardo rojizo, lisos. **Filidios** de tortuosos a circinados, menos frecuentemente falcados en seco, erectos a erecto-patentes en húmedo, de anchamente lanceolados a linear-lanceolados, los propagulíferos a veces lingüiformes, con la base elipsoidal, oblonga o más raramente redondeada u obovada, por lo general poco ensanchada respecto de la lámina, hacia la que se estrecha progresivamente, con pliegues longitudinales a cada lado del nervio, variablemente aquillados, poco o nada cóncavos en la base, (1,25)1,50-3,50 x (0,27)0,35-0,80(0,90) mm; **lámina** uniestratificada; **ápice** acuminado o subulado, en los filidios propagulíferos mucronado, rematado por un grueso nervio excurrente; **márgenes** incurvos en la base, variablemente recurvados en uno o ambos lados de la lámina. **Nervio** que generalmente termina a cierta distancia del ápice, raramente percurrente, en los filidios propagulíferos excurrente en un mucrón grueso y relativamente largo. **Células medias y superiores** de la lámina de redondeadas a elípticas, 8-19(21) x 7-17(18) µm, de paredes moderadamente engrosadas, con 1-2(3) papilas simples, prominentes. **Células basales** de largamente rectangulares a lineares, (16)20-72(75) x 5-11(14) µm, de paredes engrosadas, más o menos sinuosas, algunas algo nodulosas. **Células basales-marginales** diferenciadas en 1-4(6) hileras, formando una estrecha banda marginal a lo largo de la base y sobrepasándola con frecuencia, comúnmente papilosas en los extremos de las paredes externas, dando a los márgenes un aspecto denticulado-papiloso. **Células submarginales alargadas** diferenciadas en una estrecha banda en la parte superior de la base y parte inferior de la lámina. **Propágulos** desarrollados en los nervios excurrentes de los filidios de zonas terminales de los caulidios, formados por 5-6(8) células, cilíndricos a fusiformes, pardos. **Dioica. Esporófito** no visto.

Epífita en zonas con muy elevada humedad ambiental. Crece sobre robles y hayas (*Quercus robur*, *Fagus sylvatica*); 100-1300 m. Esp.: C, S.

Selección de especímenes estudiados

España: Cantabria, Sierra de la Corta, Alto de la Llama, vertiente norte, Fuertes & Martínez-Conde (MACB 20096). La Coruña, Carral, San Xián de Sergude, Gutiérrez (MA 40061).

Observaciones.

Ulot *phyllantha* presenta una distribución bipolar, pues aparece en zonas costeras de latitudes medias y altas en ambos hemisferios. En la Península Ibérica solo se ha constatado en dos localidades del área atlántica y una de ellas, la gallega, es de muy reciente descubrimiento. En la población cántabra la especie ha sido buscada recientemente sin éxito (Garilleti & Albertos 2012). Se desconoce si su aparición en el área es meramente ocasional o, por el contrario, alguna población se puede considerar estable. Para dilucidar esta cuestión y conocer la verdadera amplitud del contingente ibérico de esta especie son necesarios nuevos estudios específicos en las áreas donde se ha encontrado, así como en otras potencialmente favorables para su presencia. Aunque en el ámbito de esta Flora *U. phyllantha* se ha encontrado solo como epífita, a lo largo de su distribución es frecuente encontrarla también creciendo sobre rocas.

La especie resulta inconfundible por sus ápices filidiales cargados de propágulos, característica que no se encuentra en ninguna otra especie del género. Produce esporófitos de manera irregular, y es muy infrecuente encontrarlos en Europa, mientras que en la costa pacífica de Norteamérica son más habituales. Las muestras españolas carecen de esporófitos. Con *Ulot* *calvescens* comparte ciertas características de las bases de los filidios, que generalmente son alargadas y poco diferenciadas de la lámina, nada o poco cóncavas, de márgenes incurvos y con pliegues a ambos lados del nervio medio, carácter este más conspicuo en el caso de *U. calvescens*. Por otra parte, las dos especies presentan hileras submarginales de células alargadas más o menos desarrolladas, que ascienden paralelas a los márgenes de la lámina, y en ambas los márgenes de las bases filidiales son denticulados o denticulado-papilosos.

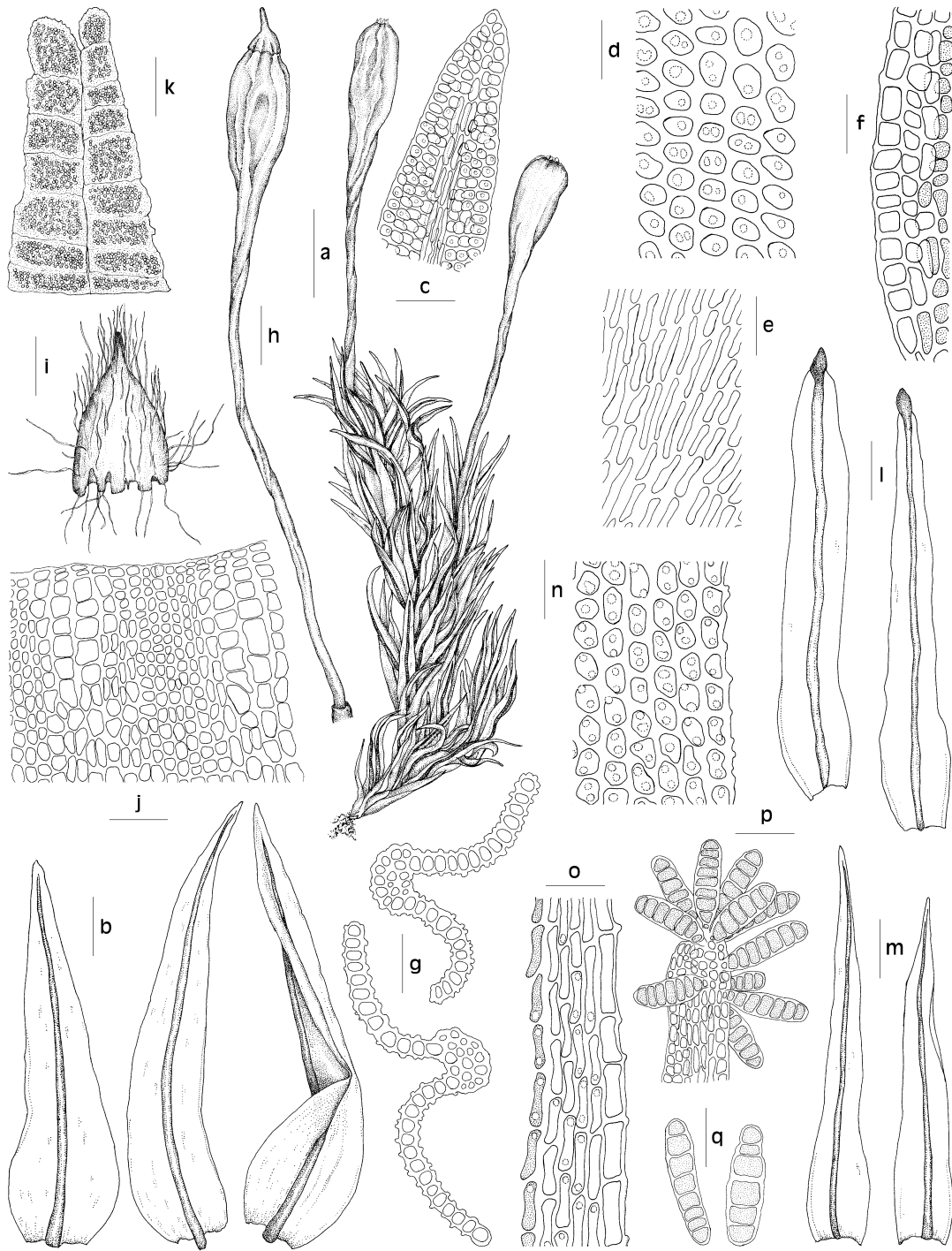


Figura 4.1 *Ulota coarctata* (a-k, MAUAM 4438), a) hábito, b) filidios, c) ápice de un filidio, d) células medias de un filidio, e) células basales de un filidio, f) células basales marginales de un filidio, g) secciones transversales de un filidio, h) cápsula, i) caliptra, j) células exoteciales, k) dientes del exóstoma. *Ulota phyllanta* (l-q, MACB 20096), l) filidios superiores, m) filidios inferiores, n) células medias de un filidio, o) células basales marginales de un filidio, p) ápice de un filidio superior con propágulos, q) propágulos. Escalas: a = 1 mm; b = 0,3 mm; c = 60 μ m; d = 20 μ m; e, f = 46 μ m; g = 100 μ m; h = 0,5 mm; i = 0,6 mm; j = 80 μ m; k, o = 40 μ m; l, m = 0,4 mm; n = 30 μ m; p = 70 μ m; q = 50 μ m. (Elaborado por Inmaculada Guijarro.)

***Ulot* coarctata (P. Beauv.) Hammar**

Muscol. recent. suppl. 4: 113. 1819[1818]

(Figura 4.1: a-k)

Orthotrichum coarctatum P. Beauv. Prodr. aethéogam.: 80. 1805 (basiónimo)

Ind. loc.: “Amérique septentrional”. Tipo: no localizado.

Ulot ludwigii (Brid.) Brid., *Muscol. recent. suppl. 4: 112. 1819[1818]*.

Plantas 0,4-2,5 cm, en almohadillas pequeñas o medianas, laxas o compactas, generalmente de aspecto no cespó, de color verde más o menos oscuro, en las zonas inferiores de color pardo a pardo rojizo. **Caulidios** profusamente ramificados. **Rizoides** en la base, raramente dispersos a lo largo de los caulidios, de color pardo rojizo, lisos. **Filidios** de rectos a curvados, raramente falcados en seco, erecto-patentes o patentes en húmedo, de linear-lanceolados a anchamente lanceolados, poco o nada aquillados, de base ligeramente cóncava, redondeada o más o menos elíptica, por lo general estrechada progresivamente hacia la lámina, (0,7)1,0-2,6(3,0) x 0,2-0,7 mm; **lámina** uniestratificada; **ápice** más o menos largamente acuminado, a veces largamente acanalado; **márgenes** planos en la base, variablemente recurvados por encima de ella en uno o ambos lados de la lámina. **Nervio** que generalmente termina a cierta distancia del ápice. **Células medias y superiores** de la lámina de redondeadas a elípticas, (8)9-17(19) x (5)6-9(10) µm, de paredes moderadamente engrosadas, con 1-3 papilas simples, bajas, generalmente inconspicuas. **Células basales** de largamente rectangulares a lineares, (17)19-69(77) x (5)6-11µm, más o menos sinuosas y porosas. **Células basales-marginales** diferenciadas en (1)2-7(8) hileras, formando una estrecha banda marginal a lo largo de la base. **Células submarginales elongadas** inexistentes. **Propágulos** no desarrollados. **Goniautoica**. **Filidios periqueciales** externos poco diferenciados, algo mayores que los vegetativos, de base más ancha. **Vagínula** de glabra a escasamente pilosa, con pelos parcialmente 2-3(4) seriados, papilosos, hialinos. **Seta** 2,0-4,7 mm de longitud. **Cápsula** largamente exerta; **urna** en seco más o menos piriforme, cilíndrica o elipsoidal cuando llena, piriforme cuando vacía, rápidamente contraída en la boca, que queda fruncida por 8 costillas fuertes y prominentes, limitadas a la parte superior de la urna, de color amarillo verdoso a pardo claro con costillas de color pardo a pardo rojizo, 0,5-1,3 mm de longitud; **cuello** muy largo, gradualmente estrechado hacia la seta. **Bandas exoteciales** de (2)3-6 hileras de células diferenciadas, de color de amarillo anaranjado a pardo rojizo, muy cortas, limitadas a la zona

próxima a la boca. **Estomas** situados en la base de la urna y parte superior del cuello. **Perístoma** doble; **próstoma** variablemente desarrollado, desde restos basales hasta ocupar la mitad de los dientes; **exóstoma** de 16 dientes cortos, blanquecinos, superficie externa densamente ornamentada por papilas o estrías irregularmente concéntricas, en ocasiones en la zona basal las estrías son transversales, superficie interna con estrías o alineaciones de papilas transversales, reemplazadas en las zonas superiores por papilas y cortas estrías preferentemente longitudinales, dispuestos irregularmente erectos en seco, cerrando completamente la boca de la cápsula; **endóstoma** vestigial o inexistente, de segmentos lineares, estriolulados en la base. **Opérculo** de plano-convexo a cónico, largamente rostrado, amarillento, anillo basal indiferenciado. **Caliptra** pilosa, con largos pelos que sobrepasan ampliamente el pico de la caliptra, 2-5 seriados. **Esporas** 15-27(30) μm de diámetro.

Epífita propia de bosques planifolios en ambientes oceánicos atlánticos o submediterráneos muy húmedos, creciendo sobre troncos y ramas de diversos forófitos; 30-1415 m. Esp.: Le, Lu, Na, (Po), O, S, SS, Vi.

Selección de especímenes estudiados

España: Álava, Sierra de Elguea, Ugarte (VIT 36102). Asturias, Cangas del Narcea, Monte La Viliella, de La Viliella a La Vega de la Rondiella, Fernández Ordóñez & Collado (FCO 6617). Cantabria, Bejes, Sierra de la Corta, Lara *et al.* (MAUAM 4438). Guipúzcoa, Berástegui, valle de Leizarán, Infante (VIT 14179). León, Los Ancares, valle del Cuiña, Casas & Cros (BCB 19874). Lugo, Cervantes, Ponte de Vales, Albertos *et al.* (MAUAM 4535). Navarra, Baztán, Barrio de Oravidea, Caparrós *et al.* (MAUAM 4534).

Observaciones

Especie extendida por áreas templadas del Paleártico occidental y en la costa atlántica de Norteamérica. En Europa se encuentra dispersa por buena parte del continente y en las Islas Británicas, aunque tan solo es localmente abundante en algunos territorios de climas oceánicos o suboceánicos. Por el oriente alcanza el Cáucaso ruso y el noreste de Turquía. En España se la encuentra salpicada a lo largo de la franja atlántica desde Galicia a Navarra.

Ulota coarctata es fácilmente reconocible por sus urnas piriformes, contraídas bruscamente hacia una boca muy estrecha que queda ocluida por un perístoma blanquecino y erecto. Otro carácter distintivo de esta especie es la posición recta o poco curvada de los filidios en seco, circunstancia que en el contexto de la presente Flora únicamente comparte *U. hutchinsiae*. La separación entre ambos musgos es sencilla, ya que esta última especie posee filidios de márgenes notablemente recurvados desde una base poco diferenciada, urnas cilíndricas no contraídas en la boca y perístoma que se recurva homogéneamente hacia el exotecio.

El género *Ulot* en la Península Ibérica y una nueva visión del complejo de *U. crispa*

***Ulot* *hutchinsiae* (Sm.) Hammar**

Monogr. Orthotrich. Ulot. Suec. 27. 1852

(Figura 4.2: a-m)

Ind. loc.: “near Bantry”. Tipo: BM!

Ulot *americana* (P. Beauv.) Limpr., Laubm. Deutschl. 2: 21. 1891.

Plantas 0,3-1,5(2,5) cm, en almohadillas pequeñas o medianas, más o menos compactas, generalmente de aspecto no cesposo, de color verde oliváceo, en las zonas inferiores de color pardo rojizo a oscuro, casi negro. **Caulidios** profusamente ramificados. **Rizoides** en la base, a menudo dispersos a lo largo de los caulidios, de color de rojo a pardo rojizo, lisos. **Filidios** rectos y aplicados o ligeramente curvados en seco, erectos a erecto-patentes en húmedo, de lanceolados a triangulares, de base nada o poco diferenciada, en este caso generalmente elíptica, no aquillados, planos o raramente algo cóncavos en la base (1,0)1,1-2,1(2,6) x (0,2)0,3-0,6(0,7) mm; **lámina** uniestratificada; **ápice** de agudo a acuminado; **márgenes** variablemente recurvados desde la base hasta las proximidades del ápice en uno o ambos lados. **Nervio** que termina cerca del ápice o percurrente. **Células medias y superiores** de la lámina de redondeadas a elípticas, (14)15-48(56) x 5-11 μ m, de paredes moderadamente engrosadas, con 1-2(3) papilas simples, cónicas o claviformes, más raramente bifurcadas, bajas. **Células basales** de largamente rectangulares a lineares, (25)30-70(100) x (5)6-8(10) μ m, de paredes engrosadas, sinuosas, algunas algo nodulosas. **Células basales-marginales** diferenciadas en 1-6(7) hileras, formando una banda marginal muy estrecha que recorre parte o toda la base. **Células submarginales elongadas** inexistentes. **Propágulos** no desarrollados. **Goniautoica**. **Filidios periqueciales** externos apenas diferenciados, algo mayores y más anchos que los vegetativos. **Vagínula** de glabrescente a variablemente pilosa, con pelos parcialmente 2-3(4) seriados, a veces ramificados, papilosos, hialinos. **Seta** 1,7-3,5 mm de longitud. **Cápsula** largamente exerta; **urna** cilíndrica o estrecha y largamente ovoide en seco, cuando vacía ligeramente contraída bajo la boca, de color amarillo pálido a pardo anaranjado, recorrida por 8 costillas generalmente poco prominentes, concoloras u oscurecidas con el tiempo frente al exotecio, 1,0-1,4 mm de longitud; **cuello** muy largo, desde 1/3 hasta llegar a igualar la longitud de la urna, gradualmente estrechado hacia la seta. **Bandas exoteciales** formadas por (2)3-4(5) hileras de células de paredes engrosadas, de color amarillo pálido, que alcanzan la boca o quedan separadas por un estrecho anillo formado por 1-2 filas de células cortas de paredes delgadas. **Estomas** situados en la base de la urna y parte superior del cuello. **Perístoma** doble; **próstoma** frecuente, de desarrollo variable; **exóstoma** de 8 pares de dientes con cierta tendencia a escindirise, de

color blanco amarillento a anaranjado, superficie externa densamente ornamentada por papilas gruesas, más abiertas en la zona apical, donde se intercalan gruesas estrías longitudinales, superficie interna con trabéculas marcadas, lisa en la mitad inferior, con gruesas papilas en la superior, recurvados y variablemente aplicados al exotecio en seco; **endóstoma** de 8 segmentos, de triangulares a subulados, de base netamente ensanchada, 2/3 de la longitud de los dientes, uniseriados o irregularmente biseriados, la base frecuentemente biseriada, incurvos en seco, caedizos, hialinos, brillantes, superficie interna lisa o con largas estrías de orientación variable en la base o mitad inferior, con papilas gruesas en la superior que pueden entremezclarse con corta estrías. **Opérculo** de plano-convexo a cónico, rostrado, amarillento, anillo basal indiferenciado. **Caliptra** pilosa, con pelos recios que no superan o sobrepasan poco el pico de la caliptra, 1-5 seriados. **Esporas** (7)10-15(17) µm de diámetro.

Especie preferentemente saxícola sobre substratos silíceos dentro de bosques en zonas de montaña, frecuentemente próximos a cauces de ríos; ocasionalmente epífita sobre *Fagus sylvatica*, *Quercus robur* y *Q. pyrenaica*; 350-1650 m. Esp.: Bi, (Co), (Le), (Lo), (Lu), Na, (O), S, SS. Port.: Mi.

Selección de especímenes estudiados

España: Cantabria, Rionansa, Peña Sagra, bajo Pozo de la Vega, Infante *et al.* (VIT 33560). Cantabria, Bejes, Sierra de la Corta, Estébanez *et al.* (MAUAM 4533). Guipúzcoa, Andoain, valle de Leizarán, hayedo ácido de Lapurtzulo, Heras (VIT 14576). Navarra, Olalde, Miguel & Ederria (MACB 60924). Vizcaya, Carranza, La Calera del Prado, Heras (VIT 6041). Portugal: Minho, Parque Nacional do Gerês, subida para Os Carris, Garcia (LISU 205483).

Observaciones

Especie circumboreal distribuida por Norteamérica (desde la costa este a las Llanuras, con poblaciones conocidas en Arizona y Alaska), Europa (de Noruega a Córcega y desde las Islas Británicas y Península Ibérica hasta los Cárpatos y Rusia europea), Islas Canarias, Asia occidental y central (Anatolia, Cáucaso y Altai) y Japón. Las apetencias ecológicas de *U. hutchinsiae* resultan peculiares, pues se trata de una de las pocas especies del género que es preferentemente saxícola. En la Península Ibérica se ha encontrado epífita solo de forma ocasional.

El género *Ulot* en la Península Ibérica y una nueva visión del complejo de *U. crispa*

Ulot hutchinsiae se reconoce fácilmente por sus almohadillas de aspecto no cresco que presentan filidios rígidos y adpresos o ligeramente curvados en seco, cortos en relación al resto de las *Ulotae* de la Península Ibérica y de margen recurvado. Las bases de los filidios están poco diferenciadas, en lo que respecta al contorno, del resto de la lámina, pero muestran las características células basales y bandas marginales hialinas del género. La existencia de filidios rectos está compartida, en el ámbito de esta Flora, por la inconfundible *U. coarctata*. Para la separación entre ambas especies, véanse las observaciones bajo esta última.

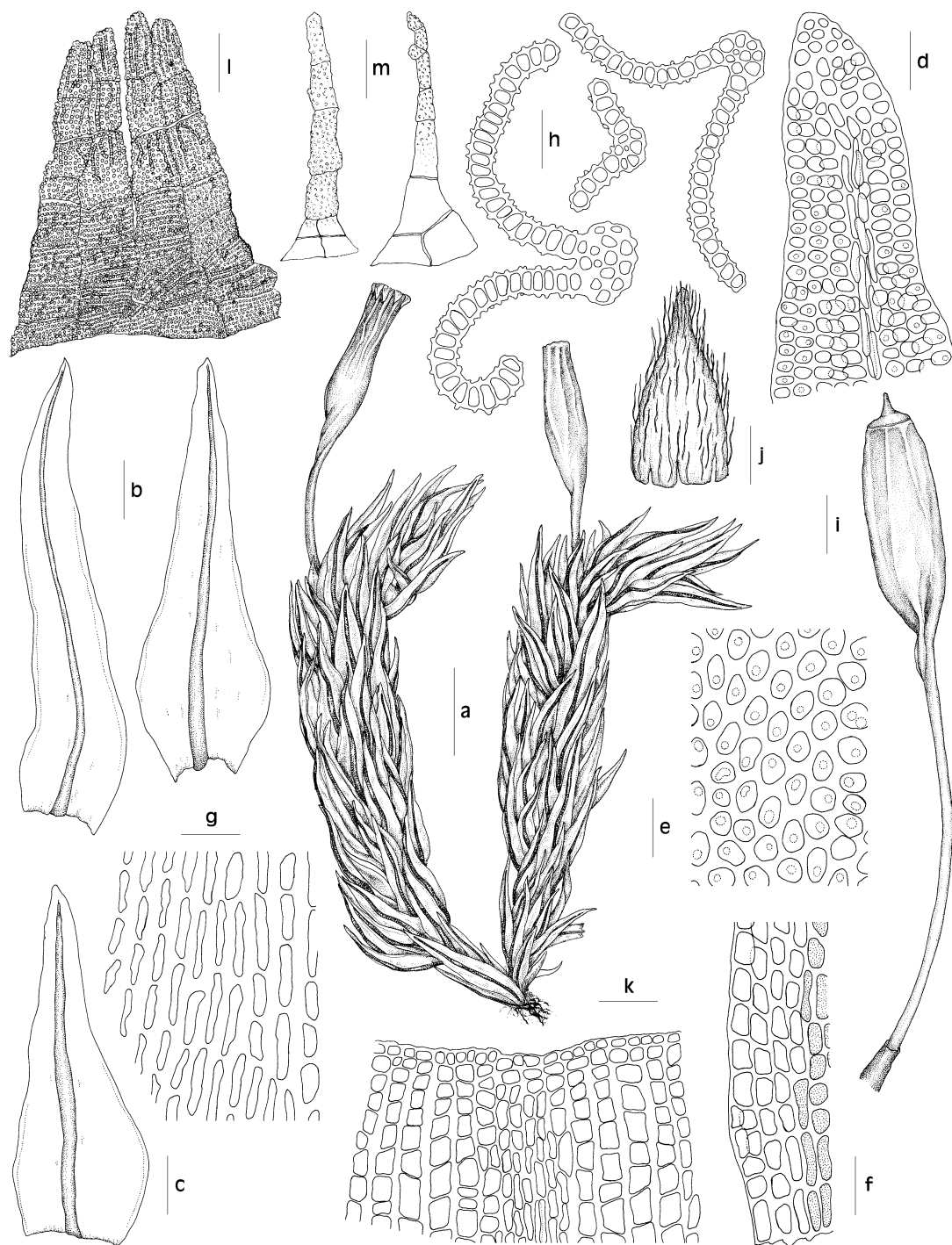


Figura 4.2 *Ulota hutchinsiae* (a-h, j-m, VIT 14576; i, BCB 32988), a) hábito, b, c) filidios, d) ápice de un filidio, e) células medias de un filidio, f) células basales marginales de un filidio, g) células basales de un filidio, h) secciones transversales de un filidio, i) cápsula, j) caliptra, k) células exoteciales, l) dientes del exóstoma, m) segmentos del endóstoma. Escalas: a = 1 mm; b, c = 0,25 mm; d = 25 μ m; e, g = 60 μ m; f = 70 μ m; h = 100 μ m; i, j = 0,4 mm; k = 80 μ m; l, m = 40 μ m. (Elaborado por Inmaculada Guijarro.)

El género *Ulota* en la Península Ibérica y una nueva visión del complejo de *U. crispa*

***Ulota bruchii* Hornsch. ex Brid.**

Bryol. univ. 1: 794. 1827

(Figura 4.3: a-n)

Ind.loc.: “Circa *Bipontium* ... etiam in monte *Pinifero*”. *Holótipo:* B!

Ulota crispa var. *norvegica* (Grönvall) A.J.E. Sm. & M.O. Hill, *J.Bryol.* 8: 431. 1975.

Plantas 0,7-3,0 cm, en almohadillas medianas o grandes, variablemente compactas, generalmente de aspecto poco cesposo, verdes, de color de pardorojizo a casi negro en las zonas inferiores. **Caulidios** profusamente ramificados. **Rizoides** en la base, a menudo dispersos a lo largo de los caulidios, pardo rojizos, lisos. **Filidios** de rectos a fuertemente curvados o ligeramente tortuosos, algunas veces circinados en seco, de erecto-patentes a patentes, raramente recurvados en húmedo, de linear-lanceolados a lanceolados, planos o variablemente aquillados, variablemente cóncavos en la base, que es de largamente obovada a redondeada, en menor proporción elíptica, estrechada brusca o progresivamente hacia la lámina, (1,3)1,6-3,6(3,8) x (0,2)0,3-0,7(0,8) mm; **lámina** uniestratificada; **ápice** largamente acuminado, que puede terminar en un apículo de 2-5(6) células; **márgenes** débil y variablemente recurvados en uno o ambos lados de la lámina. **Nervio** que desaparece a distancia variable del ápice. **Células medias y superiores** de la lámina de redondeadas a elípticas, (6)7-20(34) x (6)8-20(22) µm, de paredes moderadamente engrosadas, con (0)1-2 papilas simples, bajas, generalmente inconspicuas. **Células basales** de largamente rectangulares a lineares, (21)35-70(78) x (7)8-13(15) µm, de paredes engrosadas, sinuosas, algunas algo porosas. **Células basales-marginales** bien diferenciadas en (3)4-9(10) hileras, formando una banda marginal estrecha o más o menos ancha a lo largo de la base. **Células submarginales elongadas** inexistentes. **Propágulos** no desarrollados. **Goniautoica**. **Filidios periqueciales** externos algo diferenciados, mayores y más anchos que los vegetativos, de lanceolados a anchamente lanceolados, de base ancha, de elipsoidal hasta más o menos redondeada, algo abrazadora, ocasionalmente de base poco a nada diferenciada de la lámina, ápice de acuminado a largamente acuminado. **Vagínula** pilosa, con pelos largos, parcialmente 2-3(4) seriados, generalmente de paredes gruesas, papilosos. **Seta** (2,2)2,5-6,3 mm de longitud. **Cápsula** largamente exerta; **urna** en seco de cilíndrica a anchamente elipsoidal cuando llena, fusiforme, progresivamente estrechada hacia la boca, a veces recta cuando vacía, boca con forma estrellada en visión superior, de color amarillo verdoso a pardo anaranjado, recorrida por 8 costillas prominentes, oscurecidas con el

tiempo, separadas por anchos espacios intercostales, (1,0)1,2-1,6(1,7) mm de longitud; **cuello** largo o muy largo, 0,25-1,5(2) veces la longitud de la urna, gradualmente estrechado hacia la seta. **Bandas exoteciales** de 3-4(6) hileras de células diferenciadas, de color amarillo pálido en las partes superiores, concoloras con el resto de las exoteciales más abajo, que recorren toda o gran parte de la urna, alcanzando netamente la boca, anillo de células diferenciadas entre la boca y las bandas inexistente. **Estomas** situados en la base de la urna. **Perístoma** doble; **próstoma** generalmente limitado a las bases, a veces desarrollado hasta alcanzar 1/3 o más de la longitud de los dientes; **exóstoma** de 8 pares de dientes con tendencia a escindirse, blancos, amarillentos o levemente anaranjados, normalmente de ápice más claro, superficie externa con un retículo papiloso muy desarrollado, que se observa como un patrón irregular de líneas concéntricas o transversales, en el 1/3-1/2 basal y estrías papilosas predominantemente longitudinales en la 1/2-1/3 superior, superficie interna lisa o más frecuentemente con finas papilas alineadas, alternando con estrías longitudinales, recurvados y más o menos aplicados al exotecio en seco; **endóstoma** de 8 segmentos lineares, de base nada o apenas ensanchada, 3/4 de la longitud de los dientes, uniseriados a puntualmente biseriados, más o menos incurvos, a veces casi erectos en seco, caedizos, opacos a algo translúcidos, en la base o 1/2 inferior con largas estrías predominantemente longitudinales y algunas papilas dispersas, en la parte superior densamente papilosos y con estrías cortas. **Opérculo** convexo o cónico, más raramente plano, variablemente rostrado, visiblemente ondulado en la base, amarillento, anillo basal indiferenciado. **Caliptra** pilosa, pelos largos, que sobrepasan ampliamente el pico de la caliptra, (1)2-3(4) seriados, de paredes gruesas y dentadas. **Esporas** (15)18-27(30) μm de diámetro.

Epífita propia de bosques planifolios, principalmente caducifolios y marcescentes, tanto de laderas como de medios riparios, en ambiente oceánico atlántico o submediterráneo, que crece sobre troncos y ramas de muy diferentes forófitos; 90-1450 m. Esp.: Bi, Bu, C, Gu, Hu, Le, Lu, Na, O, Or, Po, S, SS, (T), Vi. Port.: (BA), BL, DL, Mi, TM.

Selección de especímenes estudiados

España: Álava, San Millán, Aspuru, Heras & Ugarte (VIT 25783). Asturias, Colunga, Gobiendes, Sierra del Sueve, tejera del Sueve, Garilleti *et al.* (MAUAM 4444). Burgos, Huidobro, Fuertes (MACB 29921). Cantabria, Campoó de Cabuérniga, puerto de Palombera, Venta de Tajahierro, Pokorny (VIT 33696). Guadalajara, El Cardoso, vertiente sur del cerro de Calahorra, Garilleti & Lara

El género *Ulot* en la Península Ibérica y una nueva visión del complejo de *U. crispa*

(MA9387). Huesca, Panticosa, Lanuza, ladera oeste del Pico de Argualas, Heras & Infante (VIT 22107). La Coruña, Fragas do Eume, Gómez & Caparrós (MAUAM4541). Lugo, San Pedro de Meixide, *ca.* Palas de Rei, Caparrós & Gómez (MAUAM-Brio 4445). Pontevedra, Forcarey, Millerada, Albertos *et al.* (MAUAM4543). Orense, río Ribadas, Mazimpaka *et al.* (MAUAM4542). Vizcaya, Carranza, La Calera del Prado, barranco Rebedules, Infante (VIT 15610). Portugal: Beira Litoral, Lousã, Antenas, Garcia LISU (205975). Minho. Viana do Castelo, Melgaço, Lamas de Mouro, Garcia (LISU 215261).

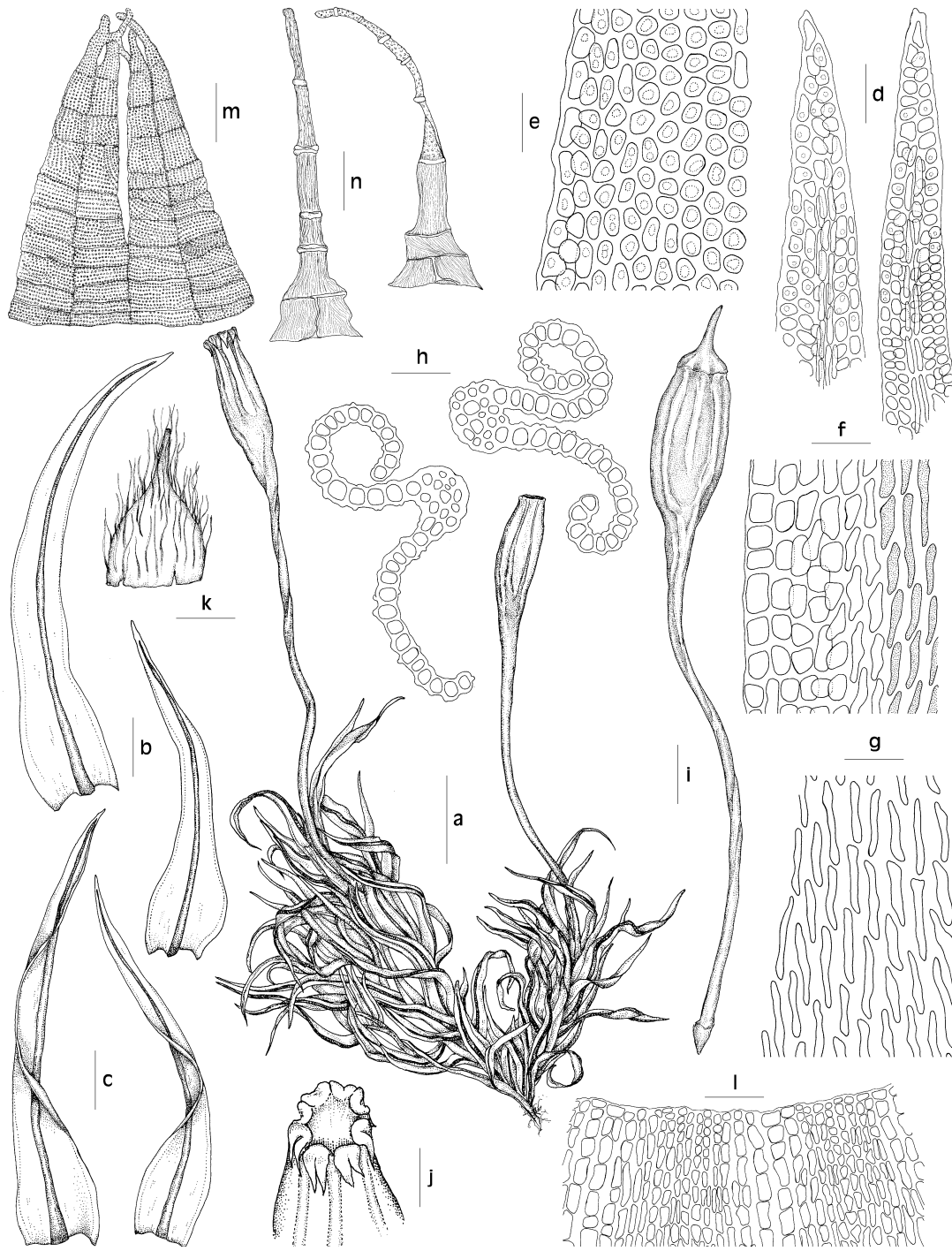


Figura 4.3 *Ulota bruchii* (a-h, j, l-n, MAUAM 4445; i, k, MAUAM 4444), a) hábito, b, c) filidios, d) ápices de filidios, e) células medias de un filidio, f) células basales marginales de un filidio, g) células basales de un filidio, h) secciones transversales de un filidio, i) cápsula, j) boca de la urna, k) caliptra, l) células exoteciales, m) dientes del exóstoma, n) segmentos del endóstoma. Escalas: a = 1 mm; b, c = 0,35 mm; d = 20 μ m; e, f = 35 μ m; g = 45 μ m; h = 120 μ m; i = 0,6 mm; j = 1,5 mm; k = 0,4 mm; l = 100 μ m; m = 45 μ m; n = 40 μ m. (Elaborado por Inmaculada Guijarro.)

Observaciones

Endemismo europeo de afinidad oceánica, distribuido desde el centro de Portugal hasta Fennoscandia, repúblicas bálticas y Europa oriental. En la Península Ibérica es frecuente en toda la banda atlántica, desde el norte de Portugal y Galicia hasta el Pirineo central, y se conocen algunas localidades aisladas más meridionales en montañas con condiciones submediterráneas.

Ulota bruchii se diferencia por poseer urnas vacías fusiformes, con la boca de aspecto estrellado en visión superior. Otras características valiosas para su diferenciación son los dientes pálidos con tendencia a la escisión y los segmentos del endóstoma delgados y caedizos de base estriada. Su aspecto general es, además, poco crespo, debido a que sus filidios en seco se mantienen de curvados a ligeramente tortuosos, pero no rizados.

La especie se ha considerado durante mucho tiempo como una manifestación de la variabilidad morfológica de *U. crispa*, a la que se parece y con la que existen posibilidades de confusión. Esta última especie se diferencia por su aspecto muy crespo y por poseer esporófitos más cortos, con urnas fuertemente contraídas bajo la boca, perístoma con segmentos endostomiales anchos y brillantes, de base no estriada y no caedizos, y dientes del exóstoma que no se escinden. *Ulota bruchii* comparte con *U. crispula* el aspecto poco crespo de sus almohadillas y la tendencia a la escisión de los dientes del exóstoma. Esta última posee esporófitos mucho más cortos, segmentos del endóstoma sin estrías basales y bandas exoteciales que quedan separadas de la boca de la urna.

***Ulota crispula* Bruch**

Bryol. univ. 1: 793. 1827

(Figura 4.4: a-l)

Ind. loc.: “circa Bipontium”. Tipo: no localizado.

Plantas 0,8-2,5(4,2) cm, en almohadillas de pequeñas a grandes, compactas, de aspecto variablemente cesposo, de color verde oliváceo, en las zonas inferiores de color pardo rojizo a pardo oscuro. **Caulidios** profusamente ramificados. **Rizoides** abundantes en la base, a menudo ascendiendo a lo largo de los caulidios, de color pardo rojizo, lisos. **Filidios** de curvados a fuertemente curvados o más o menos tortuosos, más raramente circinados en seco, de erecto-patentes a recurvados en húmedo, de lanceolados a estrechamente lanceolados, variablemente aquillados, de base normalmente poco cóncava, generalmente elíptica, a veces oblonga u obovada, por lo general estrechada gradualmente hacia la lámina, (1,2)1,4-2,8(3,0) x (0,1)0,3-0,6(0,7) mm; **lámina** uniestratificada; **ápice** de acuminado a largamente acuminado, unguiculado o acanalado; **márgenes** débil y variablemente recurvados en uno o ambos lados de la lámina. **Nervio** que termina a cierta distancia o algo por debajo del ápice. **Células medias y superiores** de la lámina de redondeadas a elípticas, (5)8-18(31) x (5)8-12(18) μm, de paredes moderadamente engrosadas, con (0)1-2 papilas simples, poco prominentes, generalmente poco conspicuas. **Células basales** de largamente rectangulares a lineares, (11)25-40(60) x (5)6-10(13) μm, de paredes engrosadas, sinuosas, algunas algo porosas. **Células basales-marginales** diferenciadas en (1)3-8(10) hileras, formando una banda marginal más o menos estrecha a lo largo de la base. **Células submarginales elongadas** inexistentes. **Propágulos** no desarrollados. **Goniautoica**. **Filidios periqueciales** externos algo diferenciados, lanceolados o anchamente lanceolados, notablemente mayores y más anchos que los vegetativos, con base de oblonga a obovada, que puede ser algo abrazadora. **Vagínula** pilosa, a veces densamente, pelos parcialmente 2-3 seriados, papilosos, hialinos. **Seta** 0,9-2,1(3,0) mm de longitud. **Cápsula** exerta; **urna** en seco de cortamente cilíndrica a ovoide o urceolada cuando llena, cortamente cilíndrica, ligeramente contraída bajo la boca, recta o progresivamente abierta hacia la boca desde la base, raramente urceolada cuando vacía, de color amarillo claro a pardusco, recorrida por 8 costillas prominentes, con el tiempo, más oscuras que los espacios intercostales, que normalmente son anchos en toda su longitud, (0,6)0,7-1,2 mm de longitud; **cuello** largo, 0,4-2 veces la longitud de la urna, gradualmente estrechado hacia la seta. **Bandas exoteciales** de 2-4 hileras de células diferenciadas, de color amarillo pálido, que recorren la urna sin

alcanzar la boca, con lo que quedan separadas de ella por un anillo formado por (1)2-4(5) filas de células cortas con paredes delgadas, (12)18-65(75) μm de anchura. **Estomas** situados en la base de la urna y parte superior del cuello. **Perístoma** doble; **próstoma** frecuente, generalmente en forma de restos bajos, a veces desarrollado hasta 1/3-1/2 de la longitud de los dientes; **exóstoma** de 8 pares de dientes con marcada tendencia a escindirse, de amarillentos a un amarillento anaranjado, superficie externa con papilas más o menos gruesas, que pueden transformarse en estrías o crestas longitudinales en la mitad o tercio superior, superficie interna lisa, en ocasiones la mitad superior con papilas gruesas o finas dispersas, a veces alineadas, recurvados y aplicados al exotecio en seco, caedizos; **endóstoma** de 8 segmentos, casi tan largos como los dientes, lineares, de base variablemente ensanchada, en general irregularmente biseriados, de paredes transversales muy delgadas, incurvos o más o menos erectos o patentes en seco, frágiles, ocasionalmente con algunos segmentos intermediarios adicionales, variablemente translúcidos en la base o mitad inferior, más o menos opacos en el resto, superficie interna ornamentada por una red de estrías muy densa, que llega a parecer lisa en los casos de densidad extrema. **Opérculo** de plano a convexo, rara vez cónico, rostrado, amarillento, frecuentemente con anillo basal de anaranjado a rojizo. **Caliptra** pilosa a muy pilosa, pelos 2-3(4) seriados que superan poco o ampliamente el pico de la caliptra. **Esporas** (18)20-29(30) μm de diámetro.

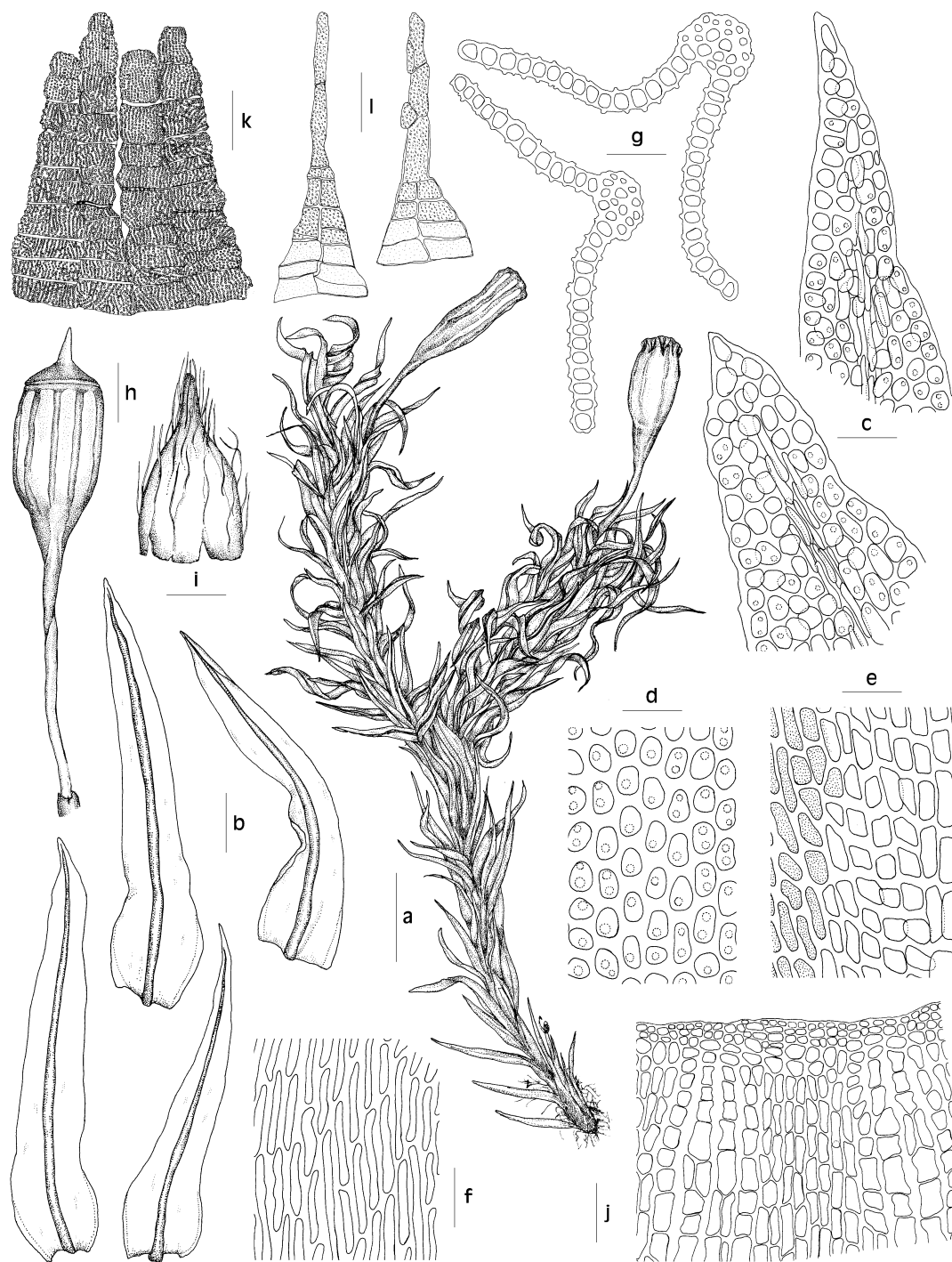


Figura 4.4 *Ulotia crispula* (a-l, MAUAM 4439), a) hábito, b) filidios, c) ápices de filidios, d) células medias de un filidio, e) células basales marginales de un filidio, f) células basales de un filidio, g) secciones transversales de un filidio, h) cápsula, i) caliptra, j) células exoteciales, k) dientes del exóstoma, l) segmentos del endóstoma. Escalas: a = 1,2 mm; b = 0,4 mm; c = 20 μ m; d, e, f = 25 μ m; g = 100 μ m; h, i = 0,5 mm; j = 80 μ m; k = 40 μ m; l = 37 μ m. (Elaborado por Inmaculada Guijarro.)

El género *Ulot* en la Península Ibérica y una nueva visión del complejo de *U. crispa*

Epífita propia de bosques planifolios de laderas o de medios riparios en ambientes oceánicos atlánticos o submediterráneos, que crece sobre troncos y ramas de muy diferentes forófitos, principalmente planocaducifolios o marcescentes; con menor frecuencia también se la encuentra creciendo sobre planifolios perennes, ocasionalmente sobre rocas calcáreas; 80-1400 m. **Esp.:** B, Bi, Bu, C, Ge, L, Le, Lo, Lu, Na, O, Or, Po, S, SS, Vi. **Port.:** BB, BL, DL, Mi, TM.

Selección de especímenes estudiados

España: Álava, Zuya, Altube, charca de Monreal, *Heras* (VIT 35911). Asturias, Purón, río Purón, hacia su nacimiento, *Lara et al.* (MAUAM4539). Burgos, Sierra del río Tinto, *Fuertes* (MACB 82865). Cantabria, Bejes, Sierra de la Corta, monte de la Llama, hayedo de su vertiente norte, *Lara et al.* (MAUAM 4438). Gerona, Setcases, Riera de Carboners, *Lloret* (BCB 26711). La Coruña, Parque Natural de las Fragas del Eume, *Gómez & Caparrós* (MAUAM 4538). La Coruña, río Tambre, Cotodraian, *Casas & Brugués* (BCB 10397). La Rioja, cuenca del río Tobía, *Fuertes* (MACB 48693). León, Los Ancares, valle del Cuiña, *Casas & Cros* (BCB 19875). León, Tejedo de Ancares, *Fuertes* (MACB 17460). Lugo, San Pedro de Meixide, *ca.* Palas de Rei, *Caparrós & Gómez*, (MAUAM 4540). Navarra, El Perdón, *Fuertes* (MACB 60914). Portugal: Minho, Corno do Bico, Travassos, próximo de Coutos, *Garcia et al.* (LISU 198660). Trás-os-Montes, Vila Real, Parque Natural do Alvão, próximo de Lamas de Ôlo, *Garcia et al.* (LISU 207582).

Observaciones

Se trata de una especie de apertencias oceánicas a suboceánicas con distribución holártica disyunta entre Europa y la costa este de Norteamérica, alcanzando la región de los grandes lagos. En Europa se halla difundida y en la Península Ibérica resulta muy común en la banda atlántica, tanto como *Ulot bruchii* o *U. crispa*. Ocasionalmente puede encontrarse también en otras provincias norteañas.

Esta especie puede reconocerse por un conjunto amplio de caracteres, como son el aspecto solo moderadamente cespado de sus almohadillas, las urnas rectas o apenas contraídas bajo la boca, la existencia de anchos espacios intercostales de color más claro que las costillas, las bandas exoteciales estrechas, formadas típicamente por 2-4 hileras de células de color amarillo pálido y los dientes exostomiales con clara tendencia a la escisión.

Ulota crispula presenta un parecido superficial con *U. crispata*, con la cual ha estado sinonimizada hasta la actualidad. Hay, sin embargo, un buen número de caracteres esporofíticos que permiten su separación: *U. crispata* posee urnas fuertemente contraídas bajo la boca, mientras que las de *U. crispula* son rectas o apenas contraídas; las bandas exoteciales de *U. crispata*, con 4-5(6) hileras de células, son más anchas que las de *U. crispula* y alcanzan la boca de la cápsula o quedan muy próximas a ésta, mientras que en *U. crispula* las bandas no alcanzan la boca debido a la presencia de un anillo ancho de células cortas que lo impide; los espacios intercostales de *U. crispata* son estrechos mientras que en *U. crispula* las costillas quedan bien separadas; los 8 pares de dientes del exóstoma de *U. crispata* permanecen indivisos con el tiempo, a diferencia de lo que ocurre en *U. crispula*; finalmente, las esporas de *U. crispata* son de menor diámetro(14-25 μm) que las de *U. crispula* (20-30 μm). En cuanto a caracteres del gametófito, *U. crispata* tiene filidios de base claramente ensanchada, que en general se estrecha bruscamente hacia la lámina, y bandas basales marginales anchas, formadas por un elevado número de hileras de células hialinas, *U. crispula* tiene filidios de base más estrecha, que generalmente se contrae de forma progresiva hacia la lámina, y bandas basales marginales estrechas, con un bajo número de hileras de células hialinas. Otra confusión posible es con *U. bruchii*. Para su distinción, véanse las observaciones bajo dicha especie.

***Ulota calvescens* Wilson**

Bryoth. eur. 11: 520. 1862

(Figura 4.5: a-m)

Ind. loc.: "Tore mount". Síntipos: BM!, G!, NY!, etc.).

Plantas 0,6-2,2 cm, en almohadillas de pequeñas a grandes, compactas, generalmente de aspecto cesposo, de color verde oliváceo, en las zonas inferiores de color pardo a pardo rojizo. **Caulidios** profusamente ramificados. **Rizoides** en la base, a menudo dispersos a lo largo de los caulidios, de color pardo rojizo, lisos. **Filidios** de tortuosos a circinados, menos frecuentemente falcados en seco, de erecto-patentes a escuarrosos en húmedo, de lanceolados a estrechamente lanceolados, variablemente aquillados, de base poco o nada cóncava, elipsoidal a oblonga, estrechada progresivamente hacia la lámina, de la que está poco diferenciada, con pliegues longitudinales a cada lado del nervio, (1,6)1,9-4,3(4,4) x (0,3)0,4-0,8(0,9) mm; **lámina** uniestratificada, con zonas irregularmente biestratificadas en los márgenes; **ápice** de agudo a acuminado; **márgenes** incurvos en la base, planos en la lámina, en ocasiones débil e irregularmente recurvados en uno o ambos lados. **Nervio** que generalmente termina a cierta distancia del ápice o percurrente. **Células medias y superiores** de la lámina de redondeadas a elípticas, 8-17 x 8-14 μm , de paredes moderadamente engrosadas, con 1-2 papilas simples, bajas, generalmente inconspicuas. **Células basales** de largamente rectangulares a lineares, (19)21-70(80) x (6)6-13(16) μm , de paredes engrosadas, más o menos sinuosas y nodulosas. **Células basales marginales** diferenciadas en (1)2-7(9) hileras, formando una estrecha banda marginal a lo largo de la base y parte inferior de la lámina, comúnmente papilosas en los extremos de las paredes externas dando a los márgenes un aspecto denticulado-papiloso. **Células submarginales alargadas** diferenciadas en una estrecha banda que desde la base asciende por la zona inferior de la lámina. **Propágulos** no desarrollados. **Goniautoica**. **Filidios periqueciales** externos algo diferenciados, notablemente mayores que los vegetativos, de base ancha, de incurva a abrazadora. **Vagínula** de glabra a variablemente pilosa, con pelos parcialmente 2-4(5) seriados, papilosos, hialinos. **Seta** 3,3-6,5 mm de longitud. **Cápsula** largamente exerta; **urna** en seco cilíndrica, obcónica o largamente elipsoidal cuando llena, urceolada, fuertemente contraída bajo la boca cuando vacía, con espacios intercostales estrechos, de color verde amarillento a pardo rojizo, recorrida por 8 costillas prominentes y gruesas, concoloras con los espacios intercostales, 0,8-1,5 mm de longitud; **cuello** muy largo, 0,3-1(2) veces la longitud de la urna, gradualmente estrechado hacia la seta. **Bandas exoteciales** de (3)4-5(6) hileras de células diferenciadas,

de color amarillo pálido, que recorren casi toda la urna y alcanzan netamente la boca. **Estomas** situados en la base de la urna y parte superior del cuello. **Perístoma** doble; **próstoma** frecuente, generalmente en forma de restos bajos; **exóstoma** de 8 pares de dientes largos, con tendencia a escindirse completamente en 16, de amarillentos a anaranjados, superficie externa con un retículo densamente papiloso que puede convertirse en la parte distal en finas estrías longitudinales, superficie interna con estrías en la mitad inferior y papilas en la superior, revolutos, quedando en seco más o menos próximos al exotecio, que tocan irregularmente; **endóstoma** de 8 segmentos, lineares, de base algo ensanchada, frecuentemente de paredes transversales engrosadas, uniseriados, algunas veces con restos de una segunda fila de células, tan largos o casi como los dientes, incurvos en seco, caedizos, de opacos a hialinos, especialmente en la base, superficie interna densamente papilosa, a veces con estrías. **Opérculo** convexo, raramente plano-convexo, variablemente rostrado, generalmente ondulado en la base, amarillento, con frecuencia con anillo basal anaranjado. **Caliptra** de glabra a variablemente pilosa, pelos que no suelen sobrepasar el pico de la caliptra, gruesos, 4-5 seriados. **Esporas** 15-25 μm de diámetro.

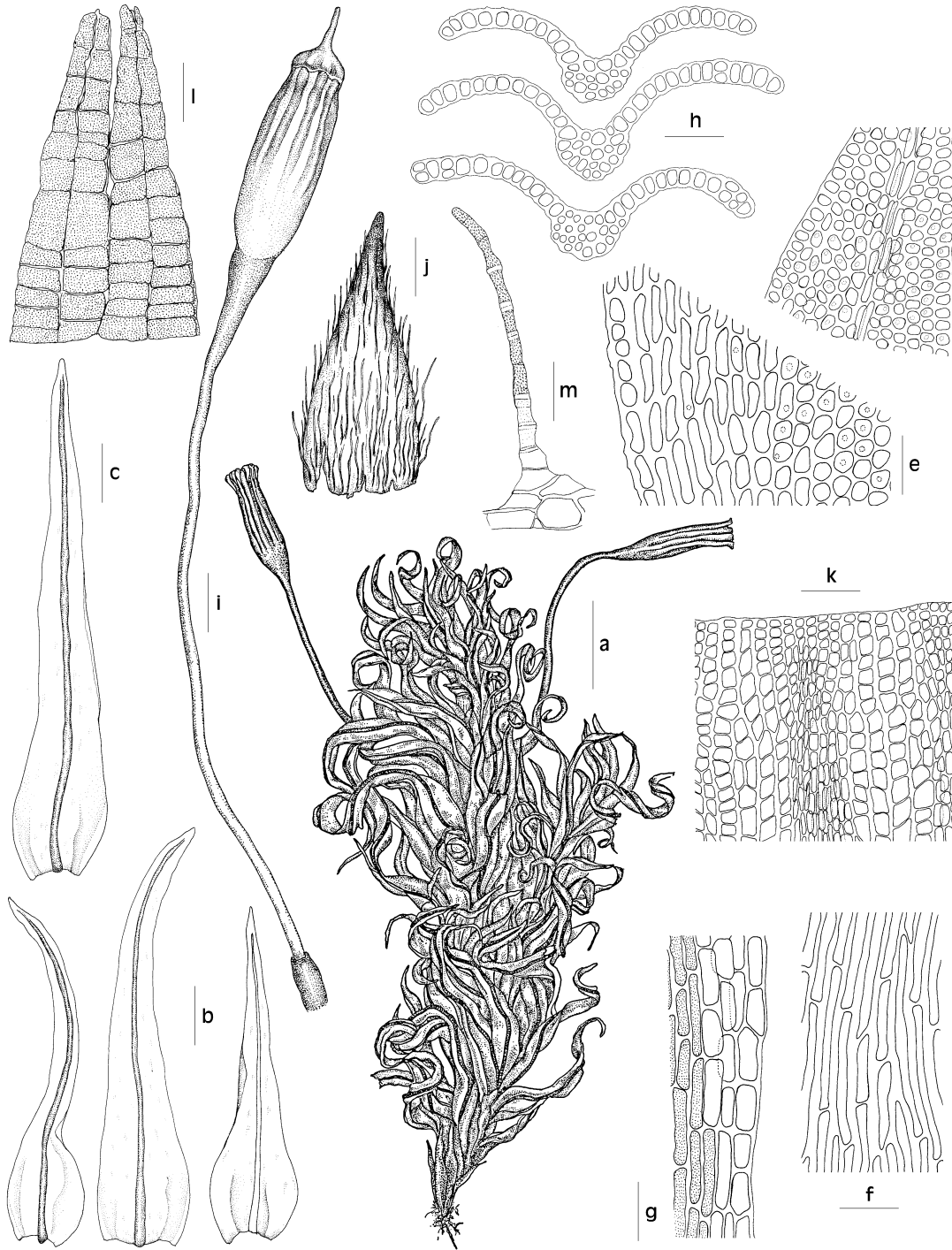


Figura 4.5 *Ulota calvescens* (a-g, h, j-m, MAUAM 4433; i, MAUAM 4442), a) hábito, b, c) filidios, d) ápice de un filidio, e) células medias de un filidio, f) células basales de un filidio, g) células basales marginales de un filidio, h) secciones transversales de un filidio, i) cápsula, j) caliptra, k) células exoteciales, l) dientes del exóstoma, m) segmento del endóstoma. Escalas: a = 1,1 mm; b, c = 0,45 mm; d = 50 μ m; e, f, g = 30 μ m; h = 100 μ m; i = 0,4 mm; j = 0,3 mm; k = 120 μ m; l = 60 μ m; m = 55 μ m. (Elaborado por Inmaculada Guijarro.)

Epífita propia de bosques planocaducifolios en ambientes oceánicos, atlánticos templados o mediterráneos húmedos, especialmente en lugares afectados por nieblas frecuentes; crece sobre troncos y ramas de diferentes árboles y arbustos (*Acer pseudoplatanus*, *Quercus robur*, *Q. canariensis*, *Castanea sativa*, *Sambucus nigra*, *Rhamnus alaternus*, *Erica* sp., *Crataegus* sp.); 400-1120m. **Esp.:** Ca, O. **Port.:** Ag, BA, BL, E.

Selección de especímenes estudiados

España: Asturias, Colunga, Gobiendes, Sierra de Suevo, tejera del Suevo, *Estébanez et al.* (MAUAM 4442). Cádiz, Algeciras, Sierra de la Luna, ca. Los Llanos del Juncal, *Caparrós & Gómez* (MAUAM 4433). Portugal: Algarve, Serra de Monchique, Foia, *Sérgio* (LISU 155495). Beira Alta, Serra de Montemuro, Carvalhosa, próximo de Rossão, *Garcia* (LISU 206486). Beira Litoral: Lousã, Antenas, *Garcia*, (LISU 205975). Estremadura, Serra de Montejunto, Torre, *Garcia* (LISU 205864).

Observaciones

Especie con fuerte afinidad por ambientes oceánicos de las zonas templadas, está presente únicamente en zonas cercanas a la costa atlántica de las Islas Británicas, Francia y occidente de la Península Ibérica, así como en Macaronesia (Azores, Madeira, Canarias), donde es muy común.

Ulot calvescens es la especie del género en la Península Ibérica que presenta los esporófitos y filidios más largos. Su distinción reside en la base de los filidios, escasamente diferenciada, poco o nada cóncava, de márgenes incurvos y pliegues a ambos lados del nervio, mientras que en el resto de la lámina los márgenes son preferentemente planos; además, aparece una clara banda de células alargadas submarginales que no se limita a la base de los filidios y asciende por la zona inferior de la lámina. En cuanto al esporófito, los dientes del exóstoma en *U. calvescens* se escinden con facilidad en 16, los segmentos del endóstoma son casi tan largos como los mismos dientes, delgados, con paredes transversales muy engrosadas, y densa y toscamente papilosos.

La especie ibérica más similar a *Ulot calvescens* es la mucho más frecuente y extendida *U. crispa*, pues ambos musgos forman almohadillas de aspecto crespado en seco y comparten las cápsulas de urna fuertemente contraída bajo la boca. Los caracteres que permiten su distinción son los siguientes:

la base de los filidios poco diferenciada de *U. calvescens*, frente a la muy diferenciada y fuertemente cóncava de *U. crispa*; las bandas de células basales marginales, más estrechas en la primera y que ascienden por la lámina, mientras que en *U. crispa* son notablemente anchas y generalmente no sobrepasan la base; la banda de células submarginales alargadas de *U. calvescens*, inexistentes en *U. crispa*; y, en cuanto al esporófito, los dientes, que en *U. calvescens* tienen tendencia a dividirse completamente en 16, mientras que en *U. crispa* permanecen los 8 pares indivisos, y el opérculo, que posee habitualmente en *U. calvescens* un fino anillo basal anaranjado, que falta en *U. crispa*.

***Ulot* *crispa* (Hedw.) Brid.**

Muscol. recent. suppl. 4: 112. 1819[1818]

(Figura 4.6: a-l)

Orthotrichum crispum Hedw., Sp. musc. frond.: 162. 1801 (basiónimo)

Ind. loc.: “per omnem Europam”. Tipo: G!

Ulot *ulophylla* Broth., Nat. Pflanzenfam. I(3): 473. 1902, nom. illeg.incl. nom. prior.

Plantas 0,9-1,8(3,3) cm, en almohadillas medianas a grandes, compactas, de aspecto claramente cesposo, de color verde oliváceo más o menos oscuro, en las zonas inferiores pardo rojizo. **Caulidios** profusamente ramificados. **Rizoides** en la base, a menudo también dispersos a lo largo de los caulidios, de color pardo rojizo, lisos. **Filidios** de tortuosos a circinados, menos frecuentemente falcados en seco, de erecto-patentes a escurrosos en húmedo, lanceolados o estrechamente lanceolados, variablemente aquillados, de base marcadamente cóncava, ancha, predominantemente obovada, a veces redondeada u oblata, por lo general estrechada bruscamente hacia la lámina, (1,4)1,7-3,7 x (0,3)0,4-0,8(0,9) mm; **lámina** uniestratificada; **ápice** acuminado, ocasionalmente acanalado; **márgenes** débil y variablemente recurvados en uno o ambos lados de la lámina, con frecuencia un margen queda irregularmente incurvo en el ápice. **Nervio** que generalmente termina a cierta distancia del ápice. **Células medias y superiores** de la lámina de redondeadas a elípticas, (6)9-16(22) x (6)9-12(17) µm, de paredes moderadamente engrosadas, con 1-2 papilas simples, bajas, generalmente inconspicuas. **Células basales** de largamente rectangulares a lineares (15)25-45(74) x (5)7-11(14) µm, de paredes engrosadas, sinuosas, algunas algo porosas. **Células basales-marginales** diferenciadas en (5)7-15(19) hileras, formando una ancha banda marginal a lo largo de la base. **Células submarginales elongadas** inexistentes. **Propágulos** no desarrollados. **Goniautoica**. **Filidios periqueciales** externos netamente mayores que los vegetativos, de base más ancha y alargada, ápice agudo o acuminado, de nervio que con frecuencia llega a ser percurrente. **Vaginula** de glabra a variablemente pilosa, con pelos parcialmente 2-4 seriados, papilosos, hialinos. **Seta** (0,5)1,0-3,4 mm de longitud. **Cápsula** largamente exerta; **urna** en seco de cilíndrica a elipsoidal cuando llena, urceolada, fuertemente contraída bajo la boca cuando vacía, espacios intercostales estrechos al menos en parte de su longitud, recorrida por 8 costillas prominentes, de color pardo amarillento a pardo rojizo, (0,9)1,0-1,7 mm de longitud; **cuello** muy largo, 1,6-3 veces la longitud de la urna, gradualmente estrechado hacia la seta. **Bandas**

exoteciales de 4-5(6) hileras de células diferenciadas, de color amarillo a amarillo anaranjado, que recorren casi toda la urna, alcanzan netamente la boca o quedan separadas de ella por un anillo estrecho, formado por 1-3(4) filas de células cortas, de paredes delgadas, 8-33(38) μm de anchura. **Estomas** situados en la base de la urna y parte superior del cuello. **Perístoma** doble; **próstoma** frecuente, generalmente en forma de restos bajos, a veces muy desarrollado; **exóstoma** de 8 pares de dientes sin tendencia a escindirse, de amarillentos a anaranjados, superficie externa fina y densamente ornamentada por papilas y débiles estrías longitudinales distales, superficie interna lisa o muy finamente papilosa, frecuentemente con trabéculas marcadas, recurvados y más o menos aplicados al exotecio en seco, persistentes; **endóstoma** de 8 segmentos, estrechamente triangulares, uniseriados, incurvos en seco, persistentes, de algo más de 2/3 de la longitud de los dientes, ocasionalmente con algunos intermediarios, translúcidos, brillantes, superficie interna de lisa a débilmente papilosa en la parte inferior, más o menos densamente papilosa en la superior. **Opérculo** de plano-convexo a cónico, variablemente rostrado, amarillento, anillo basal indiferenciado. **Caliptra** variablemente pilosa, pelos 1-4(5) seriados, que superan poco o ampliamente el pico. **Esporas** (12)14-23(25) μm de diámetro.

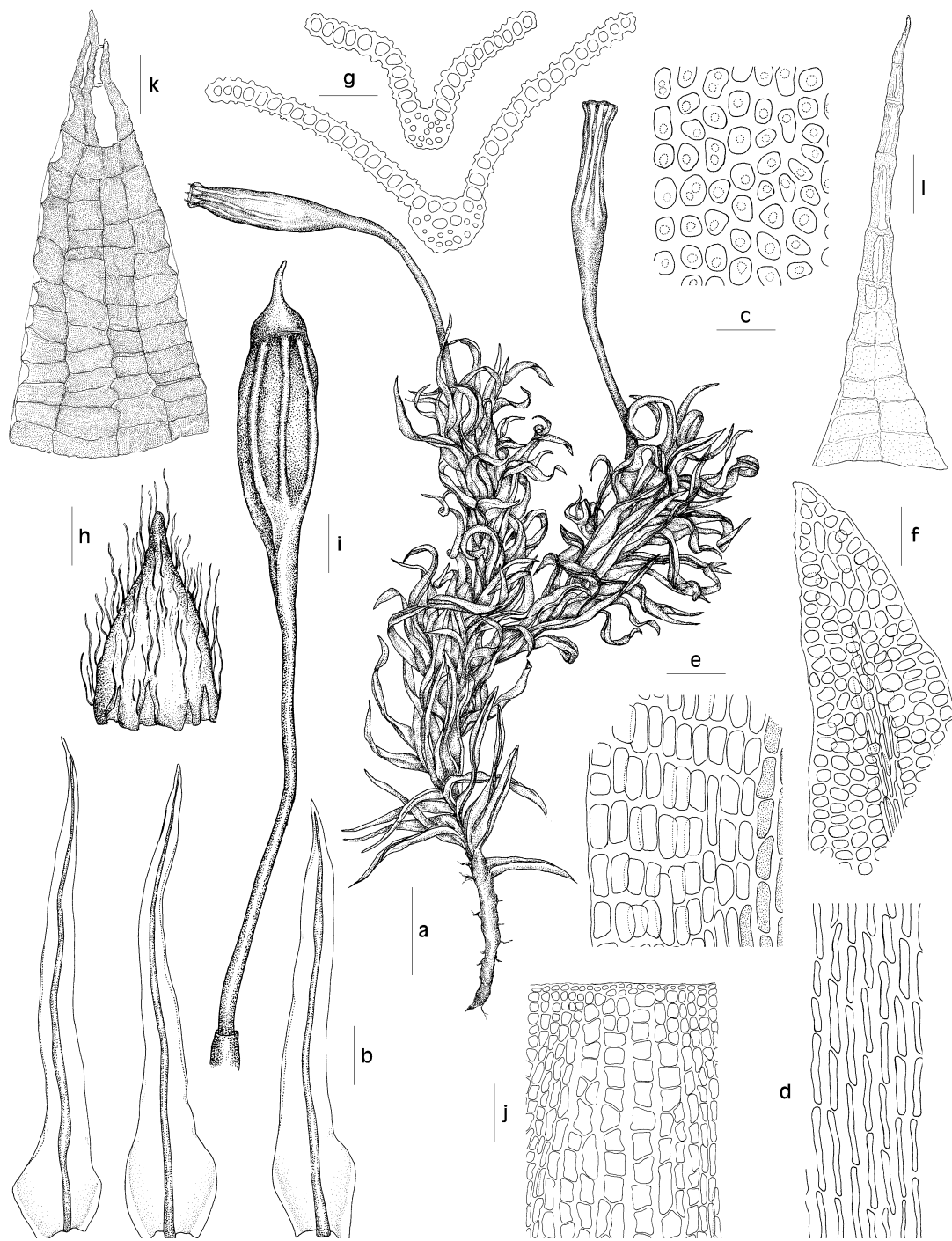


Figura 4.6 *Ulota crisa* (a-h, j-l, MAUAM 4441; i, MAUAM 4440), a) hábito, b) filidios, c) células medias de un filidio, d) células basales de un filidio, e) células basales marginales de un filidio, f) ápice de un filidio, g) secciones transversales de un filidio, h) caliptra, i) cápsula en seco, j) células exoteciales, k) dientes del exóstoma, l) segmento del endóstoma. Escalas: a = 1,1 mm; b = 0,35 mm; c, d, e = 26 μm; f = 50 μm; g = 100 μm; h = 0,3 mm; i = 0,5 mm; j = 110 μm; k = 55 μm; l = 50 μm. (Elaborado por Inmaculada Guijarro.)

El género *Ulota* en la Península Ibérica y una nueva visión del complejo de *U. crispa*

Epífita, con preferencia por bosques caducifolios o marcescentes en ambientes húmedos oceánicos y suboceánicos, atlánticos o submediterráneos, sobre muy diferentes forófitos; 30-1400 m. **Esp.:** Bi, Bu, C, Ge, L, Lo, Lu, Na, O, Or, Po, S, SS, Vi. **Port.:** BL, DL, E, Mi, TM.

Selección de especímenes estudiados

España: Álava, San Millán, Aspuru, *Heras & Ugarte* (VIT 25783). Asturias, Nuevas, río Ereba, *Lara et al.* (MAUAM 4440). Burgos, valle de Mena, Ordunte, *Infante* (VIT 13165). Cantabria, Los Tojos, Bárcena Mayor, río Argouza, *Heras et al.* (VIT 33663). Gerona, Vilallonga de Ter, torrent de Vallvigil, *Lloret* (BCB 24461). Guipúzcoa, Berástegui, valle de Leizarán, *Infante* (VIT 14182). Lérida, Val d'Aran, Uethsdethjoeu, *Cros* (BCB 50003). Lugo, Serra do Caurel, Devesa do Caurel, *Guerra* (MUB 43446). Lugo, San Pedro de Meixide, cerca de Palas de Rei, Gómez & *Caparrós* (MAUAM 4537). Navarra, Yanci, ermita de San Juan Xar, junto al río Latsa, *Lara* (MAUAM 4536). Portugal: Douro Litoral, Serra da Freita, Senhora da Lapa, *Sérgio & Garcia* (LISU 204593). Minho, Ponte de Lima, Paisagem Protegida das Lagoas de Bertandos e S. Pedro d'Arcos, *Garcia & Novais* (LISU 247129)

Observaciones

Especie de distribución holártica disyunta que incluye poblaciones en toda Europa, Oriente Próximo, sureste de China, Japón y costa pacífica de Norteamérica, desde el sur de Alaska hasta California.

Se caracteriza por el aspecto fuertemente cesposo de sus almohadillas en seco, causado por los filidios muy falcados, tortuosos o circinados en seco. La base de los filidios está muy diferenciada, pues es fuertemente cóncava, muy ancha, se estrecha bruscamente hacia la lámina y posee bandas marginales-basales notablemente anchas, formadas por un elevado número de hileras de células hialinas (hasta 19 se han contado en materiales ibéricos). En cuanto al esporófito, sus urnas vacías quedan fuertemente contraídas bajo la boca, los dientes exostomiales permanecen sin escindirise y el endóstoma es ancho, brillante y persistente. *Ulota crispa* puede ser confundida con *U. crispula*, *U. bruchii* o *U. calvescens*. Para su distinción, véanse los comentarios bajo estas especies.

Capítulo 5.

Typification of three conflicting names: *Orthotrichum crispum* Hedw., *Uloa crispula* Bruch and *Uloa intermedia* Schimp. (Bryopsida: Orthotrichaceae)³

Abstract

Previous taxonomic studies on the Holarctic species of *Uloa*, including both morphological and molecular approaches, distinguished *Uloa crispera*, *U. crispula* and *U. intermedia* as separate taxa worthy of recognition at the specific level, instead of belonging to the single, highly variable species *U. crispera*. All the available original material for these three names has been studied and in several cases the herbarium sheets are heterogeneous, containing specimens of two or even three of these closely related species. Consequently, the precise typification of these three names is necessary to ensure their correct application and subsequent nomenclatural stability. Accordingly, detailed analyses of the original material for *Orthotrichum crispum* (\equiv *U. crispera*), *U. crispula* and *U. intermedia* have been carried out to ensure that the specimens that best fit the author's concept of the species or, when this was not possible, those preserving the current, more extended use of the names, were designated. We discuss the nomenclatural history of each species and the extant original specimens from which lectotypes for *Orthotrichum crispum*, *Uloa crispula* and *U. intermedia* are designated.

³ Caparrós R., Garilleti R., Price M.J., Mazimpaka V. & Lara F. Typification of three conflicting names: *Orthotrichum crispum* Hedw., *Uloa crispula* Bruch and *Uloa intermedia* Schimp. (Bryopsida: Orthotrichaceae). *Taxon* (enviado).

Introduction

Ulota crispa (Hedw.) Brid., *U. crispula* Bruch, and *U. intermedia* Schimp. are three species of epiphytic mosses described from Europe in the 19th Century. After the valid publication of the first of them as *Orthotrichum crispum* Hedw. (Hedwig 1801) –later transferred to *Ulota* by Bridel (1818) – the increasing knowledge of the European moss flora led to the description of the two other very similar species: *U. crispula* (Bridel 1827) and *U. intermedia* (Schimper 1876). The three mosses are morphologically very close, share an ecological preference for the bark of trees and shrubs in (sub) oceanic environments, and are frequently found growing together. As a consequence of their similarities, the two later species have been frequently considered as varieties or subspecies of *U. crispa*, or as synonyms of the latter species.

However, new studies on the Holarctic species of *Ulota* (cf. Chapter 6) have revealed stable morphological differences between these three taxa that are strongly supported by genetic analyses. These congruent results supported the recognition of *U. crispula* and *U. intermedia* at the species level (cf. Chapter 6). As a part of the taxonomic studies, all available original material of the three species was studied, revealing that some herbarium sheets contained specimens of two or even three of the species concerned, making the detailed lectotypification of all three names indispensable. Under these circumstances, and following Art. 9.14 and recommendations 9A.2 and 9.A.4 of the International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants (McNeill *et al.* 2012), it is necessary to choose specimens which maintain the concept of the name's author as lectotypes. Only in cases where the protologue is too vague and/or the available original specimen is a mixed gathering, can a choice that preserves the present or more extended use of the name be made.

Typification

***Orthotrichum crispum* Hedw., Sp. musc. frond. 162. 1801.**

≡ *Bryum crispum* (Hedw.) With., Syst. arr. Brit. pl. (ed. 4) 3: 810. 1801.

≡ *Weissia crispera* (Hedw.) P.Gaertn., B.Mey. & Scherb., Oekon. Fl. Wetterau 3(2): 94. 1802.

≡ *Ulota crispera* (Hedw.) Brid., Muscol. recent. suppl. 4: 112. [1818]1819.

≡ *Systegium crispum* (Hedw.) Schur, Enum. pl. Transsilv. 866. 1866. *hom. illeg.*

[non *S. crispum* (Hedw.) Schimp. – 1860].

Type citation: In saxis, arborum truncis per omnem Europam.

Lectotype (designated here): *s.loc.*, *s.coll.*, *s.n.* (G, G00040001), cushion 3 as numbered in Figure 5. Cushion 4 is *Ulota crispula* and cushions 1, 2, 5 and 6 are *U. intermedia*.

Orthotrichum crispum was validly published in *Species muscorum frondosorum* (Hedwig, 1801), the nomenclatural starting-point for Musci, excepting the Sphagnaceae. With the validation of this name in Hedwig (1801) the history surrounding the concept of this species continued, as four earlier works were cited: Hedwig (1789), Linnaeus (1763), Dillenius (1741), and Vaillant (Vaillant 1727).

Hedwig (1789) provided both an extensive description and an illustration of the plant (in his Tabula 35), with the diagnosis “*Orthotrichum crispum, foliis e latiori basi linearibus, confertis, siccitate crispis; thecis ex ampliata pedunculi summitate ovatis*” that he later used verbatim in the validating description (Hedwig 1801). In his earlier work (Hedwig 1789) he adopted Linnaeus’ concept for the plant, as well as the opinion of the later about the previous polynomial names for the species. Linnaeus (1763) recognised in his ‘*Bryum striatum*’ different divisions, that we can consider as the actual concept of varieties, from “β” to “δ”. The last, “δ”, was based on the descriptions of Dillenius (1741) and Vaillant (1727), and was associated by Hedwig with his *O. crispum*. Dillenius (1741) named this moss “*Polytrichum capillaceum crispum, calyptris acutis pilosissimis*” and described it in some

detail, providing illustrations of both gametophores and sporophytes (Dillenius 1741, Tab. 55, Fig. 11). Both his description and illustrations appear to be based on a moss very similar to *U. crispula*. Vaillant (1727) used the name “*Muscus capillaceus, minimus, calyptra villosa*” in his work and provided an illustration of this species (Vaillant 1727, Tab. 27, Fig. 9), which resembles *U. crispula*.

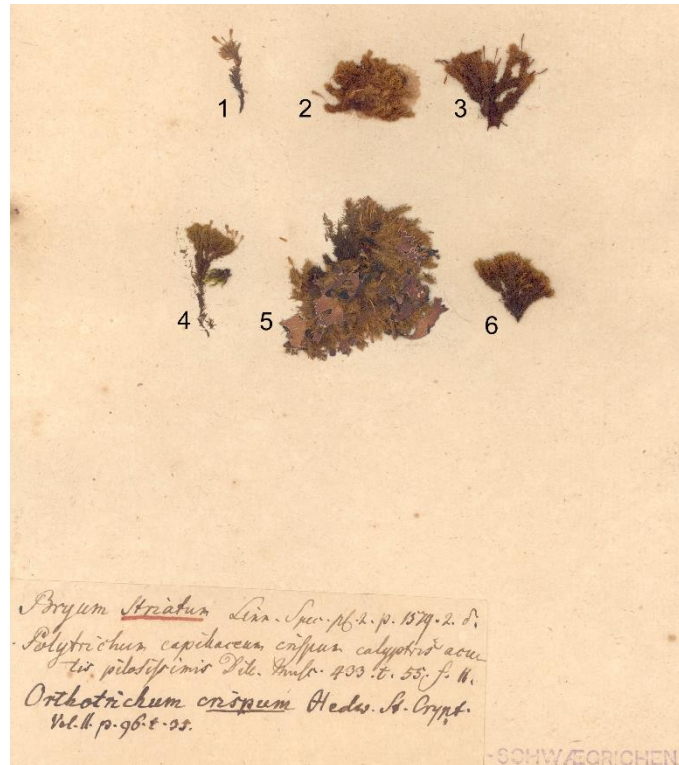


Figure 5.1 Lectotype of *Orthotrichum crispum* Hedw. Sheet G 00040001. Lectotype: cushion 3. Cushions 1, 2, 5, and 6 are *Ulota intermedia* Schimp.; cushion 4 is *U. crispula* Bruch. See the text for further details.

Hedwig’s (1801) protologue for *Orthotrichum crispum* contains very general locality information, with no precise locality or collector given: “*In saxis, arborum truncis per omnem Europam*”. His 1789 work also lacks any specific collector or locality information: “*Cespitulis densis, saepius observe conicis in arborum truncis maxime Pinus piceae Du Roi, decrepitae juniorisque valetudinariae vix viciam non per omnem Europam provenit.*”

The only known material identified by Hedwig as *Orthotrichum crispum* is the herbarium sheet for this name in G (G00040001), which also lacks any information on the collector or collection locality. The label consists of the diagnoses compiled from the sources cited in the protologue, namely “*Bryum striatum* Linn. *Spec. pl.* 2. p. 1579. 2. δ . *Polytrichum capillaceum crispum calyptris acutis pilosissimis* Dill. *Musc.* 433. t. 55. f. 11. *Orthotrichum crispum* Hedw. *St. Crypt.* Vol. II. p.96. t.35”.

The sheet in G (G00040001) contains 6 specimens arranged in two rows of three cushions each (Figure 5., numbered 1-6). Careful examination of the material revealed that it is a mixture of the three species treated in this paper. From this, it can be inferred that Hedwig had not noticed the existence of the two other species, and wrote his description based on these mixed specimens. The protologue by Hedwig is broad enough to fit with any of the three species. It can be argued that the precise concept of *Ulot* *crispa* was more definitively established when Bruch (Bridel 1827) and Schimper (1876) described the two other species. When choosing a lectotype for *Orthotrichum crispum*, we selected the specimen that best accommodates the concept of the species as delimited by Bruch and Schimper, respectively, which also corresponds to the modern concept for this species. As demonstrated under both *U. crispula* and *U. intermedia*, the lectotypified material for both these species is homogeneous, showing that the respective authors, particularly Bruch, had a clear and concise concept on the identity of the newly described species, and about their differences with Hedwig’s *U. crispa*. Following this criterion, only one cushion from the original Hedwig herbarium sheet (the one numbered 3, Figure 5.) is *U. crispa*, whereas specimen 4 is *U. crispula*, and specimens 1, 2, 5, and 6 are *U. intermedia*.

***Ulota crispula* Bruch, Bryol. Univ. 1: 793. 1827.**

- ≡ *Orthotrichum crispulum* (Bruch) Hornsch., Bryol. Eur. fasc. 2-3: 23. 1837.
- ≡ *Ulota crispa* var. *crispula* (Bruch) Hammar, Monogr. Orthotrich. Ulot. Suec. 24. 1852.
- ≡ *Orthotrichum crispum* subsp. *crispulum* (Bruch) Nyl. & Saelan, Herb. Mus. Fenn. 66. 1859.
- ≡ *Systegium crispula* (Bruch) Schur, Enum. Pl. Transsilv. 866. 1866.
- ≡ *Weissia crispula* (Bruch) Lindb., Acta Soc. Sci. Fenn. 10: 12. 1871. *Illegitimate, later homonym* [non *W. crispula* Hedw. – 1801].
- ≡ *Orthotrichum ulophyllum* subsp. *crispulum* (Bruch) Kindb., Bih. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. 7(9): 121. 1883.
- ≡ *Orthotrichum cupulatum* subsp. *crispulum* (Bruch) Boulay, Musc. France, Mousses 344. 1884.
- ≡ *Weissia ulophylla* var. *crispula* (Bruch) Braithw., Brit. Moss Fl. 2: 94. 1889.
- ≡ *Orthotrichum cupulatum* var. *crispulum* (Bruch) Dalla Torre, Z. Ferdinandeums Tirol 35: 241. 1891. *Hom. illeg.*
- ≡ *Ulota crispa* subsp. *crispula* (Bruch) Hérib., Mém. Acad. Sci. Clermont-Ferrand 14: 333. 1899.
- ≡ *Ulota ulophylla* var. *crispula* (Bruch) Weim., Förteckn. Skand. Växt., Moss. (ed. 2) 40. 1937.
- ≡ *Ulota ulophylla* subsp. *crispula* (Bruch) Giacom., Ist. Bot. Reale Univ. Reale Lab. Crittog. Pavia, Atti 4: 249. 1947.

Type citation: In arboribus sylvaticis circa Bipontium clar. Bruch detexit; a quo ut et a Funckio amice communicatum habemus.

Lectotype (designated here): [Germany, Rheinland-Pfalz: Zweibrücken]. “An Waldbäumen bey Zweybrücken / (Bruch) [*s.n.*]” (B, B 31 0251 01). Both specimens on the sheet are *U. crispula* (Figure 5.2). Syntype: [Germany], Bruch *s.n.* (G, G00048365).

Ulota crispula was considered by Bruch (Bridel 1827) as very close to *U. crispa*, from which he separated his species based on its shorter and less-cripsed leaves with narrower leaf bases, basal-marginal hyaline cells that are less well-developed, shorter setae, a longer capsule neck, and conic calyptrae, most of which are still of value today in distinguishing these two species.

The evident similarity of both species was highlighted soon after the description of *Ulota crispula*, which was treated as a variety of *U. crispa* by Hammar (1852). Since then, bryologists have expressed conflicting opinions concerning this species. Grout (1935) considered that it was not worthy of recognition: “From observations in field and laboratory I have come to believe that the var. *crispula* Hammar is nothing but a form of *crispa* in which the shorter spore sac remains at dehiscence without further shrinking; the neck of the capsule seems much shorter than it really is. It so often appears growing with the typical form, intermixed and intergrading with it that it scarcely seems worth while to rank it as more than an unimportant form”. Nevertheless, he did not place it formally in the synonymy of *U. crispa*. Nyholm (1956) considered that it “may be a minor genetic variation but it could conceivably be a modification of the type in dry habitats”, and neither did she make a formal nomenclatural proposal. Finally, Smith & Hill (1975) placed the name in the synonymy of *U. crispa*, where it has remained until recently (Caparrós, Garilletei & Lara 2014). Important morphological differences between *U. crispa* and *U. crispula* are constant and supported by molecular data (cf. Caparrós et al., in press), making this taxon worthy of recognition at the specific level.

The comments by Bruch (Bridel 1827) on the discrimination of *Ulota crispa* and *U. crispula* are so precise that his concepts for both species are unequivocal. This not only facilitates the selection of a lectotype for *U. crispula*, but also contributes decisively to the selection of the lectotype of *U. crispa* itself, as the concept of Hedwig’s taxon in Bruch’s times becomes clear.

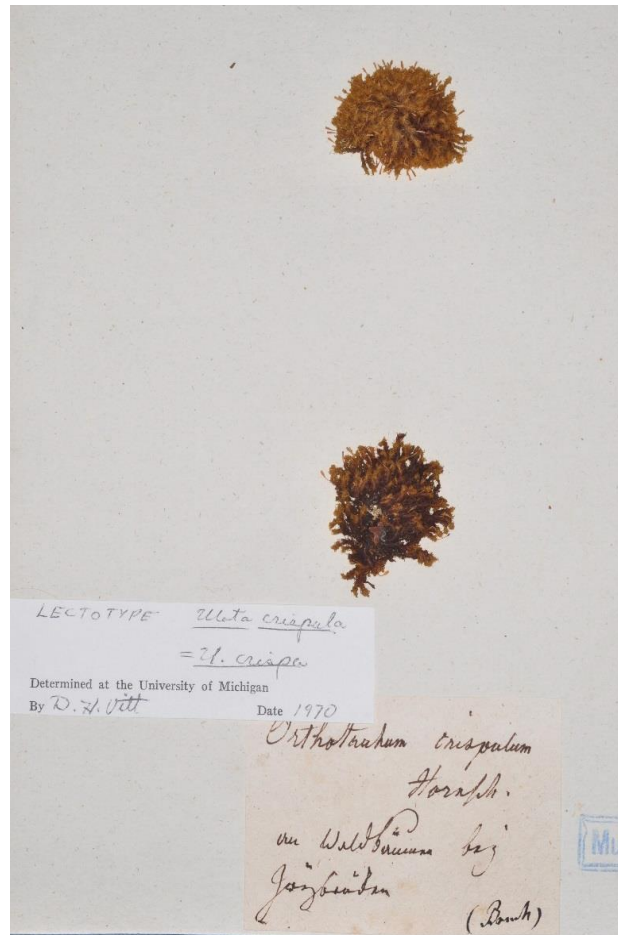


Figure 5.2 **Lectotype of *Ulotia crispula* Bruch.** Sheet B 31 0251 01. Both specimens on the sheet are *U. crispula*.

Original material of *Ulotia crispula* has been found in Bridel's herbarium in B (B 31 0251 01). The locality, ecological and collector information corresponds with that indicated in the protologue "*In arboribus sylvaticis circa Bipontium [Latin for Zweibrücken] clar. Bruch detexit*". The sheet contains two cushions, both belonging to *U. crispula*. This sheet was studied by D.H. Vitt in 1970 (Figure 5.2), who annotated it as the lectotype of the species and by Q. Wang in 2009 who noted "*Possible lectotype*". Vitt noted on his annotation label that he considered *U. crispula* as a synonym of *U. crispa*. As far as we know, the type selection by Vitt remains unpublished and thus, according to the Art. 7.9 (McNeill *et al.* 2012), the typification has not been effected.

El género *Ulot* en la Península Ibérica y una nueva visión del complejo de *U. crisp*

A second, probably original, specimen of *Ulot crispula* has been located in the Hedwig-Schwägrichen collection in G (G00048365). The handwriting on the sheet is that of Schwägrichen and the sheet itself contains two separate specimens: an unlettered specimen labelled “*Misit Bruch in cortic.*” that is located in the upper middle of the sheet and a second specimen that has been attached in the bottom left-hand corner labelled “*b. hbar Brid.*”.

***Ulota intermedia* Schimp. Syn. Musc. Eur. (ed. 2): 305. 1876.**

- ≡ *Orthotrichum ulophyllum* var. *intermedium* (Schimp.) Kindb., Bih. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. 7(9): 121. 1883.
- ≡ *Ulota crispa* var. *intermedia* (Schimp.) Cardot, Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 24(2): 26. 1885.
- ≡ *Weissia ulophylla* var. *intermedia* (Schimp.) Braithw., Brit. Moss Fl. 2: 94. 1889. *Illegitimate, earlier name included.*
- ≡ *Weissia intermedia* (Schimp.) Tolf, Bih. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. 16 Afd. 3(9): 70. 1891.
- ≡ *Orthotrichum ulophyllum* subsp. *intermedium* (Schimp.) Kindb., Eur. N. Amer. Bryin. 2: 307. 1897.
- ≡ *Ulota crispa* subsp. *intermedia* (Schimp.) Hérib., Mém. Acad. Sci. Clermont-Ferrand 14: 333. 1899.
- ≡ *Orthotrichum intermedium* (Schimp.) Kindb. ex Paris, Index Bryol. (ed. 2) 3: 331. 1905. *nom. inval.*
- ≡ *Ulota ulophylla* var. *intermedia* (Schimp.) Jansen & Wacht., Ned. Kruidk. Arch. 53: 215. 1943.

Type citation: Habit. Hic illic per Europam D. crispae et crispulae associate: in Hassia superior ad Fagos male evolutas (Bruch), prope Jever Oldenburgiae, ipse copiose legi ad arborum, praepromis Fraxini et Aceris truncos in valle Scotiae Loch Lomond.

Lectotype (designated here): [Germany, Hesse: Marburg-Biedenkopf]. “Ludwigshütte. / Jul Aug. 41. / Bruch m. Nov. 41” (BM 000852210). All the seven specimens in the sheet are *U. intermedia*. Figure 5.3

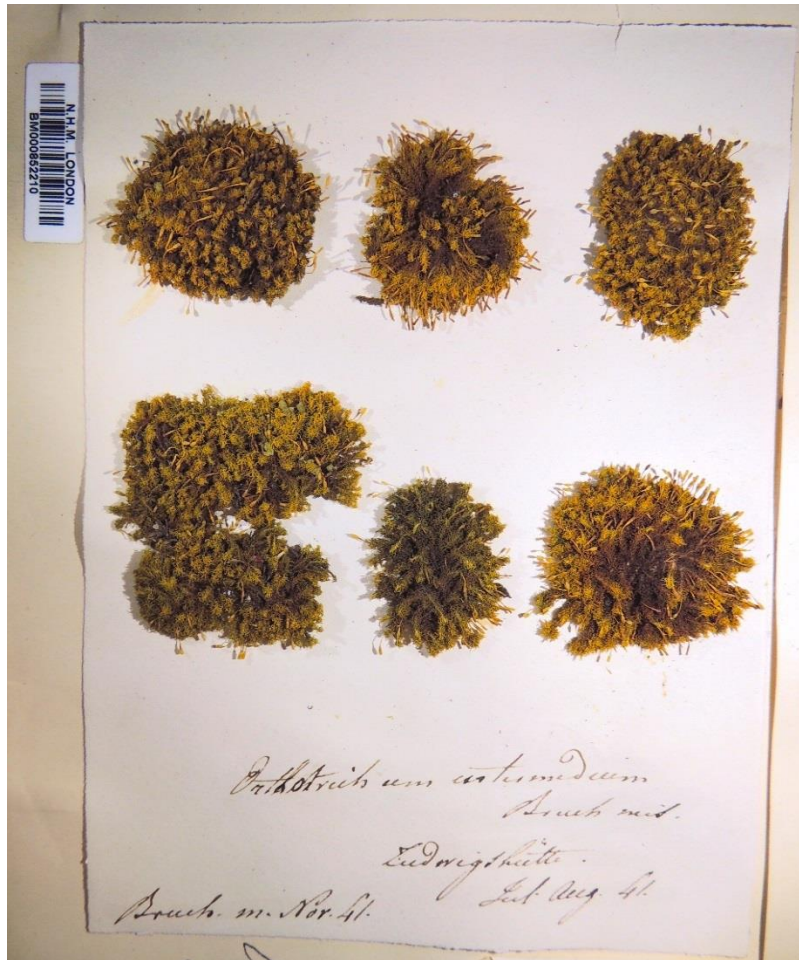


Figure 5.3 **Lectotype of *Ulota intermedia* Schimp.** Sheet BM 000852210. All the seven specimens in the sheet are *U. intermedia*.

In the protologue of *Ulota intermedia*, Schimper (1876) stated the similarity and intermediate aspect of this species in relation to *U. crispera* and *U. crispula*, and parts of the description, and especially his commentaries, are based on the comparison of some of its traits with the latter two species, namely the length of leaves, capsules and setae, the type of basal-marginal hyaline cells, or the shape of the empty capsules. The intermediate nature of this moss and the delicacy of its differentiating characters have clearly been the cause of misinterpretations and controversy since its description. Boulay (1884) considered that it was not a true species, but a transitional form between *U. crispera* and *U. crispula*: “la

description de cette prétendue espèce n'est pas relevée par aucun trait saillant". At virtually the same time, Venturi (1887), an expert on the Orthotrichaceae, treated it as a distinct species. The taxonomic position of the species changed almost continually until Smith & Hill (1975) placed it in the synonymy of *U. crispa*.

Schimper's herbarium is preserved at BM, and four sheets are included in the *Ulota intermedia* type folder. The locality and collector information for three of them (BM000852208, BM000852209, and BM000852210) are compatible with the protologue.

Sheets BM000852208 and BM000852209 were collected by Schimper in Loch Lomond in July 1865. These apparent syntypes of *Ulota intermedia* are heterogeneous, as the specimens in them belong to two species (Figure 5.). BM000852208 contains 13 cushions, marked with pencil on the sheet from "A" to "M". Cushions B, C, E, G, H, and J, are *U. intermedia*, whereas plants A, D, F, I, K, L, and M are *U. crispa*. BM000852209 contains 9 cushions, 8 are *U. crispa*, but the left half of the first cushion from left in the upper row, is *U. intermedia*.

Sheet BM000852210, labelled as "*Orthotrichum intermedium*", was collected in 1841 by Bruch from Ludwigshütte (Hesse, Germany) and sent to Schimper. All the seven specimens on the sheet are *Ulota intermedia* and, besides this, they are excellent quality specimens, and representative of Schimper's concept of the species. These reasons support the selection of the specimens on this sheet as the lectotype of the name. The epithet "*intermedium*" seems to be associated for the first time with this entity on this Bruch's specimen.

The fourth sheet in this folder, BM000852211, was gathered "*In insula Alandia [Finland], paroecia Saltvik, ad praedium Sonröda. d. 20/9/1865. leg. J.O. Bomansfon.*" Although it is actually *U. intermedia*, there is no reference to such a locality in the protologue, and therefore this specimen does not form part of the original material from which a lectotype can be selected.

At PC there is a folder labelled as "*Isosyntypes de Ulota intermedia Schimp.*" which contains two sheets. The one located in the upper part of folder, PC 0101535, contains a single cushion of *U. intermedia*, collected and annotated by Schimper as gathered in "*pr. Loch Lomond / Scotiae*", with no date. Provided that the material at BM of *U. intermedia* by Schimper from this locality was collected in 1865, it is reasonable to consider that this sheet was gathered in the same year, and therefore it is a

duplicate of the BM material, and a probable syntype. The other sheet in the same folder, PC 0101536, is labelled “*Bords du Loch Lomond / 1829*”. It has no collector, the collection data does not coincide with those given in Schimper and furthermore the plants in it are *U. crispera* and *U. bruchii*. Therefore, it cannot be considered as original material for this name.

Acknowledgements

The curators and staff of the herbaria B, BM, G, and PC are gratefully acknowledged for specimen loans and facilities provided during this work. Len Ellis, from the Natural History Museum, London, is also thanked for contributing with his knowledge on Schimper and his herbarium. This work was funded by the Spanish Ministries of Economy and Competitiveness (CGL2013–43246–P), and Science and Innovation (CGL2010-15693 and CGL2011-28857/BOS).

References

- Boulay N. (1884) *Muscinées de la France. Première partie. Mousses*. F. Savy, Paris.
- Bridel S.-E. (1827) *Bryologia universa. Vol. 1*. J. Barth, Leipzig.
- Bridel S.-E. (1818) *Muscologia recentiorum. Suppl. 4*. C.G. Ettinger, Gotha.
- Caparrós R., Garilleti R. & Lara F. (2014) *Ulota* D. Mohr. In: *Flora Briofítica Ibérica. Volumen V*. (Eds J. Guerra, M.J. Cano & M. Brugués), pp. 34–50. Universidad de Murcia - Sociedad Española de Briología, Murcia.
- Dillenius J.J. (1741) *Historia muscorum*. Theatro Sheldoniano, Oxford.
- Grout A.J. (1935) *Moss flora of North America: north of Mexico*. Newfane. Published by the author, Vermont.
- Hammar O. (1852) *Monographia Orthotrichorum et Ulotarum Sueciae*. Typis Berlingianis, Lund.
- Hedwig J. (1789) *Descriptio et adumbratio microscopico-analytica muscorum frondosorum, 2*. Bipliopolio I.G. Mülleriano, Leipzig.
- Hedwig J. (1801) *Species Muscorum Frondosorum*. Joannis Ambrosii Barthii, Leipzig.
- Linnaeus C. (1763) *Species plantarum, vol. 2*. Laurentii Salvii, Stockholm.
- McNeill J., Barrie F.R., Buck W.R., Demoulin V., Greuter W., Hawksworth D.L., *et al.* (2012) *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) adopted by*

Capítulo 5: Typification of three conflicting names: *Orthotrichum crispum*, *Ulota crispula* and *U. intermedia*

the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne. Australia, July 2011. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.

Nyholm E. (1956) *Illustrated moss flora of Fennoscandia. II. Musci. Fasc. 2.* Gleerups, Lund.

Schimper W.-P. (1876) *Synopsis muscorum Europaeorum. Editio secunda.* Schweizerbart, Stuttgart.

Smith A.J.E. & Hill M.O. (1975) A taxonomic investigation of *Ulota bruchii* Hornsch. ex Brid., *U. crista* (Hedw.) Brid. and *U. crispula* Brid. I. European material. *Journal of Bryology* **8**, 423–433.

Vaillant S. (1727) *Botanicon parisiense.* J. & H. Verbeek and B. Lakeman, Leiden.

Venturi G. (1887) *Ulota.* In: *Muscologia gallica.* (Ed. P.T. Husnot), F. Savy, Paris.

Capítulo 6.

Integrative taxonomy sheds light on an old problem: the *Ulota crispera* complex (Orthotrichaceae, Musci)⁴

Abstract

The combined use of morphological and molecular analyses has proved to be very useful for resolving taxonomic complexes with hidden diversity. In Bryology, however, integrative taxonomy has been rarely employed to revisit relevant old, not satisfactorily solved problems. One of these classical controversies, dealt with in this paper, is whether the *Ulota crispera* complex is formed by one or three species. To elucidate this, an exhaustive morphological revision, based on numerous herbarium and fresh specimens from most of the Holarctic areas where *U. crispera* has been reported, together with molecular analyses using one nuclear (ITS2) and three plastid loci (*trnG*, *trnL-trnF*, *atpB-rbcL*) on a selection of representative specimens, have been performed. The results unambiguously point to the existence of three morphotypes, ascribable to the previously described *Ulota crispera* s.s., *U. crispula* and *U. intermedia*, which can be differentiated by an ample set of morphological, both qualitative and quantitative, characters. The resulting molecular reconstruction places the samples belonging to each of these morphotypes in independent and coherent monophyletic clades, thus confirming that they represent three closely related but independent species. Owing to this result, the origin and development of the taxonomical debate around *U. crispera* and related taxa is discussed in order to glimpse the reasons of this historical confusion. The analysis of the geographic origin of the studied samples shows that all the three species are widely distributed throughout the Northern hemisphere, although with very

⁴ Caparrós R., Lara F., Draper I., Mazimpaka V. & Garilleti R. Integrative taxonomy sheds light on an old problem: the *Ulota crispera* complex (Orthotrichaceae, Musci). American Journal of Botany (enviado).

different ranges. *Ulota crispula* exhibits an Amphi-Atlantic range, whereas *U. crispera* and *U. intermedia* display broader disjoint ranges, and only in Europe the three species concur. A key for the distinction of the three species and updated detailed descriptions are also provided.

Introduction

Integrative taxonomy (Dayrat 2005; Padial *et al.* 2010; Schlick-Steiner *et al.* 2010) and, particularly, the combined approach of thorough morphological studies and DNA sequence-based phylogenetic analysis for determining species boundaries are allowing to satisfactorily solve relevant taxonomical problems in varied biological groups (e.g. Grismer *et al.* 2013; Malekzadeh-Viayeh *et al.* 2014; Zamora, Calonge & Martin 2015; Vigalondo *et al.* 2015). Among bryophytes, many cryptic species (*sensu* Bickford *et al.* 2007), have been uncovered thanks to this methodology (e.g. Vanderpoorten *et al.* 2010; Damayanti *et al.* 2012; Medina *et al.* 2012, 2013; Hedenäs *et al.* 2014; Buchbender *et al.* 2014; Draper *et al.* 2015; Heinrichs *et al.* 2015). In these organisms, integrative taxonomy has been mainly used for the study of complexes where a hidden diversity has been suspected but for which no specific morphological analyses have been achieved in recent times. In that sense, the combined use of morphological and molecular analyses has rarely been applied to old taxonomic conflicts, though it seems to be an optimal way to try to definitely clarify them. The target of this study is precisely one of these old problems: the delimitation of taxa in the *Ulota crispera* complex.

Ulota D. Mohr is a large genus with 69 recognized taxa (Garilleti, Mazimpaka & Lara 2015), mainly distributed in temperate oceanic areas all around the globe, with some few species living in mountains from tropical or subtropical regions. They preferably grow as epiphytes on a wide diversity of trees and shrubs, although some species prefer or can live on rocks. They usually form part of diverse epiphytic communities, where they have variable importance up to be the dominant species on trees or shrubs under oceanic hyper-humid conditions (Garilleti, Mazimpaka & Lara 2012; Garilleti *et al.* 2015).

The nomenclatural history of the genus is complicated, since the strong morphological similarity with the genus *Orthotrichum* Hedw. has led to numerous changes of taxa between both genera, including the repeated consideration of the *Ulotae* as a section or subgenus of *Orthotrichum* (Müller 1849; Mitten 1869; Boulay 1884). Even the most outstanding monographer of *Ulota*, Nicolajs Malta, considered that the generic separation was doubtful despite he maintained it (Malta 1927, 1932).

Since then, few taxonomic treatments of the genus have been published –all of them being regional revisions without a wide territorial or systematic scope that could contribute to a better understanding of the inner structure or relationships of the genus– and we have no constancy of any posterior questioning of the status of this genus as an independent entity. Moreover, molecular data also point to the close relationship of *Ulota* with the group of *Orthotrichum* species with superficial stomata. According to Goffinet *et al.* (2004) the monophyly of both *Ulota* and the phaneroporous *Orthotrichum* is ambiguous. Similar results were also obtained by Sawicki *et al.* (2010). The fact that, the molecular evidences so far gathered have not been enough to propose taxonomical conclusions regarding the genus *Ulota*, emphasizes the need of combining the molecular and morphological approaches for any taxonomic or systematic study.

Ulota crispera (Hedw.) Brid. is not only the type of the genus, but also one of the species with the widest range, since it has been reported from areas both in the Palearctic and the Nearctic. It seems to be a common species in humid oceanic forests from different parts of Asia and North America, and it has been extensively reported from Europe, where it is considered the commonest *Ulota* and its predominance over other species of this genus has been regionally demonstrated (Albertos *et al.* 2000).

This dual condition of type species with an extensive range has contributed to make *U. crispera* a true model species in the genus. This moss, so variable in its current concept, presents most of the commonest traits that define a large number of species –frequently sympatric– in the genus, being the differences among them sometimes subtle. Because of such a morphological variability and wide distribution, many species have been described or discussed by comparison with it (*e.g.* *U. fulva* Brid., *U. bruchii* Hornsch.), and some of them have become synonyms (*e.g.* *U. intermedia* Schimp.). An involuntary consequence of this has been that the concept of the species has become confuse, and many synonymizations have been done. In its wider concept, *Ulota crispera* became the species in the genus with the longest list of synonyms by far. In the last years, some confusions have been resolved based only on classic morphological studies, by analysing characters not or only rarely used before. These are the cases of *U. bruchii* (Garilleti *et al.* 2000) or *U. crispula* Bruch (Caparrós, Garilleti & Lara 2014). Despite these advances, a degree of uncertainty remains over the general validity of the morphological traits used to distinguish these close species and about the relationships between the taxa. Some doubtful synonyms that morphologically have elusive differences remain under *U. crispera* and a new approach is needed in order to resolve the true nature of these names. Two of them represent the most important cases: *Ulota crispula* and *U. intermedia*.

The protologue of *U. crispa* by Hedwig (1801), as *Orthotrichum crispum* Hedw., is somewhat ambiguous, since this moss was described as having crowded, crisped when dry linear leaves with a wide base, and a long exserted ovate capsule, a vague set of traits that fit most of the today recognised species in the genus. Some years later, Bruch (in Bridel 1827) was able to recognize a form different enough to define a new species, *U. crispula* Bruch in Brid, considering his new species very close to *U. crispa*. Afterwards, Schimper (1876) proposed a new species, *U. intermedia* Schimp., explicitly stating its intermediate morphology between *U. crispa* and *U. crispula*. Although the traits used by these authors when describing their species are still in use to discriminate *Ulota* species, the extension and limits of their variability are imprecise in the protologues, which makes the species discrimination difficult. Besides this, the three supposedly different mosses share ecological preferences and it is common to find two of them growing together, which has made the interpretation of the true nature of these taxa even more difficult. This situation, with two species apparently discriminated only by subtle morphological differences, and a third one with intermediate character states, created a long-lasting controversy around the nature of the two later taxa. In fact, this old problem has been revisited several times over the last century (e.g., Smith & Hill 1975; Rosman-Hartog & Touw 1987) without achieving an entirely satisfactory solution.

The goal of the present work is to determine whether the forms grouped in the so-called *Ulota crispa* complex correspond to a single species or if, contrarily, it is possible to definitively differentiate several taxa within it. For this purpose, a detailed morphological study has been made in order to evaluate the traits traditionally used in the taxonomy of the genus, as well as to find some new characters to more accurately define the variability and the distinction of the different species. Then, the conclusions of this survey were tested using phylogenetic analyses, looking for the coherence between the morphological and the molecular signals in order to achieve a robust taxonomical solution. Similar taxonomic conflicts in the brother genus *Orthotrichum* Hedw. have been recently resolved by means of a parallel combined taxonomical strategy (Medina *et al.* 2012, 2013).

Materials and methods

The morphological approach was an unbiased study including a high number of samples that could match the concept of the problem group of species. Specimens from herbaria all around the world (BCB, BM, BP, DUKE, FCO, G, H, HIRO, LISU, MA, MAUAM, MHA, MO, MUB, NICH, NYBG, S, TU, VIT, and P. Boudier and D. Callaghan personal herbaria) have been included in the analyses. In addition, specimens doubtfully identified as belonging to different species of this complex have been also included. The most common situation is that samples were identified as *U. crispera*. Since synonymization of *U. crispula* and *U. intermedia* to *U. crispera* is an old topic, many of the herbarium samples were kept under this binomen, and only in very rare cases they were found under the other names. Besides herbarium specimens, the research team collected a large number of fresh materials from very different areas (West Coast of North America, Japan, and Europe). The scope of this broad specimen sampling also intended to best represent the whole distribution and ecological range of the species. A total number of ca. 800 samples were included and a selection of them is listed in the Appendix 1.

Near one hundred morphological traits were analysed, selected on the basis of the experience of the research team on the genus *Ulota* and related groups of Orthotrichaceae (Medina *et al.* 2012, 2013; Caparrós *et al.* 2014). The variation of these characters throughout the studied samples led to the identification of different morphotypes. These were considered as potential species candidates and their characteristics were cross-checked with the type material available for *U. crispera* and related taxa (for the detailed study cf. Chapter 5), in order to give the nomenclaturally correct name to each morphotype.

The morphological analyses were combined with a molecular investigation in order to assess if the observed morphological variations matched the genetic differentiation. For the ingroup species several specimens were selected covering all the identified morphotypes along with a representation of their distribution ranges: a total of 11 specimens morphologically ascribed to *U. crispera s.s.* from Japan, Canada (Western Coast), USA (Western Coast), Europe (Spain, Ireland, Austria, Romania) and Asia (Turkey); 7 specimens assigned to *U. crispula* from Canada (Eastern Coast), USA (Eastern Coast), Europe (Spain, Ireland, Austria, Romania) and Asia (Turkey); and 7 specimens identified as *U. intermedia* from Japan, Canada (Eastern Coast), USA (Western Coast) and Europe (Spain, France, Sweden, Romania). In addition, other Northern Hemisphere *Ulota* species were also included in order

to get a phylogenetic framework: these were *U. bruchii*, *U. coarctata* (P. Beauv.) Hammar, *U. curvifolia* (Wahlenb.) Lilj., *U. drummondii* (Hook. & Grev.) Brid., *U. macrospora* Baur & Warnst., *U. megalospora* Venturi, *U. obtusiuscula* Müll. Hal. & Kindb., *U. phyllantha* Brid., *U. rehmannii* Jur., and *U. reptans* Mitt. Specimens of other species in the family Orthotrichaceae were included as well: *Orthotrichum affine* Brid., *O. rupestre* Schleich. ex Schwägr., *Zygodon pentastichus* (Mont.) Müll. Hal., *Z. viridissimus* (Dicks.) Brid., and *Macrocoma lycopodioides* (Schwägr.) Vitt (used to root the trees). A complete list and details of the specimens can be found on the Appendix 1.

DNA extraction, PCR amplification and sequencing

Total DNA was extracted from a single individual in each sample, using Plant DNeasy Mini Kit from Qiagen. PCR was performed in an Eppendorf Mastercycler using PuReTaq™ Ready-To-Go™ PCR Beads (GE Healthcare) in a 25 µl reaction volume according to the manufacturers' instructions. Four molecular regions were amplified, one from the nuclear genome (ITS2) and three from the chloroplast (*trnG*, *trnL-trnF*, and *atpB-rbcL*).

For ITS2, primers used were ITS2 forward and ITS2 reverse (Ziolkowski & Sadowski 2002), and amplification protocol included one melting step of 1 min at 94°C, followed by 30 cycles (up to 35 in samples difficult to amplify) of 1 min at 94°C, 1 min at 59°C, and 1 min 30 s at 72°C, and a final extension period of 5 min at 72°C. For *trnG*, primers used were *trnGf_leu* (Stech *et al.* 2011) and *trnGr* (Pacak & Szweykowska-Kulinska 2000), and PCR program included one melting step of 5 min at 94°C, followed by 40 cycles of 30 s at 94°C, 40 s at 52°C, and 1 min 30 s at 72°C, and a final extension period of 8 min at 72°C. For *trnL-trnF*, primers used were *trnLc-104* and *trnFF-425* (Vigalondo & al., in press). The amplification protocol included one melting step of 5 min at 94°C, followed by 38 cycles of 30 s at 94°C, 1 min at 47°C, 30 s at 72°C and 30 s at 94°C, and a final extension period of 1 min at 72°C. For *atpB-rbcL* primers used were *atB* and *rbcL* (Chiang, Schaal & Peng 1998), and PCR program included one melting step of 5 min at 94°C, followed by 30 cycles of 30 s at 94°C, 1 min at 52°C, and 30 s at 68°C, and a final extension period of 7 min at 68°C.

After visualization on 1% agarose gels, successful amplifications were purified using Exo/SAP protocol (Thermo Fisher Scientific, Spain). Samples were incubated with 1 µL of Exo1 enzyme and 4 µL of FastAP following the manufacturer instructions. Cleaned PCR products were sequenced by Macrogen (www.macrogen.com).

Sequence editing, alignment and phylogenetic analysis

Nucleotide sequences were edited and assembled for each DNA region in PhyDE v0.9971 (Müller *et al.* 2006). The assembled sequences were manually aligned, and regions of incomplete data at the 5' and 3' ends of the sequences were excluded from subsequent analyses: for ITS2 18 positions at 3' end, for *trnG* 26 at 5' end / 72 at 3', for *trnL-trnF* 12 / 20, and for *atpB-rbcL* 73 / 60 positions.

Phylogenetic reconstructions were made on the basis of Maximum Parsimony (MP) and Bayesian Inference (BI) optimality criteria using the programs TNT 1.1 (Goloboff, Farris & Nixon 2008) for MP, and MrBayes 3.2.2 (Huelsenbeck & Ronquist 2001; Ronquist & Huelsenbeck 2003; Ronquist *et al.* 2012); for BI. Swapping algorithm selected in TNT was tree bisection reconnection (TBR), with ten trees held in memory. All characters were equally weighted. Clade support in MP analyses was assessed via non-parametric bootstrapping (Bootstrap Support = BS) using the default settings in TNT, except for the number of replicates, which was set to 1,000. The output results requested were the absolute frequencies. For all generated maximum parsimony trees the consistency index (CI) and retention index (RI), as well as tree length were calculated.

The nucleotide substitution models used for the BI analysis were selected for each partition with jModeltest 2.1.4 (Posada 2008; Darriba *et al.* 2012) based on Akaike and Bayesian information criteria: HKY+I+G for ITS2, and HKY+G for the chloroplast markers (*trnG*, *trnL-trnF*, *atpB-rbcL*). The BI analysis used one cold and three incrementally heated Monte Carlo Markov chains (MCMC) on two simultaneous runs. MCMC runs continued until the standard deviation of split frequencies was below 0.01 (3,000,000 generations), with one tree sampled every 1000th generation, each using a random tree as a starting point and a temperature parameter value of 0.2 (the default in MrBayes). The first 25% of the total sampled trees of each run were discarded as burnin, in order to achieve the MCMC log-likelihoods that had become stationary and converged. Clade support in these analyses was assessed as Posterior Probability (PP).

Indels in non-coding regions are sometimes difficult to assess (e.g. Kelchner 2000) and can lead to ambiguous alignments. This is the case in part of the ITS regions, so in order to determine the effect of their inclusion, all the analyses were run both with the indels considered as missing information and with insertions and deletions coded as informative characters. The indel coding strategy was the

simple one by Simmons & Ochoterena (2000), as implemented in SeqState (Müller 2005), and the model selected for the indels partition in MrBayes was F81, as recommended by Ronquist *et al.* (2011). The analyses were run with the same parameters indicated for the data sets without coded indels.

Results

Morphological approach

The analysis of the morphological variability has led to the identification of three different morphotypes within the *Ulota crispa* complex. The study of the appropriate type material has enabled relating each of these three morphotypes to one of the three principal names of the complex: *Orthotrichum crispum* (\equiv *Ulota crispa*), *U. crispula*, and *U. intermedia*. However, the existence of original herbarium sheets containing mixed specimens of two or even the three species concerned, has forced to make a detailed lectotypification of the three names (cf. Chapter 5).

The differentiation of these species apparently seems to be a difficult task since these mosses have a quite similar general aspect and, at the same time, several conspicuous traits greatly vary within each species. This concerns, for example, the plant size, the general leaf form, the leaf aspect when dry, the capsule overall appearance, the capsule neck length, and the number of endostome segments constituting the peristome. However, an accurate analysis of these and other characters demonstrates the existence of an ample set of characters (vide Taxonomic section and Table 6.1) that support the morphological delimitation of *Ulota crispa*, *U. crispula*, and *U. intermedia*.

The obtained results suggest that a trained eye could separate typical specimens of *Ulota crispa*, *U. crispula*, and *U. intermedia* even in the field, whenever samples are in dry conditions and had ripe capsules. Such a discrimination could not always be easy, but it is feasible thanks to the existence of several qualitative macroscopic characters, that can be assessed with a hand lens and undoubtedly characterize each species. The qualitative macroscopic traits include (Table 6.1) the capsule shape both when full of spores and when dry and empty, the eventual constriction of the urn below the mouth when dry and empty and the subsequent collapse of the capsule ribs at the constricted area or, contrarily, the more or less uniform separation of ribs by broad furrows; concerning the peristome, the possible tendency of teeth pairs to split, the segment shape and its durability in empty capsules; and, finally, the

potential differentiation of a coloured basal rim in the operculum. Additional quantitative macroscopic characters such as the sporophyte total length, the size of the cushions and the degree of crispature of leaves when dry, eventually can assist to the identification of these species even in the field.

Furthermore, a complementary set of diagnostic microscopic characters allows a safe discrimination, in the laboratory of specimens in good condition of preservation and provided with the necessary morphological structures. These include some qualitative traits related to the peristome, such as the existence or not of a hyaline halo bordering the exostome teeth, or the precise constitution, ornamentation, and position of the endostome segments when dry. To this type of discriminant characters also belong the form of the leaf bases (shape, type of narrowing towards the lamina, and concavity), the constitution and aspect of the exothecial bands (number of cell rows and cell colour), and their potential reach to the mouth. Finally, some microscopic quantitative traits have representative ranges of values for the different species, namely the spore size, and the width of the band of leaf basal-marginal cells.

Table 6.1 Main morphological characters for the differentiation of *Ulota crispera*, *U. crispula*, and *U. intermedia*. Character states highlighted in grey are considered as especially significant for the differentiation of the corresponding species.

	<i>Ulota crispera</i>	<i>Ulota crispula</i>	<i>Ulota intermedia</i>
Sporophyte			
Sporophyte total length (mm)	(3.0-)3.2-6.8(-7.4)	(1.8-)2.0-3.8 (-4.0)	(3.0-)3.2-6.5
Spores			
Spore size (µm)	(12-)14-23(-25)	(18-)20-29(-30)	(15-)18-35(-38)
Capsule shape			
Capsule when dry and full of spores	Cylindrical to ellipsoid	Short cylindrical to ovoid or somewhat urceolate	Ellipsoid to cylindric-ellipsoidal, rarely long ovoid
Urn shape when dry and empty	Urceolate	Short cylindrical to somewhat urceolate or obconic	Cylindrical, oblong-cylindrical, obconic or elongate-ovoid
Constriction below mouth when dry and empty	Strongly constricted	Not or slightly constricted	Not constricted
Capsule furrows (spaces between ribs)			
Width of furrows when dry and empty	Commonly uniformly narrow, collapsed at the constricted area of the urn	Usually broad, somewhat sinuous or irregular, not collapsing anywhere	Broad, not collapsing anywhere
Exothecial bands			
Number of cell-rows	4-5(-6)	2-4	2-4(-5)
Cell colour	Evenly yellow to pale orange	Evenly pale yellow	Hyaline with pale yellow incrassated lateral walls
Differentiation at capsule mouth	Neatly reaching the mouth or obscurely separated by a ring of small, thin walled cells in 1-3(4) layers	Not reaching the mouth, visibly separated by a ring of small, thin walled cells in (1)2-4(5) layers	Not reaching the mouth, visibly separated by a ring of small, thin walled cells in (1)2-6(7) layers
Peristome: exostome teeth			
Tendency of teeth pairs to split	No, most teeth remain tightly fused in pairs even in old capsules	Yes, teeth split easily after being recurved	Yes, teeth tend to split after being recurved
External visibility of PPL at marginal parts of teeth	Yes, as a smooth hyaline halo (sometimes not visible in deteriorate teeth)	No	No

Table 6.1 – Continued from previous page

	<i>Ulotia crispa</i>	<i>Ulotia crispula</i>	<i>Ulotia intermedia</i>
Peristome: endostome segments			
Segment appearance and durability	Robust and persistent	Slender and fragile	Robust and usually persistent
Segment position when dry	Incurved	Irregular (some incurved, other erect or patent)	Incurved
Segment shape	Long triangular to subulate	Almost linear with a more or less widened base	Broadly linear with a more or less widened base or subulate
Segment cell pattern (IPL)	Uniseriate, with transversal walls variably incrassate	Uniseriate or irregularly biseriate, with thin transversal walls	Uniseriate, with incrassate and prominent transversal walls
Internal ornamentation (IPL)	Smooth to finely papillose below, variably papillose above but never opaque because of the papillae density	Densely covered by a reticulum of striae, perceived above as a opaque, almost smooth ornamentation	Smooth to very finely papillose below, variably reticulate above but never opaque because of the ornamentation density
Operculum			
Colour	Yellowish, without a differentiate basal rim	Yellowish, usually with a orange to reddish basal rim	Yellowish, without a differentiate basal rim
Gametophyte			
Habit and aspect when dry	Medium to large cushions, generally strongly crisped	Small to large cushions, slightly to markedly crisped	Medium to large cushions, markedly crisped
Leaves			
Leaf shape when dry	Tortuose or circinate, occasionally falcate	Curved to tortuose, more rarely circinate	Tortuose or circinate, occasionally falcate-tortuous
Leaf base	Mostly obovate, notoriously concave, abruptly narrowing into the lamina.	Mostly elliptical, not obviously concave, gradually narrowing into the lamina.	Mostly obovate, notoriously concave, abruptly narrowing into the lamina.
Leaf basal-marginal cells			
Width of band with differentiated cells	Broad, (5-)7-16(-20) cell-rows	Usually narrow, (1-)3-8(-10) cell-rows	Narrow to broad, (2-)3-14(-16) cell-rows

Molecular sequences variation

Length variation of the four regions ITS2, *trnG*, *trnL-trnF*, and *atpB-rbcL* is shown on Table 6.2, together with the information content of each data partition. No incongruence in terms of well-supported clades was observed in separate analyses of the four molecular loci, and therefore all the markers were combined in a single matrix that had a total length of 2042 bp, with 318 variable sites (106 parsimony informative, 20 within *Ulota crispera*, *U. crispula*, and *U. intermedia*). Simple indel coding only increased in 3 the number of parsimony informative characters within the ingroup, and recovered trees with identical topology but slightly lower support than when the indels were treated as missing data. Therefore, hereafter we present and comment the trees obtained from the analyses of the combined data matrix without including the indels.

Table 6.2 Length variation, number of variable and informative sites, and more suitable substitution model for the nuclear (ITS2), and chloroplast (*trnG*, *trnL-trnF*, and *atpB-rbcL*) sequences used in the study

		ITS2	<i>trnG</i>	<i>trnL-trnF</i>	<i>atpB-rbcL</i>
Length variation	<i>Macrocoma lycopodioides</i>	505	512	305	420
	<i>Orthotrichum affine</i>	460	512	305	incomplete
	<i>Orthotrichum rupestre</i>	460	514	305	493
	<i>Ulot</i> <i>bruchii</i>	452	513	306	494
	<i>Ulot</i> <i>coarctata</i>	474	513	incomplete	494
	<i>Ulot</i> <i>crispa</i>	449-450	511-517	304-305	484-485
	<i>Ulot</i> <i>crispula</i>	449	511	303-305	484-495
	<i>Ulot</i> <i>curvifolia</i>	449	512	306	484
	<i>Ulot</i> <i>drummondii</i>	474	512	306	483-484
	<i>Ulot</i> <i>intermedia</i>	449-450	511-512	305-306	484
	<i>Ulot</i> <i>macrospora</i>	488	513	incomplete	494
	<i>Ulot</i> <i>megalospora</i>	471	513	306	494
	<i>Ulot</i> <i>obtusiuscula</i>	incomplete	512	306	485
	<i>Ulot</i> <i>phyllantha</i>	incomplete	509	305	493
	<i>Ulot</i> <i>rehmannii</i>	515	513	306	494
	<i>Ulot</i> <i>reptans</i>	485	512	307	484
	<i>Zygodon pentastichus</i>	incomplete	518	319	491
	<i>Zygodon viridissimus</i>	446	524	318	494
Variable sites		110	73	76	59
Variable sites (ingroup)		6	5	3	9
Informative sites		35	28	21	22
Inform. sites (ingroup)		6	4	3	7
Indel sites		107	37	20	10
Indel sites (ingroup)		3	1	2	0
Indel informative sites		39	13	6	5
Indel inf. sites (ingrop)		0	1	2	0
Positions in data matrix		1-672	673-1210	1211-1541	1542-2042
Substitution model		HKY+I+G	HKY+G	HKY+G	HKY+G

Phylogenetic reconstruction

The MP analyses yielded 64 most parsimonious trees (length 1174, Ci=0.804, Ri=0.794). The consensus tree had a congruent topology with that obtained in the IB analyses, although it resolved less clades than the Bayesian one, which is shown on Figure 6.1.

The molecular data resolve all the included samples of *Ulotia* in a monophyletic well supported group (PP=1), which is placed as sister clade of the outgroup species belonging to *Orthotrichum*. Within *Ulotia*, the ingroup samples are gathered in three separate well supported clades that correspond to the three morphotypes: *U. crista* (PP/BS=1/82), *U. crispula* (1/85), and *U. intermedia* (0.96/63). According to the tree recovered by IB, the clades corresponding to *U. crispula* and *U. intermedia* are closely related (PP=0.91) and placed sister to *U. crista* (PP=0.98). All the analyses indicate that sister species to the clade including the ingroup samples are *U. curvifolia* and *U. obtusiuscula* (PP/BS=0.9/81).

The molecular data gathered for the present study are not enough to fully resolve further relationships within *Ulotia*, although IB analyses indicate that other species closely related to this group of species are *U. reptans* and *U. drummondii*. On the other hand, *U. rehmannii*, *U. megalospora*, *U. bruchii*, *U. coarctata* and *U. macrospora* are gathered in a clade which is well supported by IB (PP=1). Finally, *U. phyllantha* is located in a basal grade, also according to IB (PP=1).

El género *Ulot* en la Península Ibérica y una nueva visión del complejo de *U. cr*



Figure 6.1 Consensus phylogram based on Bayesian inference resulting from the analysis of the matrix combining ITS, *trnG*, *trnL-trnF* and *atpB-rbcL* data sets, treating indels as missing information. Numbers above the branches indicate node supports according to BI (Posterior Probability, values shown are those >0.8) and numbers below the branches according to MP (Bootstrap Support, values shown are those >80). The tree was rooted using *Macrocoma lycopodioides* as outgroup. Sample numbers are indicated in the Appendix 1. Dashed line indicates relationship supported by MP but not by IB.

Discussion

The species belonging to the *Ulotia* complex here considered are attractive mosses, common on trees in all the countries that have played a relevant role in the progress of Bryology since its inception. As a consequence, they have received attention from the beginning of this science up to now. Dillenius (1741) and Linnaeus (1763) already referred to these plants and the first species validly published of what became the genus *Ulotia*, *Orthotrichum crispum*, was in the opus that has been chosen as the nomenclatural starting-point for most mosses (Hedwig 1801).

Before long, Mohr (1806) created the genus *Ulotia* and Bridel (1818) transferred *O. crispum* to it, thus combining *U. crispera*. Subsequently, *U. crispula* was described (Bridel 1827), accurately discussing its most outstanding differences with *U. crispera*. Philipp Bruch, the author of that species, had an exact concept of these two species and their differences, but his view also comprised the characters that afforded the distinction of *U. intermedia* (cf. Chapter 5). Wilhelm Philipp Schimper made the description of this latter species after the death of Bruch (Schimper 1876), with whom he had collaborated intensely. Schimper partially based the description of *U. intermedia* on the materials studied by Bruch, but he added several materials identified by himself, and not always correctly interpreted.

While on the essentials *U. intermedia* became well defined, Schimper's wrong mixture of materials complicated the establishment of its clear morphological delimitation. Moreover, this could maintain or increase the existing uncertainties about the distinction of *U. crispera* and allied forms and revitalize the increasing controversy on the taxonomic value of these forms. In fact, *U. crispula* had already been proposed at variety rank (Hammar 1857).

After the work of Schimper (1876), some classical authors recognized all the three species (Limpricht & Fisher 1890; Husnot 1892-1894), but others regarded them as forming a unique species with varieties (Braithwaite 1887; Dixon 1924) or two different species with a transitional form corresponding to *U. intermedia* (Boulay 1884).

Paradoxically, most of these authors properly differentiated the three taxa but, independently of the taxonomical rank they considered, they regarded ‘*crispata*’ and ‘*intermedia*’ as forms of doubtful value because of the difficulties for a safe ascription of some exemplars to any of the three taxa.

The situation worsened during the 20th century, when *U. crispata* and *U. intermedia* were generally considered as unimportant forms or merely synonyms of *U. crispata* (Grout 1935; Nyholm 1956; Smith & Hill 1975; Rosman-Hartog & Touw 1987). Finally, Smith & Proctor (1993) did not consider *U. crispata* nor *U. intermedia* in their revision of the *Ulota crispata* complex, which in fact consisted in the distinction of *U. crispata* and *U. bruchii*, a question later resolved by Garilleti *et al.* (2000). Only recently, Caparrós *et al.* (2014) reinstated *U. crispata* based on significant morphological differences, which have been the germ of the current study.

Our molecular reconstruction places samples identified either as *Ulota crispata*, *U. crispata* or *U. intermedia* in independent and coherent monophyletic clades, unambiguously indicating that three different species must be recognized. Moreover, while a complete phylogeny of the genus is still pending, the results suggest that these species are closely related. In consequence, we can conclude that we are facing a true complex of cryptic species or, in other words, a case of sibling species (Bickford *et al.* 2007). The treatment of *U. crispata* and *U. intermedia* as synonyms of *U. crispata* for most bryologists during the last century justifies their consideration as cryptic species. But, are these species so difficult to differentiate based on morphological characters? In that direction points the historical review above and, especially, the results of specific studies carried out by Smith & Hill (1975) and Rosman-Hartog & Touw (1987) searching for differences between these species. However, our morphological analysis has revealed the existence of a wide set of differential characters for the three species (Table 6.1), being several of them decisive. In consequence, specimens in good conditions can be unequivocally ascribed to the corresponding species in the complex (cf. Taxonomic section).

Not all the differential traits herein highlighted for the differentiation of the species in the *Ulota crispata* complex are newly proposed. In fact, many of them have been used before for the distinction of these taxa, although not always in the exact way that we do. It is unclear why the delimitation of the species in the complex has been unsatisfactory in the past but it could rely on difficulties related to the interpretation of characters. On the one hand, it seems that some of the most useful traits here considered were poorly or ambiguously defined. This was the case of the features related to the capsule shape and

appearance. Capsule outline and colour, its constriction below mouth, and the aspect of the capsule ribs, while being of great interest for the distinction of these species (Table 6.1), show a wide variation that depends on the capsule condition: full or empty of spores, dry or wet state, and degree of ripeness. Our conclusion is that, in order to be relevant, these features must be referred to a specific state. A similar situation has occurred with the leaf base since its shape must be specified in terms of outline, and especially, of the degree of narrowing towards the lamina and concavity. On the other hand, most quantitative traits previously used, such as capsule and seta lengths or leaf crispature, show a broad variability and should not be used as main differential characters, although they can help to the identification as complementary features in many cases. The degree of leaf crispature when dry could be useful to separate *U. crispula*, which normally is evidently less crisped than *U. crispa* and *U. intermedia*. However, it is not uncommon to find exemplars of *U. crispula* more strongly crisped, as well as forms of *U. crispa* exceptionally slightly crisped, which seems to be especially frequent in Japan.

So, most of the authors who supported the distinction of the taxa in the *Ulotia crispa* complex based it on a misleading interpretation of the morphological variability, without finding significant qualitative characters for a sharp distinction. As a consequence, they could only establish typical trends of morphological variation for each taxon and, at the same time, signalled the existence of intermediate forms. This fact was decisive for those taxonomists more synthetic or, simply, for those who knew worst the complex and gave little relevance to the differences shown by the extreme forms. In both cases the result was the classification of all forms under one single species name. However, as pointed above, qualitative differential characters for the distinction of the three *Ulotia* species actually exist and, in most cases, they are related to structures that were studied only superficially, as it is the case of the peristome and the exothecial bands. Other differences have been completely overlooked, as it is the case of spore size or the differentiation of a basal rim in the operculum. In our opinion, the sum of differential morphological traits found in this study should be sufficient for the definitive recognition of *U. crispula* and *U. intermedia* as distinct species.

Moreover, the molecular evidence provided in this study adds support to the recognition of the three taxa. Even in the cases where thorough morphological investigations provide convincing taxonomic evidences, integrative taxonomy offers the opportunity of obtaining a high support to the

conclusions (e.g. Medina *et al.* 2013; Hedenäs *et al.* 2014). For such a purpose, molecular evidences are the most used and convincing ones today (Heinrichs *et al.* 2015). Nevertheless, other sources of evidence are also possible (Bickford *et al.* 2007). In the case of the *Uloa crispera* complex, an additional taxonomic signal comes from the phenology and has been known for a long time. Bruch & Schimper (1837) already stated that maturation of sporophytes occurred in *U. crispera* and *U. crispula* at different times, usually in late spring for the last while in late summer for the first one. This was highlighted also by other bryologists (Wilson 1855; Schimper 1876) and specifically treated by Jones (1951), who confirmed previous data and further suggested that maturation of capsules in *U. intermedia* and *U. crispera* was contemporary. Although later Smith & Hill (1975) provided data that seemed blurring these phenological trends, our observations agree with those of Jones (1951).

Species distribution

Uloa crispera s.l. has been reported from several, mainly oceanic, areas in both the Nearctic and the Palearctic. In North America, it is currently recognized for the Eastern third of the continent (Vitt 2014), although Grout (1935, 1946) also signalled records from the West Coast in Southern Alaska. In Europe it is considered widespread, being scarce or absent in different inland and Mediterranean territories (Lewinsky-Haapasaari 1998; Ignatov *et al.* 2006; Ros *et al.* 2013). In Asia, *U. crispera* has been reported from four disjunct territories (Noguchi & Iwatsuki 1989; Ignatov & Ochyra 1994; Ignatov *et al.* 2006; Jia, He & Guo 2011; Wang & Jia 2012): South Western Asia, in mountainous areas bordering the Black and Caspian seas; Altai and the neighbouring Central Asia mountains; Russia Far East and Japan; and Subtropical China and surroundings. Thus, *U. crispera* would be present in all or most of the diversification centres of the genus *Uloa* in the Holarctic kingdom (Garilleti *et al.* 2015). Additionally, for North America and Europe a number of, mainly ancient, records have reported *U. intermedia* or *U. crispula* at specific or variety levels (Lesquereux & James 1884; Husnot 1892-1894; Grout 1935; Nyholm 1956).

The results of our taxonomical revision draw a substantially different biogeographical panorama, since each of the three recognized species shows a different Holarctic disjoint distribution (Figure 6.2). *Uloa crispula* displays an Amphi-Atlantic area, being widespread throughout Eastern North America (southern Canada and U.S.A, except southernmost areas), most Europe (rare at

northernmost and Mediterranean areas) and South Western Asia (Pontic Mountains, Caucasus). *Ulota intermedia* shows a much more wider and fragmented area, being present in Western North America (mainly Alaska and Canada), Eastern North America (mainly Canada), Northern Europe, European cordilleras (North Iberian ranges, Alps, Carpathians, etc.), Altai, Russia Far East, and Japan (most main islands, not recorded from Kyushu). This moss seems to prefer high latitudinal or altitudinal areas within the temperate zone. Finally, *U. crispera s.s.*, although displaying a wide and disjoint distribution throughout the Holarctic, is not present in all the territories where it has been formerly recognized. Surprisingly, although uncommon, it is present along the West Coast of North America (from British Columbia to Oregon), where no previous records seem to exist. In contrast, we have not found any sample ascribable to this species from Eastern North America, which in turn always corresponded either to *U. crispula* or, usually in northern areas, to *U. intermedia*. In Europe *U. crispera s.s.* is a common and widespread species, and frequently coexists with *U. crispula*, as it has been recently verified for the Iberian Peninsula (Caparrós, Garilleti & Lara 2014). Finally, in Asia *U. crispera s.s.* is confirmed for the south-western part of the continent (Pontic Mountains, Caucasus), China, Russia Far East, Japan (all main islands), and Taiwan; we have no evidence of its presence in Central Asia mountains where, however, *U. intermedia* has been proven.

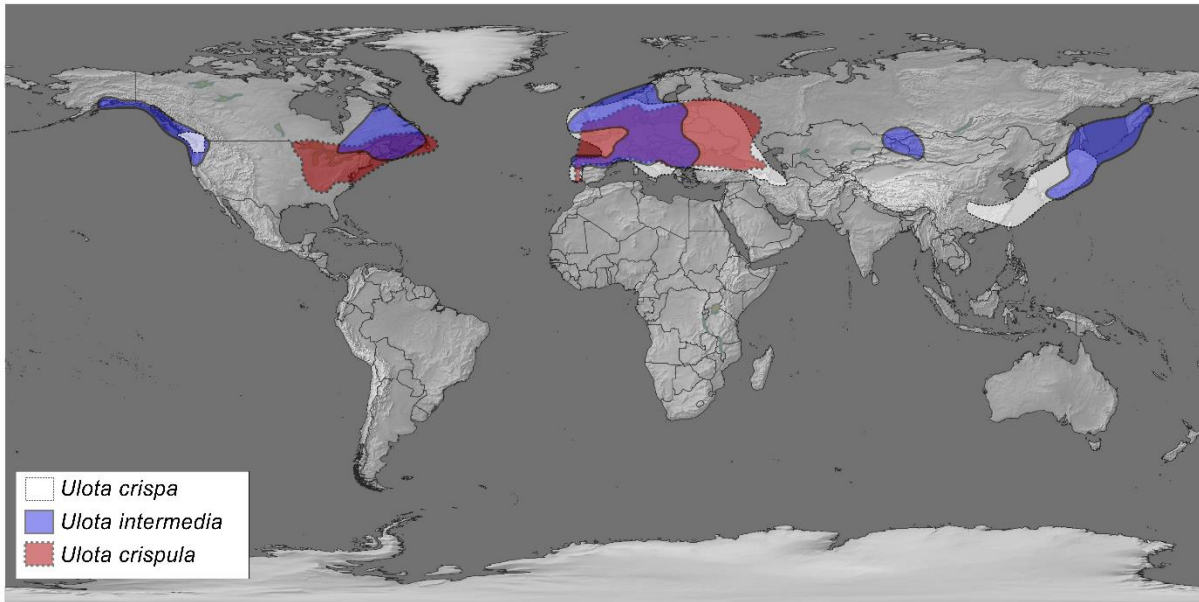


Figure 6.2 World approximate distribution of the different species in the *Ulota crispera* complex, based on the studied material (see Appendix 1)

For a taxonomic work like the present one, the revision of all the existing records related to the *Ulot* *cr**ispa* complex is an unreachable purpose. However, the importance of these species for most North American and Eurasian floras implies that, before long, a much more accurate draw of the distribution of these three species of *Ulot* will be available, based on the re-evaluation of samples under the new taxonomical light by trained bryologists around the world.

Taxonomic section

As discussed above, the three species herein considered have an important set of differential characters. However, the identification of *Ulot* samples could be a complex task depending on the degree of development of the plants, the availability of mature sporophytes and the status of preservation of the material under study. The following artificial key could be used for identifying samples in good conditions –*i.e.* well developed cushions with mature capsules bearing complete peristomes– belonging to the involved species. For samples in suboptimal conditions a wider set of characters might needed. Table 6.1 summarizes the most useful traits to be taken into account when discerning between *U. cr**ispa*, *U. cr**ispula* and *U. intermedia*, but careful evaluation of the whole traits provided in the full descriptions of these species could also be necessary before naming some particularly difficult samples.

Key to species

1. Capsules when dry and empty strongly constricted below mouth, with ribs separated by narrow furrows, collapsed at the constricted area of the urn; exothecial bands formed by 4-6 rows of cells, reaching the mouth or nearly so; exostome teeth remaining tightly fused in pairs in empty capsules, bordered by a hyaline halo *U. crispera* s.s.
- 1'. Capsules when dry and empty not or slightly constricted below mouth, with ribs separated by more or less broad furrows in the upper half of urn; exothecial bands formed by 2-4(5) rows of cells, visibly separated from the mouth by a ring of small thin walled cells; pairs of exostome teeth partially splitting in empty capsules, teeth not bordered by a hyaline halo **2**
2. Endostome segments incurved when dry, uniseriate with incrassate and prominent transverse walls; all the cells of the exothecial bands hyaline with pale yellow incrassate lateral walls; leaves markedly crisped when dry, with base concave, abruptly narrowing into the lamina *U. intermedia*
- 2'. Endostome segments variably bent when dry, uniseriate or irregularly biseriate with thin transverse walls; cells of the exothecial bands evenly pale yellow, at least in the 2 central rows; leaves slightly or moderately crisped when dry, with the base not or slightly concave, gradually narrowing into the lamina *U. crispula*

Species descriptions

Ulota crispera (Hedw.) Brid.

Muscol. recent. suppl. 4: 112. [1818] 1819.

≡ *Orthotrichum crispum* Hedw., Sp. musc. frond. 162. 1801 (basionym).

≡ *Bryum crispum* (Hedw.) With., Syst. arr. Brit. pl. (ed. 4) 3: 810. 1801.

≡ *Weissia crispera* (Hedw.) P.Gaertn., B.Mey. & Scherb., Oekon. Fl. Wetterau 3(2): 94. 1802.

≡ *Systegium crispum* (Hedw.) Schur, Enum. pl. Transsilv. 866. 1866. *hom. illeg.* [non *S. crispum* (Hedw.) Schimp. – 1860].

Type: In saxis, arborum truncis per omnem Europam. **Lectotype:** *s. loc., s. coll.* (G 00040001!). Lectotypified by Caparrós & al. (in press)

Figure 6.3: A,B; Figure 6.4: A-C; Figure 6.5: A,B

Plants up to 3.3 cm high, usually strongly crisped, growing in dense, medium to large cushions, olivaceous to dark green above, brownish to reddish below. **Stems** abundantly branched. **Rhizoids** common at stem base, frequently also scattered along the stems, brown-reddish, smooth. **Leaves** mostly tortuose or circinate, occasionally falcate when dry, erect-patent to squarrose when wet, (1.3-)1.4-3.7(-3.8) x 0.3-0.9(-1.0) mm; **leaf lamina** lanceolate to narrowly lanceolate, unistratose, variably keeled; **leaf base** wide, obovate, rounded or oblate, notoriously concave, abruptly narrowing into the lamina. **Apex** acuminate, sometimes channelled or with one margin irregularly incurved. **Margins** weak and variably recurved in one or both sides of lamina. **Costa** ending at some distance from apex. **Median and upper leaf cells** rounded to elliptic, (6-)9-16(-22) x (6-)9-12(-17) µm, with moderately incrassate cell-walls, with 1-2 low and simple, frequently inconspicuous papillae; **basal leaf cells** long rectangular to linear, (15-)25-45(-74) x (5-)7-11(-14) µm, with incrassate, sinuous, sometimes porose cell-walls; **differentiated basal-marginal cells** in (5-)7-16(-20) rows, forming a broad marginal band along the leaf base. **Goniautoicous. Perichaetial leaves** differentiated, clearly longer and with wider and more elongated base than vegetative leaves, apex acute to acuminate, and costa frequently percurrent. **Vaginula** naked or variably hairy, with hairs partially 2-4 seriate, papillose, hyaline. **Sporophyte** (3.0-

)3.2-6.8(-7.4) mm long. **Seta** (0.3-)0.5-4.4(-5.0) mm long. **Capsule** long exserted. **Urn** cylindrical to ellipsoid when dry and full of spores; clearly urceolate, strongly constricted below mouth when dry and empty, then with 8 long and prominent ribs separated by narrow furrows, collapsed at the constricted area of the urn; (0.5-)0.8-1.7(-2.0) mm long, yellowish brown to reddish brown with concolorous ribs. **Neck** usually very long, 0.5-3.0 times as long as the urn, gradually tapering into the seta. **Exothecial bands** 4-5(-6) cells wide, almost as long as the urn, reaching the mouth or obscurely separated from it by a thin ring 8-33(-38) μm tall, formed by 1-3(-4) layers of small, thin-walled cells; differentiated cells of the band evenly yellow to pale orange, not concolorous with other exothecial cells. **Stomata** located in the urn base and upper part of neck. **Peristome** double. **Prostome** frequent, usually incomplete and low, more rarely well developed. **Exostome** of 8 pairs of teeth remaining tightly fused even in old capsules, yellowish to orange, recurved and lying on the exothecium when dry; outer surface (OPL) densely ornamented by thin papillae, weakly striate in the distal portion; inner surface (exostomial PPL) smooth or very finely papillose, frequently with distinct trabeculae; PPL visible externally as a hyaline halo since the OPL edges partially retract. **Endostome** of 8 robust and persistent segments, occasionally with up to 8 additional intermediate, sometimes shorter processes; principal segments *ca.* 2/3 the length of teeth, long triangular to subulate, uniseriate with transversal walls variably incrassate, incurved when dry, translucent and shiny; external surface (endostomial PPL) smooth; internal surface (IPL) smooth to finely papillose below, variably papillose above but never opaque because of the papillae density. **Operculum** plane-convex to conic, rostrate, yellowish without differentiated basal ring. **Calyptra** hairy, hairs 1-4(-5) seriate, exceeding the beak. **Spores** (12-)14-23(-25) μm in diameter.

***Ulota crispula* Bruch**

Bryol. Univ. 1: 793. 1827.

≡ *Orthotrichum crispulum* (Bruch) Hornsch., Bryol. Eur. fasc. 2-3: 23. 1837.

≡ *Ulota crispera* var. *crispula* (Bruch) Hammar, Monogr. Orthotrich. Ulot. Suec. 24. 1852.

≡ *Orthotrichum crispum* subsp. *crispulum* (Bruch) Nyl. & Saelan, Herb. Mus. Fenn. 66. 1859.

≡ *Systegium crispula* (Bruch) Schur, Enum. pl. Transsilv. 866. 1866.

≡ *Weissia crispula* (Bruch) Lindb., Acta Soc. Sci. Fenn. 10: 12. 1871. *Illegitimate, later homonym* [non *W. crispula* Hedw. – 1801].

≡ *Orthotrichum ulophyllum* subsp. *crispulum* (Bruch) Kindb., Bih. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. 7(9): 121. 1883.

≡ *Orthotrichum cupulatum* subsp. *crispulum* (Bruch) Boulay, Musc. France, mousses 344. 1884.

≡ *Weissia ulophylla* var. *crispula* (Bruch) Braithw., Brit. moss Fl. 2: 94. 1889.

≡ *Orthotrichum cupulatum* var. *crispulum* (Bruch) Dalla Torre, Z. Ferdinandeums Tirol 35: 241. 1891. *Hom. illeg.*

≡ *Ulota crispera* subsp. *crispula* (Bruch) Hérib., Mém. Acad. Sci. Clermont-Ferrand 14: 333. 1899.

≡ *Ulota ulophylla* var. *crispula* (Bruch) Weim., Förteckn. Skand. Växt., moss. (ed. 2) 40. 1937.

≡ *Ulota ulophylla* subsp. *crispula* (Bruch) Giacom., Ist. Bot. Reale Univ. Reale Lab. Crittog. Pavia, Atti 4: 249. 1947.

Type: In arboribus sylvaticis circa Bipontium clar. Bruch detexit; a quo ut et a Funckio amice communicatum habemus. **Lectotype:** [Germany, Rheinland-Pfalz: Zweibrücken]. “An Waldbäumen bey Zweybrücken / (Bruch) [*s.n.*]” (B 31 0251 01!). Lectotypified by Caparrós & al. (in press).

Figure 6.3: C,D; Figure 6.4: D-F; Figure 6.5: C,D

Plants up to 4,2 cm high, variably crisped, growing in dense, small to large cushions, olivaceous above, brown-reddish to dark brown below. **Stems** abundantly branched. **Rhizoids** abundant at stem base and frequently ascending along the stems, brown-reddish, smooth. **Leaves** curved to tortuose, more rarely circinate when dry, erect-patent to squarrose-recurved when wet, (0.7-)1.2-2.8(-3.0) x (0.1-)0.3-0.6(-0.7) mm long; **leaf lamina** lanceolate to narrowly lanceolate, unistratose, variably keeled; **leaf base** elliptical, sometimes oblong to obovate, slightly concave, usually gradually narrowing into the lamina. **Apex** acuminate to long acuminate, frequently channelled or with one margin irregularly incurved. Margins weak and variably recurved in one or both sides. **Costa** ending at some distance from apex, sometimes close to it. **Median and upper leaf cells** rounded to elliptic, (5-)8-18(-31) x (5-)8-12(-18) μm , with moderately incrassate walls, smooth or with 1-2 low and simple, frequently inconspicuous papillae; **basal leaf cells** long rectangular to linear, (11-)25-40(-60) x (5-)6-10(-13) μm with incrassate, sinuous, sometimes porose cell-walls; **differentiated basal-marginal cells** in (1-)3-8(-10) rows, forming a relatively narrow marginal band along the leaf base. **Goniautoicous**. **Perichaetial leaves** somewhat differentiated, lanceolate to widely lanceolate, longer and wider than regular leaves, leaf base oblong to obovate, variably sheathing. **Vaginula** hairy, sometimes densely, with hairs partially 2-3-seriate, papillose, hyaline. **Sporophyte** (1.8-)2.0-3.8(-4.0) mm long. **Seta** 0.9-2.1(-3.0) mm long. **Capsule** exserted. **Urn** short cylindrical to ovoid or slightly urceolate when dry and full of spores; short cylindrical, somewhat urceolate, or obconic (gradually tapering from mouth to seta), not or slightly constricted below mouth when dry and empty, then with 8 prominent ribs usually separated by broad, somewhat sinuous or irregular furrows; (0.6-)0.7-1.2 mm long, pale yellow to brownish yellow, with darker ribs. **Neck** long, 0.4-2.0 times as long as the urn, gradually tapering into the seta. **Exothecial bands** 2-4 cells wide, almost as long as the urn, separated from the mouth by a conspicuous ring (12-)18-65(-75) μm tall formed by (1-)2-4(-5) layers of small, thin-walled cells; differentiated cells of the band evenly pale yellow and not concolorous with other exothecial cells, rarely hyaline and concolorous (Eastern North America). **Stomata** located in the urn base and upper part of neck. **Peristome** double. **Prostome** frequent, usually incomplete and low, sometimes developed up to 1/3-1/2 of teeth length. **Exostome** of 8 pairs of teeth with marked tendency to split into 16, yellowish to pale orange, recurved and lying on the exothecium when dry; outer surface (OPL) ornamented by thick papillae, sometimes becoming longitudinally striate or with crests in the upper 1/2-1/3; inner surface (exostomial PPL) smooth, occasionally with sparse, sometimes aligned, papillae in the upper 1/2; PPL not externally visible at tooth margins. **Endostome** of 8 slender and fragile

segments, occasionally with up to 8 additional intermediate, sometimes shorter processes; principal segments almost as long as teeth, almost linear with variably widened base, irregularly biseriate, with thin transversal walls, incurved, erect or patent when dry, variably translucent at base or lower half, more or less opaque in the upper part; external surface (endostomial PPL) smooth; internal surface (IPL) with a dense reticulum of striae that, in extreme cases, may look like an opaque and almost smooth ornamentation. **Operculum** plane to convex, rarely conic, rostrate, yellowish, usually with an orange to reddish basal ring. **Calyptra** hairy, hairs 2-3(-4) seriate, variably exceeding the beak. **Spores** (18-)20-29(-30) μm in diameter.

***Ulota intermedia* Schimp.**

Syn. musc. Eur. (ed. 2): 305. 1876.

≡ *Orthotrichum ulophyllum* var. *intermedium* (Schimp.) Kindb., Bih. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. 7(9): 121. 1883.

≡ *Ulota crispera* var. *intermedia* (Schimp.) Cardot, Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 24(2): 26. 1885.

≡ *Weissia ulophylla* var. *intermedia* (Schimp.) Braithw., Brit. moss Fl. 2: 94. 1889. *Illegitimate, earlier name included.*

≡ *Weissia intermedia* (Schimp.) Tolf, Bih. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. 16 Afd. 3(9): 70. 1891.

≡ *Orthotrichum ulophyllum* subsp. *intermedium* (Schimp.) Kindb., Eur. N. Amer. Bryin. 2: 307. 1897.

≡ *Ulota crispera* subsp. *intermedia* (Schimp.) Hérib., Mém. Acad. Sci. Clermont-Ferrand 14: 333. 1899.

≡ *Orthotrichum intermedium* (Schimp.) Kindb. ex Paris, Index bryol. (ed. 2) 3: 331. 1905. *nom. inval.*

≡ *Ulota ulophylla* var. *intermedia* (Schimp.) Jansen & Wacht., Ned. Kruidk. Arch. 53: 215. 1943.

Type: Hic illic per Europam *D. crispae* et *crispulae* associate: in Hassia superior ad *Fagos* male evolutas (Bruch), prope Jever Oldenburgiae, ipse copiose legi ad arborum, praepromis *Fraxini* et *Aceris* truncos in valle Scotiae Loch Lomond. **Lectotype:** [Germany, Hesse: Marburg-Biedenkopf]. “Ludwigshütte. Jul Aug. 41. Bruch m. Nov. 41” (BM 000852210!). Lectotypified by Caparrós & al. (in press).

Figure 6.3: E,F; Figure 6.4: G-I; Figure 6.5: E,F

Plants up to 3.5 cm high, crisped, growing in dense, medium to large cushions, olivaceous to dark green above, dark brown below. **Stems** abundantly branched. **Rhizoids** at stem and branch bases, sometimes ascending along the stems, brown-reddish, smooth. **Leaves** tortuose or circinate, occasionally falcate-tortuose when dry, erect-patent to squarrose-recurved when wet, (1.0-)1.5-3.4(-3.7) x 0.3-0.7(-0.8) mm; **leaf lamina** lanceolate to narrowly lanceolate, unistratose, variably keeled; **leaf base** obovate to orbicular, rarely oblate or elliptic, notoriously concave, abruptly narrowing into the lamina. **Apex** acuminate to long acuminate, sometimes acute, frequently channelled. **Margins** weak

and irregularly recurved in one or both sides, crenulate to crenulate-papillose. **Costa** ending at some distance from apex. **Median and upper leaf cells** rounded to elliptic, 7-16(-17) x (6-)7-13 μm , with moderately incrassate walls, with 1-2 simple or bifurcate papillae; **basal leaf cells** long rectangular to linear, (18-)20-63(-68) x 5-10(-12) μm with incrassate, sinuous, sometimes porose cell-walls; **differentiated basal-marginal cells** in (2-)3-14(-16) rows, forming a broad marginal band along the leaf base. **Goniautoicous**. **Perichaetial leaves** differentiated, clearly longer than regular leaves, leaf base long ellipsoidal to oblong-ellipsoidal, sometimes obovate or almost orbicular, frequently sheathing, apex acute to shortly acuminate. **Vaginula** naked or hairy, with hairs partially 1-2(-3) seriate, papillose, hyaline. **Sporophyte** (3.0-)3.2-6.5 mm long. **Seta** 1.0-4.0(-5.5) mm long. **Capsule** long exserted. **Urn** ellipsoidal to cylindrical-ellipsoidal, rarely long ovoid when dry and full of spores; cylindrical, oblong-cylindrical, obconic, or elongate-ovoid, not constricted below the mouth when dry and empty, then with prominent ribs separated by broad furrows; (0.6-)0.8-1.5(-1.7) mm long, pale yellow to brownish yellow, with darker ribs. **Neck** long, 0.5-2.0 times as long as the urn, gradually tapering into the seta. **Exothecial bands** 2-4(-5) cells wide, almost as long as the urn, separated from the mouth by a conspicuous ring (15-)18-113(-238) μm tall, formed by (1-)2-6(-7) layers of small, thin-walled cells; differentiated cells of the band hyaline with pale yellow incrassate lateral walls, concolorous with other exothecial cells. **Stomata** located in the urn base and upper part of neck. **Peristome** double. **Prostome** frequent, incomplete and low or with fragments irregularly sparse along teeth, sometimes well developed. **Exostome** of 8 teeth pairs with tendency to split into 16, pale yellow with bases sometimes becoming darker, brown-orange, recurved and lying on the exothecium, except sometimes at their bases, when dry; outer surface (OPL) with a dense papillose reticulum, sometimes the papillae fused into transverse striae in the lower part or into longitudinal weak striae in the upper 1/3; inner surface (exostomial PPL) smooth or finely papillose, sometimes the papillae forming thin lines in the lower 1/2, frequently with marked trabeculae and fenestrate in the upper 1/3; PPL not visible externally at tooth margins. **Endostome** of 8 robust and usually persistent segments, occasionally with up to 8 additional intermediate, sometimes shorter processes; principal segments 3/4 as long as teeth, broadly linear with variably widened base to subulate, uniseriate, usually with incrassate and prominent transverse walls, incurved when dry, hyaline and usually shiny; external surface (endostomial PPL) smooth; internal surface (IPL) smooth or very finely papillose in the lower half, variably reticulate above but never opaque because of the ornamentation density. **Operculum** plane to convex, sometimes conic, rostrate, yellowish without differentiated basal ring. **Calyptra** variably hairy, hairs (1-)2-4(-5)-seriate, not or scarcely exceeding the beak. **Spores** (15-)18-35(-38) μm in diameter.

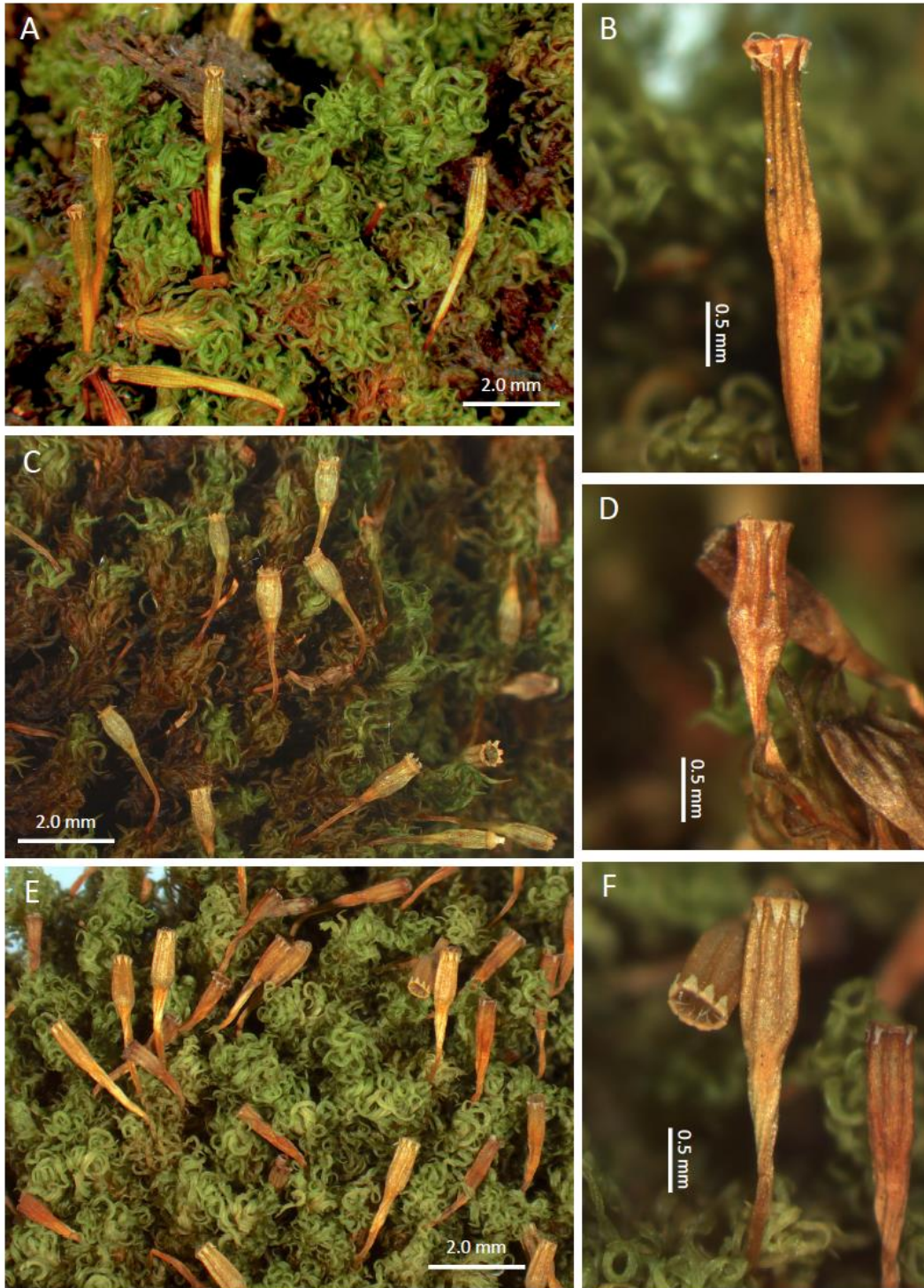


Figure 6.3 Comparison of general habit and capsule shape when dry and empty of *Ulota crista* (A, B), *U. crispula* (C, D), and *U. intermedia* (E, F). *U. crista* from MAUAM 4441, *U. crispula* from MAUAM 4439, *U. intermedia* from MAUAM-Brio 4749.

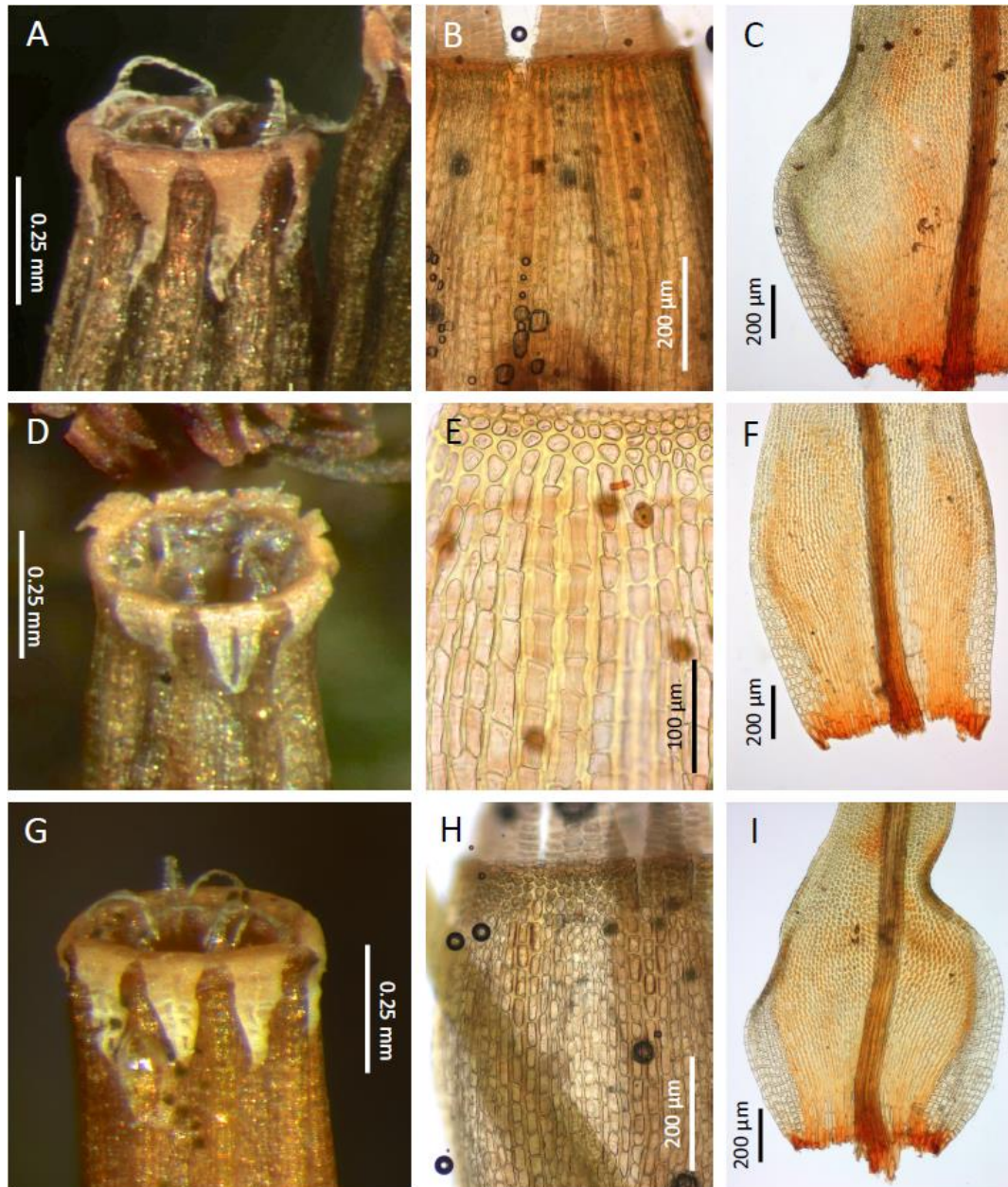


Figure 6.4 Comparison of *Ulota crispula* (A-C), *U. crispula* (D-F), and *U. intermedia* (G-I). A, D, G, detail of the capsule mouth with well preserved peristome teeth and segments; on figure D the characteristic teeth splitting of *U. crispula* can be observed in the frontal tooth pair. B, E, H, image of the exothecial bands; note the thinnest band in *U. crispula*, only two cells wide, and the suboral ring of short cells in *U. crispula* and *U. intermedia*. C, F, I, different transition from leaf base to lamina; abruptly narrowing in *U. crispula* and *U. intermedia*, and gradual in *U. crispula*. *U. crispula* from MAUAM 4441, *U. crispula* from MAUAM 4439, *U. intermedia* from MAUAM-Brio 4749.

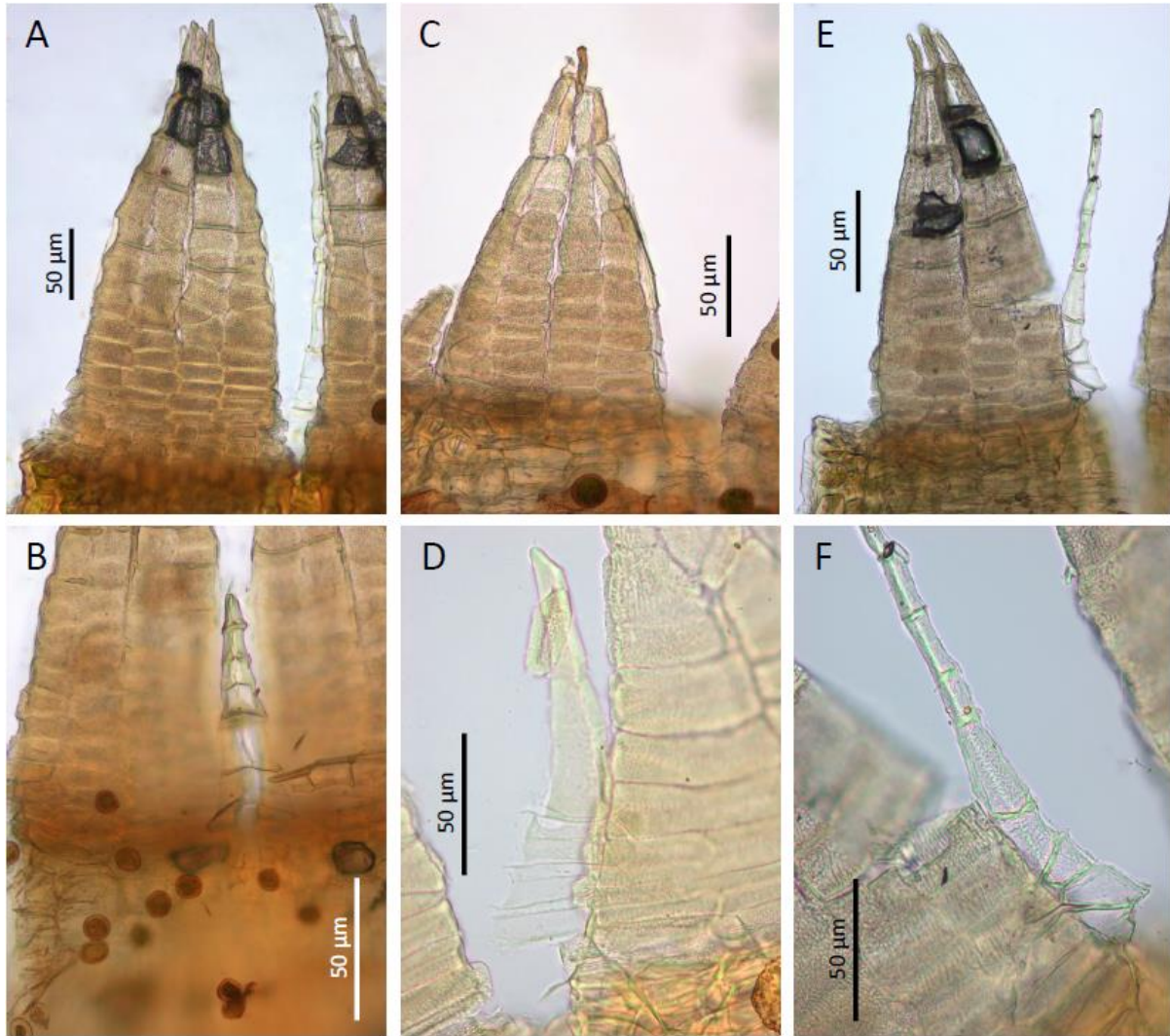


Figure 6.5 Comparison of peristome of *Ulota crispera* (A, B), *U. crispula* (C, D), and *U. intermedia* (E, F). A, C, E, View of exostome tooth pairs and a principal endostome segment; B, D, F, detail of an endostome segment; in B and F transversal walls are clearly incrassate. The hyaline halo of the peristome of *U. crispera* can be observed in the central part of the tooth (fig. A); in this case the halo it is not particularly well developed. The trabeculae of the PPL of *U. crispera* (A) and *U. intermedia* (E) cause the retention of the air droplets that appears in those pictures; the trabeculae can be also apparent in figs. 4A y 4G. *U. crispera* from MAUAM 4441, *U. crispula* from MAUAM 4439, *U. intermedia* from MAUAM-Brio 4749.

Acknowledgements

Grateful thanks are addressed to the curators and staffs of the following herbaria: BCB, BM, BP, DUKE, FCO, G, H, HIRO, LISU, MA, MHA, MO, MUB, NICH, NYBG, S, TU, VIT, and to Pierre Boudier and Des Callaghan for loaning material of their personal herbaria. Additionally, the curators and staffs of the BM, NYBG, and G are specially acknowledged for hosting and providing with all facilities to RC during her stays in these institutions. This work has been funded by the Spanish Ministries of Economy and Competitiveness (CGL2013–43246–P), and Science and Innovation (CGL2011–28857/BOS). RC benefited a doctoral grant of the Ministry of Education and Culture (Grant AP2007-04693).

References

- Albertos B., Lara F., Garilleti R. & Mazimpaka V. (2000). Distribution and abundance of corticolous species of the genus *Ulota* (Orthotrichaceae, Musci) in the NW Iberian Peninsula. *Nova Hedwigia*, 461–470.
- Bickford D., Lohman D.J., Sodhi N.S., Ng P.K.L., Meier R., Winker K., *et al.* (2007). Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* **22**, 148–155.
- Boulay N. (1884). *Muscinées de la France. Première partie. Mousses*. F. Savy, Paris.
- Braithwaite R. (1887). *The British moss flora, v. 2*. Published by the author, London.
- Bridel S.-E. (1818). *Muscologia recentiorum. Suppl. 4*. C.G. Ettinger, Gotha.
- Bridel S.-E. (1827). *Bryologia universa. Vol. 1*. J. Barth, Leipzig.
- Bruch P. & Schimper W.-P. (1937). *Bryologia Europaea seu genera muscorum Europaeorum monographice illustrate. Fasc. 2 & 3*. Sumptibus librariae E. Schweizerbart, Stuttgart.
- Buchbender V., Hespanhol H., Krug M., Sérgio C., Séneca A., Maul K., *et al.* (2014). Phylogenetic reconstructions of the Hedwigiaceae reveal cryptic speciation and hybridisation in *Hedwigia*. *Bryophyte Diversity and Evolution* **36**, 1–21.
- Caparrós R., Garilleti R. & Lara F. (2014). *Ulota* D. Mohr. In: *Flora Briofítica Ibérica. Volumen V*. (Eds J. Guerra, M.J. Cano & M. Brugués), pp. 34–50. Universidad de Murcia - Sociedad Española de Briología, Murcia.

- Chiang T.Y., Schaal B.A. & Peng C.I. (1998). Universal primers for amplification and sequencing a noncoding spacer between the *atpB* and *rbcL* genes of chloroplast DNA. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* **39**, 245–250.
- Damayanti L., Muñoz J., Wicke S., Symmank L., Shaw B., Frahm J.-P., *et al.* (2012). Common but new: *Bartramia rosamrosiae*, a “new” widespread species of apple mosses (Bartramiales, Bryophytina) from the Mediterranean and western North America. *Phytotaxa* **73**, 37–59.
- Darriba D., Taboada G.L., Doallo R. & Posada D. (2012). jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* **9**, 772–772.
- Dayrat B. (2005). Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society* **85**, 407–415.
- Dillenius J.J. (1741). *Historia muscorum*. Theatro Sheldoniano, Oxford.
- Dixon H.N. (1924). *The student's handbook of British mosses*. Ed. 3. VT Sumfield, Eastbourne.
- Draper I., Hedenäs L., Stech M., Patiño J., Werner O., González-Mancebo J.M., *et al.* (2015). How many species of *Isoetecium* (Lembophyllaceae, Bryophyta) are there in Macaronesia? A survey using integrative taxonomy. *Botanical Journal of the Linnean Society* **177**, 418–438.
- Garilleti R., Lara F., Albertos B. & Mazimpaka V. (2000). Peristomal ornamentation, a precise character for discrimination of *Ulota bruchii* and *U. crispa* (Bryopsida, Orthotrichaceae). *Journal of Bryology* **22**, 273–278.
- Garilleti R., Mazimpaka V. & Lara F. (2012). New *Ulota* species with multicellular spores from southern South America. *The Bryologist* **115**, 585–600.
- Garilleti R., Mazimpaka V. & Lara F. (2015). *Ulota larrainii* (Orthotrichoideae, Orthotrichaceae, Bryophyta) a new species from Chile, with comments on the worldwide diversification of the genus. *Phytotaxa* **217**, 133–144.
- Goffinet B., Shaw A.J., Cox C.J., Wickett N.J. & Boles S. (2004). Phylogenetic inferences in the Orthotrichoideae (Orthotrichaceae: Bryophyta) based on variation in four loci from all genomes. In: *Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical Garden*. (Eds B. Goffinet, V. Hollowel & R. Magill), pp. 270–289.
- Goloboff P.A., Farris J.S. & Nixon K.C. (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* **24**, 774–786.

El género *Ulota* en la Península Ibérica y una nueva visión del complejo de *U. crispa*

- Grismer L.L., Wood P.L., Anuar S., Muin M.A., Quah E.S.H., McGuire J.A., *et al.* (2013). Integrative taxonomy uncovers high levels of cryptic species diversity in *Hemiphyllocladus* Bleeker, 1860 (Squamata: Gekkonidae) and the description of a new species from Peninsular Malaysia. *Zoological Journal of the Linnean Society* **169**, 849–880.
- Grout A.J. (1935). *Moss flora of North America: north of Mexico*. Newfane, Vermont: Published by the author.
- Grout A.J. (1946). *Moss flora of North America: north of Mexico. vol. 15A(1), Orthotrichaceae*. New York Botanical Garden, New York.
- Hammar O. (1857). *Monographia Orthotrichorum et Ulotarum Sueciae*. Typis Berlingianis, Lund.
- Hedenäs L., Désamoré A., Laenen B., Papp B., Quandt D., González-Mancebo J.M., *et al.* (2014). Three species for the price of one within the moss *Homalothecium sericeum* s.l. *Taxon* **63**, 249–257.
- Hedwig J. (1801). *Species Muscorum Frondosorum. Joannis Ambrosii Barthii*, Leipzig.
- Heinrichs J., Feldberg K., Bechteler J., Scheben A., Czumaj A., Pócs T., *et al.* (2015). Integrative taxonomy of *Lepidolejeunea* (Jungermanniopsida: Porellales): Ocelli allow the recognition of two neglected species. *Taxon* **64**, 216–228.
- Huelsenbeck J.P. & Ronquist F. (2001). MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* **17**, 754–755.
- Husnot T. (1892–1894). *Muscologia Gallica. Descriptions et figures des mousses de France et des contrées voisines*. Cahan, Paris.
- Ignatov M. & Ochyra R. (1994). Bryophytes of Altai Mountains. III. The genus *Ulota* (Orthotrichaceae, Musci). *Arctoa* **3**, 59–66.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., *et al.* (2006). Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa* **15**, 1–130.
- Jia Y., He S. & Guo S. -I. (2011). Orthotrichaceae. In: *Moss Flora of China, English version. Volume 5: Erpodiaceae-Climaciaceae*. (Eds W. Peng-Cheng, M.R. Crosby & S. He), pp. 22–117. Science Press and Missouri Botanical Garden Press, Beijing and St. Louis.
- Jones E.W. (1951). The fruiting time of *Ulota bruchii* Hornsch. and *U. crispa* Brid. *Transactions of the British Bryological Society* **1**, 20–21.
- Kelchner S.A. (2000). The evolution of non-coding chloroplast DNA and its application in plant systematics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **87**, 482–498.

- Lesquereux L. & James T.P. (1884). *Manual of the mosses of North America*. S.E. Cassino and Company, Boston.
- Lewinsky-Haapasaari J. (1998). Fascicle 4. Orthotrichales. In: *Illustrated flora of Nordic mosses*. (Ed. E. Nyholm), pp. 373–405. Nordic Bryological Society, Copenhagen and Lund.
- Limpricht K.G. & Fisher A. (1890). Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. In: *Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz ed. 2, 4(2)*. pp. 1–853. E. Kummer, Leipzig.
- Linnaeus C. (1763). *Species plantarum, vol. 2*. Laurentii Salvii, Stockholm.
- Malekzadeh-Viayeh R., Pak-Tarmani R., Rostamkhani N. & Fontaneto D. (2014). Diversity of the rotifer *Brachionus plicatilis* species complex (Rotifera: Monogononta) in Iran through integrative taxonomy. *Zoological Journal of the Linnean Society* **170**, 233–244.
- Malta N. (1932). A survey of the Australasian species of *Ulota*. *Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis* **7**, 1–24.
- Malta N. (1927). Die *Ulota*-Arten Süd-Amerikas. *Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis* **2**, 165–208.
- Medina R., Lara F., Goffinet B., Garilleti R. & Mazimpaka V. (2012). Integrative taxonomy successfully resolves the pseudo-cryptic complex of the disjunct epiphytic moss *Orthotrichum consimile* s.l. (Orthotrichaceae). *Taxon* **61**, 1180–1198.
- Medina R., Lara F., Goffinet B., Garilleti R. & Mazimpaka V. (2013). Unnoticed diversity within the disjunct moss *Orthotrichum tenellum* s.l. validated by morphological and molecular approaches. *Taxon* **62**, 1133–1152.
- Mitten W. (1869). Description of some new species of Musci from New Zealand and other parts of the Southern Hemisphere, together with an enumeration of the species collected in Tasmania. *Journal of the Proceedings Linnean Society* **4**, 75–77.
- Mohr D.M.H. (1806). Observations on *Orthotrichum* and *Neckera*, together with some other genera of mosses. *Annals of Botany (König & Sims)* **2**, 532–547.
- Müller D.K. (2005). SeqState - primer design and sequence statistics for phylogenetic DNA data sets. *Applied Bioinformatics* **4**, 65–69.
- Müller J., Müller K., Neinhuis C. & Quandt D. (2006). *PhyDE-Phylogenetic Data Editor*. Program distributed by the authors at: <http://www.phyde.de>.

El género *Ulota* en la Península Ibérica y una nueva visión del complejo de *U. crispera*

- Müller K. (1849). *Synopsis muscorum frondosorum omnium hucusque cognitorum*. A. Foerstner, Berlín.
- Noguchi A. & Iwatsuki Z. (1989). *Illustrated Moss Flora of Japan*. Hattori Botanical Laboratory, Nichinan.
- Nyholm E. (1956). *Illustrated moss flora of Fennoscandia. II. Musci. Fasc. 2*. Gleerups, Lund.
- Pacak A. & Szweykowska-Kulinska Z. (2000). Molecular data concerning allopolyploid character and the origin of chloroplast and mitochondrial genomes in the liverwort species *Pellia borealis*. *Journal of Plant Biotechnology* **2**, 101–108.
- Padial J.M., Miralles A., De la Riva I. & Vences M. (2010). The integrative future of taxonomy. *Frontiers Zoology* **7**, 16.
- Posada D. (2008). jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution* **25**, 1253–1256.
- Ronquist F. & Huelsenbeck J.P. (2003). MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* **19**, 1572–1574.
- Ronquist F., Huelsenbeck J. & Teslenko M. (2011). MrBayes version 3.2 Manual: Tutorials and Model Summaries. Available at: http://mrbayes.sourceforge.net/mb3.2_manual.pdf (accessed 3 June 2015).
- Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P., Ayres D.L., Darling A., Höhna S., et al. (2012). MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic biology* **61**, 539–542.
- Rosman-Hartog N. & Touw A. (1987). On the taxonomic status of *Ulota bruchii* Hornsch. ex Brid., *U. crispera* (Hedw.) Brid. and *U. crispula* Bruch ex Brid. *Lindbergia* **13**, 159–164.
- Ros R.M., Mazimpaka V., Abou-Salama U., Aleffi M., Blockeel T.L., Brugués M., et al. (2013). Mosses of the Mediterranean, an annotated checklist. *Cryptogamie, Bryologie* **34**, 99–283.
- Sawicki J., Plášek V. & Szczecińska M. (2010). Molecular studies resolve Nyholmia (Orthotrichaceae) as a separate genus. *Journal of Systematics and Evolution* **48**, 183–194.
- Schimper W.-P. (1876). *Synopsis muscorum Europaeorum. Editio secunda*. Schweizerbart, Stuttgart.
- Schlick-Steiner B.C., Steiner F.M., Seifert B., Stauffer C., Christian E. & Crozier R.H. (2010). Integrative taxonomy: A multisource approach to exploring biodiversity. *Annual Review of Entomology* **55**, 421–438.

- Simmons M.P. & Ochoterena H. (2000). Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Systematic biology* **49**, 369–381.
- Smith A.J.E. & Hill M.O. (1975). A taxonomic investigation of *Ulotia bruchii* Hornsch. ex Brid., *U. crispera* (Hedw.) Brid. and *U. crispula* Brid. I. European material. *Journal of Bryology* **8**, 423–433.
- Smith A.J.E. & Proctor M.C.F. (1993). Further observations on the *Ulotia crispera* complex. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* **74**, 171–182.
- Stech M., Werner O., González-Mancebo J.M., Patiño J., Sim-Sim M., Fontinha S., et al. (2011). Phylogenetic inference in *Leucodon* Schwägr. subg. *Leucodon* (Leucodontaceae, Bryophyta) in the North Atlantic region. *Taxon* **60**, 79–88.
- Vanderpoorten A., Schäfer-Verwimp A., Heinrichs J., Devos N. & Long D.G. (2010). The taxonomy of the leafy liverwort genus *Leptoscyphus* (Lophocoleaceae) revisited. *Taxon* **59**, 176–186.
- Vigalondo B., Fernández-Mazuecos M., Vargas P. & Sáez L. (2015). Unmasking cryptic species: morphometric and phylogenetic analyses of the Ibero-North African *Linaria incarnata* complex. *Botanical Journal of the Linnean Society* **177**, 395–417.
- Vigalondo, B., Lara, F., Draper, I., Valcárcel, V., Garilleti, R. & Mazimpaka, V. *In press*. Is it really you, *Orthotrichum acuminatum*? Ascertaining a new case of intercontinental disjunction in mosses. *Botanical Journal of the Linnean Society* (in press).
- Vitt D.H. (2014). Orthotrichaceae. In: *Flora of North America North of Mexico*. (Ed. Flora of North America Editorial Committee), Oxford University Press, New York and Oxford.
- Wang Q.-H. & Jia Y. (2012). A taxonomic revision of the Asian species of *Ulotia* Mohr (Orthotrichaceae). *The Bryologist* **115**, 412–443.
- Wilson W. (1855). *Bryologia Britannica*. Longman, Brown, Green & Longman, London.
- Zamora J.C., Calonge F.D. & Martin M.P. (2015). Integrative taxonomy reveals an unexpected diversity in *Geastrum* section *Geastrum* (Geastrales, Basidiomycota). *Persoonia* **34**, 130–165.
- Ziolkowski P.A. & Sadowski J. (2002). FISH-mapping of rDNAs and Arabidopsis BACs on pachytene complements of selected Brassicas. *Genome* **45**, 189–197.

Appendix 1

The specimens listed below are a selection of the samples used for morphological analyses. Those included in molecular analyses are followed by GenBank accession numbers [ITS2/*trnG/trnL-trnF/atpB-rbcL*].

***Macrocoma lycopodioides* (Schwägr.) Vitt**– SOUTH AFRICA, Western Cape, Cape Town, Table Mountain, upper part of Nursery Valley, 27 Dec 2006, *Lara & San Miguel s.n.*, MAUAM-Brio 2953 [BV024; 18P35BV13_ / KT804294 / KT804333 / KT804373]; ***Orthotrichum affine* Brid.** – SPAIN, Burgos, Merindad de Sotoscueva, 12 Jun 2008, *R. Medina s.n.*, MAUAM-Brio 4329 [O-108; KT804255 / JQ836900 / JQ836985 / JQ836694]; ***Orthotrichum rupestre* Schleich. ex Schwägr.** – CYPRUS, Zentrales Tróodos-Gebirge, Nordwestseite des Olymp. Nordrand von Prodomos (an der Straße nach Pedoulas), 1330 m, *Schäfer-Verwimp 22735 & Verwimp*, VAL-Briof 11631 [ID368; KT804256 / KT804295 / KT804334 / KT804374]; ***Ulota bruchii* Hornsch.**– SPAIN, Asturias: Colunga, Gobiendes, Sierra del Sueve, Tejera del Sueve, 43°26'27"N 005°15'08"W, alt. 740 m, 25 Jun 2010, *Garilleti et al.*, MAUAM-Brio 4444 [ID383; KT804259 / KT804298 / KT804337 / KT804377]; ***Ulota coarctata* (P. Beauv.) Hammar**– SPAIN, Cantabria, Picos de Europa, S^a de la Corta, Bejes, Monte de la Llama, alt. 1100 m, 24 Jun 2010, *Lara et al.*, MAUAM-Brio 4438 [ID360; KT804260 / KT804299 / KT804338 / KT804378]; ***Ulota crispa* (Hedw.) Brid.** – AUSTRIA, Oberösterreich: beim Ht. Langbathsee, alt. 750 m, 23 Jul 1953, *Froehlich s.n.*, S-B177772; Oberösterreich: im unteren Stammbachtal bei Goisern, c 510 m, 21 Jul 1955, *Froehlich s.n.*, S-B225053 [ID337; KT804271 / KT804310 / KT804349 / --]; BELGIUM, Liège, Reinardstein, (près Malmeady), 02 Nov 1913, *Toussaint s.n.*, BM; CANADA, British Columbia, Regional District of Mount Waddington, Vancouver Island, Winter Harbour, Kwaksistah Regional Park, around of the campsite, 50°31'01" N, 128°02'23" W, alt. 2 m, 12 Aug 2011, *Garilleti & Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4806 [ID323; KT804264 / KT804303 / KT804342 / --]; Clayoquot District, Ucluelet, Vancouver Island, 48°55'00" N, 125°34'00" W, 11 May 1909, *Macoun s.n.*, NYBG 156768; CHINA, Hunan, Sangzhi Co., Badagongshan, Liaoyewan, ca. 1 Km NE of the administration office, collecting locality 43, 29°46' N, 110°03' E, alt. 1400 m, 07 Oct 1998, *Koponen, Huttunen, Piippo & Rao 54771*, S-B176297; CROATIA, Lika-Senj, Velebit in sylva Jasikovac, prope Gospić, 18 Sep 1913, BP 43305; FRANCE, Aquitaine, La Rhume, alt. 900 m, 28 Jun 1954, *Casas s.n.*, BCB 19166; Centre, Saint-Denis-des-Puits, Etangs de la Gatine, en rive droite du dernier étang, alt. 200 m, 03 Aug 1998, *Boudier s.n.*, Herb. Boudier 2389; Haute-Normandie, Forêt de Brotonne (Seine inférieure), 1891, *Thériot s.n.*, BM; Lorraine, *Hooker s.n.*, BM; Midi-Pyrénées,

Luchon, Vallée de Lys, 20 Sep 1954, *Casas s.n.*, BCB 19165; Poitou-Charentes, Fôrets des Lussac et de Châteauneuf, *Schimper 457*, BM; Région Basse Normandie, 01 Apr 1912, *Douin s.n.*, BM; Vogesengebiet, An Naldlaement, *P. Beaub s.n.*, BM; GEORGIA, distr. Chokhatauri, montes Meskhedski khrebet, in viciniis pagi Nabeglavi, alt. 1000 m, 21 Jul 1979, *Vašák s.n.*, G 00124254; Abkhazia, distr. Gulripsh, in vicinitate pagi Lata, in valle fluminis Kodori, alt. 500 m, 18 Sep 1980, *Vašák s.n.*, G 00124247; GERMANY, Baden-Württemberg, Baden-Baden, Cascade de Geroldsau près de Baden-Baden, 17 Sep 1858, *Jack s.n.*, BM; Oberbayern, Baiern: Reichenhall, alt. 480 m, 10 Sep 1909, *Schiffner s.n.*, BM; Turingia, Saaldfeld, Thuiringes Wald, *Reinsch s.n.*, BM; HUNGARY, Fejer, In vallis Határvölgy prope pag Pálhára, 01 Aug 1953, *Vajda s.n.*, BP 26366; Somogy, In silvis versus stationem pagi Szentá, alt. 157 m, 17 Apr 1938, *Boros s.n.*, BP 121748; Szabolcs-Szatmár Bereg, In sylva Megykerék-erdő prope Kömörő, alt. 110 m, 14 Mar 1961, *Boros s.n.*, BP 121586; Vas, In silva Nagy-erdő ad Métnekepuszta prope Gödörháza, alt. 250 m, 11 Jul 1955, *Boros s.n.*, BP 121736; IRELAND, Leinster, aparcamiento del centro de visitantes Glendalough, 05 Apr 2009, *Estébanes s.n.*, MAUAM-Brio 4802 [ID321; KT804269 / KT804308 / KT804347 / --]; Munster, Tork Cascade, m. Killarney (Hibernia), Jun 1865, BM; ITALY, Trentino-Südtirol, Kohlern Wald, BM; JAPAN, Kyoto, Honshu, Ine-cho, Yoza-gun, Kamanyu, alt. 100 m, 01 Apr 1996, *Deguchi 34159*, HIRO; Fukushima, Honshu, Bandaisan National Park, Urubandai, alrededores del Urubandai Royal Hotel, 37°39'17" N, 140°05'37" E, alt. 775 m, 07 Sep 2012, *Garilleti & Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4744; Hiroshima, Honshu, Geihoku-cho, Yamagata-gun, Higashi-yawatabara, Mt. Garyu, alt. 1200-1223 m, 19 Oct 1999, *Kitamura 410*; HIRO; Tottori, Honshu, Chizuchó, Sugijinja, 13 Aug 2008, *Estébanes 3218*, MAUAM-Brio 4805 [ID304; KT804262 / KT804301 / KT804340 / KT804380]; Yamanashi, Honshu, Fuji Hakone Izu National Park, vertiente norte del Monte Fuji, 35°23'26" N, 138°42'59" E, alt. 2270 m, 09 Sep 2012, *Garilleti & Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4749; Iburi, Hokkaido, Shikotsu-Toya National Park, lago Toya, Toyako Onsen, parque junto a la orilla del lago, 42°34'00" N, 140°48'29" E, alt. 87 m, 05 Sep 2012, *Garilleti & Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4742; Kushiro, Hokkaido, Akan National Park, orillas del lago Akan, alrededores de Akanko Onsen, 43°26'15" N, 144°05'51" E, alt. 436 m, 02 Sep 2012, *Garilleti & Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4804 [ID330; KT804261 / KT804300 / KT804339 / KT804379]; Kumamoto, Kyushu, Aso Kuju National Park, carretera 265, ca. Soyo-machi, 32°41'14" N, 131°08'31" E, alt. 582 m, 17 Sep 2012, *Garilleti & Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4759; Miyazaki, Kyushu, Kunishi Dake Area, Motoyashiki, estación de esquí Gokase Highland, 32°34'44" N, 131°07'05" E, alt. 1290 m, 17 Sep 2012, *Garilleti & Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4760; Tokushima, Shikoku, Mt. Tsurugisan, 33°51'59" N, 134°05'33" E, alt. 1420 m, 13 Sep 2012, *Garilleti & Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4756;

Ehime, Shikoku, Ishizuchisan Quasi National Park, Mt. Kamegamori, inicio del camino de subida junto a la carretera, 33°47'11" N, 133°11'25" E, alt. 1690 m, 15 Sep 2012, *Garilleti & Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4765; Yagoshima, Yakushima, Kirishima-Yaku National Park, Hadogawa Trail, Hananoego, inicio del camino a Ishizuka hat, 30°19'20" N, 130°30'40" E, alt. 1650 m, 19 Sep 2012, *Garilleti & Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4762; NORWAY, *Hübener s.n.*, BM; POLAND, Podkarpackie, East Carpathians, polish Eastern Beskids, Slonne Góry Hills, in hornbeam forest near Mt. Sobién, alt. 400 m, 13 May 1973, *Ochyra s.n.*, BM; PORTUGAL, Beira Litoral, Lousã, Espigão, Volta da Lomba, UTM 29TNE6435, alt. 890 m, 07 May 2003, *C. Garcia s.n.*, LISU 204647; Douro Litoral, Serra da Freita, Senhora da Lapa, UTM 29TNF5825, alt. 820 m, 24 Jan 2003, *Sérgio & C. Garcia s.n.*, LISU 204593; Estremadura, Serra de Sintra, Peninha, UTM 29TMC5991, alt. 417 m, 12 Jan 2000, *C. Garcia, Sim-sim & Carvalho s.n.*, LISU 222040; Minho, Corno do Bico, Travassos, próximos de Coutos, UTM 29TNG4137, alt. 640-650 m, 09 Apr 2001, *C. Garcia, Carvalho & Sim-Sim s.n.*, LISU 198665; Trás-os-Montes, Vila Real, Parque Natural do Alvão, próximo de Lamas de Ôlo, UTM 29TNF9878, alt. 1092 m, 03 May 2004, *C. Garcia, Sérgio, Carvalho, et al. s.n.*, MAUAM-Brio 4783; ROMANIA, Alba, in valle Kőköz prope Nyirmező=Poiana Aiudului, montes Bihar, 07 Aug 1972, *Vajda s.n.*, BP 77356; Beszterce-Naszód, Mt. Radnay havasok, in ramis Piceae excelsae declivium valis V. Rosu, pr, pag. Borberek, 18 Jul 1941, *Felföldy s.n.*, BP 8437; Buzău, Mts. Apuseni, Pietroase, desvío a Poiana Florilor, alt. 400 m, 14 Aug 2003, *Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4810 [ID320; KT804270 / KT804309 / KT804348 / KT804386]; Sibiu, Carpat. Merid. In valle Podragu, montes Fogarasi havasok, alt. 1400 m, 15 Aug 1966, *Vajda s.n.*, BP 72068; RUSSIA, Caucasus, Kapa-Cy-Bezengi River, 43°18' N, 43°26' E, alt. 850 m, 03 Aug 2004, *Ignatov, Ignatova & Kharzinov s.n.*, MHA; Caucasus occidentalis, Sochi, distr. Sochi, in colle Bytkha, in valle fluminis Macesta ad cataractas rivi Zmeika prope pagun, Kraievo Armianskoye, alt. 300-400 m, 18 Jun 1978, *Vašák & Vězda s.n.*, G 00124249; SLOVAKIA, Košice, Mts Slovenský Raj. Vel'ký Sokol dolina Valley, 20°20'5" N, 48°55'53.4" E, alt. 700 m, 03 May 2008, *Papp s.n.*, BP 176055; Žilina, in ramulis Piceae in Piceetis vallis, alt. 1000-1100 m, 16 Sep 1962, *Boros s.n.*, BP 121697; SPAIN, Asturias, Río Purón, 20 Jun 2009, *Lara, Mazimpaka & Caparrós s.n.*, MAUAM-Brio 4800 [ID353; KT804268 / KT804307 / KT804346 / KT804385]; Burgos, Angostina, ribera del Arceniega, UTM 30TVN8573, alt. 290 m, 22 Dec 1984, *Heras s.n.*, VIT5789; Cantabria, Picos de Europa, S^a de la Corta, Monte de la Llama, 21 Jun 2009, *Lara & Mazimpaka s.n.*, MAUAM-Brio 4809 [ID315; KT804267 / KT804306 / KT804345 / KT804384]; León, Sierra de Ancares, 10 Jul 1984, *Fuertes & Mendiola s.n.*, MA-Musci 4223; Girona, Vilallonga de Ter, Torrent de Vallvigil, UTM DG48, alt. 1200 m, 26 Jul 1985, *Lloret s.n.*, BCB 24461; Castellón, El Esprio, Penyagolosa, 04 Sep

1982, *Puche s.n.*, BCB 10211; Orense, Devesa do Caurel, Sierra do Caurel, 42°36' N, 07°6' W, alt. 900-1000 m, 22 Aug 2012, *Guerra s.n.*, MUB 43446; Navarra, Orbaiceta, Bosque de Irati, Bco. Erlan, UTM 30TXN4863, alt. 980 m, 27 Apr 2006, *Heras & Infante s.n.*, VIT 34922; Vizcaya, Abadiano, Gorosarri, UTM 30TWN3075, alt. 230 m, 17 Jan 1992, *Infante s.n.*, VIT 14697; SWITZERLAND, Jura, La Dôle, 18 Jul 1869, *Bernet s.n.*, BM; Vaud, Hinter St. Cergue, Jul 1864, *Jack s.n.*, G 00124244; TAIWAN, Nantou, Ren-ai Village, Mei-feng Shan (Mt.), 24°07' N, 121°10' E, alt. 2000-2200 m, 08 Aug 2002, *He 36330 a*, MO 5355215; TURKEY, Rize, near mainroad about 4 km W of Ardesen, alt. ± 20 m, 30 Oct 1974, *Nyholm 402/74*, S-B99508; Trabzon, carretera de Macka al Monasterio de Sümela, 40°41'06" N, 39°39'56" E, alt. 1500 m, 08 Jul 2005, *Lara, R. Medina & Mazimpaka s.n.*, MAUAM-Brio 4801 [ID352; KT804263 / KT804302 / KT804341 / KT804381]; carretera de Maçka a Torul, 40°42'32" N, 39°27'56" E, alt. 1450 m, 15 Jul 2005, *Lara, Mazimpaka & R. Medina s.n.*, MAUAM-Brio 4770; UNITED KINGDOM, Scotland, New Galloway (73) Scotland, 20 Sep 1892, *McAndrew 301B*, S-B17776; Wales, c. 3,5 Km. SSW Machynlleth, Llyfnant Valley, UTM SN753975, alt. 91 m, 21 Mar 1983, *Jury & Rumsey s.n.*, BCB 12364; UKRAINE, Transcarpathia, In silvis vallis Hoverla prope Tiszabogdány, alt. 1-1400 m, 19 Jul 1939, *Boros s.n.*, BP 121548; USA, Oregon, Tillamook State Forest, Elk Creek, 46°36'43" N, 123°28'00" W, alt. 300 m, 27 Jul 2011, *Lara, Garilleti & Albertos s.n.*, MAUAM-Brio 4807 [ID336; KT804265 / KT804304 / KT804343 / KT804382]; Corbett, Columbia Gorge, Along Big Cr., Aug 1963, *Mackaness s.n.*, NYBG 524159; Washington, Olympic National Park, Lake Crescent, Storm King Ranger Station, 48°03'30" N, 123°47'16" W, alt. 190 m, 23 Jul 2011, *Lara, Garilleti & Albertos s.n.*, MAUAM-Brio 4808 [ID305; KT804266 / KT804305 / KT804344 / KT804383]; Gifford Pinchot National Forest, Sunset Campground, along E Fork of Lewis River, upriver from campground, alt. 325 m, 09 Aug 2000, *Buck 37544*, NYBG 432308; ***Ulota crispula* Bruch** – AUSTRIA, Burgenland, sö von Güssing bei Gr. Mürbisch, alt. 275-300 m, 02 May 1959, *Froehlich s.n.*, S-B177769; Oberösterreich, Ob.Ost.: im unteren Stammbachtal bei Goisern, alt. 510 m, 21 Jul 1955, *Froehlich s.n.*, S-B177773 [ID338; KT804276 / -- / KT804355 / KT804391]; BELGIUM, Namur, Louette-Saint-Pierre, Jun 1872, *Gravet s.n.*, BM; BULGARIA, Burgas, Southern Black Sea coast, Strandzha National Park, Marina reka reserve at Balgari village, 42°07'1" N, 27°45'54,4" E, alt. 255 m, 23 Apr 2008, *Papp s.n.*, BP 180189; Montana, Stara Planina Mts, Varsec, Zanozhene village, valley of Stara reka river, above Byalata voda shelter house, under Todorini Kukli peak, 43°08'1,5" N, 23°12'45" E, alt. 1190 m, 29 Jun 2006, *Papp s.n.*, BP 173885; CANADA, British Columbia, Westminster Junction, NYBG 224932; New Brunswick, Albert Co., Fundy National Park, trail to Third Vault Falls, 45°38' N, 65°00' W, 07 Jul 1968, *Ireland Jr. 11520*, NYBG 224956; Newfoundland &

Labrador, Avalon Peninsula, Whitbourne, 28 Dec 1899, *Waghorne s.n.*, NYBG 156715; Nova Scotia, Annapolis Co., Kejimikujik National Park, Mill Falls on Mersey River, 44°29' N, 65°08' W, 03 Aug 1968, *Ireland Jr. 12537*, NYBG 224977; Ontario, Bruce Co., Fathom National Marine Park, Flowerpot Island, along trail from Beachy Cove to Marl Bed, 45°17'50" N, 81°37'38" W, 27 Sep 2010, *Buck 56629*, NYBG 1206493 [ID363; KT804277 / KT804316 / KT804356 / --]; Prince Edward Island, Queens Co., 1 mile north of Argyle Shore, 46°10' N, 63°21' W, 24 Jul 1970, *Ireland Jr. 13569*, NYBG 224983; Quebec, Laurentian Mts., Vicinity of St. Jerome, *Réole10*, NYBG 152119; CAUCASUS, 1836, *Dollinger s.n.*, BM; DENMARK, Zealand, 04 Aug 1902, *Hesselbo s.n.*, G 00124259; ESTONIA, Pärnu, Kreis Pernau, Fich Tenhochwalde 1 km SO von der Station Surrie, 21 Aug 1909, *Mikutowicz s.n.*, BM; FRANCE, Aquitaine, Gan, May 1847, *Spruce s.n.*, BM; Bretagne, Côtes- du- Nord, Gorges du Corong, Wène, alt. 200 m, 26 Sep 1986, *Geissler s.n.*, G 00047155; Centre, Saint-Denis-des-Puits, Etangs de la Gatine, en rive droite du dernier étang, alt. 200 m, 03 Aug 1998, *Boudier s.n.*, BOUDIER 2389; Jura, Les Fourgs, entre la Petit Vitiau et les Prises, formation du pre-bois, alt. 1140 m, 27 Jul 1993, *Boudier s.n.*, BOUDIER 3905B; Limousin, Forêt de Crozat, 07 Jul 1871, BM; Pays de la Loire, Forêt de Perseignes, BM; Poitou-Charentes, Rognac, Comm. De Charras, SE Angoulême, Charente, alt. 130 m, 26 Nov 1977, *Geissler s.n.*, G 00124241; Pyrénées-Atlantiques, La Rhume, alt. 900 m, 28 Jun 1954, *Casas s.n.*, BCB 19166; Rhône-Alpes, carretera de N.A Bellecombe (entre Chamonix y Albertville), 45°47'56.7" N, 6°29'15.0" E, alt. 832 m, 13 Jul 2013, *Draper s.n.*, MAUAM-Brio 4710; GEORGIA, distr. Chokhatauri, in viciniis pagi Nabeglavi, montes Meskhedski khrebet, alt. 1000 m, 21 Jul 1979, *Vašák s.n.*, G 00124254; Abkhazia, distr. Gulripsh, in vicinitate pagi Lata, in valle fluminis Kodori, alt. 500 m, 18 Sep 1980, *Vašák s.n.*, G 00124247; GERMANY, Baden-Württemberg, Emmendingen, alt. 260 m, 08 Apr 1978, *Geissler s.n.*, G 2747; Bayern, Waldmünchen, *Progel s.n.*, G 00124261; Hesse, Ludwigshutte, *Bruch*, Jul 1841, BM; Rheinland-Pfalz, in valle Rhenana prope St Goar, 1874, *Herpell s.n.*, BM; Sylva negra, prope Griesbach, Jun, *Sch. L s.n.*, BM; HUNGARY, Baranya, alt. 125 m, 05 Jun 2001, *Papps.n.*, BP 168437; Heves, in silvis montis Hosszubérc supra vallem Ilona-völgy prope Parádfürdő, alt. 330 m, 29 Sep 1956, *Boros s.n.*, BP 121758; Somogy, in silvis "Urasági-erdő" prope Zákány, alt. 200 m, 30 Sep 1934, *Boros s.n.*, BP 121722; Szabolcs-Szatmár-Bereg, "Éretthegy-erdő" prope Mánd, alt. 110 m, 14 Mar 1961, *Boros s.n.*, BP 121588; Zala, in silva "Nyirlakosai-erdő" prope Várfölde, alt. 200 m, 13 Jul 1955, *Boros s.n.*, BP 121723; IRELAND, Leinster, aparcamiento del centro de visitantes Glendalough, 05 Apr 2009, *Estébanez s.n.*, MAUAM-Brio 4814 [ID355; KT804275 / KT804314 / KT804353 / KT804389]; MONTENEGRO, Žabljak, Durmitors Mts, Durmitor NP, Žabljak, between Crno jezero and Poljana, 43°08'52,0" N, 19°05'48" E,

alt. 1421 m, 05 Oct 2004, *Papp s.n.*, BP 178715; NORWAY, Telemark, Sannidal, Lislau (farmer), 23 Jul 1946, *Lid s.n.*, BM; POLAND, Malopolskie, Tatry zachodnie: Dolina Kościeliska, na zeschlych galeziach świerku, 20 Jul 1912, *Zmuda s.n.*, BP 83187; Podkarpackie, East Carpathians, Polish Eastern Beskids, Slonne Góry Hills, alt. 400 m, 13 May 1973, *Ochyra s.n.*, BP 160736; PORTUGAL, Beira Litoral, Lousã, Antenas, UTM 29TNE6939, alt. 1115 m, 06 May 2003, *C.Garcia s.n.*, LISU 205975; Douro Litoral, Serra da Freita, Senhora da Lapa, UTM 29TNF5825, alt. 820 m, 24 Jan 2003, *Sérgio & C. Garcia s.n.*, LISU 204593; Minho, Corno do Bico, Travassos, próximos de Coutos, UTM 29TNG4137, alt. 640-650 m, 09 Apr 2001, *C.García, Carvalho & Sim-Sim s.n.*, LISU 198665; Trassos-Montes e Alto Douro, Carvalhal de Sezelhe, UTM 29TNG9228, alt. 1000 m, 16 Jan 2002, *Sérgio, Figueira & Ferreira 12286*, LISU 236060; ROMANIA, Alba, in valle Kőköz prope Nyirmező-Poiana Aiudului, montes Bihar, 07 Aug 1972, *Vajda s.n.*, BP 77356; Buzău, Mts. Apuseni, Pietroase, desvío a Poiana Florilor, alt. 400 m, 14 Aug 2003, *Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4815 [ID333; -- / KT804315 / KT804354 / KT804390]; Harghita, ad "Medvebarlang" prope Borszék, alt. 900 m, 21 Jun 1943, *Boros s.n.*, BP 121669; Sibiu, in valle Podragu, montes Fogarasi havasok, alt. 1400 m, 15 Aug 1966, *Vajda s.n.*, BP 72067; Szeben, in rupibus schist. Silvat. Supra Zibinklamm/ Cheia, Riulmare/ infra Hohe Rinne = Paltinis, alt. 900-1000 m, 10 Jul 1963, *Boros s.n.*, BP 121813; RUSSIA, Caucasus, Cherek Bezengijskij River, 1Km upstream Dumala Creek mouth, 43°10' N, 43°14' E, alt. 1650 m, 01 Aug 2004, *Ignatov, Ignatova & Kharzinov s.n.*, MHA; Caucasus occidentalis, (Sochi) in faucibus fluminis. Psakho infra vicum Kamenka, alt. 200-300 m, 21 Jun 1979, *Vašák s.n.*, G 00124251; ad cataractas in faucibus rivi Agura, alt. 350-400 m, 22 Jun 1979, *Vašák s.n.*, G 00124252; in vicinitate pagi Loo, 6 km ab ostio fluminis Loo, alt. 30-150 m, 26 Mar 1983, *Vašák s.n.*, G 00124257; SERBIA, Golija Biosphera Reserve, Golija Biosphera Reserve, at Orlov kamen, between Bele Vode and Kumanica villages, 43°27'38" N, 20°15'42,8" E, alt. 950 m, 07 Oct 2003, *Papp s.n.*, BP 171951; Tara National Park, Jokića potok, Ljuti breg reserve area, alt. 960 m, 06 Jul 2000, *Papp s.n.*, BP 168279; SLOVAKIA, Banská Bystrica, Tatra Humiliore, in ripa rivi Bisztra prope Tále, alt. 800 m, 11 Aug 1969, *Boros s.n.*, BP 121717; Prešov, prope pag Tátrafúred (Smokovec) monte Visoky Tatry, alt. 1000 m, 06 Jul 1962, *Vajda s.n.*, BP 66758; Žilina, in ramulis Piceae in Piceetis vallis, alt. 1000-1100 m, 16 Sep 1962, *Boros s.n.*, BP 121697; SPAIN, Asturias, próximo al nacimiento del río Purón, 20 Jun 2009, *Lara, Mazimpaka & Caparrós s.n.*, MAUAM-Brio 4788; Cantabria, Picos de Europa, S^a de la Corta, Monte de la Llama, 20 Jun 2009, *Lara, Mazimpaka & Caparrós s.n.*, MAUAM-Brio 4813 [ID303; KT804273 / KT804312 / KT804351 / KT804388]; León, Los Ancares, valle del Cuiña, UTM PH84, 10 Jul 1984, *Casas & Cros s.n.*, BCB 19875; Girona, Sant Llorenç de la Muga, 06 Sep 1973, *Casas s.n.*, BCB 6332; A Coruña,

Parque Natural de las Fragas del Eume, 29N580480 E, 4806337 N, *Caparrós & O. Gómez s.n.*, MAUAM-Brio 4794; Huesca, Arguís, Sierra de Gratal, hayedo calcícola de Peiró, UTM 30TYM0788, alt. 1400 m, 28 Apr 2001, *Infante & Heras s.n.*, VIT 27399; Navarra, Lapiaz de Larra a 800 m. al norte del refugio, alt. 1335 m, 26 Jul 2007, *Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4787; Álava, Sierra de Urbasa, bajando del puerto de Opakua, alt. 980 m, 05 Aug 2009, *Caparrós s.n.*, MAUAM-Brio 4780; SWITZERLAND, Soleure, Hagendorf, 23 May 1896, *Dresler s.n.*, BM; Ticino, Roncaccio, preso Locarno, BM; Vaud, Hinter St. Cergue, Jul 1864, *Jack s.n.*, G 00124244; TURKEY, Rize, Kaçkar Dağları Milli Parkı, Ayder, 40°56'52" N, 41°08'08" E, alt. 1550 m, 10 Jul 2005, *Lara, R. Medina & Mazimpaka s.n.*, MAUAM-Brio 4811 [ID319; KT804274 / KT804313 / KT804352 / --]; Trabzon, carretera de Of a Uzungöl, en la salida de Taşhanpazari, 40°50'15" N, 40°16'33" E, alt. 140 m, 09 Jul 2005, *Lara, Mazimpaka & R. Medina s.n.*, MAUAM-Brio 4774; UK, North West England, Windermere, Westmoreland, Amie's wood, BM; UKRAINE, Transcarpathia, in monte Magurica" prope Turjaremete, alt. 350 m, 16 Aug 1991, *Ödön s.n.*, BP 64679; USA, Alleghanay Mts., Jul 1858, *sin. coll. s.n.*, NYBG 507792; Connecticut, Mansfield, Joshua's Trust, next to Knowlton Pond, 28 Sep 2008, *R. Medina 6*, MAUAM-Brio 4766; Delaware, Farmhurst Station near Wilmington, 18 Oct 1894, *Githens 83*, NYBG 991745; Georgia, Chattahoochee National Fores, Cohutta Wilderness, Tearbitches Trail from Forest Serv. Rd. 68 to Bald Mountain, 22 Sep 1992, *Buck 21707*, NYBG 507804; Indiana, Clifty Falls State Park, 26 Mar 1939, *Welch 7171*, NYBG 507812; Kentucky, Ezel Quad, Rough Br. (tributary of Spaws Cr.), 1.1 miles north of Dan, 37°58'12" N, 83°27'51" W, alt. 274.32 m, 23 Mar 2001, *Risk, Lindon & Hansen s.n.*, DUKE 0127685; Maine, Spruce Point ca. 1.5 mi. SE of Boothbay Harbor, 28 Aug 1979, *Allen 1280*, NYBG 507783; Grafton Notch State Park, 44°25'24" N, 70°56'44" W, 10 Oct 2009, *R. Medina 1105*, MAUAM-Brio 4768; Massachusetts, Cape Cod. Brewster, 20 Sep 2008, *R. Medina 2*, MAUAM-Brio 4767; Michigan, along Carp Creek at the Iron Bridge Douglas Lake Region, 12 Jul 1958, *Mickel 99*, NYBG 795404; Big Stone, 03 Aug 1946, *Wagner 1184*, NYBG 507721; New Hampshire, Mt. Willard, 12 Jun 1883, *Faxon s.n.*, NYBG 507799; New York, Adirondack Mts., along trail east of Henderson Lake, 30 miles N. Tahawus, 20 Aug 1957, *Hermann 13880*, NYBG 507845; Catskill Mountains, Aug 1868, *Cleve s.n.*, NYBG 507719; North Carolina, Tanawha Trail, near Wilson Creek overlook, Blue Ridge Parkway, 07 Sep 1988, *Anderson 25253*, NYBG 507776; Great Smoky Mountains National Park, Andrews Bald Trail, 27 Jun 1948, *Whitehouse 20068*, NYBG 507814; Ohio, Bog north of Springfield, 17 Nov 1932, *Duncan s.n.*, NYBG 507817; Pennsylvania, between Mt. Hope and Penryn, on the Lancaster and Lebanon County Line, 08 Apr 1892, *Small s.n.*, NYBG 507801; Rhode Island, border of towns of Exeter and South Kingstown, Marion Eppley Wildlife Sanctuary, ca.

1.5 mi NE of Usquepaug, along Queens River, 41°31'06" N, 71°35'33" W, 16 Sep 2006, *Buck 51000*, NYBG 840619; Vermont, Green Mountain National Forest, Between woodford and Bennington, 42°53'12" N, 73°06'15" W, alt. 419 m, 04 Oct 2008, *R. Medina 7*, MAUAM-Brio 4812 [ID302; KT804272 / KT804311 / KT804350 / KT804387]; Virginia, Jefferson National Forest, Whitetop Mountain, 36°38'17" N, 81°36'21" W, alt. 1675 m, 05 Apr 2008, *Buck 53387*, NYBG 986405; West Virginia, Monongahela National Forest, upper slopes of Spruce Mountain, vicinity of Blue Knob, Lobelia Quad., 38°10'32" N, 80°16'47" W, alt. 1158–1311 m, 20 Oct 2007, *Lendemmer 9902*, NYBG 954721; Wisconsin, Highlands, s.d., *Duncan s.n.*, NYBG 507808; ***Ulotia curvifolia* (Wahlenb.) Lilj.**–RUSSIA, Ural Mts: Perm Province, Vishera Nature Reserve, 61°09'N, 58°59'E, 5 Jul 1994, *A. Bezgodov*, MAUAM-Brio 4826 [ID359; KT804278 / KT804317 / KT804357 / KT804392]; ***Ulotia drummondii* (Hook. & Grev.) Brid.**–CANADA, British Columbia: Regional District of Kitimat-Stikine, Terrace a 43.5 km de Prince Rupert, Skeena River, Yellowhead (16) Hwy, Telegraph Point rest area 54°11'27" N, 129°39'12" W, alt. 3 m, 10 Aug 2011, *Garilleti & Lara*, MAUAM-Brio 4825 [ID361; KT804279 / KT804318 / KT804358 / KT804393]; JAPAN, Hokkaido, Kamikawa Subpref., Daisetsuzan National Park, Sounkio valley, SW de Souinkio, Obako 43°41'58"N, 143°00'57"E, alt. 715 m, 01 Sep 2012, *Garilleti & Lara*, MAUAM-Brio 4816 [ID356; KT804280 / KT804319 / KT804359 / KT804394]; ***Ulotia intermedia* Schimp.** – AUSTRIA, Kärnten, Kä.: nächst Ossia. w des Meierhof. Tauern, alt. 890 m, 28 Jul 1956, *Froehlich s.n.*, S-B177775; Salzburg, am Ufer des Attersees zw. Burgau u. Unterach, alt. 480 m, 09 Aug 1953, *Froehlich s.n.*, S-B177776; CANADA, British Columbia, Central Coast Regional District, Bella Coola, pista que sube por la Clynton Fall Creek, 52°19'58" N, 126°49'19" W, alt. 335 m, 07 Aug 2011, *Garilleti & Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4720; New Brunswick, Lepreau Parish, New River Beach Provincial Park, Barnaby Head Trail between Raspberry Cove and Chitticks Beach, 46°07'50" N, 66°31'31" W, 29 Apr 2011, *Buck 57617*, NYBG 01220922 [ID362; KT804282 / KT804321 / KT804361 / KT804396]; Newfoundland & Labrador, Bay Bulls, 47°18'57" N, 52°48'37" W, 01 Oct 1892, *Aron 22*, BM; Nova Scotia, Lake Weir, 7.5 miles NW of Halifax, 27 Jan 1897, *Bro. Peter s.n.*, NYBG 152129; Ontario, Ottawa, 45°25'00" N, 75°42'00" W, *Macoun s.n.*, BM; Quebec, Jupiter River, 49°28'01.2" N, 63°37'01.2" W, 26 Aug 1883, *Macoun s.n.*, NYBG 152104; Gasp-Sud Co., Ile Bonaventure, 28 Jul 1950, *Fabius 5074*, NYBG 224972; Saskatchewan, Glen Harbour, 15 May 1883, *Waghorne s.n.*, BM; CROATIA, Lika-Senj, Velebit, Rusajča Crakoviae prope Mesak, 06 Aug 1909, BP 43226; DENMARK, Copenhagen, Dyrehaven, 04 Aug 1902, *Hesselbo s.n.*, BM; FRANCE, Aquitania, subida a Col d'Aubisque, carretera de 918, alt. 1500 m, 24 Aug 2011, *Estébanez s.n.*, MAUAM-Brio 4818 [ID346; KT804285 / KT804324 / KT804364 / KT804399];

Miquelon Island, 47°05'40" S, 56°22'00" W, Jul 1883, *Delamare s.n.*, BM; Rhône-Alpes, Villard de Lans, Forêts des Jarrands, Jul 1864, G 00124268; GERMANY, Bayern, Ludwigshütte, *Bruch*, Aug 1837, BM; Hesse, Braunfels, *Faurie s.n.*, BM; HUNGARY, Borsod-Abaúj-Zemplén, in sylva prope pag Telkibánya, montes Sátorhegység, 15 Sep 1960, *Vajda s.n.*, BP 62776; Nograd, in valle rivi prope Királyhára, montes Borzsöny, 23 May 1958, *Vajda s.n.*, BP 59613; Zala, in silva "Nyirlakosai-erdő" prope Várfölde, alt. 200 m, 13 Jul 1955, *Boros s.n.*, BP 121723; IRELAND, Munster, Muckcross, *Braithwaite s.n.*, BM; JAPAN, Hokkaido, prov. Sôya, Isl. Rishiri, Mt. Rishiri, alt. 100-500 m, 08 Aug 1954, *Hasegawa s.n.*, H; Kamikawa, Hokkaido, Daisetsuzan National Park, Sounkio valley, al SO de Sounkio, Obako, 43°41'58" N, 143°00'57" E, alt. 715 m, 01 Sep 2012, *Garilleti & Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4817 [ID343; KT804281 / KT804320 / KT804360 / KT804395]; Kushiro, Hokkaido, Akan National Park, laderas del monte del lago Mashu, carretera 52 hacia Teshikaga, 43°32'23" N, 144°30'23" E, alt. 370 m, 03 Sep 2012, *Garilleti & Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4736; Tokachi, Hokkaido, Daisetsuzan National Park, Nukabira National Hwy, Horoka, unos 15 Km al NNW de Nukabira, 43°29'41" N, 143°08'44" E, alt. 650 m, 01 Sep 2012, *Garilleti & Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4730; Yamanashi, Honshu, Fuji Hakone Izu National Park, vertiente norte del Monte Fuji, 35°23'26" N, 138°42'59" E, alt. 2270 m, 09 Sep 2012, *Garilleti & Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4750; MAUAM-Brio 4746; Tokushima, Shikoku, Ichiu-mura, Mima-gun, Mt. Tsurugi, alt. 1800-1900 m, 06 Aug 1967, *Taoda 5621*, HIRO; NORWAY, Telemark, Sannidal, Lislau (farmer), 23 Dec 1946, *Lid s.n.*, BM; POLAND, voivodato de la Pequeña Polonia, Zaczopane (al pie de los Tatra), Dolina Strazinska, 49,26490 N, 19,93014 E, Sep 2012, *Caparrós s.n.*, MAUAM-Brio 4711; PORTUGAL, Minho, Viana do Castelo, Melgaço, Lamas de Mouro, UTM 29TNG6654, alt. 863 m, 22 Jul 2004, *C. Garcia s.n.*, LISU 215261; Tras-os-Montes, Vila Real, Parque Natural do Alvão, próximo de Lamas de Ôlo, UTM 29TNF9878, alt. 1092 m, 03 May 2004, *C. Garcia, Sérgio, Carvalho et al. s.n.*, MAUAM-Brio 4785; Tras-os-Montes e Alto Douro, Serra do Alvão, Lamas de Olo, pr. Bouça do Ribeiro, UTM PF0081, alt. 1000-1050 m, 21 Apr 1998, *Sérgio, Brugués & Cros s.n.*, LISU 213870; ROMANIA, Alba, in valle Kóköz prope Nyirmező=Poiana Aiudului, montes Bihar, 07 Aug 1972, *Vajda s.n.*, BP 77356; Braşov, in faucem Taminaszakadék in pede montis Nagykő-havas, alt. 1100 m, 17 Jul 1963, *Vajda s.n.*, BP 69049; Buzău, Apuseni Mountains, ca. Plateau de adis, alt. 1200 m, 12 Aug 2003, *Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4824 [ID301; KT804286 / KT804325 / KT804365 / KT804400]; Cluj, ad caverna Skerisora prope pag. Aranyosfö =Scarisoara, 10 Aug 1972, *Vajda s.n.*, BP 77351; Szeben, montes Szeben, valle del río Degeneasa cerca de Paltinis, alt. 1300 m, 05 Jul 1968, *Vajda s.n.*, BP 74062; RUSSIA, Altai, northern shore of Teletzkoye, Yailyu, 51°45' N, 87°35' E, alt. 450 m, 24 Jun 1991, *Ignatov s.n.*, MHA;

Kamchatskaya oblast, Syd-Kamtchatka, Nikolajevsk, 11 Aug 1920, *Hultén 865*, S-B193307; Óblast de Sajalín, Aug 1933, *Sakurai s.n.*, BM; SERBIA, Tara National Park, at Tepih Livada, Crveni potok reserve area, alt. 1050 m, 07 Jul 2000, *Papp s.n.*, BP 168240; SLOVAKIA, Košice, Mts Slovenský Raj, Veľký Sokol dolina Valley, 20°20'5" N, 48°55'53.4" E, alt. 700 m, 03 May 2008, *Papp s.n.*, BP 176055; Prešov, "Három tócsa" supra Tátralomnic = Tatranska Lomnica, alt. 990 m, 24 Aug 1963, *Boros s.n.*, BP 121707; Žilina, Porubka Liptovska, alt. 681 m, 22 Jul 1971, *Vajda s.n.*, BP 76404; SLOVENIA, Notranjska, In monte Sněžník supra Lasač, *Baumgartner*, 30 Jul 1904, BP 43224; SPAIN, Álava, Salvatierra, Ubirin, UTM 30TWN5538, alt. 980 m, 11 May 1991, *Infante s.n.*, VIT 13953; Asturias, Sierra del Sueve, 25 Jun 2010, *Caparrós, R. Medina, Lara, Estébanez, Garilleti & Mazimpaka s.n.*, MAUAM-Brio 4798; Cantabria, Cahecho, La ermita del Santo, alt. 825 m, 07 May 1994, *Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4778; A Coruña, Parque Natural de las Fragas del Eume, 29N580480 E, 4806337 N, *Caparrós & Gómez s.n.*, MAUAM-Brio 4795; Huesca, Linza, UTM 30TXN8051, alt. 1500 m, 02 Aug 2002, *Heras & Infante s.n.*, VIT 29563; Navarra, Lapiaz de Larra a 800 m. al norte del refugio, alt. 1335 m, 26 Jul 2007, *Lara s.n.*, MAUAM-Brio 4786; Álava, San Millán, Ocáriz, Puerto Opacua, UTM 30TWN5441, alt. 920 m, 21 Jun 2007, *Infante & Heras s.n.*, VIT 3547 [ID342; KT804284 / KT804323 / KT804363 / KT804398]; SWEDEN, Södermanland, Utö, Ålö nature reserve, Söderskog, 200 m S of Vreta, 58°55,225" N, 18°12,660' E, 29 Jun 2010, *Hedenäs s.n.*, S-B176729 [ID357; KT804287 / KT804326 / KT804366 / KT804401]; Bahusiae, *Thedenius s.n.*, BM; Blekinge, Rödeby, Spjutsbygd, 56°15' N, 15°36' E, 25 Jul 1888, *Arnell 120*, BM; Östergötland, Borgs Udde, 24 Jun 1949, *Een s.n.*, S-B81846; Skåne, Hjärsås, Sibbhult, 0,5 Km NE of Tykatorp, 06 Aug 1990, *Hedenäs s.n.*, S-B179352; Södermanland, Ösmo, Hammersta. Just N of Frugrottan, 59°1,323' N, 18°0,316' E, 15 Aug 2011, *Hedenäs s.n.*, S-B184625; SWITZERLAND, Fribourg, Foret des Reposoirs, near la Valsainte, alt. 1030 m, 29 Jun 1923, *Rhodes 1961*, BM; Jura, La Dôle, 18 Jul 1869, *Bernet s.n.*, BM; UK, Escocia, New Galloway (73) Scotland, 20 Sep 1892, *McAndrew 301B*, S-B177766; USA, Alaska, Kenai Lake cerca de Primrose (1.7 km al NW), en la 9 Hwy, 60°23'07" N, 149°21'11" W, alt. 157 m, 31 Jul 2011, *Lara, Garilleti & Albertos s.n.*, MAUAM-Brio 4715 [ID300; KT804283 / KT804322 / KT804362 / KT804397]; picnic site, Lowe River, 12 miles E of Valdez, alt. 609.6 m, 02 Aug 1967, *Hermann 21711*, NYBG 156791; Oregon, Tillamook State Forest, Elk Creek, 46°36'43" N, 123°28'00" W, alt. 300 m, 27 Jul 2011, *Lara, Garilleti & Albertos s.n.*, MAUAM-Brio 4713; Washington, Junction of Little River Road and Olympic Hot Springs Road, along Little River, 48°07' N, 123°35' W, alt. 70 m, 03 Aug 1996, *Buck 30325*, NYBG 524160; ***Ulota macrospora* Baur & Warnst.**—FRANCE: Haute-Savoie, Magland, près du Combat, en Lisière de route, 100 m avant le Combat, 825 m, 26 Aug 2005, *Boudier et al.*, P.

El género *Ulot* en la Península Ibérica y una nueva visión del complejo de *U. crispa*

Boudier Herbarium 7595-B [ID365; KT804288 / KT804327 / KT804367 / KT804402]; *Ulot* **megalospora** Venturi– CANADA: British Columbia, Fraser Valley Regional District, Skagit Valley Provincial Park, Skagit River 49°13'50" N, 121°23'01" W, alt. 454 m, 20 Jul 2011, *Lara, Garilleti & Albertos*, MAUAM-Brio 4819 [ID358; KT804289 / KT804328 / KT804368 / KT804403]; *Ulot* **obtusiuscula** Müll. Hal. & Kindb.– CANADA: British Columbia, Regional District of Kitimat-Stikine, Terrace a 43.4 km de Price Rupert, Skeena River, Yellohead (16), Hwy, Telegraph Point rest area 54°11'27"N, 129°39'12"W, alt. 3 m, 10 Aug 2011, *Lara & Garilleti*, MAUAM-Brio 4820 [ID329; KT804290 / KT804329 / KT804369 / KT804404]; *Ulot* **phyllantha** Brid.– USA: Washington, Olympic Peninsula, Jefferson Co., sector costero del Olympic National Park, Beach 1, 47°34'40" N, 124°21'50" W, alt. 5 m, 24 Jul 2011, *Lara, Garilleti & Albertos*, MAUAM-Brio 4821 [ID331; KT804291 / KT804330 / KT804370 / KT804405]; *Ulot* **rehmannii** Jur.– TURKEY: Trabzon, road from Maça to Torul, 40°42'32"N, 39°27'56' E, 1450 m, 15 Jul 2005, *Lara, Medina & Mazimpaka*, MAUAM-Brio 4822 [ID328; KT804292 / KT804331 / KT804371 / KT804406]; *Ulot* **reptans** Mitt.– JAPAN: Honchu, Yamanashi Pref.-Fuji Hakone Izu National Park, vertiente norte del Monte Fuji, 35°25'00"N, 138°42'39"E, alt. 1600 m, 09 Sep 2012, *Garilleti & Lara*, MAUAM-Brio 4823 [ID349; KT804293 / KT804332 / KT804372 / KT804407]; *Zygodon* **pentastichus** (Mont.) Müll. Hal. – ARGENTINA, Neuquén, Villa La Angostura, Nahuel Huapi Lake shore, 40°48'22" S, 71°35'55" W, 18 Dec 2005, *Lara & E. San Miguel s.n.*, MAUAM-Brio 2981 [ID207; KT804257 / KT804296 / KT804335 / KT804375]; *Zygodon* **viridissimus** (Dicks.) Brid. – UK, England, Borrowdale valley, Derwent water shore, 54°32'09" N, 31°16'32" W, alt. 90 m, 21 Jul 2006, *Lara s.n.*, MAUAM-Brio 2910 [ID208; KT804258 / KT804297 / KT804336 / KT804376].

Capítulo 7.

Discusión general

Los estudios que configuran la presente memoria doctoral son heterogéneos y su unidad no se advierte, quizás, a primera vista. En su conjunto pretenden aportar un avance significativo en el conocimiento del género *Ulotia*, antes de poder realizar una síntesis global. Como se tratará de explicar a continuación, estos estudios intentan contribuir al establecimiento de las bases, a distintos niveles taxonómicos y geográficos, para el tratamiento moderno del grupo.

En el primer nivel, el general, el estudio se ha centrado en obtener una perspectiva, lo más extensa posible, de los representantes de *Ulotia* en el mundo. El objetivo primordial ha sido conocer en profundidad la mayor parte de los taxones descritos para la región Holártica que, además, se ha complementado con el análisis de un amplio número de especies tropicales y subantárticas. Como consecuencia, se ha podido adquirir una visión de la variabilidad de las características morfológicas (sintetizada en el Capítulo 1), comprobar la utilidad de los caracteres tradicionalmente empleados en la distinción de las especies y matizarlos o buscar nuevos rasgos de utilidad taxonómica para el género. Además de la visión general obtenida, el estudio ha permitido la descripción de dos nuevas especies con esporas pluricelulares procedentes de China (Caparrós *et al.* 2011) y el hallazgo de diversas novedades corológicas relevantes (Lara *et al.* 2010; Caparrós *et al.* 2013), en su mayoría aún por publicar. Además, se ha podido detectar la existencia de diversos problemas taxonómicos de interés, que están siendo abordados o lo serán en un futuro próximo. Aunque son parte del proceso general de conocimiento del género, no se ha integrado estos resultados en la memoria doctoral por corresponder a cuestiones particulares, casi colaterales con respecto al cuerpo principal del estudio, y por estar, en su mayoría, en estudio.

La reevaluación de caracteres en el contexto global ha permitido abordar con garantías la revisión del género en los límites de una flora regional, la de la Península Ibérica, que sería un siguiente nivel de concreción taxonómica y geográfica. Este estudio se ha realizado en el marco del proyecto

Flora Briofítica Ibérica (<http://www.florabriofiticaiberica.com>) y se ha basado en el examen de la mayor parte de los especímenes recolectados en el territorio, lo que ha permitido reconocer siete especies (cf. Capítulo 4): *U. phyllantha*, *U. coarctata*, *U. hutchinsiae*, *U. bruchii*, *U. crispula*, *U. calvescens* y *U. crispa*. Se ha pretendido plasmar minuciosamente, en las descripciones e ilustraciones, las características de todas estas especies –dentro de las restricciones impuestas por la homogeneidad de la obra–, así como ofrecer una clave y las observaciones prácticas necesarias para la correcta identificación de las mismas. También se ha aportado datos sobre las apetencias ecológicas y la distribución conocida de cada representante que, en distinta medida según los casos, ha sido ampliada gracias al examen de los materiales de herbario y de las nuevas recolecciones.

Este trabajo (Caparrós, Garilleti & Lara 2014) tiene en sí mismo cierta trascendencia taxonómica, pues en el mismo se ha innovado con la incorporación de nuevos caracteres y se ha tratado de facilitar la distinción de las especies que con mayor frecuencia se confunden, comparándolas con especial cuidado y explicando dónde estriban las diferencias morfológicas más importantes entre ellas. Por otro lado, la delimitación precisa de las especies puede tener un interés especial para la conservación de las más escasas y menos evidentes, como es el caso de *U. calvescens*. La revisión exhaustiva de los ejemplares ibéricos ha sido además clave para la singularización y diagnóstico de *U. crispula*, que es, sin duda, la aportación más importante del estudio. La recuperación de *U. crispula* como especie distinta y su separación morfológica inequívoca, basada en múltiples caracteres, de *U. crispa* ha permitido la reconsideración de los límites morfológicos y biogeográficos de los taxones integrados en el llamado complejo de *U. crispa*.

Durante la revisión de las muestras ibéricas ya se detectaron formas de difícil adscripción entre *U. crispa* y *U. crispula*. En aquel momento no se tenía la certeza de que se tratara de *U. intermedia*, pero los caracteres particulares de estas formas no se incluyeron entre la variabilidad de las especies similares, ante la posibilidad (más bien, la sospecha) de que se tratara de un tercer taxón del complejo de *U. crispa*. Es entonces cuando se planteó un análisis minucioso de este grupo, lo que llevó al último nivel de los estudios. Esta etapa final, fue más precisa y concreta desde un punto de vista taxonómico y, de escala global, dado que considera especímenes procedentes de todas las áreas del hemisferio norte donde *U. crispa s.l.* estaba citada. En este punto, el ámbito de estudio vuelve a coincidir con el de la investigación inicial sobre el género llevada a cabo en esta tesis. Desentrañar este complejo de especies solo ha sido posible tras un estudio metódico de los materiales originales de los

tres taxones implicados, que ha desembocado en su tipificación. Paralelamente, se ha realizado un análisis morfológico cuyos resultados han sido validados a través de la comparación de secuencias génicas. Esto es, se ha realizado un estudio de taxonomía integrativa, aplicado técnicas morfológicas y moleculares complementarias que se refuerzan e iluminan mutuamente (Steele & Pires 2011). El resultado final es la aceptación de una solución taxonómica ya sugerida desde antiguo, siempre controvertida y desestimada en las últimas décadas, pero que ahora queda sólidamente apoyada por los resultados confluentes de diferentes metodologías.

El estudio de ejemplares del complejo de *Ulot cr* en un contexto mundial ha permitido la recuperación taxonómica de *U. intermedia* y la confirmación de que *U. crispula* es igualmente una especie independiente. Las tres especies aparecen como filogenéticamente próximas y muy similares – es decir, son especies crípticas emparentadas o *sibling species* (Bickford *et al.* 2007)–, pero todas ellas están caracterizadas por un conjunto de rasgos que permiten su separación morfológica. El nuevo panorama biogeográfico que ha puesto en evidencia la disgregación del complejo es ciertamente interesante, pues las tres especies tienen patrones de distribución bastante diferenciados y solo en Europa confluyen todas: *U. cr* se encuentra en los tres continentes pero parece ausente de la costa este norteamericana y del centro de Asia, *U. crispula* presenta una estricta distribución anfiatlántica y *U. intermedia* es la de distribución más amplia, pues se encuentra en la mayor parte de los núcleos holárticos con presencia del género (Garilleti, Mazimpaka & Lara 2015).

Mientras que los resultados de los estudios encaminados a aclarar el complejo de *Ulot cr* se debaten ampliamente en los capítulos 5 y 6, los estudios más generales no han sido discutidos. A continuación se examinan diversos aspectos sobre la utilidad taxonómica de los caracteres morfológicos empleados y se exponen las consideraciones finales.

Interés taxonómico de los caracteres morfológicos

Caracteres gametofíticos

Colonias

Los caracteres relativos al tamaño, la altura, la coloración y el hábito de las colonias pueden ser de utilidad como complemento de otros rasgos, pero no suelen ser capitales para la separación de especies de *Ulota*. La mayor parte de las especies muestran estados similares en cuanto a estos rasgos (cf. circunscripción morfológica del género, Capítulo 1), aunque se dan valiosas excepciones. Por ejemplo, destacan los altos y extensos céspedes que podemos encontrar en especies como *U. obtusiuscula*, *U. curvifolia* o *U. megalospora*, llegando al máximo de altura en *U. splendida*. En cuanto a la coloración, algunas especies (p. ej., *U. drummondii*, *U. curvifolia* o *U. hutchinsiae*) destacan por el predominio de tonos verde oscuros o negruzcos que adquieren con el tiempo las plantas (Crum & Anderson 1981; Casas *et al.* 2006).

El hábito, como resaltan diversos autores (Malta 1927; Iwatsuki 1959; Crum & Anderson 1981; Vitt, Koponen & Norris 1993; Vitt 2014; Ramsay 2006), puede ser más informativo, pues la mayoría de las especies conforman almohadillas o céspedes. Estos últimos, algo menos comunes, corresponden a formas no almohadilladas en las que tampoco son visibles ejes reptantes, por lo que el origen de los pies no confluentes debe encontrarse en el protonema o en tallos plagiótropos efímeros. Existen, además, formas de crecimiento postradas, en las que predominan los tallos y ramas plagiótropos más o menos adosados al substrato, como en *U. eurystoma*, *U. obtusiuscula* o *U. barclayi* y que, en los casos más extremos, consisten en plantas casi completamente rastreras o reptantes (p. ej., *U. reptans*). Sin embargo, en ocasiones se ha encontrado dificultades para determinar la forma de crecimiento. Esto sucede cuando una planta con tallos principales reptantes posee numerosos tallos secundarios erguidos en disposición tan compacta que ocultan los ejes rastreros, con lo que este tipo de crecimiento puede pasar desapercibido y confundirse con una almohadilla o un césped, como ocurre con *U. yunnanensis* o con diferentes ejemplares de *U. megalospora*. Además, es preciso tener en cuenta que algunas especies que normalmente forman almohadillas, pueden desarrollar, ocasionalmente, hábitos reptantes, como es el caso de *U. rehmannii*, *U. coarctata* o *U. drummondii*. Debido a estas situaciones excepcionales, es necesario estudiar detenidamente una colonia antes de determinar su biotipo exacto.

Filidios

Los filidios resultan muy informativos por la gran cantidad de aspectos que son susceptibles de variación y análisis y, a menudo, resultan esenciales para la identificación de las especies.

La disposición en seco de los filidios destaca por su utilidad, ya que determina en gran medida el aspecto general de la planta. De hecho, la apariencia más o menos crespada de las colonias, que deriva de cómo sean predominantemente los filidios, es uno de los caracteres más utilizados desde las primeras descripciones y claves de identificación de *Ulot* (p. ej., Lesquereux & James 1884; Husnot 1892-1894) y aún es ampliamente utilizado en las revisiones y las floras más actuales (Ignatov & Ochyra 1994; Cortini Pedrotti & Lara 2001; Smith 2004). La disposición de los filidios puede presentar cierta variabilidad intraespecífica pero, generalmente, lo hace dentro de unos rangos bastante estrechos. Solo excepcionalmente una especie de aspecto fuertemente crespado aparece con encrespamiento moderado o relativamente leve, lo que quizás está ligado a factores ambientales o se corresponde con formas o razas geográficas. Así, por ejemplo, en las poblaciones de *U. crispa* de Japón se observan plantas considerablemente menos crespadas de lo que es habitual en otras áreas del mundo. Para que el carácter resulte de utilidad, es importante que los diferentes grados de torsión de los filidios estén bien establecidos. Consideramos que los aquí utilizados –rectos, sinuosos, curvados, falcados o fuertemente curvados, tortuosos y circinados (Figura 3.1 a-f)– recogen bien la variabilidad y son fáciles de distinguir. El predominio de unos u otros da lugar a los distintos grados de encrespamiento. Cuando la mayor parte de los filidios son circinados y tortuosos el aspecto de las plantas es muy crespado, como sucede en *U. crispa*, *U. calvescens*, *U. longifolia*, *U. intermedia*, *U. lutea*, *U. obtusiuscula*, *U. novoguineensis* y *U. perbreviseta*. La mezcla de filidios falcados, curvados y más o menos rectos favorece un aspecto poco crespado, como ocurre en *U. coarctata*, *U. rehmannii*, *U. gigantospora*, *U. reptans*, *U. viridis* y *U. eurystoma*. Apariencias de encrespamiento intermedio se obtienen, en especies cuyos filidios son muy variados, cuando no dominan los extremos, como es el caso de *U. crispula*, *U. megalospora* o *U. bruchii*; estas especies son también muy variables en aspecto, unas veces moderadamente crespadas y otras notablemente más, lo cual pocas veces ha sido constatado previamente (solo para *U. bruchii*). Por último, el aspecto menos crespado se obtiene cuando los filidios son más o menos rectos o curvados, como es el caso de *U. drummondii*, *U. hutchinsiae* y *U. barclayi*.

También la base filidiar ofrece un conjunto de caracteres taxonómicos esenciales. La forma general de la base y el modo de estrechamiento hacia la lámina, el grado de concavidad, la presencia de pliegues longitudinales y de márgenes incurvos, así como la anchura de las bandas hialinas marginales, son todos caracteres muy informativos. Malta (1932) fue uno de los pioneros en utilizar en sus claves de identificación la morfología de las bases y describir el modo de estrechamiento. Posteriormente, autores como Noguchi & Iwatsuki (1989) también lo consideraron un carácter discriminatorio. A lo largo del presente estudio se ha comprobado la utilidad taxonómica de estos caracteres y se ha puesto en evidencia que el grado de concavidad está muy relacionado con el modo de estrechamiento y con la forma de la base. Con frecuencia las bases netamente cóncavas se estrechan bruscamente hacia la lámina y suelen ser obovoides, subcuadradas, oblatas o redondeadas (p. ej., *U. crispa*, *U. bruchii*, *U. longifolia*, *U. intermedia*). Sin embargo, las bases filidiales planas o ligeramente cóncavas tienden a estrecharse progresivamente hacia la lámina y frecuentemente tienen forma elíptica, oblonga o redondeada (p. ej., *U. coarctata*, *U. crispula*, *U. rehmannii*, *U. hutchinsiae*).

La presencia de pliegues longitudinales en la base no es un carácter de uso general en *Ulotia*, aunque aparece en diversas claves europeas para discriminar *Ulotia calvescens* (Ahrens 2004; Smith 2004; Casas *et al.* 2006; Frey *et al.* 2006; Atherton, Bosanquet & Llawley 2010) y es considerado en las descripciones de *U. japonica* (Iwatsuki 1959; Noguchi & Iwatsuki 1989). Aunque para esta especie no ha sido utilizado como carácter diferencial clave, en el presente estudio se ha podido comprobar que se trata de un rasgo muy característico, como también lo es de *U. phyllanta* y *U. robusta*. Igualmente, la presencia de bordes marginales incurvos en la base del filidio es un carácter poco empleado. Iwatsuki (1959) lo citó por primera vez en la descripción de los filidios de *U. japonica*. De la revisión realizada, se desprende que también se observa en las demás especies con pliegues basales. Las bases filidiales de *U. japonica*, *U. phyllantha*, *U. calvescens* y *U. robusta*, todas especies muy diferentes a primera vista, se asemejan en múltiples aspectos, pues poseen pliegues longitudinales, márgenes incurvos, escasa o nula concavidad, suelen ser bastante alargadas y se estrechan hacia la lámina de forma gradual, un conjunto de caracteres que resulta muy inusual.

Las bandas hialinas marginales en la base de los filidios son quizás el rasgo más característico del género *Ulotia*. Es, además, un carácter ampliamente utilizado a lo largo de la historia, tanto en claves como en descripciones (Mitten 1860; Dixon 1924; Ignatov & Ochyra 1994; Smith 2004). Algunos autores se han limitado a señalar si eran más o menos conspicuas, mientras que otros, en cambio, han

precisado el ancho de las mismas, medido como el número de filas de células que las constituyen. A pesar de que la anchura de las bandas presenta cierta variabilidad dentro de cada especie, no deja de ser un interesante carácter taxonómico.

Malta (1927) y Ramsay (2006) sugieren que en la mayoría de las especies australes existe una mayor anchura y definición de las bandas basales marginales, en comparación con las especies europeas, en las que las bandas serían más frecuentemente poco notorias. Esta observación es sugestiva pero debe ser matizada, pues también en Europa y otras áreas septentrionales hay especies con bandas marginales anchas y muy evidentes (p. ej., *U. crispa* s.s., *U. longifolia*, *U. barclayi*). Además, resulta llamativo que en el hemisferio sur existan bastantes especies caracterizadas por desarrollar bandas muy finas, apenas diferenciadas y completamente inconspicuas, como sucede en *U. magellanica*, *U. ventricosa*, *U. pygmaeothecia*, *U. fulvella* (Malta 1927), o en las recientemente descritas *U. billbuckii*, *U. streptodon* (Garilleti, Mazimpaka & Lara 2012, 2015), *U. larrainii*. En el hemisferio norte, este tipo de especies es mucho más excepcional, aunque también recientemente se han descrito dos con bandas basales marginales muy escasamente diferenciadas, *U. gigantespora* y *U. yunnanensis* (Caparrós *et al.* 2011). Curiosamente, proceden del extremo oriental del Himalaya y desarrollan, como las tres anteriores, esporas multicelulares, por lo que se podría pensar en la posibilidad de un origen gondwánico.

Además de los rasgos filidiales comentados, existen otros con importancia taxonómica pero menor utilidad por caracterizar tan solo a algunas especies. Por lo común se trata de caracteres muy constantes en el género pero que presentan cierta diferenciación en algunas especies. Entre éstos se incluyen algunos relativos a la papilosidad, a la lámina filidial y estratificación de la misma, a la morfología de los ápices, a la forma de las células medias basales o al margen.

La papilosidad, en las células de la lámina, como se ha indicado anteriormente, es bastante constante entre especies, a pesar de una cierta variabilidad intraespecífica. Pocas muestran papilas aparentes, como *U. hutchinsiae* var. *rufescens*, en la que se desarrollan prominentes papilas bifurcadas o en forma de clavo, o *U. curvifolia*, en cuyos filidios hay papilas muy prominentes bi o trifurcadas (Crum & Anderson 1981; Ignatov & Ochyra 1994; Suzuki & Iwatsuki 2013). Por otra parte, las células de las bases, incluidas las marginales, son lisas, pero al menos en un par de especies, *U. calvescens* y *U. phyllantha*, aparecen papilas prominentes entre cada dos células marginales de las bases, a modo de dientes bigeminados, lo que les confiere a los márgenes basales un aspecto crenulado-papiloso característico (cf. Capítulo 4); esta peculiaridad no había sido descrita anteriormente.

La estratificación de la lámina solo es informativa por excepción, ya que casi siempre son completamente uniestratificadas. Es bien conocido que *U. hutchinsiae* var. *rufescens* posee láminas irregularmente 2-3 estratificadas, carácter fundamental para separar la variedad (Crum & Anderson 1981). Además, en la revisión realizada se ha constatado por primera vez (cf. Capítulo 4), que *U. calvescens* puede tener zonas irregularmente biestratificadas hacia los márgenes filidiales. Una situación similar es la que encontramos con respecto a la diferenciación, excepcional, de bandas submarginales constituidas por células alargadas hacia el exterior de las láminas filidiales. Esta característica se creía única y distintiva de *U. calvescens*, pero se ha podido observar también en *U. phyllantha* y *U. robusta*.

El ápice de los filidios forma parte del conjunto de caracteres clásicos que ha sido repetidamente utilizado en *Ulotia*, aunque su utilidad taxonómica es netamente menor que en el género *Orthotrichum* (Lewinsky 1993; Lara *et al.* 2009; Medina *et al.* 2013). A pesar de ser poco diversos dentro del género que nos ocupa y generalmente algo variables en las distintas especies, se ha observado que algunos tipos de ápices resultan especialmente informativos cuando predominan. Es el caso de los ápices subobtusos (*U. japonica*), los largamente acuminados (p. ej., *U. bruchii*, *U. macrospora*) o los acabados en una fila de células más o menos larga e hialina (*U. megalospora*, *U. macrospora*, *U. gigantospora*, *U. billbuckii*); el ápice redondeado y mucronado de los filidios propagulíferos de *U. phyllantha* es único.

Como caracteres complementarios, por lo general de menor utilidad, se puede destacar el tamaño (longitud y anchura) y la forma de los filidios vegetativos, así como la forma de los filidios periqueciales, que en algunas especies, sobre todo del hemisferio sur (Malta 1927), aparecen bien diferenciados (p. ej., *U. perichaetialis*).

Vagínula

La vagínula no resulta una estructura especialmente informativa en el género *Ulotia*, al contrario de lo que sucede con otras *Orthotrichoideae*, en las que diversos aspectos, especialmente los relativos al grado de pilosidad y la morfología de los pelos, tienen un gran interés (Lewinsky 1993; Lara *et al.* 2009). En *Ulotia*, la densidad de pelos, que además se desprenden con facilidad, es muy variable dentro de las especies. Pero la estructura de los pelos vaginulares sí ha demostrado cierta utilidad taxonómica en casos aislados. Estos suelen estar irregularmente formados por 2-3 filas de células, a veces alguna

más, de forma que el predominio de pelos uniseriados es poco común. Vagínulas con pelos fundamentalmente uniseriados se encuentran, de forma reiterada, en *U. rehmannii*, *U. reptans*, *U. macrospora* y *U. japonica*. Esta característica no se había descrito previamente para dichas especies, ni se había empleado con valor identificativo en el género.

Caliptra

Aunque, como se expuso en la Introducción, originalmente se pensó que la morfología y pilosidad de la caliptra servían para caracterizar el género (Mohr 1803), del estudio de su variabilidad cabe concluir que en *Ulot* presenta un limitado valor taxonómico.

La pilosidad es, por lo general, un carácter altamente variable dentro de cada especie. Sin embargo, han sido destacadas algunas que siempre tienen caliptras carentes pelos o que, a lo sumo, tienen algunos cortos y aplicados. Esto se ha descrito para *U. japonica* (Iwatsuki 1959), *U. reptans* (Wang & Jia 2012), *U. megalospora* (Vitt 2014), *U. rehmannii* (Ignatov & Ochyra 1994; Wang & Jia 2012), *U. barclayi* (Vitt 2003), *U. calvescens* (Carrington 1863; Smith 2004), *U. glabella* y *U. macrocalycina* (Malta 1927). En el caso de *U. glabella*, *U. japonica* y *U. barclayi* incluso se ha empleado como carácter diagnóstico en claves de identificación (Malta 1927; Iwatsuki 1959; Vitt 2014). Aunque es cierto que en estas especies es frecuente encontrar caliptras desnudas o con escasos pelos, también se ha observado cierta variabilidad. Es particularmente notable el caso de *U. calvescens*, en la que diversas muestras poseen caliptras bastante pelosas, aunque las descripciones (y su mismo epíteto específico) insisten en su desnudez. Durante el estudio se ha observado que no es raro que algunas de estas especies presenten caliptras pelosas cuando los esporófitos son jóvenes, y que se depilen según maduran, por lo que es importante examinar las caliptras sobre los esporófitos maduros.

Caracteres esporofíticos

El uso de caracteres esporofíticos en *Ulot* se ha intensificado en los últimos tiempos (Ignatov & Ochyra 1994; Garilleti *et al.* 2000; Ramsay 2006). En el presente estudio han sido considerados como una fuente potencial de caracteres de la máxima importancia taxonómica, tal como han resultado ser en el género próximo *Orthotrichum* (Lewinsky 1993; Lara *et al.* 2009), por lo que han sido explorados en profundidad.

Esporófito

Pocas veces se ha utilizado el tamaño del esporófito en la literatura del género (Rosman-Hartog & Touw 1987; Noguchi & Iwatsuki 1989). Lo normal es encontrar referencias solamente a la longitud de la seta (Guo *et al.* 2010, Malta 1927; Ignatov & Ochyra 1994; Ramsay 2006; Jia, He & Guo 2011) y, a veces, se considera también la longitud de la cápsula (Sainsbury 1955; Crum & Anderson 1981; Smith 2004). Durante esta revisión se ha utilizado la medida conjunta y se ha podido comprobar que, como refirieron ya otros autores (Rosman-Hartog & Touw 1987), la longitud del esporófito completo es más fácil de medir y tiene un valor taxonómico más preciso. Como se indicó en la Metodología general (cf. Capítulo 3), en *Ulota* las cápsulas presentan frecuentemente cuellos largos que disminuyen gradualmente hacia la seta, lo que dificulta la delimitación macroscópica del final del cuello y el inicio de la seta. Para que las medidas de la longitud de la seta y de la cápsula fueran precisas, sería necesario observar al microscopio el final de la traza de hidroides de la seta y situar en ese nivel el límite entre la seta y la base de la cápsula, cosa que no tiene ningún sentido práctico.

La longitud del esporófito aporta información relevante en la identificación de los representantes de *Ulota*, a pesar de que existe un rango de variabilidad más o menos amplio según las especies. En cada una de las grandes áreas geográficas, el tamaño relativo de los esporófitos permite establecer distintos grupos de especies. La situación en los diferentes continentes del reino Holártico quedaría como se describe a continuación, aunque no se trata de una relación exhaustiva.

En Europa, los ejemplares con esporófitos muy largos corresponden a *U. bruchii*, *U. calvescens*, *U. drummondii*, *U. crispa* y *U. intermedia*, en tanto que los esporófitos pequeños son frecuentes en *U. crispula*, *U. rehmannii* y *U. curvifolia*. Los ejemplares con esporófitos de tamaños intermedios son propios de *U. hutchinsiae*, pero también de otras especies ya mencionadas por tenerlos a menudo grandes o pequeños, como *U. crispa* y *U. crispula*.

Por su parte, en Norteamérica los esporófitos más largos, que lo son más que en Europa, corresponderían a *U. obtusiuscula* y *U. megalospora*; los intermedios aparecen normalmente en *U. crispa*, *U. intermedia*, *U. hutchinsiae* y *U. drummondii*; y los más cortos son los de *U. barclayi* y *U. curvifolia*.

Por último, en Asia, los tamaños mayores corresponderían a *U. drummondii*, *U. robusta*, *Ulota longifolia* y *U. esplendida*; los intermedios, a *U. rehmannii*, *U. crispera*, *U. japonica*, *U. reptans* y *U. barclayi*; y los pequeños serían propios de *U. perbreviseta*, *U. eurystoma*, *U. yakushimensis*, *U. yunnanensis* o *U. gigantospora*. En el caso particular del complejo de *U. crispera*, existe bastante solapamiento en los rangos de longitud del esporófito de las tres especies que lo conforman. Los intervalos de valores indican (cf. Table 6.1) que los más pequeños son, con frecuencia los de *U. crispula*, mientras que en las otras dos varían entre medianos y grandes. Sin embargo es más frecuente encontrar esporófitos muy largos en *U. intermedia* y de tamaño mediano en *U. crispera*.

Cápsula

El estudio de la cápsula proporciona caracteres de gran valor informativo para la separación de los taxones de este género.

La forma de las cápsulas cuando están vacías y secas, ha sido y sigue siendo uno de los caracteres más utilizados en las claves identificativas del género (Husnot 1892-1894; Brotherus 1923; Dixon 1924; Malta 1932; Nyholm 1998; Casas *et al.* 2006). En el presente estudio se ha empleado y considerado un carácter fundamental, pero se ha considerado igualmente significativa la forma de las cápsulas completamente llenas de esporas cuando están deshidratadas. Cuando es posible observarlas juntas en la misma planta, la identificación se simplifica notablemente (Figura 3.4). Por el contrario, la morfología en húmedo de las cápsulas en *Ulota* es de poca utilidad, por lo que es necesario estudiarlas en seco. La excepción la constituyen las cápsulas de urnas globosas o próximas a esta morfología tan peculiar, como es el caso de *U. gigantospora*, *U. coarctata*, *U. yakushimensis* o *U. billbuckii*.

Además, el análisis conjunto de otros caracteres de la urna proporciona muchas de las claves sobre la identidad de estos musgos y son especialmente interesantes los relacionados con la diferenciación de células del exotecio en bandas longitudinales y en un anillo suboral.

Las bandas exoteciales no siempre se diferencian desde la boca misma de la urna. A veces aparecen separadas de ésta por un anillo de células más pequeñas, que bordea de forma continua la boca. Este anillo suboral puede estar formado por un número variable de estratos de células y ser más o menos evidente según su espesor, el grado de diferenciación de sus células y su coloración. Aunque suele ser concoloro con otras células exoteciales, puede presentar tonalidades más oscuras (p. ej., *U. rehmannii*).

El carácter del anillo fue empleado por primera vez en la taxonomía del género *Ulota* por Rosman-Hartog & Touw (1987) para la distinción entre *U. bruchii* y *U. crispa*. Lo explicaban como un cambio en la areolación del exotecio en el área la boca de las cápsulas, que resultaba en la presencia de un anillo de células similares a las que aparecen entre las costillas. Actualmente, algunas floras como Smith (2004) y Casas *et al.* (2009) lo recogen en sus claves, junto a la forma de la cápsula, para identificar las mismas especies. Para otras especies el uso de este anillo suboral es excepcional, pues tan solo Ignatov & Ochyra (1994) se refieren a ello y lo ilustran para diversos taxones. El carácter es ciertamente útil, como se ha demostrado en la revisión del complejo de *U. crispa*. Paradójicamente, se ha puesto en evidencia que no sirve, como se pensaba, para separar *U. bruchii* de *U. crispa s.l.* De hecho, tanto *U. crispa s.s.* como *U. bruchii* carecen de anillo o éste es muy poco conspicuo, mientras que en *U. crispula* y, en especial, en *U. intermedia* las bandas exoteciales quedan claramente separadas de la boca por un anillo de mayor o menor espesor. Curiosamente, se ha advertido una frecuente confusión entre *U. bruchii* y *U. intermedia*, los dos extremos en cuanto a este carácter. El error, probablemente, es debido a que no se analizaron ni la areolación exotecial ni los caracteres peristomiales (Rosman-Hartog & Touw 1987; Smith & Proctor 1993; Garilletei *et al.* 2000) y a que las dos especies presentan cápsulas no constreñidas bajo la boca, aunque en la primera son fusiformes y en la segunda, cilíndricas, rectas y no contraídas hacia la boca.

Algunos otros ejemplos de especies con anillos suborales bien desarrollados son *U. longifolia* y *U. rehmannii*. Sirve, por lo tanto, como carácter distintivo de *U. longifolia* frente a la similar *U. crispa s.s.*, así como de las formas postradas de *U. rehmannii* con respecto a *U. reptans*, muy parecidas en cuanto a que en ambas las cápsulas son comparables en forma y por tener bandas exoteciales concoloras con el resto de la pared de la urna.

Las bandas exoteciales no han recibido especial atención en estudios del pasado siglo, más allá de su diferenciación en relación con las costillas. Aunque en ocasiones se ha mencionado en las descripciones la forma o el engrosamiento de las paredes de las células que las constituyen (Iwatsuki 1959), tan solo en los trabajos realizados recientemente por miembros de nuestro equipo de investigación (Caparrós *et al.* 2011; (Garilletei, Mazimpaka & Lara 2012, 2015) se ha prestado especial atención al número de hileras de células que conforman las bandas. Su coloración y contraste con el resto de las células del exotecio, además de su constitución, se ha revelado importante en el estudio del

complejo de *U. crispera*, en el que se presentan tres patrones diferentes que caracterizan a sendas especies del grupo. Las diferencias en la coloración de las bandas y su grado de contraste con otras células exoteciales sirven también en otros casos: por ejemplo, en la distinción de *U. reptans*, de bandas no coloreadas diferencialmente, frente a *U. megalospora*, de bandas coloreadas que contrastan con las del resto del exotecio, o en la distinción de *U. longifolia*, sin colorear y sin contrastar, frente a *U. crispera s.s.*, con cápsula de bandas fuertemente coloreadas. También se ha verificado que el número de filas de células que constituyen las bandas sirve igualmente para separar las muy similares, y frecuentemente confundidas, *U. barclayi* y *U. japonica*, pues en esta última son significativamente más estrechas.

Como carácter complementario a los anteriores, aunque con un valor informativo menor, se cuenta también con la morfología de las células que conforman las bandas exoteciales, la mayor o menor notoriedad de las bandas, y su relación con la presencia y prominencia de costillas longitudinales en la cápsula. En la bibliografía del género hay pocas referencias a estos aspectos, aunque en alguna ocasión se alude a alguno al hablar de costillas más o menos prominentes (Sainsbury 1955). Como ya se indicó, lo común es que las bandas estén formadas por células diferenciadas de paredes gruesas, desde rectangulares a oblongas y, en menor medida, cuadradas u oblatas. Sin embargo, en algunas especies, como *U. rehmannii*, predominan las células cuadradas u oblatas y, en otras, como *U. longifolia*, las células largamente oblongas, de lúmenes poco angulosos, similares a las células que aparecen en los espacios intercostales, pero de mayor tamaño y con paredes más gruesas.

Por otro lado, existen especies con bandas débilmente diferenciadas, como *U. obtusiuscula*, *U. rehmannii* y *U. robusta*, con lo que se distinguen de las que poseen bandas netamente diferenciadas, como *U. crispera*, *U. calvescens*, *U. japonica* o *U. intermedia*. En otras, las bandas quedan restringidas a la parte superior de la urna (p. ej., *U. coarctata*, *U. gymnostoma*, o *U. rhytiore*). Por lo general, al igual que ocurre en el género *Orthotrichum* y como resulta esperable, la presencia de bandas poco diferenciadas da lugar a cápsulas con costillas poco marcadas, mientras que unas bandas diferenciadas producen el efecto contrario, costillas sobresalientes. Pero hay excepciones, como la que supone *U. longifolia*, en la que las cápsulas no tienen costillas prominentes pese a que las bandas exoteciales están formadas por células bien diferenciadas, y ello es debido a que todo el exotecio está constituido por células con paredes engrosadas.

El estudio de los espacios intercostales es algo inédito hasta el presente trabajo y es interesante porque permite decidir de manera más objetiva si las cápsulas vacías y deshidratadas están muy constreñidas bajo la boca o no. La presencia de amplios surcos entre las costillas se observa en especies con cápsulas poco constreñidas bajo la boca (cuando secas y vacías), tales como *U. crispula*, *U. intermedia*, *U. curvifolia*, *U. rehmannii* y *U. megalospora*. En otras especies, las cápsulas en este estado se encuentran fuertemente constreñidas, sin gran desarrollo de los surcos, como sucede en *U. crispa*, *U. calvescens*, *U. japonica*, *U. barclayi* o *U. novo-guinensis*.

Se ha observado que existen varias especies con cápsulas que, en visión cenital cuando están secas, tienen la boca más o menos estrellada, no circular. Ocurre en *U. bruchii*, *U. drummondii* y en algunas otras; en todos los casos resulta un carácter interesante por su estabilidad y porque puede ser apreciado incluso en cápsulas viejas o deterioradas. Este rasgo ya era señalado para diferenciar algunas especies en *Orthotrichum* (Lara *et al.* 2009; Garilleti *et al.* 2011) pero no se había identificado en *Ulotia* antes de este estudio. Ha sido empleado como un elemento diferencial para la austral *U. streptodon* (Garilleti, Mazimpaka & Lara 2012). En los casos más extremos, asociados a la diferenciación de fuertes bandas exoteciales en el extremo superior de la cápsula y a la pérdida o modificación extrema del perístoma, la boca aparece completamente fruncida en estado seco, como sucede, por ejemplo, en *U. coarctata*, *U. gymnostoma*, *U. rhytiore* y *U. streptodon*.

Otro carácter complementario lo constituye la coloración que la cápsula puede adquirir con el tiempo, utilizado por algunos autores como (Dixon 1924; Iwatsuki 1959). Aquí se puede precisar que el cambio puede ser homogéneo (p. ej., *U. crispa*, *U. calvescens*) o afectar preferentemente a zonas concretas, como por ejemplo coloraciones más oscuras limitadas a las costillas (p. ej., *U. crispula*) o a los alrededores de la boca de la cápsula (p. ej., *U. rehmannii*). La variabilidad intraespecífica de este carácter es baja, lo que le confiere un interés especial cuando nos enfrentamos a la identificación de especímenes con cápsulas envejecidas.

Opérculo

El opérculo se ha utilizado raramente como fuente de caracteres taxonómicos. Aunque su forma general suele indicarse en las descripciones de obras clásicas, no se le da importancia taxonómica, por lo que las descripciones que se pueden encontrar en la literatura suelen ser poco precisas al respecto. Aquí, se ha comprobado que la forma es un carácter de limitada utilidad diagnóstica pero que puede ser interesante para ayudar a discriminar determinadas especies. Es especialmente útil fijarse, por su rareza, en los opérculos fuertemente convexos, como sucede en *U. obtusiuscula*, *U. novo-guinensis*, *U. longifolia* y, algunas veces, en *U. calvescens*.

Es interesante la coloración de la base del opérculo, carácter de reciente consideración (Ignatov & Ochyra 1994), pero que ha resultado ser bastante informativo. Es preciso tener en cuenta que la coloración del anillo basal del opérculo puede ser variable, de forma que pueden encontrarse opérculos con anillo diferencialmente coloreado o concoloro en las cápsulas de una misma almohadilla, o coloraciones diferentes (anaranjado o rojizo) en distintas colonias de una misma especie. Los opérculos coloreados son comunes, por ejemplo, en *U. rehmannii*, *U. crispula*, *U. barclayi*, *U. calvescens*, *U. megalospora* o *U. drummondii* (en esta última especie los opérculos aparecen coloreados incluso en cápsulas verdes) y, pese a la variabilidad aludida, la aparición de una coloración diferencial constituye un carácter diagnóstico de notable valor pues está limitada a ciertas especies.

En el presente estudio se han considerado por primera vez otros dos caracteres relacionados con el opérculo: la presencia o ausencia de relieve en la base del mismo, con un valor taxonómico alto, y la forma del contorno basal del opérculo, de carácter más secundario y complementario. En las especies en las que se observa relieve, éste se presenta con un aspecto ondulado en visión cenital. Esta apariencia se origina cuando las costillas prominentes de la urna alcanzan la boca y el opérculo reproduce el contorno lobulado de ésta. El resultado es un opérculo de base ondulada, como los que podemos observar en las cápsulas de *U. bruchii*, *U. calvescens*, *U. drummondii*, *U. novo-guinensis* o *U. barclayi*. En cuanto a la forma de la sección basal, aunque es normalmente redondeada, en casos muy concretos se ha observado que puede ser cuadrangular. Un buen ejemplo es *U. longifolia*, a pesar de presentar cierta variabilidad.

Pese a lo que sugieren algunos autores (Noguchi & Iwatsuki 1989; Ignatov & Ochyra 1994), la longitud del pico del opérculo o su disposición con respecto al resto del opérculo (recto o curvado) no ha demostrado valor diagnóstico alguno.

Perístoma

El perístoma engloba un número elevado de caracteres con alto valor taxonómico, tanto en lo relativo al exóstoma como al endóstoma, el cual en este género es bastante informativo.

Para el exóstoma, de entre los caracteres comúnmente utilizados, los que consideramos con mayor valor diagnóstico son su grado de desarrollo (completo, reducido o vestigial) y el número observado de dientes, que depende de la tendencia a escindir-se de los pares de dientes originales. La posición de los dientes en seco –normalmente recurvados, pero en algunas especies erectos o patentes– es, como los anteriores caracteres, muy constante en cada una de las especies. La forma, longitud y ornamentación interna del exóstoma, según lo observado, no presenta valor taxonómico, o solo de manera muy ocasional.

También se ha advertido que la caducidad de los dientes o la coloración que adquieren con el tiempo, son rasgos complementarios relevantes. Ambos caracteres presentan cierta variabilidad intraespecífica, por lo que deben considerarse con cautela y junto a otras características. En algunas especies, como *U. crispa* o *U. japonica*, el exóstoma perdura con el tiempo mientras que en otras, como *U. calvescens*, *U. bruchii* o *U. crispula*, se pierde con cierta facilidad. En cuanto a la coloración de los dientes, aunque con frecuencia es variable, puede llegar a ser distintiva, pues en algunas especies adquieren colores diferentes del amarillento general. Son característicos los dientes anaranjados o rojizos de *U. macrospora*, *U. longifolia*, *U. rehmannii*, *U. macrodontia* y *U. larrainii*, los de color blanco intenso, que se mantiene con el tiempo, de *U. drummondii*, *U. coarctata* y *U. streptodon* –en todos estos casos son dientes anómalos, no recurvados en seco y más o menos retorcidos o escaramente desarrollados– o los dientes translúcidos que se observan en *U. curvifolia* o *U. yunnanensis*.

La ornamentación de la cara externa del exóstoma presenta una variabilidad relativamente grande, tanto inter- como intraespecífica, e incluso dentro de un mismo individuo. Aun así, los patrones de ornamentación son estables y muy característicos en *U. rehmannii*, *U. yunnanensis* y *U. curvifolia*, aunque su correcta interpretación requiere un cierto entrenamiento para apreciar los detalles.

En este estudio se aportan, además, dos nuevos caracteres relacionados con el exóstoma. El primero de ellos se refiere a la existencia en algunas especies, como *U. obtusiuscula* o *U. yunnanensis*, de pares de dientes fusionados por sus bases (Caparrós *et al.* 2011). Dicha fusión se observa como una banda rígida en forma de anillo de la que emergen las partes distales, libres y mucho más amplias, de los dientes (Figura 3.8 a). Como consecuencia de esta banda rígida basal, cuando el exóstoma en seco se revuelve toca el exotecio solo por las puntas. Con el tiempo y según la especie, las bases fusionadas pueden terminar dividiéndose en mayor o menor grado. Esta característica es más frecuente de lo que pudiera parecer por no haber sido contemplado en tratamientos anteriores del género. Pero lo cierto es que no suele ser llamativo en los representantes del hemisferio norte, salvo excepciones (p. ej., *U. obtusiuscula*, *U. robusta*, *U. longifolia* o *U. yunnanensis*). En el hemisferio sur, hay diversas especies en las que la fusión basal del exóstoma resulta muy llamativa y posiblemente sea lo que Malta (1932) describió como “*peristome inserted below the mouth*”. Otros autores lo han fotografiado al microscopio electrónico o dibujado sin describirlo (Vitt *et al.* 1993; Ramsay 2010). Recientemente, se ha descrito varios taxones para Sudamérica que presentan esta característica (Garilleti, Mazimpaka & Lara 2012, 2015).

El segundo carácter novedoso encontrado en el exóstoma es la presencia en algunas especies de un margen hialino que bordea los dientes a modo de halo. Hasta el momento se conoce en *U. crispera*, *U. longifolia* y *U. streptodon*, en esta última especialmente visible (Garilleti, Mazimpaka & Lara 2012). El halo hialino se observa mejor en dientes en buen estado, pero en algunos materiales de las especies que lo desarrollan puede ser muy fino o irregular y pasar desapercibido.

Por su parte, los caracteres referidos al endóstoma han ido progresivamente aumentando y siendo utilizados en los estudios del género *Ulota* (Bridel 1818; Iwatsuki 1959; Nyholm 1998). De entre los más tradicionales, resultan especialmente útiles la morfología de los segmentos y el número total de los mismos (cf. Capítulo 1). Algunos ejemplos de endóstomas peculiares son el vestigial de *U. drummondii*, los constituidos invariablemente por 16 segmentos de *U. macrospora* y *U. longifolia*, los de anchos segmentos como es *U. obtusiuscula* o *U. billbuckii* —en esta última además ampliamente fusionados—, y los filiformes de *U. bruchii* y *U. longifolia*.

Otros caracteres de uso reciente y que presentan asimismo valor taxonómico son la estructura de los segmentos (Noguchi & Iwatsuki 1989) y su ornamentación interna, recogida en un principio en descripciones, sin darle peso taxonómico (Malta 1932; Iwatsuki 1959) y más tarde utilizada como carácter diagnóstico (Garilleti *et al.* 2000; Caparrós *et al.* 2011). Por último, tomando como base trabajos de *Orthotrichum* (Lewinsky 1993; Lara *et al.* 2009), se ha prestado atención a la disposición en seco de los segmentos y su consistencia o fragilidad, aspectos que son también relevantes para el diagnóstico de diversas especies. Por ejemplo, como se ha visto en el Capítulo 6, presentan segmentos consistentes *U. crispera* y *U. intermedia* y, por el contrario, se observan segmentos frágiles en *U. crispula* (y en *U. bruchii*), por lo que llegan a ser importantes para discriminar especies similares.

Esporas

En *Ulota* es taxonómicamente informativo conocer los rangos de tamaño de las esporas y si éstas son unicelulares o multicelulares. En el género es frecuente encontrar esporas de dimensiones relativamente grandes (p. ej., *U. megalospora*, *U. magellanica*), aunque también las hay pequeñas (p. ej., *U. hutchinsiae*, *U. longifolia*). Pese a que hasta hace poco se consideraban como muy raras las especies con esporas gigantes multicelulares (p. ej., *U. membranata*, *U. novo-guinensis*, *U. yakushimensis*), el número de las conocidas ha aumentado considerablemente en los últimos años, hasta el punto de que hoy día más del 10% de los representantes reconocidos del género las poseen (Caparrós *et al.* 2011; Garilleti, Mazimpaka & Lara 2012, 2015).

Consideraciones finales

Reflexiones sobre la trascendencia de la labor de algunos estudiosos del género *Ulota*

Muchos de los caracteres comentados más arriba fueron aportados y empleados con gran criterio por algunos autores clásicos, cuyo papel conviene ensalzar. Su visión excepcionalmente analítica les permitió llegar a conclusiones muy valiosas que hoy parecen sorprendentes por los limitados medios de estudio con que contaban. En el hemisferio norte, es especialmente destacable el trabajo realizado por Philipp Bruch (1781-1847) en torno al grupo de *U. crispera*. A tenor de los resultados aquí obtenidos, este briólogo alemán *amateur* (era farmacéutico de profesión) consiguió desentrañar completamente la diversidad del complejo, identificando especies cuyos límites siempre

han sido difíciles de establecer. Para ello empleó muchos de los caracteres cuya utilidad hemos confirmado gracias a la robustez de las conclusiones que proporciona la taxonomía integrativa, pero que durante casi dos siglos no fueron del todo entendidos o suficientemente valorados.

En el hemisferio sur, la labor del botánico letón Nicolajs Malta (1890-1944), fue igualmente extraordinaria. Sus estudios sobre el género *Ulot* en Sudamérica (Malta 1927) y Nueva Zelanda (Malta 1932) tienen un enorme valor aún hoy día (Garilleti, Mazimpaka & Lara 2015). Malta se enfrentó a un género muy poco conocido –más allá de unas cuantas especies europeas y americanas–, con la dificultad añadida de que para sus revisiones regionales disponía de un limitado número de especímenes procedentes de territorios en los que abundaban especies morfológicamente muy distintas de las septentrionales. Su amplia experiencia con *Zygodon*, otro género de Orthotrichaceae que monografió con indudable éxito (Malta 1923, 1924, 1926), es quizás la clave de que consiguiera realizar trabajos tan rigurosos y certeros –que incluyen claves y descripciones muy completas– sobre las *Ulotae* meridionales. Malta dio importancia por primera vez a numerosos caracteres y sentó las bases para el estudio del género, por lo que su trabajo sigue siendo, más de 80 años después, una referencia obligada.

El genio analítico de estos maestros no siempre ha sido reconocido y diversos autores, con una idea más sintética de la taxonomía o más superficial del problema, han pasado por alto o discrepado de sus aciertos. Es lo que sucedió con el mismo Schimper (1876), que aunque publicó la descripción de *Ulot intermedia*, no entendió bien la especie que su amigo Bruch tan clara tenía y, de alguna forma, transmitió sus dudas sobre la validez del taxón. Mucho más tarde los trabajos de Smith y sus colaboradores (Smith & Hill 1975; Smith & Proctor 1993) siguieron por la misma línea al tratar el complejo de *U. crispa*, seguramente debido a un examen poco acertado de los caracteres. La tendencia a la simplificación taxonómica dentro del género ha sido una constante y diversos autores la mantienen hoy día (p. ej., Guo *et al.* 2010; Wang & Jia 2012; Vitt 2014).

Sin embargo, en las últimas décadas también han sido publicados una serie de trabajos que reconsideran o han permitido rescatar algunos taxones previamente sinonimizados. Es el caso de *U. macrospora* (Boudier & Pierrot 1996), *U. bruchii* (Rosman-Hartog & Touw 1987; Garilleti *et al.* 2000), *U. longifolia* (Noguchi & Iwatsuki 1989; Suzuki & Iwatsuki 2013) y *U. macrocarpa* (Guo, Enroth & Koponen 2007; Jia *et al.* 2011).

Investigaciones futuras y problemas taxonómicos sin resolver

La revisión de materiales de herbario procedentes de todo el mundo y la exploración de algunas áreas ricas en representantes del género *Ulotia*, ha permitido advertir o entrever diversos conflictos taxonómicos que no siempre ha sido posible afrontar en profundidad. Los que se comentan a continuación, se refieren a la flora holártica y presentan diferentes complejidades. Son tema de investigaciones futuras y, en algunos casos, supondrán un esfuerzo similar al empleado en la resolución del complejo de *U. crispa*, aunque seguramente no tendrán la trascendencia de éste pues el foco no son especies de referencia en el género. La mayoría de los conflictos encontrados se refieren a Asia y Norteamérica, pues tras la revisión del género para la Península Ibérica pocas especies europeas han quedado por tratar.

Grupo de *U. robusta* - *U. bellissima* - *U. obtusiuscula* en el oeste de Norteamérica y sureste asiático (China, India): *Ulotia robusta* y *U. bellissima*, procedentes del sureste asiático, son morfológicamente muy próximas, y de hecho recientemente fueron sinonimizadas por (Guo *et al.* 2010) y así consideradas por (Jia *et al.* 2011). Ambas especies son también muy semejantes a una tercera especie norteamericana, *U. obtusiuscula*, que nunca antes había sido relacionada con ellas. El grupo merece un cuidadoso estudio monográfico.

Grupo de *U. longifolia* - *U. crispa* en Japón: *U. longifolia* fue descrita por Dixon & Sakurai en (Sakurai 1935) y posteriormente llevada a variedad de *U. crispa* por Iwatsuki (1959). Más adelante, fue finalmente sinonimizada dentro de *U. crispa* (Noguchi & Iwatsuki 1989). Recientemente ha sido rescatada, al nivel de especie, por Suzuki & Iwatsuki (2013), con argumentos próximos a los criterios que aquí se han alcanzado. Para su completa resolución, consideramos que este grupo ha de ser analizado en profundidad.

Grupo de *U. rehmannii* - *U. bruchii* - *U. macrospora* en Eurasia: se trata de especies con algunas semejanzas morfológicas y una distribución peculiar, pues la primera aparece dispersa por Centroeuropa y algunas zonas de Asia, casi siempre con poblaciones poco importantes, la segunda es endémica de Europa, aunque abundante, y la tercera es un raro endemismo centroeuropeo. Sería interesante ahondar en las semejanzas morfológicas de estos tres taxones e indagar sobre sus relaciones filogenéticas.

Existen dos discusiones taxonómicas clásicas en torno a especies de *Ulot* distribuidas entre la costa pacífica americana y la costa pacífica japonesa, que merecerían ser atendidas.

Varios trabajos afirman que *U. barclayi*, especie norteamericana, podría ser idéntica a *U. japonica*, taxón considerado para Japón y Corea, o tratarse ambas de variedades de una misma especie (Lesquereux & James 1884; Grout 1935; Vitt 2014). Las observaciones realizadas durante el presente estudio sugieren que la solución podría ser su consideración como especies distintas, pero sería necesaria una revisión más completa de los materiales.

Ocurre algo similar con la norteamericana *U. megalospora* y la japonesa *U. reptans*, que también han sido entendidas unas veces como conespecíficas y otras como especies independientes (Lawton 1971; Guo, Enroth & Koponen 2007; Suzuki & Iwatsuki 2013). La revisión de pliegos que se ha llevado a cabo hace pensar, más bien, en dos especies distintas, a falta de un estudio verdaderamente profundo.

Es probable que parte de los problemas con las floras de *Ulot* de ambos lados del Pacífico se deban, además, a que algunos de los taxones considerados únicamente para la margen asiática puedan aparecer también en la americana, lo que ha podido acarrear repetidos errores de interpretación. Suzuki & Iwatsuki (2013) proporcionan el primer ejemplo registrado de esta disyunción, con la primera cita de la americana *U. megalospora* en el área japonesa. Consideramos posible que ocurra algo parecido con taxones como *U. barclayi* y *U. longifolia*.

Además de estos problemas concretos, hay una serie de territorios poco explorados o que todavía pueden ofrecer importantes hallazgos debido a la diversidad detectada, que deberían seguir siendo estudiados. En Asia, Japón y China son los territorios más complejos y en los que es esperable un mayor número de especies por describir, especialmente en lo que respecta a las áreas montanas subtropicales. El estudio de las montañas de Asia central (cordillera Altái y alrededores) y de la región del Cáucaso y Oriente Próximo (costas meridionales del Mar Negro y Caspio) podría también proporcionar interesante información corológica. En Norteamérica es necesario seguir estudiando las dos áreas principales en las que se desarrolla el género, la costa occidental y el tercio oriental del continente. Y, por último, es necesario completar el conocimiento que se tiene de toda Europa, pero en especial de las cordilleras más orientales (Cárpatos, Balcanes, Cáucaso).

En cuanto a la Península Ibérica, aunque en los últimos años se han intensificado los muestreos y se ha mejorado mucho el conocimiento taxonómico de sus briófitos, es necesario seguir trabajando para detectar las especies más raras y completar la distribución conocida de todas ellas. Estudios recientes sobre las comunidades briológicas epífitas (Medina *et al.* 2015) y los hallazgos de especies de *Ulot* muy escasas (*U. phyllantha* y *U. calvescens*) durante la realización de la Flora Briofítica Ibérica, así lo aconsejan. No son tampoco descartables futuros descubrimientos corológicos o taxonómicos de este género en España y Portugal.

Capítulo 8.

Resumen y Conclusiones

Resumen

La presente tesis doctoral tiene como objetivo general tratar de avanzar de una manera significativa en la taxonomía del género *Ulota*, sentando las bases para el estudio moderno de su diversidad. Para conseguirlo, primero se ha tratado de obtener una perspectiva general del género, centrada en el hemisferio norte aunque no restringida al mismo, mediante el estudio de más de 1.500 especímenes procedentes de numerosos herbarios (ALA, BCB, BM, BP, DUKE, FCO, FH, G, H, HIRO, LISU, MA, MAUAM, MHA, MO, MUB, NICH, NYBG, S, TU VIT, y herbarios personales de P. Boudier y D. Callaghan), así como de recolecciones realizadas *ex profeso* en diferentes partes del mundo por el equipo de trabajo (Turquía, Península Ibérica, costa pacífica de Norteamérica y Japón).

En una segunda etapa se ha abordado la revisión de los materiales ibéricos en el marco del proyecto Flora Briofítica Ibérica, trabajo en el que se ha descrito e ilustrado minuciosamente todas las especies reconocidas, además de aportar diversos datos sobre su distribución y preferencias ecológicas. La labor ha tenido como preocupación primordial el facilitar la distinción de las especies, lo que se ha tratado de conseguir a través de la elaboración de una clave sencilla pero precisa, que incorpora nuevos caracteres taxonómicos junto a otros ya probados, y mediante abundantes comentarios sobre la separación de taxones similares.

Finalmente, se ha afrontado el estudio taxonómico en profundidad del complejo de *Ulota crispa* a escala global. Este grupo ha sido considerado una pieza clave para la comprensión del género en el hemisferio norte, por haber sido *U. crispa* el patrón comparativo al que se han referido numerosas descripciones de otras especies. Para ello se ha realizado un análisis morfológico detallado, basado en cerca de un millar de muestras procedentes de tres continentes. Como resultado del mismo se ha obtenido una batería de caracteres cualitativos y cuantitativos que permiten diferenciar tres morfotipos

en el seno del complejo. A través del estudio de los materiales originales de *Orthotrichum crispum* (\equiv *Ulotia crispa*), *U. crispula* y *U. intermedia*, estos dos últimos taxones tratados en la sinonimia de *U. crispa* en las últimas décadas, se ha logrado la correcta identificación de los tres morfotipos diferenciados durante el análisis morfológico. El hallazgo ha permitido la lectotipificación de estos tres nombres. Paralelamente, el análisis morfológico ha sido combinado con un estudio molecular para tratar de comprobar si las conclusiones del primero tienen un soporte genético. Para ello se han empleado secuencias de cuatro marcadores, uno nuclear (ITS2) y tres plastidiales (*trnG*, *trnL-trnF*, *atpB-rbcL*), obtenidas de 25 especímenes adscritos a los distintos morfotipos o especies diferenciadas en el complejo, procedentes de diferentes partes de Norteamérica y Eurasia. Como resultado de este estudio de taxonomía integrativa, se ha podido comprobar la segregación específica que la morfología sugería y se ha procedido a delimitar con precisión cada una de las tres especies que integran el complejo. Asimismo, el análisis de la procedencia geográfica de los materiales estudiados ha permitido establecer patrones de distribución geográfica de los componentes del grupo.

Gracias a este conjunto de estudios, realizados a diferentes escalas taxonómicas y geográficas, se ha podido presentar una visión contrastada sobre la utilidad de muchos caracteres, tanto clásicos como otros propuestos aquí por primera vez. Igualmente, se ha podido identificar una serie de conflictos taxonómicos relacionados con especies del hemisferio norte, que deberían ser abordados en un futuro mediante técnicas similares a las empleadas durante la tesis doctoral.

Conclusiones

1. En la Península Ibérica se reconoce un total de ocho especies de *Ulot*, tres de las cuales, *U. cr**ispa*, *U. cr**ispula* y *U. br**uchii*, son comunes y aparecen ampliamente repartidas por los territorios oceánicos y suboceánicos. Otras cuatro, *U. cal**vescens*, *U. co**arctata*, *U. hu**tchinsiae* y *U. in**termedia*, son esporádicas en la franja atlántica y una, *U. ph**yllantha*, resulta muy rara, con solo dos localidades conocidas en la Cornisa Cantábrica.
2. De los representantes europeos del género *Ulot* tan solo cuatro parecen ausentes del territorio ibérico: *U. cu**rvifolia*, *U. dr**ummondii*, *U. ma**crospora* y *U. re**hmannii*.
3. El complejo de *Ulot cr**ispa* está constituido por tres especies muy similares, *U. cr**ispa s.s.*, *U. cr**ispula* y *U. in**termedia*, que pueden ser consideradas como especies crípticas pero que se diferencian morfológicamente por un conjunto de caracteres gametofíticos y esporofíticos.
4. Las tres especies del complejo de *Ulot cr**ispa* se encuentran íntimamente emparentadas pero constituyen, de acuerdo con los marcadores empleados, clados monofiléticos independientes.
5. Todas las especies del complejo de *Ulot cr**ispa* poseen una distribución disyunta en el hemisferio norte, aunque en cada caso ésta afecta a territorios diferentes. Solo en Europa están presentes las tres, todas muy difundidas y a menudo conviviendo en las mismas localidades.
6. *Ulot cr**ispa s.s.* muestra una dispersión global holártica y, aunque se halla en los tres continentes septentrionales, está ausente del este de Norteamérica, donde la reemplazan *U. cr**ispula* y *U. in**termedia*, y de Asia central, donde solo se ha verificado la presencia de *U. in**termedia*.
7. *Ulot cr**ispula* exhibe una distribución anfiatlántica y, al igual que en Europa, está ampliamente difundida en el tercio oriental norteamericano.
8. *Ulot in**termedia* es la especie con más amplia dispersión del complejo de *U. cr**ispa*, pues se halla en todos los grandes núcleos de distribución del género en el reino Holártico. Pese a ello, no siempre es la especie más común del complejo, predominando aparentemente hacia las tierras más septentrionales.

9. La polémica y confusión histórica alrededor del complejo de *Ulotia crista* parece radicar en una combinación de factores, entre los que juega un papel importante la dificultad intrínseca de la separación de las tres especies, por su similitud y variabilidad morfológica, pero también un empleo inadecuado de los caracteres, mayoritariamente cuantitativos o escasamente definidos, así como por la inclinación hacia una solución taxonómica sintética por parte de diversos autores.
10. Existen muchos caracteres, tanto relativos al gametófito como al esporófito, que son de interés taxonómico para el análisis y tratamiento del género *Ulotia*. Los más útiles han resultado ser los relativos a los filidios y en especial a su base, así como los relativos a la cápsula y en especial a la urna y al perístoma. Sin embargo, muchos otros rasgos pueden ser decisivos para la separación de especies concretas. En repetidas ocasiones las especies solo son diferenciables mediante la combinación de un número más o menos alto de características.
11. Aunque el género ha sido estudiado por muy diversos autores en el hemisferio norte y existen revisiones para los territorios subantárticos, quedan numerosos problemas taxonómicos por resolver. Al menos los más complejos, si no todos, deberían ser abordados desde la perspectiva de la taxonomía integrativa a la luz de los resultados obtenidos en el trabajo aquí presentado.

Capítulo 9.

Bibliografía

- Ahrens M. (2004). *Ulota macrospora* (Bryopsida, Orthotrichaceae) im Nordschwarzwald. *Carolinea* **62**, 69–79.
- Albertos B., Garilleti R., Mazimpaka V. & Lara F. (2008). Reevaluation of *Orthotrichum rhytiore* (Orthotrichaceae). *The Bryologist* **111**, 323–327.
- Atherton I.D.M., Bosanquet S.D.S. & Llawley M. eds (2010). *Mosses and liverworts of Britain and Ireland: A field guide, 1st edition*. British Bryological Society, Middlewich.
- Bartram E.B. (1942). Third Archbold Expedition mosses from the Snow Mountains, Netherlands New Guinea. *Lloydia* **5**, 245–292.
- Bartram E.B. (1945). Mosses of Morobe District, Northeast New Guinea. *The Bryologist* **48**, 110–126.
- Baur W. (1893). *Ulota macrospora* Baur et Warnst. nov. spec. *Hedwigia*. **32**, 259–260.
- Bickford D., Lohman D.J., Sodhi N.S., Ng P.K.L., Meier R., Winker K., *et al.* (2007). Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* **22**, 148–155.
- Boudier P. & Pierrot R.B. (1996). Au sujet d'*Ulota macrospora* Baur & Warnst. (Musci, Orthotrichacées) en France. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest* **27**, 517– 522.
- Boulay N. (1884). *Muscinées de la France. Première partie. Mousses*. F. Savy, Paris.
- Braithwaite R. (1887). *The British moss flora, v. 2*. Published by the author, London.
- Bridel S.-E. (1818). *Muscologia recentiorum. Suppl. 4*. C.G. Ettinger, Gotha.
- Bridel S.-E. (1827). *Bryologia universa. Vol. 1*. J. Barth, Leipzig.
- Britton E.G. (1894). Contributions to American Bryology.-VIII. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **21**, 343–372.
- Brotherus V.F. (Editor, 1923). *Die Laubmoose Fennoskandias*. Helsingfors, Societas pro Fauna et Flora Fennica, Helsingfors.

- Caparrós R., Garilletei R. & Lara F. (2014). *Ulota* D. Mohr. In: *Flora Briofítica Ibérica. Volumen V.* (Eds J. Guerra, M.J. Cano & M. Brugués), pp. 34–50. Universidad de Murcia - Sociedad Española de Briología, Murcia.
- Caparrós R., Lara F., Garilletei R. & Mazimpaka V. (2013). *Ulota hutchinsiae* (Sm.) Hammar new for the Canary Islands. In: Ellis L. T. (Ed.) New national and regional bryophyte records 35. *Journal of Bryology* **35**, 136–137.
- Caparrós R., Lara F., Long D.G., Mazimpaka V. & Garilletei R. (2011). Two new species of *Ulota* (Orthotrichaceae, Bryopsida) with multicellular spores, from the Hengduan Mountains, Southwestern China. *Journal of Bryology* **33**, 210–220.
- Carrington B. (1863). Gleanings among the Irish cryptogams. No. II. *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh* **7**, 379–388.
- Casas C., Brugués M., Cros R.M. & Sérgio C. (2006). *Handbook of mosses of the Iberian Peninsula and the Balearic Islands: Illustrated keys to genera and species.* Institut d'Estudis Catalans, Barcelona.
- Corley M.F.V. & Hill M.O. (1981). *Distribution of bryophytes in the British Isles: a census catalogue of their occurrence in vice-counties.* British Bryological Society, Cardiff.
- Cortini Pedrotti C. & Lara F. (2001). Orthotrichales. In: Cortini C. *Flora dei Muschi d'Italia.* (Ed. C. Cortini), Antonio Delfino Editore, Roma.
- Crosby M.R., Magill R.R., Allen B. & He S. (2000). *A checklist of the mosses.* Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Crum H.A. & Anderson L.E. (1981). *Mosses of eastern North America. Volume 1.* Columbia University Press, New York.
- Dixon H.N. (1924). *The student's handbook of British mosses, 1st ed.* VT Sumfield, Eastbourne.
- Frahm J.-P. (1991). Systematics of the bryophytes. In: *Progress in Botany.* (Eds H.-D. Behnke, K. Esser, K. Kubitzki, M. Runge & H. Ziegler), pp. 332–341. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Frey W., Frahm J.-P., Fischer E., Lobin W., Blockeel T.L. & Lünser H. (2006). *The liverworts, mosses and ferns of Europe.* Harley Books, Colchester.
- Garilletei R., Lara F., Albertos B. & Mazimpaka V. (2000). Peristomal ornamentation, a precise character for discrimination of *Ulota bruchii* and *U. crispa* (Bryopsida, Orthotrichaceae). *Journal of Bryology* **22**, 273–278.

- Garilleti R., Mazimpaka V. & Lara F. (2012). New *Ulota* species with multicellular spores from southern South America. *The Bryologist* **115**, 585–600.
- Garilleti R., Mazimpaka V. & Lara F. (2015). *Ulota larrainii* (Orthotrichoideae, Orthotrichaceae, Bryophyta) a new species from Chile, with comments on the worldwide diversification of the genus. *Phytotaxa* **217**, 133–144.
- Garilleti R., Shevock J.R., Norris D.H. & Lara F. (2011). *Orthotrichum mazimpakanum* sp. nov. and *O. anodon* (Orthotrichaceae), two close species from California. *The Bryologist* **114**, 346–355.
- Gärtner G., Meyer B. & Scherbius J. (1802). *Oeconomisch-technische Flora der Wetterau: mit 1 Kt. von Müller*. Philipp Heinrich Guilhauman, Hanau.
- Goffinet B., Bayer R.J. & Vitt D.H. (1998). Circumscription and phylogeny of the Orthotrichales (Bryopsida) inferred from RBCL sequence analyses. *American Journal of Botany* **85**, 1324–1337.
- Goffinet B., Shaw A.J., Cox C.J., Wickett N.J. & Boles S. (2004). Phylogenetic inferences in the Orthotrichoideae (Orthotrichaceae: Bryophyta) based on variation in four loci from all genomes. In: *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*. (Eds B. Goffinet, V. Hollowel & R. Magill), pp. 270–289.
- Grout A.J. (1935). *Moss flora of North America: north of Mexico*. Published by the author, Vermont.
- Guo S.-L., Enroth J. & Koponen T. (2007). Bryophyte flora of Hunan Province, China. 11. Orthotrichaceae (Musci). *Annales Botanici Fennici* **44**, 1–34.
- Guo S.-L., Zhen Y.Y., Tong C. & He S. (2010). New synonym and record of the genus *Ulota* D. Mohr (Musci, Orthotrichaceae) in moss flora of China. *Acta Bryolichenologica Asiatica* **3**, 51–59.
- Hallingbäck T., Hedenäs L. & Weibull H. (2006). Ny checklista för Sveriges mossor. *Svensk Botanisk Tidskrift* **100**, 96–148.
- Hammar O. (1857). *Monographia Orthotrichorum et Ulotarum Sueciae*. Typis Berlingianis, Lund.
- Hedwig J. (1801). *Species Muscorum Frondosorum*. Joannis Ambrosii Barthii, Leipzig.
- Hill M.O., Bell N., Bruggeman-Nannenga M.A., Brugués M., Cano M.J., Enroth J., *et al.* (2006). An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *Journal of Bryology* **28**, 198–267.
- Husnot T. (1892–1894). *Muscologia Gallica. Descriptions et figures des mousses de France et des contrées voisines*. Cahan, Paris.

- Ignatov M. & Ochrya R. (1994). Bryophytes of Altai Mountains. III. The genus *Ulota* (Orthotrichaceae, Musci). *Arctoa* **3**, 59–66.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., *et al.* (2006). Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa* **15**, 1–130.
- Iwatsuki Z. (1959). A revision of the Japanese species of the genus *Ulota*. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* **21**, 138–156.
- Iwatsuki Z. (1969). Some interesting mosses from north Borneo. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* **32**, 269–287.
- Jia Y., He S. & Guo S. -I. (2011). Orthotrichaceae. In: *Moss Flora of China, English version. Volume 5: Erpodiaceae-Climaciaceae*. (Eds W. Peng-Cheng, M.R. Crosby & S. He), pp. 22–117. Science Press and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Lara F., Garilleti R., Medina R. & Mazimpaka V. (2009). A new key to the genus *Orthotrichum* in Europe and the Mediterranean Region. *Cryptogamie, Bryologie* **30**, 129–142.
- Lara F., Mazimpaka V., Medina R., Caparrós R. & Garilleti R. (2010). The northeastern Turkey, an unnoticed but very important area for the Orthotrichaceae (Bryophyta). *Nova Hedwigia, Beiheft* **138**, 165–180.
- Lawton E. (1971). *Moss flora of the Pacific Northwest*. Hattori Botanical Laboratory, Nichinan.
- Lesquereux L. & James T.P. (1884). *Manual of the mosses of North America*. S.E. Cassino and Company, Boston.
- Lewinsky J. (1993). A synopsis of the genus *Orthotrichum* Hedw. (Musci, Orthotrichaceae). *Bryobrothera* **2**, 1–59.
- Lewinsky-Haapasaari J. (1998). Fascicle 4. Orthotrichales. In: *Illustrated flora of Nordic mosses*. (Ed. E. Nyholm), pp. 373–405. Nordic Bryological Society, Lund.
- Lewinsky-Haapasaari J. & Hedenäs L. (1998). A cladistic analysis of the moss genus *Orthotrichum*. *The Bryologist* **10**, 519–55.
- Liljebland S. (1816). *Utkast till en svensk flora, eller, Afhandling om svenska växternas väsendteliga kännetecken och nytta*. Zeipel, Upsala.
- Limpricht K.G. & Fisher A. (1890–1895). Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. In: *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz ed. 2, 4(2)* (Ed. L. Rabenhorst). E. Kummer, Leipzig.
- Lindberg S.O. (1879). *Musci Scandinavici in systemate novo naturali dispositi*. Iesaiæ Edquist, Upsala.

- Lüth M. (2009). *Uloa rehmannii*, neu für Baden-Württemberg. *Herzogia* **22**, 331–336.
- Malta N. (1923). Studien über die Laubmoosgattung *Zygodon* Hook. et Tayl: (5 - 9). *Latvijas Universitates Raksti* **6**, 273–285.
- Malta N. (1924). Studien über die Laubmoosgattung *Zygodon* Hook. et Tayl. (11–12). *Latvijas Universitates Raksti* **10**, 303–335.
- Malta N. (1926). Die Gattung *Zygodon* Hook. et Tayl. Eine monographische Studie. *Latvijas Universitates Botaniska Darza Darbi* **1**, 1–185.
- Malta N. (1927). Die *Uloa*-Arten Süd-Amerikas. *Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis* **2**, 165–208.
- Malta N. (1932). A survey of the Australasian species of *Uloa*. *Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis* **7**, 1–24.
- Maslovski O. (2005). Rare and threatened bryophytes and a proposal for an Eastern European red book. *Boletín de la Sociedad Española de Briología* **26-27**, 47–54.
- McNeill J., Barrie F.R., Buck W.R., Demoulin V., Greuter W., Hawksworth D.L., *et al.* (2012). *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011*. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- Medina N.G., Mazimpaka V., Hortal J. & Lara F. (2015). Catálogo de los briófitos epífitos que crecen en bosques de quercíneas del cuadrante noroccidental ibérico. *Boletín de la Sociedad Española de Briología* **44-45** (en prensa).
- Medina R., Lara F., Goffinet B., Garilleti R. & Mazimpaka V. (2012). Integrative taxonomy successfully resolves the pseudo-cryptic complex of the disjunct epiphytic moss *Orthotrichum consimile* s.l. (Orthotrichaceae). *Taxon* **61**, 1180–1198.
- Medina R., Lara F., Goffinet B., Garilleti R. & Mazimpaka V. (2013). Unnoticed diversity within the disjunct moss *Orthotrichum tenellum* s.l. validated by morphological and molecular approaches. *Taxon* **62**, 1133–1152.
- Mitten W. (1860). Description of some new species of Musci from New Zealand and other parts of the Southern Hemisphere, together with an Enumeration of the species collected in Tasmania. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society* **4**, 75–77.
- Mitten W. (1869). Musci austro-americi. Enumeratio omnium Austro-americanorum auctori hucusque conitorum. *Journal of the Linnean Society, Botany* **12**, 1–659.

- Mohr D.M.H. (1806). Observations on *Orthotrichum* and *Neckera*, together with some other genera of mosses. *Annals of Botany (König & Sims)* **2**, 532–547.
- Müller K. (1844–5). Beiträge zu einer Flora der Aequinoctial-Gegenden der neuen Welt. Columbische Laubmoose. *Linnaea* **19**, 193–220.
- Müller K. (1849). *Synopsis muscorum frondosorum omnium hucusque cognitorum*. A. Foerstner, Berlin.
- Noguchi A. (1937). Studies on the Japanese mosses of the orders Isobryales and Hookeriales: II. *Journal of Science of Hiroshima University* **3**, 37.
- Noguchi A. & Iwatsuki Z. (1989). *Illustrated Moss Flora of Japan*. Hattori Botanical Laboratory, Nichinan.
- Nyholm E. (1998). *Illustrated flora of Nordic mosses*. Nordic Bryological Society, Aio Trykas.
- Papp B. (2008). Selection of important bryophyte areas in Hungary. *Folia Cryptogamica Estonica* **44**, 101–111.
- Pierrot R.B. (1988). L'année bryologique 1987. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest* **19**, 239–244.
- Podpěra J. (1954). *Conspectus muscorum Europaeorum*. Československé akademie věd, Praha, Nakl.
- Rafiqpoor M.D. & Nieder J. (2006). Altitudinal zonation of climate and vegetation in a global megadiversity centre, Mount Kinabalu (North Borneo). *Erdkunde* **60**, 362–374.
- Ramsay H.P. (2010). Scanning electron microscope studies on four species of *Ulota* from Australia. *Botany* **88**, 435–438.
- Ramsay H.P. (2006). *Ulota* In: McCarthy, P.M. (Ed.). In: *Flora of Australia. Mosses 1*. pp. 228–237. CSIRO, Melbourne.
- Ros R.M., Mazimpaka V., Abou-Salama U., Aleffi M., Blockeel T.L., Brugués M., *et al.* (2013). Mosses of the Mediterranean, an annotated checklist. *Cryptogamie, Bryologie* **34**, 99–283
- Rosman-Hartog N. & Touw A. (1987). On the taxonomic status of *Ulota bruchii* Hornsch. *ex* Brid., *U. crispa* (Hedw.) Brid. and *U. crispula* Bruch *ex* Brid. *Lindbergia* **13**, 159–164.
- Sabovljević M., Natcheva R., Dihoru G., Tsakiri E., Dragičević S., Erdağ A., *et al.* (2008). Check-list of the mosses of SE Europe. *Phytologia Balcanica* **14**, 207–244.
- Sainsbury G.O. (1955). A handbook of the New Zealand mosses. *Royal Society of New Zealand Bulletin* **5**, 1–490.

- Sakurai K. (1935). Beobachtungen fiber Japanische Moosflora VII. *The Botanical Magazine* 49, 126–144.
- Sauer M. (1998). *Ulot*a *macrospora*, eine verkannte Art? Ein Beitrag zur Taxonomie der Gattung *Ulot*a (Orthotrichaceae) in Mitteleuropa. *Herzogia* 13, 37–51.
- Sawicki J., Plášek V. & Szczecińska M. (2009). Preliminary studies on the phylogeny of *Orthotrichum* (Bryophyta) inferred from nuclear ITS sequences. *Annales Botanici Fennici* 46, 507–515.
- Schimper W.-P. (1876). *Synopsis muscorum Europaeorum. Editio secunda*. Schweizerbart, Stuttgart.
- Schnyder (2004). *Rote Liste der gefährdeten Arten der Schweiz: Moose* - Bundesamt für Umwelt (BAFU), Bern.
- Sérgio C. (1990). Perspectiva biogeográfica da flora briológica ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 46, 371–392.
- Smith A.J.E. & Hill M.O. (1975). A taxonomic investigation of *Ulot*a *bruchii* Hornsch. ex Brid., *U. crisper* (Hedw.) Brid. and *U. crispula* Brid. I. European material. *Journal of Bryology* 8, 423–433.
- Smith A.J.E. & Proctor M.C.F. (1993). Further observations on the *Ulot*a *crisper* complex. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 74, 171–182.
- Smith A.J.E. (2004). *The moss flora of Britain and Ireland*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sotiaux A. & Vanderpoorten A. (2001). Check-list of the bryophytes of Belgium. *Belgian Journal of Botany* 134, 97–120.
- Steele P.R. & Pires J.C. (2011). Biodiversity assessment: State-of-the-art techniques in phylogenomics and species identification. *American Journal of Botany* 98, 415–425.
- Suzuki T. & Iwatsuki Z. (2013). Notes on *Ulot*a in Japan. *Hattoria* 4, 99–106.
- Van der Wijk R., Margadant W.D. & Florschütz P.A. (1969). Index Muscorum. 5 (T-Z, Appendix). *Regnum Vegetabile* 65, 1–922.
- Vitt D.H. (2014). Orthotrichaceae. In: *Flora of North America North of Mexico*. (Ed. Flora of North America Editorial Committee), Oxford University Press, Oxford.
- Vitt D.H., Koponen T. & Norris D.H. (1993). Bryophyte flora of the Huon Peninsula, Papua New Guinea. LIII. *Ulot*a and *Schlotheimia* (Orthotrichaceae, Musci). *Acta Botanica Fennica* 148, 5–25.
- Wang Q.-H. & Jia Y. (2012). A taxonomic revision of the Asian species of *Ulot*a Mohr (Orthotrichaceae). *The Bryologist* 115, 412–443.