



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas -Programa de Doctorado en Ciencias
Biológicas área Botánica

**Filogenia del género *Racomitrium* Brid. (Bryophyta,
Grimmiaceae) y taxonomía de las especies latinoamericanas**

**Phylogeny of the genus *Racomitrium* Brid. (Bryophyta,
Grimmiaceae) and taxonomy of the Latin American species**

JUAN BERNARDO LARRAÍN BENOIT
CONCEPCIÓN-CHILE
2012

Profesor Guía: Eduardo Ruiz Ponce
Dpto. de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

Universidad de Concepción

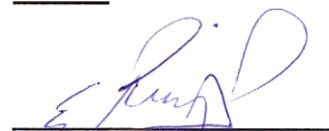
Dirección de Postgrado

La tesis doctoral en Botánica titulada “Filogenia del género *Racomitrium* Brid. (Bryophyta, Grimmiaceae) y taxonomía de las especies latinoamericanas” del Sr. Juan Bernardo Larráin Benoit, realizada en el Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, ha sido aprobada por la siguiente comisión de evaluación:

PROFESOR(A):

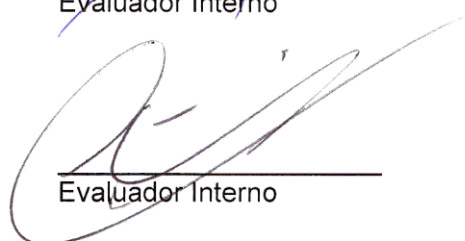
Prof. Eduardo Ruiz Ponce
Dr. en Cs. Biológicas, área Botánica

FIRMA:



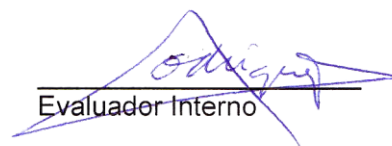
Evaluador Interno

Prof. Cristian Hernández Ulloa
Dr. en Cs. Biológicas, Mención Ecología




Evaluador Interno

Prof. Roberto Rodríguez Ríos
Dr. rer. nat.



Evaluador Interno

Prof. Jesús Muñoz Fuente
Dr. en Cs. Biológicas



Evaluador Externo

Prof. Mariela González Sierra
Ph.D. en Biología



Directora de Programa

Concepción, 9 Enero de 2012

AGRADECIMIENTOS

Muchas son las personas que han contribuido con mi trabajo en estos últimos años, y cada una de ellas ha sido importante para el desarrollo de este estudio. Agradezco a todos en el “segundo piso” por su constante ayuda diaria en múltiples aspectos: Alicia Marticorena, Roberto Rodríguez, don Clodomiro Marticorena, Claudia Flores, Rosy Montero, Gloria Morales y Pedro Arias. Reinaldo Vargas, Rafa Hernández, Pancho Santibáñez, Jorge Avaria y Boon-Chuan Ho me ayudaron en mis primeras incursiones al universo paralelo de la bioinformática. Se agradece a Derrick Zwickl, David Posada y Ben Stöver por consejos útiles respecto al correcto funcionamiento de sus programas computacionales. A Rafa Hernández, Fátima Durán, Emilio Cano, Susann Wicke y Monika Ballman por la ayuda prestada en el trabajo de laboratorio. A todos quienes contribuyeron con plantas para llevar a cabo mis estudios: Ryszard Ochyra, Halina Bednarek-Ochyra, Jim Shevock, Dale Kruse, Wolfgang Hofbauer, Blanka Shaw, Wilfred Schofield (†), Robert Ireland, Beata Cykowska, Herman Stieperaere, Juana María González-Mancebo, Allan Fife y Katia Cezón. A los curadores de los herbarios AAS, ADT, BA, BISH, BM, BONN, BR, CANM, CAS, CHR, COL, DR, DUKE, E, F, FH, H, HBG, HIP, HIRO, JE, KRAM, LIL, LPB, M, MA, MERC, MO, NY, PC, PRE, PUCV, RB, RO, S, SGO, TAES y US, sin cuya ayuda hubiera sido imposible realizar este trabajo. Agradezco especialmente la amabilidad de los profesores Kanchi Gandhi, Tod Stuessy y Neil Harriman por responder pacientemente a todas mis dudas nomenclaturales. Se agradece igualmente a Juan Carlos Villarreal, Bernard Goffinet, Storrs Olson, Bill Buck, Boon-Chuan Ho, Si He, Zenoske Iwatsuki, Robert Ireland, Vita Plazek, Ryszard Ochyra, Elina Vainio, Laurence Jones, Jan Kucera, Félix Muñoz (Biblioteca Digital del RJB, Madrid) y a todos los que contribuyeron con el envío de literatura fundamental para mi trabajo de tesis. A quienes han patrocinado, ayudado, o con

los que he compartido aventuras en terreno: Gabriela y Gracia Zegers, Auna y Simón Larraín, Reini Vargas, “Ilenia” Escobar, Guille Suárez, Diego Alarcón y la gran familia Chilebosque (menos a uno), Dick Andrus, Nico García, Bill Buck, Jim Shevock, Blanka Shaw, Jesús Muñoz, Ernesto Davis, J.C. Pajaristikov, Alicia Marticorena, Tripulado (†), Roberto Rodríguez, Marcos Ayala, Emer Mancilla, Gilda Bellolio, Byron Medina, Esther Fuertes, Carolina León, Gisela Oliván y Nelson Bahamonde. A CONAF por los permisos de recolección otorgados. Mi trabajo ha sido financiado principalmente por una beca de tesis doctoral (CONICYT 21061080), complementada por una beca de apoyo de tesis y una beca de término de tesis doctoral de CONICYT, una beca de término de tesis doctoral MECESUP, becas de pasantía en el extranjero de la Fundación Andes, Escuela de Graduados de la Universidad de Concepción, DAAD (Servicio Alemán de Intercambio Académico), y un Stanley Greene Award otorgado por la International Association of Bryologists (IAB). Deseo agradecer de igual manera a mis profesores tutores (los oficiales y los no tanto): Jesús Muñoz, Eduardo Ruiz, Roberto Rodríguez, Dietmar Quandt y Cristian Hernández. A Bill Buck por haber sido un constante motor de estímulo en mi trabajo. Agradezco especialmente a Jesús y Dietmar por su hospitalidad y confianza al recibirme en sus respectivas casas en Madrid /Quito y Bonn. A los profesores Ryszard Ochyra y Halina Bednarek-Ochyra por su inmensa ayuda y estímulo en la primera etapa de este estudio, y por haberme hospedado en Cracovia. Por último, quisiera agradecer a los recolectores del pasado que muchas veces arriesgaron sus vidas lanzándose a la aventura para cimentar el conocimiento de ésta, la brioflora del fin del mundo: Carlo Bertero, Joseph Dalton Hooker, John Hatcher, Per Dusén, Carl Skottsberg, y los grandes de Chile, Hugo Gunckel, Gilberto Montero y Manuel Mahú. Agradezco igualmente a Juan Armesto, Cecilia Smith y Bill Buck por creer en mí y motivarme a estudiar los musgos de Chile.

ÍNDICE

Resumen.....	1
Abstract.....	3
1. Introducción General	5
1.1. Historia taxonómica del género.....	9
Segregación del género	13
Número de especies actualmente aceptadas	16
1.2. Distribución geográfica	17
1.3. Importancia ecológica y científica	18
2. Hipótesis de trabajo	19
3. Objetivos.....	20
4. Materiales y métodos	21
5. Resultados.....	27
5.1. Filogenia del género <i>Racomitrium</i> Brid.	27
5.2. Revisión taxonómica de las especies latinoamericanas de <i>Racomitrium</i> Brid... ..	70
Clave para los <i>Racomitrium</i> de Latinoamérica.....	91
Sección <i>Racomitrium</i>	95
<i>R. geronticum</i>	95
<i>R. pruinosum</i>	106
Sección <i>Fascicularia</i>	109
<i>R. laevigatum</i>	109
Sección <i>Papillosa</i>	115
<i>R. molle</i>	115
Sección <i>Andicola</i>	119
<i>R. dichelymoides</i>	119
Sección <i>Sudetica</i>	122
<i>R. sudeticum</i>	122
Sección <i>Subsecunda</i>	127
<i>R. crispipilum</i>	127
<i>R. subsecundum</i>	139
Sección <i>Ellipticodryptodon</i>	147
<i>R. angustissimum</i>	147
<i>R. araucanum</i>	150

<i>R. bartramii</i>	154
<i>R. didymum</i>	157
<i>R. heterostichoides</i>	170
<i>R. lamprocarpum</i>	175
<i>R. orthotrichaceum</i>	183
<i>R. pachydictyon</i>	187
<i>R. ptychophyllum</i>	194
<i>R. rupestre</i>	197
<i>R. stenocladum</i>	202
<i>R. subcrispipilum</i>	205
<i>R. visnadiae</i>	214
6. Discusión general.....	233
7. Bibliografía general	237
Anexos	253
A1. Árboles filogenéticos complementarios	254
A2. Materiales hacia una revisión taxonómica de <i>Racomitrium</i> en Sudamérica	258
A2.1. <i>Bucklandiella subsecunda</i> , nuevos registros para Perú y Venezuela	259
A2.2. La identidad taxonómica de <i>Racomitrium stenocladum</i>	262
A2.3. <i>Bucklandiella araucana</i> sp. nov.	270

RESUMEN

El tradicional género *Racomitrium* Brid. (1819), compuesto por aproximadamente 90 especies repartidas por las regiones frías y templadas del globo, se caracteriza por el hábito cladocárpico, las células de la lámina foliar rectangulares a cuadradas de paredes sinuosas, la ausencia de haz central en los tallos, el peristoma artrodonto haplolépidico de 16 dientes divididos en 2 ó 3 segmentos (rara vez enteros) con presencia de una membrana basal, y caliptra mitrada y lobada en la base. El género ha sido recientemente segregado por Ochyra *et al.* (2003) en 4 géneros —*Racomitrium*, *Niphotrichum* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Codriophorus* P.Beauv. y *Bucklandiella* Roiv.—, siguiendo la división infragenérica propuesta originalmente por Kindberg (1897) y sustentada posteriormente por Noguchi (1974), Frisvoll (1983 y 1988) y Bednarek-Ochyra (1995). Los cuatro grupos se separan principalmente por caracteres morfológicos tales como la presencia y forma de papilas en la superficie de la lámina foliar, la presencia y forma de puntas hialinas en el ápice foliar y la morfología de los dientes del peristoma y de la costa. Si bien esta división infragenérica ha sido aceptada por algunos autores, la mayoría de los trabajos taxonómicos en que se trata a la familia Grimmiaceae la obvian.

El objetivo de este trabajo es reconstruir la filogenia del grupo utilizando múltiples marcadores moleculares cloroplastidiales y nucleares, comparando así los resultados con los obtenidos sobre la base de los caracteres morfológicos que han dado pie a la presente segregación del tradicional género *Racomitrium*, poniendo a prueba la supuesta monofilia de estos cuatro grupos taxonómicos reconocidos desde hace más de 100 años, pero escasamente aceptados por la mayoría de los briólogos modernos. Al mismo tiempo, se presenta una revisión taxonómica del grupo en Latinoamérica, que pone a prueba la utilidad práctica del eventual reconocimiento de estos grupos en el área de estudio.

Para llevar a cabo estos objetivos fueron secuenciadas las regiones ITS del genoma nuclear, y la región comprendida entre los genes *rps4* y *trnL*, y la región *trnK/matK-psbA*, ambas del genoma cloroplastidial. Las secuencias fueron manualmente editadas y alineadas, y posteriormente analizadas sobre la base de los métodos de máxima verosimilitud (ML), máxima parsimonia (MP), e inferencia Bayesiana (BI). Como grupos externos fueron utilizadas especies de los géneros *Grimmia*, *Dryptodon*, *Schistidium*, *Campylostelium* y *Ptychomitrium*. Estos resultados son complementados con una reconstrucción de caracteres ancestrales para determinar cuáles son los caracteres morfológicos que explicarían mejor la topología obtenida en los análisis moleculares.

Se llevó a cabo paralelamente una revisión del género *Racomitrium s.l.* en Latinoamérica, abarcando el territorio comprendido entre México y el Cabo de Hornos, incluyendo las islas del Caribe, el archipiélago de Juan Fernández, y las islas Malvinas y Georgias del Sur. Fueron revisados más de 3.000 especímenes de herbario de las especies en cuestión, complementando estas observaciones con trabajo de campo en el sur de Sudamérica y en Ecuador. Un total de 21 especies se reportan para Latinoamérica, incluyendo descripciones, ilustraciones y mapas de distribución, 13 nombres son lectotipificados, y se proponen 16 nuevos sinónimos.

ABSTRACT

The traditional genus *Racomitrium* Brid., comprising approximately 90 species distributed throughout the temperate and cold regions of the world, is characterized by the cladocarpic habit, the rectangular to quadrate leaf cells with sinuose walls, the absence of stem central strand, the haplolepidous arthrodontous peristome of 16 teeth divided into two or three prongs (rarely entire) with a basal membrane, and the mitrate and basally lobed calyptra. The genus has recently been segregated by Ochyra *et al.* (2003) into four genera—*Racomitrium*, *Niphotrichum* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Codriophorus* P.Beauv. and *Bucklandiella* Roiv.—following the infrageneric division originally proposed by Kindberg (1897) and subsequently followed by Noguchi (1974), Frisvoll (1983 and 1988) and Bednarek-Ochyra (1995). These four groups are separated by some morphological traits as the presence and shape of the laminal cell papillae, the presence and shape of the hyaline leaf hairpoints, and the morphology of the peristome teeth and costa. Although this generic division has been accepted by some authors, it has been generally overlooked by most of the authors dealing with the family Grimmiaceae.

The main objective of this study is to reconstruct the phylogeny of the group using nuclear and chloroplast genetic markers, comparing the results with the morphological traits present in the segregated genera, testing the supposed monophyly of these four taxonomic entities recognized for more than 100 years, but seldom accepted by the majority of modern bryologists. Additionally, a taxonomic revision of the Latin American species of the group is presented, testing the practical usefulness of the genus segregation at a local scale.

For developing these objectives, the ITS region of the nuclear genome, together with the chloroplast regions *rps4-trnL*, and *trnK/matK-psbA* were sequenced, including as much species of the genus as possible. The sequences were edited and aligned manually, and then analyzed using maximum likelihood (ML), maximum parsimony (MP), and Bayesian inference (BI) methods. As outgroups, a number of species of related genera were used (i.e. *Grimmia*, *Dryptodon*, *Schistidium*, *Campylostelium*, and *Ptychomitrium*). These results were complemented with an ancestral state reconstruction analysis to assess which characters would be explaining better the tree topologies obtained by molecular analyses.

The taxonomic revision of the Latin American *Racomitrium s.l.* covered the territory between Mexico and Cape Horn, including the Caribbean, and the Juan

Fernández, Falkland and South Georgia Islands. More than 3,000 dried herbarium specimens were studied, complementing these observations with field work made in southern South America and Ecuador. A total of 21 species are recognized for the region. Descriptions, illustrations and distribution maps are presented for all of them, 13 names are lectotypified, and 16 new synonyms are proposed.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

La familia Grimmiaceae (Grimmiales, Bryophyta) fue creada en 1825 por Arnott para agrupar un conjunto de musgos acrocárpicos, con peristoma artrodonto haplolépidico formado por 16 dientes generalmente divididos, células de la lámina foliar generalmente de paredes sinuosas o engrosadas y hojas frecuentemente terminadas en pelos hialinos. La familia se encuentra dentro del orden Grimmiales, el cual está definido (*sensu* Fleischer, 1904-1923) por la anatomía del peristoma, cuyos dientes presentan la cara externa trabeculada y mucho más desarrollada que la interna (o ambas caras igualmente desarrolladas), a diferencia del peristoma haplolépidico de los Dicranales que presenta siempre la cara interna de los dientes más desarrollada que la externa. Un carácter adicional que permite reconocer el orden es la ocurrencia ocasional de un preperistoma.

Existen numerosas hipótesis acerca de cuántas familias debiera incluir el orden Grimmiales, las que dependen de los caracteres utilizados para agruparlas. Por ejemplo Buck & Goffinet (2000) tomando en cuenta atributos gametofíticos como el grosor de las paredes celulares, además de la morfología del peristoma y la cápsula, reconocen cuatro familias en el orden (Grimmiaceae, Ptychomitriaceae, Scouleriaceae y Drummondiaaceae). Sin embargo, años más tarde, los mismos autores (Goffinet & Buck 2004, Goffinet *et al.* 2008), incluyendo nuevos datos surgidos a partir del estudio molecular de los taxa (La Farge *et al.* 2000, Tsubota *et al.* 2003, Hedderson *et al.* 2004), reconocen tres familias con algunos cambios taxonómicos importantes (Grimmiaceae, Ptychomitriaceae y Seligeriaceae). A la misma conclusión llegan Ochrya *et al.* (2003), quienes sobre la base de la morfología y desarrollo del peristoma, reconocen estas mismas tres familias dentro del orden (siguiendo la propuesta sistemática original de Fleischer, *op. cit.*). La mayoría de las clasificaciones coinciden en que la familia más emparentada con las Grimmiaceae sería la de las Ptychomitriaceae, e incluso hay quienes las consideran una sola familia (Brotherus 1902, Dixon & Jameson 1924, Lawton 1971, Deguchi 1978 y 1987, Churchill 1981, Gradstein *et al.* 2001, Allen 2002 y 2005, Tsubota *et al.* 2003). Estudios moleculares recientes (La Farge *et al.* 2000, Tsubota *et al.* 2003, 2004, Hedderson *et al.* 2004) confirman la monofilia del orden Grimmiales sobre la base de marcadores cloroplastidiales (Fig. 1), incluyendo las familias Grimmiaceae, Ptychomitriaceae y Seligeriaceae (Goffinet & Buck 2004, Goffinet *et al.* 2008). Cox *et al.* (2010) sugieren que el género *Pseudobraunia* (Lesq. & James) Broth. (Hedwigiaceae) también podría formar parte del orden Grimmiales. Todos los estudios moleculares recientes (La Farge *et al.* 2000, Tsubota

et al. 2003, 2004, Hedderson *et al.* 2004, Cox *et al.* 2010) coinciden en la exclusión definitiva de Scouleriaceae y Drummondaceae del orden Grimmiales. Según los resultados obtenidos por Tsubota *et al.* (2004), el orden Grimmiales sería el grupo hermano de un clado conformado por los órdenes Archidiales, Dicranales y Pottiales (*sensu* Goffinet *et al.* 2008).

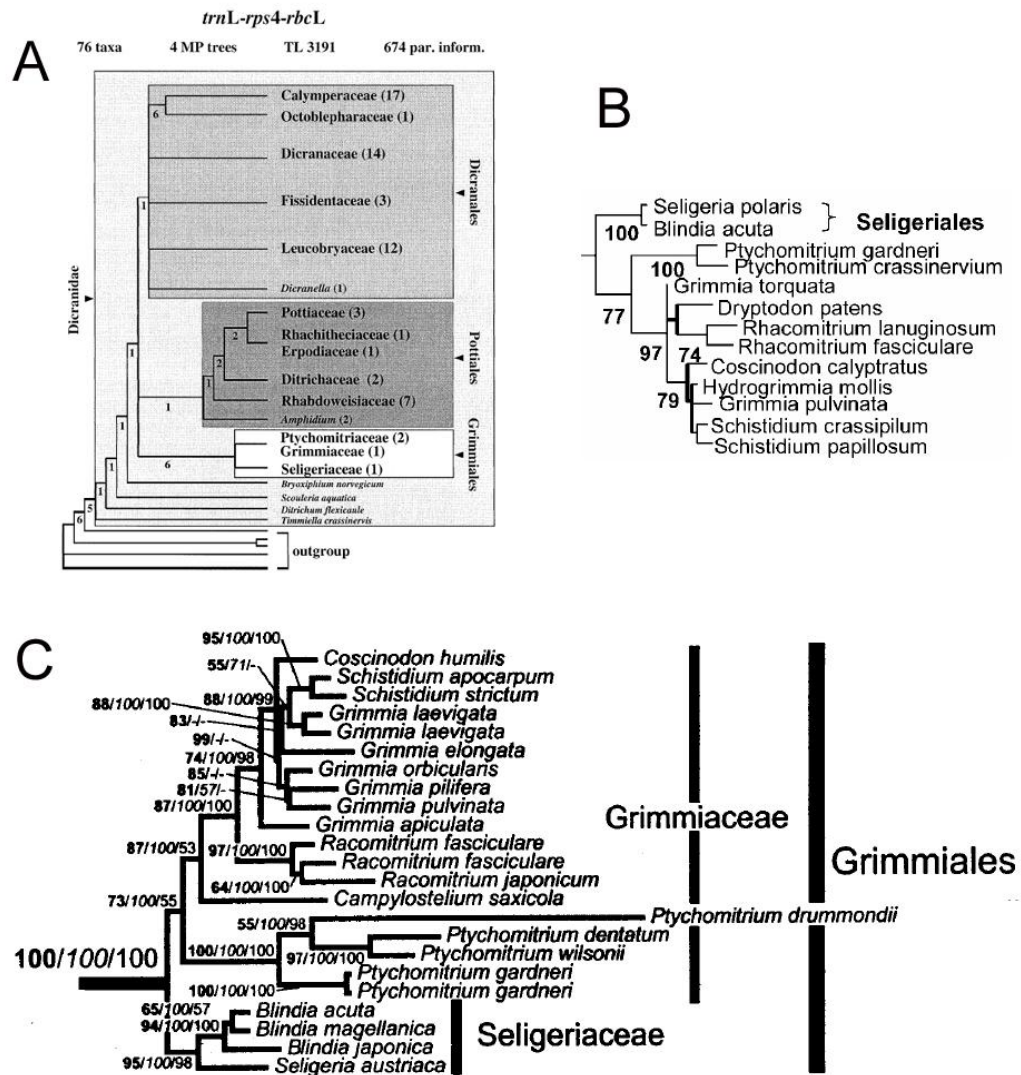


Figura 1. A. Árbol de consenso estricto entre los 4 más parsimoniosos obtenido por La Farge *et al.* (2000) utilizando los marcadores *trnL-rps4-rbcL*. Se aprecian los representantes de las familias Ptychomitriaceae, Grimmiaceae y Seligeraceae conformando un grupo monofilético, el orden Grimmiales. B. Fragmento del árbol mejor sustentado utilizando ML sobre la base del gen cloroplastidial *rps4* obtenido por Hedderson *et al.* (2004). Se observa la monofilia de los Grimmiales y *Dryptodon* como grupo hermano de *Racomitrium*. C. Fragmento del árbol mejor sustentado utilizando ML sobre la base de secuencias codificantes del gen *rbcL* obtenido por Tsubota *et al.* (2003). Se aprecian los representantes de las familias Ptychomitriaceae, Grimmiaceae y Seligeraceae conformando un grupo monofilético, el orden Grimmiales.

Actualmente se reconocen dentro de las Grimmiaceae entre 350 y 400 especies (Ochyra 1998) ubicadas en tres (Bruch *et al.* 1845) a 17 géneros (Goffinet & Buck 2004) dependiendo del criterio de cada autor. Éstos se separan principalmente por caracteres esporofíticos tales como la anatomía de los dientes del peristoma, forma y longitud de la seta y morfología de la caliptra, como también por algunos caracteres gametofíticos como la anatomía de las hojas, especialmente la estructura de la costa.

El género *Racomitrium* Bridel (1819) agrupa a plantas con forma de crecimiento cladocárpico, células laminares basales con paredes fuertemente nodulosas (generalmente también las superiores), tallos sin haz central y dientes del peristoma por lo general profundamente divididos. No obstante la falta de acuerdo respecto de la cantidad de géneros que la familia debería incluir, al menos *Racomitrium* y *Grimmia* son reconocidos por todos los autores que han tratado sistemáticamente a la familia.

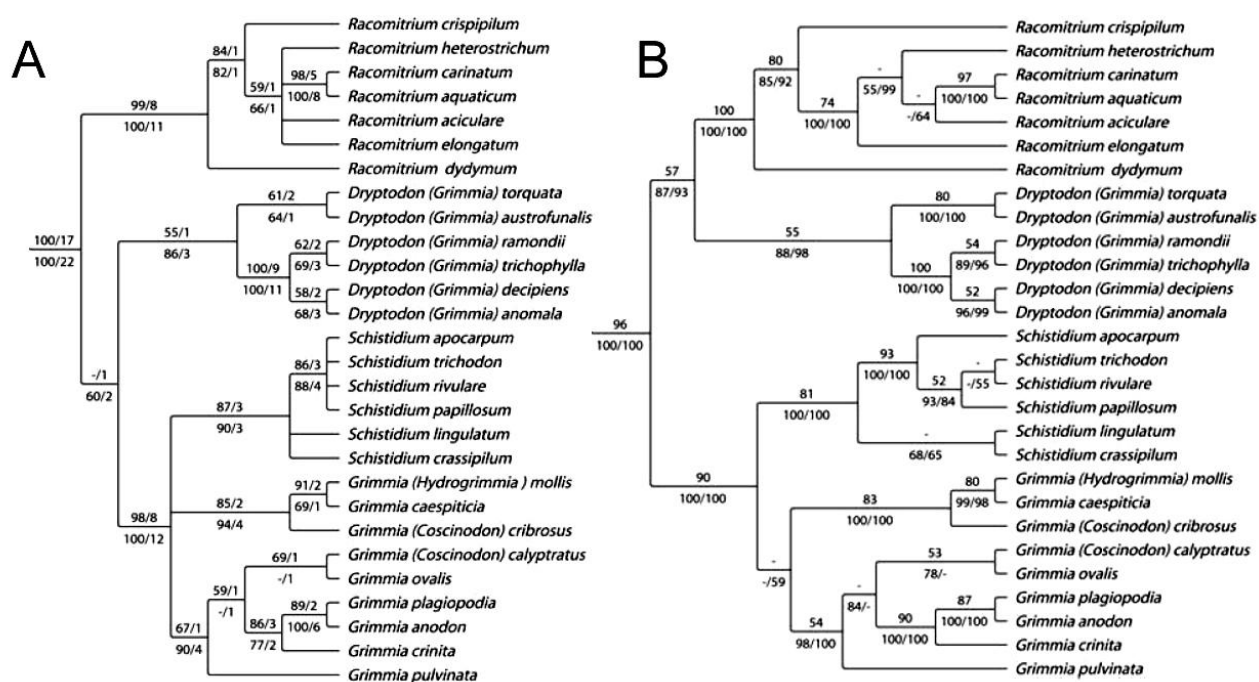


Figura 2. A. Árbol de consenso estricto de los 79 más parsimoniosos (MP), indicando la monofilia del género *Racomitrium*; **B.** Árbol de máxima verosimilitud (ML) indicando un grupo monofilético que incluiría a los *Dryptodon* junto a *Racomitrium*, aunque con un valor de sustento muy bajo (57 BS). Empleando la inferencia Bayesiana, este clado se ve fuertemente sustentado, especialmente sin considerar las inserciones (87% con inserciones, 93% sin). Fuente: Hernández-Maqueda (2007).

Si bien el número de géneros reconocidos dentro de la familia, las relaciones entre ellos y las relaciones entre éstos y otros géneros de familias emparentadas han variado considerablemente en el curso de los últimos 150 años, casi todos los estudios coinciden en la estrecha relación de *Racomitrium* con los géneros *Grimmia* y *Schistidium* dentro de las Grimmiaceae (Bruch *et al.* 1845, Schimper 1876, Limpricht 1885-1889, Brotherus 1902 y 1924, Fleischer 1904-1923, Dixon & Jameson 1924, Nyholm 1956, Churchill 1981, Vitt 1984, Iwatsuki 1991, Iwatsuki *et al.* 2001, Buck & Goffinet 2000, Tsubota *et al.* 2003). Estudios moleculares enfocados en el género *Grimmia* (Hernández-Maqueda 2007, Hernández-Maqueda *et al.* 2008), sugieren una estrecha relación entre *Racomitrium* y *Dryptodon* Bridel, este último género caracterizado por la presencia de yemas de reproducción asexual en sus representantes, carácter raro en la familia y que es compartido por dos especies de *Racomitrium*, *R. (Bucklandiella) vulcanicola* y *R. (Bucklandiella) nivale* (Deguchi 1977, Frisvoll 1988, Köckinger *et al.* 2007). Este clado es reconstruido solamente por el análisis de máxima verosimilitud (ML) e inferencia Bayesiana (MB), aunque con bajos valores de soporte de ramas (Fig. 2 B). Utilizando máxima parsimonia (MP) en cambio, el clado de los *Racomitrium* aparece como grupo hermano de un gran clado que contiene a *Grimmia*, *Schistidium* y *Dryptodon*, con valores significativos de soporte (Fig. 2 A).

Teniendo en cuenta la evidencia tanto morfológica como molecular, el orden Grimmiales formaría parte de la clase Bryopsida, subclase Dicranidae, y estaría conformado por las familias Grimmiaceae (*Dryptodon*, *Grimmia*, *Leucoperichaetium*, *Racomitrium* y *Schistidium*), Ptychomitriaceae (*Aligrimmia*, *Campylostelium*, *Indusiella*, *Jaffueliobryum*, *Ptychomitriopsis* y *Ptychomitrium*), y Seligeriaceae (*Blindia*, *Brachydontium*, *Hymenolomopsis*, *Seligeria* y *Trochobryum*), siguiendo la clasificación presentada por Goffinet *et al.* (2008).

1.1. Historia taxonómica de *Racomitrium*

En su obra póstuma *Species Muscorum Frondosorum* (1801), Hedwig reporta 10 especies bajo el nombre genérico *Trichostomum*, algunas de las cuales correspondientes a actuales *Racomitrium*. Hedwig describe el género según los siguientes caracteres: peristoma simple, con 16 dientes de base angosta divididos en 2 segmentos filiformes rectos. Esta breve y general descripción comprendía un grupo artificial de musgos que sólo tenían en común la estructura filiforme del peristoma (Muñoz 1991), y contenía especies hoy pertenecientes a las familias Grimmiaceae, Ptychomitriaceae, Pottiaceae, Cinclidotaceae, Dicranaceae y Ditrichaceae.

El nombre *Racomitrium* fue utilizado por primera vez por Samuel Bridel en el año 1819 en un suplemento de su obra *Muscología Recentiorum*. En esta obra, Bridel agrupa a varios de los *Trichostomum* de Hedwig junto con una especie tratada por éste como *Dicranum* (i.e. *D. aciculare*). En este grupo Bridel incluyó también especies hoy pertenecientes a los géneros *Cinclidotus* (Cinclidotaceae), *Anomodon* (Anomodontaceae) y *Ptychomitrium* (Ptychomitriaceae) que tenían en común un peristoma simple dividido en 2, 3 ó 4 segmentos filiformes desde la base de los dientes, y la caliptra corto-mitriforme característicamente laciniada en la base, y las cápsulas con anillo. Más tarde, en el primer volumen de su monumental obra *Bryologia Universa* (1826), el mismo Bridel reconoce 18 especies dentro del género, manteniendo algunas especies de *Cinclidotus* y *Ptychomitrium*. Algunas de las actuales especies de *Racomitrium* con dientes del peristoma irregularmente divididos, cápsula simétrica ovoide y hábito cespitoso, las agrupó dentro del género *Dryptodon* (i.e. *Racomitrium sudeticum* y *R. ellipticum*), descrito en la misma obra.

La primera segregación infragenérica de *Racomitrium* fue sugerida por Hübener (1833), quien no reconoce el género *Dryptodon* de Bridel (1826) y divide el género en las secciones *Curviseti* y *Rectiseti* sobre la base de la curvatura de la seta, quedando así algunas de las especies de *Dryptodon* de Bridel en la primera sección (*Curviseti*), mientras que la segunda sección (*Rectiseti*) incluía a las especies actuales de *Racomitrium*, además de una especie de *Cinclidotus* y una de *Ptychomitrium*. Esta división infragenérica no tuvo mayor aceptación. *Racomitrium ellipticum* no fue incluido en este trabajo por no formar parte de la flora de Alemania.

Años más tarde, Bruch & Schimper en el tercer volumen de la obra *Bryologia Europaea* (Bruch *et al.* 1845), dividen a *Racomitrium* en los subgéneros *Dryptodon* y *Racomitrium*, sobre la base de la forma de crecimiento de las plantas (i.e. *Dryptodon* para

plantas ramificadas dicotómicamente, y *Racomitrium* para plantas con ramificación irregular o con ramas laterales cortas a lo largo de los tallos). Además excluyen definitivamente las especies de *Ptychomitrium* y *Cinclidotus* de la circunscripción del género, al igual que los verdaderos *Dryptodon*. Sin embargo, la división realizada por estos autores es un tanto confusa al no incluir ninguna de las especies del grupo *Curviseti* (= *Dryptodon*) de Hubener (1833) en el subgénero *Dryptodon*. De las especies de *Dryptodon* mencionadas por Bridel (1826), sólo incluyen a *D. ellipticus* en el subgénero homónimo; el resto de las especies son consideradas pertenecientes a *Grimmia* sección *Elatiores*. Once años más tarde, Sullivant, en la segunda edición de la obra de A. Gray, *A Manual of the Botany of the Northern United States* (1856), trata a la misma segregación de Bruch *et al.* (1845) como secciones dentro de *Racomitrium*.

En el año 1849, Müller transfiere todas las especies conocidas hasta entonces de *Racomitrium* a su amplia concepción del género *Grimmia*, decisión que ha sido consistentemente ignorada por casi todos los botánicos posteriores debido a los numerosos caracteres morfológicos que separan a ambos géneros (Bednarek-Ochyra & Ochyra 2004), con excepción de Mitten (1869) y Lindberg (1878, 1879).

Luego Schimper (1860), adiciona un nuevo subgénero a los dos previamente reconocidos por Bruch *et al.* (1845), *Campylodryptodon*, para ubicar a *Racomitrium patens* (Dicks. ex Hedw.) Hueb., previamente incluida por Bruch *et al.* (1845) dentro de *Grimmia*, argumentando que la similitud de las células basales de esta especie con el resto de los *Racomitrium* amerita esta ubicación. El resto de los *Dryptodon* los trata dentro de *Grimmia*. Este taxón fue posteriormente elegido como el lectotipo del género *Dryptodon* por Ochyra *et al.* (1988), contradiciendo la opinión de algunos briólogos (Jensen 1939, Podpěra 1954 y Savicz-Lyubitskaya & Smirnova 1972) quienes consideran a *Dryptodon* un género monotípico representado únicamente por *D. atratus* (Hornsch.) Limpr. (Ochyra *et al.* 1988). *Dryptodon atratus* no puede ser el tipo del género ya que la especie ni siquiera es reconocida por Bridel (1826) en la descripción original de *Dryptodon*, sino que fue transferida a *Dryptodon* desde *Grimmia* por Limpricht en el año 1889. Actualmente en el género *Dryptodon* se ubican las especies de Grimmiaceae que presentan yemas de reproducción asexual y cápsulas acostilladas sostenidas por una seta arqueada.

En el año 1897, Kindberg, ignorando las anteriores divisiones del género, divide a *Racomitrium* en cuatro grupos a los que no les otorgó rango alguno: *Lanuginosa*, *Canescentia*, *Papillosa* y *Laevifolia*. Esta división fue realizada principalmente sobre la base de la presencia (o ausencia) y distribución de las papilas en las células de la lámina

foliar y en la presencia o ausencia de pelo hialino en el ápice foliar, así como en la torsión de la seta y la forma de los dientes del peristoma.

Luego Brotherus (1902), en el tratamiento de los Bryales en la primera edición del *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, en el marco de una revisión mundial de las especies de musgos conocidas hasta entonces, reconoce 88 especies de *Racomitrium* divididos en los subgéneros *Dryptodon* Bridel, donde agrupa a las especies con tallos laxamente dicótomos, borde superior de las hojas engrosado, sin preperistoma, y peristoma con membrana basal alta y dientes escasamente divididos (agrupando a *Dryptodon patens*, *Racomitrium ellipticum*, *R. rupestre* y, con cierta incertidumbre, *R. aterrimum*), y *Racomitrium* para el resto de las especies con los caracteres típicos del género, retomando la subdivisión original de Bruch *et al.* de 1845, pero incluyendo otras especies, como *R. rupestre*.

Más tarde el mismo Brotherus, en la segunda edición del *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* (1924), probablemente influenciado por la concepción sistemática de Fleischer (1904-1923), no reconoce la división infragenérica que había usado anteriormente y además reduce el número de especies dentro del género a 80. Esta simplificación en el tratamiento del género realizada por el sabio finlandés es explicada por Ochyra *et al.* (1988) como la consecuencia del magro conocimiento existente en esos años acerca de la posición taxonómica de las especies exóticas del género (provenientes principalmente de Asia y del Hemisferio Sur), que hasta entonces no habían sido asignadas a ninguna de las categorías infragenéricas de Hübener, Bruch *et al.*, ni de Kindberg, quienes trabajaron principalmente con las especies Europeas y Norteamericanas.

Poco más tarde, Vilhelm (1925) sugiere una clasificación distinta a todas las anteriores, dividiendo el género en tres subgéneros: *Canescentes*, *Microcarpae* y *Cataractae*, utilizando una singular clasificación, donde reunía en un mismo grupo a *R. canescens* y especies afines, *R. lanuginosum* y *R. fasciculare* (=subgen. *Canescentes* Vilh.), considerados por Ochyra *et al.* (2003) como pertenecientes a tres géneros distintos. Un par de años antes el mismo Vilhelm (1923) había descrito el subgénero *Ellipticodryptodon* dentro del género *Dryptodon* Bridel, para acomodar a *Dryptodon ellipticum* (= *Racomitrium ellipticum*), subgénero que es tratado posteriormente como una sección dentro de *Racomitrium* por Ochyra *et al.* 1988, y más tarde como un subgénero dentro de *Racomitrium* por Bednarek-Ochyra & Ochyra (1994). Los caracteres que utilizó Vilhelm para su segregación son prácticamente los mismos utilizados por Kindberg en 1897, pero le daba más importancia que éste a caracteres gametofíticos como la papiloidad de las células laminares y la forma, tamaño y papiloidad de los pelos hialinos.

En 1974, Noguchi en su revisión de las especies niponas del género, utiliza la misma subdivisión del género de Kindberg (1897), reafirmando la existencia de cuatro grupos bien definidos dentro del género y elevando los grupos informales creados por Kindberg a la categoría formal de secciones. Asigna la sección típica (sect. *Racomitrium*) al grupo de *R. canescens* y especies afines, asumiendo que el tipo del género es *R. canescens*, no *R. lanuginosum* que fue designado como tipo por Schimper (1860), como bien fuera demostrado por Ochyra *et al.* (2003).

Posteriormente Frisvoll, en sus revisiones de los complejos de especies en torno a *Racomitrium canescens* (Hedwig) Bridel (1983) y *Racomitrium heterostichum* (Hedwig) Bridel (1988), si bien no reconoce explícitamente las divisiones infragenéricas propuestas por Kindberg (1897) y Noguchi (1974), su primer grupo representa claramente la sección *Canescentia* de Kindberg y la sección *Racomitrium* de Noguchi (1974), y el segundo grupo a los *Laevifolia* de Kindberg (elevada a sección por Noguchi [1974]).

El año 1995, Bednarek-Ochyra publica el tratamiento del género *Racomitrium* en Polonia, trabajo en que se entregan varias novedades taxonómicas y el género *Racomitrium* es tratado en un sentido global que trasciende a la flora de Polonia. En este trabajo ella describe un nuevo subgénero (*Niphotrichum* Bednareck-Ochyra), dividiendo así el género en 4 subgéneros: subgen. *Niphotrichum* Bednarek-Ochyra, subgen. *Cataractae* Vilhelm, subgen. *Ellipticodryptodon* (Vilh.) Ochyra & Bednarek-Ochyra, y subgen. *Racomitrium* (en el sentido de Schimper [1860], quien lo tipificó con *R. lanuginosum* [*fide* Ochyra *et al.* 2003]). Reconoce además 14 secciones y 8 subsecciones, siendo 11 secciones y 6 subsecciones descritas por vez primera dentro de *Racomitrium* y las otras 3 secciones, nuevas combinaciones de divisiones antiguas del género. Un año más tarde describe 2 nuevas subsecciones para ubicar 2 especies poco conocidas de Nueva Zelanda (Bednarek-Ochyra 1996). Esta división infragenérica de *Racomitrium*, si bien se organiza en la categoría de subgénero y plantea nuevos nombres, se refiere básicamente a los mismos 4 grupos reconocidos previamente por Kindberg (1897) y Noguchi (1974), y utiliza (con algunos refinamientos morfológicos) los mismos caracteres que estos tres anteriores autores.

Excluyendo todos estos trabajos recién mencionados, gran parte de los taxónomos modernos que han realizado revisiones locales del género han desconocido las divisiones internas del tradicional género *Racomitrium* (Frye 1917 y 1918, Loeske 1913 y 1930, Roivainen 1955a, Lawton 1971, Bell 1974, Robinson 1975, Deguchi 1984 y 1987, Ireland 1982, Cao *et al.* 1998, Allen 2002 y 2005, sólo por citar algunos).

Segregación del género

En 2003, el grupo de briólogos polacos conformado por R. Ochyra, J. Żarnowiek y H. Bednarek-Ochyra segregan el género *Racomitrium* en cuatro géneros: *Niphotrichum* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra donde ubican a las especies antes tratadas en la sección del mismo nombre (Bednarek-Ochyra 1995), *Bucklandiella* Roiv. para agrupar las especies de la antigua sección *Ellipticodryptodon*, *Codriophorus* P. Beauv. en reemplazo de la sección *Cataractae*, y *Racomitrium* Brid. para las especies con los caracteres típicos del género (*vide* Schimper 1860). También describen la subfamilia *Racomitrioideae* Bednarek-Ochyra & Ochyra *in* Ochyra, Żarnowiek y Bednarek-Ochyra, para agrupar estos nuevos géneros en un solo taxón natural, grupo hermano de la subfamilia *Grimmioideae* dentro de las *Grimmiaceae*, la que incluiría los géneros *Grimmia*, *Schistidium*, *Coscinodon*, *Dryptodon*, *Orthogrimmia*, *Guembelia* e *Hydrogrimmia*.

Los 8 taxones pertenecientes al complejo de especies en torno a *R. canescens* (caracterizadas por las altas papilas cónicas en la lámina foliar y células alares hialinas de paredes delgadas) las ubican en el nuevo género *Niphotrichum* (correspondiente al grupo *Canescentia* de Kindberg, y a la sección *Racomitrium* de Noguchi). El olvidado género *Codriophorus* de Palisot de Beauvois (1822), lectotipificado por *C. acicularis* y sinonimizado con *Racomitrium* por Bednarek-Ochyra *et al.* (2001), es revalidado y 16 especies son ubicadas dentro de él (reducidas a 15 en una reciente monografía del género [Bednarek-Ochyra 2006], y a 13 por la exclusión de *R. dichelymoides* y *R. depressum* [Bednarek-Ochyra & Ochyra 2011]), las que tienen en común la costa terminada bastante por debajo del ápice foliar, la cápsula totalmente lisa y la caliptra verrucosa o papilosa en el ápice. El género (monotípico en un comienzo) *Bucklandiella*, creado por Heikki Roivainen (1972) en un principio como *Bucklandia* (Roivainen 1955b), (homónimo posterior de *Bucklandia* Sternb. 1825, *Bucklandia* Brongn. 1828 y *Bucklandia* R. Br. *ex* Grif. 1836, *vide* Robinson 1974 y Ochyra *et al.* 2003) para ubicar a la endémica fueguina *B. bartramii* —transferido a *Racomitrium* por Harold Robinson en 1974— es retomado y 55 especies son ubicadas dentro de él, incluyendo algunas especies descritas inicialmente dentro del género *Grimmia* Hedwig, que comparten la superficie de la lámina foliar lisa, sin papilas, la costa con las células ventrales de mayor tamaño que el resto, y los dientes del peristoma relativamente cortos, irregularmente divididos hasta la mitad (hasta enteros), raramente más abajo, en 2 ó 3 segmentos. El género *Racomitrium* es reducido a sólo tres

especies caracterizadas por la punta hialina de las hojas conspicua, dentada, decurrente y papilosa, la seta papilosa, la base de la cápsula levemente ventricosa y la caliptra lisa (Ochyra *et al.* 2003).

Un resumen de la historia de las clasificaciones infragenéricas y genéricas del grupo, incluyendo los caracteres que han sido utilizados para separar a los grupos y sus respectivos autores, se entrega en la Tabla 1.

En el año 1905, Jean Paris reconocía 88 especies dentro del género *Racomitrium* en su *Index Bryologicus*, en la segunda edición del primer índice de musgos de la historia. Este número es el mismo reportado por Brotherus en su trabajo de 1902. Posteriormente este número es reducido por el mismo Brotherus a 80 especies en su obra de 1924. Ya en el año 1969, con la aparición del volumen final del *Index Muscorum* de van der Wijk, Margadant & Florschütz, son reportadas 80 especies aceptadas y 205 nombres válidamente publicados dentro del género *Racomitrium*. Este número de especies aceptadas es considerado un tanto reducido por algunos autores, ya que los compiladores del *Index Muscorum* tomaron como referencia el trabajo de Clifford (1955) en el cual trata como sinónimos 39 nombres, muchos de ellos de taxones bien caracterizados como buenas especies del Hemisferio Sur, bajo su amplia concepción de *Racomitrium crispulum* (Hook. f. & Wils.) Hook. f. & Wils. (Lawton 1973, Frisvoll 1984, Ochyra & Bednarek-Ochyra 1999). También es cierto que Wijk *et al.* (1967 y 1969) citan como especies aceptadas a varios taxones de zonas muy poco exploradas hasta entonces (Japón, Himalayas, Sudamérica), sobrestimando así drásticamente el número de especies.

Año	Autor	Género	Subgénero	Sección	Caracteres Utilizados
1833	Hübener	<i>Racomitrium</i>		<i>Curviseti</i> <i>Rectiseti</i>	Curvatura de la seta.
1845	Bruch & Schimper	<i>Racomitrium</i>	<i>Racomitrium</i> <i>Dryptodon</i>		Ramificación de las plantas.
1856	Sullivant	<i>Racomitrium</i>		<i>Racomitrium</i> <i>Dryptodon</i>	Ramificación de las plantas.
1860	Schimper		<i>Racomitrium</i> <i>Dryptodon</i> <i>Campylodryptodon</i>		Ramificación de las plantas; anatomía de los dientes del peristoma, forma de la cápsula y curvatura de la seta.
1897	Kindberg	<i>Racomitrium</i>		<i>Canescentia</i> <i>Lanuginosa</i> <i>Papillosa</i> <i>Laevifolia</i>	Presencia o ausencia y distribución de las papilas en las células de la lámina foliar, presencia o ausencia de pelo hialino en el ápice foliar y morfología del peristoma y cápsula.
1901	Brotherus	<i>Racomitrium</i>	<i>Racomitrium</i> <i>Dryptodon</i>		Anatomía de los dientes del peristoma y forma de la cápsula.
1923	Vilhelm	<i>Dryptodon</i>	<i>Ellipticodryptodon</i>		Forma de la hoja y ausencia de pelo hialino.
1925	Vilhelm	<i>Racomitrium</i>	<i>Canescentes</i> <i>Microcarpae</i> <i>Cataractae</i>		Distribución y presencia de papilas en la lámina foliar, morfología del pelo hialino en el ápice foliar, forma de la cápsula, forma de crecimiento, morfología de la caliptra.
1974	Noguchi	<i>Racomitrium</i>		<i>Racomitrium</i> <i>Lanuginosa</i> <i>Papillosa</i> <i>Laevifolia</i>	Presencia o ausencia y distribución de las papilas en las células de la lámina foliar y presencia o ausencia de pelo hialino en el ápice foliar. Papiosidad de la seta y base de la cápsula.
1995	Bednarek-Ochyra	<i>Racomitrium</i>	<i>Niphotrichum</i> <i>Racomitrium</i> <i>Cataracta</i> <i>Ellipticodryptodon</i>		Morfología foliar (papilas, borde basal, pelos axilares, pelo hialino, grosor de la lámina) principalmente a través de MEB, forma de hoja periqueciales, morfología de seta, capsula, opérculo y caliptra.
2003	Ochyra <i>et al.</i>	<i>Niphotrichum</i> <i>Racomitrium</i> <i>Codriophorus</i> <i>Bucklandiella</i>		(2 secciones) (8 secciones) (4 secciones)	Morfología foliar (papilas, borde basal, pelos axilares, pelo hialino, grosor de la lámina) principalmente a través de MEB, morfología de seta, capsula, opérculo y caliptra. Torsión de la seta.

Tabla 1. Diferentes clasificaciones de las especies del género *Racomitrium* Bridel a lo largo de la historia del género.

Número de especies actualmente aceptadas

Desde la publicación del *Index Muscorum*, 29 especies nuevas de *Racomitrium* (*sensu lato*) han sido descritas sobre la base de material exótico escasamente estudiado hasta entonces (Ireland 1970, Gao *et al.* 1981, Frisvoll 1983 y 1988, Fife 1984, Ireland & Spence 1987, Griffin 1987, Ochyra & Sérgio 1992, Sérgio *et al.* 1995, Buck 1997, Ochyra & Bednarek-Ochyra 1999, Bednarek-Ochyra & Ochyra 1996, 2000, 2003, 2010a, 2010b, 2011, Bednarek-Ochyra 1999, 2000 y 2004, Köckinger *et al.* 2007, Larraín *et al.* 2011), 10 nuevas combinaciones han sido transferidas al género desde *Grimmia* (Ochyra & Matteri 1996, Ochyra *et al.* 2003) y una desde *Orthotrichum* (Cao *et al.* 1998), 24 nombres no aceptados en el *Index* de 1967 han sido recientemente aceptados (Vitt & Marsh 1988, Bednarek-Ochyra 1993, Crosby *et al.* 1999, Ochyra *et al.* 2003, Crosby & Magill 2005, Bednarek-Ochyra & Ochyra 2010a), y una especie inicialmente inválidamente publicada (Roivainen 1955b), ha sido subsecuentemente validada (Roivainen 1972, Robinson 1974). Además, Bednarek-Ochyra (2001) sinonimizó la especie *R. obtusifolium* (P. Beauv.) Brid. con *Anomodon minor* (Hedw.) Lindb. Estas adiciones suman un total de 63 especies, a las que restando los 43 nombres del *Index Muscorum* considerados hoy en sinonimia, nos da un total de 20 adiciones a las 80 especies reconocidas en el *Index Muscorum*. Teniendo en cuenta estas modificaciones, el total de especies aceptadas actualmente para el género (*sensu lato*) sería de alrededor de 100 especies repartidas en los cuatro géneros de Ochyra *et al.* (2003), aunque este número es aun preliminar dada la inexistencia de un trabajo monográfico a nivel mundial del género.

Aunque Bednarek-Ochyra (1995) en su revisión del género *Racomitrium* en Polonia, estima que el número total de especies sería de 61 (lo que sumado a las 10 especies descritas entre 1995 y 2007 arroja un total de aproximadamente 70 especies), la visión más acabada del grupo de investigadores polacos en el *Census Catalogue of Polish Mosses* (Ochyra *et al.* 2003) respecto del género *Racomitrium* (*sensu lato*), estima que el número total de especies en el género sería de 83 (3 en *Racomitrium*, 8 en *Niphotrichum*, 17 en *Codriophorus* y 55 en *Bucklandiella*). Esto se explica porque varias especies ubicadas en este trabajo en *Bucklandiella* fueron transferidas desde *Grimmia*.

1.2. Distribución geográfica

Este taxón se distribuye en todos los continentes, especialmente en las zonas templadas y frías, o en altas montañas en las zonas tropicales. Las aproximadamente 90 especies aceptadas concentran su diversidad en Norteamérica al norte de México (Am 1: 28 especies), en el este asiático incluyendo el norte de los Himalayas, Nepal, China, Corea, Japón y Taiwán (As 2: 25 especies), el sur de Sudamérica incluyendo las Islas Malvinas, Georgias del Sur, Sandwich del Sur y Juan Fernández (Am 6: 16 especies) y el sur de África incluyendo las Islas Kerguelen, Crozet, Marion, Prince Edward, Bouvet, Tristán da Cunha y otras más pequeñas (Afr 4: 15 especies) (Fig. 3), aunque las especies de esta última región no han sido revisadas críticamente hasta la fecha, por lo que el número debiera disminuir.

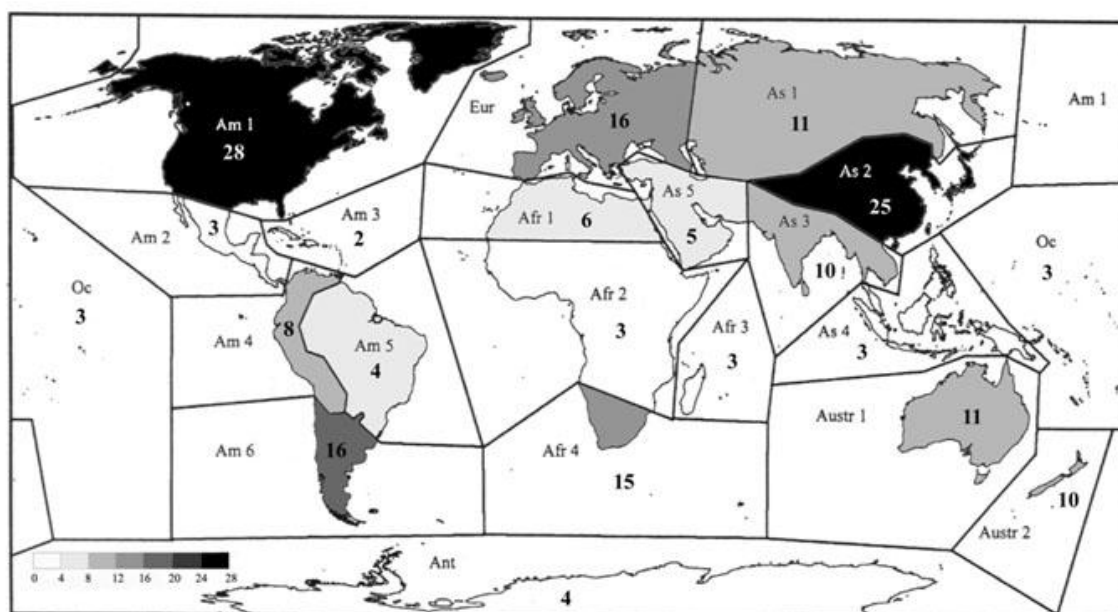


Figura 3. Número aproximado de especies de *Racomitrium* (*sensu lato*) en las distintas zonas biogeográficas definidas por van der Wijk *et al.* (1959-1969). Se representa la densidad de especies por zona según la escala en la figura.

1.3. Importancia ecológica y científica

Algunas de las especies del género tienen gran importancia ecológica debido a su proliferación y dominancia en la vegetación de ciertos ambientes como las turberas (Tallis 1969, Ellis & Tallis 2003), tundras boreales, montañas, zonas volcánicas, lechos pedregosos de ríos, etc. donde crece tan abundantemente o más que la vegetación vascular (Pearsal 1950, Ratcliffe & Walter 1958, Tallis 1964). Esto ha dado lugar a múltiples estudios en cuanto a su biología y ecología (e.g. Ellis 1999, Ellis & Tallis 2000, 2001, 2003, González-Mancebo 1996, Jägerbrand & During 2005, Kallio & Heinonen 1973, 1975, Nakatsubo 1990, Pearce *et al.* 2003, Tallis 1958, 1959a, 1959b, 1964, 1987, van der Wal *et al.* 2003, Vetaas 1994, Vitt 1991). También existen estudios acerca de la utilidad de los restos subfósiles de *Racomitrium lanuginosum* que se pueden encontrar en sitios pantanosos para establecer las condiciones edáficas y climáticas del pasado (Tallis 1995, 1997). Algunas especies de *Racomitrium* pueden ser indicadores de ciertas propiedades de las rocas o el suelo donde crecen (Allan & Roulet 1994), como también bioindicadores de la presencia de contaminantes en la atmósfera (Thomas & Schunke 1984).

La capacidad que poseen las especies del género para tolerar la desecación y las condiciones de congelamiento, las han convertido en material experimental de múltiples trabajos fisiológicos acerca de la maquinaria molecular necesaria para llevar a cabo la protección del material genético bajo condiciones de sequía extremas (Dilks & Proctor 1974, Hearnshaw & Proctor 1982, Proctor 2000, Proctor & Smirnoff 2000, Proctor & Tuba 2002).

2. HIPÓTESIS DE TRABAJO

H1. El tradicional género *Racomitrium* incluye a más de un grupo natural de organismos, los cuales pueden distinguirse por caracteres morfológicos tanto gametofíticos como esporofíticos. Estos caracteres se verían reflejados en la filogenia de secuencias moleculares de regiones selectas del núcleo y cloroplasto.

H0. La filogenia reconstruida sobre la base de las secuencias moleculares analizadas no refleja los segregados morfológicos de *Racomitrium* recientemente propuestos. El género *Racomitrium* es un taxón fácil de reconocer mediante ciertos atributos morfológicos que comparten todas las especies que lo componen.

3. OBJETIVOS

General:

-Resolver la taxonomía de las especies latinoamericanas del género *Racomitrium* (*sensu lato*).

Específicos:

-Reconstruir la filogenia del género *Racomitrium* (*sensu lato*), determinando sobre la base de caracteres moleculares las relaciones evolutivas de las distintas especies que forman los diferentes grupos morfológicos que sustentan la actual segregación del género.

-Definir el estatus taxonómico de la rara especie patagónica *Racomitrium austrocanescens* Dusén, y resolver las relaciones filogenéticas dentro del grupo de los *Racomitrium* (*s.s.*).

-Evaluar el valor de los caracteres morfológicos para definir grupos naturales (monofiléticos) en la filogenia molecular obtenida.

-Evaluar las relaciones del género *Racomitrium* con los demás géneros de Grimmiaceas sobre la base de las nuevas secuencias obtenidas.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal

Para la reconstrucción filogenética de *Racomitrium* (*sensu lato*), se trabajó sobre la base de colecciones recientes y de material de herbario de la mayor cantidad de especímenes representativos de los taxones pertenecientes al género depositados en el herbario personal del autor y en los herbarios CONC, BISH, CHR, MA, PRE, BONN y KRAM, tratando de incluir un número representativo de especies de cada uno de los cuatro grupos morfológicos que se reconocen dentro del género, cubriendo la mayor parte de la diversidad del grupo en el mundo. Como grupos externos fueron utilizadas las secuencias de *Ptychomitrium*, *Dryptodon*, *Grimmia* y *Schistidium* obtenidas en el Real Jardín Botánico de Madrid y que previamente fueron consideradas en los estudios del género *Grimmia* (Hernández-Maqueda 2007, Hernández-Maqueda *et al.* 2008). El número total de especímenes estudiados para este fin fue de 88 (74 *Racomitrium*, 14 grupo externo).

Para la revisión de las especies latinoamericanas de *Racomitrium*, se utilizó material de los herbarios AAS, ADT, BA, BISH, BM, BONN, CANM, CAS, CHR, COL, CONC, DUKE, E, F, FH, H, HBG, HIP, HIRO, JE, KRAM, LIL, LPB, M, MA, MERC, MO, NY, PC, PRE, PUCV, RB, S, SGO, TAES, y US, completando un total de alrededor de 3000 especímenes examinados. El material fue observado siguiendo la metodología tradicional de preparación de material briológico, realizando secciones transversales de hojas de cada colección con hojas de afeitar a mano alzada bajo microscopio estereoscópico, observando las preparaciones en un microscopio de luz. Para los tipos y material de mayor interés, se realizaron preparaciones permanentes montadas en solución de Hoyer (Anderson 1954). Numerosos viajes de recolección fueron realizados para estudiar las especies en terreno y obtener material vivo de los taxones de la región (entre las regiones de Valparaíso y Magallanes en Chile, entre las provincias de Neuquén y Santa Cruz en Argentina, y en las provincias de Pichincha e Imbabura en Ecuador).

Extracción de ADN

Previo a la extracción, fueron elegidas las plantas sobre la base del año de recolección (preferentemente material recolectado hace menos de 20 años, aunque las muestras más antiguas tenían 35 años desde recolectadas) y la limpieza de los tallos (ausencia de hongos

o algas epífitas). Las plantas fueron cuidadosamente limpiadas bajo lupa binocular utilizando pinzas de relojero y alfileres de disección, seleccionando el tallo ramoso (o eventualmente los tallos, cuando la planta es muy pequeña) más vigoroso(s), lavadas con agua destilada dos o tres veces, y secadas superficialmente con papel absorbente. Posteriormente se procedió a moler el material de forma manual utilizando una punta de plástico en un tubo de 1,5 µl, o bien de forma automática en una moledora utilizando tubos de 2 µl con 4-5 bolas de vidrio en su interior. Entonces se procedió a la extracción de ADN siguiendo el protocolo de Doyle & Doyle (1987) con algunas modificaciones para favorecer la precipitación del ADN dada la escasa cantidad de tejido con que se trabajó. El ADN obtenido fue posteriormente cuantificado con un espectrofotómetro NanoDrop® ND-1000.

Amplificación de las regiones de interés

Fueron amplificadas tres regiones genómicas, dos del genoma cloroplastidial (*rps4-trnL* y *trnK/matK*) y una del nuclear (ITS) (Fig. 4), las que contienen tanto zonas conservadas como regiones variables, dando buenos resultados para el análisis filogenético a nivel infragenérico (Hernández-Maqueda 2007, Hernández-Maqueda et al. 2008a, 2008b).

La amplificación fue llevada a cabo utilizando una enzima preparada (FastStart® Taq DNA Polymerase, Roche), o bien utilizando enzimas convencionales (PowerTaq® DNA Polymerase, Cytokinesis; o EcoTaq® DNA Polymerase, Ecogen). Las reacciones de PCR fueron repetidas 3 ó 4 veces (hasta 6 a veces) hasta lograr una cantidad de producto suficiente para la consecuente purificación del ADN. Los partidores fueron utilizados en concentración de 20 µM (=20 pmole/µl) para la taqs convencionales (PowerTaq® o EcoTaq®), y 10 µM (=10 pmole/µl) para la FastStart® taq.

rps4-trnL: las reacciones para esta región contemplaron un volumen total de 50 µl, donde se agregaron 0,2 µl (1,5 U) de polimerasa, 5 µl de tampón de la polimeras [10x], 2,5 µl de MgCl₂ [50 mM], 5 µl de mezcla de dNTPs [0,2 mM], 2 µl de cada uno de los partidores [20 µM], y 2 µl de ADN, completando el volumen con 31,2 µl de agua ultra pura. Los partidores utilizados fueron el *rps4-166F* (CCA TAA TGA AAA CGT AAT TTT TG, Hernández-Maqueda *et al.* 2008), y el P6/7 (CAT YGA GTC TCT GCA CCT, Quandt *et al.* 2004). Los ciclos de amplificación consistieron en: un período inicial de 2 min a 94°C, luego 29 ciclos de 1 min a 94° C, 1 min a 55°, y 1 min a 72°, para terminar con un período

final de elongación de 5 min a 72° C. Las reacciones fueron llevadas a cabo en un termociclador Eppendorf Mastercycle® Gradient.

trnK/matK: las reacciones para esta región contemplaron un volumen total de 25 µl, donde se agregaron 0,2 µl (1 U) de polimerasa, 2,5 µl de 10x tampón taq, 2,5 µl de MgCl₂ [50 mM], 2,5 µl de mezcla de dNTPs [0,2 mM], 1 µl de cada uno de los partidores [20 µM], y 1 µl de ADN, completando el volumen con 16,8 µl de agua ultra pura. En casos excepcionales se adicionaron 0,5 µl de betaina y/o 1 µl de KCl, o la cantidad de partidor se aumentó a 2 µl cada uno. Los partidores utilizados fueron trnKFbryo1 (GGG TTG CTA ACT CAA TGG TAG AG, Hernández-Maqueda 2007), y psbARbryo (CGC TTT CGC GTC TTT CTA AAG, Hernández-Maqueda 2007). Los ciclos de amplificación consistieron en: un ciclo inicial de 3 min a 96°C, 3 min 50°C y 3 min a 72°C, seguido por 39 ciclos de 30 s a 94°C, 90 s a 48°C y 3 min a 72°C, para terminar con un período de elongación final de 20 min a 72°C. En otras ocasiones (cuando el anterior no funcionó) los ciclos consistieron en: un ciclo inicial de 1 min a 96°C, 45 seg a 50°C, 90 s a 68°C, seguido por dos ciclos de 45 s a 95°C, 45 s a 48°C y 1 min a 68°C, luego 37 ciclos de 30 s a 94°C, 30 s a 45°C y 1 min a 68°C, para terminar con un período final de elongación de 15 min a 68°C. Las reacciones de amplificación fueron llevadas a cabo en un termociclador Mastercycle® Gradient (Eppendorf), y en un termociclador T3 (Biometra).

ITS: las reacciones para esta región contemplaron un volumen total de 25 µl, donde se agregaron 12,5 µl de FastStart® Taq polimerasa, 5 µl de cada uno de los partidores [10 µM], y 1 µl de ADN, completando el volumen con 6,5 µl de agua ultra pura. Los partidores utilizados fueron ITS4 (TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC, White *et al.* 1990), y 18S (GGA GAA GTC GTA ACA AGG TTT CCG, Spagnuolo *et al.* 1999). Los ciclos de amplificación consistieron en: un ciclo inicial de 2 min a 96°C, seguido por 30 ciclos de 2 min a 96°C, 1 min a 55°C y 1 min a 72°C, con un período final de elongación de 15 min a 72°C. Las reacciones fueron llevadas a cabo en un termociclador T3 (Biometra).

Luego los productos de las reacciones de PCR repetidas fueron juntados y purificados mediante gel de purificación y posterior utilización de un kit de purificación (Gel/PCR DNA Fragments Extraction Kit. AVEGENE®). Las reacciones de secuenciación fueron realizadas por la empresa Macrogen® (Seúl).

Para la región rps4/trnL fueron utilizados los mismos partidores que los utilizados

para las reacciones de amplificación. Para la región *trnK/matK* fue necesario utilizar además de los partidores de amplificación, otros dos partidores internos para poder obtener la secuencia completa (*trnKF426Grimm* y *matK1024F*). Para la región ITS fueron utilizados los mismos partidores de las reacciones de amplificación, excepto en casos donde éstos no entregaron buenos resultados, donde fueron utilizados los partidores internos ITS2 e ITS3.

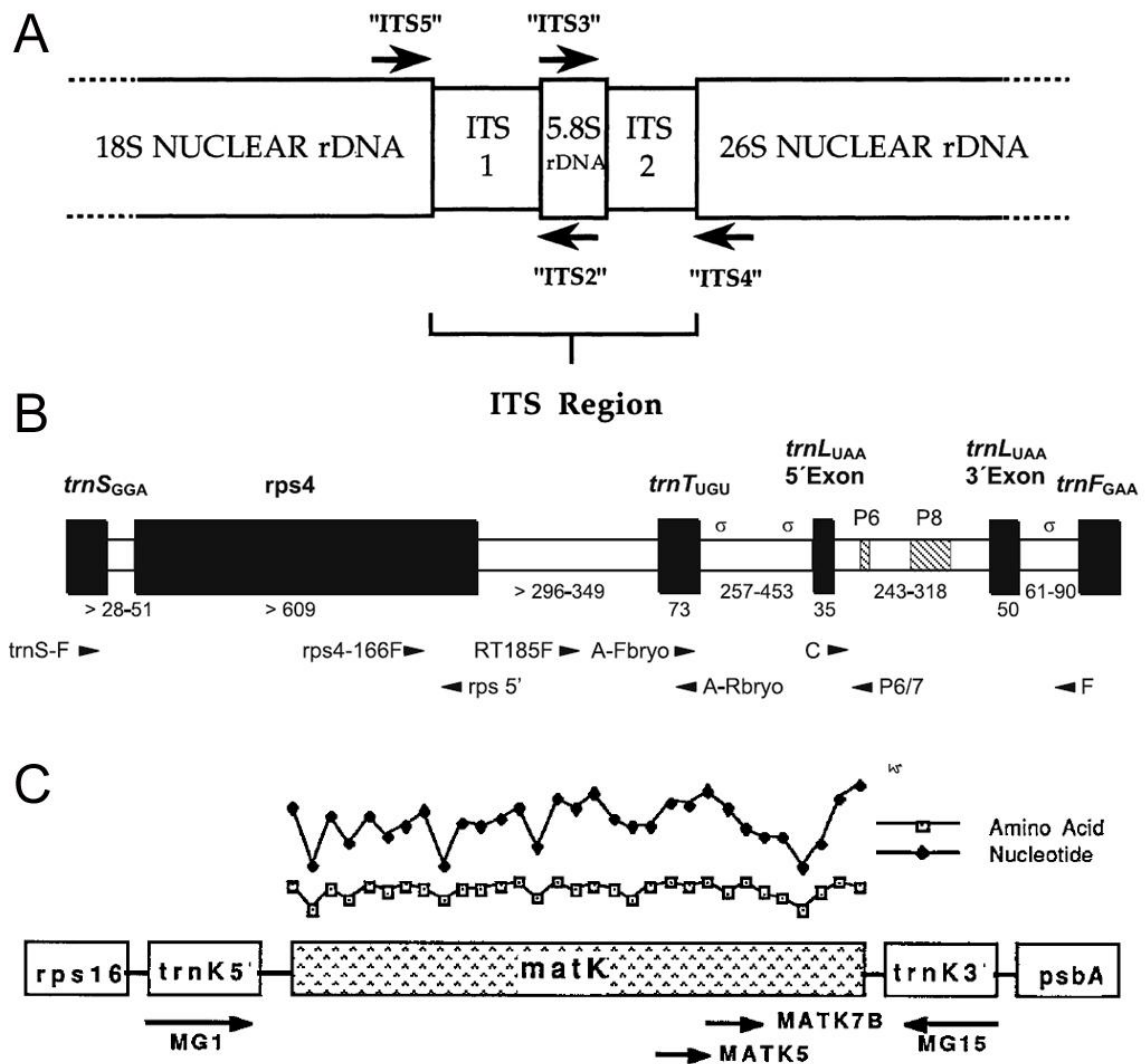


Figura 4. Regiones secuenciadas, indicando partidores y sentido de éstos: **A.** Región nuclear ITS (Baldwin *et al.* 1995); **B.** Región cloroplastidial comprendida entre el gen *rps4* y el gen *trnF*, donde fueron secuenciados el espaciador *rps4-trnT*, el gen *trnT*, el espaciador *trnT-trnL*, y el exón 5' del gen *trnL* (Hernández-Maqueda *et al.* 2008a); **C.** Región cloroplastidial *trnK/matK* (Hilu & Liang 1997).

Las secuencias obtenidas fueron editadas y alineadas manualmente con el programa PhyDE v0.995 (www.phyde.de). Las inversiones genómicas detectadas fueron incluidas en los análisis utilizando el complemento inverso, siguiendo la metodología de Quandt *et al.* (2003) y Quandt & Stech (2004 y 2005). Las regiones ambiguas del alineamiento fueron excluidas de los análisis.

Los análisis de máxima parsimonia fueron realizados en el programa PAUP 4.0b10 (Swofford 2003), ingresando los comandos generados por PRAP2 (Müller 2004a), que permite búsquedas en “ratchet” en PAUP como propone Nixon (1999) para análisis de grandes bases de datos. Los parámetros utilizados para la “ratchet” fueron de 10 ciclos de adición aleatorios de 200 iteraciones cada uno, con un 25% de caracteres sobreestimados en cada iteración. El soporte interno de las ramas fue calculado con 10000 replicados de “bootstrap” (Felsenstein 1985).

Los análisis de máxima verosimilitud fueron realizados en el programa RAxML 7.2.8-alpha (Stamatakis 2006), especificando un número aleatorio seminal para las inferencias de parsimonia para la elaboración de los árboles iniciales, e incluyendo 10000 réplicas de “bootstrap”. Se utilizaron los valores por defecto en el programa en el modo de búsqueda rápida de soporte de bootstrap. Para escoger el mejor modelo de sustitución nucleotídica se utilizó el programa jModelTest (Guindon & Gascuel 2003, Posada 2008), evaluando los criterios de Akaike (AIC) y Bayesiano (BIC). Para la matriz combinada el modelo elegido fue GTR + Γ , mientras que para las particiones plastidiales y nucleares otros modelos fueron seleccionados. Dentro de las opciones disponibles en RaxML, el modelo con los valores más altos según jModelTest fue igualmente GTR + Γ .

Para disponer de un cálculo de la probabilidad de las ramas en los árboles obtenidos, fueron calculadas también las probabilidades posteriores utilizando el programa MrBayes v3.1 (Huelsenbeck & Ronquist 2001, Ronquist & Huelsenbeck 2003); los “gaps” fueron tratados como datos perdidos. Los parámetros por defecto del programa fueron utilizados para las probabilidades a priori. Se corrieron cuatro corridas simultáneas con cuatro cadenas (de 5.000.000 de generaciones cada una), con la temperatura de la cadena caliente ajustada en 0.2 (valor por defecto en MrBayes). Las cadenas fueron muestreadas cada 1000 generaciones. El cálculo del árbol de consenso y de las probabilidades posteriores de los clados fue estimada a partir de los árboles muestreados después de la convergencia de las cadenas (10% de la muestra total).

Para cada uno de los métodos de reconstrucción filogenética utilizados, fueron analizadas tanto la matriz combinada, como cada una de las regiones por separadas, así como las particiones plastidiales y nucleares por separado, con el fin de detectar posibles incongruencias en la topología de los árboles obtenidos.

Adicionalmente, las matrices fueron analizadas por separado con una matriz de inserciones para los métodos de máxima parsimonia e inferencia bayesiana descritos arriba. Las inserciones fueron codificadas utilizando la estrategia “simple indel coding” (Simmons & Ochoterena 2000) a través del programa Seqstate (Müller, 2004b). Las inserciones fueron tratadas como sitios de restricción en los análisis de inferencia bayesiana.

Adicionalmente fue utilizado el programa BALi-Phy (Redelings & Suchard 2005) para analizar la matriz de ITS sin alinear y sin excluir las regiones ambiguas, con el fin de comparar los resultados con el alineamiento manual que fue corrido en MrBayes. Dos corridas independientes de 10000 iteraciones cada una fueron realizadas, muestreando las cadenas cada 10 generaciones. El 10% inicial de las muestras de cada corrida fue descartado como “burn-in”, cuando los valores alcanzan un valor de equilibrio estable (Huelsenbeck & Ronquist 2001). El árbol final de consenso (majority rule) fue obtenido del total de árboles generados en ambas corridas.

Los árboles obtenidos fueron editados con el programa TreeGraph2 (Stöver & Müller 2010).

Reconstrucción de caracteres ancestrales

Para evaluar la importancia de morfología en la definición de grupos naturales, se realizó una matriz con 31 caracteres (23 gametofíticos y 8 esporofíticos) para todas las especies del grupo de estudio incluidas en los análisis moleculares, excluyendo los grupos externos utilizados en la reconstrucción filogenética. Los caracteres continuos fueron codificados como discretos en la forma de rangos de valores.

Posteriormente se realizó la reconstrucción de caracteres ancestrales con el programa Mesquite 2.73 (Maddison & Maddison 2010), utilizando una reconstrucción de máxima verosimilitud para determinar cuáles caracteres morfológicos explicarían mejor la filogenia encontrada. La filogenia utilizada en los análisis incluyó información sobre el largo de ramas como una medida de la probabilidad de cambio a través del tiempo.

5. RESULTADOS

5.1. FILOGENIA DEL GÉNERO *RACOMITRIUM*

Back to the future 2: splitting versus lumping in the case of *Racomitrium* (Bryophyta, Grimmiaceae)

Juan Larraín^{1,2,4}, Dietmar Quandt², Michael Stech³ & Jesús Muñoz^{4,5}

¹Departamento de Botánica, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.

²Nees-Institut für Biodiversität der Pflanzen, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität, Meckenheimer Allee 170, D-53115 Bonn, Germany.

³Netherlands Centre for Biodiversity Naturalis (section NHN), Leiden University, P. O. Box 9514, 2300 RA Leiden, The Netherlands.

⁴Real Jardín Botánico (CSIC), Plaza de Murillo 2, E-28014 Madrid, Spain

⁵Universidad Tecnológica Indoamérica, Bolívar 2035, Ambato, Ecuador.

Corresponding author: Juan Larraín, e-mail: juanlarrain@udec.cl; telephone: 56-41-2204418; fax: 56-41-2246005

ABSTRACT

The traditional genus *Racomitrium* Brid. (Grimmiaceae-Racomitrioideae) has been recently segregated into four genera —*Racomitrium*, *Niphotrichum* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Codriophorus* P. Beauv., and *Bucklandiella* Roiv.— following an infrageneric division originally proposed more than 100 years ago based on morphological traits such as the presence and shape of the laminal cell papillae, presence and shape of hyaline leaf hairpoints, and differences in peristome teeth morphology and the costa structure. Here we present a molecular phylogeny of *Racomitrium s.l.* based on nuclear ITS and plastid *rps4-trnL* and *trnK/matK-psbA* sequences, to test the monophyly of these four morphological entities. Our results solely support the monophyly of *Racomitrium sensu* Ochyra & al. (2003), while the remainder are distributed randomly over the other clades, rendering them polyphyletic (except for *Niphotrichum*). Ancestral state reconstruction shows high levels of homoplasy in the characters usually used for the infrageneric division of *Racomitrium* (i.e. leaf papillae shape, perichaetial leaves morphology). Based on this evidence, we propose to return to *Racomitrium* in a broader concept. Therefore, we propose new combinations for some recently described species of *Bucklandiella* and *Codriophorus*.

Key words: *Bucklandiella*, *Codriophorus*, Grimmiaceae, *Niphotrichum*, *Racomitrium*.

Short title: Splitting versus lumping in *Racomitrium*

INTRODUCTION

The genus *Racomitrium* Brid. *sensu lato* (Grimmiaceae) comprises approximately 80 species distributed throughout the temperate and cold regions of the world (Ochyra & al., 2003). *Racomitrium* is one of the most distinctive genera of mosses, identifiable at first glance under the light microscope by the rectangular basal and median laminal cells, which have strongly sinuose or nodulose walls, a trait otherwise only present in some species of the genus *Dryptodon* Brid. that is considered its sister group (Hedderson & al. 2004, Hernández-Maqueda 2007, Hernández-Maqueda & al. 2008a, 2008b), and more obscurely in some species of *Schistidium* (Ochyra & Afonina 1986). *Racomitrium* is furthermore characterized by the cladocarpic habit, absence of a central strand in the stem, haplolepidous arthrodontous peristome of seligerioid type (16 teeth divided into two or three prongs or rarely entire, basal membrane and preperistome present), mitrate and basally lobed calyptra, and sinuose walls of the epidermal cells of vaginula.

Despite the seemingly clear circumscription of *Racomitrium*, its taxonomic history is complex, especially with regard to the separation of *Racomitrium* and *Dryptodon*. Furthermore, the large number of species and high morphological diversity has encouraged taxonomists to define smaller taxonomic entities that would be easier to work with. These attempts ranged from distinction of sections within *Racomitrium* to splitting the genus into separate genera, leading to considerable renaming of long-recognized species.

After the description of *Racomitrium* by Bridel (1819) to accommodate some of the *Trichostomum* species of Hedwig (1801) characterized by deeply divided peristome teeth, shortly mitrate, basally lobed calyptrae, and annulate capsules, the genus concept was refined by various authors, some of them adding novel subgeneric classification proposals (Bridel 1826, Hübener 1833, Bruch & al. 1845, Müller 1849, Schimper 1860).

The work of Kindberg (1898) represented a marked break in *Racomitrium* taxonomy and formed the basis for a still ongoing discussion. Kindberg ignored all previous divisions of the genus *Racomitrium* and created four unranked species groups (*Lanuginosa*, *Canescentia*, *Papillosa* and *Laevifolia*), which were formalized as sections by Noguchi (1974). This concept was subsequently followed by Frisvoll (1983, 1988) and Bednarek-Ochyra (1995). The latter author, however, elevated the four taxa to subgeneric rank, as subg. *Racomitrium* (= *Lanuginosa*), *Niphotrichum* Bednarek-Ochyra (= *Canescentia*), *Cataracta* Vilh. (= *Papillosa*), and *Ellipticodryptodon* (Vilh.) Bednarek-Ochyra & Ochyra (= *Laevifolia*). Finally, Ochyra & al. (2003) further elevated the four

subgenera and treated them as separate genera within a newly erected subfamily of Grimmiaceae, Racomitrioideae. The genus names *Racomitrium* and *Niphotrichum* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra were maintained, but for the other two taxa other already available genus names were used, namely *Codriophorus* P. Beauv. (= *Cataracta*, *Papillosa*) and *Bucklandiella* Roiv. (= *Ellipticodryptodon*, *Laevifolia*). A considerable number of sections and subsections were erected within the four (sub-)genera of *Racomitrium s.l.* by Bednarek-Ochyra (1995), Bednarek-Ochyra & Ochyra (1994, 1996), Frisvoll (1983), and Ochyra & al. (1988, 2003), and numerous new combinations of species names were made.

The four main segregate taxa of *Racomitrium s.l.* are now separated by morphological traits such as presence and shape of papillae on the laminal cells, presence and shape of hyaline leaf hairpoints, presence of inflated and hyaline alar cells, costa structure, and peristome teeth morphology. *Racomitrium s.s.* is characterized by the papillose seta and the presence of a long decurrent hyaline hairpoint, which is eroded to sharply dentate and papillose, contrasting with the rest of the lamina cells which are bulging due to the presence of large, flat papillae. *Niphotrichum* is characterized by the presence of high, conical papillae throughout the leaf surface, the inflated, yellowish-hyaline and thin-walled alar cells, as well as peristome teeth as long as the urn, usually more than 1 mm long. *Codriophorus* is characterized by the presence of flat papillae on the leaf surface, verrucose to papillose distal part of calyptra, and costa generally ending well before leaf apex. Finally, *Bucklandiella* is characterized by the smooth laminal surface (although sometimes with longitudinal cuticular thickenings or pseudopapillae), and the generally short peristome teeth (< 500 μm) that are divided to the middle, rarely deeper, sometimes even entire. Although these characters seem to be useful for delimiting the four taxa at genus level, their evolutionary significance has not yet been assessed. Furthermore, other morphological characters not included in this classification, mostly sporophytic (e.g., seta torsion direction, peristome teeth length, capsule shape, etc.), might be informative as well.

Although the generic division of *Racomitrium s.l.* has been (preliminarily) accepted by some bryologists (e.g., Frey & Stech 2009), it has been generally overlooked by most authors dealing with the family Grimmiaceae, and even questioned by some (e.g., Allen 2005, Wagner 2008). However, the publication of a monumental monograph of *Codriophorus* (Bednarek-Ochyra 2006), and the adoption of this classification in the Bryophyte Flora of North America (Ochyra & Bednarek-Ochyra 2007), helped to increase

its popularity.

Phylogenetic inferences considering *Racomitrium* species are virtually absent as only four although representative species have been included in molecular studies addressing overall relationships among the genera of the Grimmiaceae (Hernández-Maqueda & *al.*, 2008b). However, these analyses indicated that the genus is monophyletic. Thus, the main objectives of this study are: i) to reconstruct the phylogeny of *Racomitrium s.l.* using nuclear and plastid DNA sequences, ii) testing the eventual monophyly of the four taxonomic entities recognized for more than 100 years, but rarely accepted at the generic level by most modern bryologists, and iii) testing the utility of the traditional morphological characters to define natural groups of species in the genus *Racomitrium*.

MATERIALS AND METHODS

Taxon sampling and scoring of morphological characters. Herbarium collections of each taxon included in the molecular analyses were examined for compiling a morphological data matrix (Appendix 1). For gametophytic continuous measurements (leaf size), 5-10 shoots were dissected from each examined collection, and for each shoot, 10-20 leaves were measured. For sporophytic continuous measurements (seta length, peristome teeth length, spore diameter), 1-5 collections were examined, from which 3-10 sporophytes were dissected. For the species where few specimens were available, measurements were compared with available descriptions, and lacking data was taken from the literature (Appendix 1). The resulting morphological matrix comprised a total of 31 characters (23 gametophytic and 8 sporophytic characters (Appendix 2), including all characters traditionally considered systematically important for *Racomitrium s.l.* as well as other characters (e.g. branching pattern, leaf size, cross section shape, seta twist direction, peristome teeth length, spore size, etc.) that could potentially explain patterns in the molecular phylogenetic reconstructions.

DNA extraction and sequencing. DNA was extracted from recently collected herbarium specimens (Table 1). Selected shoots were cleaned manually by rinsing them several times with distilled water and by visual inspection under a compound microscope. Extraction was made following the protocol described in Doyle & Doyle (1987) with some minor modifications.

PCR reactions for the *rps4-trnL* region (*rps4-trnT*, including 125 bp of *rps4*, and *trnT-trnL* intergenic spacers,) were performed in a total volume of 50 μ l, adding 0.2 μ l (1.5 U) of polymerase (Ecogen), 5 μ l of polymerase buffer [10x], 2.5 μ l MgCl₂ [50 mM], 5 μ l of dNTP mix [0.2 mM], 2 μ l of each primer [20 μ M], and 2 μ l of DNA template, completing the volume with 31.2 μ l of ultra-pure water. Primers used were *rps4-166F* (Hernández-Maqueda & al. 2008b), and P6/7 (Quandt & al. 2004). Amplification cycles consisted of an initial period of 2 min at 94°C, followed by 29 cycles of 1 min at 94°C, 1 min at 55°C, and 1 min at 72°C, ending with a final extension period of 5 min at 72°C. Amplifications of *trnK/matK-psbA* were performed in a total volume of 25 μ l, adding 0.2 μ l (1 U) of polymerase (Ecogen), 2.5 μ l of polymerase buffer [10x], 2.5 μ l MgCl₂ [50 mM], 2.5 μ l of dNTP mix [0.2 mM], 1 μ l of each primer [20 μ M], and 1 μ l of DNA template, completing the volume with 16.8 μ l of ultra-pure water. In a few cases where no PCR products could be obtained, 0.5 μ l of betaine and/or 1 μ l KCl were added, or the primer quantity was increased to 2 μ l each. Primers used were *trnK-F* (Wicke & Quandt 2009), and *psbARbryo* (Hernández-Maqueda 2007). In some cases, where this primer couplet did not work, we used *trnK-F* together with the reverse primer *trnK-R4* (Wicke & Quandt 2009). Amplification cycles consisted of an initial period of 3 min at 96°C, followed by 39 cycles of 30 s at 94°C, 90 s at 48°C, and 3 min at 72°C, ending with a final extension period of 20 min at 72°C. When this program didn't work we used a modification of the latter as follows: an initial cycle of 1 min at 96°C, 45 s at 50°C, 90 s at 68°C, followed by two cycles of 45 s at 95°C, 45 s at 48°C and 1 min at 68°C, and then 37 cycles of 30 s at 94°C, 30 s at 45°C and 1 min at 68°C, ending with a final extension period of 15 min at 68°C. Amplifications of ITS reactions for this region were performed in a total volume of 25 μ l, adding 12.5 μ l of FastStart® polymerase mix (Roche), 5 μ l of each primer [10 μ M], and 1 μ l of DNA template, completing the volume with 6.5 μ l of ultra-pure water. Primers used were ITS4 (White & al. 1990) and 18S (Spagnuolo & al. 1999). Amplification cycles consisted of an initial period of 2 min at 94°C, followed by 40 cycles of 1 min at 94°C, 1 min at 48°C, and 1 min at 68°C (with a time increment of 4°C/cycle), ending with a final extension period of 4 min at 68°C. All reactions were performed in a Mastercycle® Gradient thermocycler (Eppendorf) or a T3 Thermocycler (Biometra)

Sequencing was performed via Macrogen Inc. (Korea). Sequences were edited and manually aligned using PhyDE v0.995 (www.phyde.de) following the alignment rules and hotspot definitions presented in Kelchner (2000), Olsson & al. (2009), and Borsch & Quandt (2009).

Phylogenetic inferences. Molecular phylogenetic reconstructions were performed by Maximum Likelihood (ML) with RAxML 7.2.8-alpha (Stamatakis 2006), including 10,000 bootstrap replicates, applying the default settings in rapid BS search. Additionally, Bayesian inference (BI) analyses were performed with MrBayes v. 3.1 (Huelsenbeck & Ronquist 2001, Ronquist & Huelsenbeck 2003); all characters were given equal weight, and gaps were treated as missing data. The default settings of the program for the a priori probabilities were used. Four runs with four chains (5,000,000 generations each) were run simultaneously, with the temperature of the heated chain set to 0.2 (default setting). Chains were sampled every 1,000 generations. Calculation of the consensus tree and of the posterior probability of clades was done based upon the trees sampled after the chains converged (10%). Additionally, Maximum Parsimony (MP) ratchet analyses were conducted with PAUP 4.0b10 (Swofford 2003) via the command files generated by PRAP2 (Müller 2004a), including bootstrap analyses with 10,000 replicates. Ratchet settings were as follows: 10 random addition cycles of 200 iterations each with a 25% of upweighting of the characters in the iterations. For each of the tree constructing methods mentioned above, we analyzed the concatenated data matrix of the three sequenced regions, as well as each single region, and the plastid versus the nuclear data partition in order to detect possible topology incongruences. Analyses were made excluding hot spot regions (Table 2). Inversions were reverse complemented for the analyses (compare Quandt & al. 2003, Borsch and Quandt 2009). In addition, the data matrix was analyzed separately with an indel matrix appended, both for the BI and MP analyses described above. Indels were coded using the simple indel coding (SIC) strategy (Simmons & Ochoterena 2000) via Seqstate (Müller, 2004b). Likelihood scores and the AIC and BIC criteria implemented in jModelTest (Guindon & Gascuel 2003, Posada 2008) suggested the GTR + Γ substitution model for the concatenated matrix; although for each partition separately other substitution models were suggested by jModelTest, we used the GTR + Γ substitution model for ML analyses for being the one with best scores among the available options of RAxML. For BI analyses we used by default the GTR + I + Γ model, which would give best results under this method (Huelsenbeck & Rannala 2004). Indels were treated as restriction site data in BI analyses. Trees were edited and support values added using TreeGraph2 (Stöver & Müller 2010). In the results and discussion sections, posterior probabilities (PP) and bootstrap support values (BS) are presented by the “with SIC/without SIC” form. For testing the relative probabilities of the different topologies obtained by analyzing the

different genetic regions selected, we performed an approximately unbiased (AU) test with CONSEL (Shimodaira & Hasegawa 2001), by entering the site-log-likelihood values for each topology generated by Tree-Puzzle (Schmidt & al. 2002). For Tree-Puzzle we used the default settings, except for using neighbour-joining for parameter estimation, and the model was set to GTR with gamma distributed rates and six gamma rate categories.

Ancestral character state reconstruction. Continuous characters were coded as discrete trying to avoid overlaps. Character reconstruction was done using likelihood with Mesquite 2.73 (Maddison & Maddison 2010). The outgroup species were excluded from analyses for not affecting the probability of the nodes for characters that could be variable among species of the outgroup genera, and branch lengths were included as a measure of the probability of change across time. For characters with two character-states an “asymmetrical 2 parameter Markov” reconstruction model was used, and for the characters with three character-states we used a “Markov k-state 1 parameter” reconstruction model.

RESULTS AND DISCUSSION

The combined aligned data set comprised 6633 positions excluding hot spots (2840 for ITS 1 & 2, 2652 for *trnK/matK-psbA*, 1141 for *rps4-trnL*), with 1298 variable sites. With simple indel coding (SIC), the number of variable sites increased to 2222. We obtained basically the same tree topology when analyzing the concatenated data set with every program or search strategy used (ML, BI and MP). Regarding the MP analyses, 699 out of the 1298 variable sites were parsimony-informative, and when including simple indel coding (SIC), the number of parsimony-informative sites increased to 1114. From the MP ratchet analyses 86 trees were retained without SIC (lengths 2320, CI 0.674, RI 0.791, RC 0.533) and 67 trees including the SIC approach (lengths 3597, CI 0.691, RI 0.790, RC 0.546). Fig. 1 shows the tree obtained by the ML approach, including support values from the MP and BI analyses.

No significant differences were observed when comparing the manually aligned ITS (nrDNA) data matrix (MB BI analysis) with a probabilistic alignment of the unaligned matrix (BA BI analysis). Both the tree topology and the posterior probability values of clades were very similar (Fig. 2).

From the ancestral state reconstruction analyses, we found that very few of the characters traditionally used to classify the different species groups within *Racomitrium*

were free of homoplasy. The only characters that did not show homoplasy for the ingroup were the papillose seta, the long decurrent hairpoints, and the combination of papillose hairpoint-smooth or slightly papillose laminal cells, which are the diagnostic characters for *Racomitrium s.s.* The rest of the characters often used for defining groups within *Racomitrium* present different levels of homoplasy (Table 3), although some of them are still useful for the classification of some groups, but not for others.

Leaf papillae shape was regarded by Ochyra & al. (2003) as the most important character for the segregation of the genus *Racomitrium*. However, in the ancestral state reconstructions it shows some degree of homoplasy, with one parallelism and one reversal (Fig. 3).

The presence of inflated, hyaline alar cells located in short decurrencies would be a synapomorphy for the *Niphotrichum* clade, although *N. barbulooides* rarely has inflated alar cells, and some other species of *Racomitrium s.l.* show characteristic inflated alar cells in short decurrencies, although often coloured (*C. fascicularis*, *C. laevigatus*, *C. norrisii*, *B. subsecunda*, *B. curiosissima*, *B. lamprocarpa*). Additionally, *Codriophorus varius*, nested within *Niphotrichum*, does not have this trait either (Fig. 4).

There are two sporophytic characters (i.e. seta torsion and peristome teeth length) that are useful for explaining the close relationship of *Niphotrichum* and *Codriophorus* sect. *Fascicularia*, although they also show some degree of homoplasy (Figs. 5 and 6). All *Bucklandiella* species have seta twisted to the left, with the exception of *Bucklandiella* sect. *Lawtonia* (i.e. *B. lawtonae* and *B. laeta*). On the other hand, all *Codriophorus* sect. *Codriophorus* species have seta twisted to the left as well, but species of *Codriophorus* sect. *Fascicularia* (except for *C. varius*, which is completely twisted to the left) have seta twisted to the left but with two to three twists to the right just below the capsule. All species of *Niphotrichum* and *Racomitrium s.s.* have seta twisted to the right (Fig. 5). Peristome teeth are generally longer than 1000 µm in all members of the *Niphotrichum* clade, plus *Codriophorus laevigatus* and *C. varius*. In the rest of species of *Codriophorus* sect. *Fascicularia* the teeth are between 500 and 1000 µm long, thus explaining in part the position of this species within the *Niphotrichum* clade (Fig. 6). Some *Codriophorus* sect. *Codriophorus* species (as *C. ryszardii*, not included in the analyses) have peristome teeth generally longer than 500 µm, and on the other hand, *Niphotrichum barbulooides* has teeth shorter than 1000 µm, which weakens a bit this character as a synapomorphy for the *Niphotrichum/Codriophorus* sect. *Fascicularia* clade and input some degree of homoplasy on it. Even some species of *Bucklandiella* (i.e. *B. subsecunda*, *B. pacifica*) present some

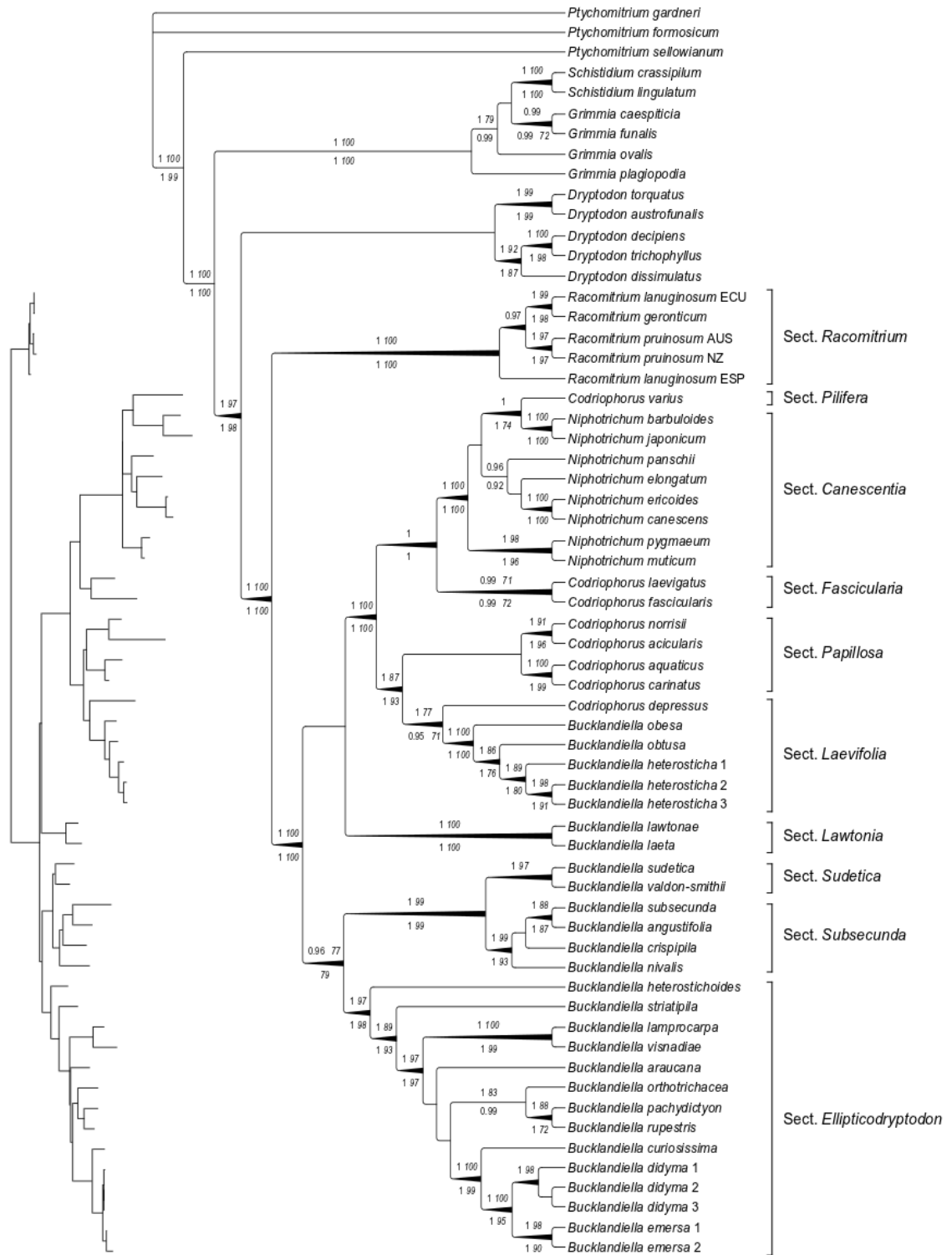


Fig. 1. Phylogenetic relations of the Racomitrioideae. ML tree with BI PP (normal fonts), MP BS (italics) values, with SIC above branches, and without SIC below branches. Wide lines indicate ML BS > 70% (SIC = Simple Indel Coding, Simmons & Ochoterena 2000).

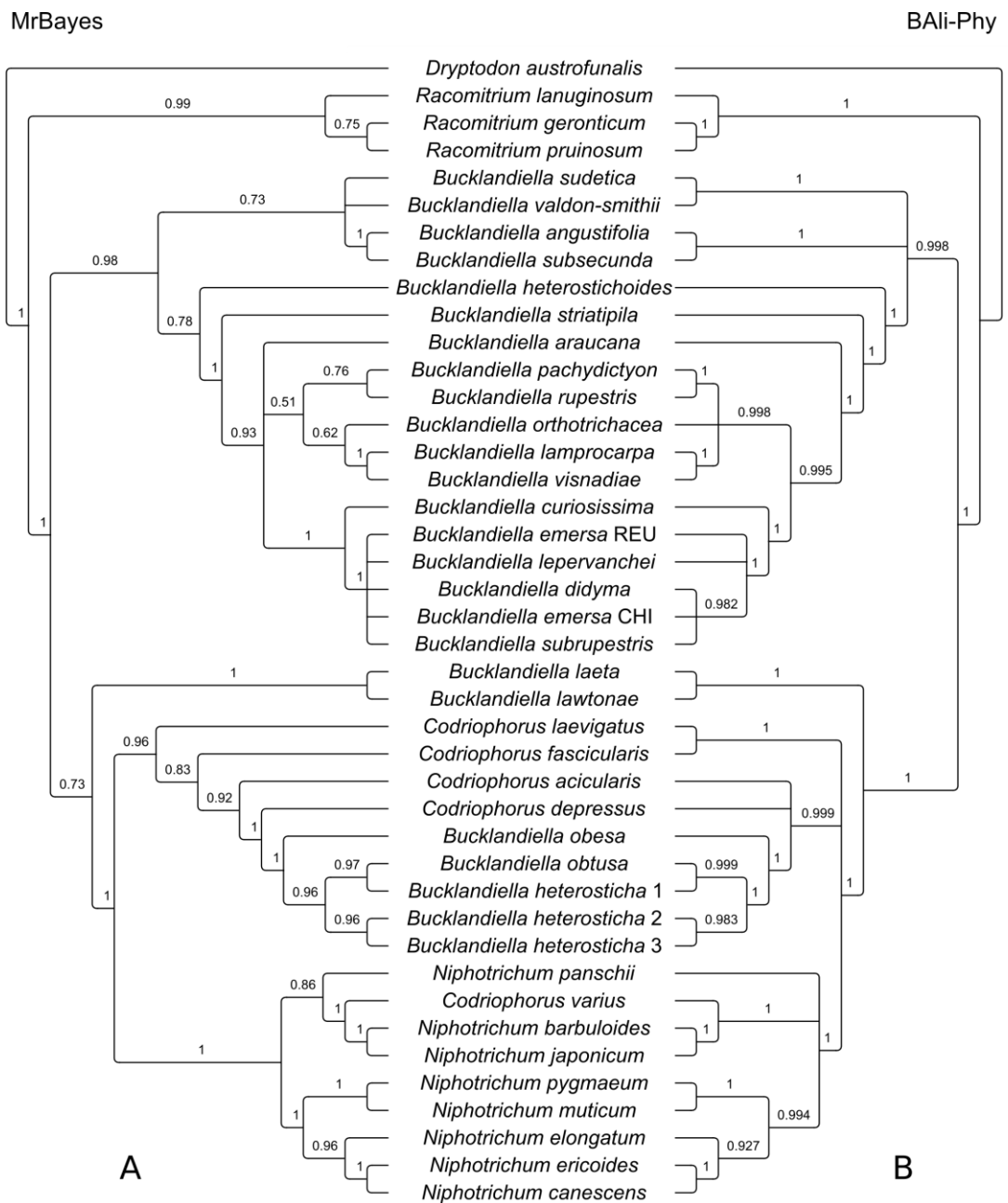


Fig. 2. Comparison of results given by MrBayes and BALi-Phy for the reduced dataset of the ITS matrix (nrDNA), indicating PP above branches (without SIC), for comparison of the manual alignment (**A**: MrBayes) and the bayesian-generated best alignment of the unaligned matrix (**B**: BALi-Phy). (SIC = Simple Indel Coding, Simmons & Ochoterena 2000).

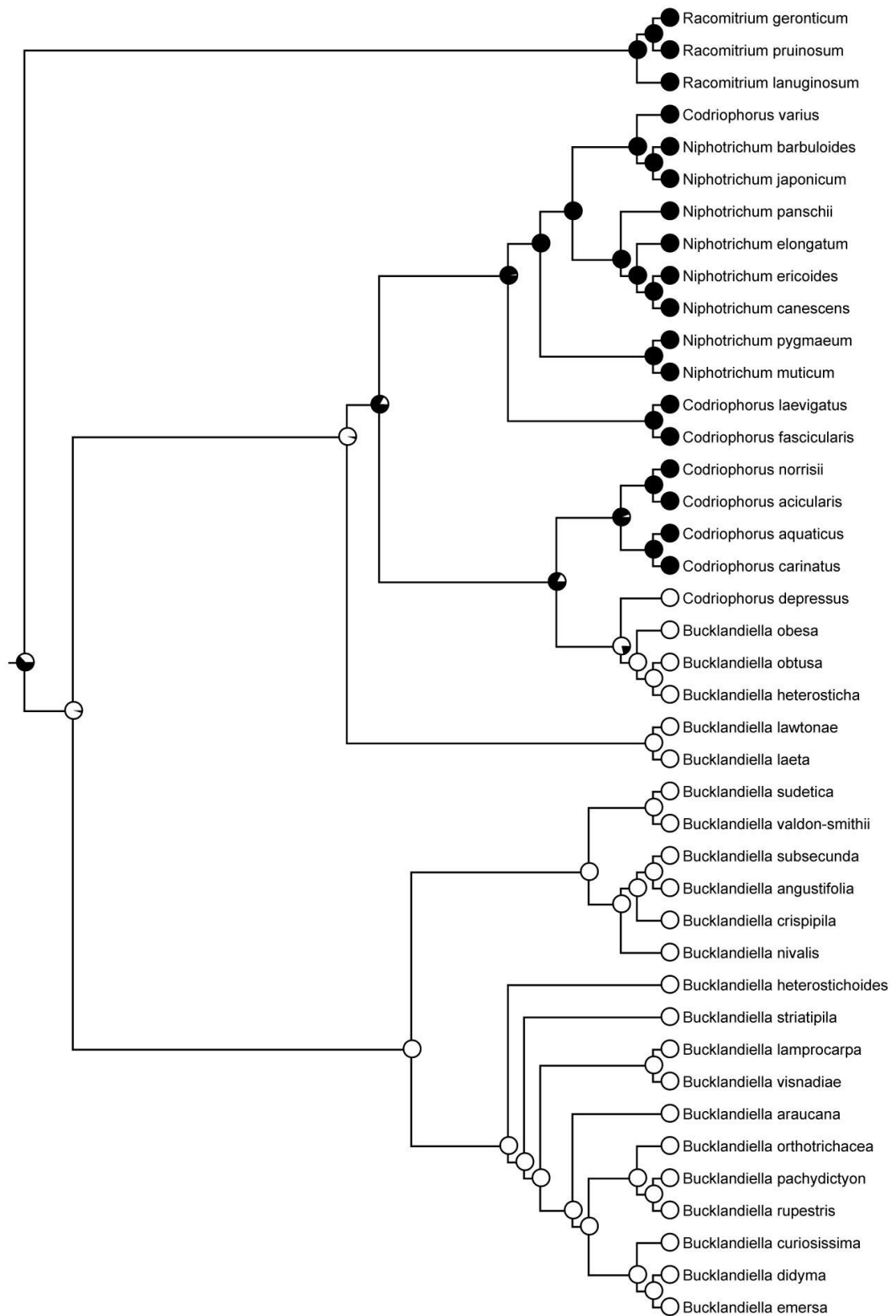


Fig. 3. Ancestral state reconstruction for “leaf papilosity” (black dots= presence of comical or flat papillae, white dots= leaf surface smooth or pseudopapillose)

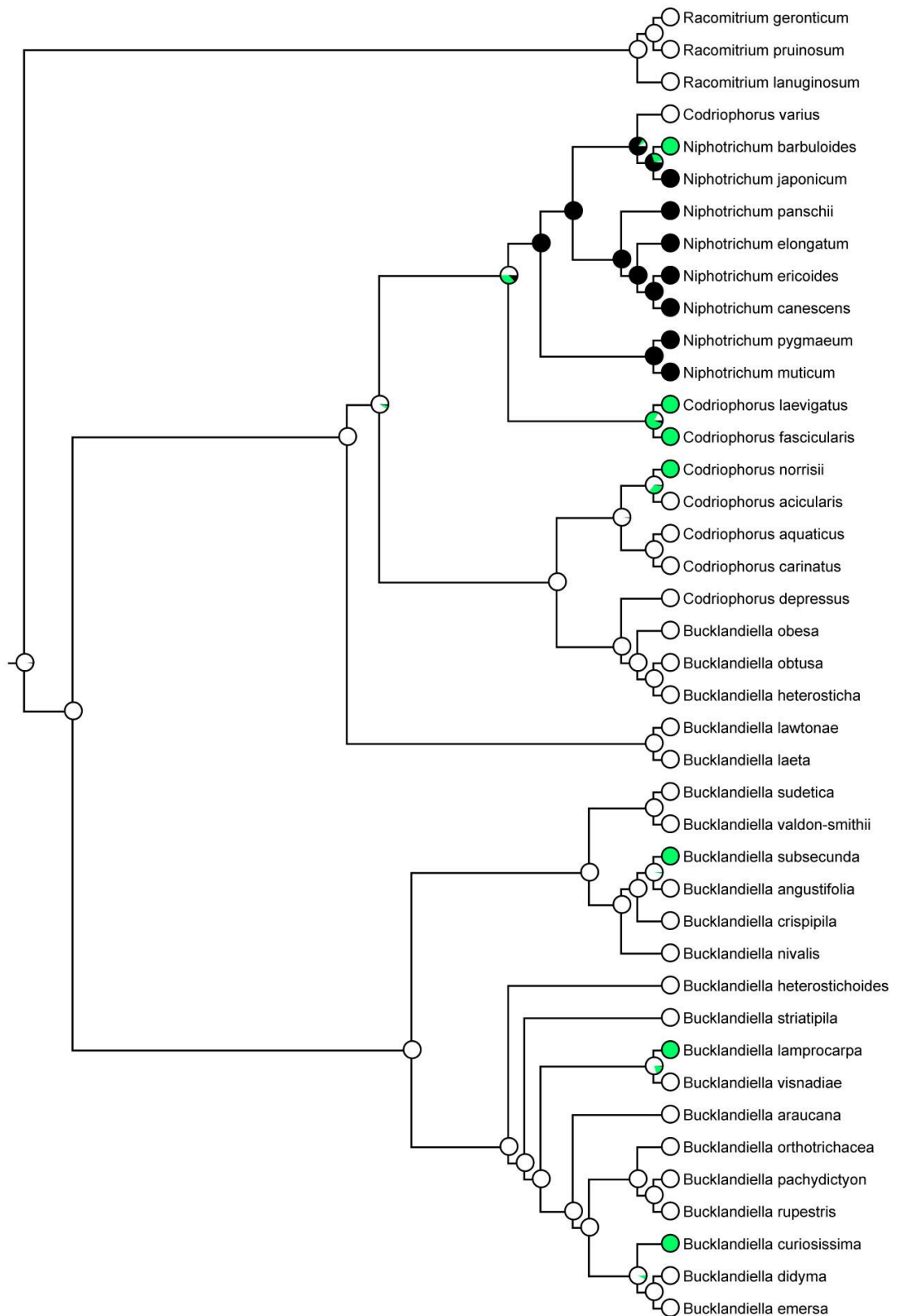


Fig. 4. Ancestral state reconstruction for “inflated alar cells” (black dots= highly inflated hyaline alar cells; green dots= moderately inflated alar cells; white dots= alar cells not inflated)

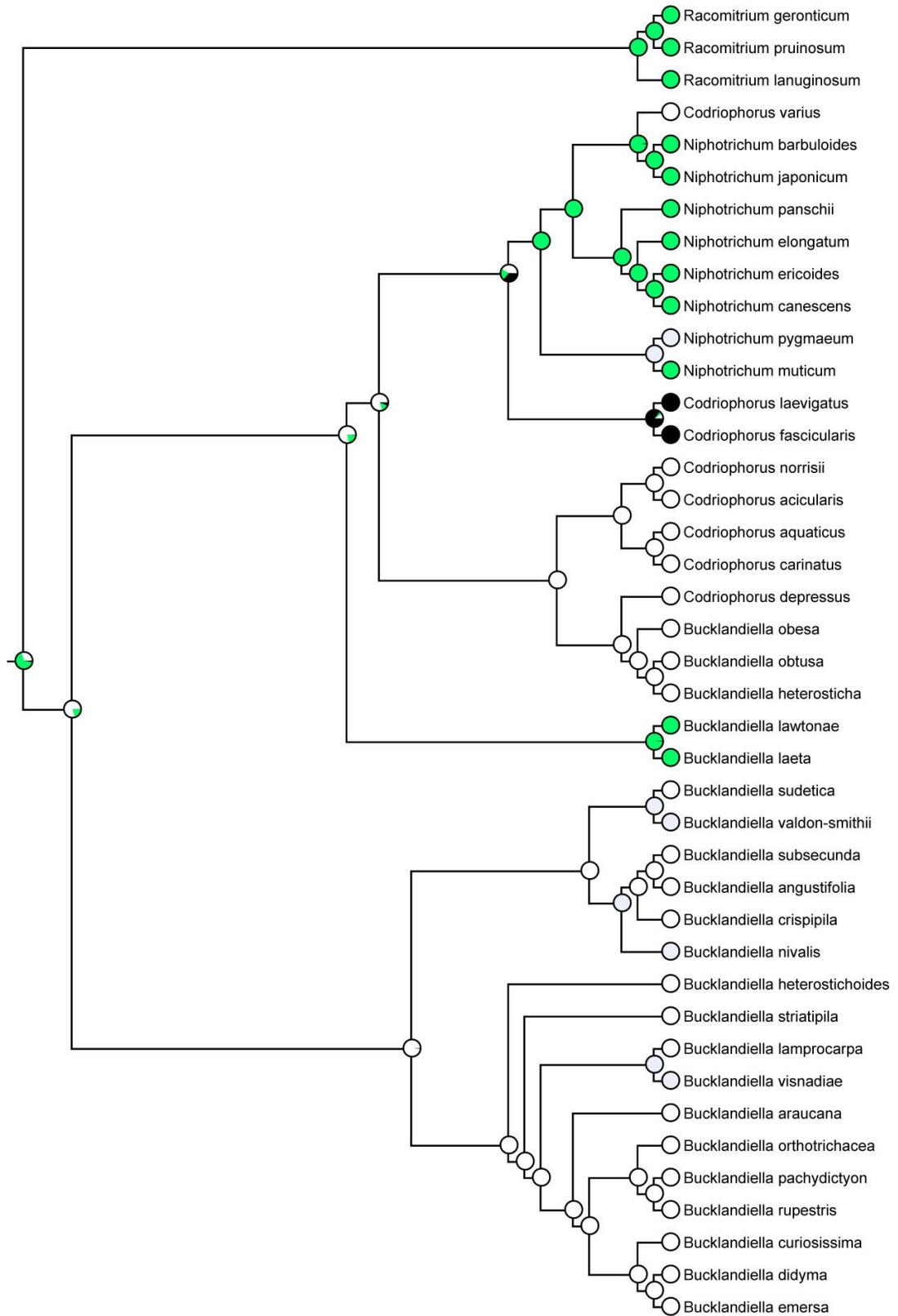


Fig. 5. Ancestral state reconstruction for “seta torsion” (white dots= to the left; black dots= to the left with 2-3 torsions to the right distally; green dots= to the right).

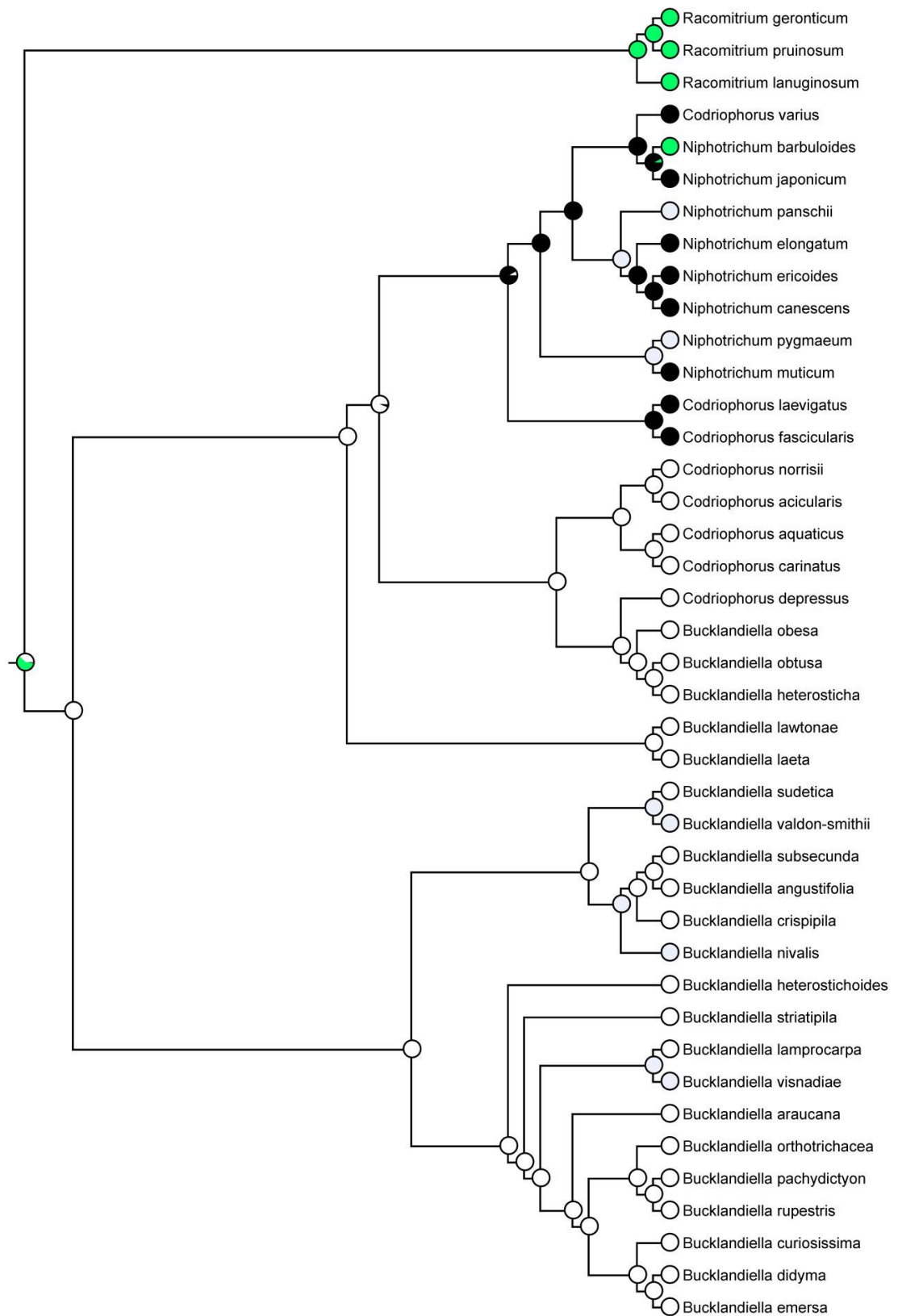


Fig. 6. Ancestral state reconstruction for “peristome teeth length” (white dots <500 μm; black dots >1000 μm; green dots= between 500 and 1000 μm).

extreme phenotypes with peristome teeth reaching more than 500 μm (e.g. *B. subsecunda*, *B. pacifica*), although these species generally have peristome teeth shorter than 500 μm .

Circumscription of Racomitrioideae

The Racomitrioideae is resolved as a monophyletic group with maximum support values by all analyses. Within this clade two main groups are clearly separated, one comprising the *Racomitrium s.s.* species and a second one comprising the rest of *Niphotrichum*, *Codriophorus*, and *Bucklandiella* species. This result has maximum support for all analytical approaches, no matter the regions were analysed separately or concatenated. The genus *Dryptodon* is resolved as the sister group to *Racomitrium*, confirming previous studies (Hernández-Maqueda 2007, Hernández-Maqueda & al. 2008a, 2008b). Although some authors have included *Dryptodon* within *Racomitrium* (e.g. Hübener 1833, Schimper 1860, Husnot 1890), *Dryptodon* is readily distinguished from *Racomitrium* by the arcuate seta and the ribbed capsules.

The recognition of two subfamilies within the Grimmiaceae (i.e. Grimmioideae and Racomitrioideae *vide* Ochyra & al. 2003) seems problematic because: (i) Grimmioideae appears as paraphyletic in our analyses as well as in previous studies (Hernandez-Maqueda & al. 2008a, 2008b), which means that more than two subfamilies should be recognized if a subfamilial classification is adopted, and (ii) recognizing the Racomitrioideae provides no further taxonomic information if treating the genus *Racomitrium* in the traditional sense.

Inter- and intrageneric relationships in *Racomitrium*

The separation of *Racomitrium s.s.* is in accordance with morphological synapomorphies present in this group supported by the ancestral state reconstruction analyses, i.e. leaves ending in a decurrent, eroso-dentate to serrulate, strongly papillose hyaline point, which contrasts with the low papillae present in the rest of the leaf lamina, and the papillose seta. In addition, the seta in *Racomitrium s.s.* is twisted to the right, distinguishing it from the bulk of the *Bucklandiella* species, the type section of *Codriophorus*, and from *C. varius*.

The *Niphotrichum* species form a well supported clade in all analyses with maximum support, including *Codriophorus varius*. As seen in the ancestral state reconstruction analyses, the *Niphotrichum* clade is morphologically supported by synapomorphies as the presence of high conical papillae on the leaf surface and the presence of inflated, hyaline to yellowish, thin-walled alar cells forming decurrent auricles.

However, this latter character is obscurely present in most species of sect. *Fascicularia*. Other characters that have been used to diagnose the clade (e.g. the seta twisted to the right and the peristome teeth usually longer than 1 mm) are also present in other sections (i.e. seta twisted to the right in sections *Racomitrium* and *Lawtonia*, and long peristome teeth in *Codriophorus varius* and *C. laevigatus*), which would suggest parallelism in these characters. The shorter peristome teeth in *N. barbulooides* suggest that there are also reversals in this character. The position of the western North American endemic *Codriophorus varius* nested within the *Niphotrichum* clade can only be explained morphologically by the length of the peristome teeth, exceeding 1 mm in *C. varius* as well as in all the *Niphotrichum* species (except *N. barbulooides*). The recognition of *Niphotrichum* as a good genus, could only be possible if including section *Pilifera* in its circumscription, but there would not be morphological synapomorphies that would diagnose the genus. *Codriophorus varius* is a highly isolated taxon, so until more evidence is available we prefer to keep section *Pilifera* although it renders *Niphotrichum* as paraphyletic.

The recently monographed genus *Codriophorus* (Bednarek-Ochyra 2006) is characterized by the papillose distal part of the calyptrae, and the presence of flat papillae on the leaf surface. Its morphological circumscription, however, was already shaken by the transfer of *C. dichelymoides* and *C. depressus* to *Bucklandiella* (Bednarek-Ochyra & Ochyra 2011), both species having smooth leaves; unfortunately, the authors do not give further information regarding the reasons of this taxonomical transfer, neither discuss about the importance of the verrucose calyptra (observable in both species) in the delimitation of the genus. The genus *Codriophorus* was divided by Bednarek-Ochyra (2006) into two sections: (i) sect. *Codriophorus*, characterized by simple to dichotomously branched stems, relatively short upper laminal cells (although with exceptions), leaves lingulate to oblong-lanceolate, leaf apex generally obtuse, and a broad and robust costa; and (ii) sect. *Fascicularia*, which is distinguished from the type section by the presence of many short tuft-like branches on main stems, the narrower costa, generally longer apical leaf cells, and leaves (narrowly-)lanceolate. In the present molecular analyses, however, *Codriophorus* appears as polyphyletic, with sect. *Codriophorus* being resolved as closely related to *Bucklandiella* sect. *Laevifoliae* and sect. *Fascicularia* as sister to *Niphotrichum*. In addition, *C. varius* appears closely related to the *Niphotrichum barbulooides*/*N. japonicum* clade in most analyses, as discussed above. The clade grouping *Codriophorus* sect. *Codriophorus* and *Bucklandiella* sect. *Laevifoliae* is well supported in all analyses.

Although morphological synapomorphies are difficult to find for the clade grouping both sections, they may be united by a combination of morphological characters. In fact, *Codriophorus* sect. *Codriophorus* and *Bucklandiella* sect. *Laevifoliae* share a costa of more than three layers thick in the proximal part (although less thick in *B. venusta* and *B. pacifica*, both not included in this molecular study), lack of a differentiated basal marginal border of pellucid and straight-walled cells, seta twisted to the left, innermost perichaetial leaves strongly modified, and hyaline point mostly absent (although present and conspicuous in *B. heterosticha* and *B. obesa*, and variable in *B. obtusa*). Most of these morphological characters are, however, highly homoplastic according to the ancestral state reconstruction analyses. It is worth mentioning that *B. depressa*, formerly included in sect. *Codriophorus* (Bednarek-Ochyra 2006) but subsequently moved to *Bucklandiella* due to the lack of leaf cell papillae (Bednarek-Ochyra & Ochyra 2011), is consistently placed within this clade, in an intermediate position between *Codriophorus* sect. *Codriophorus* and *Bucklandiella* sect. *Laevifoliae*.

The position of *Bucklandiella dichelymoides* (*Codriophorus dichelymoides* fide Bednarek-Ochyra 2006), a rheophyte endemic from Colombia and possibly another species intermediate between both genera, could not be assessed because it was impossible to obtain PCR products from the DNA extractions of available herbarium material. This taxon shares the seta twisting pattern observed in *Codriophorus* sect. *Fascicularia* (Bednarek-Ochyra 2006, character not checked by us), slightly verrucose calyptrae (Bednarek-Ochyra 2006), the costa shape of the sect. *Codriophorus*, and smooth laminal cells together with short peristome teeth (350-400 μm) as in the bulk of the *Bucklandiella* species. Bednarek-Ochyra (2005) placed this taxon in its own subsection (*Andicola*) within *Racomitrium*, and it has been subsequently transferred as subsection of *Codriophorus* (Ochyra & al. 2003) and of *Bucklandiella* (Bednarek-Ochyra & Ochyra 2011). The rheophytic habitat, the falcate-secund leaves, the obtuse and muticuous leaf apices, the absence of a differentiated basal marginal border of pellucid cells, and the presence of inflated leaf auricles, suggest that this taxon could be related to *Bucklandiella bartramii*, *B. lamprocarpa*, *B. visnadiae*, and *B. elliptica*, within sect. *Ellipticodryptodon*. However, the costa vanishing well below the leaf apex together with the seta twisting pattern make difficult to place this taxon in the latter section, so until more data is available we prefer to keep it in its own section within *Racomitrium*, for which we propose a new combination below.

Codriophorus sect. *Fascicularia* appears as sister to the *Niphotrichum/C. varius*

clade in all analyses of the concatenated data set and the cpDNA markers, whereas it is sister to the *Codriophorus* sect. *Codriophorus/Bucklandiella* sect. *Laevifoliae* clade in the ITS trees with high support values. When using a probabilistic alignment of the nuclear data set, however, the position of the *Codriophorus* sect. *Fascicularia* clade remains unresolved within the *Niphotrichum/Codriophorus/Bucklandiella* sect. *Laevifoliae* clade, together with a clade grouping the *Niphotrichum* species plus *C. varius*, and a third clade made up of *Bucklandiella* sect. *Laevifoliae* and *Codriophorus* sect. *Codriophorus*. When comparing nuclear and plastid data sets, the position of *C.* sect. *Fascicularia* together with the *Niphotrichum/C. varius* clade indicated by cpDNA has better support values. However, results from an AU topology test indicate that the topologies given by cpDNA, rps4-trnL and by the probabilistic analyses of the ITS alignment should be rejected ($p < 0.05$). The ITS topology has a low p value ($p = 0.113$), although not significant. Given our data, we can not conclude if sect. *Fascicularia* is more closely related to the *Niphotrichum/C. varius* clade or to the *Codriophorus* sect. *Codriophorus/Bucklandiella* sect. *Laevifoliae*. However, the AU-test results suggest a much higher probability of a closer relationship between sect. *Fascicularia* and the *Niphotrichum/C. varius* clade, which is supported by some morphological traits as the costa vanishing at midleaf to subpercurrent (seldom percurrent), which is both narrow and thin (except for *C. varius*), as well as the presence of great number of short, tuft-like branches along the main stems could be useful characters to define this group. Unfortunately these characters are homoplastic as shown by the ancestral state reconstruction analyses. The recent discovery of mature sporophytes of *C. laevigatus* (Larraín & al., unpublished data) which reveal very long peristome teeth (ca. 1,5 mm) further support a close relationship with the *Niphotrichum* clade, in addition to the papillae shape, which is almost conical specially at the leaf apex.

Bucklandiella, as currently conceived (Ochyra & al. 2003), is polyphyletic according to the present molecular phylogenetic reconstructions. In a recent publication (Larraín & al. 2011) it was stated that *Bucklandiella* would be monophyletic, however, in that study species from sect. *Laevifoliae* (*B. heterostichum* and allied species) were not assessed. This group now turns out to be a key taxon for understanding the systematics of *Bucklandiella*, due to its close relationship with *Codriophorus* sect. *Codriophorus*, as discussed above. Additionally, the remaining *Bucklandiella* species included in the present study do not form a single clade; the bulk of the sampled species are resolved into three different clades strongly supported by most analyses: (i) the first clade (sect. *Ellipticodryptodon* in Fig. 1) comprises the austral species belonging to sections

Marginatae, *Emersae*, *Ptychophyllae*, and the type section of *Bucklandiella*; (ii) the second clade (sections *Sudetica* and *Subsecunda* in Fig. 1) includes the sampled species of sections *Sudeticae*, *Gemmiferae*, and *Subsecundae*; and (iii) *Bucklandiella* sect. *Lawtoniae* forms a strongly supported clade in all analyses. Relationships among these clades of *Bucklandiella* however, differ depending on the data set analyzed and the method used. When analyzing the concatenated data matrix, clades (i) and (ii) stand together with discrete support values. The position of *Bucklandiella* sect. *Lawtonia* remains ambiguous in the different phylogenetic reconstructions and does not receive significant support for any position. It seems sensible, however, to consider *B.* sect. *Lawtoniae* as an independent group separated both from the *Niphotrichum/Codriophorus/B.* sect. *Laevifoliae* and the *Bucklandiella s.s.* clades. *Bucklandiella* sect. *Lawtoniae* is readily separated from the rest of the *Bucklandiella* species by the seta twisted to the right (Larraín & al. 2011), a unique character within *Bucklandiella* sensu Ochyra & al. (2003).

Systematic significance of morphological characters

In terms of the traditional characters that have lead to the different subdivisions of *Racomitrium*, we have found that some of them have been erroneously understood (e.g., leaf papillosity, squarrose outer perichaetial leaves), or simply are too variable and unstable for building a classification (e.g., inner perichaetial leaves morphology, presence of hyaline hairpoint, presence of a differentiated marginal basal row of hyaline and straight walled cells, branching pattern). Some of these characters are diagnostic for specific clades, but cannot be used in other clades. For example, the differentiated basal marginal border of pellucid cells at the marginal base of leaves can explain in part the close molecular relationships between *Codriophorus* sect. *Codriophorus* and *Bucklandiella* sect. *Laevifoliae*, but cannot be used within *Bucklandiella s.s.* (e.g. the strongly supported clade grouping *B. rupestris*, lacking such a border, with *B. pachydictyon*, in which it is variable, and *B. orthotrichacea*, with a well developed, two cell rows wide marginal border). The same is true for the leaf hair points: the papillose, decurrent, and eroso-dentate to serrate hairpoints seems to be diagnostic for *Racomitrium s.s.*, but in *Bucklandiella s.l.* it is quite a variable character, even in different populations of the same species (e.g. *B. subsecunda*, *B. sudetica*, *B. obtusa*, *B. heterostichoides*, etc.). To add confusion, leaf cell papillae seems to be a misleading character. Although the strongly papillose hyaline hair point that contrasts with flat papillae on the lamina exhibited by *Racomitrium s.s.*, and the conical papillae found on *Niphotrichum*, are strong characters for defining these two taxa, differences in the

leaf papillae shape between *Codriophorus s.l.* and *Bucklandiella s.l.* are too unstable for justifying its use as diagnostic character, which is corroborated by our molecular results. The leaf cell papillae of some taxa of *Bucklandiella s.l.* as seen in cross section could just been interpreted as an underdeveloped state of the massive flat papillae found in most species of the *Codriophorus s.l.* species. Both the pseudopapillae found in *Bucklandiella* and the flat papillae of *Codriophorus* are placed over the transverse walls of the laminal cells. These papillae are narrow and tall in the *Bucklandiella* species, and much wider in the *Codriophorus* species, which leave an abrupt furrow just over the cell luminae.

Costa shape seems to be a stable and useful character for some groups of species, although along the phylogeny it appears as a highly homoplastic character. The thin (mostly 2 cell layers thick), and weakly differentiated costa is a shared character between *Niphotrichum* and *Codriophorus* sect. *Fascicularia* (except for *C. varius* which has a three cell layers thick proximal costa). The thick and wide costa is shared between the type section of *Codriophorus* and *Bucklandiella* sect. *Laevifoliae*, although this shape of costa is also present in *Bucklandiella* sect. *Ellipticodryptodon*, and in *B. macounii* (from section *Sudetica*).

Seta torsion has not yet been regarded as important taxonomically, maybe due to the lack of consensus about a stable nomenclature for the side the seta twists (see Wagner 2008), but it has proven to be useful for explaining some of the molecular relationships within *Racomitrium*. We have adopted here the nomenclature of twisting as illustrated in Malcolm & Malcolm (2006: 110), being “to the right” synonym to dextrorse, and “to the left” synonym to sinistrorse. *Bucklandiella* sect. *Lawtonia* is the only group within *Bucklandiella s.l.* which setae are twisted to the right, and the group has always a separate position in the molecular trees. *Codriophorus* sect. *Fascicularia* has the seta slightly twisted to the left at base, but just below the capsule it presents sudden twists to the right, which would explain in part its molecular proximity to *Niphotrichum*. On the other hand, the type section of *Codriophorus* presents seta twisted to the left, which would explain in part its proximity with *Bucklandiella* sect. *Laevifoliae*. However, *Codriophorus varius* has seta twisted to the left and is situated within the *Niphotrichum* group, which consistently has seta twisted to the right. *Codriophorus varius* has almost smooth laminal cells as well, contrasting with *Niphotrichum* species, but it shares with *Niphotrichum* the extremely long peristome teeth. This could be seen as a reversion in the character states of leaf cell papillae and seta twist direction, confirming the isolated position of this taxon.

Resuming, most of the morphological characters traditionally used for an internal

classification of *Racomitrium* present different degrees of homoplasy (Table 3), except those which are synapomorphies of *Racomitrium s.s.*, i.e. a papillose hyaline hairpoint, long decurrent, contrasting with the smooth to slightly papillose laminal cells, and the papillose seta.

CONCLUSIONS

The molecular results in this study do not support the current segregation of the traditional genus *Racomitrium* into four genera. In the light of the present data, three different approaches could be undertaken: (i) keeping the four genera proposed by Ochyra & al. (2003) and describing new genera for placing *Codriophorus varius*, *Codriophorus* sect. *Fascicularia*, *Bucklandiella* sect. *Laevifoliae*, and *Bucklandiella* sect. *Lawtonia*; (ii) recognizing *Racomitrium s.s.* as one genus and treating all other species in a second genus (i.e. *Codriophorus*, the oldest name available); (iii) going back to the traditional use of *Racomitrium*, proposing a novel infrageneric classification that corresponds with the molecular clades.

The first approach seems unjustified because there would not be synapomorphic morphological characters for defining the new genera. The second would reflect quite well our molecular results too, but would need the taxonomic transfer of more than 60 names into *Codriophorus*, that would increase the nomenclatural confusion of the group, since the lectotype of *Racomitrium* is *R. lanuginosum* (Schimper 1860, cf. Ochyra & al. 2003). The third approach seems to be the most appropriate based in our molecular results, which demonstrate the monophyly of *Racomitrium s.l.*, fully justifying the return to the use of the traditional generic concept of the genus, diagnosed by the cladocarpic habit, lack of a central strand in the stem, laminal cell walls conspicuously sinuose, sinuose-walled epidermal cells of the vaginula, and the presence of a preperistome. The updated infrageneric classification of the genus *Racomitrium* is proposed below:

Racomitrium Brid., *Muscologia Recentiorum* 4: 78. 1819. Lectotype (selected by Schimper, 1860): *Trichostomum lanuginosum* Hedw.

Codriophorus P. Beauv., *Mém. Soc. Linn. Paris* 1: 445. 1822 (synonymized by Allen, 2005). Lectotype (Selected by Bednarek-Ochyra *et al.* 2001): *Dicranum aciculare* Hedw.

Niphotrichum (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Cens. Cat. Polish Mosses* 137. 2003 (synonymized by Allen, 2005). Type: *Trichostomum canescens* Hedw.

Bucklandiella Roiv., *Ann. Bot. Fenn.* 9: 116. 1972 (synonymized by Allen, 2005) ≡ *Bucklandia* Roiv. *Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn.* “Vanamo” 9: 98. 1955. *hom. illeg.* [*non Bucklandia* Sternb. 1825, *nec Brongn.* 1828, *nec R. Br. ex Griff.* 1836]. Type: *Bucklandia bartramii* Roiv.

Racomitrium sect. *Racomitrium*

Racomitrium [unranked] *Lanuginosa* Kindb., *Eur. N. Amer. Bryin.* 2: 235. 1898 ≡ *Racomitrium* sect. *Lanuginosa* (Kindb.) Noguchi, *J. Hattori Bot. Lab.* 38: 346. 1974, *nom. illeg. incl. type genus.*

Species in this study: *R. geronticum*, *R. lanuginosum*.

Racomitrium sect. *Andicola* (Bednarek-Ochyra) Larraín & J. Muñoz ≡ *Racomitrium* Brid. subsectio *Andicola*, Bednarek-Ochyra, *Fragm. Flor. Geobot. Ser. Polonica* 2: 64. 1995. ≡ *Codriophorus* P. Beauv. subsectio *Andicola* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Cens. Cat. Polish Mosses* 2003: 140. ≡ *Bucklandiella* subsect. *Andicola* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Cryptog. Bryol.* 32(1): 23. 2011. Type: *Racomitrium dichelymoides* Herzog.

Sole species (not included in this study): *R. dichelymoides*.

Racomitrium sect. *Canescentia* (Kindb.) Larraín & J. Muñoz ≡ *Racomitrium* [unranked] *Canescentia* Kindb., *Eur. N. Amer. Bryin.* 2: 235. 1898 ≡ *Racomitrium* subgen. *Canescentes* Vilh., *Věstn. Král. České Společn. Nauk, TŮ. Mat.-Prír.* 1925(5): 15. 1926 ≡ *Racomitrium* sect. *Racomitrium* Noguchi, *J. Hattori Bot. Lab.* 38: 343. 1974, *nom. inval.* ≡ *Racomitrium* subgen. *Niphotrichum* Bednarek-Ochyra, *Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polonica* 2:70. 1995. Type: *Trichostomum canescens* Hedw.

Racomitrium sect. *Elongata* Bednarek-Ochyra, *Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polon.* 2: 94. 1995 ≡ *Niphotrichum* sect. *Elongata* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Biodivers. Poland* 3: 138. 2003, *syn. nov.* Type: *Racomitrium elongatum* Ehrh. ex Frisvoll.

Species in this study: *R. barbulooides*, *R. canescens*, *R. elongatum*, *R. ericoides*, *R. japonicum*, *R. muticum*, *R. panschii*, *R. pygmaeum*.

- Racomitrium* sect. *Ellipticodryptodon* (Vilh.) Bednarek-Ochyra & Ochyra. *Fragm. Florist. Geobot.* 39: 362. 1994 ≡ *Dryptodon* Brid. subgen. *Ellipticodryptodon* Vilh., *Acta Bot. Bohem.* 2: 53. 1923 ≡ *Racomitrium* subgen. *Ellipticodryptodon* (Vilh.) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Fragm. Florist. Geobot.* 39: 362. 1994. Type: *Racomitrium ellipticum* (Turner) Bruch. & Schimp.
- Racomitrium* subgen. *Microcarpae* Vilh., *Věstn. Král. České Společn. Nauk, TY. Mat.-Prír.* 1925(5): 22. 1926, **syn. nov.** Lectotype (ICBN 22.6): *Trichostomum microcarpon* Hedw.
- Racomitrium* sect. *Emersa* Bednarek-Ochyra, *Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polon.* 2: 65. 1995, **syn. nov.** ≡ *Bucklandiella* sect. *Emersae* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Biodivers. Poland* 3: 142. 2003. Type: *Grimmia emersa* Müll.Hal.
- Racomitrium* sect. *Marginata* Bednarek-Ochyra, *Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polon.* 2: 175. 1995, **syn. nov.** ≡ *Bucklandiella* sect. *Marginatae* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Biodivers. Poland* 3: 143. 2003. Type: *Trichostomum microcarpon* Hedw.
- Racomitrium* sect. *Ptychophylla* Bednarek-Ochyra, *Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polon.* 2: 65. 1995, **syn. nov.** ≡ *Bucklandiella* sect. *Ptychophyllae* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Biodivers. Poland* 3: 143. 2003. Type (ICBN 22.6): *Grimmia ptychophylla* Mitt.
- Racomitrium* subsect. *Grimmiiformia* Bednarek-Ochyra, *Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polon.* 2: 64. 1995, **syn. nov.** ≡ *Bucklandiella* subsect. *Grimmiaeformes* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Biodivers. Poland* 3: 143. 2003. Type: *Racomitrium grimmioides* Herzog.
- Racomitrium* subsect. *Horrida* Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Fragm. Florist. Geobot.* 41: 982. 1996, **syn. nov.** ≡ *Bucklandiella* subsect. *Horridae* (Bednarek-Ochyra & Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Biodivers. Poland* 3: 143. 2003. Type: *Racomitrium curiosissimum* Bednarek-Ochyra & Ochyra.
- Racomitrium* subsect. *Diaphana* Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Fragm. Florist. Geobot.* 41: 982. 1996, **syn. nov.** ≡ *Bucklandiella* subsect. *Diaphanae* (Bednarek-Ochyra & Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Biodivers. Poland* 3: 143. 2003. Type: *Grimmia ptychophylla* Mitt.
- Species in this study: *R. araucanum*, *R. curiosissimum*, *R. didymium*, *R. emersum*, *R. heterostichoides*, *R. lamprocarpum*, *R. orthotrichaceum*, *R. pachydietyon*, *R. rupestre*, *R. subcrispipilum*, *R. visnadiae*.
- Racomitrium* sect. *Fascicularia* Bednarek-Ochyra, *Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polonica* 2: 130. 1995. ≡ *Codriophorus* sect. *Fascicularia* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Cens. Cat. Polish Mosses* 140. 2003. Type: *Trichostomum fasciculare* Hedw.
- Racomitrium* sect. *Chrysea* Bednarek-Ochyra, *Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polonica* 2: 64. 1995, **syn. nov.** ≡ *Codriophorus* sect. *Chrysei* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Cens. Cat. Polish Mosses* 140. 2003. ≡ *Codriophorus* subsect. *Chrysei* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Taxon. Monogr. Codriophorus* 225. 2006. Type: *Grimmia laevigata* Mitt.
- Codriophorus* subsect. *Fasciformes* Bednarek-Ochyra, *Taxon. Monogr. Codriophorus* 168. 2006. **syn. nov.** Type: *Trichostomum fasciculare* Hedw.

Species in this study: *R. fascicularis*, *R. laevigatum*.

Racomitrium sect. *Laevifolia* (Kindb.) Noguchi, J. Hattori Bot. Lab. 38: 361. 1974 ≡ *Racomitrium* [unranked] *Laevifolia* Kindb., Eur. N. Amer. Bryin. 2: 235. 1898 ≡ *Bucklandiella* sect. *Laevifoliae* (Kindb.) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Cens. Cat. Polish Mosses 142. 2003. Type: *Racomitrium heterostichum* (Hedw.) Brid.

Codriophorus subsect. *Depressi* Bednarek-Ochyra, Taxon. Monogr. Codriophorus 151. 2006, **syn. nov.** ≡ *Bucklandiella* subsect. *Depressae* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Crypt. Bryolog. 32(1): 23. 2011. Type: *Racomitrium depressum* Lesq.

Species in this study: *R. depressum*, *R. heterostichum*, *R. obesum*, *R. obtusum*.

Racomitrium sect. *Lawtonia* Bednarek-Ochyra, Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polon. 2: 65. 1995. ≡ *Bucklandiella* sect. *Lawtoniae* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Cens. Cat. Polish Mosses 142. 2003. Type: *Racomitrium lawtonae* Ireland.

Species in this study: *R. laetum*, *R. lawtonae*.

Racomitrium sect. *Papillosa* (Kindb.) Noguchi, J. Hattori Bot. Lab. 38: 349. 1974 ≡ *Racomitrium* [unranked] *Papillosa* Kindb., Eur. N. Amer. Bryin. 2: 235. 1898. Lectotype (selected by Noguchi 1974): *Dicranum aciculare* Hedw.

Trichostomum subgen. *Stenotrichum* A. Chev., Fl. Gén. Env. Paris 2: 44. 1827 ≡ *Racomitrium* sect. *Stenotrichum* (A. Chev.) Bednarek-Ochyra, Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polon. 2: 143. 1995, **syn. nov.** Lectotype (selected by Bednarek-Ochyra 1995): *Dicranum aciculare* Hedw.

Racomitrium subgen. *Cataractarum* Vilh., Věstn. Král. České Společn. Nauk, TŮ. Mat.-Prír. 1925(5): 31. 1926 [as “*Cataractae*”]. Lectotype (selected by Bednarek-Ochyra 1995): *Trichostomum protensum* Duby (= *Trichostomum aquaticum* Schrad.).

Racomitrium subsect. *Hydrophilus* Bednarek-Ochyra, Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polon. 2: 157. 1995, **syn. nov.** ≡ *Codriophorus* subsect. *Hydrophilus* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Biodivers. Poland 3: 140. 2003. Type: *Trichostomum aquaticum* Schrad.

Species in this study: *R. aciculare*, *R. aquaticum*, *R. carinatum*, *R. norrisii*.

Racomitrium sect. *Pilifera* Bednarek-Ochyra, Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polonica 2: 64. 1995. ≡ *Codriophorus* sect. *Piliferi* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Cens. Cat. Polish Mosses 140. 2003. ≡ *Codriophorus* subsect. *Piliferi* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra, Taxon. Monogr. Codriophorus 236. 2006. Type: *Racomitrium varium* (Mitt.) A. Jaeger.

Species in this study: *R. varium*.

Racomitrium sect. *Subsecunda* Bednarek-Ochyra, *Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polon.* 2: 65. 1995 \equiv *Bucklandiella* sect. *Subsecundae* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Cens. Cat. Polish Mosses* 143. 2003. Type: *Racomitrium subsecundum* (Hook. & Grev. ex Harv.) Mitt.

Racomitrium subsect. *Cucullaria* Bednarek-Ochyra, *Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polon.* 2: 64. 1995, **syn. nov.** \equiv *Bucklandiella* subsect. *Cucullaria* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Biodivers. Poland* 3: 143. 2003. Type: *Racomitrium cucullatifolium* Hampe.

Species in this study: *R. angustifolium*, *R. crispipilum*, *R. nivale*, *R. subsecundum*.

Racomitrium sect. *Sudetica* Bednarek-Ochyra, *Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polon.* 2: 221. 1995 \equiv *Bucklandiella* sect. *Sudeticae* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Cens. Cat. Polish Mosses* 143. 2003. Type: *Racomitrium sudeticum* (Funck) Bruch & Schimper.

Species in this study: *R. sudeticum*, *R. valdon-smithii*.

TAXONOMIC CHANGES

Racomitrium sect. *Andicola* (Bednarek-Ochyra) Larraín & J.Muñoz, **comb. nov.**

Basionym: *Racomitrium* subsectio *Andicola* Bednarek-Ochyra, *Fragm. Flor. Geobot. Ser. Polonica* 2: 64. 1995. ≡ *Codriophorus* subsectio *Andicola* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Cens. Cat. Polish Mosses* 2003: 140. ≡ *Bucklandiella* subsect. *Andicola* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Cryptog. Bryol.* 32(1): 23. 2011.

Racomitrium sect. *Canescentia* (Kindb.) Larraín & J.Muñoz, **comb. nov.**

Basionym: *Racomitrium* [unranked] *Canescentia* Kindb., *Eur. N. Amer. Bryin.* 2: 235. 1898 ≡ *Racomitrium* subgen. *Canescentes* Vilh., *Věstn. Král. České Společn. Nauk, TŮ. Mat.-Prír.* 1925(5): 15. 1926 ≡ *Racomitrium* sect. *Racomitrium* Noguchi, *J. Hattori Bot. Lab.* 38: 343. 1974, *nom. inval.* ≡ *Racomitrium* subgen. *Niphotrichum* Bednarek-Ochyra, *Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polonica* 2:70. 1995

Racomitrium allanfifei (Bednarek-Ochyra & Ochyra) Larraín & J.Muñoz, **comb. nov.**

Basionym: *Bucklandiella allanfifei* Bednarek-Ochyra & Ochyra, *J. Bryol.* 32(4): 247. 2010.

Racomitrium angustissimum (Bednarek-Ochyra & Ochyra) Larraín & J.Muñoz, **comb. nov.**

Basionym: *Bucklandiella angustissima* Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Cryptog. Bryol.* 32(1): 14. 2011.

Racomitrium araucanum (Larraín) Larraín & J.Muñoz, **comb. nov.**

Basionym: *Bucklandiella araucana* Larraín, *Bryologist* 114(4): 737. 2011.

Racomitrium corrugatum (Bednarek-Ochyra) Larraín & J.Muñoz, **comb. nov.**

Basionym: *Codriophorus corrugatus* Bednarek-Ochyra, *Bryologist* 107: 377. 2004.

Racomitrium nivale (Kockinger, Bednarek-Ochyra & Ochyra) Larraín & J.Muñoz, **comb. nov.**

Basionym: *Bucklandiella nivalis* Kockinger, Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Bryologist* 110: 93. 2007.

Racomitrium shevockii (Bednarek-Ochyra & Ochyra) Larraín & J.Muñoz, **comb. nov.**

Basionym: *Bucklandiella shevockii* Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Polish Bot. J.* 55(2): 500. 2010.

ACKNOWLEDGEMENTS

We acknowledge Ryszard Ochyra, Halina Bednarek-Ochyra, Jim Shevock, Blanka Shaw, Bill Buck, and Dale Kruse for providing valuable herbarium specimens for our morphological and molecular studies, as well as the curators of the herbaria mentioned in the text. Rafael Hernández, Fátima Durán and Emilio Cano (Madrid), as well as Susan Wicke and Monika Ballmann (Bonn) are greatly acknowledged for technical help and kindness. Boon-Chuan Ho, Reinaldo Vargas and Jorge Avaria provided valuable help about statistical analyses and use of phylogenetic software. JL & DQ are grateful for the hospitality of the Real Jardín Botánico Madrid. Thanks also to Derrick Zwickl (GARLI) and Ben Stöver (TreeGraph2) for advice on using their software. This contribution was funded by CONICYT (no. 21061080) and MECESUP scholarships given to JL, and the grant CGL2009-09530-BOS of the Ministry of Science and Technology of Spain to JM. We also thank the DAAD (Deutscher Akademischer Austauschdienst) for financing a two months internship in Bonn/Germany for JL. DQ acknowledges the Queens Pub Madrid for continuous wifi and an open terrace at all times.

LITERATURE CITED

- Allen, B. 2005. Maine Mosses, Sphagnaceae-Timmiaceae. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, Vol. 93, 419 pp.
- Bednarek-Ochyra, H. 1995. Rodzaj *Racomitrium* (Musci, Grimmiaceae) w Polsce: taksonomia, ekologia i fitogeografia. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Series Polonica* 2: 1–307.
- Bednarek-Ochyra, H. 2006. A monograph of the moss genus *Codriophorus* P. Beauv. (Grimmiaceae). W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków. 276 pp.
- Bednarek-Ochyra, H. & Ochyra, R. 2011. *Bucklandiella angustissima* sp. nov. (Grimmiaceae), a new austral amphipacific species with the smallest capsules and the shortest setae in the genus. *Cryptogamie, Bryologie* 32(1): 13–27.

- Borsch, T. & Quandt, D. 2009. Mutational dynamics and phylogenetic utility of noncoding chloroplast DNA. *Plant Systematics and Evolution* 282: 169–199.
- Bridel, S.E. 1819. *Methodus nova muscorum ad naturae normam melius instituta et muscologiae recentiorum accommodata*. Gothae, apud A. Ukertum. xviii + 220 pp.
- Bridel, S.E. 1826. *Bryologia universa seu systematica ad novam methodum dispositio, historia et descriptio omnium muscorum frondosorum hucusque cognitorum cum synonymia ex auctoribus probatissimis*. Vol. 1. Lipsiae, sumtibus Joan. Ambros. Barth. xlvi + 856 pp.
- Bruch, P., Schimper, W.P. & Gumbel, T. 1845. *Racomitrium*. Fasc. 25–28: 13 pp. + 8 plates. in: Schimper, W. P. (ed.), *Bryologia europaea seu genera muscorum europaeorum monographice illustrata*. Stuttgartiae. Sumptibus Librariae E. Schweizerbart.
- Doyle, J.J. & Doyle, J.L. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11–15.
- Frey, W., Stech, M. 2009. Marchantiophyta, Bryophyta, Anthocerotophyta. In: Frey, W. (ed.): *Syllabus of Plant Families. A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, 13th ed., Part 3 Bryophytes and seedless Vascular Plants*. Gebr. Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Frisvoll, A.A. 1983. A taxonomic revision of the *Racomitrium canescens* group (Bryophyta, Grimmiales). *Gunneria* 41: 1–181.
- Frisvoll, A.A. 1988. A taxonomic revision of the *Racomitrium heterostichum* group (Bryophyta, Grimmiales) in N. and C. America, N. Africa, Europe and Asia. *Gunneria* 59: 1–289.
- Guindon, S. & O. Gascuel. 2003. A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-likelihood". *Systematic Biology* 52: 696–704.
- Hedderon, T.A., Murray, D.J., Cox C.J. & Nowell, T.L. 2004. Phylogenetic relationships

of haplolepidous mosses (Dicranidae) inferred from *rps4* gene sequences. *Systematic Botany* 29(1): 29–41.

Hedwig, J. 1801. *Species muscorum frondosorum descriptae et tabulis aeneis LXXVII coloratis illustratae*. Opus posthumum editum a Friderico Schwaegrichen. Lipsiae, sumtu Joannes Ambrosii Barthii, Parisiis, apud Amand Koenig. vi + 353 pp. + lxxvii plates.

Hernández-Maqueda, R. 2007. *Incongruencia entre señal morfológica y molecular: una nueva propuesta sistemática para el complejo Grimmiaceae-Ptychomitriaceae (Bryophyta)*. PhD. Dissertation. Universidad Autónoma de Madrid. 186 pp.

Hernández-Maqueda, R., Quandt, D. & Muñoz, J. 2008a. Testing reticulation and adaptive convergence in the Grimmiaceae (Bryophyta). *Taxon* 57: 500–510.

Hernández-Maqueda, R., Quandt, D., Werner, O. & Muñoz, J. 2008b. Phylogeny and classification of the Grimmiaceae/Ptychomitriaceae complex (Bryophyta) inferred from cpDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 863–877.

Hübener, J.W.P. 1833. *Muscologia germanica oder Beschreibung der Deutschen Laubmoose*. Leipzig, bei Friedrich Hofmeister. xviii + 722 pp.

Huelsenbeck, J.P. & Rannala, B. 2004. Frequentist properties of Bayesian posterior probabilities of phylogenetic trees under simple and complex substitution models. *Systematic Biology* 53: 904-913.

Huelsenbeck, J.P. & Ronquist, F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754–755.

Husnot, T. 1890. *Muscologia Gallica. Descriptions & figures des mousses de France et des contrées voisines*. F. Savy, Libraire, Boulevard St-Germain, 77 Paris. viii + 458 pp. + 125 plates.

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.

Kindberg, N.C. 1898. Genera of European and N. American Bryineae (Mosses). Linköping, Linköpings Lithografiska Aktiebolag. iii + 410 pp.

Larraín, J., Quandt, D. & Muñoz, J. 2011. *Bucklandiella araucana* (Grimmiaceae), a new species from Chile. *The Bryologist* 114: 732–743.

Lindberg, S.O. 1878. Utkast till en naturlig gruppering af Europas bladmossor med toppsittande frukt (Bryineae acrocarpae). Helsingfors, J. C. Frenckell & Sons tryckeri. 39 pp.

Lindberg, S.O. 1879. Musci scandinavici in systemate novo naturali dispositi. Upsaliae, ex Officina Iesariae Edquist. 50 pp.

Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 2010. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.74. <http://mesquiteproject.org>.

Malcolm, B. & Malcolm, N. 2006. Mosses and other bryophytes, an illustrated glossary. Second Edition. Micro-Optic Press, Nelson, New Zealand. 336 pp.

Mitten, W. 1869. Musci austro-americi, sive enumeratio muscorum omnium austro-americanorum austeri hucusque cognitorum. *The Journal of the Linnaean Society Botany* 12: 1–659.

Müller, C. 1849. Synopsis muscorum frondosorum omnium hucusque cognitorum. Pars prima. Musci vegetationis acrocarpae. Berolini sumptibus Alb. Foerstner. viii + 812 pp.

Müller, K. 2004a. PRAP—computation of Bremer support for large data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 780–782.

Müller, K. 2004b. SeqState—primer design and sequence statistics for phylogenetic DNA data sets. *Applied Bioinformatics* 4: 65–69.

Noguchi, A. 1974. Musci Japonici. X. The genus *Racomitrium*. *Journal of the Hattori*

Botanical Laboratory 38: 337–369.

Ochyra, R. & Afonina, O.M. 1986. The taxonomic position and geographical distribution of *Grimmia andreaeopsis* C. Muell. (Grimmiaceae, Musci). Polish Polar Research 7: 319–332.

Ochyra, R. & Bednarek-Ochyra, H. 2007. Grimmiaceae subfam. Racomitrioideae. *in* Flora of North America Editorial Committee (eds.), Flora of North America, vol. 27, Bryophyta, part 1, 266–305. Oxford University Press, New York.

Ochyra, R., Żarnowiec, J. & Bednarek-Ochyra, H.. 2003. Census catalogue of Polish mosses. Biodiversity of Poland 3: 1–372.

Olsson, S., Buchbender, V., Enroth, J., Hedenäs, L., Huttunen, S. & Quandt, D. 2009. Phylogenetic analyses reveal high levels of polyphyly among pleurocarpous lineages as well as novel clades. The Bryologist 112: 447–466.

Pagel, M. & Meade, A. 2004. A Phylogenetic Mixture Model for Detecting Pattern-Heterogeneity in Gene Sequence or Character-State Data. Systematic Biology, 53, 571–581.

Posada, D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. Molecular Biology and Evolution 25 (7): 1253-1256.

Quandt, D., Müller, K. & Huttunen, S. 2003. Characterisation of the chloroplast DNA *psbT-H* region and the influence of dyad symmetrical elements on phylogenetic reconstructions. Plant Biology 5, 400–410.

Quandt, D., Müller, K., Stech, M., Hilu, K.W., Frey, W., Frahm, J.-P. & Borsch, T. 2004. Molecular evolution of the chloroplast *trnL-F* region in land plants. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 98: 13–37.

Redelings, B.D. & Suchard, M.A. 2005. Joint Bayesian Estimation of Alignment and

Phylogeny. *Systematic Biology*, 54(3): 401–418.

Ronquist, F. & Huelsenbeck, J.P. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574.

Schimper, W.P. 1860. *Synopsis muscorum europaeorum premissa introductione de elementis bryologicis tractante*. Stuttgartiae. Sumptibus Librariae E. Schweizerbart. clix + v + 783 pp. + 8 plates.

Schmidt, H.A., Strimmer, K., Vingron, M., & von Haeseler, A. 2002. TREE-PUZZLE: maximum likelihood phylogenetic analysis using quartets and parallel computing. *Bioinformatics* 18: 502–504.

Shimodaira, H. & Hasegawa, M. 2001. CONSEL: for assessing the confidence of phylogenetic tree selection. *Bioinformatics* 17: 1246–1247.

Simmons, M. & Ochoterena, H. 2000. Gaps as Characters in Sequence-Based Phylogenetic Analyses. *Systematic Biology* 49: 369–381.

Spagnuolo, V., Caputo, P., Cozzolino, S., Castaldo, R. & de Luca, P. 1999. Patterns of relationship in Trichostomoideae (Pottiaceae, Musci). *Plant Systematics and Evolution* 216: 69–79.

Stamatakis, A. 2006. RAxML-VI-HPC: Maximum Likelihood-based Phylogenetic Analyses with Thousands of Taxa and Mixed Models. *Bioinformatics* 22(21): 2688–2690.

Stöver, B.C. & Müller, K.F. 2010. TreeGraph 2: Combining and visualizing evidence from different phylogenetic analyses. *BMC Bioinformatics* 11: 7.

Swofford, D.L. 2003. PAUP*. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*. Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Wagner, D.H. 2008. Guide to the Racomitrioideae of Oregon. <http://oregonstate.edu/dept/botany/herbarium/racoweb/ARACKEY.htm>

White, T.J., Bruns, T., Lee, S. & Taylor, J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. Pages 315–322. In: M. Innis, D. Gelfand, J. Sninsky & T. White. PCR protocols: a guide to methods and applications. Academic Press. San Diego.

Wicke, S. & Quandt, D. 2009. Universal primers for the amplification of the plastid *trnK/matK* region in land plants. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 66(2): 285–288.

Zwickl, D.J. 2006. Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion. Ph.D. dissertation, The University of Texas at Austin.

Species	Origin	Voucher	GenBank accession no.		
			<i>rps4-trnT-trnL</i>	<i>trnK/matK</i>	ITS
<i>Bucklandiella angustifolia</i>	China, Fugong	Shevock 31052 (CONC)	HE586600	HE585276	HE584699
<i>Bucklandiella araucana</i>	Chile, Villarrica	Larraín 31884 (CONC, holotype)	HE586612	HE585284	HE584700
<i>Bucklandiella crispipila</i>	Colombia, Especial	Churchill & Muñoz 19337 (MA)	EU246864, EU246899, EU246924	FORTHCOMING	–
<i>Bucklandiella curiosissima</i>	New Zealand, Canterbury Land	Wilson s/n (CHR 510953)	HE586611 EU246865, EU246900, EU246925	–	HE584702
<i>Bucklandiella didyma 1</i>	Chile, Llanquihue	Holz & Franzaring CH 00-4 (MA)	FORTHCOMING	FORTHCOMING	FORTHCOMING
<i>Bucklandiella didyma 2</i>	Chile, Magallanes	Larraín 27435 (CONC)	FORTHCOMING	FORTHCOMING	FORTHCOMING
<i>Bucklandiella didyma 3</i>	Chile, Aisén	Larraín 27734 (CONC)	FORTHCOMING	FORTHCOMING	FORTHCOMING
<i>Bucklandiella emersa 1</i>	Reunion Is., Cratere Commerson	Frahm REU-342 (BONN)	HE586614	HE585285	HE584703
<i>Bucklandiella emersa 2</i>	Reunion Is., Cirque de Salazie	Schäfer-Verwimp & Verwimp s.n. (MA)	FORTHCOMING	FORTHCOMING	FORTHCOMING
<i>Bucklandiella heterosticha 1</i>	Azores Is., Pico Is.	Stech 07-157 (L)	FORTHCOMING	FORTHCOMING	FORTHCOMING
<i>Bucklandiella heterosticha 2</i>	U.S.A., California	(MO 5125302)	EU246902	FORTHCOMING	EU343801
<i>Bucklandiella heterosticha 3</i>	Scotland, Stirlingshire	Kruse 2650 (CONC)	FORTHCOMING	–	FORTHCOMING
<i>Bucklandiella heterostichoides</i>	Kerguelen Is., Grande Terre	Ochyra 3822/06 (CONC)	HE586604	HE585278	HE584704
<i>Bucklandiella laeta</i>	Japan, Shikoku	Deguchi s/n (MA 30360)	HE586598	HE585269	HE584705
<i>Bucklandiella lamprocarpa</i>	Chile, Aisén	Larraín 27861 A (CONC)	HE586609	HE585282	HE584706
<i>Bucklandiella lawtonae</i>	U.S.A., Alaska	Schofield 109246 (CONC)	HE586597	HE585275	HE584707
<i>Bucklandiella nivalis</i>	Austria, Carinthia	Köckinger 03-453 (CONC, isotype)	HE586601	HE585286	–
<i>Bucklandiella obesa</i>	U.S.A., California	Shevock 21653 (CONC)	–	FORTHCOMING	FORTHCOMING
<i>Bucklandiella obtusa</i>	Netherlands, Drente	van Zanten 05.04.10 (herb. van Zanten)	FORTHCOMING	FORTHCOMING	FORTHCOMING
<i>Bucklandiella orthotrichacea</i>	Chile, Villarrica	Larraín 31999 (CONC)	HE586606	HE585280	HE584708
<i>Bucklandiella pachydictyon</i>	Chile, Aisén	Larraín 27072 (CONC)	HE586607	HE585281	HE584709
<i>Bucklandiella rupestris</i>	Chile, Aisén	Larraín 27070 A (CONC)	HE586608	–	HE584710
<i>Bucklandiella striatipila</i>	Chile, Aisén	Larraín 26643 (CONC)	HE586605	HE585279	HE584711
<i>Bucklandiella subsecunda</i>	Bolivia, Tarija	Churchill <i>et al.</i> 23559 (MA)	HE586599	HE585287	HE584712
<i>Bucklandiella sudetica</i>	U.S.A., California	Shevock 18497 (MA)	HE586603	HE585277	HE584713
<i>Bucklandiella valdon-smithii</i>	Prince Edward Is., Marion Is.	Ochyra & Smith 738/99 (CONC, isotype)	HE586602	HE585271	HE584714
<i>Bucklandiella visnadiae</i>	Brazil, Minas Gerais	Buck 27053 (CONC, isotype)	HE586610	–	HE584715
<i>Codriophorus acicularis</i>	Spain, Cantabria	Fuertes & Oliván s.n. (MA 22069)	DQ399609,	–	EU343798

<i>Codriophorus aquaticus</i>	Spain, Cantabria	Fuertes & Oliván s.n. (MA 22070)	EU246896, DQ399636 EU246863, EU246897, EU246923 DQ399610,	FORTHCOMING	–
<i>Codriophorus carinatus</i>	South Korea, Kyonggi-gu	Shevock 16062 (MA)	EU246898, DQ399637	–	–
<i>Codriophorus depressus</i>	U.S.A., California	Shevock 29213 (CONC)	FORTHCOMING	FORTHCOMING	FORTHCOMING
<i>Codriophorus fascicularis</i>	Poland, Tatra Mountains	Cykowska 2559 (CONC)	HE586596	HE585274	HE584716
<i>Codriophorus laevigatus</i>	Chile, Aisén	Larraín 27017 (CONC)	HE586595	HE585273	HE584717
<i>Codriophorus norrisii</i>	U.S.A., California	Shevock 24007 (CONC)	FORTHCOMING	FORTHCOMING	–
<i>Codriophorus varius</i>	U.S.A., California	Shevock 21746 (CONC)	FORTHCOMING	FORTHCOMING	FORTHCOMING
<i>Dryptodon austrofunalis</i>	Bolivia, La Paz	(MO 5211690)	EU246853, EU246878, EU246913 EU246855,	FORTHCOMING	EU343752
<i>Dryptodon decipiens</i>	Spain, Toledo	Muñoz 7131 (MA)	EU246881, EU246915	FORTHCOMING	EU343753
<i>Dryptodon dissimulatus</i>	Spain, Madrid	Guil-Lopez TB.24.2.MR (MA)	HE586615	FORTHCOMING	FORTHCOMING
<i>Dryptodon torquatus</i>	U.S.A., California	Shevock 21031 (MA)	EU246858, EU246887, EU246918 DQ399624,	FORTHCOMING	EU343757
<i>Dryptodon trichophyllus</i>	U.S.A., California	Shevock 21206 (MA)	EU246888, DQ399651 EU246854,	FORTHCOMING	–
<i>Grimmia caespiticia</i>	Spain, Ávila	Muñoz 6723 (MA)	EU246879, EU246914	FORTHCOMING	EU343760
<i>Grimmia funalis</i>	Norway, Finnmark	Hedenäs s.n. (S B64173)	FORTHCOMING DQ399618,	FORTHCOMING	EU343767
<i>Grimmia ovalis</i>	U.S.A., Nevada	Allen 21933 (MO)	EU246883, DQ399645 DQ399616,	FORTHCOMING	EU343785
<i>Grimmia plagiopodia</i>	Sweden, Torne Lappmark	Hedenäs s.n. (S B70024)	EU246884, DQ399643	FORTHCOMING	EU343787
<i>Niphotrichum barbuloides</i>	China, Gongshan	Shevock 23044 (CONC)	FORTHCOMING	FORTHCOMING	FORTHCOMING

<i>Niphotrichum canescens</i>	Poland, Tatra Mountains	Cykowska 1558 (CONC)	HE586591 EU246866,	HE585272	HE584718
<i>Niphotrichum elongatum</i>	Spain, Palencia	Muñoz 6699 (MA 13319)	EU246901, EU246926	FORTHCOMING	EU343800
<i>Niphotrichum ericoides</i>	Poland, Tatra Mountains	Cykowska 320 (CONC)	HE586594	HE585270	HE584698
<i>Niphotrichum japonicum</i>	China, Liaoning	Buck 23657 (CONC)	FORTHCOMING	FORTHCOMING	FORTHCOMING
<i>Niphotrichum muticum</i>	U.S.A., Alaska	Schofield 113261 (CONC)	FORTHCOMING	FORTHCOMING	FORTHCOMING
<i>Niphotrichum panschii</i>	Canada, Queen Elizabeth Is.	Allen 19833 (MA 21907)	FORTHCOMING	FORTHCOMING	FORTHCOMING
<i>Niphotrichum pygmaeum</i>	U.S.A., Washington	Spence 1765 (CONC)	FORTHCOMING	–	FORTHCOMING
<i>Ptychomitrium formosicum</i>	Taiwan, Taichung Co	Shevock <i>et al.</i> 18015 (MO)	DQ399601, EU246893, DQ399628	FORTHCOMING	–
<i>Ptychomitrium gardneri</i>	U.S.A., Idaho	(MO 5135689)	DQ399602, EU246894, DQ399629	FORTHCOMING	–
<i>Ptychomitrium sellowianum</i>	Paraguay, Paraguari	(MO 5215787)	DQ399603, EU246895, DQ399630	FORTHCOMING	–
<i>Racomitrium geronticum</i>	Chile, Osorno	Larraín 25410 (CONC)	FORTHCOMING	FORTHCOMING	FORTHCOMING
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	Ecuador, Azuay	Jorgensen <i>et al.</i> 1589 (MA)	HE586592	HE588126	HE584719
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	España, Castilla La Mancha	Cezón <i>et al.</i> s.n. (MA 35702)	FORTHCOMING	FORTHCOMING	FORTHCOMING
<i>Racomitrium pruinosum</i>	New Zealand, Nelson	Streimann 51064 (MA)	HE586593	HE588127	HE584720
<i>Racomitrium pruinosum</i>	Australia, New South Wales	Streimann 60080 (MA)	FORTHCOMING	FORTHCOMING	FORTHCOMING
<i>Schistidium crassipilum</i>	Spain, Granada	Muñoz s.n. (MA 14862)	EU246867, EU246904, EU246927	FORTHCOMING	EU343802
<i>Schistidium lingulatum</i>	U.S.A., Washington	(MA 26281)	FORTHCOMING	FORTHCOMING	EU343750

Table 1. List of the species used for DNA extraction, indicating voucher information (geographic origin, collector, herbarium) and Genbank accession numbers.

Position	Region
211-216	rps4-trnT IGS
288-290	rps4-trnT IGS
358-361	rps4-trnT IGS
377-381	rps4-trnT IGS
502-505	rps4-trnT IGS
709-713	trnT-trnL IGS
763-775	trnT-trnL IGS
908-943	trnT-trnL IGS
1087-1089	trnT-trnL IGS
1197-1200	5' trnL intron
1341-1351	trnK intron
1436-1440	trnK intron
1585-1588	trnK intron
1621-1622	trnK intron
3980-3988	ITS1
4263-4370	ITS1
4622-4687	ITS1
5135-5227	ITS1
5759-5794	ITS1
5885-5893	ITS1
6076-6091	ITS2
6778-6903	ITS2

Table 2. Location of mutational hotspots and corresponding region (location given as absolute position in the complete combined dataset of 7210 bp, before exclusion of hotspots).

Character	changes
Seta papillosity	1
Long decurrent hairpoint	1
Papillose hairpoint/low papillose lamina	1
Propagula	1
Leaves contorted when dry	1
Inner perichaetial leaves strongly modified	2
Undivided peristome teeth	2
Papillae shape	2
Leaf papillosity	3
Costa length	3
Peristome teeth length	3
Leaf shape	4
Inner perichaetial leaves hairpoint	4
Leaf cross section	5
Inner perichaetial leaves hairpoint	6
Seta torsion	6
Presence of alar cells	8
Basal marginal band	9
Urn shape	9
Hyaline hairpoint	10
Inner perichaetial leaves hyaline	10
Costa thickness at base	11

Table 3. Number of changes of selected characters along the phylogeny.

Appendix 1. Voucher material and literature references used for the construction of the morphological characters matrix.

Bucklandiella angustifolia: Shevock 30845 (CONC), 31052 (CONC), Frisvoll 1988; *Bucklandiella araucana*: Larraín 31884 (type - CONC), 31885 (isotype - CONC), Deguchi 25239 (HIRO), 25885 (HIRO), 25216 (HIRO), 25237 (HIRO); *Bucklandiella crispipila*: many specimens! Lewis 78-3134 (perichaetial leaves) (NY); *Bucklandiella curiosissima*: Wilson s.n. (CHR 510953), Vitt 10610 (CONC - type), Bednarek-Ochyra & Ochyra 1996, Fife 2000; *Bucklandiella didyma*: many specimens!, Larraín & Vargas 26620 (CONC), Larraín & Suárez 32516 (CONC); *Bucklandiella emersa*: Mossman s.n. (E - type), Frahm REU-342 (BONN), Schäfer-Verwimp & Verwimp 20019 (CONC), Frisvoll 1988; *Bucklandiella heterosticha*: Mateo & al. s.n. (CONC), Kruse 2650 (CONC), Muñoz 9912 (CONC), Frisvoll 1988; *Bucklandiella heterostichoides*: Dusen 113 c.fr. (H); *Bucklandiella laeta*: Deguchi 30360 (CONC), Smith J-88 (CONC), Frisvoll 1988; *Bucklandiella lamprocarpa*: Larraín 27179 (CONC), Deguchi 1984; *Bucklandiella lawtoniae*: Schofield 109246 (CONC), 105845 (CONC), Shevock 32887 (CAS), 32871 (CAS), 32860 (CAS), Frisvoll 1988; *Bucklandiella nivalis*: Köckinger 03-453 (CONC- isotype), Köckinger & al. 2007; *Bucklandiella obesa*: Shevock 21653 (CONC), Frisvoll 1988; *Bucklandiella obtusa*: Greven 4773 (CONC), Frisvoll 1988; *Bucklandiella orthotrichacea*: several specimens! Larraín 31999 c.fr. (CONC), Deguchi 1984; *Bucklandiella pachydictyon*: Larraín & Vargas 27070c (CONC), Pfanzelt 405 (CONC), Buck 41375 (CONC), Ochyra & al. 2008; *Bucklandiella rupestris*: Roivainen 1982 (H) + several specimens, Deguchi 1984; *Bucklandiella striatipila*: Montero 3426 (CONC), 7960 (CONC), Larraín 26414 (CONC); *Bucklandiella subsecunda*: Walich s.n. (NY - type), Shevock 28541 (CONC), Herzog 3315 (FH), Lindig s.n. (FH 6401), Balázs s.n. (MA 20490), Lewis 38880 (LPB), Frisvoll 1988; *Bucklandiella sudetica*: Ochyra & al. 2008, Funck 15 (M - type), Larraín 31008 (CONC), Fuertes & Acón s.n. (CONC), Shevock 18497 (CONC), Frisvoll 1988; *Bucklandiella valdon-smithii*: Ochyra & Smith 738/99 (CONC - type), Ochyra & Bednarek-Ochyra 1999; *Bucklandiella visnadiae*: Buck 27053 (NY, CONC - type), Buck 1997, Bednarek-Ochyra & al. 1999; *Codriophorus acicularis*: Shevock 31761 (CONC), 31655 (CONC), Cezón & Muñoz 34062 (CONC), Larraín & al. 30772 (CONC), Bednarek-Ochyra 2006; *Codriophorus aquaticus*: Larraín & al. 30776 (CONC), Fuertes & Oliván 22070 (CONC), Bednarek-Ochyra 2006; *Codriophorus depressus*: Shevock 22602, 24117, 29213, 32958 (CONC), Bednarek-Ochyra 2006; *Codriophorus fascicularis*: Cykowska 803, 2559

(CONC), Zarnowiec s.n. (CONC), Deguchi 13105 (CONC), Holmen 74-981 (CONC), Bednarek-Ochyra 2006; *Codriophorus laevigatus*: Larraín & Palfner 27885 c.fr., García 4121 c.fr. (CONC), Roivainen 677 (H), Bednarek-Ochyra 2006; *Codriophorus norrisii*: Shevock 21636 (CONC), 20160 (CONC), 24007 (CONC), Bednarek-Ochyra 2006; *Codriophorus varius*: Schofield 127319 (CONC), Shevock 21746 (CONC), 31585 (CONC), Wittmann B-111781 (CONC), Bednarek-Ochyra 2006; *Niphotrichum barbuloides*: Czernyadjeva 116c (CONC), Shevock 23044 (CONC), Frisvoll 1983; *Niphotrichum canescens*: Shevock 17360 (CONC), Boubee 227 (CONC), Cykowska 1558 (CONC), Frisvoll 1983, Bednarek-Ochyra 1995; *Niphotrichum elongatum*: Grant s.n. (CONC), Larraín 32570 (CONC), Muñoz 6699 (CONC), Schofield 127320 (CONC), 127322 (CONC), Frisvoll 1983, Bednarek-Ochyra 1995; *Niphotrichum ericoides*: Ochyra & Bednarek-Ochyra, Musci Poloniae Exsiccati 1139 (CONC), Cykowska 320 (CONC), Schofield 108045 (CONC), Bednarek-Ochyra 1995, Frisvoll 1983; *Niphotrichum japonicum*: Buck 23657 (CONC), Frisvoll 1983; *Niphotrichum muticum*: Schofield 113261 (CONC), 113397 (CONC), Frisvoll 1983; *Niphotrichum panschii*: Allen 19833 (CONC), Frisvoll 1983; *Niphotrichum pygmaeum*: Spence 1765 (CONC), Schofield & Straley 76874 (CONC), Frisvoll 1983; *Racomitrium geronticum*: Krause s.n. (MA - type), Larraín 25410 (CONC), Palacios s.n. (CONC); *Racomitrium lanuginosum*: several specimens!, Bednarek-Ochyra 1995; *Racomitrium pruinosum*: Brownlie 200 (CHR), Wilson 1207 (CHR), Macmillan BH 94/139 (CHR).

Appendix 2. List of morphological characters included and their codification. Gametophytic: 1-23; Sporophytic: 24-31.

1. Leaf shape: lanceolate (0), ovate-lanceolate to elliptical (1). **2.** Leaf size: mostly less than 2.5 mm (0), ca. 2.5 mm (1), mostly more than 2.5 mm (2). **3.** Leaves plicate: no (0), yes (1). **4.** Leaves contorted when dry: no (0), yes (1). **5.** Leaf cross section: keeled (0), concave to U-shaped (1). **6.** Leaf papillosity: no or pseudopapillose (0), yes (1). **7.** Papillae shape: flat (0), variable (1), conic (2). **8.** Papillose hairpoint/smooth lamina: no (0), yes (1). **9.** Hyaline hairpoint: generally long (0), short or absent (1). **10.** Long decurrent hairpoint: no (0), yes (1). **11.** Margin: entire (0), dentate to crenulate (1), serrate (2). **12.** Costa: simple (0), branched (1). **13.** Costa thickness at base: two layers (0), 2–3 layers (1), more than three layers (2). **14.** Costa length: percurrent to excurrent (0), subpercurrent or less (1). **15.** Presence of alar cells: no (0), yes (1), hyaline and inflated (2). **16.** Basal marginal band: >10 cells (0), <10 cells or absent (1). **17.** Propagula: no (0), yes (1). **18.** Outer perichaetial leaves squarrose when wet: no (0), yes (1). **19.** Inner perichaetial leaves strongly modified: no, normal above (0), yes (1). **20.** Inner perichaetial leaves hyaline: just at base (0), almost throughout (1). **21.** Inner perichaetial leaves hyaline hairpoint: absent (0), present (1). **22.** Margin stratosity: unistratose (0), bi- to multistratose (1). **23.** Innermost perichaetial leaves plicate: no (0), yes (1). **24.** Seta length: generally less than 5 mm (0), generally more than 5 mm (1). **25.** Seta papillosity: no (0), yes (1). **26.** Seta torsion: to the left (0), to the right (1). **27.** Urn shape: nearly spheric (0), elliptic (1), cylindrical (2). **28.** Peristome teeth length: <500 μm (0), 500–1000 μm (1), >1000 μm (2). **29.** Undivided peristome teeth: yes (0), no (1). **30.** Spore size: <20 μm (0), >20 μm (1). **31.** Calyptra papillose: no (0), yes (1).

**5.2 REVISIÓN TAXONÓMICA DE LAS ESPECIES SUDAMERICANAS DE
RACOMITRIUM BRID.**

El género *Racomitrium* en Latinoamérica

Juan Larraín¹ & Jesús Muñoz²

¹Departamento de Botánica, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.

²Real Jardín Botánico (CSIC), Plaza de Murillo 2, E-28014 Madrid, Spain; Universidad Tecnológica Indoamérica, Bolívar 2035, Ambato, Ecuador.

Resumen: Se presenta una revisión del género *Racomitrium* para Latinoamérica, incluyendo el archipiélago de Juan Fernández, islas Georgias del Sur, islas Malvinas, y las islas del Caribe. Se reconocen 21 especies para el área tratada. Se incluyen descripciones, ilustraciones y mapas de distribución para todas las especies. Trece nombres son lectotipificados, y se proponen 16 nuevos sinónimos.

Resumo: Uma revisão do gênero *Racomitrium* é apresentada para a América Latina, incluindo o arquipélagos Juan Fernández, Geórgia do Sul, Malvinas e as ilhas do Caribe. Vinte e uma espécies são reconhecidas para a área tratada. São incluídas descrições, ilustrações e mapas de distribuição para todas as espécies. Treze nomes são lectotipificados e 16 novos sinônimos são propostos.

Abstract: A revision of the genus *Racomitrium* for Latin America is presented, including the Juan Fernández, Falkland and South Georgia Islands, and all the Caribbean islands. Twenty-one species are recognized for the area. All the species are described, illustrated, and mapped. Thirteen names are lectotypified and 16 new synonyms are proposed.

Introducción

El género *Racomitrium* Brid. se encuentra bien representado en las regiones templadas de ambos hemisferios, así como también en las altas cumbres de las regiones tropicales, incluyendo cerca de 80 especies distribuidas en todos los continentes. El género se caracteriza por el hábito cladocárpico, las células laminares de rectangulares a cuadradas (rara vez obladas en la región distal de las hojas) con paredes celulares sinuosas o nodulosas, tallos sin haz central, peristoma haplolépidio artrodonto compuesto por 16 dientes divididos en dos o tres segmentos filiformes (a veces enteros o imperfectamente divididos) con membrana basal, y una caliptra mitrada y laciniada en la base. El género fue recientemente dividido por Ochyra *et al.* (2003) en cuatro géneros —*Racomitrium*, *Niphotrichum* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Codriophorus* P.Beauv. y *Bucklandiella* Roiv.— siguiendo la división infragenérica originalmente propuesta por Kindberg (1897), y posteriormente utilizada por Noguchi (1974), Frisvoll (1983, 1988) y Bednarek-Ochyra (1995b). Estos grupos se separan fundamentalmente por algunos caracteres morfológicos, como son la presencia y forma de las papilas de las células laminares, la presencia y forma de las puntas hialinas, la dirección de torsión de la seta cuando seca, la morfología de los dientes del peristoma, y la anatomía de la costa. Estudios moleculares recientes (Larraín *et al.* 2011c) sugieren que al menos algunos de estos grupos no serían naturales, en especial *Codriophorus* y *Bucklandiella*. *Codriophorus* sección *Fascicularia* estaría más cercanamente emparentado con *Niphotrichum* que con el resto de los *Codriophorus*, y las especies de *Bucklandiella* sección *Laevifoliae* —el “subgrupo” *R. heterostichum* de Frisvoll (1988)— más emparentadas con la sección tipo de *Codriophorus* que con el resto de las especies de *Bucklandiella*. *Racomitrium sensu lato* se resuelve siempre como monofilético, y con *Dryptodon* como grupo hermano. Considerando estos datos, la división propuesta por Ochyra *et al.* (2003) no puede sostenerse, y el grupo es tratado aquí en el sentido tradicional, incluyendo todas las especies en el género *Racomitrium*.

Las especies de *Racomitrium* de Latinoamérica comenzaron a conocerse desde las primeras colecciones botánicas europeas, realizadas en 1690 por George Handisyd, médico de la Marina Real Británica, quien recolectó un espécimen de *Racomitrium geronticum* junto con un pequeño número de plantas vasculares en el estrecho de Magallanes (Gunckel 1971, reportado como *Rhacomitrium hypnoides* L.). Mucho tiempo después, el incipiente

gobierno de Chile contrató en 1830 al naturalista francés Claude Gay para que estudiara y diera a conocer el patrimonio natural y cultural del país. Sus colecciones, resultado de más de cuatro años de expediciones realizadas a lo largo del país (entre Atacama y Chiloé), fueron posteriormente estudiadas por Camille Montagne (1845, 1850), quien describió dos especies, *Grimmia didyma* y *G. convoluta*, ambas consideradas hoy sinónimos de *Racomitrium didymum*. Algunos años después, en 1842, las expediciones británicas a bordo de las naves “Erebus” y “Terror” fondeaban en el Cabo de Hornos (Marticorena 1995), donde un joven Joseph Dalton Hooker era el responsable de recolectar plantas, demostrando un fino ojo con las briófitas. Sus colecciones fueron estudiadas por William Wilson, y más tarde por Carl Müller y William Mitten, siendo descritos un total de cinco especies más de *Racomitrium*. Las colecciones posteriores realizadas por Willibald Lechler, Hermann Krause, D. Puccio, Carlos Spegazzini, John Hatcher, Per Dusén, Carl Skottsberg, Heikii Roivainen, Gunther H. Schwabe, Arturo Donat, Gualterio Looser y Manuel Mahu, se convirtieron en los tipos del resto de los nombres disponibles para el género en el sur de Sudamérica. En cuanto al Neotrópico, comenzando en 1845, dos de los primeros exploradores que se dedicaron a la recolección de briófitas en el área suministraron material neotropical del género: Anders S. Oersted en Costa Rica y William Jameson en Ecuador, cuyas colecciones de musgos fueron estudiadas por Carl Müller y Thomas Taylor, respectivamente, describiendo dos nuevas especies del género. Otros recolectores pioneros en el Neotrópico, cuyas colecciones sirvieron para describir nuevas especies de *Racomitrium* fueron Miguel Allioni (Ecuador), Philibert Germain (Bolivia), Alexander Lindig (Colombia), Ernst Ule (Brasil) o Moritz Wagner (Ecuador), entre otros. Dichas colecciones fueron en su mayoría estudiadas por los briólogos alemanes Paul G. Lorentz, Ernst Hampe y Carl Müller.

Durante el Siglo XX llegaron al continente muchas expediciones europeas y norteamericanas. Al mismo tiempo, los botánicos locales comenzaron a documentar la biodiversidad de sus respectivos países. A pesar del evidente desarrollo de la briología en las últimas décadas en esta parte del mundo, aún se siguen describiendo nuevas especies dentro del género (Bednarek-Ochyra & Ochyra 2003, 2011a, Buck 1997, Griffin 1987, Larraín *et al.* 2011a).

Hasta ahora varios trabajos han tratado especies del género del área, pero siempre desde una aproximación local limitada a áreas reducidas (Allen 2002, Bednarek-Ochyra *et al.* 1999, Bell 1974, Crum 1994, Deguchi 1984, 1987, Dusén 1907, Ochyra *et al.* 2008, Robinson 1975, Roivainen 1955a, 1955b), o limitada a ciertas especies (Bednarek-Ochyra

1993, 1995a, Bednarek-Ochyra & Ochyra 1992, 1994, 2010d, 2011a, Bednarek-Ochyra *et al.* 1996, Clifford 1955, Frisvoll 1986a, Lawton 1973, Ochyra 1993, Ochyra *et al.* 1988), o ciertas especies presentes en el área han sido estudiadas como parte de trabajos más amplios (Bednarek-Ochyra 2006, Frisvoll 1988, Vitt & Marsh 1988).

El objetivo de este trabajo es por tanto presentar una visión moderna de las especies del género que viven en Latinoamérica, incorporando resultados obtenidos en estudios moleculares paralelos (Larraín *et al.* 2011c), así como ilustraciones y mapas de distribución para cada uno de los taxones presentes en el área. Para aumentar la representatividad de este trabajo, numerosas especies procedentes de otras regiones del mundo han sido examinadas y comparadas con los taxones latinoamericanos.

Materiales y Métodos

El área que abarca esta revisión comprende las regiones “Neotropical” y “Andina” según la clasificación de Morrone (2002). Según este autor, la región Neotropical abarca desde el norte de México hasta el norte de Argentina, y la región Andina abarca las zonas andinas de Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y Argentina, además de la costa peruana, la totalidad del territorio de Chile, las islas de Juan Fernández y las islas Malvinas. Se ha incluido en este trabajo a las islas Georgias del Sur debido a la proximidad geográfica y la similitud florística con la zona estudiada.

Durante este trabajo se han estudiado más de 3000 ejemplares de herbario, depositados en 38 instituciones alrededor del mundo (AAS, ADT, BA, BISH, BM, BONN, BR, CANM, CAS, CHR, COL, CONC, DR, DUKE, E, F, FH, H, HBG, HIP, HIRO, JE, KRAM, LIL, LPB, M, MA, MERC, MO, NY, PC, PRE, PUCV, RB, RO, S, SGO, TAES, US), y que fueron pedidos en préstamo desde CONC. Los herbarios BCRU, FCQ, G, LPS, QCA, QCNE, SP y USM no respondieron a la solicitud, o se excusaron por no poder enviar el material en préstamo. Los materiales fueron estudiados en su mayoría en CONC, aunque también se visitaron los herbarios BM, BONN, KRAM, MA, PUCV y SGO.

El material fue estudiado siguiendo la metodología tradicional de preparación de material briológico, cortando cada colección con hojas de afeitar a mano alzada bajo microscopio estereoscópico, observando las preparaciones en un microscopio de luz. Para los tipos y material de mayor interés se realizaron preparaciones permanentes montadas en solución de Hoyer (Anderson 1954).

Para cada especie se indica la cita completa del protólogo, incluyendo una lista de los materiales originales existentes, indicando su naturaleza (holotipo, lectotipo, neotipo, isotipo, sintipo, etc.) acompañado del acrónimo del herbario donde se encuentran, junto a un signo de exclamación (!) para los materiales revisados y a un signo de interrogación (?) cuando se ignora la localización de los tipos. Sigue una lista de los sinónimos conocidos para cada especie en la región y zonas adyacentes, seguido por una descripción morfológica, una discusión (indicando caracteres diagnósticos, comparación con especies similares, y comentarios taxonómicos de cada taxón), datos sobre el hábitat, distribución geográfica local y mundial, referencias a ilustraciones adicionales ya publicadas, y una lista completa del material examinado. Para cada especie hay también ilustraciones y un mapa de distribución.

Las mediciones de hojas se expresan incluyendo puntas hialinas, pero no las decurrencias; el ancho de las hojas fue medido en la parte más ancha de éstas (Fig. 1). Para las especies que tienen puntas hialinas extremadamente largas (*R. crispipilum* y *R. subcrispipilum*) también se indican las medidas de las hojas excluyendo las puntas hialinas. Las mediciones se realizaron sobre un número representativo de especímenes (15-20) para la mayoría de los taxones, incluyendo fenotipos extremos, midiendo 10-15 hojas en cada uno, tratando de incluir las más grandes y las más pequeñas. En las especies con ramificación pinnada se midieron por separado las hojas de los tallos y las de las ramas. Para los especímenes que se conocen de pocas colecciones se midieron hojas en 5-10 tallos distintos para tratar de cubrir, al menos, la variabilidad poblacional. Para los caracteres esporofíticos fueron medidos entre 5-10 especímenes para las especies frecuentes (i.e. *R. crispipilum*, *R. didymum*, *R. geronticum*, *R. lamprocarpum*, *R. subsecundum*, *R. subcrispipilum*), y para las demás se utilizó el número de colecciones fértiles disponibles. Sólo se incluyen en las descripciones especímenes provenientes del área tratada. Para las especies de la sección *Racomitrium* se tomaron medidas de los ángulos formados por los dientes de la punta hialina en relación con la línea del borde de la hoja, para lo cual se tomaron fotografías de las hojas (50 especímenes de *R. geronticum* y 15 de *R. pruinosum* tanto de la zona tratada como de Nueva Zelanda, 3 hojas por cada preparación) y se midió este carácter manualmente tanto en la parte distal, medial y basal de las puntas hialinas.

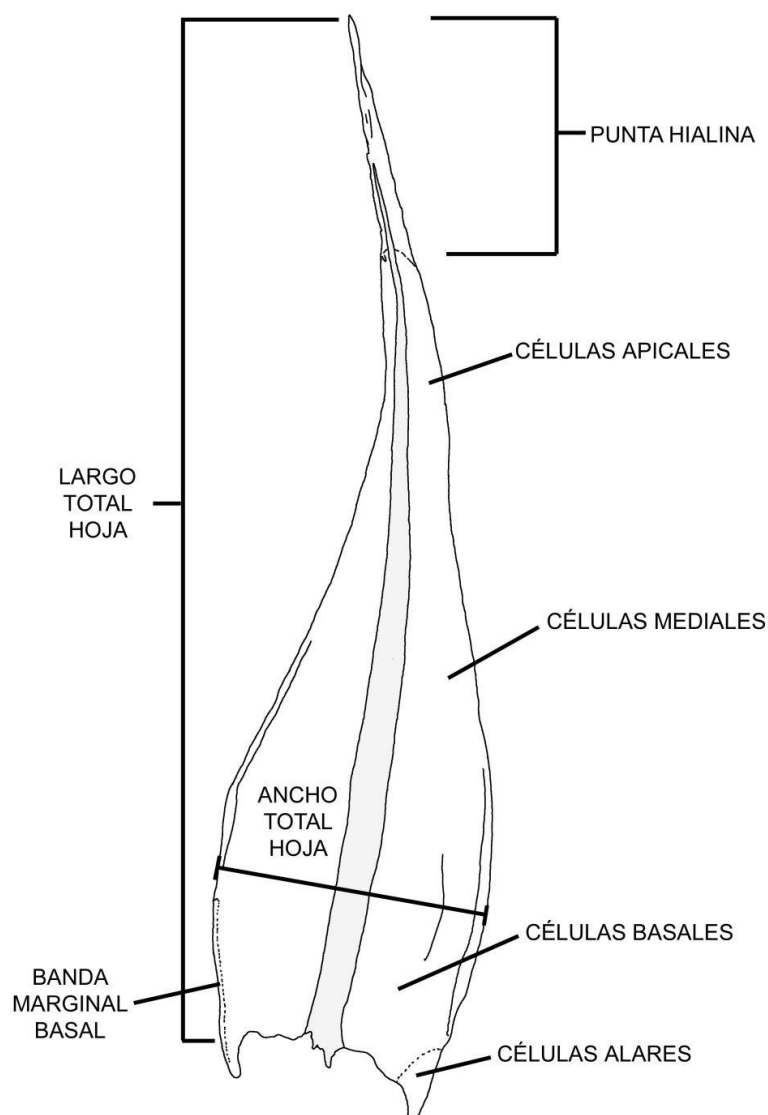


Fig. 1. Localización de las mediciones realizadas en los distintos grupos de células en una hoja selecta, indicando la forma cómo las hojas fueron medidas, incluyendo las puntas hialinas.

En cuanto a las listas de material examinado, las localidades se indican en orden alfabético de países, y dentro de cada país por unidad administrativa. Para Chile y Argentina, las divisiones administrativas se enumeran de norte a sur y, para el resto de los países, alfabéticamente; las divisiones secundarias siguen el mismo esquema dentro de cada unidad mayor. Juan Fernández, las Malvinas y las Georgias del Sur se presentan separadamente. El siguiente orden ha sido seguido al ingresar localidades para cada país: ARGENTINA: **PROVINCIA.** DEPARTAMENTO: Localidad. BOLIVIA: **DEPARTAMENTO.**

PROVINCIA: Localidad. BRASIL: **ESTADO**. Localidad. CHILE: **REGIÓN**. PROVINCIA: Localidad. COLOMBIA: **DEPARTAMENTO**. Localidad. COSTA RICA: **PROVINCIA**. Localidad. ECUADOR: **PROVINCIA**. Localidad. GEORGIAS DEL SUR: Localidad. GUATEMALA: **REGIÓN**. DEPARTAMENTO: Localidad. HONDURAS: **DEPARTAMENTO**. Localidad. ISLAS MALVINAS: Localidad. (o) **ISLA**. Localidad. JUAN FERNÁNDEZ: **ISLA**. Localidad. MÉXICO: **ESTADO**. Localidad. PANAMÁ: **PROVINCIA**. Localidad. PERÚ: **DEPARTAMENTO**. PROVINCIA: Localidad. REPÚBLICA DOMINICANA: **PROVINCIA**. Localidad. VENEZUELA: **ESTADO**. Localidad.

Se ha respetado la grafía original de las etiquetas de herbario examinadas, aunque se han marcado con la expresión [sic] los errores ortográficos en las etiquetas.

Todos los especímenes con información precisa de la localidad de recolección fueron incluidos en los mapas de distribución. Para obtener las coordenadas geográficas de las colecciones con localidades precisas pero sin coordenadas geográficas explícitas, se utilizó el sitio web <http://www.geonames.org>. Los mapas de distribución fueron generados utilizando el programa R ver. 2.13.1 (R Development Core Team 2011), utilizando los paquetes Raster (Hijmans & van Etten 2011) y Maptools (Lewin-Koh *et al.* 2011).

Caracteres morfológicos

A. Caracteres gametofíticos

Tamaño y color de las plantas. El tamaño y color de las plantas son caracteres variables que tienen poca importancia taxonómica en el género *Racomitrium*. Las dramáticas diferencias de color en algunas especies (e.g. en *R. didymum* que puede variar de amarillo pálido a negro) podrían estar influenciadas por la presencia de compuestos químicos presentes en las rocas que le sirven de sustrato, con coloraciones oscuras asociadas a sales de hierro (Roivainen 1955a). Sin embargo, hay especies que en general muestran una coloración definida y constante, que puede ayudar en la identificación del material (e.g. *R. laevigatum* es generalmente amarillo, *R. lamprocarpum* verde-oliva a negro, *R. rupestre* negro con los extremos de los tallos amarillos, *R. geronticum* gris a blanco por la presencia de conspicuas puntas hialinas, etc.), a pesar que la mayoría son verde-amarillento a verde-oliva. En cuanto al tamaño, si bien hay especies que siempre son pequeñas (e.g. *R. heterostichoides*, *R. araucanum*) y otras siempre robustas (e.g. *R. laevigatum*, *R.*

subcrispipilum), es muy variable en la mayoría de las especies, especialmente en *R. geronticum*, que puede medir entre 2 y 15 cm de longitud, dependiendo del hábitat.

Tallos. Los tallos nunca tienen haz central en *Racomitrium*. La anatomía de los tallos es bastante uniforme en las distintas especies del género, donde generalmente se observan 2-4 capas externas de células pequeñas de paredes engrosadas, y una médula formada por células más grandes de paredes delgadas.

Rizoides. Los rizoides en *Racomitrium* tienen nulo valor taxonómico. Se encuentran en las partes bajas de los tallos, en pequeño número entre las hojas viejas y en las zonas en que los tallos tienen directo contacto con la tierra o rocas.

Hojas. La forma y tamaño de las hojas es un carácter importante en la taxonomía de las especies del género. Si bien en la mayoría de las especies las hojas son ovado-lanceoladas, planas o levemente plegadas en la base, rectas o levemente falcadas, y erectas a erecto-patentes, algunas especies tienen hojas de elípticas a liguladas (*R. mollis*), o subuladas (*R. visnadiae*), fuertemente falcadas (*R. dichelymoides*, *R. subsecundum*), recurvadas (*R. pruinosum* y algunas poblaciones de *R. lamprocarpum*) o plegadas (*R. laevigatum*, *R. ptychophyllum* y algunas expresiones de *R. subcrispipilum*). La mayoría de las especies del área tratada tienen las hojas carinadas en la mitad distal, excepto *R. dichelymoides*, *R. laevigatum* y *R. mollis*, que tienen la mitad distal de las hojas cóncavas. El tamaño de las hojas puede variar considerablemente dentro de una misma especie, pero hay taxones cuyas hojas son siempre relativamente grandes (*R. laevigatum*, *R. lamprocarpum*, *R. crispipilum*, *R. dichelymoides*, *R. subcrispipilum*, *R. subsecundum*), mientras en otras son comparativamente pequeñas (*R. angustissimum*, *R. araucanum*, *R. heterostichoides*, *R. mollis*, *R. stenocladum*).

Puntas hialinas. La presencia, forma, borde y papilosidad de las puntas hialinas es uno de los caracteres más importantes entre las especies del género, aunque igualmente existe variabilidad en las especies que las poseen dependiente del hábitat donde se encuentran (Deguchi 1984, Frisvoll 1988). Las plantas expuestas a condiciones de alta luminosidad tienen por lo general puntas hialinas más desarrolladas. Las puntas hialinas más largas entre las especies tratadas se encuentran en *R. crispipilum*, donde pueden llegar a medir hasta 5 mm. Lo contrario ocurre en ambientes de sombra, donde especies que por lo

general siempre tienen puntas hialinas (*R. crispipilum*, *R. subcrispipilum*, *R. sudeticum*) pueden desarrollar hojas con puntas hialinas cortas o completamente míticas. Las puntas hialinas son lisas en la mayoría de las especies, excepto en *R. geronticum* y *R. pruinosum*, donde son papilosas. Estas últimas dos especies además tienen las puntas hialinas fuertemente aserradas (excepto algunos fenotipos de *R. geronticum* de zonas muy húmedas), lo que las distingue rápidamente del resto de las especies del género, donde los bordes de las puntas son enteros o levemente denticulados (e.g. *R. crispipilum*, *R. subcrispipilum*, *R. sudeticum*).

Márgenes. Los márgenes de las hojas son generalmente recurvados desde la base hasta la mitad de la hoja, casi siempre más fuertemente recurvados a un lado que al otro, pero este carácter no presenta mayor importancia taxonómica a la hora de identificar las especies del grupo. El número de estratos de células en el margen tiene mayor importancia taxonómica, aunque existe cierto grado de variabilidad, probablemente asociado al ambiente donde se desarrollan las plantas. En algunas especies del área tratada los márgenes son consistentemente monoestratificados (*R. geronticum*, *R. pruinosum*, *R. laevigatum*, *R. dichelymoides*, *R. mollis*, *R. ptychophyllum*, *R. subcrispipilum*, *R. subsecundum*); en otras son en casi toda su longitud monoestratificados, pero con parches biestratificados dispersos en algunas poblaciones (*R. angustissimum*, *R. araucanum*, *R. crispipilum*, *R. rupestre*); el resto de las especies del área tratada presentan márgenes bi o multiestratificados en una o varias filas de células, siendo los más desarrollados observables en *R. lamprocarpum*, *R. orthotrichaceum* y las poblaciones más septentrionales de *R. didymum*.

Costa. La costa es sin duda el carácter más importante para diferenciar las especies de *Racomitrium*. Tanto el número de células ventrales, el número de capas de estereidas dorsales, la simetría y forma de la sección transversal, así como su longitud, son muy estables dentro de cada especie y suele variar menos que otros caracteres importantes como la presencia de pelo hialino, la presencia de una banda marginal basal de células diferenciada, o la papilosidad de la lámina. Las especies con costa más robusta son *R. lamprocarpum*, *R. bartramii* y *R. visnadiae*. Por el contrario, las especies con costa menos desarrollada son *R. laevigatum*, *R. araucanum* y *R. angustissimum*. Las costas de *R. rupestre* y *R. pachydietyon* son asimétricas en sección transversal por tener un mayor número de estereidas a un lado que al otro. Las costas de *R. subsecundum* y *R. subcrispipilum* son planas en la parte dorsal, con un gran número de células ventrales

infladas (más de 5). *Racomitrium laevigatum*, *R. ptychophyllum* y *R. subcrispipilum* tienen costas profundamente canaliculadas. La mayoría de las especies tienen costas percurrentes, pero en *R. mollis*, *R. dichelymoides* y *R. laevigatum* se extinguen muy por debajo del ápice de la hoja. En algunas poblaciones de *R. pachydictyon* y *R. ptychophyllum* las costas pueden ser también subpercurrentes.

Lámina. El número de estratos celulares de la lámina también es importante en la taxonomía de las especies latinoamericanas de *Racomitrium*, aunque es variable dependiendo del hábitat de las poblaciones. Las especies *R. lamprocarpum*, *R. bartramii* y *R. visnadiae* tienen casi la totalidad de la lámina biestratificada en la mitad distal de las hojas. En el resto de especies suelen ser casi por completo monoestratificadas, aunque algunas especies (i.e. *R. didymum*, *R. orthotrichaceum* y ocasionalmente *R. rupestre*) pueden tener márgenes biestratificados hasta en 6-8 filas de células. En cuanto a la papilosidad de las células laminares, *R. geronticum*, *R. pruinatum* y *R. mollis* presentan papilas planas que corresponden a engrosamientos superficiales de las paredes celulares transversales, que forman un surco justo sobre los lúmenes de las células vistas en sección transversal. *Racomitrium laevigatum* tiene papilas más desarrolladas, que son incluso visibles en vista superficial de las hojas montadas en el microscopio, especialmente en la parte distal. Algunas especies tienen células abultadas en sección transversal (algunos fenotipos de *R. geronticum*, *R. araucanum*). En el resto de especies las células laminares son lisas o “pseudopapilosas” como las define Frisvoll (1988). Estas hojas pseudopapilosas presentan engrosamientos cuticulares longitudinales ubicados sobre las paredes transversales de las células de la lámina, con distinto grado de desarrollo en las diferentes especies, aunque es un carácter algo variable, que incluso varía a lo largo de diferentes hojas de un mismo tallo. Las especies con este tipo de papilosidad más desarrollado son *R. angustissimum*, *R. orthotrichaceum*, *R. stenocladum* y *R. sudeticum*.

Células laminares. En todas las especies las células basales son rectangulares, muy largas, y se van acortando hacia el ápice de las hojas. Algunas poblaciones de ciertas especies (*R. araucanum*, *R. didymum*, *R. orthotrichaceum*, *R. stenocladum*, *R. subcrispipilum*, *R. sudeticum*) presentan células de la lámina distal cuadradas o incluso obladas. Las paredes longitudinales son a veces porosas, aunque este es un carácter variable dentro de una misma especie, ya que en varias especies hay fenotipos con células porosas y otros con células lisas, siendo frecuente que las células basales sean porosas y las mediales y apicales

no.

Células alares. Las células alares están escasamente diferenciadas en la mayoría de las especies de *Racomitrium*, con excepción de las secciones *Canescentia* Kindb. y *Fascicularia* Bednarek-Ochyra, donde las células alares forman grupos conspicuos de células infladas, hialinas, de paredes delgadas, a veces anaranjadas. Dentro de la sección *Ellipticodryptodon* (Vilh.) Ochyra, Sérgio & Schumacker, *R. lamprocarpum* y *R. subsecundum* tienen células alares conspicuas formando aurículas, a veces incluso coloreadas. Muchas especies presentan una banda de células diferenciadas, hialinas y de paredes rectas, en los márgenes basales. El valor taxonómico de este carácter ha sido muy discutido en la literatura (Deguchi 1984, Frisvoll 1988, Ochyra *et al.* 2008, etc.). Hay especies que lo presentan en la mayoría de sus poblaciones, aunque a veces es posible encontrar especímenes que carecen totalmente de este carácter, mientras que otros tienen una banda de células diferenciada en algunas hojas y en otras no a lo largo de un mismo tallo. Hay especies que casi nunca tienen más de 5 células diferenciadas en dicha banda (i.e. *R. araucanum*, *R. subsecundum*, *R. sudeticum*, *R. rupestre*), aunque se han observado especímenes de estos taxones en las que algunas hojas muestran bandas marginales basales de hasta 10 células diferenciadas.

Gemas. Ninguna especie del área estudiada tiene gemas de reproducción asexual, aunque estas estructuras han sido observadas en dos especies de *Racomitrium* fuera del área de estudio: *R. vulcanicola* Frisvoll & Deguchi y *R. nivale* (Kockinger, Bednarek-Ochyra & Ochyra) Larraín & Muñoz.

B. Hojas involucales y caracteres esporofíticos

Hojas perigoniales. Las hojas perigoniales no tienen mayor valor taxonómico por ser relativamente poco variable entre las distintas especies del género. Son generalmente hialinas en la base y algo más clorofilosas en la parte distal, y envuelven completamente los anteridios, que son gemiformes y ubicados en los extremos de ramas laterales cortas en la mayoría de las especies.

Hojas periqueciales. Las hojas periqueciales han sido reconocidas como un importante carácter taxonómico dentro del grupo (Frisvoll 1988). Este autor define cuatro grupos

morfológicos dentro de las especies que él denomina “grupo *Racomitrium heterostichum*”, que correspondería a las secciones *Laevifolia*, *Lawtonia*, *Sudetica*, *Subsecunda* y *Ellipticodryptodon* (*sensu* Larraín *et al.* 2011c). Estos cuatro grupos se distinguen de acuerdo al grado de diferenciación exhibido por las hojas periqueciales más internas, si éstas tienen o no puntas hialinas, y si las hojas más externas son o no recurvadas en húmedo. Según estos caracteres, además de algún otro, Frisvoll (1988) definió seis “subgrupos” dentro de su “grupo *R. heterostichum*”, que en gran medida coinciden con los clados moleculares que se forman dentro del género (Larraín *et al.* 2011c). Las hojas periqueciales externas recurvadas –escuarrosas según Frisvoll (1988)–, definirían a la sección *Subsecunda* (Frisvoll 1988), pero en los especímenes de *Racomitrium subsecundum* observados, este carácter es un tanto variable, y en muchos especímenes no se aprecia claramente. Además, *R. crispipilum*, que aparece estrechamente relacionado con *R. subsecundum* en los estudios moleculares (Larraín *et al.* 2001a, 2011b), no muestra este carácter, mientras que las hojas periqueciales externas de *R. subcrispipilum*, taxón ancestral de la sección *Ellipticodryptodon* según los estudios recién mencionados, presentan la porción distal claramente recurvada en todos los especímenes fértiles observados.

Seta. Todas las especies de *Racomitrium* presentan cápsulas exsertas, sostenidas por setas relativamente largas, aunque a veces no superan los 2 mm de longitud en algunas expresiones de ciertas especies (e.g. *R. orthotrichaceum*, *R. rupestre*, *R. subcrispipilum*). La seta es lisa en todas las especies excepto en *R. geronticum* y *R. pruinosum*, donde es papilosa en toda su longitud. La torsión de la seta cuando seca es un carácter taxonómico muy importante. Es importante destacar aquí que la terminología tradicionalmente utilizada para referirse a la torsión de la seta en *Racomitrium* es ambigua (cf. Wagner 2008). Varios autores describen la torsión de las setas en las secciones *Subsecunda*, *Sudetica* y *Ellipticodryptodon* como “a la derecha” o “dextrorsa” (e.g. Bednarek-Ochyra 1995b, Bell 1974, Deguchi 1984, Roivainen 1955a) basándose en el término botánico antiguo, utilizado por Linneo, De Candolle y otros botánicos del siglo XVIII y de la primera mitad del siglo XIX, aplicado todavía al sentido de giro de las plantas volubles (Font Quer 1953). En este trabajo se han adoptado los términos “hacia la derecha” o “hacia la izquierda” en el sentido del “dextrorso” y “sinistrorso”, respectivamente, ilustrado por Malcolm & Malcolm (2006: 110) que tiene el mismo sentido de los términos dextrógiro y levógiro en el uso científico actual (e.g. para describir la dirección de giro de un espiral).

Por ejemplo, un sacacorchos para diestros gira “a la derecha” en el sentido de este estudio. En el área tratada, sólo *R. geronticum* y *R. pruinosum* presentan la seta girada hacia la derecha (aunque en *R. pruinosum* esto sólo ha sido observado en material de Nueva Zelanda, dada la falta de material fértil disponible del área de estudio). *Racomitrium laevigatum* tiene la seta levemente girada hacia la izquierda en la parte baja, dando paso a varias vueltas hacia la derecha justo debajo de la cápsula. En el resto de especies del área las setas están giradas hacia la izquierda en seco (no visto en *R. stenocladum* y *R. visnadiae*, cuyos esporofitos no se conocen).

Urna. La forma de la urna es variable en las diferentes especies, de esférica a largamente cilíndrica. *R. rupestre* y *R. orthotrichaceum* tienen cápsulas elípticas, casi esféricas, al igual que *R. angustissimum* (Bednarek-Ochyra & Ochyra 2011a, no visto en las poblaciones sudamericanas de la especie). Por el contrario, *R. crispipilum*, *R. subcrispipilum* y *R. subsecundum* presentan cápsulas largamente cilíndricas. El resto de las especies tienen cápsulas de forma intermedia entre estos dos extremos.

Peristoma. La longitud y división de los dientes del peristoma son también caracteres importantes en la taxonomía del grupo. La mayoría de las especies de *Racomitrium* presentan los dientes divididos en dos o tres segmentos casi hasta la base, pero algunas especies, como *R. araucanum*, *R. orthotrichaceum*, *R. pachydietyon* y *R. rupestre*, al igual que algunos fenotipos de *R. sudeticum*, presentan dientes enteros o imperfectamente divididos, que a veces parecen tener sólo como un surco en el medio del diente, que permanece entero en la madurez. En cuanto a la longitud de los dientes, *R. laevigatum* es la que tiene los dientes más largos (aunque sólo se conocen dos colecciones fértiles de esta especie), alcanzando 1,5 mm en las cápsulas más desarrolladas. Los dientes de *R. geronticum* pueden alcanzar los 0,8 mm de longitud, aunque generalmente la longitud de los dientes en esta especie fluctúa entre 0,5–0,6 mm. El resto de las especies tienen dientes siempre menores de 0,5 mm, con la excepción de algunas colecciones de *R. subsecundum* y *R. subcrispipilum*, con dientes hasta de 0,7 mm.

Opérculo. Los opérculos en *Racomitrium* son generalmente rostrados, con rostros largos, oblicuos o rectos, abruptamente estrechados desde una base cónica. La longitud de éstos está estrechamente relacionada con la longitud de los dientes, siendo *R. laevigatum* la especie con opérculos más largos en la región en estudio.

Esporas. Las esporas en este género son esféricas y lisas a finamente granuladas en su superficie. El tamaño de las esporas parece tener cierta importancia taxonómica, aunque es un carácter variable, incluso dentro de un mismo esporangio. Las especies con esporas de mayor tamaño son *R. bartramii*, *R. lamprocarpum*, *R. orthotrichaceum*, *R. pachydictyon* y *R. rupestre*, en donde sobrepasan los 20 µm y pueden llegar incluso a 30 µm. En el resto de las especies las esporas son generalmente de 8–15 µm de diámetro.

Caliptra. Las caliptras no tienen mayor importancia taxonómica. Son generalmente mitradas y laciniadas en la base. En algunas especies (*R. araucanum*, *R. geronticum*, *R. subcrispipilum*) una lacinia se encuentra más desarrollada que el resto lo que hace aparecer a las caliptras como cuculadas, pero se trata de una modificación del mismo modelo encontrado en el resto de las especies. Bednarek-Ochyra (2006) sugiere que las especies de las secciones *Fascicularia*, *Pilifera* y *Stenotrichum* tendrían caliptras verrucosas en el ápice, lo que sería una sinapomorfía del género *Codriophorus*. La única especie que se ha observado fértil de este grupo en la zona estudiada, *R. laevigatum*, carece de tales papilas, incluso cuando observado mediante microscopía electrónica (Larraín *et al.* en preparación).

Distribución

América Latina fue dividida por los compiladores del Index Muscorum en cinco áreas briogeográficas: (1) América Central [Am2], incluyendo todo el territorio de México, además de Guatemala, Belice, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá; (2) el Caribe [Am3], el que incluye la totalidad de las Antillas; (3) Andes tropicales [Am4], que incluye las zonas andinas de Perú, Bolivia, Ecuador, Colombia y Venezuela; (4) la cuenca del Amazonas [Am5], que incluye todo el territorio de Brasil, Surinam, Guyana, Guayana Francesa y las zonas bajas de Perú, Bolivia, Ecuador Colombia y Venezuela cubiertas por selvas planas; y (5) el cono sur de Sudamérica [Am6], que incluye Chile, Argentina, Uruguay, e islas adyacentes (Wijk *et al.* 1959-69). En Latinoamérica, el género *Racomitrium* se distribuye mayoritariamente a lo largo de la cordillera de los Andes, siendo más diverso en las laderas occidentales de los Andes australes, desde el Cabo de Hornos hasta Chile central, donde habitan 15 taxones. El género desaparece en el desierto de Atacama, para reaparecer en el sur de Bolivia, desde donde continúa a través de los Andes

hasta el noroeste de Venezuela. Su distribución continúa por la cordillera de América Central, apareciendo asimismo en las altas cumbres de las Antillas. Algunas especies habitan en las áreas montañosas del sureste de Brasil, así como en las islas de Juan Fernández, Malvinas y Georgias del Sur. De acuerdo con la distribución de las especies se pueden reconocer dos dominios biogeográficos: el neotropical y el austral, separados por una importante brecha geográfica entre Chile central y el sur de Bolivia y el sudeste de Brasil (Fig. 2). El primer grupo está formado por siete especies (*R. angustissimum*, *R. crispipilum*, *R. dichelymoides*, *R. geronticum*, *R. lamprocarpum*, *R. molle*, *R. subsecundum* y *R. visnadiae*), mientras que el segundo está formado por 15 (*R. araucanum*, *R. bartramii*, *R. didymum*, *R. geronticum*, *R. heterostichoides*, *R. laevigatum*, *R. lamprocarpum*, *R. orthotrichaceum*, *R. pachydictyon*, *Racomitrium pruinosum*, *R. ptychophyllum*, *R. rupestre*, *R. stenocladum*, *R. subcrispipilum* y *R. sudeticum*). Hay sólo dos especies (*R. geronticum* y *R. lamprocarpum*) que crecen a lo largo de los Andes en ambos dominios. El género *Racomitrium* no se conoce de Belice, Cuba, El Salvador, Guayana Francesa, Guyana, Haití, Jamaica, las Antillas Menores, Nicaragua, Paraguay, Puerto Rico, Surinam ni Uruguay.

Racomitrium

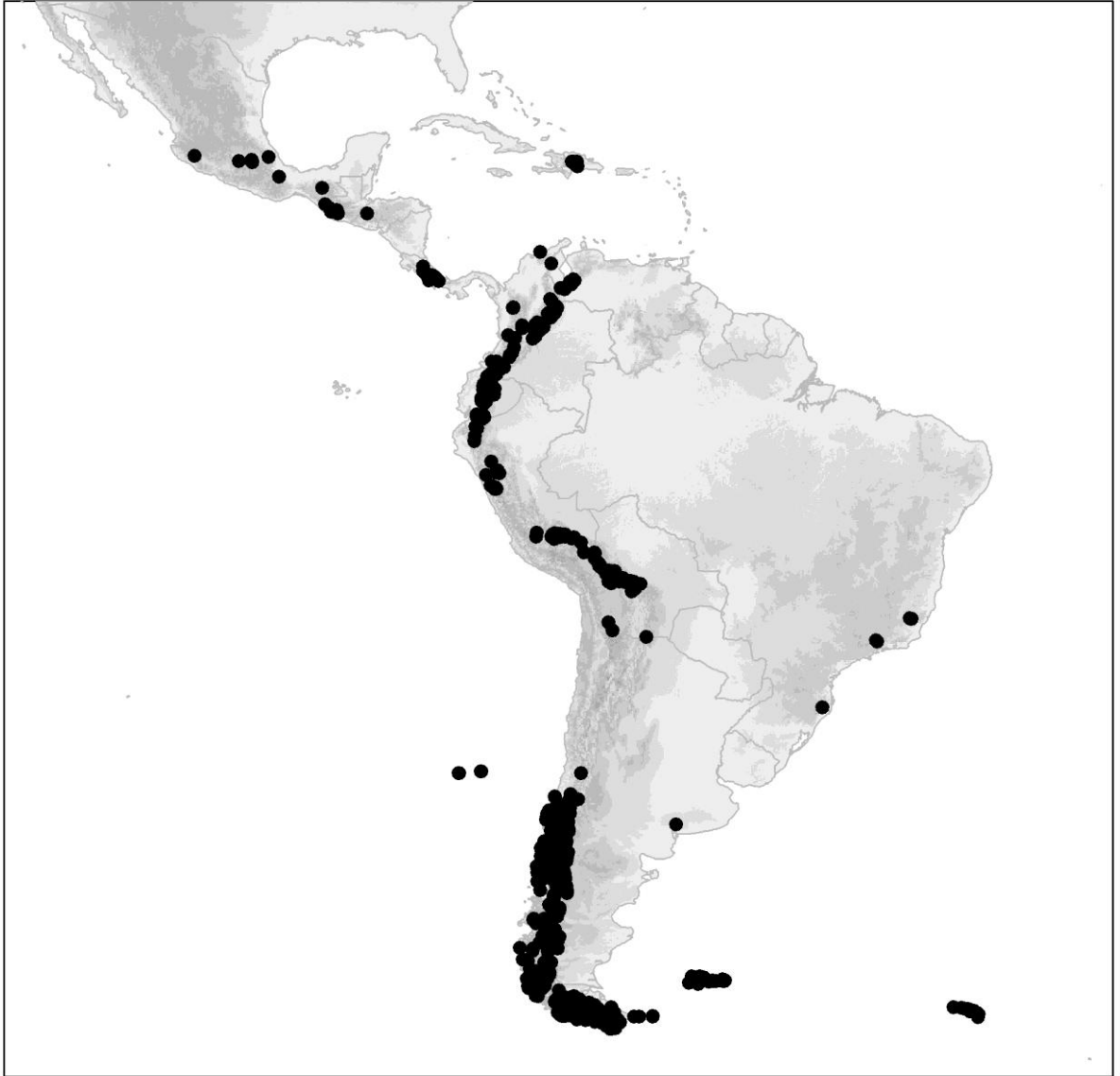


Fig. 2. Distribución del género *Racomitrium* en Latinoamérica considerando todos los especímenes examinados en este estudio.

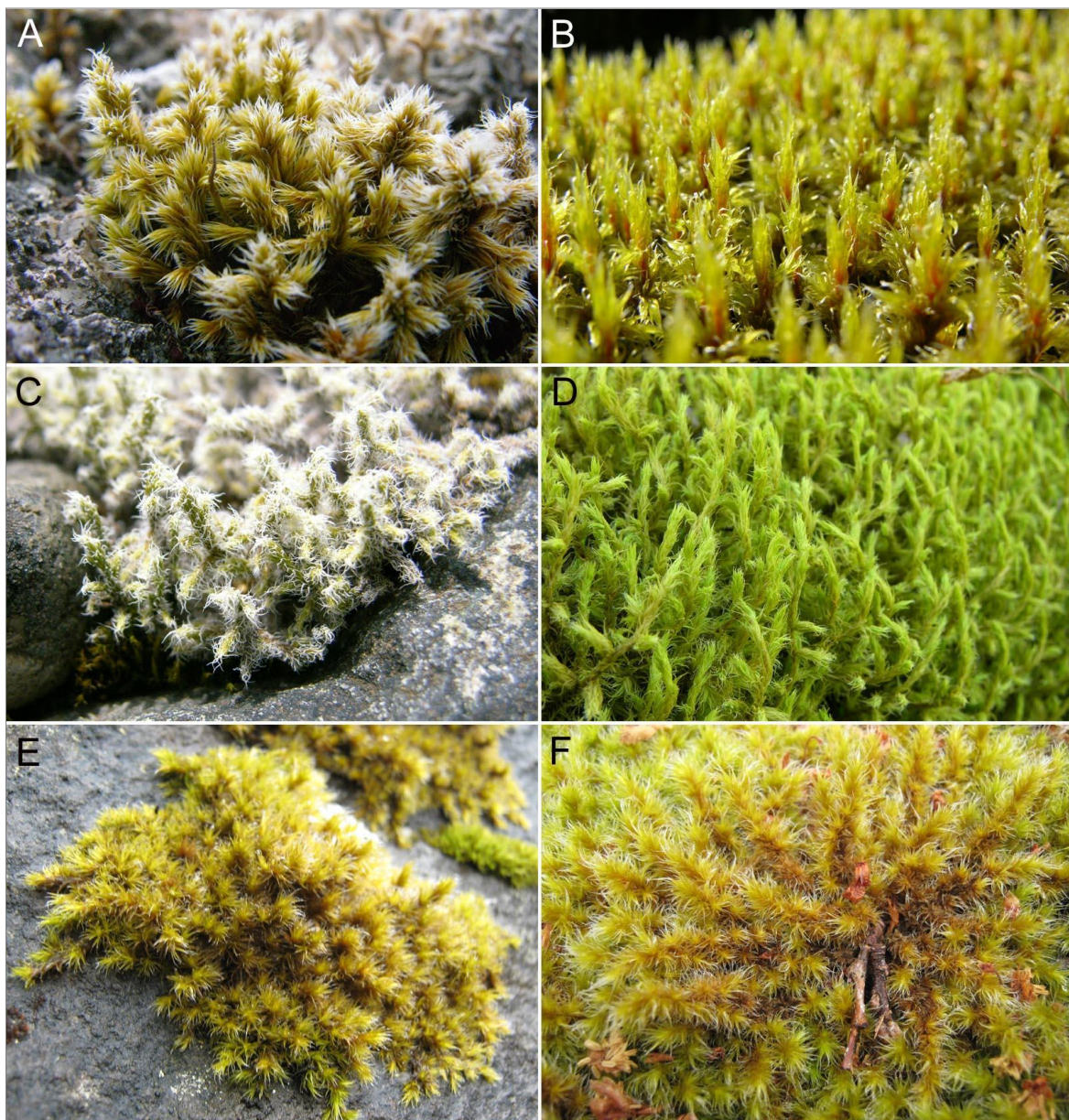


Fig. 3. El género *Racomitrium* en Latinoamérica. **A.** *R. geronticum*, 26871, Tortel, Chile. **B.** *R. geronticum*, 31247, Chaitén, Chile. **C.** *R. geronticum*, 26204, Río Chillán, Chile. **D.** *R. laevigatum*, 31229, Chaitén, Chile. **E.** *R. crispipilum*, 32848, Pichincha, Ecuador. **F.** *R. subcrispipilum*, 31569A, Nahuelbuta, Chile. (Todos los números corresponden a números de colección de J. Larraín, todos depositados en CONC).

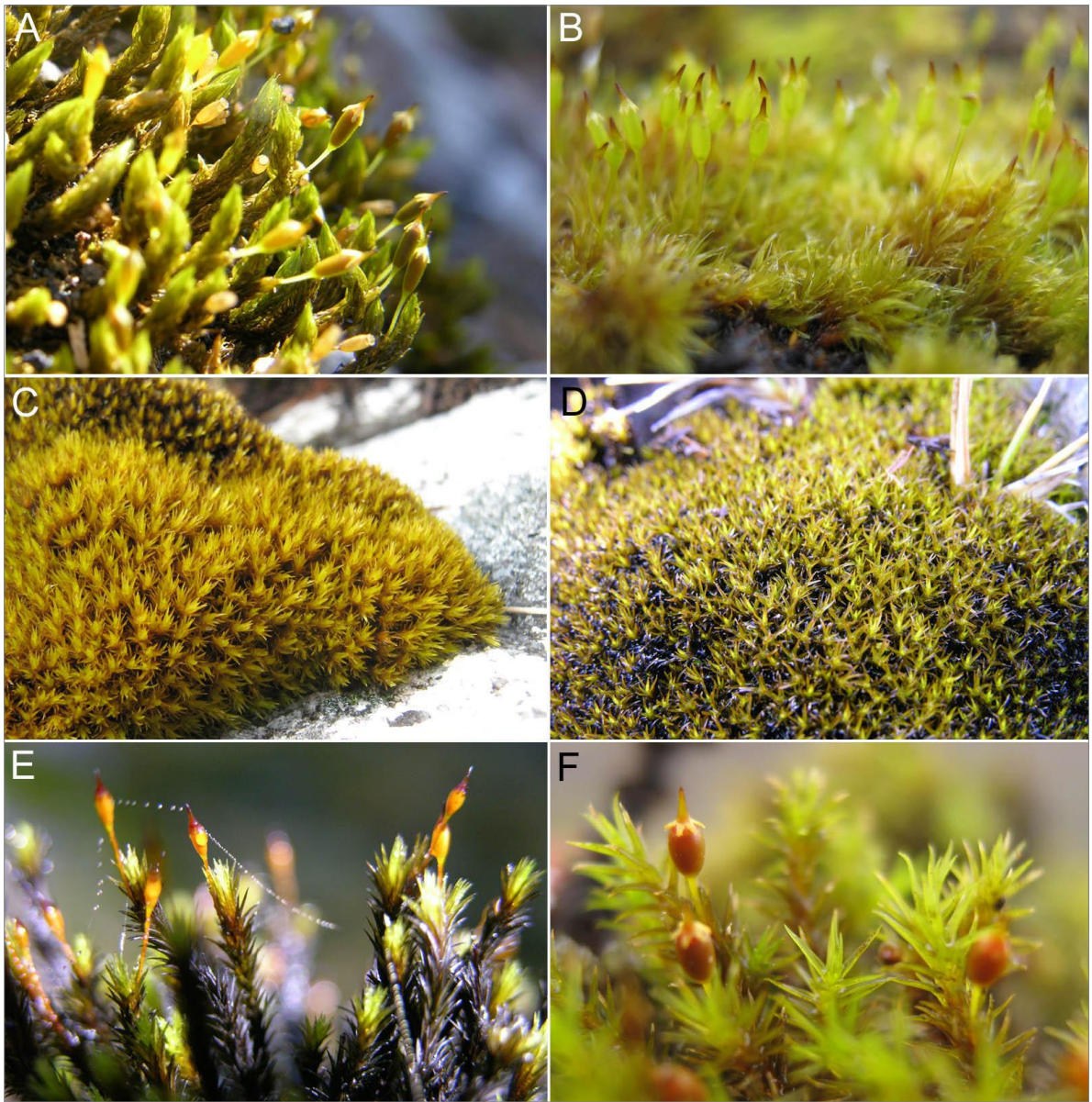


Fig. 4. El género *Racomitrium* en Latinoamérica. **A.** *R. didymum*, 30302, Pucón, Chile. **B.** *R. heterostichoides*, 33842a, Península Edwards, Chile. **C.** *R. pachydictyon*, 33531, Isla Astrea, Chile. **D.** *R. rupestre*, 32183, Parque Nacional Perito Moreno, Argentina. **E.** *R. lamprocarpum*, 27857, Lago Quetru, Chile. **F.** *R. orthotrichaceum*, 31999, Mamuil-Malal, Chile. (Todos los números corresponden a números de colección de J. Larraín, todos depositados en CONC).

Taxonomía. Tratamiento de las especies.

Racomitrium Brid.

Racomitrium Brid., Muscol. Recent. Suppl. 4: 78. 1819. Lectotipo: *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. (≡ *Trichostomum lanuginosum* Hedw.).

Codriophorus P.Beauv., Mém. Soc. Linn. Paris 1: 445. 1822. Lectotipo: *Codriophorus acicularis* (Hedw.) P.Beauv. (≡ *Dicranum aciculare* Hedw.). Sinonimizado por Allen (2002).

Bucklandiella Roiv., Ann. Bot. Fenn. 9: 116. 1972. Tipo: *Bucklandiella bartramii* (Roiv.) Roiv. (≡ *Bucklandia bartramii* Roiv.). Sinonimizado por Allen (2002).

Niphotrichum (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Biodiv. Poland 3: 137. 2003. ≡ *Racomitrium* subgen. *Niphotrichum* Bednarek-Ochyra, Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polon. 2: 70. 1995. Lectotipo: *Niphotrichum canescens* (Hedw.) Bednarek-Ochyra & Ochyra (≡ *Trichostomum canescens* Hedw.). Sinonimizado por Allen (2002).

Plantas pequeñas a robustas, generalmente con ramificación simpodial, cladocárpica o pinnada, verde-amarillas a negras, a veces canas. *Tallos* sin haz central, compuesto por 2-5 capas externas de células pequeñas de paredes engrosadas rodeando una médula de células más grandes de paredes delgadas. *Hojas* adpresas hasta recurvadas cuando secas, erectas a patentes cuando húmedas, rectas a fuertemente falcadas cuando secas, lanceoladas a elípticas, místicas o con puntas hialinas cortas o muy largas; *márgenes* recurvados a revolutos, usualmente más recurvados a un lado que al otro, raras veces planos, mono o biestratificados en una o más filas de células; *costa* mayoritariamente percurrente a subpercurrente, en unas pocas especies terminando muy por debajo del ápice de las hojas, en sección transversal con 2-15 células ventrales infladas, y 1-6 capas de subestereidas dorsales, débilmente canaliculada o ubicada en un surco profundo, plana a cóncava en la parte dorsal, en algunas especies ramificada en la mitad distal. *Lámina* monoestratificada en toda su longitud o biestratificada en la mitad distal, lisa o con diversos tipos de papilas, o con engrosamientos cuticulares longitudinales en la superficie de las hojas (pseudopapilas); *células laminares* con paredes sinuosas o nodulosas en toda la lámina, en algunas ocasiones apenas sinuosas en la parte distal, largo-rectangulares las basales, corto-rectangulares a cuadradas, o incluso obladas las apicales. Dioicos. *Hojas periqueciales* generalmente diferenciadas del resto de las hojas, las más internas frecuentemente hialinas, liguladas, místicas, convolutas, rara vez apenas diferenciadas del resto de las hojas vegetativas. *Seta* recta o flexuosa, lisa a papilosa, 1-4 por periquecio, girada cuando seca, a la derecha o a la izquierda. *Cápsulas* exsertas, erectas, simétricas, rectas, subesféricas a

angostamente cilíndricas, lisas cuando secas; *estomas* dispuestos en una o dos filas de células poco definidas en la parte proximal de las cápsulas; *anillo* conspicuo, deciduo, formado por 1-3 filas de células, las superiores formadas por células infladas, de paredes gruesas; *columela* presente; *opérculo* cónico rostrado a angostamente cilíndrico estrechándose abruptamente desde una base cónica, con rostro recto u oblicuo; *peristoma* formado por 16 dientes generalmente divididos en dos o tres segmentos filiformes, fusionados en la base, rara vez enteros, 0,2–1,5 mm de longitud, finamente papilosos en toda su extensión, con preperistoma. *Esporas* esféricas, lisas a finamente granuladas, 8–30 µm de diámetro. *Caliptra* lisa, a veces débilmente verrucosa en el ápice, mitrada a cónico-mitrada, laciniada en 4-7 segmentos en la base.

Estudios moleculares recientes en el género *Racomitrium* (Larraín *et al.* 2011c) han demostrado que el reconocimiento de los cuatro grupos morfológicos tradicionalmente delimitados dentro del género no tendrían correlación con los marcadores moleculares estudiados. El género parece estar compuesto por al menos 10 grupos de especies (i.e. secciones, ver Larraín *et al.* 2011c), a veces difíciles de definir sobre la base de caracteres morfológicos diagnósticos. La eventual inclusión de la totalidad de especies del género en estudios moleculares complementarios podría revelar las relaciones naturales entre todas las especies del género, y el número real de especies incluidas en cada uno de estos grupos. Por esta razón el género es tratado en este trabajo en un sentido amplio, ignorando la segregación del género recientemente propuesta sobre la base de algunos caracteres morfológicos (Ochyra *et al.* 2003) hasta que la totalidad de especies del género sean evaluadas tanto molecular como morfológicamente.

Clave para los *Racomitrium* de Latinoamérica

1. Hojas terminadas en una punta hialina decurrente, aserrada y papilosa que contrasta con el resto de las células laminares, que son lisas o tienen papilas planas.....2
- 1'. Hojas sin punta hialina, o con puntas hialinas lisas y de borde entero.....3
2. Dientes de la punta hialina papilosos solo en la base, lisos en la porción distal; hojas escurras cuando secas.....***R. pruinosum*** (pg. 105)
- 2'. Dientes de la punta hialina con dientes claramente papilosos en toda su longitud; hojas de extendidas a levemente recurvadas cuando secas.....***R. geronticum*** (pg. 94)
3. Hojas plegadas en toda su longitud.....4
- 3'. Hojas no plegadas, o apenas plegadas en la base.....5
4. Células foliares papilosas, especialmente en el ápice; hojas terminadas en punta hialina (a veces muy reducida); nervio alcanzando 3/4 de la longitud de la lámina.....***R. laevigatum*** (pg. 108)
- 4'. Células foliares lisas o pseudopapilosas en toda la lámina; hojas místicas; nervio subpercurrente a percurrente.....***R. ptychophyllum*** (pg. 193)
5. Costa terminando muy por debajo del ápice de la hoja.....6
- 5'. Costa percurrente o subpercurrente.....7
6. Hojas falcadas, lanceoladas y de ápice acuminado; costa entera.....
.....***R. dichelymoides*** (pg. 118)
- 6'. Hojas rectas, elípticas o liguladas y de ápice obtuso; costa ramificada.....
.....***R. molle*** (pg. 114)
7. Lámina foliar terminada aproximadamente en la mitad de la hoja; hojas terminadas en largas súbulas, circulares en sección, formadas exclusivamente por la costa.....
.....***R. visnadiae*** (pg. 213)
- 7'. Lámina foliar terminando en el ápice; hojas acuminadas u ocasionalmente terminadas en puntas hialinas, nunca terminadas en largas súbulas formadas exclusivamente por la costa.....8

8. Lámina foliar biestratificada en casi toda su extensión, especialmente en la parte distal; costa gruesa, de 3-6 capas de grosor en la lámina media.....9
- 8'. Lámina foliar mono o biestratificada sólo en 1-3(-6) filas marginales; costa más delgada, 2-4-estrata hacia la mitad de la hoja.....10
9. Costa ocupando menos que 1/6 del ancho de la base de la hoja; márgenes foliares hasta 2-4(-5)-estratificados en varias filas de células, engrosamientos muy notorios en parte media y proximal de las hojas, pero no tanto en el ápice...**R. lamprocarpum** (pg. 174)
- 9'. Costa casi 1/4 del ancho de la base de la hoja; márgenes foliares indistintamente engrosados.....**R. bartramii** (pg. 153)
10. Al menos algunas hojas terminadas en puntas hialinas largas, de al menos 0,4 mm de longitud, lisas o levemente crenuladas en la base.....11
- 10'. Hojas míticas, nunca terminadas en puntas hialinas largas, o a veces terminadas en un punta hialina corta y rígida con forma de espina, o en mucrones hialinos (si la punta hialina es de más de 0,4 mm de longitud, entonces fuertemente espinulosa).....14
- 11'. Tallo rastrero del que nacen ramas erectas; hojas de menos de 2,0 mm de longitud (excluyendo la punta hialina); sección transversal de hojas con frecuentes parches biestratificados en la mitad distal de la lámina.....**R. heterostichoides** (pg. 169)
11. Tallo con ramificación cladocárpica, pinnada o simpodial; hojas de más de 2,5 mm de longitud (excluyendo punta hialina); sección transversal de hojas uniformemente monoestratificada (en rarísimas ocasiones biestratificada en puntos aislados).....12
12. Banda marginal basal compuesta por 10-30 células hialinas y de paredes rectas (en raras ocasiones inexistente en *R. crispipilum*); células alares indiferenciadas; hojas rectas o apenas falcadas.....13
- 12'. Banda marginal basal de células hialinas y de paredes rectas inexistente, o formada por menos de 5 células; células alares infladas y generalmente de coloración rojiza; hojas falcado-secundas, especialmente en los ápices de tallos y ramas.....
.....**R. subsecundum** (pg. 138)

13. Costa 6-12 células ventrales en la mitad inferior de la lámina.....
.....*R. subcrispipilum* (pg. 204)
- 13'. Costa 3-4 células ventrales en la mitad inferior de la lámina....*R. crispipilum* (pg. 126)
14. Sección de la costa asimétrica en la parte proximal y media de las hojas.....15
- 14'. Sección de la costa simétrica a lo largo de toda la hoja.....16
15. Plantas generalmente negras o verde oliva; hojas sin banda marginal basal de células hialinas y de paredes rectas; ápice a menudo terminado en un mucrón hialino; costa percurrente; células con notorios engrosamientos cuticulares transversales al observar la superficie de la hoja.....*R. rupestre* (pg. 196)
- 15'. Plantas verde claro a verde oscuro, en raras ocasiones negras; hojas con una banda marginal basal de 10-15 células hialinas y de paredes rectas; ápice nunca terminado en un mucrón hialino, generalmente obtuso; costa subpercurrente a percurrente; superficie de las hojas sin engrosamientos cuticulares transversales.....
.....*R. pachydictyon* (pg. 186)
16. Sección transversal de la costa 3-4-estratificada en la parte media y distal de la hoja..17
- 16'. Sección transversal de la costa biestratificada en la parte media y distal de la hoja....18
17. Banda marginal basal de células pelúcidas y de paredes rectas generalmente presente y doble; hojas nunca terminadas en puntas hialinas, a lo más con unas pocas células hialinas en el ápice; dientes del peristoma enteros; sección de las hojas generalmente papilosa por engrosamientos cuticulares longitudinales; márgenes hacia el ápice de las hojas generalmente biestratificados en más de 3 filas de células.....
.....*R. orthotrichaceum* (pg. 182)
- 17'. Banda marginal basal de células pelúcidas y de paredes rectas inexistente, o formada por una única fila de 5 células como máximo; punta hialina generalmente presente, corta y denticulada; dientes del peristoma generalmente divididos; sección de las hojas generalmente lisa o con engrosamientos cuticulares poco conspicuos; márgenes hacia el ápice de las hojas monoestratificados, o biestratificados en 1-2 filas de células.....
.....*R. sudeticum* (pg. 121)

18. Hojas generalmente de más de 2,5 mm de longitud, terminadas en una punta aguda corta, concolora o hialina, con bordes irregulares en el ápice; márgenes generalmente biestratificados en una o varias filas de células, rara vez completamente monoestratificados.....***R. didymum*** (pg. 156)
- 18'. Hojas siempre menores de 2,5 mm de longitud, místicas o terminadas en una corta punta hialina, con bordes enteros en el ápice; márgenes generalmente monoestratificados, a veces con puntos biestratificados aislados.....19
19. Hojas consistentemente místicas, frecuentemente con el ápice cuculado; sección transversal de las hojas lisa, o células levemente abultadas....***R. araucanum*** (pg. 149)
- 19'. Al menos algunas hojas en algún tallo terminadas en un mucrón hialino o en una punta hialina corta, nunca cuculados; sección transversal de las hojas frecuentemente papilosas en sección debido a la presencia de engrosamientos cuticulares longitudinales, al menos en la región apical.....20
20. Tallos erectos, formando densos cojines de plantas entremezcladas sobre rocas, no juláceos cuando secos; sección transversal de la costa en la mitad de las hojas con 2(-3) células ventrales y consistentemente biestratificada..... ***R. angustissimum*** (pg. 146)
- 20'. Tallos postrados o rastreros, laxos, juláceos cuando secos; sección transversal de la costa en la mitad de las hojas con 3-5 células ventrales, 2-3-estratificada.....
.....***R. stenocladum*** (pg. 201)

I. Sección *Racomitrium* Sull., Man. Bot. N. U. Stat. Ed. 2: 638. 1956.

1. *Racomitrium geronticum* Müll.Hal. — Figs. 3A-C, 5 y 7B.

Racomitrium geronticum Müll.Hal., Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 19: 224. 1869. \equiv *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. subsp. *geronticum* (Müll.Hal.) Vitt & Marsh, Beih. Nova Hedwigia 90: 256. 1988. — Ind. loc.: Chile, Valdivia, Volcán de Osorno: Poeppig; ibid. in locis siccis arenosis Cordillerae litoralis, 1200' alt, Corral Krause; lectotipo (Krause): no localizado; isolectotipos: BM!, MA! (4 especímenes); sintipo (Poeppig): NY!

Racomitrium puccioanum De Not., Mem. Reale Accad. Sci. Torino 18: 452. 1859. **syn. nov.** — Ind. loc.: [Chile] Muscorum Chilensium a D. Puccio collectorum; holotipo: RO! (fototipo visto); isotipos: BM! (2 especímenes).

Grimmia glacialis Müll.Hal., Int. Polarforsch. Deutsch. Exped. 2: 317. 1890, *hom. illeg.* (*non Grimmia glacialis* Nees & Hornsch., Bryol. Germ. 2(1): 118. 1827); *Racomitrium glaciale* Kindb., Enum. Bryin. Exot. Suppl. 2: 108. 1891. **syn. nov.** — Ind. loc.: Austro-Georgia, Brockenthal ad rupes cespites magnos sistens; Whalerthal und am grossen Gletscher, 10. Febr. 1883, sterilis; lectotipo: HBG (no visto, seleccionado por Bednarek-Ochyra & Ochyra 2003); isolectotipo: M (no visto).

Racomitrium patagonicum Bednarek-Ochyra & Ochyra, Journal of Bryology 25: 181. 2003. **syn. nov.** — Ind. loc.: Chile. Prov. Bio Bio: Salto del Loja [sic] entre hierbas del matorral ante [sic] del canal que cruza el sendero hacia El Salto, 150 m, 19-I-1977, Mahu 11031; holotipo: KRAM!; isotipos: NY!, H!, US!, BM (no visto); paratipos: NY!, BM!, KRAM!, S!, H! (varios especímenes).

Plantas medianas a robustas, verde oscuras, café cobrizo, a más comúnmente canosas. *Tallos* 2–15 cm de longitud, con ramificación pinnada, patrón de ramificación más regular en ambientes más húmedos, ramas de 3–14 mm de longitud. *Hojas* de los tallos 3,0–5,3 mm x 0,6–1,2 mm, anchamente aovadas a lanceoladas, erectas a levemente recurvadas cuando secas, rectas a falcadas, diferentes de las de las ramas en forma y tamaño, las de las ramas 3,0–4,5 mm x (0,3–)0,4–0,8 mm, angosto-lanceoladas. *Punta hialina* decurrente, con decurrencias onduladas en hábitats secos, de otro modo planas, decurrencias alcanzando el 30–70% del largo de la hoja, aserrada, con dientes mediales desde inexistentes hasta de 45 μ m de longitud, en ángulos de 20–90°, y papilosa, con papilas distales de los dientes medios de 1–7 μ m de alto, y papilas basales de los dientes medios de 2–10 μ m de alto. *Márgenes* recurvados mayormente en un lado de la hoja, a veces ambos lados recurvados. *Costa* 55–120 μ m de ancho en la base, débilmente canaliculada, en sección transversal con 3-5 células ventrales y una capa dorsal de subestereidas. *Lámina* completamente monoestratificada, con células abultadas o con papilas bajas y anchas; *células laminares* con paredes sinuosas, porosas o no, las apicales 15–45 x 7–12 μ m, las mediales 19–55 x 8–13 μ m, las basales (25–)30–55(–65) x 7,5–12,5 μ m; *células*

marginales basales diferenciadas en una fila de 10–20(–25) células hialinas y de paredes rectas; *células alares* apenas diferenciadas, hialinas o anaranjadas. *Hojas periqueciales externas* 2,8–3,5 mm de longitud, similares al resto de las hojas, con areolación amarillenta y punta hialina papilosa pero más corta, con costa percurrente. *Hojas periqueciales internas* 1,7–2,3 mm de longitud, oblongas, convolutas, muy frágiles, quebradizas, más pequeñas que las hojas vegetativas, con paredes rectas o suavemente sinuosas, hialinas en la base y amarillentas arriba. *Seta* 1-3(-4) por periquecio, de 4–13 mm de longitud, girada hacia la derecha cuando seca, papilosa en toda su extensión. *Cápsula* 1,2–1,8 x 0,7–0,8 mm, elíptico-alargada, lustrosa; *anillo* deciduo, compuesto por 3 filas de células rojizas y de paredes engrosadas; *peristoma* 300–700(–800) μm , con dientes divididos en dos segmentos hasta la base. *Opérculo* cónico-rostrado. *Esporas* 7–9 μm de diámetro, lisas. *Caliptra* 0,8–1,2 mm de longitud, lisa, profundamente laciniada en la base, a veces con una lacinia más profunda que el resto.

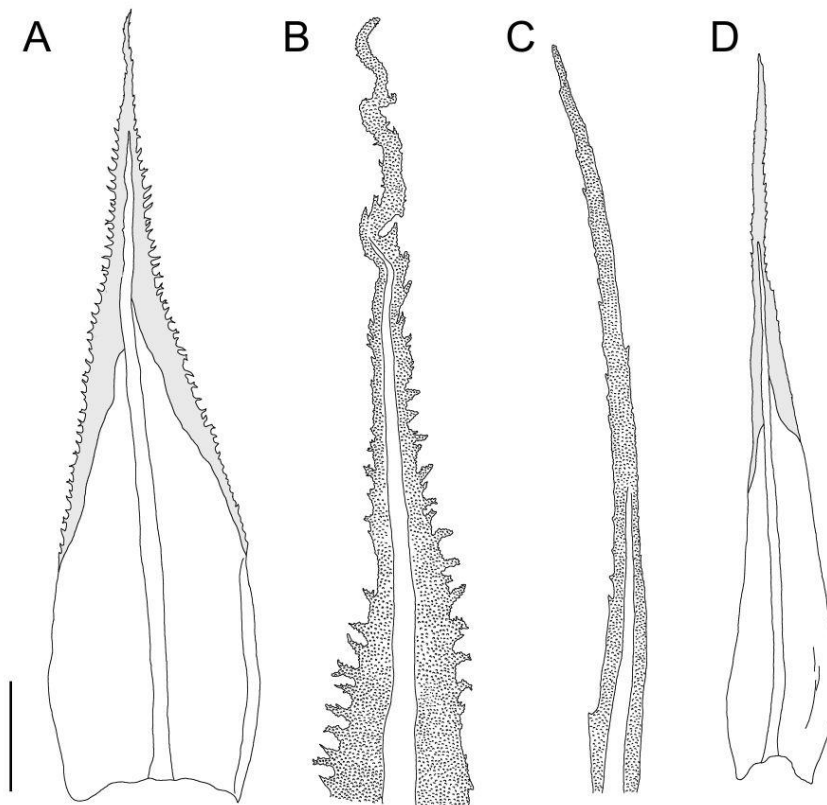


Fig. 5. *Racomitrium geronticum*. A, D. Hojas de las ramas. B-C. Detalle de las puntas hialinas. A y B de Pöppig s.n., volcán Osorno, Chile, sintipo de *Racomitrium geronticum*, NY; C y D de Lechler s.n., islas Malvinas, BM. Escala: para A y D = 500 μm ; para B-C = 200 μm .

Discusión: *Racomitrium geronticum* pertenece a la sección tipo del género (Larraín *et al.* 2011a), junto con *R. lanuginosum* y *R. pruinosum*. Estas especies se caracterizan por la presencia de puntas hialinas decurrentes, densamente cubiertas con papilas cónicas y altas, que contrastan con las de la lámina, que es lisa o de células abultadas, o tiene papilas planas y anchas. La punta hialina y sus decurrencias generalmente tienen dientes agudos, de longitud y ángulo de disposición variables, lo que, junto con la combinación de puntas hialinas papilosas-lámina lisa, minimiza la posibilidad de confundirlos con el resto de especies de *Racomitrium* del área. Sin embargo, los fenotipos provenientes de sitios muy húmedos, como son las tundras y selvas bajas del extremo occidental del sur de Chile, casi no tienen dientes, aunque el margen de las puntas hialinas es claramente erosivo, y tienen la papilosidad característica.

La sección tipo de *Racomitrium* (o *Racomitrium s.s. fide* Ochyra *et al.* 2003) tiene una compleja historia taxonómica, generada por la gran variabilidad de las plantas y los pocos caracteres estables para la delimitación de las especies. La especie tipo de la sección (y del género), *Racomitrium lanuginosum*, es una especie bastante común en Europa, por lo que es conocida desde los inicios de la briología, incorporado en el conocimiento botánico por John Ray (1690) como *Muscus terrestris vulgari similis lanuginosus*. Este taxón es fácil de identificar en terreno, incluso por no-briólogos, lo que le ha valido ser una de las especies más estudiadas de musgos en cuanto a su ecología y fisiología (Ellis 1999; Ellis & Tallis 2000, 2001, 2003; González-Mancebo 1996; Jägerbrand & During 2005; Kallio & Heinonen 1973, 1975; Nakatsubo 1990; Pearce *et al.* 2003; Tallis 1958, 1959a, 1959b, 1964, 1969, 1987, 1995, 1997; van der Wal *et al.* 2003). Sin embargo, su gran variabilidad, especialmente en las poblaciones australes atribuidas a este taxón (Vitt & Marsh 1988), explica que hayan sido descritos a la fecha 12 nombres específicos atribuibles a *R. lanuginosum* (Frisvoll 1986b, incluyendo a *R. geronticum* y *R. pruinosum*), y al menos 12 taxones subespecíficos (Wijk. *et al.* 1967).

Temprano en la historia briológica de los territorios australes, Wilson (en Hooker 1855) describe *Racomitrium lanuginosum* var. *pruinosum* de Nueva Zelanda, caracterizada por el aspecto canoso de las plantas, y la apariencia espinulosa de las puntas hialinas debido a los dientes largos y dispuestos en ángulos muy agudos. Desafortunadamente, cuando describió esta variedad, incluyó en su área de distribución Europa, Norteamérica y el sur de Sudamérica, introduciendo una fuente de confusión acerca de su circunscripción taxonómica. Desde entonces, muchos especímenes del sur de Sudamérica con dientes bien

desarrollados han sido llamados *R. pruinosum*, ignorando el hecho que unos años después de la publicación de la nueva variedad de Wilson, Carl Müller (1869) elevó la variedad al rango de especie y limitó su distribución geográfica a Nueva Zelanda. En el mismo artículo, el primero dedicado a la taxonomía del complejo *R. lanuginosum* (Müller 1869), describe *R. geronticum* de Sudamérica, *R. incanum* de Sudáfrica, y *R. sundaicum* de Java. Sugiere en su artículo que *R. lanuginosum* sería una especie confinada a las regiones boreales, mayoritariamente sobre la base de la forma de los dientes de la punta hialina (Müller 1869).

Más recientemente, Vitt & Marsh (1988), en un estudio fenético basado en cuatro caracteres morfológicos, concluyeron que *R. lanuginosum* sería una especie cosmopolita, creciendo en todos los continentes, y reconocieron a *R. pruinosum* como un taxón diferente endémico de Australasia (con una única colección proveniente del sur de Sudamérica). Adicionalmente, ellos reconocen a *R. geronticum* de Müller como una subespecie de *R. lanuginosum*, viviendo en simpatria con esta última en el sur de Sudamérica. Ellos incluso reconocen un cuarto taxón del sur de Sudamérica, más tarde descrito por Bednarek-Ochyra & Ochyra (2003) como *R. patagonicum*. Los caracteres diagnósticos de este taxón, de acuerdo con Vitt & Marsh (1988) y Bednarek-Ochyra & Ochyra (2003), serían la punta hialina ancha y con largas decurrencias, los márgenes de las decurrencias de la punta hialina ondulados, las hojas anchamente canaliculadas, de color verde opaco, y las células de la lámina foliar con una papilosis más marcada que el resto de los taxones del grupo. Todos estos caracteres están presentes en mayor o menor grado en los dos sintipos de *R. geronticum*, ciertamente no al extremo observable en el holotipo de *R. patagonicum*, pero sí dentro de la variabilidad que se observa en la lista de paratipos entregado por Benarek-Ochyra & Ochyra (2003). La observación de un gran número de especímenes de este taxón provenientes de Sudamérica confirma que estos caracteres son variables y dependientes del hábitat que las poblaciones ocupan. El holotipo de *R. patagonicum* proviene de la Provincia del Bío-Bío, casi en el límite norte de su distribución geográfica (sensu Benarek-Ochyra & Ochyra 2003), donde el verano es extremadamente seco y caluroso, y las poblaciones suelen crecer sobre afloramientos rocosos sobre los 1000 m, o en suelos arenosos a menores altitudes (0-800 m), como es el caso de la colección tipo realizada en el Salto del Laja, a sólo 150 m s.n.m. Los especímenes que crecen en ambientes relativamente secos tienen los dientes del borde de las puntas hialinas más desarrollados, más largos y hasta ramificados, con papilas más altas y bordes de las decurrencias ondulados. Este patrón es difícil de apreciar en la Región del Bío-Bío, de donde proviene

el tipo de *R. patagonicum*, pero resulta evidente en el extremo sur del continente, donde el gradiente de precipitaciones va de cerca de 5000 mm de agua caída en un año en la parte más occidental hasta menos de 400 mm en la parte oriental, encontrándose poblaciones de *R. geronticum* a lo largo de todo este gradiente. Las poblaciones de sectores secos se asemejan a *R. patagonicum*, con anchas puntas hialinas largamente decurrentes y onduladas o al menos irregulares, dientes largos y con papilas altas, mientras que las de sectores húmedos se asemejan al tipo de *R. puccioanum*, con puntas hialinas escasamente desarrolladas, inconspicuas y con papilas bajas, y casi sin dientes en los bordes. El tipo de este nombre proviene de una colección de D. Puccio estudiada por De Notaris (1859), que se caracteriza por las plantas largas, con ramificación pinnada muy regular, con la típica coloración café-anaranjada de las poblaciones de turbera, sin dientes en el borde de las puntas hialinas (o dientes muy reducidos), que son claramente papilosas, pero se encuentran escasamente desarrolladas. Puccio indica la localidad tipo como Valparaíso, lo que resulta poco probable ya que este taxón comienza su distribución en Chile más de 500 km al sur de esta ciudad, y tampoco existen hábitats probables donde eventualmente podría encontrarse este taxón, dadas las condiciones climáticas, geológicas y edáficas de la región. Podría indicar quizás el puerto de donde salieron las muestras rumbo a Europa, para ser examinadas por De Notaris.

Estudios moleculares en desarrollo de la región ITS del complejo *R. lanuginosum* una región altamente variable en *Racomitrium*, Larraín *et al.* [2011a]) de múltiples especímenes de Sudamérica, Norteamérica, Europa y Asia, sugieren que no habrían diferencias genéticas entre los distintos fenotipos observables en Sudamérica, y que estos especímenes, en su conjunto, diferirían de las poblaciones del hemisferio norte que han sido hasta ahora evaluadas, que de igual modo se agruparían en un clado bien definido. Incluso, las poblaciones de *R. geronticum* de Sudamérica estarían más cercanamente emparentadas con las poblaciones de *R. pruinosum* de Nueva Zelanda/Australia que con las poblaciones boreales de *R. lanuginosum*. Es por esta razón que en este trabajo se acepta el rango específico de *R. geronticum*, y se tratan bajo este nombre todas las colecciones sudamericanas identificadas previamente como *R. lanuginosum*.

Racomitrium geronticum sólo podría ser confundido con *R. pruinosum*, la especie más emparentada en la región, que se conoce de Sudamérica sólo de escasas colecciones en el área cordillerana de la provincia argentina de Santa Cruz. En el tratamiento de *R. pruinosum* se detalla cómo distinguir ambas especies.

Hábitat: *Racomitrium geronticum* vive en una variedad de condiciones ambientales diferentes, lo que podría explicar la enorme variabilidad de este taxón, especialmente observable en el sur de Sudamérica. Puede ser encontrado creciendo en tierra desnuda, turba, arena, o diferentes tipos de rocas. Crece mayoritariamente en espacios abiertos, iluminados, pero puede crecer incluso en el suelo de bosques, praderas en páramos, turberas arbustivas, suelo de matorrales pantanosos, tundras magallánicas, etc. Crece desde el nivel del mar en Chile hasta los 4400 m en los Andes centrales y del norte.

Distribución: este taxón vive a lo largo de los Andes (Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia, Chile y Argentina), llegando hasta Costa Rica por el norte. También crece en Juan Fernández (Masafuera), las islas Malvinas y Georgias del Sur. En los Andes centrales (Bolivia y Perú) es una especie extremadamente rara, conocida de unas pocas colecciones (cf. Deguchi 1987), siendo más común en los Andes del norte (Ecuador y Colombia), y extremadamente común en la vertiente occidental de los Andes entre las provincias de Bío-Bío y Cabo de Hornos en Chile (Fig 10A). A pesar que un estudio más profundo del complejo *Racomitrium lanuginosum* se encuentra aún en progreso (Larraín *et al.*, en prep.), podemos adelantar que la distribución global de este taxón incluiría las islas Azores, Hawaii, y Sudáfrica.

Ilustraciones adicionales: Bednarek-Ochyra & Ochyra 2003 (Figs. 1, 2 & 3); Churchill & Linares 1995 (Fig. 99, a-c); Deguchi 1984 (Fig. 30); Ireland *et al.* 2005 (Fig. 1); Vitt & Marsh 1988 (Pl. III, Fig. 4; Pl. VII, Figs. 1-6).

Especímenes examinados: ARGENTINA: NEUQUÉN. Parque Nacional Lanín, orilla del Lago Huechulafquen, arroyo Hueyeltue, Larraín & Suárez 32040 (CONC, LIL), 32043 (CONC, LIL); Isla Victoria, *Giai* 10617 (MO). RÍO NEGRO. Cuenca Río Manso Superior, *Equipo Censo s.n.* (BA); Lago Frías, camino al Ventisquero Frías, *Pérez Moreau* 4663 (NY); Lago Guillermo, *Kühnemann* 2289 (MO). CHUBUT. Parque Nacional Los Alerces, camino a la frontera de Chile por la ruta al lago Futalafquén, *Fuertes s.n.* (MA, NY); Lago Menéndez, *Kühnemann* 5083 (MO, NY); Parque Nacional Los Alerces, sendero hacia El Cocinero, media hora antes de llegar al refugio, *Larraín & Suárez* 32470 (CONC, LIL), 32472 (CONC, LIL); camino entre Río Pico y Lago Vintter, en afloramientos rocosos junto al camino, *Larraín & Suárez* 32344 (CONC, LIL). SANTA CRUZ. Patagonia Austr., Río Fósiles in mountains, *Dusén s.n.* (BM); Lago Argentino region, common in high moist valley in open, Cerro Norte, *Anliot s.n.* (MO); S end of Laguna Fría, Lago Argentino, *Cantino* 189 (MO). TIERRA DEL FUEGO. USHUAIA: Turbera Negra, *Ochyra & Schiavone* SO-128 (LIL); Valle Ventisquero, *Roivainen* 1547 (MO, NY); Río del Fuego, Estancia Popper, *Castellanos* 5397 (MO, NY); Valle de Tierra Mayor, Sa. de Alvear, frente al Dto. de Policía, *Matteri* 1025 (MO); Bahía

Lapataia, *Roivainen 1752* (NY); ladera W Paso Garibaldi, *Matteri 843* (MO); Isla de los Estados, entre Pt. Cook y Pt. Vancouver, *Hassel 17402* (MO); Isla de los Estados, Bahía Poquito Vancouver, *Matteri 1474* (MO). BOLIVIA: **LA PAZ**. INQUISIVI: Mina Poldi, *Lewis 87-917* (MO, NY). CHILE: **MAULE**. LINARES: east of Linares along the Río Achibueno, along road through Pejerrey 39.7 km upstream from the intersection with the road to Medina and Melado, *Taylor & Gereau 11043* (MO). **Bío-Bío**. ÑUBLE: Atacalco, Los Cipreses, Las Cortinas, *Pfister 11579* (CONC); Quillón, south side of Itata River, *Ireland & Bellolio 34925* (MO), *34929* (US); Itata River at Liucura Bridge, *Ireland & Bellolio 35973* (MO); Río Chillán, llegando a Pellines, *Larraín 26196* (CONC), *26204* (CONC). CONCEPCIÓN: camino a Santa Juana km 17.5, en bosque nativo en sitio plano al sur del camino, *Larraín & García 31823* (CONC), *Larraín 31874* (CONC); road from Talcamávida to Rere, 7 km E of Talcamávida, *Ireland & Bellolio 32192* (US), *32195* (MO, US); camino a Coronel, balneario de empresas CMPC junto a Parque Alessandri, *Larraín 28050* (CONC). Bío-Bío: comuna de Quilleco, Cañileo, valle del Río Cañicura, fundo Chacritas, *Larraín 31865* (CONC); Salto del Laja, entre hierbas del matorral antes del canal que cruza el sendero hacia el salto, *Mahu 11031* (NY – tipo de *R. patagonicum*); Salto del Laja, 5 km río arriba, *Weldt 156* (CONC); Salto del Laja, *Matteri 310* (MO); Laguna del Laja, justo abajo del club Andino, *Larraín 26275* (CONC); antes de la porteria de acceso de CONAF/SAG al Parque Nacional Laguna del Laja, *Larraín 26276* (BM, CONC); Yahuilto Farm, road to Alamo Blanco, *Ireland & Bellolio 35173* (MO); camino entre Polcura y Antuco, 5 km pasado Polcura, 2 ó 3 km más arriba de la central hidroeléctrica, *Larraín 26234* (CONC, PRE), *26235* (CONC), *26241* (CONC), *26242* (CONC); camino entre Polcura y Antuco, 5 km más arriba de la central hidroeléctrica, *Larraín 26244* (CONC); National Park Lake Laja, Lagunilla, *Ireland & Bellolio 34083* (MO); Hwy Q-15 to Paraguay, 11 km E of Hwy 5, *Ireland & Bellolio 35337* (MO); El Toro hydroelectric plant, *Ireland & Bellolio 35109* (MO, US), *35154* (MO, US); matorral, Hacienda Cantera, Los Angeles, *Bartlett 19059* (NY); Laguna del Laja, *Matteri 307* (MO); valley of Rucue River, *Ireland & Bellolio 35063* (CONC, US); road to Polcura, Villa El Rastrojo, *Ireland & Bellolio 34898* (CONC, MO); Piulo Bridge, canyon on Bío-Bío River, *Ireland & Bellolio 35724* (MO). ARAUCO: road from Curanilahue to Trongol, 19 km SE of Curanilahue, *Ireland & Bellolio 33113* (MO); *ibid.*, 29 km SE of Curanilahue, *Ireland & Bellolio 33054* (MO); Tres Pinos, *Ireland & Bellolio 33005* (MO), *33013* (MO); Cordillera de Nahuelbuta, camino entre Pino Huacho y Fundo Trongol, *Larraín et al. 31291* (CONC). **ARAUCANÍA**. MALLECO: Parque Nacional Nahuelbuta; Sendero entre Administración CONAF y Piedra del Aguila, *Larraín et al. 27490* (BM, CONC), *27503* (CONC), *27597* (CONC), *27632* (CONC), *27634* (CONC); Parque Nacional Nahuelbuta, *Barreau s.n.* (CONC); Melipeuco, Laguna Conguillío, Isla Triful, *Montero 9836* (CONC); boggy area at Aguas Calientes, Parque Nacional Nahuelbuta, 10.2 km west of park entrance and 48 km west of Angol, Cordillera de Nahuelbuta, *Crosby 13079* (MA, NY); Angol, Pino Hueco, *Mahu 6014* (US). CAUTÍN: Icalma, *Toro 4* (PUCV); Pucón, Pedregoso, en río de lava a los pies del Volcán Villarrica, *Larraín 30296* (CONC), *30297B* (CONC), *30300* (CONC, KRAM), *30310* (CONC); Parque Nacional Villarrica, north slope of Volcán Villarrica very near upper limit of forest and near Refugio Villarrica, 6.1 km by road south of park entrance, *Crosby 11791* (MA, NY); Holzapfel Península, eastern end of Lago Villarrica, just west of Pucón, *Crosby 11975* (MA, MO). **LOS RÍOS**. VALDIVIA: Valdivia, prope Corral, *Krause s.n.* (BM, MA – lectotipo de *R. geronticum*); La Picada, *Meserve s.n.* (F); Lago Riñihue, Enco, on the delta land of Rio Enco, *Santesson M865* (F, US); estación Riñihue, Enco, *Montero 1313* (US). RANCO: La Unión, Llanacura, claro Bastías, *Mahu 2571* (MO); Comuna Panguipulli, camino de

Coñaripe a Termas Geométricas, 1 km antes del cruce hacia las termas, *Larraín 32680* (CONC); Monumento Natural Alerce Costero (ca 40 km SW von Valdivia), *Müller C853* (CONC); Llancacura, Rancho, *Mahu 2571* (US); El Mirador, Llancacura, *Mahu 2858* (US), *2862* (US); west slope of Cordillera Pelada, 3.1 km by road west of El Mirador on road between La Unión and Punta Hueicolla, *Crosby 12843* (MO, NY); Namun Lahual, camino de La Cruz hasta la barra del Río Bueno, *Larraín 278* (CONC); summit of El Mirador, ca 100 m southwest of refugio, Cordillera Pelada, near road between La Unión and Punta Hueicolla, *Crosby 12872* (MA, MO). **LOS LAGOS.** OSORNO: Yervas Buenas, escorial de Kuschel, *Mahu 22430* (MO); Osorno, Pilmaiquén, *Junge 2441* (CONC); Catrihuala Alta, *Abarzúa & Miranda 152A* (CONC), *171* (CONC), *194* (CONC); ash-slopes of Volcan Osorno, *Pennel 12693* (F); Puerto Varas, Ensenada, Volcán Osorno, *Sparre B11747* (F, MO, US); Cerro Rigi, *Serey s.n.* (PUCV); summit of Cordillera de la Carpa, near small sawmill village, *Eyerdam 10947* (F); Yervas Buenas, centro de recreación Las Cascadas, bosque al E de las cabañas, *Mahu 21664* (MO), en hojarasca entre las cabañas, *Mahu 22874* (MO); Parque Nacional Puyehue, am Cerro Haique bei Antillanca, *Hahn C2149* (CONC); Hirle, Petrohué Norte, *Serey s.n.* (PUCV); Volcan de Osorno, *Pöppig s.n.* (NY - sintipo de *R. geronticum*); Osorno, cráter Casablanca, 3.4 km by road above Refugio Antillanca, *Crosby 12088* (MA); Parque Nacional Puyehue, sector Antillanca, *Larraín 25410* (BM, CONC, KRAM, MA). **LLANQUIHUE:** Parque Nacional Vicente Pérez Rosales, cerro Derrumbe, mirador, *Pizarro E13* (PUCV); *ibid.*, Volcán Punttiagudo, *Vidal & Redón M20* (PUCV), *E20* (PUCV); Puerto Varas, Ensenada, *Weldt 357* (CONC), *Sparre 1938* (US); Llanquihue, auf vulk. Felsen, *Hosseus 504* (MA); Parque Nacional Vicente Pérez Rosales, meseta Bellavista, *Pizarro E12* (PUCV), *ibid.*, laderas Cerro Derrumbes, *Pizarro E16* (PUCV), *ibid.*, laderas Volcán Osorno, *Pizarro E4* (PUCV); Picada, *Mahu 10365* (MO); Puerto Montt NO, Reserva Vulkan Calbuco, *Hahn C2137* (CONC). **CHILOÉ:** Chiloé, *Gay s.n.* (BM 856782); Quellón, Yaldad, al costado del camino vehicular llegando al refugio en Laguna Chaiguata, *Larraín 25800* (CONC, KRAM); Quellón, Yaldad, camino entre lagunas Chaiguata y Chaiguaco, saliendo del refugio hacia el SW, hacia el río, *Larraín 25803* (CONC, KRAM); Parque Nacional Chiloé, sector Abtao, *Carmona & S. Armesto 23630A* (CONC); entre Piruquina y Abtao, S de la cabaña de CONAF, *Moreno 20632* (MO); Estación Biológica Senda Darwin, a orillas del sendero de Darwin, *Larraín 25343* (CONC, KRAM), *27309* (CONC), *27311* (CONC); *ibid.*, al final de la senda de Darwin, *Larraín 23064* (CONC, NY); *ibid.*, junto a bosque “El Tepual”, *Larraín & Salinas 23337* (CONC). **PALENA:** Parque Pumalín, aeródromo y sitio de camping en sector El Volcán, *Larraín & Andrus 31161* (CONC); Parque Pumalín, sendero Alerce, *Larraín & Andrus 31186* (CONC); Chaitén, río Chaitén o Blanco, en senda de “rutas patrimoniales”, *Larraín 18215* (CONC); gran mallín junto a la carretera unos km al sur del lago Yelcho, *Larraín & Andrus 31247* (CONC); San Francisco de Huinay, Fiordo Huinay, *Pizarro M25* (PUCV); 5.9km N junction roads to Palena and Chaitén (Villa Santa Lucía), *Stuessy et al. 7168* (US); pantano 5 km al sur de Chaitén, *Larraín & Andrus 31221* (CONC); 25 km al sur de Chaitén, junto a antenas de teléfonos, *Larraín & Andrus 31235* (CONC); Villa Santa Lucía, río Frío, camino a las termas, *Larraín 17021* (CONC, KRAM). **AISÉN.** AISÉN: Laguna San Rafael, *Schlatter 1859* (CONC); Parque Nacional Queulat, am Weg von der Carretera Austral zum Ventisquero Colgante, *Müller C1910 p.p.* (CONC); Península Taitao, along western approaches to unnamed 904 m peak, “mt. Optimist”, on península between Brazo Desague and Brazo Norte, directly east of junction of Brazo Norte and Estero Larrain, Lago Presidente Ríos, *Crosby 16351* (NY). **GENERAL CARRERA:** por Ruta 7 junto al río Murta, *Larraín & Vargas 26376* (CONC); portezuelo de cuesta Murta, junto a la carretera,

Larraín & Palfner 27991 (CONC). CAPITÁN PRAT: Reserva Nacional Tamango, sector Río Cochrane, *Teneb & Rodríguez s.n.* (CONC); entre Lago Leal y cruce a Ventisquero Montt/Villa O'Higgins/Río Bravo, *Larraín & Vargas 27144* (CONC); de Cochrane hacia el sur por la carretera, km 50, pasado cuesta Barrancoso, *Larraín & Vargas 26407* (CONC), *26412* (CONC), *26413* (CONC); en bifurcación Tortel/Yungay, en río que atraviesa el camino, *Larraín & Vargas 26474B* (CONC); camino entre bifurcación Tortel/Yungay, y Yungay, cuesta mirador Baker, *Larraín & Vargas 26502B* (CONC), *26504* (CONC); camino a Tortel, *Larraín & Vargas 26870* (BM, CONC); Caleta Tortel, comienzo de "ruta turística", *Larraín & Vargas 26871* (CONC), *26891* (CONC), *26893* (CONC), *26911* (CONC); Calta Tortel, junto a las pasarelas del pueblo, *Larraín & Vargas 26929B* (CONC); Puerto Yungay, en turbera entre el campamento militar y las casas, *Larraín & Vargas 26514* (CONC), *26516* (CONC), *26519* (CONC); camino a Villa O'Higgins, *Larraín & Vargas 27053* (CAS, CONC), *27055B* (CONC), *27057A* (CONC), *27058* (CONC). **MAGALLANES.** ÚLTIMA ESPERANZA: Parque Nacional Torres del Paine, campamento "El Italiano", cerca del río, *Osorio s.n.* (CONC); Parque Nacional Torres del Paine, Lago Toro, junto a Posada Serrano, *Larraín 27383* (CONC); Puerto Natales N, Nationalpark Torres del Paine, *Hahn C2378* (CONC), *C2370* (CONC); Parque Nacional Torres del Paine, sector Salto Grande, camino a Mirador Nordenskjold, *Larraín 27394* (CONC); Parque Nacional Torres del Paine, sector río Pingo, camino al refugio, *Larraín 27440* (CONC), *27442* (CONC); Nationalpark Torres del Paine, Gebirgszug zwischen Campamento los Perros und Campamento Paso, *Müller C1583* (CONC); Bahía Libertad, frente a Isla Wellington, *Gallegos 1* (CONC), *2* (CONC), *3* (CONC), *4* (CONC); W side of harbour, Pto. Alert, *Engel 4921* (F); south shore of Caleta Ocasión, east coast of Isla Piazzzi, *Greene B1001* (HIP), *Hässel B948* (HIP); E side of Puerto Bueno, *Engel 5604* (F); E side of Isla Juan, *Engel 5268* (F); Seno Unión, Ancón Sin Salida, southern shore of Península de las Montañas, *Greene B779* (HIP); margen occidental del Río Serrano, *Matteri B2470* (HIP); margen occidental de Puerto Toro, glaciar del Cerro Balmaceda, *Matteri B2662* (HIP); orillas del seno N de cerro El Morro, *Matteri B2146* (HIP), *B2158b* (HIP); orillas del seno, cercanías del glaciar del Cerro Balmaceda, *Matteri B2597* (HIP); unnamed bay on north-east shore of western island, Islas Rennell, *Greene B1190* (HIP); western end of Puerto Virtudes, Isla Virtudes, *Greene B1856* (HIP); Fiordo Silva Palma, angostura Titus, costa opuesta al antiguo aserradero, *Pisano 3792* (PUCV). **MAGALLANES:** Punta Arenas, Llanos del Chabunco, punta Cueva Chabunco, *Pizarro E4* (PUCV); Isla Capitán Aracena, Bahía Morris, *Pisano 3321* (CONC); Canal Magdalena, Bahía Morris, *Barret 12 47* (US); head of Bahía Fortescue, Straits of Magellan, *Jeffrey 2* (HIP); E side of B. Borja, *Engel 6111* (F); Cabo Negro, Fretum Magellanicum, pampas ad terram, *Lechler 1087* (NY - paratipo de *R. patagonicum*); Puerto Cutter, along shore N of copper mine, *Engel 2191* (F); Detroit de Magellan, *Neger s.n.* (F). **TIERRA DEL FUEGO:** Comuna de Timaukel, Isla Grande de Tierra del Fuego, Parque Nacional Alberto de Agostini, ribera N del Seno Agostini, faldeos del Monte Buckland, *Larraín & Shevock 33525* (CONC, NY); Isla Grande, península Mitre, northern part, *Hyvönen 3111* (MA); Isla Clarence, southern peninsula, *Hyvönen 2924* (MA). **ANTÁRTICA CHILENA:** Comuna Cabo de Hornos, Parque Nacional Alberto de Agostini, Isla Grande de Tierra del Fuego, Seno Bluff, Puerto Saco, *Larraín 33230* (CONC, NY), *33258* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, brazo más austral del Seno Bluff, bahía protegida, *Larraín 33277* (CONC, NY), *33297* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, Seno Sargazos, en bahía protegida al fondo del seno, *Larraín 33333* (CONC, NY); *ibid.*, Seno Brujo, Puerto Alegría, laderas al E del puerto, *Larraín 33352* (CONC, NY); *ibid.*, laderas al W del puerto, *Larraín 33361* (CONC, NY), *33384* (CONC, NY); *ibid.*, Seno Chasco, Puerto

Consuelo, *Larraín 33399* (CONC, NY); Brazo SW del Seno Chasco, al final del seno, en la costa junto al istmo donde comienza la Península Brecknock, *Larraín 33481* (CONC, NY); Isla Navarino, Puerto Toro, *Pizarro E5 M13* (PUCV); Cabo de Hornos, east side of London Island, *Allen 26151* (MA); Comuna Cabo de Hornos, Parque Nacional Alberto de Agostini, Isla Astrea (Islas Camden), *Larraín 33540* (CONC, NY), *33558* (CONC, NY); *Larraín & Davis 33573* (CONC, NY); Comuna Cabo de Hornos, Parque Nacional Alberto de Agostini, Isla Aguirre, Seno Quo Vadis, laderas empinadas al E del seno, *Larraín 33594* (CONC, NY), *33601* (CONC, NY); Comuna Cabo de Hornos, Parque Nacional Alberto de Agostini, Isla London (Islas Camden), laderas al E del Pico Horacio, *Larraín 33622* (CONC, NY); Comuna Cabo de Hornos, Parque Nacional Alberto de Agostini, Isla Sidney (Islas Camden), sector NW, extremo S de seno sin nombre, entre Punta Quarzo y Punta Mono, *Larraín 33695* (CONC, NY); Isla Basket, Bahía Murray, ascensión a Cerro Tres Picos, *Larraín 33737* (CONC, NY), *33739* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, Seno Courtenay, brazo N, *Larraín 33801* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, Península de Edwards, faldeos al E del Monte Edwards, *Larraín 33826* (CONC, NY), *33828* (CONC, NY); Parque Nacional Alberto de Agostini, Isla Brecknock, *Larraín 33851* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, brazo E del Seno Mama, ladera empinada a los pies de gran cerro, *Larraín 33909* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, extremo NE del Seno Aragay, en el istmo de la Península de Brecknock, *Larraín 33943* (CONC, NY); Isla Navarino, cerro de la Bandera, *Salinas 77* (CONC); Isla Grande de Tierra del Fuego, Península de Brecknock, extremo ESE del Seno Término, *Larraín 33977* (CONC, NY), *33981* (CONC, NY); Península de Brecknock, Seno Ocasión, *Larraín 34000* (CONC, NY); Isla Hoste, Orange Harbour, *Wilkes s.n.* (BM 856783, NY); Hoste Island, Hardy Peninsula, Bahía Orange, Caleta Misiones, *Allen 26594* (MO), *26621* (MO); Cape Horn, *Hooker s.n.* (BM 856780); Islas Wollaston, Caleta Lientur, *Dollenz 734a* (HIP); Parque Nacional Cabo de Hornos, Islas Wollaston, SW shore of Isla Freycinet, Paso Bravo, just NW of Islote Adriana, *Buck 48355* (NY); Hermite Island, Cape Horn, *Hooker 139* (FH). **SINE LOCO INDICATIO.** Magallanes, *Hombroon s.n.* (BM 919889). COLOMBIA: **BOGOTÁ.** Tolima, ad mires, *Goudot 38* (BM). **BOYACÁ.** Duitama, páramo de La Rusia, Laguna Agua Clara, *Cleef 7012* (F, MO, NY, RB); Páramo de La Rusia, NW-N de Duitama, Laguna Negra, *Cleef 7211* (MO), *7214 p.p.* (BONN); páramos al NW de Belén, vereda S. José de la Montaña, Alto de las Cruces y alrededores Cabeceras Q. El Toral, loma al SW del Alto, *Cleef 1737* (MO, NY); Páramo de La Rusia, NW-N de Duitama, Alto de Avendaño, 2 km al SE de la Laguna Negra, *Cleef 6971* (MO, NY). **NARIÑO.** Municipio de Túquerres, estribaciones del volcán Azufral, *Delgado et al. 63* (MO, NY); Mpio. Pasto, Serranía del morasurco, NE de la ciudad de Pasto, *Ramírez 11.192* (MO). **VALE DEL CAUCA.** El Cerrito, páramo de Pan de Azúcar, *Churchill & Holleander 15309* (MA, MO, NY). COSTA RICA: Cartago. Cordillera de Talamanca, Cerro de la Muerte, *Holz & Schäfer-Verwimp CR 99-1212* (BM, H). ECUADOR: **AZUAY.** Parque Nacional Cajas, road Cuenca-Sayausí-Molleturo, km 28.9, around Laguna Patoquina, *Jorgensen et al. 1589* (MA, MO, NY); 10-20 km S of Cumbe, páramo de Tinajillas, *Harling et al. 20130* (NY); Páramo El Cajas W of Sayausí & Cuenca, *Balslev 1451* (MO, NY); Parque Nacional de Cajas, from Laguna Toreadora, *Kuc 39 D/E/MK* (NY), *39 E/MK* (NY), *45 E/MK* (NY), *45 D/E/MK* (NY); along the road to Naranjal, *King 6667C* (MO); along the road to Loja, *King 6716A* (MO); Reserva de Cajas, carretera hacia Molleduro en la Laguna La Toreadora, *Sastre de Jesús 666* (NY); Páramo de Cajas, W of Cuenca, *Laegaard 52874B* (NY); around Laguna Toreadora in Parque Nacional Cajas, c. 35 km WNW of Cuenca, *Løjnant & Moleau 14825* (MO); Area Nacional de Recreación Cajas, in the small lakes

N and W of the head of Río Maladero, 0-3 mi. from the ranger station, WNW of Sayausí, *Lewis* 78-2519 p.p. (NY), 78-2425 (NY), 78-2286 (NY); *ibid.*, near head of Río Maladero, W of Sayausí, *Lewis* 78-2224 (NY); Parque Nacional de Cajas, WNW of Cuenca, *Holm-Nielsen* 20895 (MO, NY), 20896A (MO, NY). **BOLÍVAR/CHIMBORAZO.** Summit of road from Riobamba to Guaranda, W of San Juan, *Lewis* 78-2583 (NY). **IMBABURA.** Timber line vegetation on Hacienda Yura Cruz, 10 km N of Ibarra, *Holm-Nielsen et al.* 6420 (MO, US). **NAPO.** Cordillera de Los Llaganates, Páramo de Jaramillo, SE of Laguna Pisayambo, *Laegaard* 53321A p.p. (NY); Valle Vicioso E of Volcán Cotopaxi, páramo, *Holm-Nielsen & Balslev* 23788 (MO, NY), 24025 (MO, NY). **GEORGIAS DEL SUR:** Grytviken, *Bonolli-Cipoletti* 16815 (MO). **ISLAS MALVINAS:** **EAST FALKLANDS.** 3 km west of Port Stanley, Sapper Hill, *Ochyra* 2870/80 (F, MO, NY); Wickham Heights, 2 km west of Port Stanley, *Ochyra* 2878/80 (F); Port William Stanley, Mount William, *Lechler s.n.* (BM 919890), *Lechler s.n.* (BM 555539); Mt. Usborne, *Engel* 2456 (NY); Stanley, Tumbledown Mt., *Engel* 2369 (NY). **WEST FALKLANDS.** Mt. Adam, summit of southernmost peak, *Engel* 2985 (NY); Hill Cove, summit of West French peak, *Engel* 2955 (NY). **SINE LOCO INDICATIO:** *Hooker* 209b (FH), 209 (FH) *Hooker s.n.* (FH 3942). **JUAN FERNÁNDEZ: MASAFUERA.** Quebrada Guatón on west side of island, *Landeró & Ruiz* 9307 (US); in alpinis ad Correspondencia, *Skottsberg & Skottsberg* 146 (NY); Correspondencia camp, *Hatcher & Engel* 51 (NY); near Correspondencia Camp, *Hatcher & Engel* 127 (NY). **PERÚ: LA LIBERTAD.** Pataz, near Laguna Suitacocha, *Young* 3130 (MO, NY); Pataz, entre Retamas y la Paccha, *López & Sagástegui* 3574 (US). **VENEZUELA: SINE LOCO INDICATIO.** America Merid. (Caracas), *Luiden - Le Normaud s.n.* (BM 856778).

2. *Racomitrium pruinosum* (Wilson) Müll.Hal. — Fig. 6 y 7A.

Racomitrium pruinosum (Wilson in Hooker) Müll.Hal., Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 19: 224. 1869. ≡ *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. var. *pruinosum* Wilson in Hooker, Flora Novae-Zelandiae 2(2): 76. 1855. ≡ *Grimmia lanuginosa* var. *pruinosa* (Wilson in Hooker) Mitt. Trans. Roy. Soc. Victoria 19: 56. 1882. — Ind. loc.: [New Zealand] Northern Island, Colenso; tipo: BM (no visto).
Racomitrium austrocanescens Dusén, Ark. Bot. 6(10): 25. 1907. — Ind. loc.: Patagonia australis (sin indicación precisa). Leg. Dr. Hatcher; lectotipo (designado aquí): Princeton Scientific Expedition to Patagonia 1896-97. P.109. ~~Racomitrium laevigatum—Mitt.~~ *austro-canescens* Dus. Locality [Verisimiliter] In territ. Río Chico Patag. austr., Collected by J. B. Hatcher. Princeton University, Princeton, N.J. (S n° B115927!); isolectotipo: H! Sinonimizado por Vitt & Marsh (1988).

Plantas medianas, canosas. *Tallos* 3–10 cm de longitud, simples o con ramificación pinnada, ramas de 3–6 mm de longitud. *Hojas* 2,3–4,5 x 0,5–0,8 mm, lanceoladas, fuertemente recurvadas cuando secas, rectas a falcadas. *Punta hialina* decurrente, con decurrencias planas alcanzando el 20–50% del largo de la hoja, aserrada, con dientes mediales de 25–40 µm de longitud, en ángulos de 20°–50°, y papilosa, con papilas distales de los dientes medios desde inexistentes a 2 µm de alto, y papilas basales de los dientes medios de 1–3 µm de alto. *Márgenes* recurvados generalmente en un solo lado de la hoja. *Costa* 55–75 µm de ancho en la base, en sección transversal con 2–4 células ventrales y una capa dorsal de subestereidas. *Lámina* completamente monoestratificada, con células lisas o abultadas; *células laminares* con paredes sinuosas, generalmente porosas, las apicales 11–13 x 7–10 µm, las mediales 23–30 x 8–10 µm, las basales 45–50 x 9–12 µm; *células marginales basales* diferenciadas en una fila de 25–30 células hialinas y de paredes rectas; *células alares* apenas diferenciadas, de color naranja pálido. [Plantas fértiles no vistas en el área estudiada]

Discusión: *Racomitrium pruinosum*, al igual que *R. geronticum*, se distingue fácilmente del resto de las especies de *Racomitrium* de Latinoamérica por la presencia de puntas hialinas decurrentes, aserradas, y con papilas cónicas, que contrastan con las células laminares de superficie lisa o cubierta por papilas planas. Este taxón se distingue de *R. geronticum* por las hojas con ápices fuertemente recurvados cuando secos, el aspecto compacto y canoso de las plantas, y lo más importante, los dientes del borde de las puntas hialinas, que se disponen en ángulos agudos (20°–50°), no tienen papilas en la mitad distal (Fig. 7A), y en el extremo distal de las hojas son muy largos, sin papilas y más “afilados” que en *R. geronticum* (cf. Figs. 5 y 6).

Si bien Wilson (1855), al describir *Racomitrium lanuginosum* var. *pruinsum* de Nueva Zelanda, incluye Sudamérica en su área de distribución, no fue hasta el hallazgo del paleontólogo estadounidense John Bell Hatcher que este taxón fue efectivamente encontrado en la región. Hatcher realizó colecciones de criptógamas en las proximidades del nacimiento del río Chico (Hatcher 1903), inmediatamente al sur del territorio donde hoy se emplaza el Parque Nacional Perito Moreno, en Argentina. La colección de Hatcher pronto se convertiría en el tipo de *Racomitrium austrocanescens*, descrita por Dusén (1907). El nombre fue correctamente sinonimizado por Vitt & Marsh (1988) bajo *R. pruinsum*, lo que ha sido confirmado por nuestros estudios preliminares de la región ITS de especímenes recientemente recolectados en esta misma área (Larraín *et al.* en prep.).

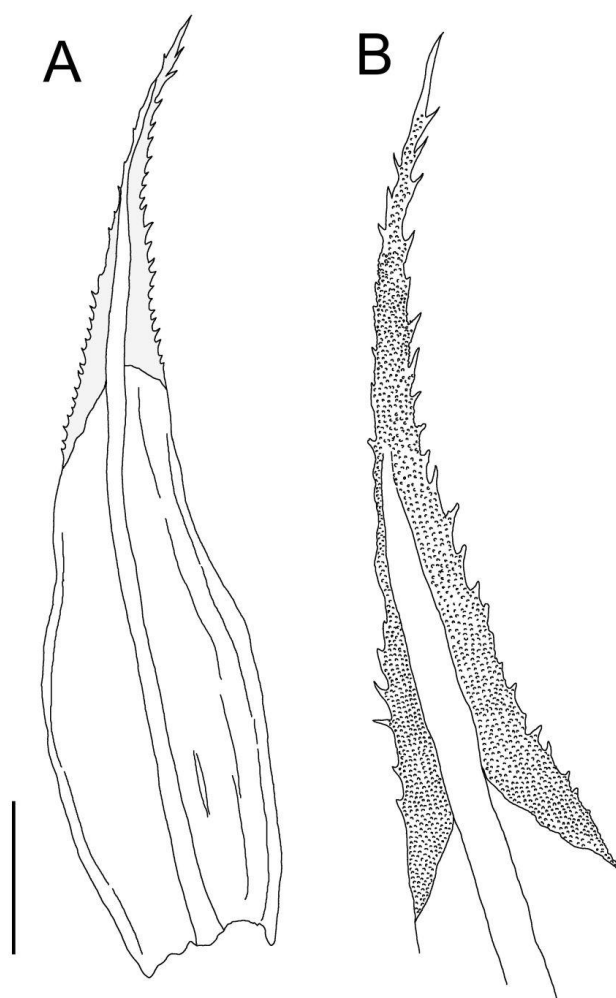


Fig. 6. *Racomitrium pruinosum*. A. Hoja. B. Detalle de punta hialina. Ambos de Larraín & Suárez 32208 (CONC), Santa Cruz, Argentina. Escala: para A = 500 μ m; para B = 230 μ m.

Hábitat: la única colección de la que se tiene información (*Larraín & Suárez 32208*) fue recolectada en una quebrada rocosa, abierta, en suelo pedregoso, a los 1200 m s.n.m. rodeada por bosquetes aislados de *Nothofagus pumilio*.

Distribución: *Racomitrium pruinosum* es una especie común en Nueva Zelanda (Sainsbury 1955), rara en el sur de Australia (Scott *et al.* 1976) y también presente en Tasmania (Dalton *et al.* 1991). En Latinoamérica se conoce de unas pocas colecciones provenientes de la vertiente oriental de los Andes del sur, en la provincia argentina de Santa Cruz, entre los 48° y 50° S, en el territorio comprendido entre los parques nacionales Perito Moreno y Los Glaciares (Fig 10B). La búsqueda minuciosa de este taxón por parte del autor por casi seis años en el lado chileno de la cordillera ha sido infructuosa.

Ilustraciones adicionales: Dusén 1907 (Taf. 5, Figs. 12-15).

Especímenes examinados: ARGENTINA: SANTA CRUZ. RÍO CHICO: Parque Nacional Perito Moreno, subiendo por quebrada rocosa en ribera norte del Lago Burmeister, *Larraín & Suárez 32208* (BONN, CONC, KRAM); Patagonia australis. in territ. Río Chico, *Hatcher P 109* (H, S - tipo de *R. austrocanescens*). LAGO ARGENTINO: Lagos arg. 50°, *Burmeister 78* (NY).

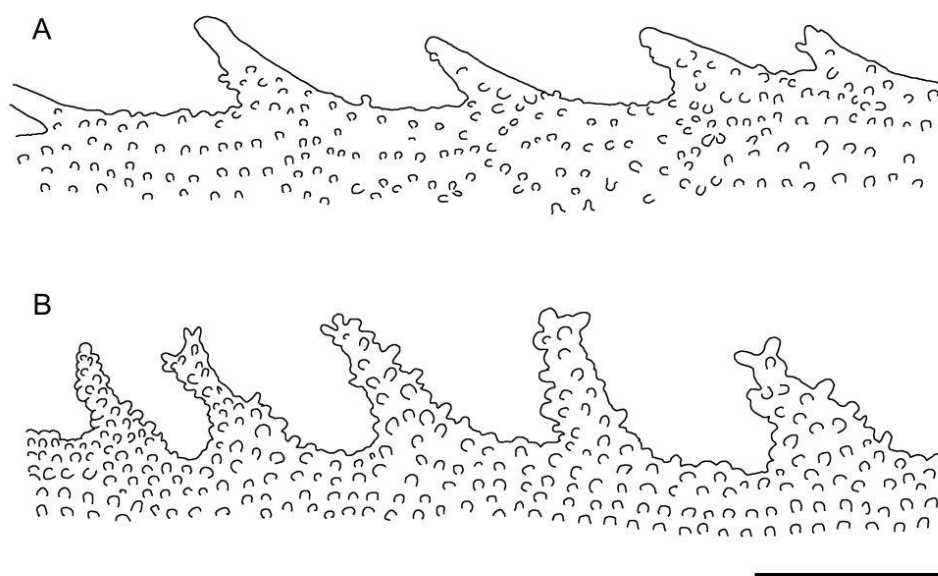


Fig. 7. Diferencia en la papilosidad de los dientes entre *Racomitrium pruinosum* y *R. geronticum*. A. *R. pruinosum* (*Larraín & Suárez 32208*, CONC). B. *R. geronticum* (*Krause s.n.* isolectotipo, MA). Escala: 50 μ m

II. Sección Fascicularia Bednarek-Ochyra, Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polon. 2: 130. 1995. Tipo: *Racomitrium fasciculare* (Hedw.) Brid. (\equiv *Trichostomum fasciculare* Hedw.)

3. Racomitrium laevigatum A.Jaeger — **Figs. 3D y 8.**

Racomitrium laevigatum A.Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1872-73: 95. 1874. \equiv *Grimmia laevigata* Mitt., J. Linn. Soc. Bot. 12: 104. 1869, *hom. illeg.* (*non Grimmia laevigata* (Brid.) Brid., 1819). \equiv *Codriophorus laevigatus* (A.Jaeger) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Biodiv. Poland 3: 141. 2003. — Ind. loc.: [Chile] Magellan, Hermite Island, inter caespites *G. lanuginosae* (J. D. Hooker); tipo: NY (no localizado).

Grimmia willii Müll.Hal., Int. Polarforsch. Deutsch. Exped. 2: 316. 1890. \equiv *Racomitrium willii* (Müll.Hal.) Kindb., Enum. Bryin. Exot. 108. 1891. — Ind. loc.: Austro-Georgia, ad rupes im Hintergrunde des Thales rechts am Südwest-Gletscher caespites magnos sistens, 10. Majo 1883, sterilis; lectotipo: HBG! (seleccionado por Bednarek-Ochyra 2006); isolectotipos: M!, PC! Sinonimizado por Robinson (1975).

Racomitrium loriforme Dusén, Ark. Bot. 6(10): 26. 1907. — Ind. loc.: [Chile] Patagonia occidentalis in valle fluminis. Rio Aysen in terra saxosa; lectotipo: S! (seleccionado por Bednarek-Ochyra 2006); isolectotipos: JE!, M!, S! (4 especímenes), BM (2 especímenes)! (*Dusén 479 bis*), H (no visto), W (no visto). Sinonimizado por Robinson (1975).

Racomitrium plicatum Herzog, Rev. Sudamer. Bot. 3: 65. 1936. — Ind. loc.: Chile: Territorio del Aisen. Glaciares del Lago San Martín (L1), c. 900 m., leg. A. Donat, II. 1933 (no. 16/II); holotipo: JE!; isotipos: S!; topotipo: JE! Sinonimizado por Bednarek-Ochyra (1993).

Racomitrium scabrifolium E.B.Bartram, Farlowia 2: 311. 1946. — Ind. loc.: Chile: Prov. de Magallanes, Fuegia occid., Fjordo de Agostini, No. 2068; holotipo: FH!; isotipos: H!, FH (no visto). Sinonimizado por Robinson (1975).

Racomitrium breutilioides Dixon, Res. Norw. Sci. Exp. Tristan da Cunha 1937-38, 48: 26. 1960. — Ind. loc.: Tristan da Cunha, on ground in fern country, 600 m, above Settlement, No. 74, Tipo. Empetrum heath, above Burntwod, circa 1200 m., No. 784. On beach, upper crater lake, circa 2000 m., No. 1800f; holotipo: BM!; isotipos: FH (no visto), O (no visto); paratipos: BM! (2 especímenes). Sinonimizado por Bednarek-Ochyra & Ochyra (1992).

Plantas robustas, amarillas a verde pálido, a veces café. *Tallos* 3–15(–18) cm de longitud, con ramificación pinnada, ramas de 3–14 mm de longitud. *Hojas* 3,0–4,5 mm x 0,6–1,3 mm, ancho-lanceoladas, erectas cuando secas, rectas a falcadas, terminadas en un acumen filiforme, a veces fuertemente sinuoso. *Punta hialina* 0,1–0,3 μ m de longitud, débil, a veces concolora o amarillenta, lisa a débilmente denticulada. *Márgenes* recurvados a ambos lados de la hoja, generalmente hasta el ápice. *Costa* 40–70 μ m de ancho en la base, débil, poco definida, profundamente canaliculada en la base, en sección transversal con 7–12 células ventrales y un grupo dorsal poco definido de subestereidas, terminando poco

más arriba de la mitad de la hoja. *Lámina* completamente monoestratificada, densamente papilosa, especialmente en la mitad distal; *células laminares* generalmente porosas en la base de las hojas, las apicales 15–30 x 7–10 μm , las mediales 19–55 x 8–13 μm , las basales (30–)35–50(–60) x 7–13 μm ; *células marginales basales* a veces diferenciadas en una fila de 5–10(–15) células hialinas y de paredes rectas; *células alares* diferenciadas, infladas, cuadradas, amarillas a anaranjadas. *Hojas periqueciales externas* 2,5–4,0 mm x 0,8–1,2 mm, ovado-lanceoladas, plegadas, gradualmente angostadas en un acumen largo filiforme, hialino en el extremo, con una costa muy delicada, a veces casi inexistente, con células laminares de paredes sinuosas como en el resto de las hojas, concoloras en toda la hoja. *Hojas periqueciales internas* 2,5–3,5 x 0,8–1,0 mm, abrazando la seta, oblongas, fuertemente plegadas, con ápice obtuso y truncado, a veces terminando en un corto apículo, con bordes enteros a irregulares, con una débil costa terminando en el ápice. *Seta* 1-3 por periquecio, 1,8–2,5 mm de longitud, café-rojiza cuando madura, con engrosamientos cuticulares longitudinales en todo su largo, recta a flexuosa cuando seca, con 3-6 torsiones a la derecha justo debajo del cuello de la cápsula. *Cápsula* 1.8–2.5 mm de longitud, exserta, erecta, angostamente elíptica, lisa, de lustrosa a opaca, de café-oscura a rojiza; *anillo* conspicuo, deciduo, formado por 1-2 filas de células hialinas, infladas y de paredes delgadas; *peristoma* 1,0–1,5 mm de longitud, dientes profundamente divididos en largos segmentos filiformes, papilosos. *Opérculo* 2,5–2,7 mm de longitud, cónico rostrado, liso, abruptamente estrechado desde su base cónica. *Esporas* 8–10 μm de diámetro, esféricas, suavemente granulosas. *Caliptra* 2,8–3,2 mm de longitud, con superficie irregular debido a engrosamientos de las paredes transversales de las células epidérmicas, con varias lacinas cortas en la base, las más profundas de 200 μm .

Discusión: *Racomitrium laevigatum* se distingue del resto de las especies del género en el área por las hojas plegadas, claramente papilosas (sobre todo en la porción distal de las hojas), la costa débil formada por dos capas de células apenas diferenciadas ubicadas en un profundo surco en la región proximal de las hojas, terminada poco más arriba de la mitad de las hojas, la presencia de una punta hialina corta (que a veces falta), y los márgenes fuertemente recurvados a ambos lados de la hoja. Si bien los especímenes fértiles son escasos, en presencia de esporofitos la identificación es inmediata por la extrema longitud de los dientes del peristoma, de 1,0–1,5 mm de longitud.

Hábitat: *Racomitrium laevigatum* crece en sitios abiertos o en el suelo de bosques de *Nothofagus*, en lechos secos de ríos, en turberas, sobre tierra, sobre rocas o paredes rocosas. Suele crecer junto a *R. geronticum* y *R. subcrispipilum*. Habita desde el nivel del mar hasta los 1200 m s.n.m. en Chile continental y Tierra del Fuego. Las poblaciones de Juan Fernández puede alcanzar los 1350 m, y fuera del área de distribución, en Tristán da Cunha, puede alcanzar los 2000 m s.n.m.

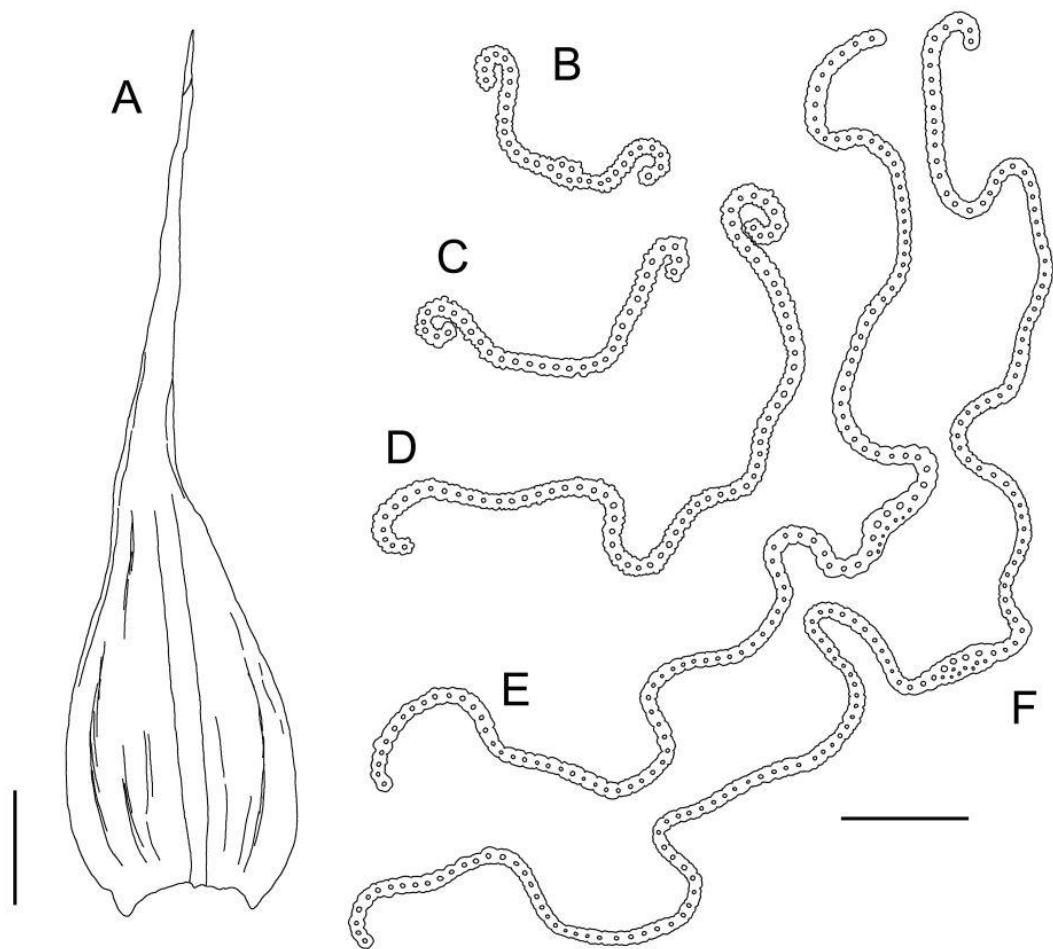


Fig. 8. *Racomitrium laevigatum*. A. Hoja. B-F. Secciones de hojas desde el ápice a la base. Todas de *Larraín 17014* (CONC), Palena, Chile. Escalas: A = 500 μm ; B-F = 100 μm .

Distribución: este taxón vive en Chile desde la provincia de Valdivia hasta el Cabo de Hornos, en Argentina en las provincias de Santa Cruz y Tierra del Fuego, en las islas Georgias del Sur y en la isla de Masafuera en el archipiélago de Juan Fernández. Es común en Chile entre los 45°–55° S (Fig. 10C). Fuera del área estudiada su distribución se extiende hasta la isla Tristán da Cunha e isla Gough, en el Atlántico sur.

Ilustraciones adicionales: Bednarek-Ochyra 1993 (Fig. 3); Bednarek-Ochyra 2006 (Figs. 97-100); Bednarek-Ochyra & Ochyra 1992 (Fig. 1); Bell 1974 (como *Racomitrium wili*); Deguchi 1984 (Figs. 26-27); Roivainen 1955a (Fig. 1: 14, Fig. 6, and Fig. 7, todos como *Racomitrium wili*).

Especímenes examinados: ARGENTINA: SANTA CRUZ. LAGO ARGENTINO: Lago Argentino, Seno Mayo, *Matteri & Schiavone* 4890 (LIL, MA); Lago Onelli, camino al Glaciar Onelli, *Matteri & Schiavone* 5053 (LIL, MA). TIERRA DEL FUEGO. RÍO GRANDE: Estancia María Cristina, *Schiavone, Matteri & Piñeiro* 4420, *Musci Fuegiani Exsiccati* 48 (BONN, LIL, MO, S). USHUAIA: Cerro Garibaldi, *Matteri s.n.* (BA 19332); Paso Garibaldi, *Roivainen* 677 (BM, F, H); camino de ascenso al Glaciar Le Martial, *Schiavone & Ochyra* 6864, *Musci Fuegiani Exsiccati* 50 (LIL, MO, S); Lago Escondido, Cerro Gabriela, *Roivainen* 635 (H, MA, MO, S, SGO); Rancho Hambre, *Roivainen* 1989 (H, MO); Lapataia, entre Laguna Verde y Negra, *Matteri* 783 (S); Río Lapataia, *Roivainen* 1789 (H); Isla de los Estados, entre Pt. Cook y Pt. Vancouver, *Hassel* 17400 (S). CHILE: LOS RÍOS: VALDIVIA: El Mirador, road between La Unión and Punta Hueicolla, *Crosby* 12855 (MA, MO). LOS LAGOS. OSORNO: Parque Nacional Puyehue, upper part of refugio Antillanca, *Deguchi* 31289 (SGO), 31311 (HIRO, SGO). LLANQUIHUE: around Lago Chapo, ca. 40 km. southeast of Puerto Montt, *Deguchi* 25541 (HIRO, SGO), 25548 (HIRO, SGO), 25577 (HIRO, SGO); Reserva Nacional Llanquihue, am Weg von Ranger-Station nahe Correntoso zum Vulkan Calbuco, *Müller* C2384 (CONC); Reserva Nacional de Llanquihue 50 km WSW Puerto Montt, sector Río Blanco, Weg zum Vulkan Calbuco, Lavaströme, *Frahm* 11-09 (BONN). CHILOÉ: Castro, *Montero* 8134 (CONC). PALENA: Río Puelo, Puerto Urrutia, confluencia del Río Puelo con el Río Chico, 2 km abajo del balseo, *Larraín* 25859 (CONC); Villa Santa Lucía, Río Frío, *Larraín* 17014 (CONC); Parque Pumalín, ventisquero Sin Nombre, al noroeste del Amarillo, *Osorio s.n.* (CONC). AISEN. AISEN: Puerto Aysén, westlich des Ortes, *Bresinsky & Garrido* 111 (CONC), 109 (CONC); Parque Nacional Queulat, am weg von der Carretera Austral zum Ventisquero Colgante, *Müller* C1910 p.p. (CONC); Lago Yulton, *García* 4121 (CONC, KRAM); Río Aisen, *Dusén* 479 (JE, M, S, BM – tipo de *Racomitrium loriforme*); Puyuhuapi, Cerro Tesoro Massiv, *Schwabe s.n.* (JE); Parque Nacional de Río Simpson, along route 245, *Deguchi* 25694 (HIRO, SGO); Estancia Río Romero, un cerro al lado del Ventisquero Nef, *Seki* 1060 (H), 1065 (H, HIRO), 1067 (H), 1068 (H), 1074 (H), 1549 (H, HIRO); Río Exploradores, Estancia Río Circo, *Seki* 453 (H, HIRO), 1046b (HIRO), Bahía Exploradores, *Seki* 722 (H); Península Taitao, along western approaches to unnamed 904 m peak, “Mt. Optimist”, on peninsula between Brazo Desagüe and Brazo Norte, directly east of junction of Brazo Norte and Estero Lorrain [sic], Lago Presidente Ríos, *Crosby* 16346 (MO); San Rafael, Río Gualas, *Schlegel* 2095 (CONC), 2104 (CONC).

GENERAL CARRERA: Río Norte, west coast of Lago General Carrera, *Yoshida & Milo 2424* (H); un cerro al lado de Ventisquero Nef, *Seki 1503 p.p.* (H). CAPITÁN PRAT: camino a Villa O'Higgins, *Larraín & Vargas 27055A, 27057B* (CONC); Lago O'Higgins, ventisqueros, *Donat 16 II* (S – tipo de *Racomitrium plicatum*), *Donat 44* (JE); Río Bravo, *Larraín & Vargas 27017* (CONC, MA), *Larraín & Palfner 27885* (CONC, KRAM); Carretera Austral, bifurcación Tortel/Yungay, *Larraín & Vargas 26474B* (CONC); Carretera Austral antes de Villa O'Higgins, *Larraín & Vargas 26502 A1* (CONC); **MAGALLANES.** ÚLTIMA ESPERANZA: Nationalpark “Torres del Paine”, Gebirgszug zwischen Campamento Los Perros und Campamento Paso, *Müller C1294* (CONC), Ostrand vom Glaciar Grey am Campamento Paso, *Müller C1511* (CONC); low treeless island near glacier at head of Fiordo Peel, *Engel 5445* (H); Puerto Toro, orillas del Seno, *Matteri B2353* (HIP), glaciar del Cerro Balmaceda, *Matteri B2661* (HIP); Puerto Bellavista, *Matteri B2053* (HIP); Canal Smyth, Penins. Muñoz Gamero, Pt. Ramirez, *Skottsberg 412* (H, S); Bahía Sarmiento, *Roivainen 131a* (S). **MAGALLANES:** Magellanstraße, Río Las Minas, Forstreservat, ca. 20 km westlich Punta Arenas bei La Garganta, *Bresinski & Garrido 48* (CONC); about 12 km south of Lago Parrillar, Península de Brunswick, *Deguchi 26364* (HIRO, SGO), *26365* (HIRO, SGO), *26366* (HIRO, SGO); Reserva Nacional Lago Parrillar 50 km S Punta Arenas, *Frahm 05-8* (BONN). **TIERRA DEL FUEGO:** Comuna de Timaukel, Isla Grande de Tierra del Fuego, Parque Nacional Alberto de Agostini, ribera N del Seno Agostini, faldeos del Monte Buckland, *Larraín & Shevock 33514* (CONC, NY); Vicinity of Proyecto Río Condor, encampment at La Vicuña [sic], *Crosby & Castor 16897* (MO); Fiordo de Agostini, *Roivainen 2068* (FH – tipo de *Racomitrium scabrifolium*), Bahía Groth-Hansen, *Roivainen 135a* (S), Brazo Izquierdo, *Roivainen 160a* (S), *s.n.* (H); Fjordo Finlandia, *Roivainen 1543* (S), Brazo Sino, *Roivainen 130a* (S), Monte Nylandia, *Roivainen s.n.* (H 321531); Río Azopardo, *Dusén 209* (H [2 especímenes], S [2 especímenes]), *Halle & Skottsberg 409* (S); Isla Grande de Tierra del Fuego, Seno Almirantazgo, S shore of Bahía Azopardo, just E of Estancia Caleta María, *Buck 47712* (CONC, NY); Parque Nacional Alberto de Agostini, W side of Bahía Parry about half way down, just N of glacier, *Buck 47763* (CONC, NY). **ANTÁRTICA CHILENA:** Isla Wolaston, Caleta Lientur, *Dollenz 734* (HIP); Comuna Cabo de Hornos, Isla Hoste, S shore of Península Dumas, small cove just WNW of Isla Unica, *Buck 48101* (CONC, NY); Parque Nacional Cabo de Hornos, Islas Wollaston, SW shore of Isla Freycinet, Paso Bravo, just NW of Islote Adriana, *Buck 48358* (NY); Parque Nacional Alberto de Agostini, Isla Grande de Tierra del Fuego, Seno Bluff, Puerto Saco, playa al sur de la bahía y bosques circundantes, *Larraín 33244* (CONC, NY); *ibid.*, Seno Chasco, Puerto Consuelo, subida a montaña al SE de la laguna, *Larraín 33414* (CONC, NY). **SINE LOCO INDICATIO:** Chile, *Reiche s.n.* (H 354221). **GEORGIAS DEL SUR:** Right Whale Bay, north-facing rock outcrop west of Craigie Point, *Bell 447* (BM), Binder Beach, north-facing tussock/scree, *Bell 362* (BM); north-facing cliff overlooking Royal Bay, *Bell 238* (BM); Cumberland Bay, *Skottsberg 269 p.p.* (H); Cumberland West Bay, valley behind Papua Beach, *Greene 2913* (BM), south shore of large lake in northern part of Bore Valley, *Greene 1933* (BM), Bore Valley, *Bonner 268* (BM), floor of Bore Valley, *Bell 85* (BM), behind plain, near head of Sphagnum Valley, *Greene 1587* (BM); Cumberland East Bay, south side Gull Lake, *Bell 133* (BM), rock outcrop west of Brown Mountain, *Bell 152* (BM), south side of King Edward Cove, *Smith 1156* (BM), behind snout of Harker Glacier, *Bell 220* (BM), slope down to east bank of stream from Gull Lake, *Clarke & Greene CG 200* (BM); west facing slopes below rock outcrops to north of Gold Harbour, *Bell 270* (BM); Hestesletten, west shore of Moraine Fjord, *Greene 3511* (BM), Moraine Fjord, *Smith M6* (BM), *Skottsberg 34* (BM); Wilson Harbour, *Jones s.n.* [*Greene 1141*] (BM);

Stromness Bay, near fast running stream running north down slopes south of Husvik, *Bell 326* (BM), behind the cemetery in valley running south-west from Husvik, *Greene 3133* (BM), near the east end of valley, running north-east of Husvik, *Greene 1403* (BM), near head of valley running north-east from Stromness Whaling station, *Greene 3308a* (BM), north end of Olsen Valley, *Longton 181* (BM); Royal Bay, shoulder on north side Moltke Harbour, *Bell 958* (BM); behind beach, between Esmark Glacier and Holmestrand peninsula, *Smith M114* (BM); Bird Island, near head of large corrie below Roché Peak, *Greene 407* (BM); Prince Olav Harbour, north shore of North Bay, *Greene 1681* (BM); Barff Peninsula, northern corner of cirque behind Ocean Harbour, *Longton 307* (BM); south-facing rock outcrop on west side of Whale Valley, *Bell 1308* (BM); behind beach, between Esmark Glacier and Holmestrand Peninsula, *Greene 2742* (BM), *Smith M120* (BM); scree slopes to east of Mt. Krokisius overlooking Cape Harcourt, *Bell 1346* (BM). **SINE LOCO INDICATIO:** *Will 45* (HBG, PC, M – Tipo de *Grimmia willii*). JUAN FERNÁNDEZ: **MASAFUERA.** Paseo de Las Cabras, *Skottsberg & Skottsberg 148* (BM, H, S [3 especímenes], SGO); Correspondencia, *Skottsberg & Skottsberg 147* (S), *174* (S); Las Torres, *Skottsberg & Skottsberg M 155* (H, S).

III. Sección Papilosa (Kindb.) Noguchi, J. Hattori Bot. Lab. 38: 349. 1974 ≡ *Racomitrium* [no rankeado] *Papillosa* Kindb., Eur. N. Amer. Bryin. 2: 235. 1898. Lectotipo (seleccionado por Noguchi 1974): *Racomitrium aciculare* (Hedw.) Brid (= *Dicranum aciculare* Hedw.).

4. Racomitrium molle Cardot — **Fig. 9.**

Racomitrium molle Cardot, Bull. Herb. Boissier Sér. 2, 8: 33. 1908. ≡ *Codriophorus mollis* (Cardot) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Biodiv. Poland 3: 141. 2003. — Ind. loc.: Japon: Iwagisan (n. 325 in parte); Hakkoda, pierres arrosées, à 1300 m. (n. 2951 in parte); lectotipo: PC (no visto, seleccionado por Bednarek-Ochyra 2006); isolectotipos: NY!, H (no visto), S (no visto).

Plantas medianas, verde-oliva a negras hacia el ápice, café a negras hacia la base, opacas, formando matas densas. *Tallos* 2–3 cm de altura, ascendentes a erectos, café pálidos a amarillentos, simples o ramificados simpodialmente. *Hojas* 1,6–1,8 x 0,5–0,6 mm, densamente dispuestas a lo largo de los tallos, imbricadas, rectas, cóncavas, adpresas al tallo cuando secas, erecto-patentes cuando húmedas, con una base anchamente aovada y una proyección distal ligulada, levemente decurrente, planas a levemente plegadas a un lado de las hojas en la porción proximal. *Punta hialina* inexistente. *Márgenes* monostratos, enteros a irregulares, planos a levemente recurvados en la base. *Costa* 50–55 µm en la base, robusta en la base, estrechándose gradualmente hacia el ápice, ramificada hacia el ápice, extinguiéndose aproximadamente a los $\frac{3}{4}$ de la longitud de la hoja, en sección transversal reniforme, dorsalmente convexa, con 2(–3) células ventrales infladas y un grupo de 8–10 estereidas dorsales en 1(–2) capas, dorsalmente papilosa en la porción basal de las hojas, aplanada y débilmente diferenciada en la parte superior, formada por dos capas de células y 3–5 filas de células parejamente distribuidas en la parte dorsal y ventral en la mitad de las hojas. *Lámina* completamente monoestratificada, con papilas bajas y planas ubicadas sobre las paredes celulares transversales; *células laminares* con paredes finas y fuertemente sinuosas, cuadradas, romboidales o corto-rectangulares arriba, alargándose hacia la mitad de la hoja, y largo-rectangulares a lineares hacia la base, en donde presentan paredes longitudinales conspicuamente sinuosas, y paredes transversales rectas y muy finas, las apicales 7,5–15(–17,5) x 5–7,5 µm, las mediales (17,5–)20–25(–33) x 7–10 µm, y las basales (17,5–)30–55 x 6,5–12 µm; *células basales marginales* indiferenciadas, o formando un borde inconspicuo de menos de seis células apenas hialinas con paredes menos sinuosas que las de las células adyacentes; *células alares* apenas

demarcadas y formando grupos pequeños de 4-8 células cuadradas, infladas y algo amarillentas, con paredes rectas o irregulares, dispuestas en cortas decurrencias en las hojas. *Hojas periqueciales* no vistas. *Seta* una por periquecio, 6–7 mm de longitud, lisa, café a café-rojiza cuando joven y negra brillante cuando vieja, girada hacia la izquierda cuando seca. *Cápsula* 2 mm de longitud, angostamente elíptica, café claro tornándose negra en la base cuando vieja, rojiza en la región del anillo; *anillo* deciduo, rojizo, formado por 2-3 filas de células vesiculosas y con paredes engrosadas. *Opérculo* ca. 1 mm de longitud, largamente rostrado, oblicuo, rojizo en la base, amarillento arriba. [*Peristoma*, *esporas* y *caliptra* no vistos].

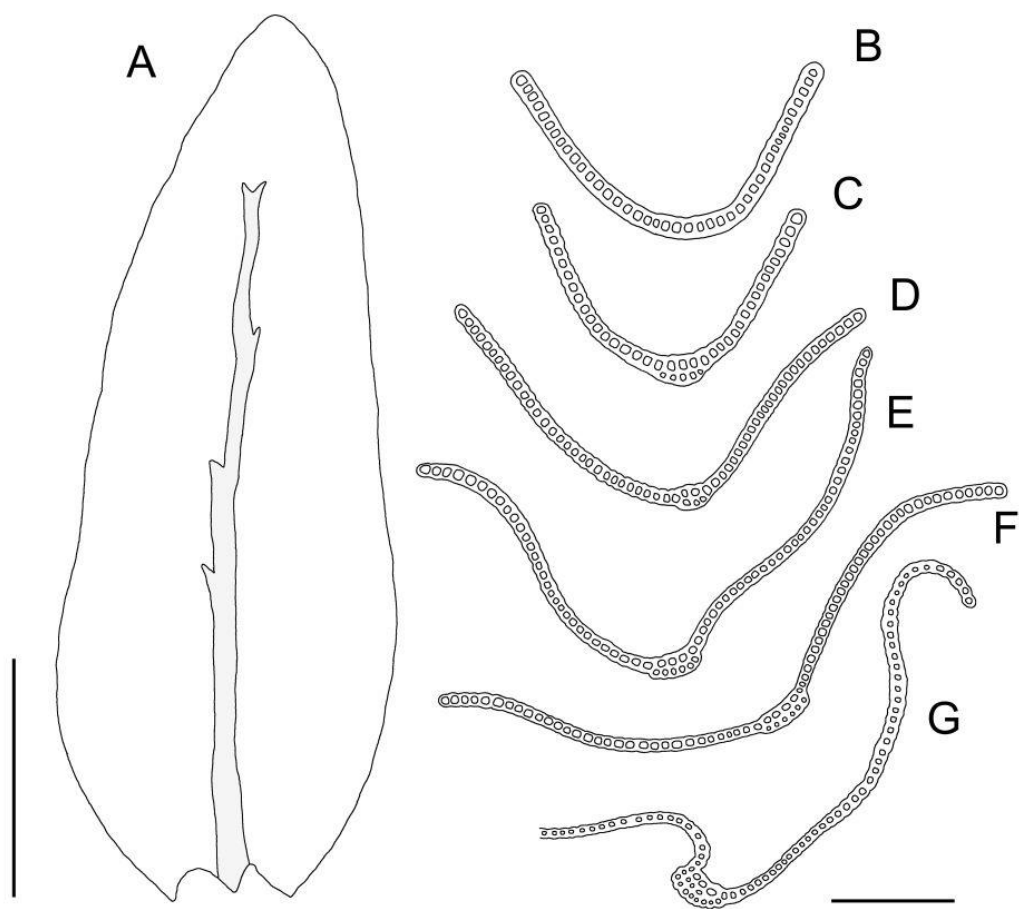


Fig. 9. *Racomitrium molle*. A. Hoja. B-G. Secciones de hojas desde el ápice a la base. Todas de *Grubb & Guymmer B.226a* (CANM), Boyacá, Colombia. Escalas: A = 500 μm ; B-G = 100 μm .

Discusión: *Racomitrium molle* es una especie inconfundible, muy distinta a todos los demás *Racomitrium* de Latinoamérica. Las hojas de anchamente aovadas a elípticas o liguladas con ápice redondeado, las células apicales isodiamétricas, y la costa ramificada que desaparece bien por debajo del ápice son caracteres diagnósticos en el área tratada. La existencia de una única colección en toda Latinoamérica no permite discutir acerca de la variabilidad del taxón en el área, y nuestra descripción corresponde solamente al espécimen proveniente de Colombia. Los escasos tallos fértiles disponibles no permiten la descripción minuciosa de los atributos esporofíticos, pero una completa y detallada descripción de estos se pueden encontrar en Bednarek-Ochyra (2006). El espécimen observado concuerda en todo con los especímenes observados de este taxón del oeste de Norteamérica y con la descripción de la especie en Bednarek-Ochyra (2006), con excepción de la forma de las hojas, que en algunos tallos son anchamente aovadas en la base y se proyectan en un ápice ligulado, abruptamente angostado, y el ancho de la costa, que en los especímenes observados nunca superaba los 55 μm en la base (75–100 μm *vide* Bednarek-Ochyra 2006). Estas leves diferencias de las plantas colombianas no merecerían distinción taxonómica, a pesar de que el eminente briólogo Edwin Bartram intentó describir esta aislada población como un nuevo taxón, *Racomitrium crumii* (como puede ser observado en la etiqueta del espécimen en CANM), nombre que honraría al Dr. Howard Crum, pero que nunca fue publicado.

Hábitat: la especie ha sido recolectada sólo una vez en Sudamérica, en el departamento de Boyacá en el norte de la “Cordillera Oriental” colombiana, cerca de la frontera con Venezuela. El espécimen fue recolectado sobre piedras en un pequeño arroyo a 4100 m s.n.m. Fuera del rango geográfico de este estudio la especie crece desde el nivel del mar hasta los 2000 m, siempre asociada con aguas corrientes o hábitats muy húmedos, en sitios abiertos, bosques, praderas subalpinas o turbales (Bednarek-Ochyra 2006).

Distribución: *Racomitrium molle* se conoce de una única colección en Latinoamérica (Fig. 10D). Este taxón tiene una distribución “norte Pacífica”, creciendo en Japón y en el oeste de Norteamérica, desde Columbia Británica en Canadá hasta el norte de California en los Estados Unidos, con poblaciones aisladas en la península de Kamchatka en el lejano este ruso, y en algunas de las islas Aleutianas (Bednarek-Ochyra 2006), siempre en latitudes

superiores a 40°. La población de Colombia representa una lejana disyunción en el rango de distribución de la especie, creciendo cerca de 35° de latitud más al sur que el resto de las poblaciones conocidas, y a una altitud mucho mayor.

Ilustraciones adicionales: Bednarek-Ochyra 2006 (Figs. 36-39).

Especímenes examinados: COLOMBIA. BOYACÁ. Sierra Nevada de Cocuy, Valle de las Playas, Grubb & Guymmer B.226^a (BM, CANM).

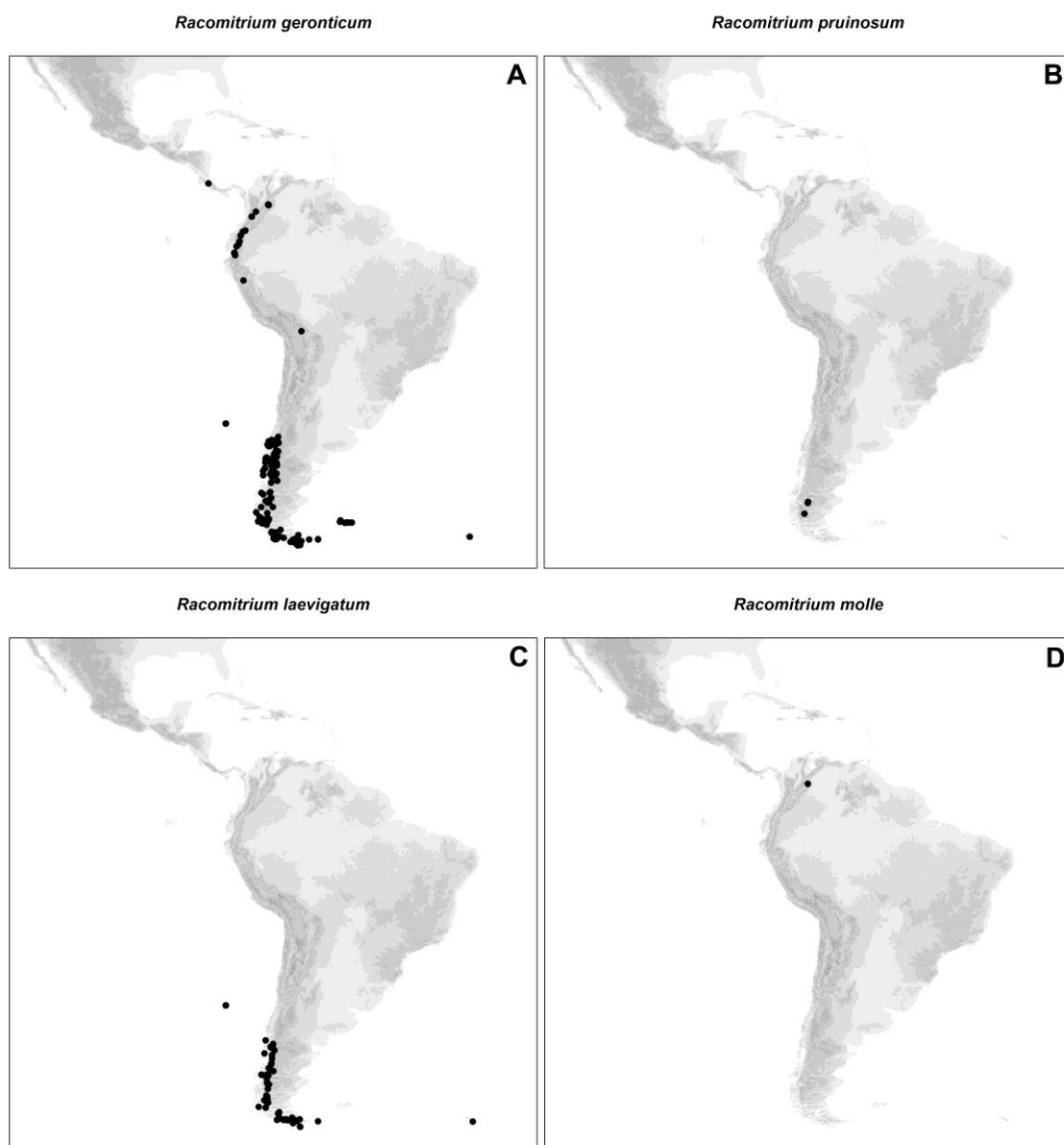


Fig. 10. Distribución en Latinoamérica de **A.** *Racomitrium geronticum*; **B.** *R. pruinatum*; **C.** *R. laevigatum*; **D.** *R. molle*.

IV. Sección Andicola (Bednarek-Ochyra) Larraín & J. Muñoz, Filogenia *Racomitrium* 54. 2012. ≡ *Racomitrium* subsect. *Andicola* Bednarek-Ochyra, *Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polon.* 2: 64. 1995. Tipo: *Racomitrium dichelymoides* Herzog.

5. *Racomitrium dichelymoides* Herzog — Fig. 11.

Racomitrium dichelymoides Herzog, *Hedwigia* 74: 103. 1934. ≡ *Codriophorus dichelymoides* (Herzog) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Biodiv. Poland* 3: 141. 2003. ≡ *Bucklandiella dichelymoides* (Herzog) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Cryptog., Bryol.* 32(1): 23. 2011. — Ind. loc.: Columbia: Schluchten und Quellen im Bergwaldgürtel über Chapinero, 2800 m (n. 2111); holotipo: JE (no visto); isotipos: FH!, M!, S!

Plantas medianas a robustas, oscuras a negras, verde opaco o verde amarillentas, sumergidas. *Tallos* 5–8(–12) cm de longitud, postrados a suberectos, simples o ramificados en forma simpodial. *Hojas* 3,0–4,1 x 0,7–1,1 mm, esparcidas, en raras ocasiones dispuestas más densamente a lo largo del tallo, falcado-secundas, lanceoladas a ancho-lanceoladas y terminada en un ápice acanalado y obtuso, plegadas y anchamente cordadas en la base, que es ancha y se estrecha gradualmente hacia el ápice. *Punta hialina* inexistente. *Márgenes* planos a incurvados, monoestratificados en toda la lámina. *Costa* 80–100 µm de ancho en la base, robusta en la base de la hoja, donde presenta una banda ventral de 7-9 células infladas y 3-4 capas dorsales de subestereidas, en la parte media de la lámina con 3-4(-5) células ventrales y una fila dorsal de subestereidas poco diferenciadas de las células ventrales. *Lámina* monoestratificada, lisa; *células laminares* porosas sólo en la base, las apicales 10–25 x 6–9 µm, las mediales 20–40 x 7–10 µm, las basales (25–)30–60(–70) x 8–11 µm; *células marginales basales* indiferenciadas, o formando una fila poco conspicua de 5–10 células hialinas y de paredes más rectas que las de las células adyacentes; *células alares* diferenciadas, formando grupos de células cortas e infladas, a veces ubicadas en pequeñas aurículas. *Hojas periqueciales externas* 2,0–3,0 mm x 0,9–1,2 mm, lanceoladas, rectas, acuminadas, con una costa delicada que se extingue bien por debajo del ápice. *Hojas periqueciales internas* 1,5–2,5 x 0,9–1,2 mm, aovado-lanceoladas, abrazando la seta, oblongas, acuminadas, enteras, clorofilosas en toda su longitud y con células de paredes sinuosas, con la costa similar a las de las hojas periqueciales externas. *Seta* 1-2 por periquecio, 8–10 mm de longitud, café oscuro cuando madura, con engrosamientos cuticulares longitudinales en todo su largo, recta, girada hacia la izquierda, con una torsión a la derecha justo debajo del cuello de la cápsula. *Cápsula* 2,0–2,5 mm de longitud, elíptica a corto-cilíndrica, café cuando madura; *anillo* conspicuo, deciduo, formado por 2-3 filas de

células hialinas, infladas y de paredes gruesas; *peristoma* 300–400 μm de longitud, con dientes irregularmente divididos, densamente papilosos. *Opérculo* 1,0–1,5 mm de longitud, cónico rostrado, liso. *Esporas* 14–18 μm de diámetro, esféricas, suavemente granuladas. *Caliptra* 1,8–2,0 mm de longitud, mitrada, con 4-5 lacinias en la base.

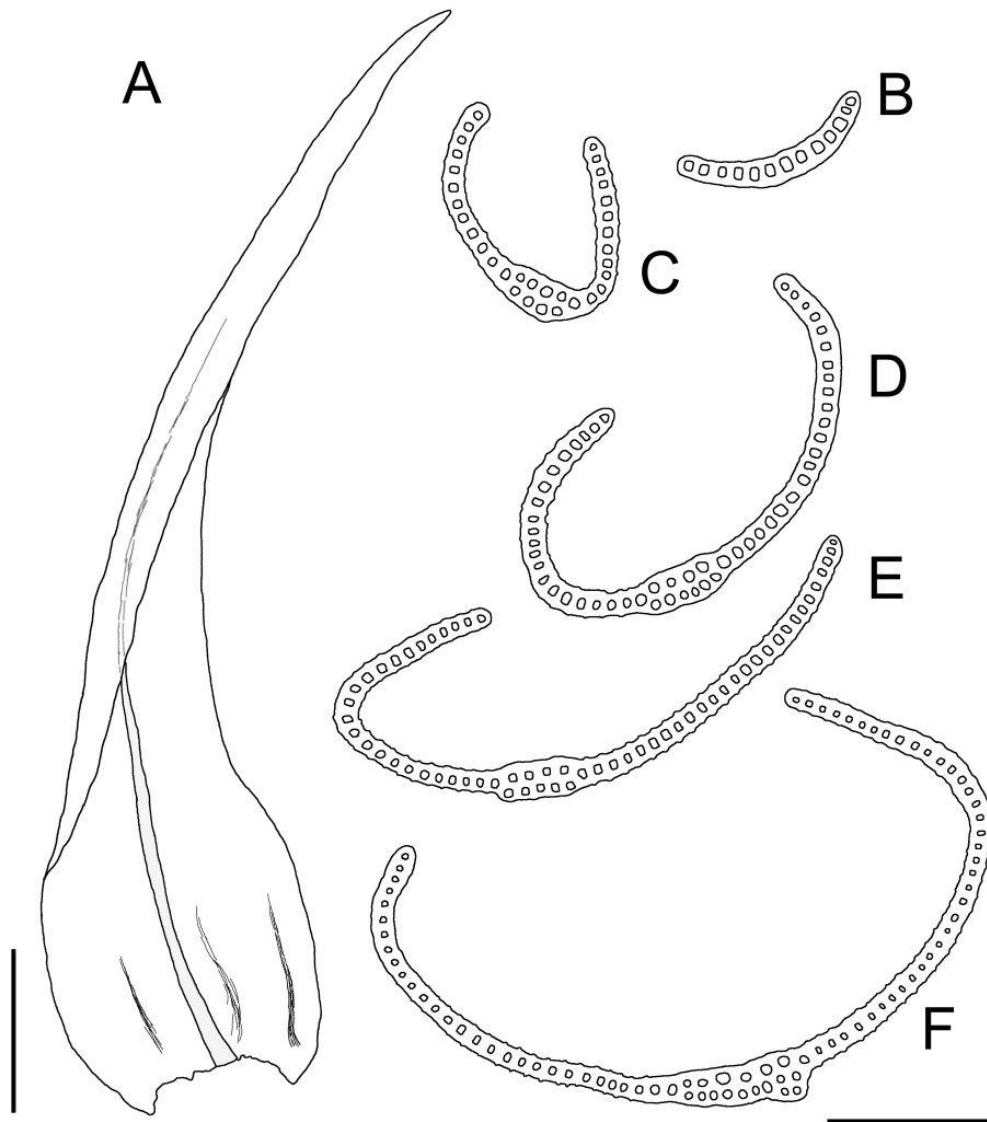


Fig. 11. *Racomitrium dichelymoides*. A. Hoja. B-F. Secciones de hojas desde el ápice a la base. Todas de Churchill & Rengifo 17478 (NY), Nariño, Colombia. Escalas: A = 500 μm ; B-F = 100 μm .

Discusión: *Racomitrium dichelymoides* se distingue por sus hojas fuertemente falcadas, a veces hasta circinadas, míticas, la costa plana y escasamente diferenciada en sección transversal de la mitad de la hoja, terminando bastante por debajo del ápice, la lámina suavemente pseudopapilosa, con márgenes planos a levemente incurvos, las células alares diferenciadas y ubicadas en pequeñas aurículas, y la seta girada hacia la izquierda, con una torsión a la derecha justo debajo del cuello de la cápsula. Algunas expresiones de *R. subsecundum* con hojas fuertemente falcadas podrían confundirse con este taxón, pero la frecuente presencia de largas puntas hialinas en *R. subsecundum*, los márgenes proximales de las hojas recurvados, y la forma de la costa en sección, ancha y plana en la porción proximal, ayudan a distinguirlo de *R. dichelymoides*.

Hábitat: *Racomitrium dichelymoides* es una especie reófila, siempre asociada a cursos de agua, desde pequeños arroyos a cascadas y ríos de aguas rápidas, donde crece fuertemente adherido a rocas y ocasionalmente en tierra húmeda junto a cuerpos de agua, o sobre tierra en arroyos estacionales, entre 2800 y 4520 m s.n.m.

Distribución: *Racomitrium dichelymoides* es un taxón endémico de los Andes colombianos, donde ha sido recolectado en los departamentos de Cundinamarca (de donde proviene el mayor número de colecciones), Caldas y Nariño, en las regiones centro y sur del país (Fig. 15A).

Ilustraciones adicionales: Bednarek-Ochyra 2006 (Figs. 68-70).

Especímenes examinados: COLOMBIA: CALDAS. Nevado del Ruiz, superpáramo, arenales 2 km al SW del refugio, Cleef & Hart 2425 (BONN, NY). CUNDINAMARCA. Chapinero, near Bogota, Troll 2111 (FH, M, S – tipo de *Racomitrium dichelymoides*); Guasca, Gradstein & Aguirre Gr.3683 (NY, S [2 especímenes]); Páramo de Guasca, Alston 7451 (BM, US). NARIÑO. Pasto, Volcán Galeras, en páramo, Churchill & Rengifo 17478 (KRAM, MA, NY).

V. Sección Sudetica Bednarek-Ochyra, *Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polon.* 2: 221. 1995.
Tipo: *Racomitrium sudeticum* (Funck) Bruch & Schimper (= *Trichostomum sudeticum* Funck)

6. Racomitrium sudeticum (Funck) Bruch & Schimp. — **Fig. 12.**

Racomitrium sudeticum (Funck) Bruch & Schimp., *Bryol. Eur.* 3: 141. 1845. ≡ *Trichostomum sudeticum* Funck, *Deutschl. Moose* 26. 1820. ≡ *Dryptodon sudeticus* (Funck) Brid., *Bryol. Univ.* 1: 195. 1826. ≡ *Campylopus sudeticus* (Funck) Fűrnr., *Flora* 12: 595. 1829. ≡ *Racomitrium microcarpum* (Hedw.) Brid. var. *sudeticum* (Funck) Huebener, *Muscol. Germ.* 202. 1833. ≡ *Racomitrium heterostichum* (Hedw.) Brid. subsp. *sudeticum* (Funck) Dixon, *Stud. Handb. of Brit. Mosses*: 154. 1896. ≡ *Racomitrium heterostichum* (Hedw.) Brid. var. *sudeticum* (Funck) E. Bauer, *Musci Eur. & Amer. Exsic.* 43: n. 2019. 1931. ≡ *Bucklandiella sudetica* (Funck) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Biodiv. Poland* 3: 147. 2003. — Ind. loc.: [Alemania] Ad saxa in Sudetis (am Weisswasser im Teufelsgrund.) Jun.; lectotipo: M! (seleccionado por Frisvoll 1984)

Grimmia austropatens Müll.Hal., *Int. Polarforsch., Deutsch. Exped.* 2: 316. 1890 [“austro-patens”] ≡ *Racomitrium austrogeorgicum* Paris, *Index Bryol.* 519. 1896. — Ind. loc.: Austro-Georgia, Bach-Grund oberhalb des Pinguin-Thales, 26. Januar 1883; lectotipo: HBG (no visto, seleccionado por Frisvoll 1986a); isolectotipo: PC (no visto). Sinonimizado por Frisvoll (1986a).

Racomitrium substenoeladum Cardot, *Rev. Bryol.* 38: 127. 1911. — Ind. loc.: [Antártica] no se cita un espécimen explícito, pero reportado de “Terre de Graham: Cap Tuxen”, leg. M. Gain; lectotipo: PC! (seleccionado por Frisvoll 1986a); isolectotipos: H!, BM (no visto), S (no visto); sintipos (Terre-de-Feu): H!, S (no visto). Sinonimizado por Frisvoll (1986a).

Racomitrium skottsbergii Cardot & Broth., *Kongl. Vetensk. Acad. Handl.* 63(10): 29. 1923. — Ind. loc.: [Chile] Fuegia: Lago Fagnano, Expedition Bay (fo. minor, nigrescens). Georgia austr.: Cumberland Bay, Moraine Fiord; lectotipo (Cumberland Bay): PC! (seleccionado por Frisvoll 1986a); isolectotipos: H!, S (no visto), BM (no visto); sintipos (Expedition Bay): H!, PC!, S (no visto). Sinonimizado por Frisvoll 1986a.

Racomitrium substenoeladum Cardot fo. *nigrescens* Cardot & Broth., *Kongl. Vetensk. Acad. Handl.* 63(10): 30. 1923. — Ind. loc.: [Chile] Fuegia: supra ost. fl. Rio Azopardo, 600 m. s. m.; lectotipo: (los mismos sintipos de *R. substenoeladum*). Sinonimizado por Frisvoll (1986a).

Racomitrium andreaeoides Herzog, *Rev. Bryol. Lichénol.* 23: 75. 1954. Ind. loc.: [Chile] Westpatagonien: Pto. Puyuhuapi, Cerro-Tesoro-Massiv, 1.200 m., auf Steinen mit Andreaearten zusammen, leg. G. H. Schwabe, n° 38/c pp.; lectotipo: JE! (seleccionado por Bednarek-Ochyra 1993); isolectotipo: CONC! Sinonimizado por Bednarek-Ochyra (1993).

Racomitrium austrogeorgicum Paris var. *kranckii* Roiv., *Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. "Vanamo"* 9: 88. 1955. — Ind. loc.: Tipo no. 2619: [Chile] Fuegia occ.: Monte Buckland, on humid, phyllitic sand and gravel soil on the border of alpine rivulet, ca. 600 m. above sea level, where it forms very elegant colonies; holotipo: H!; isotipo: S (no visto). Sinonimizado por Frisvoll (1986a).

Plantas pequeñas a medianas, verde oscuro a café verdoso. *Tallos* 1–5 cm de longitud, erectos, con ramificación simpodial. *Hojas* 1,4–2,5 mm x 0,35–0,5 mm, lanceoladas, rectas a falcadas, erectas cuando húmedas. *Punta hialina* hasta 0,8 mm de longitud, corta y más o menos cilíndrica, desde casi completamente lisa a espinulosa, o inexistente. *Márgenes* recurvados en la parte basal de las hojas, generalmente más recurvados a un lado que al otro, generalmente biestratificados en una o dos filas de células en la parte distal de las hojas. *Costa* convexa, redondeada en el lado dorsal, con 4–6 células ventrales en la porción proximal, consistentemente triestratificada en toda su extensión (a veces biestratificada en el tercio distal), células de la costa escasamente diferenciadas en células ventrales infladas y subestereidas dorsales. *Lámina* monoestratificada con parches biestratificados aislados en los márgenes distales, generalmente pseudopapilosa en sección transversal; *células laminares* cortas en la mitad distal, frecuentemente isodiamétricas hasta obladas, con paredes celulares irregulares, las apicales 10–20 x 9–12 µm, las mediales 12–25 x 9–13 µm, las basales 20–42 x 9–12 µm; *células marginales basales* indiferenciadas, o formando una banda de menos de 5 células hialinas con paredes rectas; *células alares* indiferenciadas. [*Seta* 4,0–4,5 mm de longitud, amarilla cuando joven, café oscuro cuando madura. *Cápsula* ca. 1,8 mm de longitud y 0,8 mm de ancho, ovoide-cilíndrica, café a café oscura; *peristoma* ca. 250 µm de longitud, con dientes divididos hasta la base en dos segmentos densamente papilosos, café rojizos, hialinos hacia el ápice. *Esporas* 14–19 µm de diámetro]. Descripción del esporofito basada en Roivainen (1955a); material fértil del área tratada no observado durante este estudio.

Discusión: *Racomitrium sudeticum* se distingue del resto de los *Racomitrium* de Latinoamérica por las plantas generalmente pequeñas, las hojas casi siempre terminadas en una punta hialina corta y cilíndrica, espinulosa, el nervio constituido por células escasamente diferenciadas y formado por tres capas de células en todo su largo, con excepción del extremo apical, las hojas frecuentemente pseudopapilosas, y los márgenes casi siempre biestratificados en una o dos filas de células. Es una especie relativamente escasa en la región, que solo abunda en las Georgias del Sur (Bell 1974). Frisvoll (1986a) reconoce este taxón por primera vez para el Hemisferio Sur y considera cinco nombres locales como sinónimos de *R. sudeticum*.

Este taxón es difícil de confundir con otras especies de la región por la característica forma de su costa, y la frecuente presencia de una punta hialina corta, cilíndrica y espinulosa. Sin embargo, puede ser confundida con colecciones estériles de

Dryptodon austrofunalis (Müll. Hal.) Ochyra & Żarnowiec, con quien comparte la areolación de las células laminares, la presencia y forma de la punta hialina, y la sección de la costa, que es bastante similar. Ambas especies pueden diferenciarse por la presencia de una banda marginal basal de células diferenciadas en *D. austrofunalis*, que tienen las paredes transversales mucho más engrosadas que las longitudinales, y la frecuente presencia de propágulos de reproducción vegetativa en *D. austrofunalis*. Al observar plantas fértiles, cualquier duda es inmediatamente esclarecida, ya que los esporofitos de *D. austrofunalis* tienen setas arqueadas y cápsulas notoriamente acostilladas cuando secas. Innumerables especímenes observados durante este estudio etiquetados erróneamente como *Racomitrium* spp., en su mayoría procedentes de los Andes tropicales, correspondían efectivamente a *D. austrofunalis*.

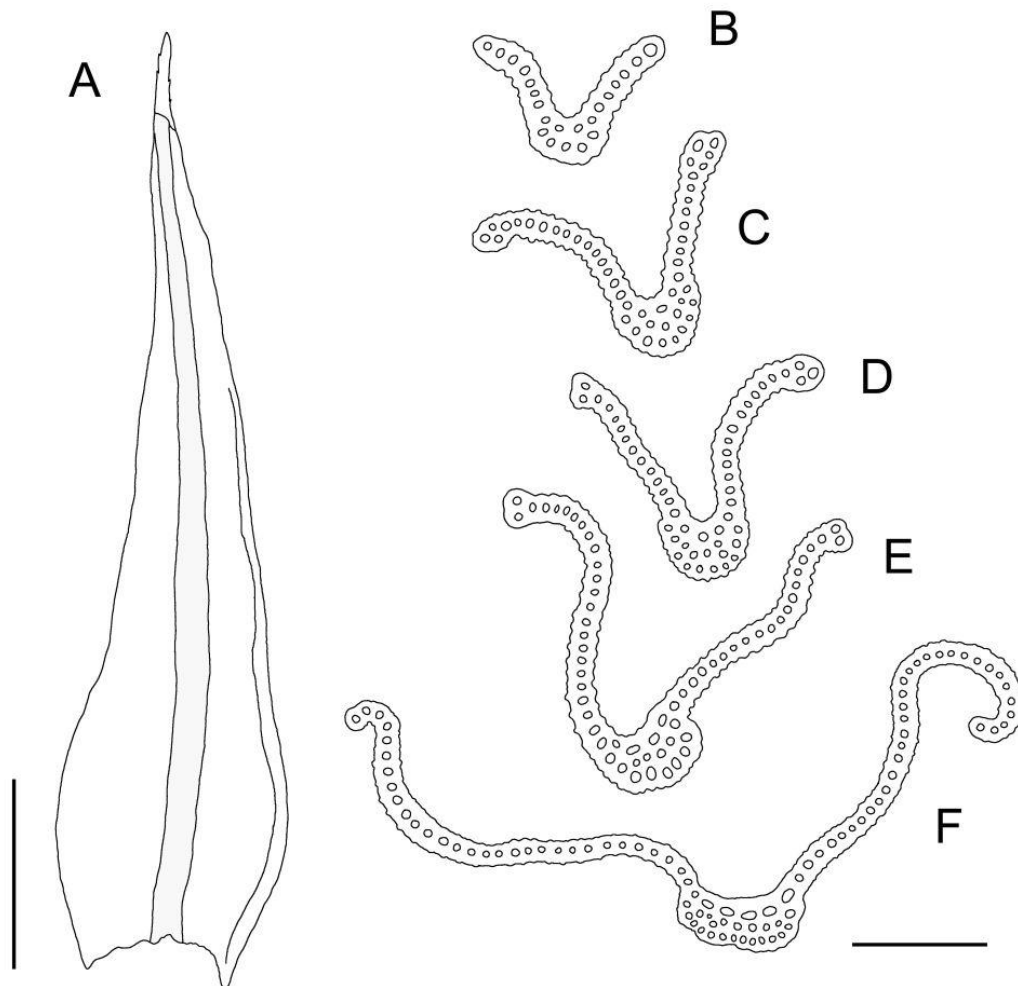


Fig. 12. *Racomitrium sudeticum*. A. Hoja. B-F. Secciones de hojas desde el ápice a la base. Todas de *Larraín & Andrus 31008* (CONC), Tierra del Fuego, Chile. Escalas: A = 500 μm ; B-F = 100 μm .

Hábitat: este taxón suele crecer en sitios abiertos, en praderas altoandinas, zonas de escorias volcánicas, en el suelo junto a arroyos andinos, suelo seco pedregoso, e incluso en turberas, en el suelo o sobre rocas o paredes de roca. Crece desde los 600 a los 1700 m s.n.m. en el continente, y desde el nivel del mar en las islas Georgias del Sur.

Distribución: *Racomitrium sudeticum* es una especie bipolar, con una amplia distribución en el Hemisferio Norte, encontrándose en Norteamérica (EE.UU., Canadá, Alaska), Groenlandia, Islandia, Gran Bretaña, Europa central, Escandinavia, el Cáucaso, el lejano este de Rusia, los Himalayas, China y Japón (Frisvoll 1988, Ochyra *et al.* 2008). En el Hemisferio Sur sólo se conoce en Chile desde las provincias de Cautín a Antártica Chilena, en Argentina desde Chubut a Tierra del Fuego, y en las islas Georgias del Sur y Malvinas (Fig. 15B). También en Antártica (Península Antártica, islas Shetland del Sur, Sandwich del Sur y Orkney del Sur), Australia (Frisvoll 1986a), siendo muy rara en esta última región (Ochyra *et al.* 2008), y Nueva Zelanda (Bednarek-Ochyra & Ochyra 2011c).

Ilustraciones adicionales: Bednarek-Ochyra 1993 (Fig. 1); Bell 1974 (Fig. 3, como *Racomitrium austro-georgicum*); Frisvoll 1984 (Fig. 6); Frisvoll 1986a (Figs. 1-2); Frisvoll 1988 (Figs. 15-17); Ochyra *et al.* 2008 (Fig. 139); Roivainen 1955a (Figs. 1.1 y 2a-d como *Racomitrium austrogeorgicum*; Figs. 1.2 y 2h-j como *R. austrogeorgicum* var. *kranckii*).

Especímenes examinados: ARGENTINA: CHUBUT. FUTALEUFU: Lago Situación, *Kühnemann s.n.* (BA 5338). SANTA CRUZ. RÍO CHICO: Lago Azara, Cerro Aspero, *Skottsberg 394* (S). LAGO ARGENTINO: Nordteil vom nationalpark “Los Glaciares”, Weg vom Refugio Los Troncos zum Cerro Eléctrico, *Müller C1388* (CONC). TIERRA DEL FUEGO. USHUAIA: Lapataia, entre Laguna Verde y Negra, *Matteri 783* (JE); Glaciar Martial, *Matteri 1020* (S). CHILE: ARAUCANÍA. CAUTÍN: Parque Nacional Conguillío, Captrén, en rocas del escorial al N del Volcán Llaima, *Mahu 23930* (MO). LOS LAGOS. OSORNO: Termas de Puyehue, *Hollermayer 1871 p.p.* (CONC); Volcán Antillanca, *Ruthsatz s.n.* (H 3128570, H 3128571). AISÉN. AISÉN: Puyuhuapi, Cerro Tesoro-Massiv, *Schwabe 38/c* (JE – tipo de *Racomitrium andreaeoides*). CAPITÁN PRAT: Reserva Nacional Tamango, camino a cumbre Cerro Tamango, *Cuvertino s.n.* (SGO 149225), cumbre Cerro Tamango, *Allison s.n.* (SGO 149213). MAGALLANES. TIERRA DEL FUEGO: lac Cami, baie de l'Expedition, *Skottsberg 386* (H, PC – sintipo de *Racomitrium skottsbergii*); Almirantazgo, Rio Azopardo, *Halle & Skottsberg 404* (H – sintipo de *Racomitrium substenocladum*); Monte Buckland, ca. 600 m, *Roivainen 2619* (H – tipo de *Racomitrium austrogeorgicum* var. *kranckii*), *ibid.*, 500-700 m, *Roivainen 2095* (H); Puerto Yartou, Pico Nariz, *Roivainen 834a* (S); Fjordo Martínez, Bahía Sarmiento, *Roivainen 2047* (S), *2470* (H); Fjordo Finlandia, Brazo Aino, *Roivainen 1968* (H, S), prope Ventisquero Runeberg, *Roivainen 1968* (H); camino entre Lago Deseado y Lago Fagnano, en el punto más alto de la cuesta, *Larraín & Andrus 30952*

(CONC), 31008 (CONC), 31020 B (CONC), 31021 (CONC). ANTÁRTICA CHILENA: Isla Navarino, Cerro de la Bandera, *Méndez* 46 (CONC), 58 (CONC), 79 (CONC). GEORGIA DEL SUR: Royal Bay, *Skottsberg* 316 (H), Moltke Harbour, *Bell* 952 (BA), between Koppen Point and south end of Sacramento Bight, *Greene* 2287 (BM); Cumberland Bay, Moraine Fiord, *Skottsberg* 36 (H, PC – tipo de *Racomitrium skottsbergii*), *Skottsberg* 30 (PC), mt. Duse, *Skottsberg* 312 p.p. (PC); Cumberland East Bay, south-east side of gull Lake, *Smith* 1181 (BM), foot of Osmic Hill, west shore of Moraine Fjord, *Greene* 3534 (BM), corrie below Hodges Glacier, north-west of Grytviken, *Greene* 1830 (BM); Stromness Bay, north-west corner of Husvik Harbour, *Longton* 73 (BM), at head of valley running south-west from Husvik, *Greene* 3078 (BM), north end of Olsen Valley, *Longton* 182 (BM); Sorling Valley, Barff Peninsula, *Longton* 239 (PC); Bay of Isles, Murphy Wall, *Greene* 1216 (PC); Prince Olav Harbour, north shore of North Bay, *Greene* 1642 (BM); Bird Island, Stejneger Peak, *Greene* 270 (BM), south facing scree slope of Roché Peak, *Bell* 41 (BM); Hill “2243” east of snout of Nordenskjöld Glacier, *Longton* 263 (BM). ISLAS MALVINAS: **EAST FALKLAND.** Mt. Usborne, Feldmark on summit of Mt. Usborne 1, *Engel* 2498 (F, NY, SGO).

VI. Sección Subsecunda Bednarek-Ochyra, *Fragm. Florist. Geobot. Ser. Polon.* 2: 65. 1995. Tipo: *Racomitrium subsecundum* (Hook. & Grev. ex Harv.) Mitt. (= *Trichostomum subsecundum* Hook. & Grev. ex Harv.)

7. *Racomitrium crispipilum* (Taylor) A.Jaeger — Figs. 3E y 13.

Racomitrium crispipilum (Taylor) A.Jaeger, *Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges.* 1872-73: 96. 1874.

≡ *Trichostomum crispipilum* Taylor, *London J. Bot.* 5: 47. 1846. ≡ *Bucklandiella crispipila* (Taylor) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Biodiv. Poland* 3: 144. 2003. — Ind. loc.: [Ecuador] Summit of the Quitinian [sic] Andes, Prof. William Jameson, 1845; holotipo: FH!; isotipo: BM!

Grimmia contermina Müll.Hal., *Syn. Musc. Frond.* 2: 655. 1851. ≡ *Racomitrium conterminum* (Müll.Hal.)

A.Jaeger, *Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges.* 1872-73: 98. 1874. — Ind. loc.: America centralis, Costa-Rica, alt. inter 5000-8000', Febr. Ig. A. S. Oersted; lectotipo: C (no visto, seleccionado por Frisvoll 1988); isolectotipos: BM!, H!, NY!, S!, TRH (no visto). Sinonimizado por Frisvoll (1988).

Racomitrium vulcanicum Lorentz, *Moosstudien*: 163. 1864. **syn. nov.** — Ind. loc.: [Ecuador] Von der

höchsten Region des Vulcans Ilinitza 11,000-12,000', Boden Trachyt (mit *Andreaea vulcanica* durchwaschen) 12. Dec. 1858 leg. Moritz Wagner; lectotipo (designado aquí): *Rhacomitrium vulcanicum* mihi, Vulcan Ilinitza 11000-12000', 12 Dec. 58 leg. Wagner, P.G.Lorentz, NY01028814 (NY!); isolectotipo: NY!, BM [3 especímenes]!

Grimmia dimorpha Müll.Hal. ex Britton, *Bull. Torrey Bot. Club* 23: 478. 1896. ≡ *Racomitrium dimorphum*

(Müll.Hal. ex Britton) Paris, *Index Bryol.*: 1073. 1898. — Ind. loc.: [Bolivia] Unduavi, 10000 ft., Oct., 1885 (3118); lectotipo (designado aquí): *Flora South America. Ex. Herb. Parke, Davis & Co. Grimmia (Racomitrium) dimorphum*, n.sp. CM. Unduavi, Bolivia, 8,000 ft., Oct. 1885. Leg. H.H. Rusby, M. D. 3118, NY1028826 (NY!). Sinonimizado por Deguchi (1987).

Grimmia brachypus Müll.Hal., *Nuovo Giorn. Bot. Ital.*, n.ser. 4: 129. 1897. ≡ *Racomitrium brachypus*

(Müll.Hal.) Paris, *Index Bryol.*: 1070. 1898. **syn. nov.** — Ind. loc.: [Bolivia] Bryothecae Levierianae Florentinae, a cl. Germain pro Dom. Oberthuer (Rennes Galliae) 1889 prope Choquecamata provinciae Cochabamba Bolivianae alto-montosae ex altitudine pedum 10-12,000, ut opinor, collectas [at the beginning of the article, which applies to all the especímenes reported without locality in the text]; lectotipo (designado aquí): *Bryotheca E. Levier, Rhacomitrium brachypus* C.Müll. n.sp. *Prodr. Bryol. Boliv. (Nuovo Giorn. bot. ital., 1897)*. Bolivia, provincia Cochabamba prope Choquecamata, Jun. 1889 legit Germain, determ. Dr. C. Müller sub n° 1227, NY 1028822 (NY!); isolectotipo: H!

Grimmia tortipila Müll.Hal., *Bull. Herb. Boissier* 6(2): 109. 1898. ≡ *Racomitrium tortipilum* (Müll.Hal.)

Broth., 1902. — Ind. loc.: Brasilia, Serra Itatiaia, 2200 m. alta, ad rupes, Martio 1894: *E. Ule*. Doll. [sic] N° 1852; in iisdem locis alt. 2300 m.: idem, Coll. N° 1853; lectotipo (*Ule 1853*): HBG! (seleccionado por Bednarek-Ochyra 1995a); sintipo (*Ule 1852*): HBG! Sinonimizado por Bednarek-Ochyra (1995a).

Racomitrium sublanuginosum Schimp. ex R.S. Williams, *Bull. New York Bot. Gard.* 3(9): 126. 1903. — Ind.

loc.: [Bolivia] Above Ingenio, 4200 meters, September 10, 1901 (1776); near Tacacoma, 3600 meters, June 9, 1902 (2886). **Nota:** Estos especímenes son casi de la misma altitud y región de donde Mandon obtuvo su no. 1637, espécimen en el que se basa el nombre; la descripción es del espécimen de Mandon; lectotipo: NY! (seleccionado por Deguchi 1987); isolectotipo: BM [2 especímenes]!; sintipos: (1) Williams 1776, BM [2 especímenes]!, NY!, H!, F!; (2) Williams 2886, NY! Sinonimizado por Deguchi (1987).

Racomitrium conterminum (Müll.Hal.) A.Jaeger var. *andinum* Broth., Rev. Bryol. 47: 10. 1921. **syn. nov.** — Ind. loc.: [Ecuador] Prov. del Oriente. Ad saxa loco dicto “La Libertad” secus viam a Granadilla ad Rosario raro. — Prov. Azuay. In monte Matanga; ad terram (paramos); 3400 m; lectotipo (designado aquí): Bryotheca E. Levier. 8357. *Racomitrium fasciculare* conterminum (CM) var. *andinum* Broth. n. var. *America Meridionalis*. Ecuador, prov. Azuay in monte Matango ad terram (paramos) 3300 m. Oct. 1909, legit Rev. M. Allioni, determ. V.F.B. (H!); sintipo: PC! (n° 129402), H!

Plantas medianas a robustas, verde-café, opacas, canas o con una coloración marrón característica. *Tallos* 3–10(–13) cm de longitud, con ramificación pinnada o simpodial. *Hojas* 2,2–4,0(–5,5) x 0,7–1,2 mm, lanceoladas a ancho-lanceoladas, erectas cuando secas, rectas a falcadas. *Punta hialina* muy larga y flexuosa, llegando a medir hasta 4 mm de longitud, lisa, rara vez corta o inexistente, a veces presente sólo en algunas hojas y en otras no en un mismo tallo. *Márgenes* recurvados en la base de la hoja, generalmente sólo a un lado de la hoja, monoestratificados. *Costa* 60–90 µm de ancho en la base, a veces débilmente canaliculada en la parte media de la hoja, en sección transversal con 3-4(-5) células ventrales y una fila dorsal de subestereidas. *Lámina* monoestratificada, lisa o suavemente pseudopapilosa; *células laminares* generalmente porosas en la parte media y basal de las hojas, las apicales 8–20 x 8–10 µm, las mediales 20–35 x 8–12 µm, las basales (30–)40–60(–65) x 8–10 µm; *células marginales basales* diferenciadas en una fila de 10–25(–30) células hialinas y de paredes rectas; *células alares* indiferenciadas, a veces levemente amarillentas. *Hojas periqueciales externas* 2,8–3,5 mm x 0,8–1,1 mm, oblongo-lanceoladas, apiculadas, míticas, con una costa muy delicada, percurrente, con células laminares porosas, alargadas en toda la lámina, irregulares, con paredes débilmente sinuosas, mucho menos que en el resto de las hojas, concoloras en toda la hoja. *Hojas periqueciales internas* 2,5–3,0 x 0,8–1,0 mm, abrazando la seta, oblongas, apiculadas, con bordes enteros, con una débil costa percurrente, concoloras, con células iguales que las de las hojas periqueciales externas. *Seta* 1-3 por periquecio, 6–18 mm de longitud, café-amarillenta, café-rojiza, o negra cuando madura, recta a flexuosa cuando seca, girada hacia la izquierda. *Cápsula* 2,0–3,5 mm de longitud, cilíndrica, recta a arqueada cuando seca, café-amarillenta a café oscuro; *anillo* de 3 filas de células, la superior compuesta de células

infladas y de paredes gruesas, deciduo; *peristoma* 200–400 μm de longitud, dientes divididos profundamente en 2 segmentos filiformes, papilosos. *Opérculo* ca. 1,5 mm de longitud, largamente rostrado, de liso, abruptamente angostado desde su base cónica. *Esporas* 10–13 μm de diámetro, esféricas, amarillentas, suavemente granuladas. *Caliptra* 2,5–3,0 mm de longitud, laciniada en la base, frecuentemente con una lacinia mucho más profunda que las demás, apareciendo cuculada.

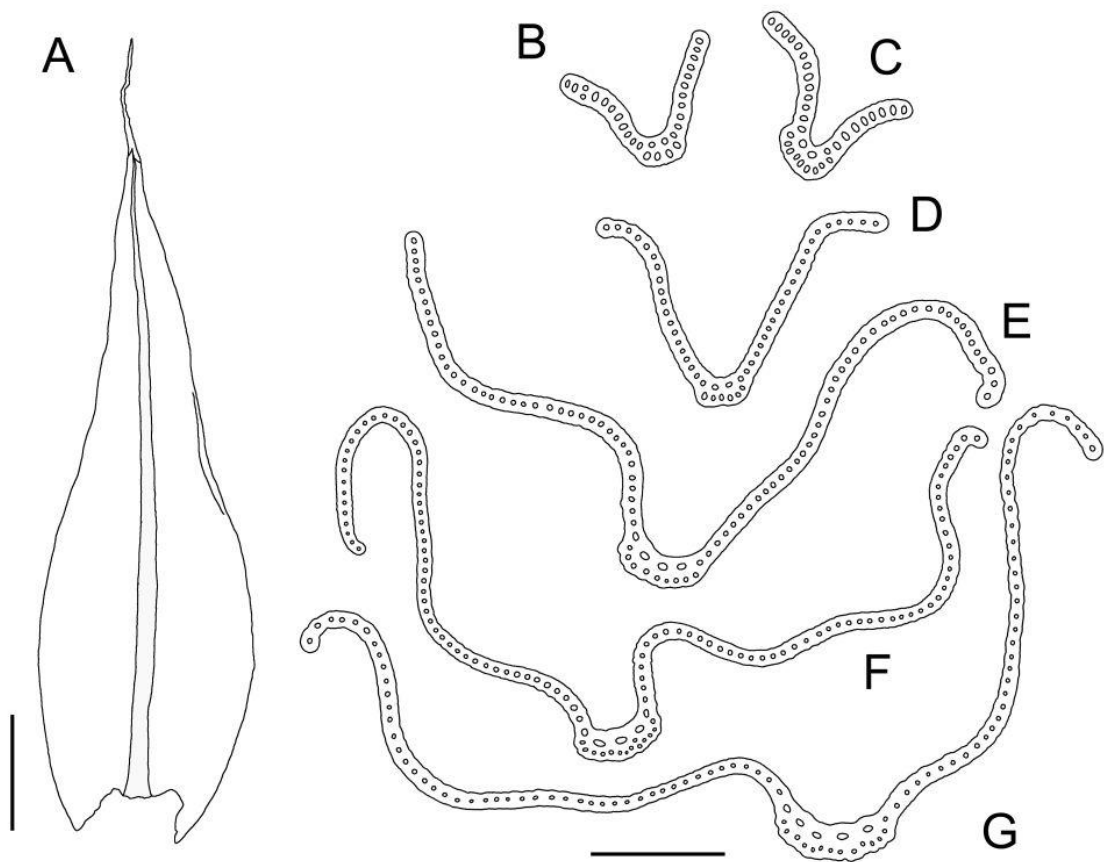


Fig. 13. *Racomitrium crispipilum*. A. Hoja. B-F. Secciones de hojas desde el ápice a la base. A, B, D, E y G de *Jameson s.n.* (FH), holotipo, Ecuador; C y F de *Rusby 3118* (NY), lectotipo de *Grimmia dimorpha* Müll.Hal. ex Britton. Escalas: A = 500 μm ; B-G = 100 μm .

Discusión: *Racomitrium crispipilum* es la especie más común del género en el Neotrópico. Se distingue de las demás especies de *Racomitrium* por la lámina monoestratificada (en muy contadas ocasiones con parches biestratificados en la región apical), las largas puntas hialinas que le dan a las plantas un aspecto canoso, la banda marginal basal de células diferenciadas, hialinas y de paredes rectas de hasta 20-25 células, la costa de 3-4 células ventrales hacia la base de las hojas y con una banda dorsal de subestereidas bien definida. Algunos de estos caracteres varían en mayor o menor medida, ya que hay plantas sin puntas hialinas, o sin banda marginal basal diferenciada, pero la forma de la costa es muy característica en este taxón y permite distinguirlo fácilmente de *R. subsecundum*, que presenta un nervio más ancho en la porción basal de las hojas, con 5-12 células ventrales. La distinción no es siempre clara, ya que algunos fenotipos de *R. crispipilum* presentan una costa con cinco células ventrales en la parte basal de las hojas, que se asemeja a algunos fenotipos de *R. subsecundum* con la costa menos desarrollada, y banda basal marginal compuesta por 5-10 células (i.e. *Lewis 79-1455*). A estos fenotipos pertenece uno de los sintipos del taxón ecuatoriano *Racomitrium conterminum* var. *andinum* (*Allioni s.n.*, PC 129402, de “La Libertad”), aunque no el lectotipo aquí elegido (*Allioni 8357*, H, de Azuay). Estos ejemplares corresponderían a una forma intermedia que hemos decidido incluir dentro de la variabilidad de *R. crispipilum* y no de *R. subsecundum*, principalmente debido a la presencia de una banda marginal basal relativamente desarrollada, y la costa algo curvada (no aplanada como en la mayoría de las poblaciones de *R. subsecundum*), de menos de 100 μm de ancho y con cinco células ventrales como máximo. Allen (2002) planteó el mismo problema, pero atribuyó estas formas intermedias a *R. subsecundum*. Ilustró esta sección de la costa basándose en una de sus colecciones (*Allen 11494*, en Fig. 104: b-d), pero incluyó una ilustración de la banda marginal basal de otro espécimen (*Allen 9110*, Fig. 104: h), que en realidad corresponde a un *R. subsecundum* típico con banda indiferenciada. Además, Allen (2002) argumenta que las ilustraciones de *R. crispipilum* en Crum (1994) corresponden en realidad a las de este fenotipo extremo de *R. subsecundum*; sin embargo, si todas las ilustraciones en Crum (1994) corresponden al mismo espécimen, queda claro que corresponden a *R. crispipilum* por la presencia de una banda marginal basal diferenciada y la sección de la costa con solo cuatro células ventrales, aunque no especifica si la sección ilustrada corresponde a la parte apical, medial o basal de la hoja.

El lectotipo aquí elegido para *Racomitrium conterminum* var. *andinum* (*Allioni 8357*, H) corresponde a una forma típica de *R. crispipilum*, aunque las plantas son un poco más pequeñas en comparación con el tamaño promedio en esta especie, y algunas hojas no

tienen puntas hialinas (como en el tipo de *Grimmia dimorpha*). La sección del nervio es típica de *R. crispipilum*, y la banda marginal basal diferenciada está bien desarrollada en la mayoría de las hojas, compuesta por alrededor de 10 células.

Algunas poblaciones de *R. crispipilum* de la cordillera de Talamanca en Costa Rica (e.g. Holz CR 03-302, KRAM; Davidse et al. 25990, NY) presentan puntas hialinas extremadamente largas (ca. 4 mm de longitud) y podrían confundirse con *Racomitrium albigiliferum* C. Gao & T. Cao, un taxón asiático, pero en esta especie la forma de las células de la banda marginal basal son corto-rectangulares y más anchas (largo-rectangulares y muy angostas en *R. crispipilum*), las hojas son más angostamente lanceoladas, y lo que es más importante, la sección de la costa es más ancha, con 5-6 células ventrales en la porción basal, y algo aplanada (cf. Frisvoll 1988, Fig. 47, como *R. capillifolium* var. *capillifolium*). Estos fenotipos de *R. crispipilum* con largas puntas hialinas también se encuentran en Bolivia (e.g. Herzog 3353, FH, S).

Hábitat: *Racomitrium crispipilum* es común sobre rocas graníticas o volcánicas, o distintos tipos de suelo en la región andina, aunque algunas etiquetas indican que también puede crecer epífita en bases de arbustos andinos. Crece en zonas montañosas pedregosas, ambientes de puna, páramos abiertos o arbolados, praderas altoandinas, faldeos volcánicos, etc., desde bosques montanos hasta el límite altitudinal de la vegetación. Las plantas vasculares con las que se asocia este taxón varían de país en país: en República Dominicana ha sido recolectado en bosques abiertos de *Pinus*; en Bolivia se halla asociado a ambientes de puna dominados por *Festuca*, *Azorella*, matorrales arborescentes de *Hesperomeles*, *Miconia*, *Barnadesia*, *Baccharis*, etc., o bosques abiertos de *Polylepis*; en Colombia es abundante en páramos de *Espeletia*, *Gymnopsis*, *Diplostephium* y *Stipa*, matorrales de *Diplostephium*, *Senecio* y *Cestrum*, páramos arborescentes de *Chusquea-Hypericum* con ericáceas y compuestas; en Ecuador en escoria volcánica, páramos húmedos de *Espeletia*, *Blechnum*, *Elaphoglossum* y *Senecio andicola*, turbales andinos, quebradas andinas con *Berberis* e *Hypericum*, matorrales de *Gynoxys*, bosques andinos de *Polylepis*, etc.; en Perú en bosques andinos de *Escallonia*, *Gynoxys*, *Citharexylum*, *Polylepis*, ceja de selva, ambientes de puna, etc.; en Venezuela en páramos de *Espeletia schulzii*, *Arcytophyllum*, *Gnaphalium*, *Cortaderia*, *Echeveria*, *Senecio*, *Hypochaeris*, *Aciachne*, *Hypericum*, etc., y en bosque andinos de *Polylepis*. Las colecciones observadas fluctúan entre los 2800 y 5150 m s.n.m., con una media de 3500 m s.n.m. Las poblaciones dominicanas de este taxón se encuentran a menor altitud, entre 1800 y 3000 m s.n.m.

Distribución: este taxón tiene una distribución continua entre México y el sur de Bolivia, y también en las Antillas Mayores, en República Dominicana. Habita en México, Guatemala, Honduras, Costa Rica, Panamá, Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Bolivia, Brasil y República Dominicana (Fig. 11C). Fuera del área tratada, también se encuentra en África tropical (Uganda, Kenya), y en Papúa Nueva Guinea (Bednarek-Ochyra & Ochyra 2007b), lo que lo define como un taxón pantropical.

Ilustraciones adicionales: Allen 2002 (Fig. 103); Bednarek-Ochyra 1995a (Fig. 1); Bednarek-Ochyra *et al.* 1999 (Fig. 4); Bartram 1949 (Fig. 65: g-i, como *R. crispulum*); Churchill & Linares 1995 (Fig. 98: j-m); Deguchi 1984 (Fig. 17); Deguchi 1987 (Pls. 28-29); Crum 1994 (Fig. 307); Frisvoll 1988 (Fig. 37); Gradstein *et al.* 2001 (Fig. 132: k-n).

Especímenes examinados: BOLIVIA: COCHABAMBA. ARANI: Cordillera de Tiraque, Río Macho Cueva, *Lewis* 85-075 (MA), 85-199 (LPB, MA), 85-138 (MA); Laguna Cajitilla Khocha, *Lewis* 85-017 (MA). CARRASCO: Tiraque Chico, Tablón de Chiri-Chiri, *Lewis* 83-4711 (MA). CHAPARÉ: pr. Corani, *Cano, Jiménez & Aldana* 3506 (LPB); Cerro Chua Laguna, above headwaters of Río Khuri, N of Corani, *Lewis* 79-2149A (BONN, F), summit of Cerro Chua Laguna, *Lewis* 79-2289A (F, H, NY); 48 miles NNE, 7 miles SSW of Locotal, Carretera Villa Tunari, Río Vinto, *Hermann* 25191 (H); Villa Tunari, Laguna Curani, *Churchill, Magombo & Price* 19817 (MERC), 19820 (MA); Inca Chaca, cumbre of Chapare highway, *Lewis* 83-1597 (MA); Cordillera El Ronco, Cerro Sillar Punta, *Lewis* 85-1386A (MA); Paracti, Cordillera El Ronco, carretera antigua Chapare, *Churchill & Atahuachi* 20568 (MERC). QUILLACOLLO/CHAPARÉ/AYOPAYA: head of Río Suturi, S. of Serranías Tarucani, *Lewis* 79-2592A (NY). PROVINCIA DESCONOCIDA: prope Choquecamata, *Germain* 1227 (NY, H – tipo de *Grimmia brachypus*); Waldgrenze über Tablas, *Herzog* 2868/a (H). LA PAZ. CAMACHO: 1 km below Escoma-Charasani road, 3 km S of Amarete turnoff, NNW of Chuma, *Lewis* 79-805 (F), 79-807 (F), 79-822 (F, NY), 79-823 (F). INQUISIVI: Jankho Khalani, Río Ocsalla, *Lewis* 38868 (LPB); Caracoles, Cerro Colque Mina, *Lewis* 83-3225 (MA, NY); Inquisivi, Cerro Negro Kkota, *Lewis* 86-1346 (LPB); Río Santa Veracruz, Estancia Huaña Kkota, *Lewis* 87-167 (LPB); Quime-Pongo, Cerro Naranuani, Río Khatu, *Lewis* 83-3233 (MA), 83-3235 (MA), 83-3240 (MA); Laguna Chamaquiri, W of Quime, *Lewis* 83-3469 (MA); Quime, Cerro Chamaquiri, *Lewis* 83-3040 (LPB, MA); Río Condor Khala, *Lewis* 39319 (LPB); between Choquetanga Chico and Aguas Calientes, *Lewis* 86-458 (LPB); mina Chambillaya, ca. 1 km upriver from mina Chambillaya and ca. 3 km S. from Quime, *Lewis* 87-1026 d-6 (NY); Aguas Termales de Calachaca, Río Calachaca Jahuirá, *Lewis* 38377A d-4 (LPB), 38330 d-2 (LPB); Mina Poldi, Quime, *Lewis* 87-912 (LPB). FRANZ TAMAYO: Pelichuco [sic!, Pelechuco], *Williams* 2822 (F, H, NY). LARECAJA: between Sorata and Mina Progresiva, *Lewis* 82-133 (LPB, MA), *Lewis* 82-85 (MA); top of the pass in the Tipuani-Ancoma-Sorata trails, down to Sorata, *Tale* 805 (MO); between Abra Huallata and waterfall at Millipaya, *Lewis* 79-1361 (F, NY), 79-1400 (BONN, F, H); N of Sorata on road to Consata, *Dorr & Barnett* 6972 (H); viciniis Sorata, Lucatia, Apacheta de Chuchu, Lancha de Cachipata, *Mandon* 1637 (BM,

NY – tipo de *Racomitrium sublanuginosum*); Sorata, *Rusby 3117* (NY); 20 km from Sorata on road to Achacachi, *Balslev 1093* (NY); near Tacacoma, *Williams 2886* (NY – sintipo de *Racomitrium sublanuginosum*); Nevado Jankho Uma, above mina St. Antonio, across canyon from Millipaya, *Lewis 79-1508B* (F), *79-1509* (F, NY), *79-1531* (F, NY), *79-1551* (BONN, F, H, NY), *79-1544A* (F), *79-1420* (BONN, F), *79-1421* (F, H), *79-1414* (F, NY), *79-1451A* (F, NY). LOAYZA: Viloco, Rio Jiskha Choque Kkota (S Fork Camp), *Lewis 87-1317 d-5* (LPB); between Viloco and Nevado Salvador Apacheta, *Lewis 87-1467* (LPB), *87-1482 d-2* (LPB); between Viloco and Araca, *Lewis 87-1563 d1* (LPB); Viloco, *Herzog 3165* (S); Rio Atoroma Chuma (Waterfall camp), *Lewis 87-1775* (LPB); Caxata, Cerro Tres Cruces, *Lewis 83-3005* (MA). LOS ANDES: Mina Palcoco, cerro Jankho Karka, *Lewis 84-201A* (MA). MURILLO: Cerro Pacacho [sic] Pupusani, *Lewis 83-2483* (LPB, MA), *Lewis 83-2502A* (MA); Gran Poder, *Brooke 64-50* (F); head of Río Zongo, SW slope of Cerro Chekhara, *Lewis 79-1785* (F, H, NY), *79-1800* (BONN, F), *79-1805* (F), *79-1807* (F), *79-1808* (F, H); Mururata, *Jaffuel s.n.* (S 138048, S 138049); La Caja de El Alto de La Paz, Río Liviñosa, *Lewis 82-360-A* (MA); head of creek 5 km slightly NE of Milluni, *Lewis 79-1652* (F, H, NY), SE of Abra Zongo, N. of La Paz *Lewis 79-1742* (BONN, F, H); Río Unduavi, *Lewis 84-18A* (MA). NOR YUNGAS: entre Unduavi y Cota Pata, *Lewis 37479* (LPB); “Old” Unduavi, *Lewis 83-949* (LPB); Coscapa, *Churchill, Magombo & Price 19756* (MERC), *19764* (NY); Puno Canyon, *Price, Churchill & Magombo 1333* (MA); La Paz-Coroico road, km 30, *Balslev 1136* (NY); Unduavi, yungas, *Pearce s.n.* (NY [2 especímenes]); Unduavi, *Rusby 3118* (NY – tipo de *Grimmia dimorpha*); Kolini, along the road between the Cumbre de La Paz and Unduavi between Laguna Kolini and Cuadrilla 35 and along the S facing slopes of Cerro Picacho Kasiri, ca. 2-4 km NE of the Cumbre de La Paz, *Lewis 88-747 d-6* (NY). SAAVEDRA: Niño Karine, NNW of Chuma, *Lewis 79-1117* (F). SUR YUNGAS: between Abra and Estancia Taquesi, *Lewis 82-2138* (MA), *82-2143* (MA), *83-2192B* (MA); Taquesi Pass along Inca trail to Abra, *Lewis 83-2118* (MA); between Tres Ríos and Empresa Minera Bolsa Negra, *Lewis 83-2220A* (MA), *83-2245B* (MA). TARIJA. ANICETO ARCE: Padacaya, Parque Nacional Tariquia, Cerro Aliso, *Churchill et al. 23525* (MA, MERC). SANTA CRUZ. MANUEL MARÍA CABALLERO: Laguna de Cerro Bravo, *Churchill et al. 22019* (MA, MERC). POTOSÍ. Ingenio, *Williams 1775* (F, H); near Ingenio, *Williams 1776* (BM [2 especímenes], NY, H, F – sintipos de *Racomitrium sublanuginosum*), *1773* (F, NY [2 especímenes], S); an Felsen des Estradillas, über Incacorral, *Herzog 3353* (FH, S [2 especímenes]); above Tolapampa, *Williams 1774* (NY). DEPARTAMENTO DESCONOCIDO. An der Waldgrenze des Río Saujana, *Herzog 3223* (NY). BRASIL: **ESPIRITO SANTO.** Mun. Iúna, Parque Nacional do Caparaó, along trail from Terreirão to the summit of Pico de Bandeira, *Vital & Buck 11766* (NY), *11787* (NY). **RIO DE JANEIRO.** Serra de Itatiaia, Paramo-ähnliche Vegetation auf dem Hochplateau bei Abrigo Rebouças, am Weg zu den Agulhas Negras, *Schäfer-Verwimp & Verwimp 11164* (S); Serra Itatiaia, *Ule 1853* (HBG – tipo de *Grimmia tortipila*), *Ule 1852* (HBG – sintipo de *Grimmia tortipila*), *Dusén 953* (NY), *Dusén 613* (NY); Parque Nacional do Itatiaia, Vale dos Lírios, along entry road near border with Minas Gerais near Km 15, *Vital & Buck 19820* (NY); ad confines Rio de Janeiro, Minas Geraes, in paludosis partis superioris montis Itatiaia, *Schiffner 767* (BM). COLOMBIA: **ANTIOQUÍA.** Urrao, Páramo de Frontino, ca 17 km directamente Norte de Urrao, *Churchill, Sastre de Jesús & Escobar 13326* (COL), *13332* (F, H), *13363* (H). **BOYACÁ.** Sierra Nevada del Cocuy, Alto Valle Lagunillas, *Cleef & Florschütz 5569* (COL), Páramo Cóncavo, orilla NW de la Laguna Grande, *Cleef 8659* (F); Páramo de Pisva [sic], carretera Socha-La Punta km 72, *Cleef 4247* (COL, F); Belén, cabeceras Quebrada Minas, *Cleef 2124* (COL); Duitama, Páramo La Rusia,

Escobar & Santa 188 (COL); Páramo de La Rusia, NW-W de Duitama, Laguna Negra, afloramiento de arenisca, lado W de la lagunita situada más al Sur, *Cleef 7214* (BONN); Páramo de la Sarna entre Sogamoso y Vado Hondo, *Cleef 9319* (BONN, F); Municipio de Chita, arribre [sic] de Laguna Ocub Grande (cerca de froniter [sic] de Casanare), *Churchill, Franco & Parra 18995* (MO). **CALDAS.** Nevado del Ruiz, *Cleef & Hart 2469* (COL). **CAUCA.** Coconuco, 20 km E de Pucará, *Churchill & Rengifo 17298* (COL, H); Parq. Nac. Nevado del Huila, ca. 34 km E of Tocueyo, *Luteyn, Callejas & Pipoly 10337* (NY); Coconuco, en páramo del Buey (cerca Km 51-53), este de Paletará, *Churchill & Betancur 18068* (H); Darién, Páramo del Duende, Cerro Calima, *Churchill & Vargas 19490* (H, MA); Volcán Puracé, Pilimbalá, *Cleef & Fernández 495* (COL); Inza, Páramo de Río Sucio, *Churchill & Betancur 17917* (H, MA), *18047* (H); Parque Nacional Puracé, Laguna San Rafael, *Ramírez 3739* (NY). **CUNDINAMARCA:** Páramo entre Cogua y San Cayetano, cercanías de la Laguna Seca, *Cleef 77* (F), *706* (COL); Subachoque, Cuchilla El Tablazo, *Linares & Sulla 246* (COL); Páramo de Chisacá, southeast of Bogotá, *Evans 20225* (COL); Páramo del Palacio, Lagunas de Buitrago, *Cleef 117* (COL). **ESPECIAL.** Usme, Páramo de Sumapaz, río Santa Rosa, *Churchill & Muñoz 19337* (COL, CONC, MA), *19347* (CONC, MA, S). **MAGDALENA.** Parque Nacional de la Sierra Nevada de Santa Marta, vertiente oriental del Río Buritaca, *Griffin et al. 1059* (BONN, F). **META.** Páramo de Sumapaz, Cerro Nevado del Sumapaz, *Cleef 1401* (COL), *7970* (F), Hoya El Nevado, Lagunas El Sorbedero y El Nevado y páramos en las cercanías, lajas de arenisca en páramo abierto ca. 500 m al N de la Laguna El Sorbedero, *Cleef 1486* (BONN). **NARIÑO.** Mpio. de Cumbal, faldas del Volcán Chiles, *Ramírez 5014* (NY); Volcán Cumbal, *Muñoz 98-298* (MA); Mpio. de Pasto, costado sur de la serranía del Morasurco, *Ramírez & Weigend 6932* (NY); Pasto, Volcán Galeras, *Churchill & Rengifo 17430* (H), *17487* (H), *17488* (COL, H, NY), *Ramírez 3815* (NY); ibid. ca. Cocha Negra, *Ramírez 3669* (NY), *3674* (NY); Mpio. de Túquerres, páramo del Volcán Azufral, *Ramírez & Weigend 6861* (NY), *6862* (NY); Azufral, *André 3229* (F, NY). **SANTANDER.** Bucaramanga, Picacho, carretera Bucaramanga-Cúcuta, 27 miles NE, *Hermann 25062* (F). **TOLIMA.** Murillo, Nevado del Ruiz, *Churchill & Betancur 17917* (MA). **VALLE DEL CAUCA.** El Cerrito, páramo de Pan de Azúcar, *Churchill & Hollaender 15302* (COL, MA); páramo Las Herosas, corregimiento de Combia, Cordillera Central, *Cardona de Hollander & Serrato 1490* (NY). **COSTA RICA: CARTAGO.** Volcán Irazú, *Aedo s.n.* (MA 20516), Cordillera Talamanca, Cerro Ascensión, km 91 near Interamerican Highway, *McDaniel 6792* (NY). **LIMÓN.** Cordillera de Talamanca, south-western foot of Cerro Kámuk, *Davidse et al. 25990* (NY). **SAN JOSÉ.** ca. 97 km south of Cartago, “La Georgina” hotel, *Griffin et al. 19981* (BA, NY); Cordillera de Talamanca, Parque Nacional Chirripo, *Holz CR 03-302* (KRAM, CONC); along Inter American Highway, about 10 km NW of summit La Ascensión, *Crosby & Crosby 5723* (BM, H, S); summit of Pan American Highway at Cerro de la Muerte, *Crosby 3886* (H, 2 especímenes); Cerro de las Vueltas, *Staudley & Valereo 43878* (H), *Standley 43878* (NY [2 especímenes]); páramo near Villa Mills, Asunción Pass, *Sullivan 471* (NY), *472* (NY); Cerro de la Muerte, ca. 3 mi. NW Villa Mills, *Koch 5087* (NY). **SINE LOCO INDICATIO.** *Ørsted s.n.* (NY, H, S – tipos de *Grimmia contermina*). **REPÚBLICA DOMINICANA: LA VEGA.** near summit of Pico Duarte, *Norris 5841* (H); along trail from Los Tablones (ca. 3 km west of La Ciénaga) to Lagunita, *Norris 5392* (NY). **SAN JUAN.** summit of Pico Duarte, *Buck 8466* (NY); ca. 6 km E of Pico Duarte, vicinity of camp site, *Buck 8488* (NY); along stream just E of “La Compartición”, along trail up Pico Duarte, *Buck 14204* (NY). San Juan-Santiago. Parque Nacional J. Armando Bermúdez, sobre la Loma la Pelona (que está próxima al Pico Duarte), *Zanoni et al. 42069* (NY). **ECUADOR: AZUAY.** In monte Matango ad terram

(paramo), *Allioni* 8357 (H – sintipo de *Racomitrium conterminum* var. *andinum*); Parque Nacional Cajas, Páramo de Soldados, *Jorgensen, Ulloa & Narváez* 2027 (MA), *ibid.*, around Laguna Patoquinoa, *Jorgensen, Ulloa & Narváez* 1604 (MA, S), *ibid.*, Laguna Toreadore (sic), *Kuc* 40 (NY), *Kuc* 44 E/MK (NY), *Kuc* 40 D/E/MK (NY); páramo above Soldados, W of Cuenca, Nudo de Portete, *Steere* 27852 (NY); Páramo de Cajas, W of Cuenca, just W of pass, *Steere* 27720 (NY), *ibid.* ca 5 km W of pass, *Steere* 27704 (NY); Area Nacional de Recreación “Cajas”, forested hill S of Surrochucho [Laguna Llaviuco], SW of Sayausí, *Lewis* 78-3134 (H, NY), 78-3137 (F, NY), 78-3195B (F, NY), 78-3199 (F, S), in the small lakes N and W of the head of Río Maladero, WNW of Sayausí, *Lewis* 78-2234A (F, NY), 78-2237 (F, NY), 78-2274 (F), 78-2283 (F, NY), 78-2288 (F, NY), 78-2299 (F, H, NY, S), 78-2453 (F), 78-2463 (F, NY), near head of Río Maladero, W of Sayausí, *Lewis* 78-2221 (H, NY); Gualaceo, Maylas Reserva Ecológica Natural, ca. 5 km SE of bridge at entrance to reserve along Gualaceo-Gral. Gutiérrez Hwy, *Buck* 39152 (NY), 39178 (NY, S); Gualaceo-Sucúa road, E of Cuenca, *Steere* 27740 (NY); Gualaceo-General Plaza (Limón) road, 0-5 km W of the pass, *Løjtmant & Molau* 14476 (NY); along the road to Naranjal, *King* 6660B (NY), 6670A (NY), *ibid.* 22 km W of Cuenca, *King* 6666A (F, NY); Cuenca, Páramo Quinoas, *Harling* 2359 (NY, S), 2360 (NY, S), 2386 (NY, S), 2387 (NY, S), 2388 (NY, S), 2389 (NY, S), 2390 (NY, S), 2391 (NY, S), shore of Lake Slavio, *Harling* 2194 (S). **BOLÍVAR.** summit of road from Riobamba to Guaranda, W of San Juan, *Lewis* 78-2549 (F, NY), 78-2569 (F), 78-2571 (F, H, NY). **CARCHI.** ca. 12 km N of El Angel town square, *Buck* 10258 (NY); base of Volcán Chiles, km 34-36 on road Tulcán-Maldonado, *Holm-Nielsen et al.* 5869 (S), *ibid.*, small lakes (Lagunas Verdes) and sloping lake shores with rocks and boulders, *Øllgaard & Balslev* 8355 (NY); 12 km north of El Angel town square, *Buck* 10285 (MO); road Tulcán-Maldonado, páramo El Angel [various errores tipográficos en la etiqueta], *Frahm, Gradstein & Mues* 242 (BONN); Tulcán-El Angel road, 34 km S of Las Juntas, *Balslev* 899 (NY); Páramo de El Angel, road Tulcán-El Angel, 20 km S. of Tulcán, *Gradstein, Weber & Lanier* Gr.3443 (NY); páramo above Tufiño, southeast slope of Volcán de Chiles, Cordillera Occidental, *Steere* 8765 (NY). **CHIMBORAZO.** Chimborazo, *Jameson s.n.* (NY); El Altar, Paramo-region, *Meyer* 5440 (H); Chimborazo Volcano, nival zone, also subnival zone, *Kuc* 38 (NY); 11 km E of Alao, *Dorr & Barnett* 6225 (NY). **COTOPAXI.** Paramo-region, *Meyer* 5477 (H); vicinity of Lasso, *Kuc* 41 (NY), 42 (NY); Cotopaxi, zone of dwarf Bosco, *Kuc* 43 (NY); N slopes of Mt. Cotopaxi, *Crosby* 10694 (NY); *ibid.* along “mini track” 6 km beyond “Refugio” sign, *Crosby* 10818 (NY); Parque Nacional Cotopaxi, along road from Pampa de Limpios to summit of Cotopaxi, *Buck* 10043 (NY); Parque Nacional Cotopaxi, Pampa de Limpios, *Davila & Balslev* 26 (NY), faldas norte bajo el refugio, *Balslev* 2716 (NY), north slope below El Refugio, *Brako* 4544 (NY); Cotopaxi National Park, west slope of Volcán de Cotopaxi, at end of road in desert of volcanic ash, just below fields of broken ice, at El Refugio, a hut for mountain climbers, *Steere & Balslev* 26151 (NY); Cotopaxi National Park, páramo, *Kimmerer* 108 (NY). **IMBABURA.** E side of Cerro Cotacachi, NW of Cotacachi, *Lewis* 78-2661 (F), 78-2730 (F, NY, S), 78-2731 (F, NY), 78-2752 (F, H, NY), 78-2755 (F, NY), 78-2756 (F, NY), 78-2763 (F), 78-2767 (F, H), 78-2791 (F, NY), 78-2805 (F), 78-2807 (F, NY), 78-2822A (F), 78-2829 (F), 78-2841 (F, NY), 78-2847 (F, H); E side of Cerro Imbabura above La Esperanza, ENE of Otavalo, *Lewis* 78-2910 (F, NY), 78-2919 (F, NY), 78-2970 (F), 78-2978 (F), 78-3000 (NY), 78-3021 (F, NY), 78-3068 (F, NY); Yana-Urcu, *Benoist* 3385 (F, S); Cerro Fuya-Fuya, al sur de Otavalo, *Jaramillo & Coello* 2128 (MO); Cordillera Oriental, páramo at summit pass, Ibarra-Mariana [sic] Acosta road, *Steere* 26796 (NY); Cordillera Occidental, west slope, Cotacachi-Apuela road, just below páramo, *Steere* 26610

(NY). **LOJA.** Chuquiribamba, *André 4490* (F, NY); vicinity of Loja, *Rose 24041* (NY). **MORONA SANTIAGO.** Páramo de Matanga, km 36 on road Sigsig-Gualaquiza, *Holm-Nielsen, Jaramillo & Coello 29395* (F, NY); along Gualaceo-Gral. L. Plaza Gutiérrez (“Limón”) Hwy, 7,6-8,2 km SE of bridge at entrance of Maylas Reserva Ecológica Natural, *Buck 39236* (NY, S). **NAPO.** Cerro Sumaco, *Holm-Nielsen et al. s.n.* (MA 20517); summit and uppermost N slopes of Cerro Sumaco, *Løjtnant & Molau 12812* (NY); S side of Cerro Sumaco, 100-200 m S of the main crater, *Løjtnant & Molau 12978* (NY); inside the main crater of Cerro Sumaco, *Løjtnant & Molau 12826* (NY); Quijos, Parroquia Papallacta, Laguna Papallaca [sic], *Churchill & Jaramillo 23953* (MERC, NY); Salcedo-Napo road, páramo at Km 45, *Laegaard 54158M* (NY); Quito-Baeza road at ca 100-year-old lava flow that formed Laguna Papallacta, ca 10 km W of Papallacta, *Steere 27686* (H, NY), *27686A* (NY); road Quito-Baeza, 1 km along take-off road to telecommunication antenna in the pass (Páramo de Guamani), *Øllgaard & Balslev 10159* (NY); Cordillera Oriental, just east of summit, Páramo de Guamani [sic], Baeza-Quito road, *Steere E-219* (BONN, F, NY), *E-254* (NY); East slope of Cordillera Oriental, exposed south-facing slope above Lago de Papallacata [sic], Quito-Baeza road, *Steere E-155* (BONN, NY); Laguna Yuragcocha, 3 km E of Cerro Quilindaña, *Holm-Nielsen 16333* (NY); Cordillera de Llanganates, Páramo de Jaramillo, SE of Laguna Pisayambo, *Laegaard 53318C* (NY), *53322A* (NY). **PICHINCHA.** Parque Nacional Cotopaxi, on N slope of Volcán Cotopaxi, *Laegaard 51067* (NY – anotado como Prov. Cotopaxi), *Steere 26954* (NY – anotado como Prov. Cotopaxi); Volcán Cotopaxi, NE slope at road to El Refugio, *Øllgaard & Balslev 9980* (NY – anotado como Prov. Cotopaxi/Pichincha); Quito-Baeza road, just W of Paso de la Virgen, *Laegaard 51322E* (NY); summit of the Quitenian Andes, *Jameson s.n.* (FH, BM – tipo de *Trichostomum crispipilum*); Andes Quitensis, *Spruce 35* (BM), *135* (NY [3 especímenes]); Quito, west summit of Pichincha, *Jameson 94* (BM, FH); Cerro Pichincha above Quito, W of the uppermost TV-antenna, *Balslev 23592* (H, NY); Volcán Pichincha, N slope along trail in water catchment area (Yanacocha), *Buck 9724* (NY), *9759* (NY); camino desde el teleférico de Quito (estación terminal) hasta el Rucu-Pichincha, *Larraín 32858* (CONC), *32867* (CONC), *32848* (CONC); region of Volcano Ilinitza [sic], *Wagner s.n.* (NY, 2 especímenes – tipo de *Racomitrium vulcanicum*); Volcán Iliniza, NE slope below the refugio, *Holm-Nielsen, Øllgaard & Sperling 24921* (NY), *24987* (NY); rochers du Rucu Pichincha, *Benoist 3448* (F, S); Volcán Cayambe, S slope, *Balazs 81-09/B* (NY), *81-09/E* (NY); Lago San Marcos, Cayambe Mount, *Cazalet & Pennington 43* (NY – anotado como Prov. Imbabura); W shore of Laguna San Marcos, N slope of Volcán Cayambe, *Steere 27629* (NY); NE slope of Volcán Cayambe, *Holm-Nielsen & Balslev 23642* (NY – anotado como Prov. Napo); Volcán Cayambe, northern slope, *Holm-Nielsen & Øllgaard 24349* (NY); Parque Nacional Cotopaxi, about 3 km NE of Museo Nacional Mariscal Sucre on road to Laguna de Limpios, *Norris & Barahona 86473* (H); base of Volcán Sincholagua, *Holm-Nielsen et al. 6623* (S); road Quito-Papallacta, páramo de Guamaní, *Holm-Nielsen et al. 6709* (S); old road from Quito to Santo Domingo de los Colorados, between Chillogallo and Chiriboga, 11 km west of Chillogallo, *Steere & Balslev 25506* (H, NY); road Chillogallo-Chiriboga, western slope with outcropping rocks and montane forest, *Holm-Nielsen 18654* (NY); above Chillogallo, along road to Santo Domingo, south slope of Volcán de Pichincha, Cordillera Occidental, *Steere 9395* (NY); carretera Chillogallo-San Juan-Chiriboga-Empalme, colecciones en alrededores de San Juan, *Zak 617* (NY), *647* (NY); Volcán Atacazo, SW slope, km 19.5 from San Juan, *Holm-Nielsen & Azanza 25209* (NY). **TUNGURAHUA.** Cordillera de los Llaganates, páramo de Jaramillo, *Holm-Nielsen & Jaramillo 28803* (NY, RB); *ibid.* Chinas pass between Rio Muyu and Rio Golpe, 10.5 km NW of Cerro Hermoso,

Holm-Nielsen & Jaramillo 28050 (NY); Volcán Tungurahua, along summit trail from Baños, *Lewis 78-3270* (H), *78-3318* (F), *78-3349* (F), *78-3354* (H, NY), *78-3355* (NY), *78-3362A* (H), *78-3363* (H, S), *78-3367* (F, NY), *78-3395* (F, NY), *78-3396* (F, NY), *78-3397B* (F, NY), *78-3437* (F, H, NY); Vn. Chimborazo, Paramo-region, N.W. Seite, *Meyer 5507* (H). **PROVINCIA DESCONOCIDA.** Cerro Antisana, on side of very high moraine-cumo-lava flow, on E side of dry plain, to NW of N peak, *Grubb et al. 2564* (BM). GUATEMALA: **QUEZALTENANGO.** Volcán Santa María, upper northeast-facing slopes to summit of volcano, *Steyermark 34210* (NY, S). **SOLOLÁ.** Volcán Atitlán, south-facing slopes, *Steyermark 47453* (NY). MÉXICO: **VERACRUZ.** Cima del Cofre de Perote, *Cárdenas 622* (NY). PANAMÁ: **BOCAS DEL TORO.** Between Itamut & Bine peaks, Fabrega massiff, *Gómez et al. 22493* (NY). **CHIRIQUÍ.** Volcán Barú, *Hammel 2809* (MA); along road from gatehouse to summit of Volcán Barú, *Allen 9072* (H, NY), *9098* (NY); summit of Chiriquí Volcano, *Maxon 5353* (NY); La Nivera, below summit of El Barú, *D'Arcy & Hammel 12493* (NY). PERÚ: **AMAZONAS.** CHACHAPOYAS: Straße Cajamarca-Chachapoyas, am Paß, Straßenränder mit Punaformation, *Frahm et al. 1085* (NY). **ANCASH.** HUARI: auf der Ostseite des Tunnels Cahuish, *Hagewald & Hagewald 7692* (BONN, F). YUNGAY: kurz unterhalb der Laguna Llanganuco, *Hagewald & Hagewald 7600* (H). **AYACUCHO.** HUAMANGA/LA MAR: an der Strasse Huanta - San Francisco, Pass zwischen Tambo und Quinoa, *Frahm 823909* (NY) **CUZCO.** ANTA: Mollepata, Rumieruz, *Vargas 8341* (MO). CALCA: Lares, *Marin 2297* (F). QUISPICANCHIS: Abra Hualla Hualla, *Deguchi 29255* (HIRO), *29260* (HIRO), *29457* (HIRO); between Abra Hualla Hualla and Marcapata, *Deguchi 29263* (HIRO), *29505B* (HIRO), *29515* (HIRO), *29519* (HIRO), *29520* (HIRO); between Marcapata and Achubamba, along the road from Marcapata to Quincemille, *Deguchi 29303* (HIRO), *29397* (HIRO), *29398* (HIRO), *29399* (HIRO), *29340* (HIRO). LA CONVENCION: Nevado Salccantai, *Bües 1452* (NY); Lucumayo Valley, *Cook & Gilbert 1264* (NY). PAUCARTAMBO: Abra Acjanaco, near Paucartambo, *Deguchi 29538* (HIRO), *29552* (HIRO), *29591* (HIRO), *29592* (HIRO), *29612* (HIRO), *29615* (HIRO); Tres Cruces, *Vargas 2225* (NY). URUBAMBA: Machupicchu, Pte. de Ruina, *Deguchi 29709* (HIRO); Huayllabamba, entre quebrada Huayocari, Lagunas de Yanacocha y Kellococha, *Tupayachi 670* (H). **PUNO.** CARABAYA: without exact locality, *Weddell s.n., 1847* (NY). **PIURA.** HUANCABAMBA: Jalca (San Antonio-Talaneo), *Sagástegui 8625* (NY). **SAN MARTÍN.** PATAZ: from the valley of Rio Apisoncho, about 30 km east of Parcoy, *Hamilton & Holligan 63* (NY), *65* (NY). VENEZUELA: **MÉRIDA.** Distrito Libertador, Parque Nacional Sierra Nevada, Loma Redonda teleferico station and south, *Dorr & Barnett 5236* (NY); Sierra Nevada de Mérida, Laguna de los Anteojos, *Griffin, López & Ruiz s.n.* (MA 20515); Estación Loma Redonda, *León YL 301* (MERC [2 especímenes]), *Griffin, López & Ruiz 17467* (F, MA, H, NY, S, US), *Pócs et al. TP 9710/AR* (MERC), *TP 9710/Q* (MERC), *TP 9719/W* (MERC [2 especímenes]), *TP 9715/AK* (MERC), *TP 9715/AV* (MERC), *TP 9714/T* (MERC), *Pócs, Frahm & León s.n.* (MERC); Estación La Aguada, *Pócs et al. TP 9702/AT* (MERC), *TP 9702/AH* (MERC); Parque Nacional Sierra Nevada, around La Aguada Teleférico station, *Fransén 1429* (NY); teleférico trail at estación La Aguada, between Merida and Pico Espejo, *Steyermark & Koyama 102381* (NY); Laguna Negra, Páramo de Mucuchies, *Chardon 30* (NY); Distr. Rangel, Páramo de Santo Domingo near Hotel de los Frailes, Parque Nacional Sierra Nevada, *Dorr, Barnett & Diggs 4931* (NY); páramo along Hwy. 1, near Hotel Los Frailes, 14 km by road SW of Santo Domingo, *Nee & Whalen 17008* (NY); páramo de Campanario, un sector del páramo de Los Conejos, *Griffin & Lopez PV-655* (H); between Santo Domingo and Mérida, *Liesner 13814* (MERC, MO), *13818* (MERC, MO); Sierra de Santo Domingo, páramo de Mucubají, *González-Pereira 2* (MERC), *3* (MERC), *5* (MERC),

6 (MERC), 7 (MERC), 8 (MERC), cerca de la Laguna Grande, *Griffin & Griffin PV-697* (F), close to Laguna Grande, along road to Laguna Negra, *Fransén 1244* (NY), *1251* (NY); Cordillera del Norte, páramo de Piedras Blancas, *Pócs & Pócs TP 9724/AE* (MERC), *Pócs, Pócs & León TP 9739/Y.Z* (MERC); Parque Nacional Sierra de la Culata, páramo de La Culata, *Pócs, Pócs & León TP 9707/AK* (MERC). **TACHIRA.** Jáuregui, Páramo El Batallón, above the town of La Grita, *Griffin et al. 563* (BONN, F, NY). **ZULIA.** Maracaibo, *von Tess s.n.* (H).

8. *Racomitrium subsecundum* (Harv.) Mitt. & Wilson — Fig. 14.

Racomitrium subsecundum (Hook. & Grev. ex Harv in Hook.) Mitt. & Wilson, Hooker's J. Bot. Kew Gard. Misc. 9: 324. 1857. ≡ *Trichostomum subsecundum* Hook. & Grev. ex Harv in Hook., Icon. Pl. 1: t. 17, f. 5. 1836. ≡ *Grimmia subsecunda* (Hook. & Grev.) Mitt., J. Proc. Linn. Soc., Bot., Suppl. 1: 45. 1859. ≡ *Bucklandiella subsecunda* (Hook. & Grev. ex Harv.) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Biodiv. Poland 3: 147. 2003. — Ind. loc.: ningún espécimen explícitamente indicado; lectotipo: BM (no visto, seleccionado por Frisvoll 1988; ver también comentarios en Ochyra *et al.* 2008); isolectotipos: NY!, BM (no visto).

Racomitrium cucullatifolium Hampe, Linnaea 32: 143. 1863. ≡ *Bucklandiella cucullatifolia* (Hampe) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Biodiv. Poland 3: 144. 2003. **syn. nov.** — Ind. loc.: [Colombia] Bogota La Penna et Chapinero ad saxa rorida riparia, 2700-3000 metr., Octobr. [no. 2032 et 2049]; lectotipo (designado aquí): *Racomitrium cucullatifolium* Hpe. Nova Granata, Bogota Penna 3000 Mtrs. ad nivalis in saxis rondis August 1859. N° 2032 Leg. Lindig (BM 872889): BM!; isolectotipos: FH!, BM! [4 especímenes]; sintipo (Lindig 2049): BM! [5 especímenes], H!

Racomitrium cylindricum Schimp., Mém. Soc. Sci. Nat. Cherbourg 16: 184. 1872. ≡ *Grimmia cylindrica* Müll.Hal., Syn. Musc. Frond. 1: 805. 1849. **nom. illeg.** (*non G. cylindrica* Nees & Hornsch., Bryol. Germ. 2(1): 161. 1827). — Ind. loc.: [MÉXICO] in monte Orizabensi, alt. 14,000 p. (Liebmann in herb. Montagne); lectotipo: BM (no visto, seleccionado por Frisvoll 1988); isolectotipo: NY! Sinonimizado por Frisvoll (1988).

Racomitrium fragile Renault & Cardot, Rev. Bryol. 36: 106. 1909. — Ind. loc.: Guatemala: Pico de Fuego (leg. R. Guérin; herb. F. Renault); holotipo: PC? (no visto); isotipo: S (no visto). Sinonimizado por Frisvoll (1988).

Plantas medianas a robustas, verde-café, opacas, o con una coloración marrón característica, a veces verde claro o verde amarillento, en algunas ocasiones canosas por tener puntas hialinas largas. *Tallos* 3–5(–8) cm de longitud, postrados o ascendentes, generalmente rojizos, con ramificación simpodial, a veces tallos subsimples con muchas ramas cortas a lo largo de los tallos, en raras ocasiones con ramificación pinnada. *Hojas* 2,0–4,0 x 0,5–0,9 mm, lanceoladas a ancho-lanceoladas, generalmente adpresas a los tallos y con los ápices de las hojas erectos a reflexos cuando secas, falcadas especialmente en el extremo de los tallos, a veces hasta circinadas, generalmente decurrentes. *Punta hialina* 0,1–0,5 mm, generalmente presente, a veces larga y flexuosa, llegando a medir hasta 1 mm de longitud, lisa, de borde entero a débilmente denticulada, en algunos fenotipos inexistente y en este caso los ápices de las hojas son cuculados. *Márgenes* recurvados desde la base hasta poco más arriba de la parte media de la hoja, generalmente más fuertemente recurvados a un lado de la hoja que al otro, monoestratificados. *Costa* 80–120 µm de ancho en la base, generalmente canaliculada en las partes medias y bajas de la hoja,

en sección transversal con 5-10(-12) células ventrales y una fila dorsal de subestereidas. *Lámina* monoestratificada, lisa a pseudopapilosa; *células laminares* con paredes porosas en la base de las hojas, las apicales 10–25 x 8–9 μm , las mediales 20–45 x 8–10 μm , las basales (20–)25–60(-70) x 8–10 μm ; *células marginales basales* generalmente indiferenciadas, en raras ocasiones formando una débil fila de 4-6(-10) células hialinas y de paredes rectas; *células alares* coloreadas, amarillas a naranjas, a veces dispuestas en cortas decurrencias, infladas, con paredes delgadas, a veces no claramente infladas, pero formando grupos excavados, en algunos casos indiferenciadas. *Hojas periqueciales externas* 3,0–3,5 mm x 0,8–1,3 mm, aovado-lanceoladas, acuminadas, con una costa delicada, percurrente, con células laminares diferentes a las de las hojas vegetativas, con paredes más rectas, concoloras en toda la hoja. *Hojas periqueciales internas* 2,0–3,0 x 0,8–1,0 mm, abrazando la seta, oblongo-aovadas, apiculadas, areolación similar a la de las hojas periqueciales externas, con bordes enteros, con una débil costa terminando en el ápice. *Seta* 1-2 por periquecio, 5–15 mm de longitud, café-rojiza cuando madura, recta y girada hacia la izquierda cuando seca. *Cápsula* 1,8–3,5 x 0,7–0,9 mm, elíptica a largamente cilíndrica, amarillas a café; *anillo* deciduo, formado por 2-3 filas, la de más arriba de células infladas y de paredes gruesas; *peristoma* 350–600 μm de longitud, con dientes divididos casi hasta la base, densamente cubiertos por gruesas papilas. *Opérculo* 1,3–1,8 mm de longitud, cónico rostrado. *Esporas* 12–15 μm de diámetro, esféricas, levemente granuladas. *Caliptra* 2,0–3,0 mm de longitud, mitrada, lisa y laciniada en la base.

Discusión: *Racomitrium subsecundum* se distingue por su costa ancha en la parte basal de las hojas, con 5-12 células ventrales, generalmente plana en sección y canaliculada; por la presencia de células alares coloreadas, infladas, que contrastan con las células adyacentes; por las hojas terminadas en largas puntas hialinas, o bien en ápices cuculados; por la ausencia de una banda marginal basal de células hialinas y de paredes rectas (aunque en algunos especímenes es posible observar bandas de hasta 5-10 células con estas características); y por las hojas frecuentemente falcadas, especialmente en el extremo de los tallos.

Este taxón es bastante variable y suele crecer en simpatría con *R. crispipilum*, lo que dificulta su identificación pues ambas especies son muy similares macroscópicamente (especialmente los especímenes pilosos de *R. subsecundum*), y tienden a confundirse. Incluso colecciones mezcladas de ambas especies pueden ser muy difíciles de separar bajo el microscopio estereoscópico por observadores con poca experiencia en el grupo. Los

caracteres más importantes para distinguir estas dos especies es el número de células ventrales que posee la costa en la sección proximal de las hojas (3-4(-5) en *R. crispipilum* vs. (5-)6-12 en *R. subsecundum*), y la presencia de células alares infladas y coloreadas, generalmente formando decurrencias en algunas poblaciones de *R. subsecundum*, mientras que en *R. crispipilum* no se observan células alares diferenciadas. Un tercer carácter útil para distinguir estas dos especies es la presencia de una banda marginal basal de células hialinas y con paredes rectas: en *R. crispipilum* suele observarse una banda compuesta por 10-25 de estas células, mientras que en *R. subsecundum* por lo general faltan o forman una sutil banda de no más de cinco células. Sin embargo, este carácter es variable, y hay colecciones de *R. crispipilum* que no tienen banda diferenciada, o la poseen en unas pocas hojas a lo largo de un tallo. De hecho, el tipo de *R. crispipilum* recolectado por Jameson en las montañas de Quito, no presenta este carácter.

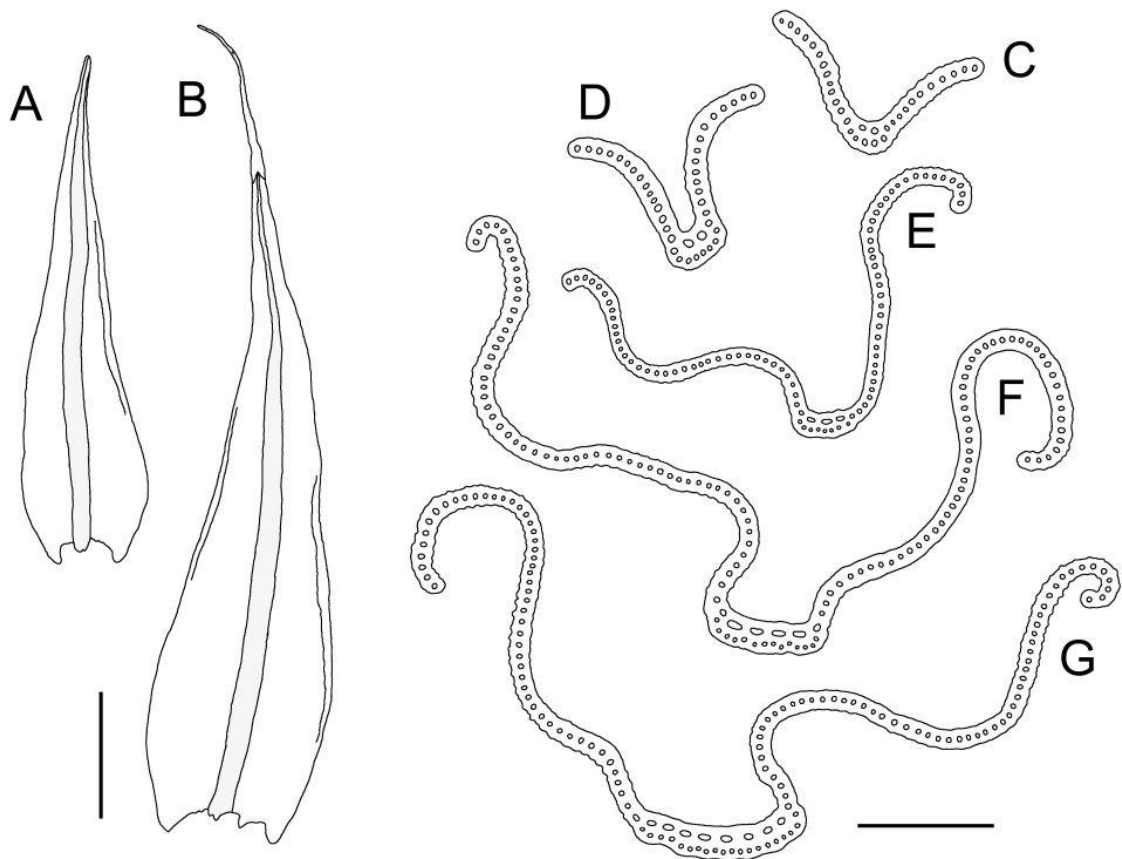


Fig. 14. *Racomitrium subsecundum*. A-B. Hojas. C-G. Secciones de hojas desde el ápice a la base. A de Lindig 2032 (FH), tipo de *Racomitrium cucullatifolium*, Bogotá, Colombia; B-G de Lewis 83-2132 (MA), Sur Yungas, Bolivia. Escalas: A-B = 500 μ m; C-G = 100 μ m.

Bednarek-Ochyra *et al.* (1999) discuten ampliamente acerca de las diferencias entre *R. subsecundum* y *R. crispipilum*, *R. lamprocarpum*, y *R. angustissimum* (tratado como *R. crispipilum* var. *brevifolium*), así como de las similitudes y diferencias entre los especímenes de *R. subsecundum* de Brasil y los de África y el sudeste asiático. Ellos consideran a *Racomitrium cucullatifolium* una especie independiente, pero en este trabajo se considera un sinónimo de *R. subsecundum*. El tipo de este nombre representa sólo una versión de hojas místicas, pequeñas, de ápices cuculados, de *R. subsecundum*. El lectotipo (Lindig 2032, FH) tiene la mayoría de las hojas con la costa terminando bien por debajo del ápice, alternando con hojas más grandes que tienen puntas hialinas de hasta 0,3 mm. En la Fig. 10A se representa una hoja de transición entre los dos tipos de hojas observados en esta planta. Después de revisar un gran número de especímenes sudamericanos de este taxón, queda en evidencia que estos fenotipos extremos forman parte de la variabilidad natural del taxón y no merecen el rango específico.

Los especímenes centroamericanos y mexicanos de *R. subsecundum* suelen tener las hojas fuertemente pseudopapilosas vistas en sección transversal, mientras que *R. crispipilum* tiene láminas lisas o muy débilmente pseudopapilosas.

Los especímenes de República Dominicana tienen el nervio ancho, pero con 4-5 células ventrales en la base. En todo caso, el nervio es plano en la parte ventral, localizado en un profundo surco, con 2 capas de subestereidas dorsales, las células alares son coloreadas y agrandadas, y no se observan trazas de una banda marginal basal diferenciada. Sin embargo, la punta hialina es flexuosa como en *R. crispipilum*. A veces las hojas de las ramas tienen el nervio más delgado en la porción proximal y las hojas del tallo principal la forma típica de *R. subsecundum*.

Hábitat: *Racomitrium subsecundum* suele crecer sobre rocas ácidas, en sitios abiertos, rocas en ríos o junto a cascadas, a veces incluso sumergido en el agua, paredes de roca irrigadas, sobre tierra húmeda junto a ríos o en sitios sombríos en la base de acantilados o paredones de roca, sobre suelo pedregoso o gravilla, en rocas en medio de pantanos o turbales, páramos y pastizales andinos, en el suelo de bosques montanos, yungas y bosques nublados. Entre los géneros de plantas vasculares indicados en las etiquetas del material examinado, se pueden mencionar *Espeletia*, *Polylepis*, *Gynoxis*, *Senecio*, *Lachemilla*, *Arbutus*, *Smilax*, *Smilacina*, *Gaultheria*, *Drimys*, *Rubus*, *Buddleja*, *Alnus*, *Pinus* y *Quercus*. Crece desde los 2200 a los 5000 m s.n.m., siendo el promedio de las colecciones observadas 3050 m s.n.m. Sólo en República Dominicana se puede encontrar a partir de los

1200 m s.n.m.

Distribución: esta especie es común en el Neotrópico, creciendo en México, Guatemala, Honduras, Costa Rica, Panamá, Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia, Brazil y República Dominicana (Fig. 15D). *Racomitrium subsecundum* es un orófito pantropical que extiende su rango de distribución en la zona tropical de África (Kenya, Ruanda, Uganda), los Himalayas (Nepal, Sikkim, Bután), India, Sri Lanka, el sudeste asiático (Java, Borneo, Sumatra, Filipinas, Papúa Nueva Guinea), China y Taiwán (Frisvoll 1988, Larraín 2010). Ochyra *et al.* (2008) reportan un espécimen de la Antártica (*Lewis Smith 11287*, AAS!), pero la escasez del material y la condición estéril de la muestra no permiten tener la seguridad de que efectivamente se trate de este taxón.

Ilustraciones adicionales: Allen 2002 (Fig. 104); Bednarek-Ochyra *et al.* 1999 (Fig. 1-2); Churchill & Linares 1995 (Fig. 98: n-p, como *R. cucullatifolium*); Frisvoll 1988 (Figs. 60-61); Ochyra *et al.* 2008 (Fig. 135, como *Bucklandiella subsecunda*); De Sloover 1977 (Fig. 107-141, como *R. alare*).

Especímenes examinados: BOLIVIA: COCHABAMBA. an Felsen in den Estradillas, *Herzog 3315* (FH, NY). QUILLACOLLO: Cordillera de Tunari, Cerro Huayna Tunari, above Laguna Macho, *Lewis 79-2537* (F, H, NY), *79-2543A* (BONN, F); base of Serranías Tarucani in area of Laguna Tarucani, *Lewis 79-2425A* (BONN, F, NY), *79-2439* (F, NY), *79-2463C* (F); head of Río Suturi, S of Serranías Tarucani, *Lewis 79-2588B* (F). CHAPARÉ: Río Khuri, N of Corani, *Lewis 79-2349* (F, NY); Cerro Chua Laguna, N of Corani, *Lewis 79-2171* (BONN, F, H). LA PAZ. ARANI: Cordillera de Tiraque, Laguna Cajitilla Khocha, *Lewis 85-008* (MA); Arani-Mizque jeep road, Quebrada Pucara Waykho, *Lewis 84-484A* (MA). AYOPAYA: Laguna Cuyuntani, Cordillera de Tunari on lower slopes of Cerro Khena, *Lewis 83-4388* (MA). CAMACHO: 1 km below Escoma-Charasani road, about 3 km S of Amarete turnoff, NNW of Chuma, *Lewis 79-906* (BONN, F, H). FRANZ TAMAYO: Parque nacional Madidi, Tambo Quemado, *Araujo 121* (LPB, MO). INQUISIVI: Río Ocsalla, *Lewis 39768* (LPB); Aguas Termales de Calachaca, along the Río Calachaca Jahuirá in the area within 1 km in radius from the aguas termales, *Lewis 38433* (LPB, NY); Mina Poldi, *Lewis 87-886* (LPB, MO); Cordillera de Quimsa Cruz on east slope of pass through Cerro Colombia to Mina Huichincani (ex Mina Don Vicente) ca 0.5 km NE of Represa Pacuni and 8.5 km NW of Quime, *Lewis 87383* (NY); Cumbre Sayaquira, headwaters of Río Sayaquira, ca 2.5 km S of Estancia Huaña Hkota (sic), *Lewis 87358* (MO, *Racomitrium falcatifolium* Lewis *sp. nov. in sched.*); Jankho Kalani, *Lewis 38880* (LPB); Jalancha, Río Chaca Jahuirá, *Lewis 39523* (LPB), *Lewis 39650* (LPB); Laguna Chamaquiri, 3 km W of Quime, *Lewis 83-3431* (MA); Choquetanga, planta hidroeléctrica de Angostura # 6, *Lewis 38209 d-2* (LPB); Angostura # 6, cliffs on SE of road 1 km SW of planta hidroeléctrica de Angostura # 6, 6 km S of Choquetanga, *Lewis 38143 d-3* (NY); between Huanhawira and Pongo Chico, *Lewis 88-147* (LPB [2 especímenes]), *Lewis 88-147 d-4* (LPB); along Quime-Molinos

road 3 km W of Quime, Cascada de Naranjani, *Lewis* 87-639 (LPB, S). LARECAJA: between Sorata and Mina Progresiva, *Lewis* 82-085 (LPB); Nevado Jankho Uma, above Mina St. Antonio, across canyon from Millipaya, *Lewis* 79-1415 (NY), 79-1455 (F), 79-1589 (BONN, F, H), 79-1552 (F, NY). LOAYZA: Río Atoroma Chuma (Waterfall Camp), *Lewis* 87-1774 (LPB); Río Jiskha Choque Kkota (S Fork Camp), *Lewis* 87-1318 (LPB), 87-639 (LPB). LOS ANDES: trail from Agencia Mina Palcoco through Cerro Jankho Karka, *Lewis* 84-158 (MA). MURILLO: Palca, *Pflanz* 183 (H [2 especímenes]); Chaca Pampa, along Río Liviñosa, *Lewis* 82-510 (MA); NE of Milluni, *Lewis* 79-1641 (BONN, F, NY), *Lewis* 79-1642 (F, H); Nevado Huayna Potosí, near Abra Zongo, *Lewis* 79-1880 (BONN, F), 79-1897A (F, H, NY), 79-1924A (F), 79-1935A (F); Mina de San Luis, carretera de Nor Yungas, *Churchill et al.* 22777 (NY). SUR YUNGAS: Taquesi West, Inca Trail to Abra, *Lewis* 83- 2121B (MA), 83-2126 (MA), 83-2131 (LPB), 83-2132 (MA). PROVINCIA DESCONOCIDA: vicinity of Yungas and La Paz, *Jay s.n.* (NY). **TARIJA**. ARCE: Padacaya, Parque Nacional Tariquía, Río Aliso, *Churchill & Serrano* 23559 (MA). BRASIL: **ESPÍRITO SANTO**. Nationalpark Serra de Caparaó, auf zeitweise überflossenen Gestein am rechten Ufer des Rio José Pedro, *Schäfer-Verwimp & Verwimp* 11523 (NY). **MINAS GERAIS**. Parque Nacional do Caparaó, along trail from Tronqueira to Terreirão, *Buck* 27039 (NY). COLOMBIA: **ANTIOQUÍA**. Urrao, Páramo de Frontino, Finca La Quince, *MacDougal et al.* 4536 (MERC, MO); Urrao, Páramo de Frontino, ca 17 km directamente Norte de Urrao, *Churchill, Sastre & Escobar* 13323 (H). **BOYACÁ**. Duitama, abajo de Páramo La Rusia, *Churchill, Franco & Parra* 19034 (H), 19038 (MA). **CAUCA**. Darién, Páramo del Duende, Cerro Calima, *Churchill & Lynch* 19441 (MA); ca. 28 km E of Totoró, *Luteyn, Callejas & Pipoly* 10192 (H, NY). **CUNDINAMARCA**. Bogotá, La Penna, *Lindig* 2032 (BM [5 especímenes], FH – tipo de *Racomitrium cucullatifolium*), *Lindig s.n.* (FH 6401), Chapinero, *Lindig* 2049 (BM [5 especímenes], H – sintipo de *Racomitrium cucullatifolium*), Boquerón, *Lindig s.n.* (BM); Páramo de Chingaza, near limestone quarry El Palacio, 80 km NE of Bogotá, *Balazs* 4/R (H), 4/C (H); inter Paramo et Choachi, *Weir* 361 (BM, H); Choachí, Vereda Aguadulce, cuenca de la quebrada El Raizal, *Linares & Churchill* 3963 (H); inter Bogotá et Insagasuga, *Weir* 409 (BM); Choachi, *Weir* 361 (BM); along trail northeast from Bogotá (via La Calera) to Mundo Nuevo, Cordillera Oriental, *Steere* 7699 (NY). **NARIÑO**. Mpio. de Pasto, Río Bobo, Quebrada San José, *Ramírez & Cuayal* 3860 (NY); Mpio. de Pasto, Corregimiento del Encano, vereda San José Alto, *Ramírez* 3173 (NY); Mpio. de Ipiales, Correg. de La Victoria, Río San Fransisco, *Ramírez* 4862 (NY); Mpio. de Córdoba, alrededores del cerro Las Tres Tulpas, *Ramírez* 7539 (NY). **SANTANDER**. páramo de Almorzadero, *Aguirre* 1065 (COL). **TOLIMA**. Murillo, cerca del Nevado del Ruiz, *Churchill & Betancur* 17915 (BONN, H, MA). COSTA RICA: **SAN JOSÉ**. Cordillera de Talamanca, Cerro de la Muerte, *Holz & Schäfer-Verwimp* 99-1220 (NY). ECUADOR: **AZUAY**. Area Nacional de Recreación “Cajas”, in the small lakes N and W of the head of Río Maladero, WNW of Sayausí, *Lewis* 78-2466 (F), near head of Río Maladero, W of Sayausí, *Lewis* 78-2226 (F, NY); Nudo de Portete, W of Cuenca, Páramo de Soldados, road to Chaucha, *Laegaard* 53238A (NY). **MORONA SANTIAGO**. Along road between Gualaceo and Limón (Gen. Plaza Gutiérrez), just beyond border with Azuay Province, *Croat, Hannon & Schmidt* 86398 (NY). **PICHINCHA**. W side of Volcán Atacazo, along drinking-water canal, ca 5 km S of Campamento, *Laegaard* 53268J (NY). GUATEMALA: **QUETZALTENANGO**. Volcán Santa María, upper northeast-facing slopes to summit of volcano, *Steyermark* 34210 (S); uppermost ridge to summit of Volcán Zunil, *Steyermark* 34839 (S); Pacajá, region of Desconsuelo, mountains above Totonicapán, *Standley* 84546 (NY – Totonicapán *in sched.*). **SAN MARCOS**. Near summit of Tajumulco, *Sharp* 5422 (NY); Volcán

Tajumulco, *Shannon 3698a* (NY); slope of Tajumulco above El Porvenir, *Sharp 5405* (NY); slope of Tajumulco, *Sharp 5440* (NY). **TOTONICAPÁN.** Region of Chiu Jolóm, mountains above Totonicapán, on road to Desconsuelo, *Standley 84445* (NY). **HONDURAS:** Lempira, Montaña de Celaque, along río Arcagual, from upper camp to cataract off mountain ca 10.5 km SW of Gracias, *Allen 11496* (NY), *11494* (NY). **MÉXICO: CHIAPAS.** cima del Cerro Tzontehuitz, cerca de Tenejapa, *Cárdenas 4282* (NY); 25 km NW de Motozintla, *Cárdenas 4215* (NY). **COLIMA/JALISCO.** Summit of Nevada [sic] de Colima, just below the radio station, *Whittemore 3192* (NY). **MÉXICO.** Popocatepetl, auffahrt 20 m passo [sic] Cortez, *Eggers & Frahm s.n.* (BONN [2 especímenes]); Popocatepetl oberhalb, *Schwab 23* (BONN); Volcan Popocatepetl, oberh. Tlamacas, *Eggers & Frahm s.n.* (BONN, NY), Zacatál alpino, *Cleef & Delgadillo 10239* (BONN, NY); Toluca, Parque Nacional Nevado de Toluca, crater of Nevado de Toluca volcano, *Buck 28158* (NY); Toluca, Nevado de Toluca, *Eggers & Frahm s.n.* (BONN). **PUEBLA.** Southern end of Iztaccíhuatl, *Delgadillo 2040* (NY). **OAXACA.** Sierra Juárez, above Valle Nacional along road from Tuxtepec to Oaxaca, *Richards & Sharp 3536* (NY). **TLAXCALA.** north facing slope of La Malinche, *Delgadillo & Crum 2502* (BONN). **ESTADO DESCONOCIDO.** Salazar, *Amable 1918* (NY 598653); Desierto Viejo, *Borgeau s.n.* (NY 598654). **PANAMÁ: CHIRIQUÍ.** Along road from gatehouse to summit of Volcan Baru, *Allen 9110* (H, NY). **PERÚ: ANCASH.** Cordillera Blanca, *Kinze s.n.* (S 138050). **AYACUCHO.** HUAMANGA: pass Huamina, zwischen Andahuaylas und Ayacucho, *Hagewald & Hagewald 8995* (F). **CUZCO.** PAUCARTAMBO: Abra Acjanaco, near Paucartambo, *Deguchi 29614* (HIRO). **QUISPICANCHIS:** Abra Hualla Hualla, *Deguchi 29470* (HIRO); between Abra Hualla Hualla and Marcapata, *Deguchi 29512* (HIRO); between Marcapata and Achubamba, along the road from Marcapata to Quincemille, *Deguchi 29273* (HIRO), *29344* (HIRO), *29347* (HIRO), *29404* (HIRO). **LA CONVENCION:** Quebr. Chalán, Huadquiña, *Bües 1101* (NY), *1103* (NY); Quebrada Quishuar, Yanama, *Bües 1465* (NY). **URUBAMBA:** Machu Picchu, around Aguas Calientes, *Deguchi 29755* (HIRO). **LA LIBERTAD.** OTUZCO: Cerro Sango zwischen Quiruvilca und Agallpampa, *Hagewald 5952* (F). **SAN MARTÍN.** MARISCAL CÁCERES: Rio Abiseo National Park, NW corner, *Young & Watson 3534* (F). **REPÚBLICA DOMINICANA: LA VEGA.** Valle Nuevo, *Jiménez M-77* (NY); Arroyo Los Flaccos [sic], c. 0.5 km S of pyramids, ca. 14 km S of Valle Nuevo, *Steere 23136* (H, NY); vicinity of pyramids, 13.8 km S of Valle Nuevo, 44.7 km S of Constanza, *Steere 22716* (NY [2 especímenes]), *22717* (NY), *Shaw 5642* (NY); 10.8 km N of Valle Nuevo, 12.4 km S of Constanza, *Steere 22735* (NY); 4.7 km S of Constanza, then 8 km toward Pinar Parejo, *Steere 22603* (NY [2 especímenes]); 6.3 km S of Valle Nuevo, *Steere 23062* (NY); Alto de la Bandera, near summit, *Steere 23111 p.p.* (H, NY), *Buck 8558* (NY); el Pico Alto de la Bandera, este de Valle Nuevo, *Zanoni & Pimentel 20712-L* (NY), *20713-L* (NY); Cordillera Central, just below summit of Alto de la Bandera, *Smith 10324* (NY); La Sal, 13/3 km N of El Río then 10 km E of Paso Bajito, on road to Casabito, *Steere 22752* (H, NY [2 especímenes]); near the pyramid, ca. 13 km from Valle Nuevo on the road to San José de Ocoa, *Norris 7175* (H); along road from Constanza to Valle Nuevo, *Norris 7086* (NY [2 especímenes]); vicinity of La Lagunita, *Norris 5531* (NY), *5491* (NY), *5649* (NY), *5586-A* (NY); ca. 3 km west of Constanza, *Jones & Norris 1278* (NY); ca. 8 km south of Constanza on road to Valle Nuevo, *Norris 7512* (NY); ca. 13 km from Valle Nuevo on the road to San José de Ocoa, *Norris 7345* (NY), *7607* (NY); between Constanza & La Nuez ca. 4 km south of Valle Nuevo, *Jones & Norris 1286-A* (NY). **VENEZUELA: MÉRIDA.** Sierra Nevada de Mérida, Estación Loma Redonda, *Pócs et al. TP 9715/AV* (MERC); páramo de Los Granates, Sierra de Santo Domingo, cerca de la Laguna Brava, *Griffin & López PV-931* (NY); Sierra de

Santo Domingo, Páramo de Mucubají, *González-Pereira 21* (MERC), *23* (MERC); trails leading from La Negrita to the Boquerón of Quebrada de Las Cañas, *Luteyn 7832* (NY); Quebrada La Fría, *Ussher 0009/358* (MERC), *0009/359* (MERC).

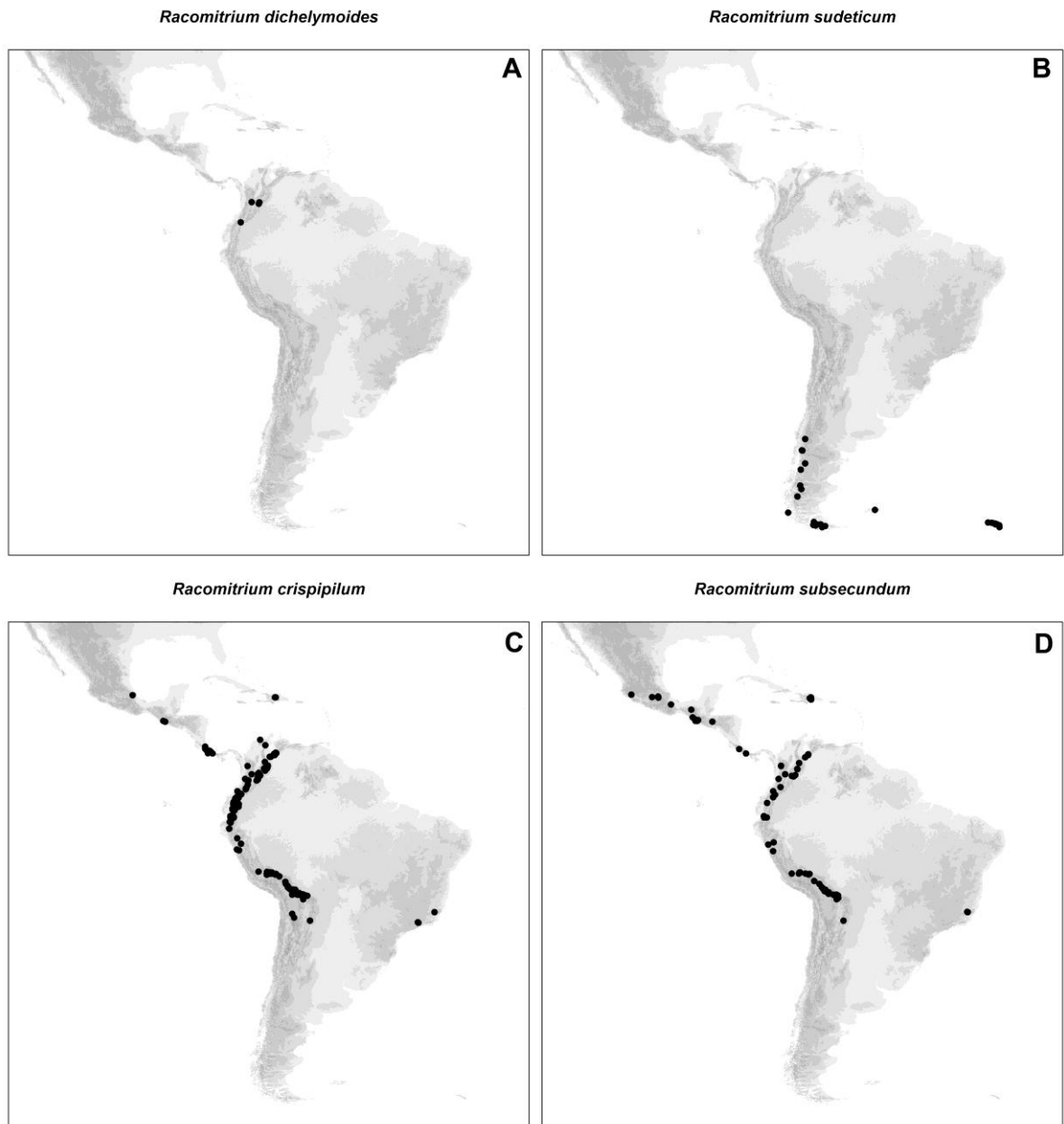


Fig. 15. Distribución en Latinoamérica de **A.** *Racomitrium dichelymoides*; **B.** *R. sudeticum*; **C.** *R. crispipilum*; **D.** *R. subsecundum*.

VII. Sección Ellipticodryptodon (Vilh.) Ochyra, Sérgio & Schumacker, Bull. Jard. Bot. Belg. 58: 246. 1988. Tipo: *Racomitrium ellipticum* (Turner) Bruch & Schimp. (= *Dicranum ellipticum* Turner).

9. Racomitrium angustissimum (Bednarek-Ochyra & Ochyra) Larraín & J. Muñoz — **Fig. 16.**

Racomitrium angustissimum (Bednarek-Ochyra & Ochyra) Larraín & Muñoz, Filogenia Racomitrium 54. 2012. ≡ *Bucklandiella angustissima* Bednarek-Ochyra & Ochyra, Cryptog., Bryol. 32(1): 14. 2011. ≡ *Racomitrium crispipilum* (Taylor) A. Jaeger var. *brevifolium* Thér., Rev. Bryol. Lichénol. 9: 11. 1936. — Ind. loc.: [Ecuador] Loc. I (Rochers du Rucu Pichincha, 4.600-4.650 m.) (n° 3459); lectotipo (seleccionado por Bednarek-Ochyra & Ochyra 2011a): Ex Herb. Crypt. Mus. Paris. *Racomitrium crispipilum* (Tayl.) Jaeg. var. nov. *brevifolium* Thér. Rochers du Rucu Pichincha. vers 4650 m. 17-XII-1930. Echont. unique, *R. Benoist 3459* (PC 129401!).

Plantas pequeñas, verde oliva tornándose café en especímenes viejos de herbario. *Tallos* 1,5–4,0 cm de longitud, simples o con ramificación simpodial. *Hojas* 1,8–2,5 x 0,33–0,65 mm, lanceoladas, rectas a falcadas, a veces plegadas en la base, erectas cuando húmedas. *Punta hialina* por lo general inexistente, o limitada a un pequeño mucrón hialino compuesto por una pocas células hialinas o concoloras y alargadas en el extremo apical de las hojas. *Márgenes* levemente recurvados en un lado de la hoja, hasta la lámina media o poco más arriba, al otro lado planos. *Costa* 40–60 µm de ancho en la base, en sección transversal con 2(-3) células ventrales y un grupo dorsal de subestereidas dispuestas en una única fila. *Lámina* completamente monoestratificada, con infrecuentes parches biestratificados dispersos en los márgenes apicales de las hojas, fuertemente pseudopapilosa en la mitad distal; *células laminares* levemente porosas en la base, pero no distalmente, las apicales 12–25 x 8–9 µm, las mediales 25–50 x 8–10 µm, las basales 35–65 x 8–9 µm; *células marginales basales* diferenciadas, formando una fila de 10–15 células hialinas y de paredes rectas, las basales infladas; *células alares* indiferenciadas, a veces algo amarillas a anaranjadas en la zona de inserción a los tallos. [Plantas fértiles desconocidas de la región].

Discusión: *Racomitrium angustissimum* se distingue por la combinación del pequeño tamaño de las plantas y de las hojas, las hojas místicas o con cortos mucrones hialinos, y lo que es más importante, la costa muy angosta compuesta de dos células ventrales en todo lo largo de las hojas, y con una sola banda de subestereidas incluso en la región proximal de

las hojas, compuesta sólo por 8-10 células. Las poblaciones andinas presentan a veces pseudopapilosisidad muy pronunciada, aunque este carácter es bastante variable y al parecer depende de las condiciones microambientales.

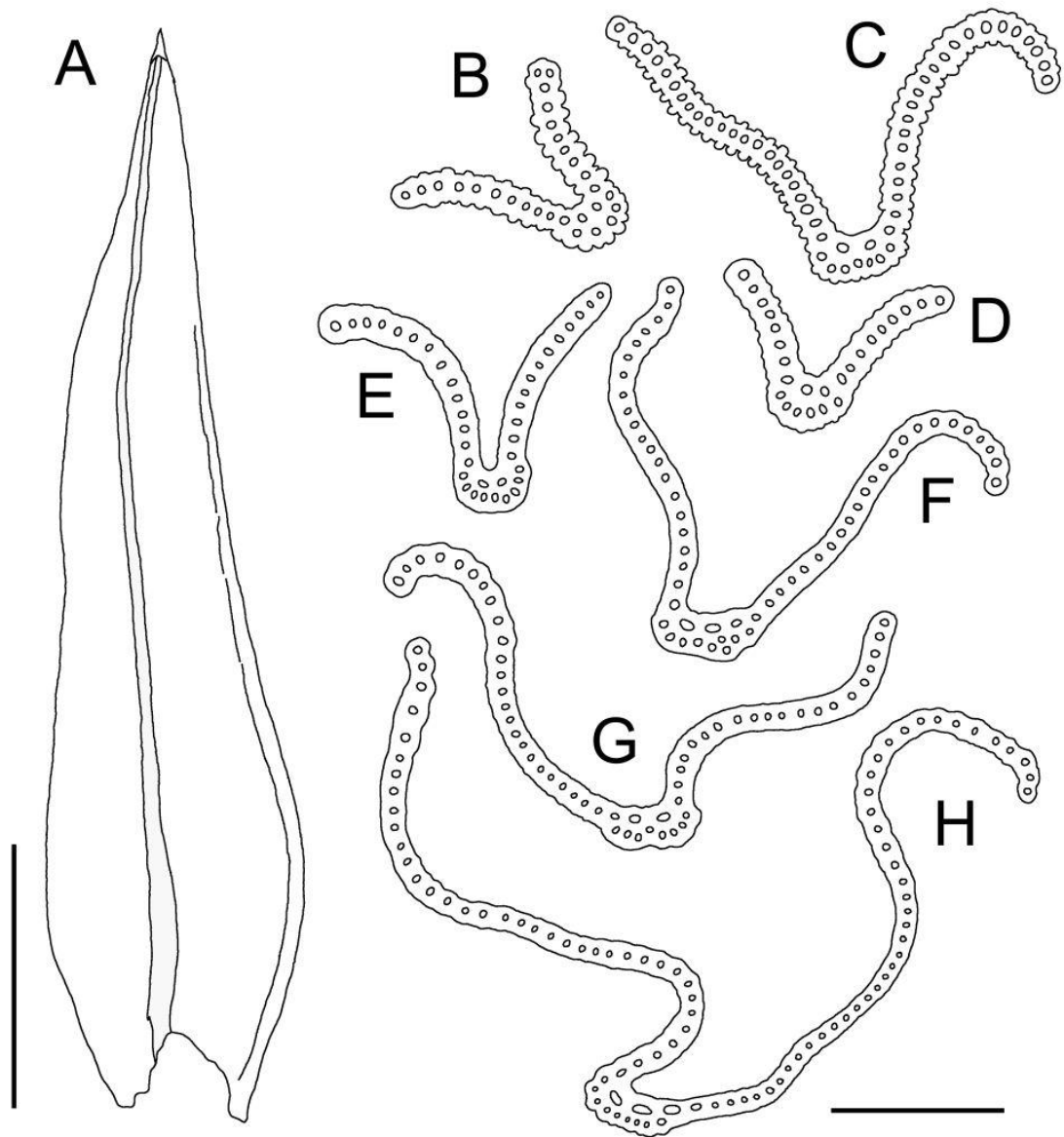


Fig. 16. *Racomitrium angustissimum*. A. Hoja. B-H. Secciones de hojas desde el ápice a la base. A, D-H de *Larraín 32821* (CONC); B-C de *Larraín 32800* (CONC), ambos de Pichincha, Ecuador. Escalas: A = 500 μ m; B-H = 100 μ m.

Este taxón fue descrito por primera vez en 1936 como *Racomitrium crispipilum* var. *brevifolium* por Thériot, sobre la base de una colección realizada por Benoist en el volcán Rucu Pichincha, en Quito, Ecuador (Thériot 1936). Recientemente, Bednarek-Ochyra & Ochyra (2011a) describieron *Bucklandiella angustissima*, incluyendo la variedad de Thériot del Rucu Pichincha como un sinónimo de esta nueva especie. Esta especie se caracteriza, además de la costa muy angosta, por los pequeños esporofitos y las cortas setas, que serían los de menores dimensiones de todo el género a nivel mundial. Esto no ha podido ser corroborado en los especímenes andinos debido a que todas las colecciones hasta ahora examinadas se encuentran estériles.

Hábitat: en la zona estudiada, *Racomitrium angustissimum* crece sobre granitos y rocas volcánicas, a veces irrigadas, sobre el límite de la vegetación arbórea, entre 4200 y 4650 m s.n.m.

Distribución: en el área estudiada, esta especie se restringe a los Andes del norte y centro de Ecuador, creciendo entre las provincias de Imbabura y Tungurahua, donde es una especie rara (Fig. 20A). Fuera de la zona de estudio, la especie ha sido reportada para Nueva Zelanda, islas Auckland e isla Macquire (Bednarek-Ochyra & Ochyra 2011a). Esta interesante distribución disyunta se observa en otras especies de *Racomitrium* del área, como *R. pruinatum* y *R. ptychophyllum*, presentes en Sudamérica y en el sur de Australia, Tasmania y Nueva Zelanda.

Ilustraciones adicionales: Bednarek-Ochyra & Ochyra 2011a, Figs. 1-70.

Especímenes examinados: ECUADOR. **IMBABURA.** E. side of Cerro Cotacachi, NW of Cotacachi, Lewis 78-2804 (NY), 78-2841 (F, NY); E. side of Cerro Imbabura above La Esperanza, ENE of Otavalo, Lewis 78-3061 (NY). **PICHINCHA.** Rochers du Rucu Pichincha, Benoist 3459 (PC – tipo de *Racomitrium crispipilum* var. *brevifolium*); camino desde el teleférico de Quito (estación terminal) hasta el Rucu-Pichincha, Larraín 32800 (CONC), 32821 (CONC), 32845 (CONC), 32866 (CONC). **TUNGURAHUA.** Cordillera de los Llanganates, Páramo de Jaramillo, SE of Laguna Pisayambo, Laegaard 53320E (NY – etiquetado como Prov. Napo).

10. *Racomitrium araucanum* (Larraín) Larraín & J. Muñoz — Fig. 17.

Bucklandiella araucana Larraín, The Bryologist 114(4): 737. 2011 \equiv *Racomitrium araucanum* (Larraín) Larraín & Muñoz, Filogenia Racomitrium 54. 2012. — Ind. loc.: Chile. Provincia de Cautín: Parque Nacional Villarrica, base del volcán Villarrica, poco más arriba de la entrada a las cuevas volcánicas, 39°22'38" S, 71°56'31" W, 1150 m, en afloramientos rocosos sobre el límite de la vegetación arbórea, sobre rocas; 18-Sep-2009. Leg. Larraín 31884; holotipo: CONC!; isotipos: KRAM!, NY!, MA!; paratipos: CONC!, HIRO!, MO!, PUCV! (varios especímenes).

Plantas pequeñas, verde oscuro a amarillentas en especímenes viejos de herbario, formando matas compactas o pequeños cojines en rocas de tallos entremezclados. *Tallos* 5–15 mm de longitud, erectos o ascendentes, con ramificación simpodial. *Hojas* (1,1–)1,3–2,1(–2,5) x 0,3–0,5 mm, lanceoladas, rectas a levemente secundas, míticas, generalmente con ápices cuculados. *Punta hialina* inexistente o formada por unas cuantas células hialinas formando un mucrón débil. *Márgenes* recurvados en la parte proximal de las hojas, a veces hasta el ápice de las hojas, generalmente a un lado más recurvados que al otro, monoestratificados con parches biestratificados dispersos. *Costa* 50–60 μ m de ancho en la base, simétrica, biestratificada en toda su extensión, con parches triestratificados dispersos en la parte proximal, percurrente o extinguiéndose algunas células antes del ápice de las hojas, aplanada en sección, compuesta por (2–)3–5(–6) células ventrales, y una banda dorsal de subestereidas en la parte proximal, que pasan a ser similares a las ventrales en la mitad de la hoja o algo más arriba, donde las células ventrales se encuentran reducidas a 2(–3). *Lámina* monoestratificada, a veces con parches biestratificados en los márgenes distales, lisa o con células abultadas; *células laminares* a veces con paredes apenas sinuosas o rectas en la porción distal de las hojas, largo-rectangulares abajo, gradualmente acortándose hacia arriba, corto-rectangulares a cuadradas arriba, a veces con filas de células obladas en el ápice, las apicales (4–)5–10(–20) \times 8–10 μ m, las mediales (12–)15–50(–60) \times 7–10 μ m, las basales (25–)30–60(–70) \times 7–9 μ m; *células marginales basales* indiferenciadas, rara vez formando una banda corta de 3–4 células poco más hialinas que las adyacentes y con paredes menos sinuosas; *células alares* indiferenciadas. *Hojas periqueciales externas* erectas cuando húmedas, similares en forma a las hojas vegetativas. *Hojas periqueciales internas* bien diferenciadas, anchamente aovadas, con ápices obtusos, enteros a irregulares, míticas, completamente hialinas excepto en el extremo del ápice, donde son algo clorofilosas, con células laminares de paredes rectas. *Seta* una por periquecio, (2,2–)3,0–5,0(–6,0) mm de longitud, amarillenta a café oscura, girada a la izquierda cuando seca, recta, con engrosamientos cuticulares notorios en sección

transversal. *Cápsula* 1,2–1,8 mm × 0,4–0,6 mm, ovoide a subglobosa, pasando a oblonga cuando seca, amarilla a café; *anillo* deciduo, formado por dos filas de células infladas y de paredes gruesas; *peristoma* 250–400 µm de longitud, con dientes indivisos, densamente papilosos. *Esporas* 12–14 µm de diámetro, esféricas, levemente rugosas. *Caliptra* mitrada, profundamente laciniada, con 4-5 lacinias en la base, a veces pareciendo cuculada por la profundidad desigual de una de las lacinias.

Discusión: *Racomitrium araucanum* puede ser fácilmente pasado por alto en el campo debido a su pequeño tamaño y su semejanza superficial con fenotipos enanos del localmente común *R. didymum*. En presencia de esporofitos, *R. araucanum* es distinguible de inmediato por los dientes del peristoma enteros, las cápsulas ovoides a subglobosas, y la seta más corta. En cuanto a los caracteres del gametofito, *R. didymum* generalmente tiene márgenes distales de las hojas biestratificados en varias filas de células, una banda conspicua de células marginales basales diferenciada y, comúnmente, un mucrón hialino o una corta punta hialina.

Racomitrium araucanum comparte con *R. rupestre* la ausencia de una banda marginal basal de células diferenciadas y los dientes del peristoma enteros, pero sus hojas no están dispuestas en espiral como es característico de *R. rupestre*, que tiene aspecto de cuerda trenzada. Igualmente, carece de los conspicuos engrosamientos cuticulares transversales de *R. rupestre*, fácilmente observables a través del microscopio de luz en visión superficial de las hojas. Las plantas de *R. rupestre* son a menudo más robustas, la costa en sección transversal tiene tres estratos celulares en la mitad proximal de las hojas, es dorsalmente prominente y convexa, y asimétrica.

También podría ser confundido con *R. sudeticum*, un taxón bastante variable morfológicamente, el cual ocasionalmente puede presentar dientes del peristoma enteros o casi enteros, seta corta, ápice mútico, hojas periqueciales no pilosas y carece de banda marginal basal diferenciada en las hojas. Nuevamente, el carácter más confiable y estable es la forma de la costa en sección transversal, la cual es convexa a redondeada-reniforme en la mitad de las hojas, triestratificada, y formada por capas de células apenas diferenciadas en las poblaciones chilenas de *R. sudeticum*, mientras que en *R. araucanum* la costa es más plana, en su mayoría biestratificada y tiene una fila bien definida de células ventrales infladas y subestereidas dorsales, por lo menos en la porción proximal de las hojas.

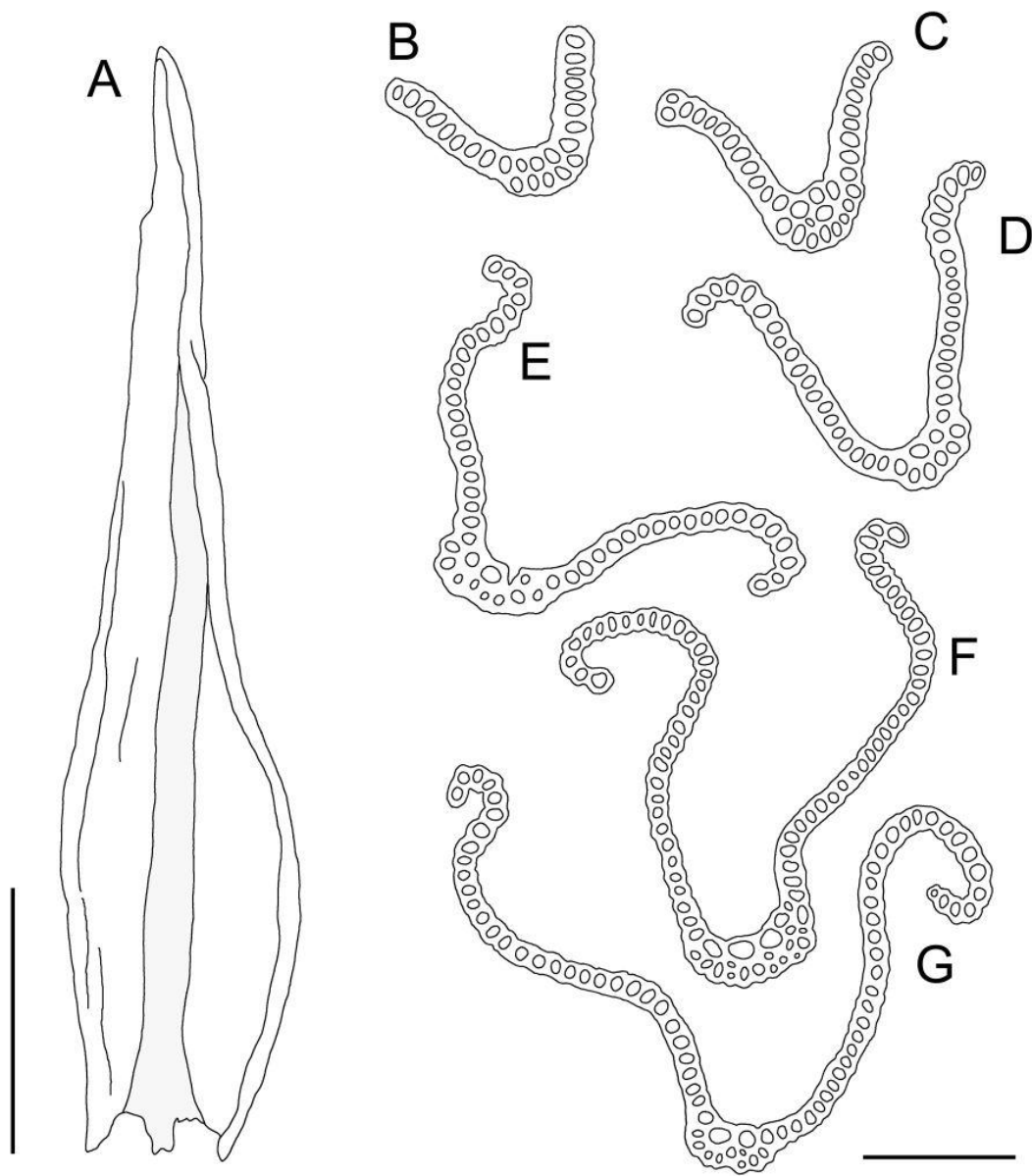


Fig. 17. *Racomitrium araucanum*. A. Hoja. B-G. Secciones de hojas desde el ápice a la base. Todos de *Larraín 31884* (CONC), Cautín, Chile, holotipo de *Bucklandiella araucana*. Escalas: A = 500 μm ; B-G = 100 μm . (Adaptado de *Larraín et al.* 2011a).

Hábitat: *Racomitrium araucanum* crece en áreas volcánicas sobre bloques, afloramientos rocosos de basaltos, y sobre tierra depositada sobre rocas, tanto en lugares secos y expuestos más arriba del límite de la vegetación arbórea, como sobre rocas en el interior de bosques mixtos húmedos y densos, entre 700–1250 m s.n.m. Se asocia con *Nothofagus dombeyi*, *N. pumilio*, *Drimys winteri*, *Fitzroya cupressoides* y *Podocarpus* sp. Entre las especies de musgos acompañantes encontrados en los especímenes examinados hay especies de *Schistidium*, *Acroschisma wilsonii*, *Racomitrium geronticum*, *R. didymum*, *R. subcrispipilum* y *R. heterostichoides*.

Distribución: hasta ahora la especie sólo ha sido hallada en la ladera occidental de los Andes, entre los 39° y 42° S (Fig. 20B), que corresponde a las regiones chilenas de Araucanía (IX), Los Ríos (XIV) y Los Lagos (X).

Ilustraciones adicionales: Larraín *et al.* 2011a, Figs. 2 y 3.

Especímenes examinados: CHILE. ARAUCANÍA. CAUTÍN: Parque Nacional Villarrica, base del volcán Villarrica, justo encima de la entrada a las cuevas volcánicas, *Larraín 31884* (CONC, KRAM, MA, NY — holotipo de *Bucklandiella araucana*), *31885* (CONC); Parque Nacional Villarrica, north slope of volcán Villarrica, 2.3 km by road south of park entrance, *Crosby 11830* (MO). LOS RÍOS. VALDIVIA: comuna de Panguipulli, camino de Coñaripe a Parque Nacional Villarrica sector Quetrupillán, 1 km antes del cruce hacia las termas Geométricas, *Larraín 32683b* (CONC). LOS LAGOS. OSORNO: SW-Hang vom Vulkan Osorno ca 8 km nördl. Ensenada (ca 45 km NO von Puerto Montt), an der Piste zum Gipfel, auf trockenen Vulkangestein in Geröllfeld, *Müller C315* (CONC); *ibid.*, auf Vulkangestein in Schuttfeld, *Müller C332* (CONC); ladera del volcán Osorno, *Pizarro E4* (PUCV); volcán Puntagudo, faldeo río Alerzal, *Pizarro E21* (PUCV); upper part of refugio Antillanca, Parque Nacional Puyehue, *Deguchi 31322 p.p.* (HIRO). LLANQUIHUE: Parque Nacional Vicente Pérez Rosales, ladera sur del volcán Osorno, *Pizarro E2* (PUCV); around refugio, southern slope of volcán Osorno, *Deguchi 25237* (HIRO), *25239* (HIRO); around refugio, southern slope of volcán Osorno, *Deguchi 25885* (HIRO); around refugio, southern slope of volcán Osorno, *Deguchi 25216* (HIRO).

11. *Racomitrium bartramii* (Roiv.) H.Rob. — Fig. 18.

Racomitrium bartramii (Roiv.) H.Rob., Phytologia 29: 117. 1974. ≡ *Bucklandia bartramii* Roiv., Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. "Vanamo" 9: 99. 1955. ≡ *Bucklandiella bartramii* (Roiv.) Roiv., Ann. Bot. Fenn. 9: 116. 1972. — Ind. loc.: [Chile] Fuegia occidentalis, monte Buckland, on glareous sandy soil on the border of alpine rivulet, 500 m. above sea level, with sparse capsules, no. 149; lectotipo (designado aquí): H!; isolectotipos: H! [2 especímenes], S!, KRAM!

Plantas robustas, verde oliva a negras. *Tallos* 12–15 cm, con ramificación simpodial, o tallos simples. *Hojas* 3,5–4,5 x 1,1–1,6 mm, lanceoladas, erectas cuando secas, comúnmente falcadas, con decurrencias cortas. *Punta hialina* inexistente. *Márgenes* planos a incurvados en la región distal de la hoja, no engrosados. *Costa* 160–220 µm de ancho en la base, en sección transversal con 14–18 células ventrales y un grupo dorsal grueso de 5–6 capas de subestereidas. *Lámina* consistentemente biestratificada desde la mitad hacia arriba, abajo monoestratificada con parches biestratificados, lisa; *células laminares* porosas sólo en la base, las apicales 5–13 x 8–10 µm, las mediales 10–25 x 9–11 µm, las basales 25–35(–60) x 9–11 µm; *células marginales basales* indiferenciadas, o formando una banda de 3–5 células apenas diferenciadas de las adyacentes; *células alares* indiferenciadas, en ocasiones algo amarillentas. *Hojas periqueciales externas* 2,5–4,0 x 0,8–1,2 mm, aovado-lanceoladas, plegadas, gradualmente angostadas en un acumen largo filiforme, hialino en el extremo, con una costa muy delicada, a veces casi inexistente, con células laminares de paredes sinuosas como en el resto de las hojas, concoloras en toda la hoja. *Seta* una por periquecio, 4,0 mm de longitud, girada a la izquierda cuando seca. *Cápsula* 1,7–1,8 mm de longitud, anchamente elíptica, lisa, brillante cuando seca. [Material fértil muy escaso por lo que sólo se describen los caracteres medibles sin diseccionar las plantas].

Discusión: *Racomitrium bartramii* es un taxón muy interesante pues ha sido recolectado una sola vez en un área de difícil acceso en la cordillera de Darwin, en el sur de Tierra del Fuego. Parece ser una especie reófila, y se encuentra cercanamente emparentada con *R. lamprocarpum*, que por el contrario, es muy común en el área, y también en el resto de la cordillera de los Andes. Estas dos especies se diferencian por el ancho de la costa en la parte baja de la hoja, que ocupa casi 1/4 de la base en *R. bartramii* y solo 1/6 en *R. lamprocarpum*, y porque en *R. lamprocarpum* los márgenes están claramente engrosados desde la base de la hoja, mientras que en *R. bartramii* no lo están, si bien la lámina en las dos especies es biestratificada en la porción distal.

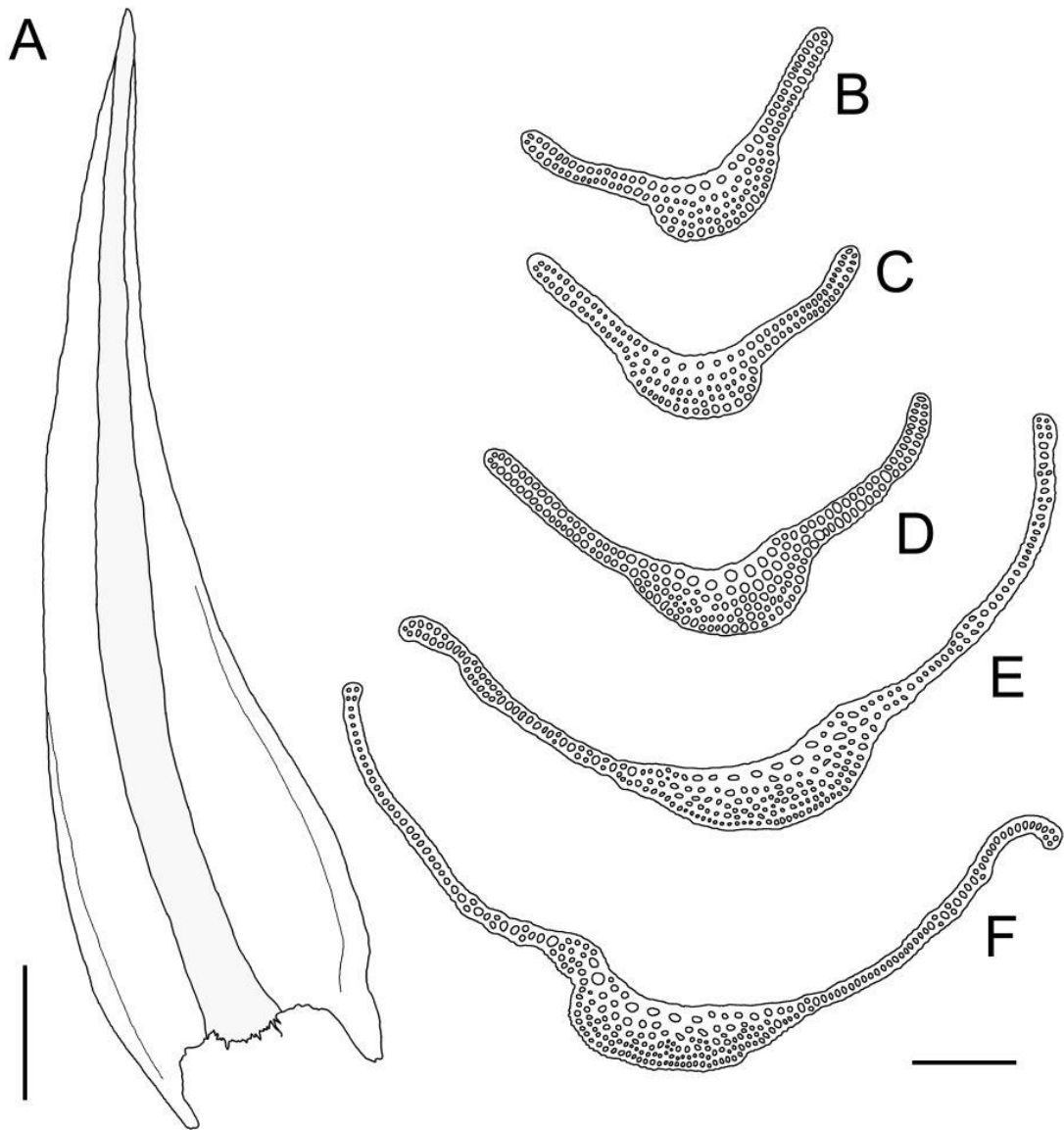


Fig. 18. *Racomitrium bartramii*. A. Hoja. B-F. Secciones transversales de hojas desde el ápice hasta la base. Todos de *Roivainen 149* (H), isotipo de *Bucklandia bartramii*, Tierra del Fuego, Chile. Escalas: A = 500 μm ; B-F = 100 μm .

Hábitat: los únicos datos ecológicos disponibles para este taxón provienen de la etiqueta del espécimen tipo, que indica que fue recolectado sobre suelo arenoso, en la orilla de un arroyo alpino, a 500 m s.n.m. En la zona del fiordo de Agostini, a esta altitud se está bastante por encima del límite arbóreo.

Distribución: *Racomitrium bartramii* sólo se conoce del tipo recolectado cerca del límite sur de la Provincia Tierra del Fuego, en el monte Buckland, cordillera de Darwin, en el sur de Chile (Fig. 20C).

Ilustraciones adicionales: Deguchi 1984 (Fig. 16); Roivainen 1955b (Figs. 1-2).

Especímenes examinados: CHILE: MAGALLANES. TIERRA DEL FUEGO: Monte Buckland, ca. 500 m., *Roivainen 149* (H [3 especímenes], S, KRAM – tipo de *Bucklandia bartramii*).

12. *Racomitrium didymum* (Mont.) Lorentz — Figs. 4A y 19.

Racomitrium didymum (Mont.) Lorentz, Bot. Zeitung (Berlin) 24: 187. 1866. ≡ *Grimmia didyma* Mont., Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 3, 4: 122. 1845. ≡ *Bucklandiella didyma* (Mont.) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Biodiv. Poland 3: 145. 2003. — Ind. loc.: Hab. in Chile australiori legit cl. C. Gray. Herb. Mus. Par.; lectotipo: PC! (seleccionado por Bednarek-Ochyra *et al.* 1999); isolectotipos: PC!, BM [2 especímenes]!

Racomitrium convolutum Mont., Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 3, 4: 122. 1845. ≡ *Grimmia convoluta* (Mont.) Müll. Hal., Syn. Musc. Frond. 1: 801. 1849. — Ind. loc.: Hab. in truncis arborum reipublicae [sic] chilensis a cl. C. Gray [sic] lecta. Herb. Mus. Par.; lectotipo: PC! (seleccionado por Ochyra *et al.* 2008); isolectotipos: PC!, BM! Sinonimizado por primera vez con *Bucklandiella didyma* por Ochyra *et al.* (2008).

Grimmia nigrita Müll.Hal., Syn. Musc. Frond. 1: 801. 1849. *hom. illeg.* (*non* *Grimmia nigrita* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr, 1803). ≡ *Racomitrium nigratum* A.Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1872-73: 90. 1874. — Ind. loc.: [Chile] Insula Eremitae ad Cap. Horn: J. D. Hooker; lectotipo: BM! (seleccionado por Deguchi 1984, ver también Ochyra *et al.* 2008); isolectotipos: NY!, BM (4 especímenes)!, BR (no visto), MICH (no visto), S (no visto). Sinonimizado por Deguchi (1984).

Grimmia symphyodonta Müll.Hal., Syn. Musc. Frond. 1: 809. 1849. ≡ *Racomitrium symphyodontum* (Müll.Hal.) Wilson, Fl. Tasman. 2: 181. 1859 (as *R. symphyodon*) — Ind. loc.: *Racom. fasciculare* var. 2 et 3. Hook. et Wils. in schedulis. Patria. [Chile] Insula Eremitae ad Cap. Horn: J. D. Hooker; lectotipo: BM! (seleccionado por Ochyra *et al.* 2008); isolectotipos: BM! (4 especímenes), MICH (no visto); sintipos: BM! [5 especímenes], BR (no visto), NY (no localizado), F (no visto), MICH (no visto). Sinonimizado por Deguchi (1984).

Grimmia depressa Müll.Hal., Flora 68: 421. 1885. — Ind. loc.: [Argentina] Fuegia, Staten Island, Port Cook, ad truncus putridos in sylvis, Martio 1882: Spegazzini; lectotipo: LPS (no visto, seleccionado por Matteri & Muñoz 2000); isolectotipo: PC (no visto). Sinonimizado por Matteri & Muñoz (2000).

Grimmia depressa var. *terrestris* Müll.Hal., Flora 68: 421. 1885. — Ind. loc.: [Argentina] Beagle Channel, in sinu Fandagaia [sic], ad glaream orae maritimae, Majo 1882: Spegazzini; lectotipo: LPS (no visto, seleccionado por Matteri & Muñoz 2000); isolectotipo: PC? (no visto). Sinonimizado por Matteri & Muñoz (2000).

Racomitrium flavescens Cardot, Rev. Bryol. 27: 41. 1900. ≡ *Racomitrium symphyodontum* (Müll.Hal.) Wilson fo. *flavescens* (Cardot) Cardot, Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 63(10): 29. 1923. — Ind. loc.: [Chile] Détroit de Magellan: île Londonderry, Whale Boat Sund [sic], baie des Astéries; sterile; lectotipo: PC! (seleccionado por Ochyra *et al.* 2008); isolectotipo: PC!, BR (no visto). Sinonimizado por primera vez con *Bucklandiella didyma* por Ochyra *et al.* (2008).

Racomitrium symphyodontum (Müll.Hal.) Wilson var. *dusenii* Cardot, Wiss. Erb. Schwed. Südpolar-Exp. 4(8): 285. 1908. — Ind. loc.: [Chile] Patagonie occidentale: Puerto Bueno (Dusén); lectotipo: PC! (seleccionado por Ochyra *et al.* 2008); isolectotipos: S! [2 especímenes]. Sinonimizado por Deguchi (1984).

Racomitrium subrupestre Roiv., Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. "Vanamo" 9(2): 94. 1955. — Ind. loc.: [Chile] Tipo no. 2214: Fuegia occ.: Fjordo de Agostini, Bahía Groth-Hansen, on micaceous schist blocks not

far from the shore, with young and old capsules; holotipo: H!; isotipo: S! Sinonimizado por primera vez con *Bucklandiella didyma* por Ochyra *et al.* (2008).

Plantas variables en cuanto a tamaño y color, desde pequeñas a robustas, verde oscuro, verde café, verde amarillento o amarillas, a veces con tintes negros o completamente negras. *Tallos* 1–8 cm, con ramificación simpodial, a veces tallos subsimples con múltiples ramas cortas a lo largo de los tallos. *Hojas* (2,0–)2,3–3,3 x 0,5–0,9 mm, aovado-lanceoladas a lanceoladas, erectas cuando secas, rectas a levemente falcadas. *Punta hialina* de hasta 150 µm de longitud, por lo general inexistente, o compuesta de unas pocas células alargadas, a veces como una punta hialina corta, amarillenta o concolora, lisa. *Márgenes* leve a fuertemente recurvados, más pronunciado de un lado, generalmente hasta la mitad de la lámina, generalmente biestratificados en 1-6 filas de células, a veces completamente monoestratificados, generalmente irregulares en el extremo apical. *Costa* 70–100 µm de ancho en la base, percurrente a corto-excurrente, en sección transversal con 4-6 células ventrales y un grupo dorsal de 1-2 filas de subestereidas en la base, pasando a una fila en las porciones mediales y apicales de la hoja. *Lámina* monoestratificada, generalmente con márgenes distales biestratificados, simétrica en sección o a veces con un fuerte pliego a un lado de la costa lo que le da un aspecto asimétrico, lisa o en raras ocasiones pseudopapilosa; *células laminares* porosas sólo en la base, las apicales 5–20 x 5–8 µm, las mediales 15–40 x 7–8 µm, las basales 30–60 x 9–11 µm; *células marginales basales* diferenciadas en una fila de 10–20(–25) células hialinas y de paredes rectas; *células alares* generalmente diferenciadas, infladas, cuadradas, amarillas a anaranjadas, con paredes gruesas, a veces ubicadas en cortas decurrencias. *Hojas periqueciales externas* 1,6–2,0 x 0,7–0,8 mm, oblongas, obtusas a mucronadas, con costa percurrente a subpercurrente, células concoloras en toda la hoja, porosas, con una banda de células hialinas en el margen basal. *Hojas periqueciales internas* 1,6–1,9 x 0,5–0,8 mm, abrazando la seta, oblongas a liguladas, hialinas en toda su extensión, con ápice obtuso y truncado, con bordes enteros a irregulares, con una costa débil que termina bien por debajo del ápice, células con paredes rectas, hexagonales en la porción distal y rectangulares en la parte proximal. *Seta* 1-2 por periquecio, 3–8(–14) mm de longitud, café-amarillenta a café-rojiza cuando madura, recta cuando seca, girada hacia la izquierda. *Cápsula* 1,5–2,1 x 0,6–0,8 mm, erecta, recta, simétrica, ancho-elípticas a elíptico-cilíndricas, amarilla a café oscuro, lisa; *anillo* conspicuo, deciduo, formado por 1-3 filas de células hialinas, con la fila distal compuesta de células infladas y de paredes delgadas; *peristoma* 200–300 µm de longitud, dientes

divididos casi hasta la base, papilosos en toda su superficie. *Opérculo* 0,8–1,1 mm, cónico rostrado, liso, abruptamente angostado desde su base cónica. *Esporas* 13–20 μm , esféricas, suavemente granuladas. *Caliptra* mitrada, con 4 a 6 profundas lacinias en la base.

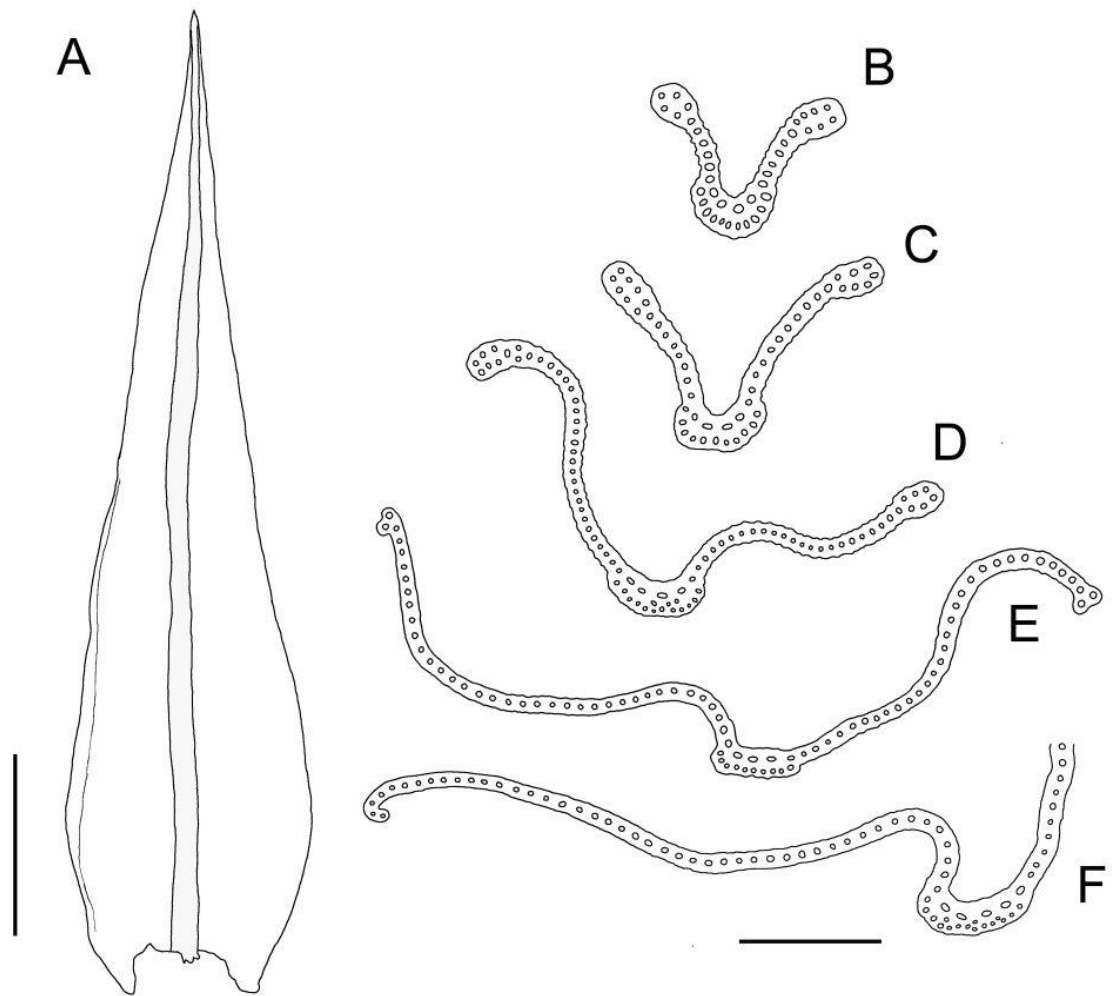


Fig. 19. *Racomitrium didymum*. A. Hoja. B-F. Secciones transversales de hojas desde el ápice hasta la base. A y E de Gay *s.n.* (PC 129412), isotipo de *Grimmia didyma* Mont., Chile; B-D y F de Gay *s.n.* (PC), lectotipo de *Grimmia didyma* Mont., Chile. Escalas: A = 500 μm ; B-F = 100 μm .

Discusión: si bien este taxón es bastante variable en el área de estudio, suele tener márgenes distales de las hojas biestratificados en una a seis filas de células, un pequeño mucrón hialino formado por células alargadas, el borde del extremo apical de las hojas irregular a crenulado, una notoria banda diferenciada de células marginales basales, y un nervio reniforme en sección, con 4-6 células ventrales y 1-2 capas de subestereidas en la base, pasando a una sola fila en las partes media y distal de las hojas. Frecuentemente se encuentra fértil y los esporofitos están generalmente sostenidos por setas de 3–8 mm de longitud (hasta 14 en fenotipos extremos), las cápsulas son amarillas a cafés, lustrosas, lisas, generalmente elípticas, y la caliptra presenta profundas lacinias en la base.

Bednarek-Ochyra & Ochyra (2011b) reportan *Bucklandiella elegans* (Müll.Hal.) Bednarek-Ochyra & Ochyra (= *Racomitrium elegans* (Müll.Hal.) Paris) de Puerto Puyuhuapi, en la región de Aisén en el sur de Chile (*Schwabe 8d*, JE!), especie que según estos autores, se distinguiría fácilmente de *Racomitrium didymum* por la lámina monoestratificada. Los especímenes revisados durante este estudio tienen parches biestratificados aislados en los márgenes distales de las hojas, representando la típica expresión de *R. didymum* de climas hiperhúmedos. Además, Bednarek-Ochyra & Ochyra (2011b) reportan el largo de la seta del material chileno como de 1,5 mm de longitud, mientras que el espécimen observado en este estudio tiene setas muy largas, de hasta 13 mm de largo, que si bien es muy largo para *R. didymum*, se encuentra dentro de la variabilidad natural del taxón. Sobre esta base, y a pesar de no haber revisado el tipo de *Grimmia elegans* Müll.Hal., la especie es excluida del área tratada.

Algunos especímenes de áreas oceánicas (Juan Fernández, islas Malvinas, archipiélago del Cabo de Hornos, etc.) tienen la lámina completamente monoestratificada y una punta robusta y concolora, a veces hialina, formada por células alargadas, generalmente crenulada en los bordes. Durante gran parte de este trabajo estos fenotipos fueron considerados conespecíficos con *Racomitrium emersum* (Müll.Hal.) A.Jaeger, taxón distribuido en Nueva Zelanda, Tasmania, isla de la Reunión, islas Seychelles y Tristán da Cunha (lectotipo: Tasmania, *Mossman 743*, E!). Esta última especie tiene puntas hialinas de hasta 150 µm, lisas, sin el característico borde superior irregular o crenulado de *R. didymum*, las células apicales son por lo general rectangulares, al menos dos veces más largas que anchas, y las hojas son más angostas que en *R. didymum*. Estudios moleculares recientes (Larraín *et al.* 2011c) indican que ambos taxones estarían íntimamente relacionados, aunque es posible apreciar una mayor similitud genética entre los especímenes de La Reunión, y los de Sudamérica. Los especímenes chilenos estudiados

son inseparables molecularmente, a pesar de que se incluyeron especímenes con lámina monoestratificada y punta robusta (similares a *R. emersum*), y especímenes con lámina monoestratificada y hojas largamente decurrentes (similares al tipo de *R. subrupestre*). La forma de la sección de la costa, la forma de las hojas periqueciales, seta, cápsula y peristoma no presentan diferencias significativas entre *R. didymum* y *R. emersum*. Las relaciones filogenéticas entre este complejo de especies, que probablemente también incluya a *R. elegans*, *R. decurrens*, *R. lepervanchei*, *R. seychellarum*, *R. crispulum var. tasmanicum*, entre otros nombres, deben ser estudiadas desde una aproximación molecular en profundidad para comprender hasta qué medida la variabilidad morfológica se ve reflejada en la variabilidad genética de este grupo. Mientras tanto, en este trabajo se tratan todos los especímenes de Latinoamérica bajo un concepto amplio de *R. didymum*, a pesar de que se reconoce la singularidad morfológica de algunos especímenes de Juan Fernández y otras zonas oceánicas del sur de Sudamérica.

Hábitat: *Racomitrium didymum* ocupa una gran variedad de ambientes a lo largo de su rango de distribución: crece en prácticamente todos los tipos forestales del sur de Chile y Argentina, así como en tundras, matorrales, landas de ericáceas, zonas andinas sobre el límite de la vegetación arbórea, bordes de caminos, acantilados costeros, etc. Crece sobre rocas (e.g. granitos, basaltos, andesitas) o directamente sobre tierra en el suelo. Algunos especímenes han sido recolectados sobre troncos de árboles (incluyendo al tipo de *G. convoluta*!). *Racomitrium didymum* crece desde el nivel del mar hasta los 1600 m s.n.m. en el extremo norte de su distribución (Maule y Ñuble). El único espécimen observado de Santa Catarina, Brasil, fue recolectado a los 1750 m s.n.m.

Distribución: *Racomitrium didymum* es con diferencia la especie más común en los Andes australes, encontrándose en Chile desde el río Maule al Cabo de Hornos, y en Argentina desde Neuquén hasta la isla de los Estados. También se encuentra en el archipiélago de Juan Fernández (Masafuera y Masatierra), en las islas Malvinas y Georgias del Sur. Existen poblaciones disjuntas en Santa Catarina, Brasil (Fig. 20D). En la literatura (Ochyra *et al.* 2008) se reporta un espécimen del altiplano boliviano (*Lewis 84779*, KRAM) recolectado a 4000 m s.n.m., pero este ejemplar no pudo ser examinado en este estudio. Fuera del rango geográfico de esta revisión, el taxón se encuentra en Sudáfrica, islas del Príncipe Eduardo, Crozet, Kerguelen y Heard, sudeste de Australia, Tasmania (Bednarek-Ochyra & Ochyra 2010a), Nueva Zelanda y en las islas Shetland del Sur y Sandwich del Sur en Antártica

(Bednarek-Ochyra & Ochyra 2008; Ochyra *et al.* 2008)

Ilustraciones adicionales: Bednarek-Ochyra *et al.* 1999 (Fig. 3); Brotherus 1924 (Fig. 258: a-e, como *R. symphyodontum*); Deguchi 1984 (Figs. 21-25); Dusén 1907 (Taf. 5, Figs. 2-5, como *R. symphyodontum*); Lawton 1973 (Figs. 1-11); Magill 1981 (Fig. 83: 19-27, como *R. crispulum*); Ochyra *et al.* 2008 (Fig. 141, como *Bucklandiella didyma*); Roivainen 1955a (Figs. 1: 5, 7, 9; y 4: a-e y h, como *Racomitrium symphyodontum*, *R. nigratum* y *R. subrupestre*), Sainsbury 1955 (Pl. 8, Fig. 2, como *R. crispulum*).

Especímenes examinados: ARGENTINA: NEUQUÉN. HUILICHES: Parque Nacional Lanín, orilla del Lago Huechulafquen, *Larraín & Suárez 32032* (CONC, LIL), *32034* (CONC, LIL), *32044* (CONC, LIL), *32050* (CONC, LIL). LÁCAR: cuesta camino San Martín de Los Andes-Villa La Angostura, por la ruta frente al Lago Villarino, *Larraín & Suárez 32076* (CONC, LIL), junto al Río Pichi Traful, *Larraín & Suárez 32498* (CONC, LIL), *32502 A* (CONC, LIL), 3 km antes de seccional Villarino, *Larraín & Suárez 32508 p.p.* (CONC, LIL), *32513* (CONC, LIL). RÍO NEGRO. Parque Nacional de Nahuelhuapi, Lago Massardi, *Donat 183* (CONC, JE); lac. Lago Nahuelhuapi, Puerto Blest, *Dusén 826* (NY). CHUBUT. CUSHAMEN: Lago Puelo, brazo norte, Los Hitos, *Schiavone & Matteri 5625* (LIL). FUTALEUFU: Futalaufquen, arroyo “La Cascada”, *Kühnemann 5786* (BA, H); Parque Nacional Los Alerces, Quebrada del León, *Larraín & Suárez 32516* (CONC, LIL), *ibid.*, sendero hacia El Cocinero, *Larraín & Suárez 32393* (CONC, LIL), *32394* (CONC, LIL); Lago Menéndez, *Kühnemann 5277* (H). LANGUÑEO: Corcovado, a unos kms al sur del pueblo, camino a Poncho Moro, *Larraín & Suárez 32377B* (CONC), *32378 B* (CONC, LIL). SANTA CRUZ. RÍO CHICO: Parque Nacional Perito Moreno, ribera norte del Lago Burmeister, *Larraín & Suárez 32261 A* (CONC, LIL). TIERRA DEL FUEGO. USHUAIA: Lapataia, Laguna Negra, *Ochyra & Schiavone SO-107* (LIL), Cerro Recalada, *Hyvönen 3272* (MA); Canal Beagle, Lapataia, *Santesson M748* (S); Bahía Buen Suceso, Morro Sur, *Matteri & Schiavone 3781* (LIL); Glaciar Le Martial, *Ochyra & Schiavone SO-277* (LIL); Lago Fagnano, Punta Pizarro, *Roivainen 1233* (H, S); Río Olivia pr. Ushuaia, *Skottsberg 387* (S), *395* (S), *Matteri 984* (JE, S); Canal Beagle, *Gusinde 353* (S); Ushuaia, *Skottsberg 82* (S), *Lamb 8137* (NY). BRASIL: SANTA CATARINA. Serra do Rio do Rastro, Urubici, *Schäfer-Verwimp & Verwimp 13578* (MA). CHILE: MAULE. TALCA: Armerillo, re. Seitental vom Río Maule am oberen Orstende, *Müller C1131* (CONC), *ibid.*, junto a la ruta internacional, ribera norte del Río Maule, *Larraín et al. 30405* (CONC, KRAM, MA); Reserva Nacional “Altos de Vilches” [sic], *Müller C727* (CONC). LINARES: Río Atchibueno [sic], along the road through Pejerrey, *Taylor & Gereau 11050* (BONN, MO, S); Bullileo ca 50 km east of Parral in the pre-cordillera near Laguna Amargo, *Landrum 1534* (NY). BÍO-BÍO. ÑUBLE: Renegado River at Aserradero bridge, *Ireland & Bellolio 30789* (CONC), *30833* (CONC); Las Truchas River Valley at Chureo River, *Ireland & Bellolio 36124* (CONC), *36132* (CONC); Shangri-La, old German refuge, *Ireland & Bellolio 34446* (CONC); Shangri-La, where the vehicular road ends, *Larraín 26212* (CONC, KRAM, MA); San José del Trumao, *Ireland & Bellolio 34563* (CONC); Reserva Nacional Los Huemules de Niblinto, *García s.n.* (CONC); 7 km W of San Fabián de Alicó, Estero Grande, *Ireland & Bellolio 34766* (CONC); San Fabián ca 60 km east of

San Carlos, about 2-5 km from San Fabián along trail to Lago Valiente, *Landrum 1504a* (NY), *1506* (MO, NY); San Fabián de Alico, playa rocosa casi al llegar a Caracol, junto al río Ñuble, *Larraín 31510* (CONC), *ibid.*, some kms above “El Caracol”, *Larraín & Pajaristikov 26313* (CAS, CONC, KRAM, MA); 30 km E from San Fabián de Alico near Ñuble River, *Ireland & Bellolio 34694* (CONC), *34695* (CONC); Las Trancas, *Ireland & Bellolio 35891* (CONC); Diguillín River at Los Cipreses Farm, *Ireland & Bellolio 35783* (CONC); north side of Diguillín River at San Lorenzo, *Ireland & Bellolio 35852* (CONC); on Chillán River, near Nahamar bridge, road to Pellines, *Larraín 26189* (CONC, KRAM, MA); Chillán River, near Pellines, *Larraín 26201 A* (CONC, KRAM); road between Polcura and Antuco, 5 km E from Polcura, 2 or 3 km from the hydroelectric plant, *Larraín 26231* (CONC, KRAM, MA). Bío-Bío: road to Polcura, Villa El Rastrojo, *Ireland & Bellolio 34879* (CONC); Los Ciervos Farm (Endesa), *Ireland & Bellolio 35289* (CONC), *ibid.*, at Polcura River, *Ireland & Bellolio 35329* (CONC); Ralco National Reserve, *Barreau P30/5/B/2* (CONC), *P28/64/B/4* (CONC), *ibid.*, native forest and open field at north side of Bío-Bío River, *Ireland & Bellolio 35594* (CONC), *35610* (BM, CONC), *35634 B* (CONC), *35655* (CONC); 19 km NE of Ralco, *Ireland & Bellolio 35519* (CONC), *35547* (CONC), *35550* (CONC); 37.7 km S of El Barco Lake, *Ireland & Bellolio 34266* (CONC); Alto Bío-Bío, por camino a la Reserva Nacional Ralco, pasado la comunidad Ralco-Lepoy, *Larraín 31793* (CONC), *ibid.*, Ralco-Lepoy, *Larraín 31802* (CONC); Pitril, 9 km N of Ralco, ferry site along Queuco River, *Ireland & Bellolio 34350* (CONC); Los Angeles, Concepción, *Gay s.n.* (PC [2 especímenes] – tipo de *Racomitrium convolutum*); El Toro Hydroelectric Plant, *Ireland & Bellolio 35110* (CONC), *35132* (CONC); road from El Pangué to Pitrillón, by El Pangué River, *Ireland & Bellolio 35694* (CONC), *35717* (CONC); Parque Nacional Laguna del Laja, around the west end of Laguna de la Laja, *Deguchi 31658* (HIRO), am Weg zur Cascada Chilcas nahe Conaf-Station, *Müller C1869* (CONC), *C1876* (CONC), Lagunilla, *Ireland & Bellolio 33752* (CONC), *34071* (CONC), Chacay, trail to Laja River, *Ireland & Bellolio 34136* (CONC), *34139* (CONC); valley of Rucue River, *Ireland & Bellolio 35046* (CONC), *35049* (CONC), *35050* (CONC), *35069* (CONC). ARAUCO: Trongol, *Ireland & Bellolio 33015* (BONN, CONC, NY), *33016* (BONN, CONC, NY); San Alfonso Farm, *Ireland & Bellolio 32974* (BONN, CONC, NY); San Alfonso, 25 km E of Antiguála, *Ireland & Bellolio 33752* (CONC); Pino Huacho, Cordillera de Nahuelbuta, en sendero de interpretación, *Larraín 26284* (CONC, KRAM, MA); Pino Huacho, *Vargas & Briceño 1543* (CONC), *1544* (CONC); road from Caramávida to Pino Huacho, 21 km E of Antiguála, *Ireland & Bellolio 33771* (CONC), *33773* (CONC); Las Corrientes, 9 km E of Hwy. P-60-R, *Ireland & Bellolio 32933* (CONC); road to National Park Nahuelbuta, ca. 70 km E of Cañete, *Ireland & Bellolio 31263* (CONC), *31256* (CONC); National Park Nahuelbuta, Pichimahuel [sic], *Ireland & Bellolio 31280* (CONC), *31281* (CONC). ARAUCANÍA. MALLECO: Parque Nacional Nahuelbuta, *Barreau P25/W10/T/1* (CONC), *P25/57/B/2* (CONC), Finada Nevada, *Mahu 23292* (MO), entre casa de Pincheira y Finada Nevada, *Mahu 23303* (MO), casa de Pincheira, *Mahu 6027* (H), Piedra del Águila, *Mahu 6027* (US) 10 km west of park entrance, and 48 km by road west of Angol, *Crosby 13061* (MA), about 30 km W of Angol, *Deguchi 31589* (HIRO), *31592* (HIRO), about 35 km W of Angol, *Deguchi 31470A* (HIRO, SGO), *31529* (HIRO, SGO), *31567B* (HIRO), río Pehuenco, sector de asados junto al centro de informaciones ecológicas, *Larraín 31932* (CONC), nearby CONAF administration office, *Larraín et al. 27633* (CONC, KRAM, MA), on trail between CONAF administration office and “Piedra del Águila”, *Larraín et al. 27483* (CONC), *27485* (CONC, KRAM), *27630* (CONC, KRAM, MA), Piedra del Águila, *Larraín et al. 27602* (CONC, KRAM, MA); Cordillera de la

Costa, supra Angol, *Dusén* 345 (FH, S [2 especímenes]); Reserva Forestal Malleco, cerca casas de administración, *Landrum* 411 (SGO); alrededores del hotel Termas de Malalcahuello, *Zegers* 17 (CONC), 22 (CONC), 23 (CONC); Lonquimay, Túnel de Las Raíces, *Hollermayer* 1865 (CONC); Tolhuaca, fundo Sr. Chain, *Barreau* P23/S3/B/2 (CONC), P23/46/B/5 (CONC), P23/53/B/1 (CONC); Collipulli, camino a termas Pemehue, “Casa de Piedra”, *Montero* 10574 (CONC). CAUTÍN: Parque Nacional Conguillío, roquería al norte de las cabañas, *Mahu* 23925 (MO), around Lago Conguillío, NE slope of Volcán Llaima, *Deguchi* 31177 (HIRO), 31227 p.p. (HIRO), between Lago Conguillío and Lago Quililo, E slope of Volcán Llaima, *Deguchi* 31202 p.p. (HIRO, SGO), Tal des Río Captrén am nordwestl. Parkausgang, *Müller* C1403 (CONC), C1466 (CONC), Bachtal des Río Captrén am nordwestl. Parkausgang, *Müller* C290 (CONC), am Fahrweg SSW der Laguna Verde, *Müller* C1305 (CONC); Melipeuco, 23944 p.p. (MO); Temuco, *Porter* s.n. (FH 7512, S 138597); Villarrica, Pucón, auf der “Halbinsel”, *Hosseus* 326 (CONC, JE), 447 (CONC, JE [2 especímenes]); camino al Volcán Villarrica, *Hosseus* 232 (CONC, JE), sector de los refugios, *Mahu* 11657 (MO); Parque Nacional Villarrica, llegando a cuevas volcánicas, *Larraín* 31887 (CONC), ladera sur del Volcán Lanin, 3 km antes del paso Mamuil-Malal, *Larraín* 31998 (CONC), Mamuil Malal, *Barreau* P3/2/B/4 (CONC), P3/18/B/1 (CONC); Volcán Villarrica, *Ruthsatz* s.n. (H 3126788); Pucón, La Península, *Mahu* 11652 (NY), 13861 (MO), Plaza de Armas, *Mahu* 11621 (MO); Pucón, Termas de Minetué, *Montero* 12074 p.p. (CONC); Pucón, termas de Huife, *Montero* 10173 (CONC); Misión de Boroa, *Hollermayer* 1851 (CONC); Pucón, Trancura River, on “expediciones Trancura” base, where rafting from “El Alto” arrives, *Larraín* 26176 A (CONC, KRAM). **LOS RÍOS.** RANCO: La Unión, Hualli-Huapi, La Barra, *Hollermayer* 1852 (CONC); Pelada Barra, El Mirador, *Hollermayer* 1867 (CONC); Cordillera Pelada, La Reina, *Hollermayer* 1665 (CONC). VALDIVIA: Valdivia, *Krause* s.n. (NY), *Sainthill* 15 (NY), *Sainthill* s.n. (NY); Corral, puerto de Valdivia, *Krause* s.n. (BM, MA, NY); ad Corral portum in rupibus litoralis, *Dusén* 286 (NY, S); Trumao, Cordillera Pelada, *Gunckel* s.n. (S); Corral, Quitaluto, Küstenkordillere, *Hosseus* 634A (JE), 634E (JE); Corral, Amargos, *Hosseus* 596 (JE, S); Pazifikküste bei Curiñanco (ca. 20 km NW von Valdivia), *Müller* C149 (CONC), C157 (CONC); Lago Pellaifa, Río Llancahue, *Schwabe* 10a (JE); Panguipulli, *Hollermayer* 60 (CONC), *Hollermayer* 70 (CONC, JE, NY), *Claude-Joseph* 2452 (NY); Lago Riñihue, Enco, *Santesson* M 208 (S), M 209 (S); Valdivia, Enco, *Hollermayer* s.n. (CONC); Liquiñe, termas de Juan Manquecura, *Montero* 11639 p.p. (CONC). **LOS LAGOS.** OSORNO: Isla Fresia, Lago Puyehue, *Levi* 3223 (CONC); La Barra, Río Bueno, camino a playa de arena en la ribera sur del río, *Larraín* 362 (CONC); Parque Nacional Puyehue, between El Pato and Salto del Indio, along Ruta Internacional 215, *Deguchi* 31408 (HIRO), upper part of refugio Antillanca, *Deguchi* 31322[a] (HIRO, SGO); around top of Cerro Pavilo, ca. 16 km west of Tegalda, *Deguchi* 25463 (HIRO, SGO), 25472 (HIRO, SGO); Yervas Buenas, centro de recreación Las Cascadas, entre las cabañas, *Mahu* 21536 (MO); termas de Puyehue, *Hollermayer* 1873 (CONC [2 especímenes]); Trumao, “La Barra”, *Hollermayer* 152a (CONC); Cordillera de la Carpa, *Eyerdam* 10957 (F). LLANQUIHUE: Frutillar, along coastal road by the shore of Llanquihue Lake, 3 km E from Frutillar, *Larraín* 25375 (CONC, KRAM, MA), 25376 (CONC, KRAM, MA); en la costa del lago Llanquihue a 4 km [E] de Frutillar, *Larraín* 25422 (CONC); Frutillar, camino a parcelas Amancay, *Larraín* 25468 B2 (CONC, KRAM); Frutillar Alto, en techos de tejuela en el centro del pueblo, *Larraín* 25420 p.p. (CONC), 25421 p.p. (CONC); La Catrihuala Alta, *Abarzúa & Miranda* s.n. [herb. J. Larraín 179A] (CONC); Puerto Montt, Lago Chapo (from Correntoso), *Holz & Franzaring* CH 00-4 (BONN, CONC, MA, MO, NY), CH 00-7 (NY); around Lago

Chapo, ca 40 km southeast of Puerto Montt, *Deguchi* 25506 (HIRO, SGO), 25509A (HIRO, SGO), 25547 (HIRO, SGO); Petrohué, *Pizarro s.n.* (PUCV), *Hosseus* 548 (JE); between Ensenada and Petrohué, south of Volcán Osorno, *Deguchi* 25124 (HIRO, SGO), 25129 (HIRO, SGO), 25132 (HIRO, SGO), Saltos del Petrohué, *Deguchi* 25166 (HIRO, SGO), 25177 (HIRO, SGO); Ensenada, 49 km east of Puerto Varas on Lago Llanquihue, *Landrum* 3262 (NY), 3263 (NY); SW-Hang vom Vulkan Osorno ca. 8 km nördl. Ensenada, an der Piste zum Gipfel, *Müller* C336 (CONC); between Ensenada and Ralún, along Río Petrohué, *Deguchi* 25944 (SGO); about 2 km west of Ensenada, south of Volcán Osorno, *Deguchi* 25109 (HIRO); southern slope of Volcán Osorno, *Deguchi* 25212 (HIRO, SGO); Parque Nacional Vicente Pérez Rosales, laderas del Volcán Osorno, *Pizarro* E3 (PUCV), *Schiller* 26 (JE); Lago de Todos los Santos, *Reichert s.n.* (JE), *Seki* 85(H); Peulla, Cascada de los Novios, *Schiller s.n.* (JE); Termas de Puyehue, *Schwabe* 61 p.p. (JE); Parque Nacional Puyehue, around Termas de Puyehue, east end of Lago Puyehue, *Deguchi* 31266 (HIRO, SGO); Calbuco, Ostküste, *Schwabe* 39a (CONC, JE, S), *Schwabe s.n.* (S 138394); half way between Puerto Montt to Lenca, *Deguchi* 25260 (HIRO, SGO), 25262 (HIRO, SGO), 25264 (HIRO, SGO); Lenca, *Deguchi* 25344 (HIRO, SGO); Parque Nacional Alerce Andino, im NW-Teil des Parkes ca. 10 km südl. Correntoso, *Müller* C519 (CONC). CHILOÉ: Ancud, morro W de playa Arena Gruesa, *Larraín* 25523 (CONC, KRAM, MA), 25524 A (CONC); ins. Chiloé, prope Ancud, *Lechler* 884 (H, NY, S), *Lechler s.n.* (NY, S 138089); Lacuy Peninsula, Guabún, *Larraín* 27333 (CONC, KRAM, MA); Queilen, playa de Agoní, *Villagrán & Larraín* 204 (SGO); Isla Tranqui, north shore of the island, front of Queilen, *Larraín* 25848 A (BM, CONC, KRAM, MA); Castro, orilla río, *Montero* 7478 (CONC). PALENA: playa Santa Bárbara, *Larraín & Andrus* 31140 (CONC), 31144 (CONC); Chaitén, Río Chaitén o Blanco, en senda de “Rutas Patrimoniales”, *Larraín* 18217 (CONC); Lago Inferior, cerca de la frontera Chile-Argentina por sendero entre Llanada Grande y Lago Puelo, *Zegers* 41 (CONC); Río Puelo, en pasarela sobre Puerto Urrutia, *Larraín* 25877 B (CONC, KRAM, MA); San Francisco de Huinay, Fiordo Huinay, *Pizarro* M6, M7, M25 (PUCV); Parque Pumalín, Caleta Gonzalo, *Larraín* 31173 (CONC), 31176 A (CONC), aeródromo El Volcán, *Larraín & Andrus* 31160 (CONC); por Ruta 7, unos 20 km al norte de Chaitén, puente El Bonito, *Larraín & Andrus* 31156 A (CONC), 31157 (CONC). AISEN. AISEN: Parque Nacional Queulat, am Weg von der Carretera Austral zum Ventisquero Colgante, *Müller* C1916 (CONC); Pto. Puyuhuapi, *Schwabe* 8d-H (JE), 13 (CONC, JE), ca. 1 km S vom Ort an der Carretera Austral an der Küste, *Müller* C1931 (CONC); in ins. Guaitecas, Boca Chica, *Dusén* 652 (S); Puerto Aisen, *Seki* 235 (H, HIRO), 261 (H), 262 (H); in valle Fluminis Aysen, *Dusén* 599 (S), 450 (NY, S [2 especímenes]); around Villa Pangal, 9 km north of Puerto Aisen, *Deguchi* 25817 (HIRO); Parque Nacional Río Simpson, along route 245, *Deguchi* 25663 (HIRO, SGO), 25763 (HIRO, SGO); Monte San Valentín, Ventisquero Circo, *Seki* 367 (H), 395 (H), 572 (H), 574 (H), 575 (H), 576 (H), 577 (H), 579a (H), 580 (HIRO), 587 (H), 598 (H), 599 (H, HIRO), 601a (H, HIRO), 602 (H), 629 (H), 630 (H), 633 (H), 634 (H), 636a (H), 665 (H), 670 (H), 673a (H), 677 (H), 678 (H), Ventisquero Soler, *Seki* 1616 (H), *Seki* 1617 (H), *Seki* 1620b (HIRO), *Seki* 1626 (H), *Seki* 1657a (H), 1760a (HIRO); Ofqui, *Hicken* 4 (JE); San Rafael, *Hicken* 55 (JE); Ventisquero San Rafael, *Seki* 1169a (H, HIRO), 1168 (H), 1174 (H), 1180 (H); Puerto Aysén, base aérea, *Montero* 10426 p.p. (CONC). COIHAIQUE: Reserva Nacional Coihaique, *Müller* C2090 (CONC); around Coihaique, *Deguchi* 25629 (HIRO, SGO), 25633 (HIRO, SGO). GENERAL CARRERA: wenig westlich Villa Cerro Castillo, *Müller* C1849 (CONC); along Ruta 7 in front of Murta River, *Larraín & Vargas* 26368 A (CONC, KRAM, MA), 26374 A (CONC, KRAM, MA); por la Ruta 7 entre Cerro Castillo y Puerto

Tranquilo, *Vargas & Larraín 117* (CONC); Lago General Carrera, Puerto Bertrand, *Seki 1339* (H, HIRO), *1344* (H), *1364* (H), *1385* (H), *1388* (HIRO); Puerto Bertrand, *Larraín & Vargas 26769* (CONC, KRAM, MA), *26773* (CONC, KRAM, MA). CAPITÁN PRAT: Cochrane, Tamango National Reserve, along the trail parallel to Río Cochrane, *Larraín & Vargas 26623* (CONC, KRAM, MA), along the trail to Lago Cochrane, *Larraín & Vargas 26620* (CONC, KRAM, MA), *26644 B* (CONC, KRAM, MA), *26657 B* (CONC, KRAM); along Ruta 7 south of Cochrane, *Larraín & Palfner 27928 A* (CONC, KRAM, MA), *27936* (CONC, KRAM, MA); in young forest next to the road (Ruta 7) in front of Laguna Esmeralda, some kms south of Cochrane, *Larraín & Palfner 27676 B* (CONC, KRAM, MA), *27682 A* (CONC, KRAM, MA), *27684* (CONC, KRAM, MA); in forest next to the road (Ruta 7) in front of look out to Lago Chacabuco, *Larraín & Palfner 27690 A* (CONC, KRAM), *27695* (CONC, KRAM); Ruta 7, camino a Caleta Tortel, *Larraín & Vargas 26869A* (CONC), after bridge over Carrera River, *Larraín & Vargas 26446 A* (CONC, KRAM, MA), *26446 B* (CONC, KRAM, MA), *26447* (CONC, KRAM, MA); along Ruta 7 south of Cochrane, 50 km after “cuesta Barrancoso”, *Larraín & Vargas 26409* (CONC), *Larraín & Vargas 26410* (BM, CONC, KRAM, MA), *26415* (CONC, KRAM, MA); along Ruta 7 between Cochrane and Tortel, *Larraín & Vargas 26423* (CONC, KRAM, MA); entrada a pasarela Ñadis, *Larraín & Palfner 27734* (CONC, KRAM, MA), *27735* (CONC, KRAM), *27736 A* (CONC, KRAM, MA), *27736 B* (CONC, KRAM, MA), *27738* (CONC, KRAM, MA), *27742* (CONC, KRAM, MA), *27750* (CONC, KRAM); after crossing the Baker River at “pasarela Ñadis”, *Larraín & Vargas 26783* (CONC, KRAM, MA), *26786 A* (CONC, KRAM, MA), *26779* (CONC, KRAM, MA); crossing “pasarela Lago Vargas”, *Larraín & Vargas 26785* (CONC, KRAM, MA), *ibid.*, on Río Baker shore, *26808* (CONC, KRAM, MA), *26811* (CONC, KRAM, MA); along Ruta 7 on Tortel/Yungay fork, where a river crosses the road, *Larraín & Vargas 26481* (CONC, KRAM, MA), *26482* (CONC, KRAM, MA); on road to Caleta Tortel, first kms after fork to Puerto Yungay, *Larraín & Vargas 26842 A* (CONC, KRAM, MA); along Ruta 7, between Puerto Yungay and the fork to Caleta Tortel, *Larraín & Vargas 26474 A* (CONC, KRAM, MA), *ibid.*, on “cuesta mirador Baker”, *Larraín & Vargas 26503 A* (CONC, KRAM, MA); Caleta Tortel, at the beginning of “Ruta Turística”, *Larraín & Vargas 26875 D* (CONC); Puerto Yungay, on beach a few km NE from the town, by Fiordo Mitchell, *Larraín & Vargas 26554* (CONC, KRAM, MA), *26558 A* (CONC, KRAM, MA); Puerto Yungay, town, *Larraín & Vargas 26517 A* (CONC, KRAM), junto a rampa del transbordador a Río Bravo, *Larraín & Vargas 26527 A* (CONC, KRAM, MA); Río Bravo, *Larraín & Vargas 27010* (CONC, KRAM, MA); Lago Quetru, virgin forest on the east shore of the lake, *Larraín & Palfner 27861 B* (CONC, KRAM, MA), *27878 A* (CONC, KRAM); on road between Río Bravo and Villa O'Higgins, *Larraín & Vargas 27051* (CONC, KRAM, MA), *ibid.*, next to waterfall, *Larraín & Vargas 27081* (CONC, KRAM, MA). **MAGALLANES.** ÚLTIMA ESPERANZA: Eden Harbour, *Cunningham 52* (H, NY), *59* (BM); Peel Inlet, *Skottsberg 396* (S); Puerto Bueno, *Dusén 34* (PC, S – tipo de *Racomitrium symphyodontum* var. *dusenii*), *Dusén s.n.* (NY); Ventisquero Balmaceda, *Kusmanic 23* (PUCV), *24* (PUCV); Parque Nacional Bernardo O'Higgins, Puerto Edén, Mirador, *Ardiles s.n.* (SGO), Glaciar Ofhidro, morrena lateral, *Pfanzelt 408* (CONC); Parque Nacional Torres del Paine, near the track along the W side of Lago Skottsberg, *Townsend 97/202* (SGO), Tal des Río de los Perros wenig südlich Refugio Dickson, *Müller C1703* (CONC), Valle Ascencio nordwestl. der Hostería Las Torres, *Müller C1357* (CONC), *C1462* (CONC), am Gletscher Grey, *Hahn C2383* (CONC), Lago Toro, next to Posada Serrano, *Larraín 27378* (CONC, KRAM, MA), *27380* (CONC, KRAM, MA), Valle del Francés nordöstl. Lago Nordenskjöld, *Müller C1159* (CONC).

MAGALLANES: Península Brunswick, Puerto Cutter, N of copper mine, *Engel 2187* (H); Ins. Cuarenta Días, Ins. Atalaya, *Skottsberg 399* (S [2 especímenes]); Isla Clarence, Puerto Beaubasin, *Roivainen 2290* (H, S); Ins. Desolación, Puerto Angosto, *Dusén 272* (S), *320* (S), *Dusén s.n.* (NY, S *138004*); Port Churruca, Straits Magellan, *Coulter? s.n.* (BM 872946, F 1061238, NY), *no collector [Townsend?] s.n.* (NY); Sandy Point, in fret. magellan., *Lechler s.n.* (NY), *no collector [Lechler?]* (BM); Isla Dawson, Puerto Valdez [sic], *Roivainen 1298* (H), *1347* (S); Fjordo Martínez, Bahía Püschow, *Roivainen 1484* (H); Magellan, *Coppinger s.n.* (NY).

TIERRA DEL FUEGO: between Onaisin and Cameron, *Deguchi 26149* (HIRO, SGO), *26153* (HIRO); camino entre Cameron y Vicuña, a unos 30 km de Cameron y 90 km antes de llegar a Estancia Vicuña, *Larraín & Andrus 30918* (CONC), *30923* (CONC); Fjordo de Agostini, *Roivainen 132a* (S), Bahía Groth-Hansen, *Roivainen 2214* (H, S – tipo de *Racomitrium subrupestre*), *Roivainen s.n.* (H *3126613*, *3128607*); Valle Castor, *Larraín & Andrus 31076* (CONC); Fjordo Finlandia, prope monte Nylandia, *Roivainen 1104* (H, S); Lago Fagnano, *Halle 393* (S); in valle fluminis Río Azopardo, *Dusén 244* (S); Isla Grande de Tierra del Fuego, Seno Almirantazgo, S shore of Bahía Azopardo, just E of Estancia Caleta María, *Buck 47717* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, Parque Nacional Alberto de Agostini, Bahía Parry, Punta Morro, et E end of Seno Almirantazgo, *Buck 47743* (CONC, NY); *ibid.*, W side of Bahía Parry about half way down, just N of glacier, *Buck 47761* (CONC, NY), *47782* (CONC, NY); Comuna de Timaukel, Isla Grande de Tierra del Fuego, Parque Nacional Alberto de Agostini, ribera N del Seno Agostini, faldeos del Monte Buckland, *Larraín & Shevock 33496* (CONC, NY), *33505* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, Parque Nacional Alberto de Agostini, along SW shore of Canal Gabriel, opposite Punta Okey, near mouth of Angostura Gabriel, *Buck 47803* (CONC, NY).

ANTÁRTICA CHILENA: Comuna Cabo de Hornos, Parque Nacional Alberto de Agostini, Isla Grande de Tierra del Fuego, península N of Isla Burnt and Isla Smoke, *Buck 47881* (CONC, NY); *ibid.*, immediately W of Glaciar Italia along the N side of the Brazo noroeste of the Beagle Channel, *Buck 47970* (CONC, NY); *ibid.*, brazo más austral del Seno Bluff, bahía protegida, *Larraín 33292* (CONC, NY), *33295* (CONC, NY), *33296* (CONC, NY), *33298b* (CONC, NY); *ibid.*, Seno Sargazos, en bahía protegida al fondo del seno, *Larraín 33316* (CONC, NY), *33324* (CONC, NY), *33331* (CONC, NY), *33338* (CONC, NY); *ibid.*, Seno Brujo, Puerto Alegría, laderas al W del puerto, *Larraín 33372* (CONC, NY), *33387* (CONC, NY); *ibid.*, Seno Chasco, Puerto Consuelo, *Larraín 33400* (CONC, NY); *ibid.*, Brazo SW del Seno Chasco, al final del seno, *Larraín 33470* (CONC, NY), *33471* (CONC, NY); Isla Astrea (Islas Camden), *Larraín 33539a* (CONC, NY), *33554* (CONC, NY); Isla Aguirre, Seno Quo Vadis, alrededores de laguna al E del seno, *Larraín 33602* (CONC, NY), *33604a* (CONC, NY), *33608* (CONC, NY); Isla London (Islas Camden), laderas al E del Pico Horacio, *Larraín 33624* (CONC, NY), *33627* (CONC, NY); Isla Sidney (Islas Camden), sector NW, extremo S de seno sin nombre, entre Punta Quarzo y Punta Mono, *Larraín 33673* (CONC, NY), *33693* (CONC, NY); Isla Georgiana, NE de la bahía situada al S de la isla, *Larraín & Shaw 33726* (CONC, NY); Isla Basket, Bahía Murray, ascensión a Cerro Tres Picos, *Larraín 33736* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, Seno Courtenay, segundo brazo al E (en sentido S-N), *Larraín 33760* (CONC, NY), *33767* (CONC, NY); Seno Courtenay, brazo N, *Larraín 33806* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, Península de Edwards, faldeos al E del Monte Edwards, *Larraín 33837* (CONC, NY), *33840* (CONC, NY), *33846* (CONC, NY); Isla Brecknock, *Larraín 33877* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, brazo E del Seno Mama, ladera empinada a los pies de gran cerro, *Larraín 33914* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, extremo NE del Seno Aragay, en el

istmo de la Península de Brecknock, *Larraín 33959* (CONC, NY); Península de Brecknock, extremo ESE del Seno Término, *Larraín 33968b* (CONC, NY), *Larraín 33975b* (CONC, NY); Península de Brecknock, Seno Ocasión, *Larraín 33994* (CONC, NY); Isla Hoste, Península Cloue, Caleta Coloane, S of Brazo Sudoeste of Beagle Channel, *Buck 47923* (CONC, NY), *47928* (CONC, NY), *47939A* (NY), *47940A* (NY); Isla Hoste, S shore of Península Hardy, SW shore of Bahía Schapenham, *Buck 48131* (CONC, NY); N shore of Isla Mascart in mouth of Seno Ponsonby, *Buck 48024* (CONC, NY), *48038* (NY), *48056* (CONC, NY), *48059* (CONC, NY); Cape Horn, St. Martin's Cove, *Davis s.n.* (BM); Canal Beagle, Yendegaia, *Santesson M 773* (S), *M 78* (S); SW coast of Isla Navarino, Río Douglas, *Buck 46306* (MA); Comuna Cabo de Hornos, Isla Navarino, Bahía Honda, ca. 10 km E of Puerto Navarino, ca. 46 km W of Puerto Williams, *Buck 41241 p.p.* (CONC, NY), Parque Etnobotánico Omora, ca. 3 km W of Puerto Williams, *Buck 40894* (NY), *40921* (NY), ca. 2 km WSW of Puerto Williams, along W shore of Río Róbalo in vicinity of Cascada Róbalo, *Buck 41049* (NY); Parque Nacional Alberto de Agostini, Isla Basket, NE shore on N side of peninsula terminating in Punta Berta, *Buck 47843* (NY), *47848* (CONC), *47863* (CONC, NY); Isla Hoste, S shore of Península Dumas, small cove just WNW of Isla Única, *Buck 48104* (CONC); Port Williams, *Lechler s.n.* (JE); Islas Holger, Caleta Holger, *Buck 41490* (CONC, NY, S); Comuna Cabo de Hornos, Parque Nacional Cabo de Hornos, Islas Hermite, NE shore of Isla Hermite, Caleta Puerto Maxwell, *Buck 48294* (NY); E shore of Isla Lennox, Caleta Lennox, *Buck 48376* (CONC, NY); Hermite Island, Cape Horn, *Hooker 135* (FH), *135a* (BM – tipo de *Grimmia nigrita*), *136* (FH), *138* (FH, BM [4 especímenes] – tipo de *Grimmia symphyodonta*), *138b* (FH, BM [4 especímenes] – sintipo de *Grimmia symphyodonta*), *Hooker s.n.* (BM 963760, 963763, NY), *Davis s.n.* (BM 856769, 856773); Ile Londonderry, Whale Boat Sund, baie des Asteries, *Racovitza 177* (PC – tipo de *Racomitrium flavescens*). **Sine loco indicatio:** *Gay s.n.* (PC 129412, BM 872967, 872968, 872969, 872970 – isotipos de *Grimmia didyma*); Chile, Patagonia, *Lobb s.n.* (NY). GEORGIAS DEL SUR: Bay of Isles, south shore of Sunset Fjord, *Greene 1344* (BM). ISLAS MALVINAS: EAST FALKLANDS. Stanley Sound, *Hooker s.n.* (PC 129409); Ins. Maclovian orient. sinum Port William Stanley, *Lechler 91* (NY, S), *93* (NY), *Lechler s.n.* (S 137972); Hill Cove, outcrops on summit of West French Peak, *Engel 2953* (H), *2957* (H), outcrops & Polsterboden on ridge of N slope of Mt. Fegen, *Engel 3060* (H); Port Louis, *Skottsberg 928* (S). WEST FALKLANDS. Roy Cove, *Vallentin 270* (BM); Fox Bay, outcrops at summit of Fox Bay Mt., *Engel 3451* (H). **Sine loco indicatio:** *Hooker s.n.* (FH 3940[e]), *Hooker 205* (BM), *Abbott s.n.* (BM), *Lyall s.n.* (BM). JUAN FERNÁNDEZ: MASATIERRA. Portezuelo de Villagra, *Skottsberg 133* (S [2 especímenes]), *134* (NY); Salsipuedes, *Skottsberg & Skottsberg 144* (S). MASAFUERA. Cerro Correspondencia, *Skottsberg 146* (S); near the Correspondencia camp, *Skottsberg & Skottsberg M 130* (H, S), *Hatcher & Engel 728* (H, NY, US); trail to Los Inocentes, *Hatcher & Engel 583* (H, NY, US); in alpinis prope Correspondencia, *Skottsberg & Skottsberg 137* (S [2 especímenes]); Cerro Correspondencia, *Skottsberg & Skottsberg 135* (H, S), *136* (S), *138* (NY), *139* (S), *146* (S, US); above the Correspondencia Camp, *Skottsberg M 135* (S), *Skottsberg & Skottsberg M 144* (S); Correspondencia Camp, *Skottsberg M 156* (S); nara Las Torres, *Skottsberg & Skottsberg 141* (S), *M 150* (H, S); alpine heath between Las Torres and Quebr. del Huatón, *Skottsberg & Skottsberg M 141* (H, S).

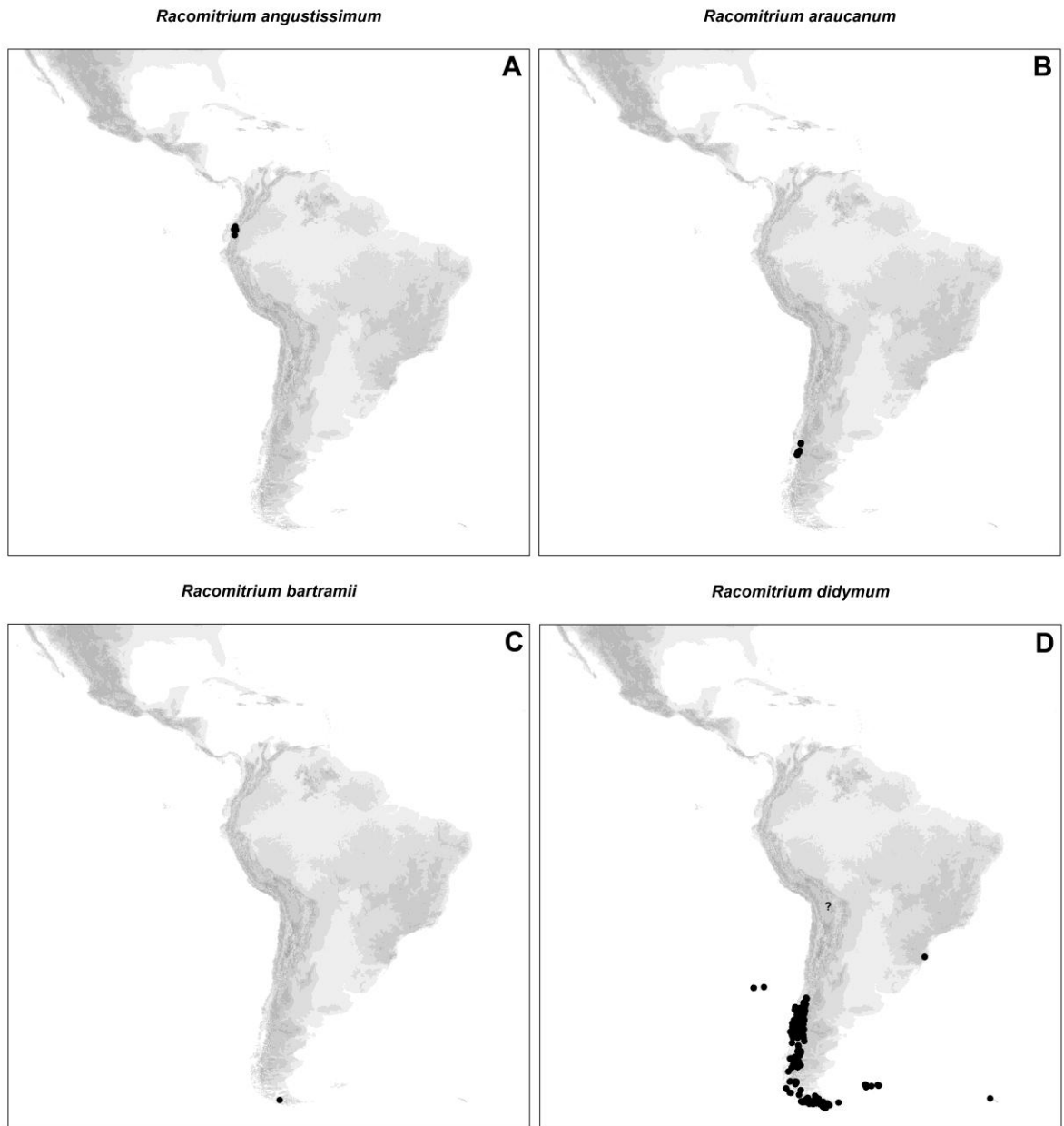


Fig. 20. Distribución en Latinoamérica de **A.** *Racomitrium angustissimum*; **B.** *R. araucanum*; **C.** *R. bartramii*; **D.** *R. didymum*. (El signo de interrogación (“?”) representa un registro de la literatura no revisado en este estudio).

13. *Racomitrium heterostichoides* Cardot — Figs. 4B y 21.

Racomitrium heterostichoides Cardot, Bull. Herb. Boissier Sér. 2, 5(11): 1004. 1905. ≡ *Bucklandiella heterostichoides* (Cardot) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Biodiv. Poland 3: 145. 2003. — Ind. loc.: [Argentina] Ile des Etats: Port Cook; holotipo: PC!; isotipo: H!

Racomitrium heterostichoides Cardot var. *acutifolium* Dusén, Ark. Bot. 6(10): 22. 1907. *syn. nov.* — Ind. loc.: [Chile] Fuegia australis in valle flum. Rio Azopardo in rupibus c. 600 m s. m.; lectotipo (designado aquí): 260. *Rhacomitrium heterostichoides* Card. var. ~~alpinum~~ *acutifolium* Dus. Fuegia australis, in valle flum. Azopardo in terra ~~subpaludosa~~ rup. 600 m. Mart. 9 a. 1896. P. Dusén. (S! n° 138038); isolectotipos: S! (3 especímenes, n° 137984, 137985, 137983).

Racomitrium subulifolium Cardot, Wiss. Erb. Schwed. Südpolar-Exp. 4(8): 115. 1908. ≡ *Bucklandiella subulifolia* (Cardot) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Biodiv. Poland 3: 147. 2003. *syn. nov.* — Ind. loc.: [Chile] Terre-de-Feu: Rio Azopardo, vers 600 m. (Dusén, n° 260); homotípico con *Racomitrium heterostichoides* Cardot var. *acutifolium* Dusén.

Plantas pequeñas a medianas, verde-amarillentas a verde-café o rojizas. *Tallos* 2–4 cm de longitud, postrados, de los que emergen múltiples ramas cortas, erectas. *Hojas* (1,4–)1,6–2,3(–2,6) x 0,2–0,4 mm lanceoladas, rectas a falcadas. *Punta hialina* generalmente larga, 200–600 µm de longitud, a veces concolora, lisa. *Márgenes* apenas recurvados en la base a un lado de la hoja. *Costa* 40–60 µm de ancho en la base, en sección transversal con 2(-3) células ventrales y un grupo de subestereidas dispuesto en una sola fila dorsal. *Lámina* monoestratificada con parches biestratificados en los márgenes apicales, frecuentemente pseudopapilosa; *células laminares* no porosas, las apicales 15–35 x 7–9 µm, las mediales 25–45 x 7–8 µm, las basales 25–45 x 7–8 µm; *células marginales basales* notoriamente diferenciadas en una o dos filas de 10–15 células hialinas y de paredes rectas, las de la base infladas; *células alares* indiferenciadas. *Hojas periqueciales externas* 1,7–2,3 x 0,7–0,8 mm, aovadas a oblongo-lanceoladas, abruptamente angostadas en un ápice terminado en puntas hialinas flexuosas de 400–500 µm de longitud, o en puntas concoloras, con una costa delicada, percurrente o que se desvanece en el ápice, con células laminares de paredes menos sinuosas que las del resto de las hojas, concoloras en toda la hoja. *Hojas periqueciales internas* 1,7–1,9 x 0,8–1,0 mm, convolutas, oblongas, acuminadas, míticas, con bordes enteros a irregulares, con areolación similar a la de las hojas periqueciales externas, concoloras en toda la hoja, con un ancho borde basal de células más hialinas y de paredes rectas y delgadas, con una costa débil que termina bastante por debajo del ápice. *Seta* 1-2 por periquecio, 3,0–4,0 mm de longitud, amarillenta a café-rojiza u oscura cuando madura, flexuosa cuando seca, girada hacia la izquierda. *Cápsula* 1,3–1,7 mm de longitud, elíptica a corto-cilíndrica, café a amarillenta cuando madura, recta; *anillo* deciduo,

formado por 1-2 filas de células hialinas, la superior inflada y de paredes gruesas; *peristoma* compuesto por 16 dientes irregularmente divididos hasta la mitad o más abajo, 170–200 μm de longitud, papilosos en toda su extensión. *Opérculo* 0,4–0,6 mm de longitud, cónico rostrado, de recto a oblicuo, liso. *Esporas* 13–17 μm de diámetro, esféricas, suavemente granuladas. *Caliptra* mitrada, oscura hacia el ápice, con varias lacinias profundas en la base.

Discusión: *Racomitrium heterostichoides* es fácilmente distinguible, incluso en el campo, por su pequeño tamaño y la singular disposición de sus tallos, rastreros y adheridos a las rocas o tierra, de donde emergen hacia arriba múltiples ramas cortas, por lo que asemejan a especies del género *Macromitrium* Brid. Otros caracteres diagnósticos son el pequeño tamaño de las hojas, la costa angosta formada por sólo dos células ventrales y una sola fila de subestereidas, la notoria banda marginal basal de células diferenciadas (a veces doble), y la frecuente presencia de parches biestratificados en los márgenes superiores de las hojas.

Se pueden distinguir dos fenotipos bastante bien delimitados dentro de este taxón: la forma típica, representada por especímenes de largas puntas hialinas, de hasta 600 μm de longitud, de coloración amarillenta, y otro fenotipo caracterizado por plantas de coloración rojiza y puntas concoloras o apenas hialinas sólo en el extremo. La singularidad de este segundo taxón ha sido reconocido por Dusén como una variedad de *R. heterostichoides* (*R. heterostichoides* var. *acutifolium*) o incluso como una especie distinta, descrita por Cardot como *R. subulifolium*. Según mi opinión ambos fenotipos corresponderían a la misma especie, ya que comparten caracteres importantes como la forma y tamaño de las plantas, la disposición de los tallos y ramificación, la forma de la sección de la costa y lámina, la similitud de la banda marginal basal de células diferenciadas muy notoria, y los caracteres esporofíticos que son idénticos en ambas expresiones. Ya ha sido discutido que el color de las plantas puede variar por las propiedades químicas de las rocas donde crecen las plantas (Roivainen 1955a, Frisvoll 1986a), y la longitud de las puntas hialinas es también variable dependiendo de las condiciones lumínicas a la que están expuestas. Sin embargo, es interesante que dos caracteres bastante variables se expresen en conjunto y no sea posible encontrar plantas rojizas con largas puntas hialinas, o plantas amarillentas sin puntas hialinas. Se hacen necesarios estudios moleculares para corroborar que las diferencias entre ambas expresiones tiene un origen ambiental y no genético. Mientras tanto, y ante lo indicado, *R. heterostichoides* var. *acutifolium* y *R. subulifolium* son considerados sinónimos de *R. heterostichoides*.

Hábitat: este taxón se desarrolla sobre rocas silíceas o volcánicas, rara vez sobre tierra, casi siempre sobre la línea de la vegetación arbórea, aunque en el extremo sur de su distribución se le puede encontrar al nivel del mar. Ha sido recolectado entre los 30 y los 1400 m s.n.m. Dixon (1960) lo reporta creciendo a 2000 m s.n.m. en Tristán da Cunha.

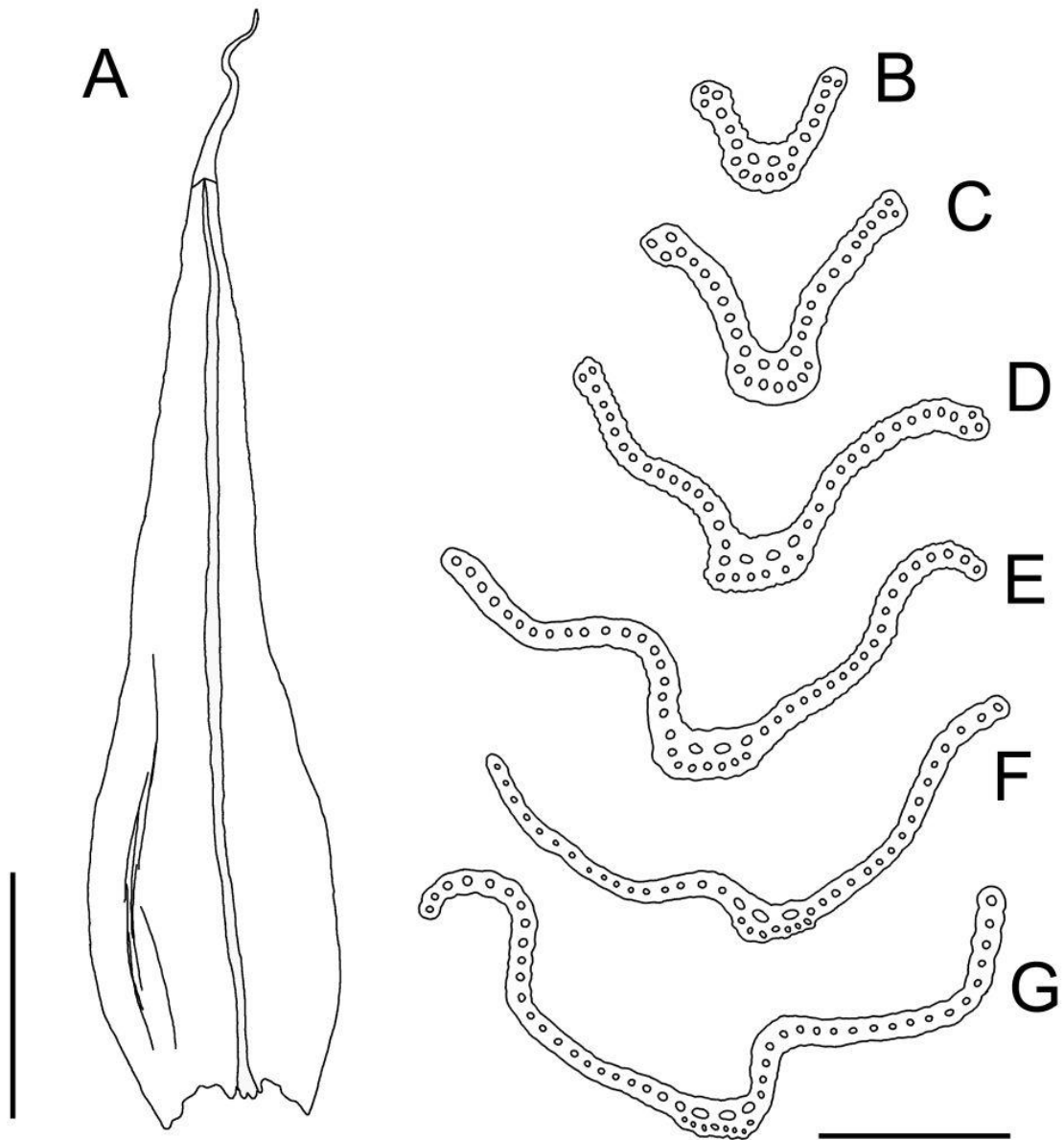


Fig. 21. *Racomitrium heterostichoides*. A. Hoja. B-G. Secciones transversales de hojas desde el ápice hasta la base. Todos de *Larraín & Andrus 31020* (CONC), Tierra del Fuego, Chile. Escalas: A = 500 μm ; B-G = 100 μm .

Distribución: en el área de estudio, *R. heterostichoides* se encuentra en Argentina desde la Provincia de Río Negro hasta Tierra del Fuego, incluyendo la isla de los Estados, en Chile desde la Provincia de Osorno hasta el Cabo de Hornos, y también en las islas Malvinas y Georgias del Sur, donde parece ser raro (Fig. 25A). Fuera del rango del área estudiada, este taxón ha sido reportado para Tristán da Cunha (Dixon 1960) y para las islas Kerguelen (Bednarek-Ochyra & Ochyra 2009a).

Ilustraciones adicionales: Bell 1974 (Fig. 9); Buck 2002 (lámina no numerada en pág. 112); Dusén 1907 (Taf. 5, Fig. 1, como *R. heterostichoides* var. *acutifolium*); Cardot 1908 (Fig. 23-24); Roivainen 1955a (Fig. 1: 4).

Especímenes examinados: ARGENTINA: RÍO NEGRO. Parque Nahuel-Huapi, Tronador, Filo Bariloche, *Donat 177* (JE [2 especímenes]), *Donat 77* (S). TIERRA DEL FUEGO. USHUAIA: Glaciar Le Martial, *Ochyra & Schiavone SO-276* (LIL); Ile des Etats, Port Cook, *Skottsberg 79* (PC, H – tipo de *Racomitrium heterostichoides*). CHILE: LOS LAGOS. OSORNO: Parque Nacional Puyehue, ca 74 km east of Osorno, *Landrum 641* (MO); Volcán Antillanca, *Ruthsatz s.n.* (H 3126618). LLANQUIHUE: Parque Nacional Vicente Pérez Rosales, Cerro Derrumbes, *Pizarro E14* (PUCV), *E16* (PUCV); Reserva [Nacional Llanquihue] Vulkan Calbuco, *Hahn C2234* (CONC). AISÉN. AISÉN: Cerro-Tesoro-Massiv, *Schwabe 38/e 1* (JE). CAPITÁN PRAT: Caleta Tortel, at the beginning of the “Ruta Turística”, *Larraín & Vargas 26875 B* (CONC, KRAM, MA). MAGALLANES. ÚLTIMA ESPERANZA: Nationalpark “Torres del Paine”, Gebirgszug zwischen Campamento Los Perros und Campamento Paso, *Müller C1365* (CONC). MAGALLANES: Ins. Desolación, Puerto Angosto, *Dusén s.n.* (S B138022), *Dusén 113* (H), *313* (H). TIERRA DEL FUEGO: Isla Grande de Tierra del Fuego, Parque Nacional Alberto de Agostini, W side of Bahía Parry about half way down, just N of glacier, *Buck 47776* (CONC, NY); Cami, baie de l'Expedition, tierra de la Costa, *Skottsberg 405* (H); in valle flum. Azopardo, *Dusén 260* (S [4 especímenes] – tipo de *Racomitrium heterostichoides* var. *acutifolium* y *R. subulifolium*), *Halle & Skottsberg 406* (S, SGO), *407* (H, S); camino entre Lago Deseado y Lago Fagnano, en el punto más alto de la cuesta, *Larraín & Andrus 31020 A* (CONC); Fjordo Martínez, Bahía Sarmiento, *Roivainen 1284* (H [2 especímenes], S), *2035* (S); Lago Fagnano, *Skottsberg 405* (BM, S); Monte Buckland, 1200 m, *Roivainen 137a* (S), 600 m, *Roivainen 2094* (S), *2635* (H). ANTÁRTICA CHILENA: Comuna Cabo de Hornos, Isla Navarino, Cerro de la Bandera, *Buck 41385* (CONC, NY), *41438* (CONC, NY), *Méndez 49* (CONC); Parque Nacional Cabo de Hornos, Islas Wollaston, Isla Wollaston, W shore of Caleta Loberos at S end of Seno Alberto, *Buck 48199* (CONC, NY); Comuna Cabo de Hornos, Parque Nacional Alberto de Agostini, Isla Grande de Tierra del Fuego, Seno Sargazos, en bahía protegida al fondo del seno, *Larraín 33330B* (CONC, NY), *33339* (CONC, NY); Seno Brujo, Puerto Alegría, laderas al W del puerto, *Larraín 33369* (CONC, NY), *33376* (CONC, NY); Seno Chasco, Puerto Consuelo, subida a montaña al SE de la laguna, *Larraín 33410b2* (CONC, NY), *33415* (CONC, NY), *33416* (CONC, NY), *33417* (CONC, NY), *33420* (CONC, NY), *33425* (CONC, NY); Isla Aguirre, Seno Quo Vadis, laderas empinadas al E del seno, *Larraín 33593* (CONC, NY); Isla Basket, Bahía Murray, ascensión a Cerro Tres Picos, *Larraín*

33752 (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, Seno Courtenay, brazo N, *Larraín 33798* (CONC, NY); Isla Brecknock, *Larraín 33860* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, brazo E del Seno Mama, ladera empinada a los pies de gran cerro, exposición S, *Larraín 33917* (CONC, NY), *33922* (CONC, NY); extremo NE del Seno Aragay, en el istmo de la Península de Brecknock, *Larraín 33957* (CONC, NY); Península de Brecknock, extremo ESE del Seno Término, *Larraín 33986* (CONC, NY); Península de Brecknock, Seno Ocasión, *Larraín 34002* (CONC, NY). ISLAS MALVINAS: WEST FALKLAND. Mt. Adam, *Skottsberg 424* (S). GEORGIAS DEL SUR: Cumberland Bay, *Skottsberg 319* (H).

14. *Racomitrium lamprocarpum* (Müll.Hal.) A.Jaeger — Fig. 4E y 22.

- Racomitrium lamprocarpum* (Müll.Hal.) A.Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1872-73: 90. 1874. ≡ *Grimmia lamprocarpa* Müll.Hal., Syn. Musc. Frond. 1: 802. 1849. ≡ *Bucklandiella lamprocarpa* (Müll.Hal.) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Biodiv. Poland 3: 145. 2003. — Ind. loc.: *Racomitrium catarractarum* [sic] var. 3. Hook. et Wils. in sched. Patria. Insulae Falklandi: J. D. Hooker; lectotipo (seleccionado por Deguchi, 1984): NY!; isolectotipos: NY!, S!, BM! (9 especímenes), BR (no visto).
- Grimmia subnigrita* Müll.Hal., Flora 68: 421. 1885. ≡ *Racomitrium subnigratum* (Müll.Hal.) Paris, Ind. Bryol. 1080. 1898. — Ind. loc.: [Argentina] Fuegia, Port Cook, Mt. Conegliano, ad rupes stillicidiosas alpinas, Febr. 1882: Spegazzini; tipo: B† [Cardot (1908:112) discute acerca de la identidad de este nombre].
- Grimmia sublamprocarpa* Müll.Hal., Flora 68: 422. 1885. ≡ *Racomitrium sublamprocarpum* (Müll.Hal.) Paris, Ind. Bryol. 1080. 1898. — Ind. loc.: [Chile] Fuegia australis, Chair island versus Darwin Sound, ad oram maritimam inter saxa, Majo 1882: Spegazzini; lectotipo: PC (no visto, seleccionado por Ochyra *et al.* 1988). Sinonimizado por Ochyra *et al.* (1988).
- Racomitrium looseri* Thér., Rev. Bryol. Lichénol. 7: 168. 1935. — Ind. loc.: [Chile] San Gabriel, Rio Maipo (prov. Santiago), rochers, 1400-1500 m., coll. Looser; holotipo: PC!; isolectotipo: PUCV! Sinonimizado por Bednarek-Ochyra & Ochyra (1994).
- Racomitrium limbatum* E.B.Bartram, Farlowia 2(3): 311. 1946. — Ind. loc.: [Chile] Fuegia occid.: Isla Clarence, Puerto Beaubasin, ad saxa, No. 2316; holotipo: FH!; isotipos: H!, S! paratipo: H! Sinonimizado por Lawton (1973).
- Racomitrium pachyneuron* Herzog, Darwiniana 11: 218. 1957. — Ind. loc.: Rep. Argentina: Parque Nacional Nahuel Huapi, Los Quilquiles, 765 m. leg. A. Donat, 21.10.1936, n° 116; lectotipo: JE! (seleccionado por Ochyra, 1993) Sinonimizado por Ochyra (1993).
- Racomitrium steerei* D.G.Griffin, Mem. New York Bot. Gard. 45: 298. 1987. — Ind. loc.: Venezuela. Mérida: Páramo de Mucubají, *Fransén 1443*; holotipo: FLAS (no visto); isotipo: NY (no visto); paratipos (Mérida, Barinas, Táchira): FLAS, MERF (no vistos).

Plantas medianas a robustas, verde oliva o más frecuentemente negras, rara vez verde-café. *Tallos* 2–8 cm de longitud, con ramificación simpodial. *Hojas* 2,6–3,5 x 0,7–1,3 mm aovado-lanceoladas, erectas a recurvadas cuando secas, rectas a falcadas. *Punta hialina* inexistente. *Márgenes* recurvados a un lado de la hoja, sólo en la base, planos en el resto de la hoja, frecuentemente engrosados en 2-5 capas de células. *Costa* 120–170 µm de ancho en la base, canaliculada en la base, en sección transversal con 6-11 células ventrales y un grupo dorsal robusto formado por (2-)3-5 filas de subestereidas dorsales. *Lámina* biestratificada en la mitad distal, a veces no completamente biestratificada, pero con márgenes biestratificados en varias filas de células, lisa; *células laminares* porosas en la base y ocasionalmente hacia el ápice, las apicales 10–25 x 7–9 µm, las mediales 25–45 x

8–11 μm , las basales 25–65 x 6–8 μm ; *células marginales basales* indiferenciadas, o que forman una inconspicua banda basal de menos de cinco células hialinas y de paredes rectas; *células alares* diferenciadas, infladas, dispuestas en aurículas. *Hojas periqueciales externas* 1,7–2,0 x 0,8–0,9 mm, aovadas, con costa robusta, con células laminares de paredes sinuosas como en el resto de las hojas en la mitad distal, pero en la base con un borde de varias filas de células con paredes rectas y amarillentas. *Hojas periqueciales internas* 2,0–2,3 x 0,6–1,0 mm, convolutas, liguladas, con ápice obtuso, bordes irregulares y costa que termina bien por debajo del ápice. *Seta* 1-4 por periquecio, 2,0–8,5 mm de longitud, café a negra cuando madura, recta a flexuosa cuando seca, girada hacia la izquierda. *Cápsula* 1,8–3,0 mm de longitud, elíptica, de café a negra cuando seca, brillante; *anillo* conspicuo, deciduo, formado por 1-2 filas de células hialinas, infladas y de paredes engrosadas; *peristoma* 250–400 μm de longitud, con dientes divididos hasta la base o un poco más arriba, finamente papilosos, trabeculados en la cara externa en la base. *Opérculo* 1,0–1,5 mm de longitud, cónico rostrado, rostro recto u oblicuo, café-rojizo, liso, gradualmente angostado desde su base cónica. *Esporas* 20–26 μm de diámetro, esféricas, lisas. *Caliptra* 1,2–1,6 mm de longitud, mitrada, cónica, con 7-9 lacinias cortas en la base.

Discusión: *Racomitrium lamprocarpum* se distingue del resto de los *Racomitrium* de Latinoamérica por las plantas de color negro o verde oliva, las hojas biestratificadas en la mitad distal, con márgenes por lo general engrosados en hasta cinco capas de células en la parte proximal, por las hojas siempre míticas y sin banda marginal basal de células modificadas, y por la presencia de una región alar diferenciada en grupos excavados de células. La única especie que podría confundirse con este taxón dentro del área de estudio es *R. bartramii*, un endémico de Tierra del Fuego conocido sólo de la localidad tipo. Ambos taxones difieren en el ancho de la costa en la parte basal de la hoja, que ocupa 1/4 del ancho de la hoja en la base en *R. bartramii*, y menos de 1/5 en *R. lamprocarpum*, y en la presencia de un margen foliar engrosado de varias capas de células en *R. lamprocarpum*.

Los especímenes que crecen sobre rocas en el interior de bosques, u otros sitios relativamente secos, tienen un nervio más fino, nunca de más de tres capas de células en la base, y la lámina es mayoritariamente monoestratificada, excepto por los bordes, que son biestratificados en una a tres filas de células. Estos especímenes podrían confundirse con *R. orthotrichaceum*, pero ambas especies difieren en la presencia de una banda marginal basal de células diferenciadas muy pronunciada en *R. orthotrichaceum* (inexistente en *R. lamprocarpum*) y en las pseudopapilas frecuentes en *R. orthotrichaceum*, que le dan un

aspecto característico a las hojas en sección transversal. En *R. lamprocarpum* la lámina es consistentemente lisa en todos los especímenes observados. En presencia de esporofitos ambas especies son inconfundibles debido a los dientes del peristoma indivisos (o irregularmente divididos, con los segmentos permaneciendo unidas) en *R. orthotrichaceum*, y la forma de las cápsulas de esta especie, cortamente elípticas e incluso esféricas en algunas ocasiones.

Ni el holotipo de *Racomitrium steerei* D.G.Griffin (Venezuela. Mérida: Páramo de Mucubají, *Fransén 1443*; holotipo: FLAS; isotipo: NY; paratipos: FLAS, MERF), ni ninguno de los paratipos mencionados en la descripción original pudo ser revisado durante este trabajo, pero a juzgar por la descripción original, las ilustraciones, y la discusión entregadas en Griffin (1987), es evidente que *R. steerei* es un sinónimo más de *R. lamprocarpum*.

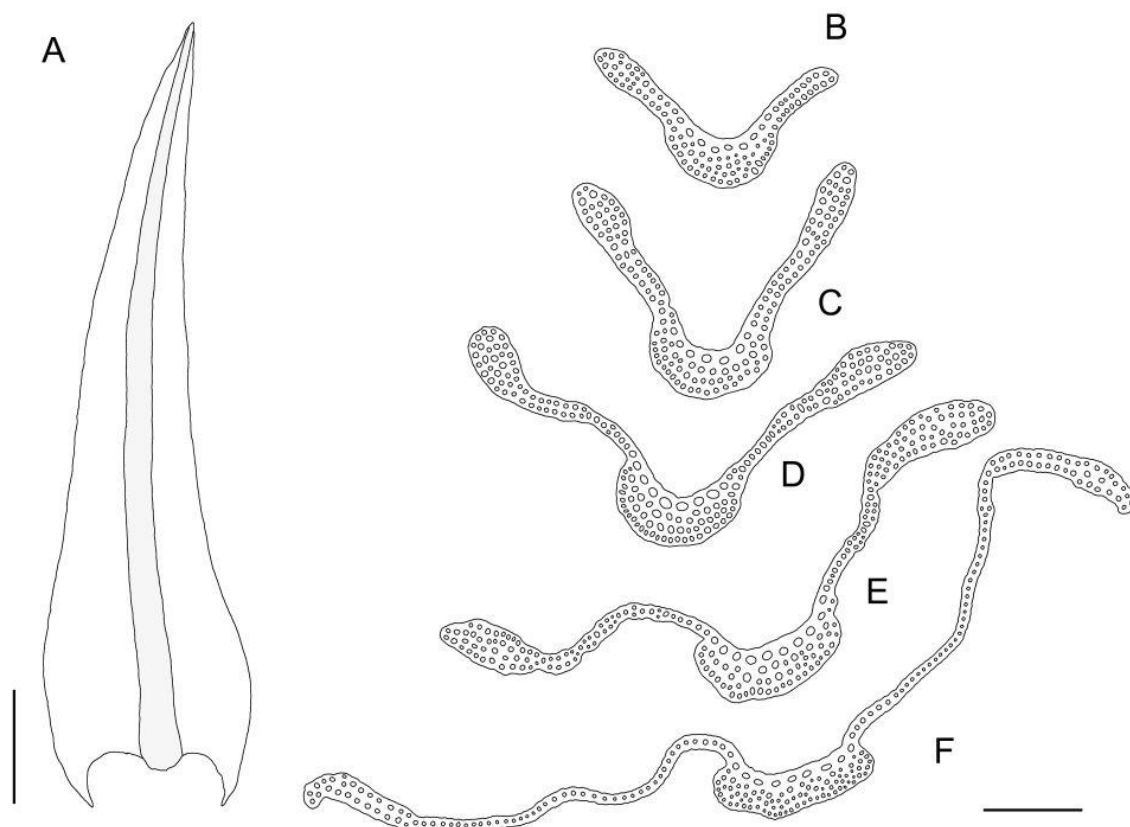


Fig. 22. *Racomitrium lamprocarpum*. A. Hoja. B-F. Secciones transversales de hojas desde el ápice hasta la base. Todos de *Buck 48213* (CONC), Tierra del Fuego, Chile. Escalas: A = 500 μm ; B-F = 100 μm .

Hábitat: *Racomitrium lamprocarpum* es una especie preferentemente reófila, que por lo general cubre las rocas de ríos de aguas rápidas, bordes de lagos y lagunas, a veces creciendo sumergido, o en cascadas, aunque también crece en paredes de roca sombrías y hasta sobre rocas en el interior de diversos tipos de bosques. En el neotrópico crece en páramos o en zonas montañosas, generalmente asociado a cursos de agua, sobre rocas o paredes de roca irrigadas, como también en bosques de yungas, dominados por *Polylepis* y *Gynoxys*, o en bosques de *Weinmannia* y *Hesperomeles*, entre los 2650 y 4000 m s.n.m. En el sur de Sudamérica crece desde el nivel del mar hasta los 2500 m, en zonas cordilleranas abiertas, así como también en ríos flanqueados por bosques de *Nothofagus*, *Drimys*, *Eucryphia*, *Fitzroya*, *Podocarpus*, bosques de mirtáceas, etc., frecuentemente asociado con *Vittia pachyloma* y/o *Scouleria patagonica*.

Distribución: este taxón vive a lo largo de todo el cordón de los Andes, desde Venezuela hasta el Cabo de Hornos, pasando por Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia, Chile y Argentina. También se encuentra en la isla de Masafuera en el archipiélago de Juan Fernández, y en las islas Malvinas. Es la única especie de *Racomitrium* reportada al norte del río Maule en Chile, creciendo en el Cajón del Maipo, Región Metropolitana (Fig. 25B), y también la única especie de *Racomitrium* presente en la Provincia de Buenos Aires en Argentina, de donde se conoce de la Sierra de la Ventana (Fig. 25B). Fuera del área de estudio, la especie ha sido reportada para la isla Kerguelen (Bednarek-Ochyra & Ochyra 1998), isla Macquiere (Bednarek-Ochyra & Ochyra 2007a), isla Heard (Bednarek-Ochyra & Ochyra 2010b), isla Gough (Cardot 1911), Tristán da Cunha (Dixon 1960), y para Ruanda, Kenia, República Democrática del Congo (ex Zaire), Tanzania, Uganda y Sudáfrica en el continente africano (De Sloover 1977 [como *Racomitrium nigro-viride*], Ochyra *et al.* 1988). Además, presenta una interesante disyunción en la Península Ibérica (Ochyra *et al.* 1988, Ochyra 1993).

Ochyra *et al.* (1988) reportan esta especie de la isla de Masatierra en el archipiélago de Juan Fernández, pero los especímenes reportados (*Skottsberg 130* y *131*) provienen de la Quebrada de las Vacas, situada en la isla de Masafuera.

Ilustraciones adicionales: Bednarek-Ochyra & Ochyra 1994 (Fig. 1); Bednarek-Ochyra & Ochyra 1998 (Fig. 1); Bednarek-Ochyra *et al.* 1996 (Fig. 1); Deguchi 1984 (Fig. 28-29); Deguchi 1987 (Pl. 27, como *Racomitrium bartramii*); Lawton 1973 (Figs. 24-32); Magill 1981 (Fig. 83: 1-9, como *R. nigroviride*); Ochyra 1993 (Fig. 1); Ochyra *et al.* 1998 (Figs.

1-5); Roivainen 1955a (Fig. 1: 12, and Fig. 5, ambos como *Racomitrium subnigratum*); De Sloover 1977 (Fig. 83-106, como *R. nigro-viride*); Thériot 1934 (Fig. 2, como *R. looseri*).

Especímenes examinados: ARGENTINA: **BUENOS AIRES.** Sierra de la Ventana, *Roivainen 521* (H, LIL, NY). **NEUQUÉN.** HUILICHES: Parque Nacional Lanín, orilla del Lago Huechulafquen, *Larraín & Suárez 32070* (CONC, LIL). LOS LAGOS: naciente del arroyo Ortiz Basualdo, *Calabrese 271* (LIL). **RÍO NEGRO.** Nahuelhuapi, Los Quilquiles, *Donat 116* (JE – tipo de *Racomitrium pachyneuron*); Parque de Nahuel Huapi, *Donat & Hosseus 116* (JE); Nationalpark Nahuel Huapi bei Bariloche in den Anden, Bachschlucht des Arroyo Lopez, *Schäfer-Verwimp & Verwimp 7981* (NY). **CHUBUT.** FUTALEUFU: Parque Nacional Los Alerces, sendero hacia El Cocinero, *Larraín & Suárez 32451* (CONC, LIL). **TIERRA DEL FUEGO.** USHUAIA: Bahía Buen Suceso, Morro Sur, *Matteri & Schiavone 3780a*, *Musci Fuegiani Exsiccati n° 89* (LIL, MO, S); Río Olivia, *Santesson M 44* (S), *Roivainen 1158* (H), *Roivainen 1160* (BM, F [2 especímenes], H, MO), *Skottsberg 390* (S, SGO), *75* (S); Ushuaia, *Dusén s.n.* (JE); Beagle-Canal, *Gusinde 344* (S). **BOLIVIA:** **COCHABAMBA.** Quillacollo/Chaparé/Ayopaya, Serranías de Tarucani, Laguna Tarucani, *Lewis 79-2462* (MA). **LA PAZ.** INQUISIVI: Río Condor Khala, *Lewis 39367* (LPB); Río Glorieta, Aguas Termales de Huichincani, *Lewis 38980* (LPB); km 2 above Quime, *Lewis 87-961* (LPB); Molinos, Estancia Villa El Carmen, *Lewis 86-154* (LPB); Laguna Huichincani, ca 8,5 km NW of Quime, *Lewis 87-430* (LPB); Jalancha, along Río Chaca Jahuira, *Lewis 39514* (LPB). LARECAJA: Nevado Jankho Uma, above mina St. Antonio, across canyon from Millipaya, *Lewis 79-1413* (MA), *79-1484* (MO). FRANZ TAMAYO: along the trail between Pelechuco and Moxos, ca. 2 km downstream from Pelechuco, *Lewis 88-1490* (LPB), *Lewis 88-1534* (LPB, MO); area natural de Manejo Integrado Apolobamba, Keara Nuevo, hacia el NW, *Fuentes et al. 8312* (MA, MERC, MO), *8320* (MO). MURILLO: Río Zongo, SW slope of Cerro Chekhara, *Lewis 79-1827* (MA); Pongo, entrada a la mina Elva, *Linneo et al. 1384* (MO). NOR YUNGAS: Unduavi, Río Coscapa trail, *Lewis 88-303* (LPB); Kolini, along the road between the Cumbre de La Paz and Unduavi between Laguna Kolini and Cuadrilla 35 and along S facing slopes of Cerro Picacho Kasiri, *Lewis 88-746 d-6* (NY). PROVINCE UNKNOWN: Chori Huaranco, *Lewis 87-838* (MO). **CHILE:** **METROPOLITANA.** CORDILLERA: San Gabriel, vallée du Maipo, *Looser 1055* (PC, PUCV – tipo de *Racomitrium looseri*). **MAULE.** TALCA: Reserva Nacional “Altos de Vilches” [sic], *Müller C710* (CONC), *C722* (CONC); Laguna del Maule (ca. 125 km SO von Talca), am Nordufer des Sees, *Müller C193* (CONC), *C215* (CONC). CAUQUENES: Reserva Nacional Los Ruiles, sector Río Curacautín, *Larraín 28397* (CONC), *Müller C801* (CONC), *C839* (CONC). **Bío-Bío.** ÑUBLE: San Fabián ca 60 km east of San Carlos, about 2-5 km from San Fabián along trail to Lago Valiente, *Landrum 1502a* (NY), *1502b* (MO); San José del Trumao, *Ireland & Bellolio 34509* (CONC); Shangri-La, old German refuge, *Ireland & Bellolio 34424* (CONC, MO); Termas de Chillán & environs, *Ireland & Bellolio 30520* (CONC, MO); Diguillín River at Los Cipreses Farm, *Ireland & Bellolio 35786* (CONC). Bío-Bío: Ecological Reserve Coligual, *Ireland & Bellolio 35225* (MO); 37,7 km S of El Barco Lake, *Ireland & Bellolio 34256* (CONC), *34257* (CONC), *34269* (CONC, BM), *34287* (CONC); valley of Rucue River, *Ireland & Bellolio 35057 p.p.* (CONC); Yungay, Río Trilaleo, *Larraín 34035* (CONC), *34060* (CONC). **ARAUCANÍA.** MALLECO: Parque Nacional Nahuelbuta, *Deguchi 31512* (HIRO, SGO), between administration and Piedra del Águila, *Larraín 27613* (CONC), Aguas Calientes, *Crosby 13089* (MA, MO), Casa de Pincheira, *Mahu 13482* (MO), Estero Aguas Calientes, *Mahu 7755* (MO, NY), Estero Aguas

Calientes, frente a la Casa de Pincheira, *Mahu* 6063 (MO), 8650 (MO), río Pehuenco, sector de asados junto al centro de informaciones ecológicas, *Larraín* 31931 (CONC); Tolhuaca, *Reiche* s.n. (SGO 3598). CAUTÍN: Pucón, Río Kawello, *Larraín* 17713 (CONC), Quebrada Quelhue, *Zegers* s.n. (CONC); Parque Nacional Villarrica, north slope of Volcán Villarrica very near upper limit of forest and near refugio Villarrica, 6,1 km by road south of park entrance, *Crosby* 11813 (MO), Volcán Villarrica, *Hosseus* 187 (JE); Salto Palguín, Río Palguín, *Crosby* 11894 (MA); Cerro Lungoico, *Schwabe* 40 (JE); Parque Nacional Conguillío, around Lago Conguillío, NE slope of Volcán Llaima, *Deguchi* 31210 (HIRO), 31227 p.p. (HIRO), Tal des Río Captrén am nordwestl. Park-ausgang, *Müller* C1395 (CONC); Reserva Nacional Lago Galletué, puente Los Milicos, afloramiento rocoso junto al río, *Larraín & Suárez* 32009 (CONC, LIL); Galletué, *Toro* 27 (PUCV). **LOS RÍOS.** VALDIVIA: Lago Panguipulli, Choshuenco, *Santesson* M 722 (S); zwischen Corral und Amargos, *Hosseus* 577 (CONC, JE); Lago Riñihue, Río Enco, *Santesson* M 202 (S [2 especímenes]); Panguipulli, Lago Riñihue, lado norte, *Montero* 9524 (CONC); forest in vicinity of hot mineral bath at Forestal Trafún, *Crosby* 11701 (MO). **LOS LAGOS.** OSORNO: Aguas Calientes, margin of Río Chanleufú near falls, 4 km by road from Termas de Puyehue along road to Refugio Antillanca, *Crosby* 12036 (BONN, MA, MO, NY); Volcán Antillanca, *Ruthsatz* s.n. (H 3128603); Parque Nacional Puyehue, around Chile-Argentina border along Ruta Internacional 215, *Deguchi* 31369 (HIRO, SGO), between refugio Antillanca and Hotel Termas de Puyehue, *Deguchi* 31352 (HIRO, SGO), 31353 (HIRO, SGO), down below Chile-Argentina border, *Deguchi* 31378 (HIRO, SGO), between El Pato and Salto del Indio, *Deguchi* 31405 (HIRO), ca 74 km east of Osorno, Salto del Indio, *Landrum* 619 (MO), camino a Antillanca, *Larraín* 25394 A (CONC); near Prov. Valdivia boundary, Anticura, vicinity of Salto del Indio, 19 km by road east of Termas de Puyehue along international highway, *Crosby* 12246 (MO). LLANQUIHUE: Alerce Andino National Park, *Gardner* 3484 (LIL), N entrance, 1 km S of Correntoso, *Holz & Franzaring* CH 00-18 (MO, NY); logging area, about 20km north of Lenca, ca. 25 km southeast of Puerto Montt, *Deguchi* 25338 (HIRO, SGO); Parque Nacional Vicente Pérez Rosales, puente Río Manzano, *Pizarro* E10 (PUCV), E10B (PUCV), *Vidal & Redón* E11 M1-M3 (PUCV), ladera Cerro Derrumbes, *Pizarro* E16 (PUCV), Petrohué, Lago Todos los Santos, *Holz & Franzaring* CH 00-121 (MO, NY); Termas de Puyehue, Río Chauleufu, *Schwabe* III/e (JE); La Picada, *McCleary* s.n. (F 1182604); around Lago Chapo, ca. 40 km southeast of Puerto Montt, *Deguchi* 25550 (HIRO, SGO); Hornopirén, Río Blanco, südl. Flussufer, *Frahm* 12-14 (BONN). CHILOÉ: along Río Pudidi, near aserradero at San Pedro, Cordillera San Pedro, *Crosby* 12453 (MA, MO). PALENA: Río Chaitén, *Larraín* 18204 (CONC); Río Puelo, pasarela en Puerto Urrutia, *Larraín* 25879 (CONC); Parque Pumalín, Caleta Gonzalo, *Larraín* 31174 (CONC), sendero Cascadas, *Larraín* 31184 (CONC). **AISÉN.** AISÉN: ins. Guaitecas, *Dusén* 643 (S); Península Taitao, vicinity of Raleigh International hut, located on S bank of Brazo Desagüe near its junction with Brazo norte, Lago Presidente Ríos, *Crosby* 16167 (NY); in valle fluminis Aysén, *Dusén* 380 (H), 388 (BM [2 especímenes], CONC, FH, JE, NY, S [2 especímenes] – qirotipos de *Racomitrium subnigratum* Dusén), *Dusén* s.n. (S, JE – como *Racomitrium subnigratum* Dus. n.sp.! in sched.), 40 (S – como *Racomitrium subnigratum* Dus. n.sp. in sched.); around Villa Pangal, 9 km north of Puerto Aisén, *Deguchi* 25811 (HIRO, SGO), 25813 (HIRO, SGO); Lago Yulton, 30 km al NW de Puerto Aisén, orilla del lago en sector E, *García* 4132 (CONC); Puerto Aisén, *Seki* 232 (H), 246 (H, HIRO); Parque Nacional de Río Simpson, along route 245, *Deguchi* 25669 (HIRO), 25673 (SGO), 25676 (HIRO, SGO); 8.9 kms S of Puyuhuapi on gravel road to Pto. Aysen, *Stuessy et al.* 7424 (CONC); Puyuhuapi, Gletscherbach, *Schwabe* 19, 60 (JE, S [2 especímenes] – tipo de *Racomitrium*

pachyneuron fo. *aquatica*); Pto. Puyuhuapi, ventisquero, *Schwabe* 226 (JE); Puerto Magdalena, *Schwabe* 20/a (JE); Lago Risopatrón, *Schwabe s.n.* (JE); Río Exploradores [Río Teresa-Río Verde], *Seki* 529 (H), [Río Teresa], *Seki* 426 (H). GENERAL CARRERA: Ruta 7, paralelo al Río Murta, *Larraín & Vargas* 26361 (CONC); Río Baker, El Saltón, *Teneb & Rodríguez s.n.* (CONC). CAPITÁN PRAT: Lago Quetru, *Larraín & Palfner* 27861 A (CONC), 27865 (CONC); Río Carrera, *Larraín & Vargas* 26600 (CONC); Río Baker, Balsa Baker, *Larraín & Vargas* 27734 A (CONC), Río Bravo, *Larraín & Vargas* 27008 (CONC); Ruta 7, sector Los Mellizos, *Larraín & Palfner* 27760 (CONC). MAGALLANES. ÚLTIMA ESPERANZA: Parque Nacional Torres del Paine, *Osorio s.n.* (SGO), Lago Grey, *Larraín* 27443 (CONC), Río Pingo near the suspension bridge below the Guardería Lago Grey, *Townsend* 97/168 (SGO), an der Ostseite vom Glaciar Grey zwischen Campamento Paso und Refugio Grey, *Müller* C1642 (CONC), Tal des Río de los Perros wenig südlich Refugio Dickson, *Müller* C1431 (CONC), C1710 (CONC); Puerto Bueno, *Dusén* 40 (NY, S [2 especímenes]). MAGALLANES: Río La Caleta, Brunswick Peninsula, *Kanda* 405 (HIP), 430 (HIP); around Punta Canelo, west coast of Península de Brunswick, *Deguchi* 26439 (HIRO, SGO), 26440 (HIRO, SGO), 26441 (SGO), 26442 (HIRO, SGO), 26443 (SGO); Isla Clarence, Puerto Beaubasin, *Roivainen* 2316 (FH, H, S – tipo de *Racomitrium limbatum*). TIERRA DEL FUEGO: between Cameron and Vicuña, *Deguchi* 26188 (HIRO, SGO); Lac Cami [o Fagnano], baie de l'expédition, *Halle & Skottsberg* 389 (BM [nombre del recolector indicado como sólo Halle, localidad como Lago Fagnano], S); Río Azopardo, *Dusén* 210 (S); Fjordo Martínez, *Roivainen* 139a (S), *Roivainen s.n.* (H 3126594); Fjordo Finlandia, Brazo Aino, *Roivainen* 138a (S); Fjordo de Agostini, Bahía Groth-Hansen, *Roivainen* 2286 (S); Isla Grande de Tierra del Fuego, Parque Nacional Alberto de Agostini, along SW shore of Canal Gabriel, opposite Punta Okey, near mouth of Angostura Gabriel where glacial melt forms small waterfall, *Buck* 47804 (CONC, NY); Comuna de Timaukel, Isla Grande de Tierra del Fuego, Parque Nacional Alberto de Agostini, ribera N del Seno Agostini, faldeos del Monte Buckland, *Larraín & Shevock* 33519 (CONC, NY), 33520 (CONC, NY). ANTÁRTICA CHILENA: Hermite Island, Cape Horn, *Hooker* 135 (FH [2 especímenes]), 135b (BM), 136 (FH); Lago Acigami, *Skottsberg* 77 (S); Isla Navarino, Bahía Honda, ca. 10 km E of Puerto Navarino, ca. 46 km W of Puerto Williams, *Buck* 41241 p.p. (CONC, NY); Parque Nacional Alberto de Agostini, Isla Hoste, Península Cloue, Caleta Coloane, S of Brazo Sudoeste of Beagle Channel, *Buck* 47904 (CONC); Comuna Cabo de Hornos, Parque Nacional Cabo de Hornos, Islas Wollaston, Isla Wollaston, W shore of Caleta Loberos at S end of Seno Alberto, *Buck* 48201 (CONC, NY); *ibid.*, Islas Hermite, E shore of Isla Hermite, Caleta Saint [sic] Martin, *Buck* 48213 (CONC, NY), 48214 (CONC, NY), 48221 (CONC, NY); *ibid.*, NE shore of Isla Hermite, cove SSW of Isla Maxwell, from shore to unnamed lake, *Buck* 48259 (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, Seno Bluff, Puerto Saco, *Larraín* 33270 (CONC, NY), 33271 (CONC, NY); Seno Sargazos, en bahía protegida al fondo del seno, *Larraín* 33340 (CONC, NY), 33346 (CONC, NY); Seno Brujo, Puerto Alegría, laderas al W del puerto, *Larraín* 33364 (CONC, NY), 33372b (CONC, NY); Seno Chasco, Puerto Consuelo, *Larraín* 33397 (CONC, NY); Brazo SW del Seno Chasco, al final del seno, en la costa junto al istmo donde comienza la Península Brecknock, *Larraín* 33460 (CONC, NY); Isla London (Islas Camden), laderas al E del Pico Horacio, *Larraín* 33630 (CONC, NY); Isla Sidney (Islas Camden), sector NW, extremo S de seno sin nombre, entre Punta Quarzo y Punta Mono, *Larraín* 33675 (CONC, NY); Isla Georgiana, NE de la bahía situada al S de la isla, *Larraín & Shaw* 33711 (CONC, NY), 33716 (CONC, NY), 33718 (CONC, NY), 33723 (CONC, NY), 33724 (CONC, NY); Isla Basket, Bahía Murray, ascensión a

Cerro Tres Picos, *Larraín 33730* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, Península de Edwards, faldeos al E del Monte Edwards, *Larraín 33817* (CONC, NY); Isla Brecknock, *Larraín 33870* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, costa NW de la Península de Edwards, en el extremo NE de un seno sin nombre, *Larraín 33904* (CONC, NY); extremo NE del Seno Aragay, en el istmo de la Península de Brecknock, *Larraín 33949* (CONC, NY), *33951* (CONC, NY); Península de Brecknock, extremo ESE del Seno Término, *Larraín 33968a* (CONC, NY), *33975a* (CONC, NY). COLOMBIA: **ANTIOQUÍA**. URAO: Corregimiento de Encarnación, Páramo de Frontino, *Curso de Fitogeografía 12* (MO). **VALLE DEL CAUCA**. Darién, Páramo del Duende, Cerro Calima, *Churchill 19531* (MA, MO). **NARIÑO**. PASTO: La Cocha Negra, faldas del Volcán Galeras, *Ramírez 7694* (MO). **PUTUMAYO**. COLÓN: Reserva Natural La Rejaya, orillas Río Negro, *Ramírez 10254* (MO), *Ramírez et al. 10362* (MO). ECUADOR: **LOJA**. surroundings of Laguna Chuquiragua east of Amaluza, *Laegaard et al. 19268* (MO). **NAPO**. Laguna Parcacocha, *Løjtnant & Molau 11130* (MO, NY). **PICHINCHA**. W side of Volcán Atacazo, along drinking-water canal, ca 5 km S of Campamento, *Leagaard 53275* (NY); camino desde el teleférico de Quito (estación terminal) hasta el Rucu-Pichincha, *Larraín 32852* (CONC). ISLAS MALVINAS: Westpoint Island, *Skottsberg 412* (S). **WEST FALKLAND**. Warrah River, *Halle & Skottsberg 421* (H, S); Weddell Island, *Empetrum* heath in Waterfall Valley, W of settlement, *Engel 3306* (H, SGO). Sine loco indicatio, *Hooker 207* (BM [varios especímenes], FH – tipo de *Grimmia lamprocarpa*), *Hooker s.n.* (FH 3940[d]), *Hooker s.n.* (BM, NY [2 especímenes], S – tipo de *Grimmia lamprocarpa*). JUAN FERNÁNDEZ: **MASAFUERA**. Correspondencia Camp, *Skottsberg M 157* (H, S), *Skottsberg & Skottsberg M 186* (H, S); prope Correspondencia, *Skottsberg & Skottsberg 132* (BM, NY, S [2 especímenes], SGO), *140* (S); Quebrada de las Vacas, *Skottsberg & Skottsberg 130* (S), *131* (BM, NY, S [2 especímenes]); near summit of Los Inocentes, *Hatcher & Engel 94* (H). PERÚ: **ANCASH**. along a stream, ca 10 mi. from Yungay, *Allen 4331* (MO). VENEZUELA: **MÉRIDA**. Sucre, Mucubaji, *León et al. YL 0415/L* (MERC).

15. *Racomitrium orthotrichaceum* (Müll.Hal.) Paris — Figs. 4F y 23.

Racomitrium orthotrichaceum (Müll.Hal.) Paris, Ind. Bryol. 1078. 1898. ≡ *Grimmia orthotrichacea* Müll.Hal., Bot. Jahrb. Syst. 5: 81. 1883. ≡ *Bucklandiella orthotrichacea* (Müll.Hal.) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Biodiv. Poland 3: 146. 2003. — Ind. loc.: Kerguelen, Naumann (sin cita explícita, cf. Müller 1889: 29-30); lectotipo (designado aquí): 455. *Grimmia* (*Dryptodon*) *orthotrichacea* C.Müller n.sp. Formdmn (?) Granit. (?) Koepan. (?) Dec. 74. Lg. Naum. ex Herb. Prahl (HBG!); isolectotipos: BM (2 especímenes)!, H!

Grimmia ochracea Müll.Hal., Bot. Jahrb. Syst. 5: 81. 1883. **syn. nov.** — Ind. loc.: Kerguelen, Naumann (sin cita explícita, cf. Müller 1889: 29-30); lectotipo (designado aquí): Ex Museo botanico Berolinensi. *Grimmia ochracea* C. Müll. n. sp. Kerguelen Gazellen Expedit. n. 246. L. Naumann (BM!); isolectotipo: BM!

Grimmia genuflexa Müll.Hal., Bot. Jahrb. Syst. 5: 81. 1883. ≡ *Racomitrium genuflexum* (Müll.Hal.) Ochyra & Matteri, Fragm. Florist. Geobot. 41: 1009. 1996. (*non Racomitrium genuflexum* (Müll.Hal.) Paris ex Clifford, Bryologist 58: 331. 1955, *nom. inval. in synonym.*) — Ind. loc.: Kerguelen, Naumann (sin cita explícita, *vide* Müller 1889: 29); lectotipo (seleccionado por Ochyra & Matteri 1996): PC (no visto); isolectotipo: HBG! Sinonimizado por Deguchi (1984).

Racomitrium stenocladoides Roiv., Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. "Vanamo" 9(2): 94. 1955. — Ind. loc.: [Chile] Tipo no. 2647: Fuegia occ.: Monte Buckland, on humid schistose sand border of alpine rivulet, ca. 600 m. above sea level; holotipo: H! Sinonimizado por Deguchi (1984).

Racomitrium grimmioides Herzog, Darwiniana 11: 218. 1957. ≡ *Bucklandiella grimmioides* (Herzog) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Biodiv. Poland 3: 145. 2003. **syn. nov.** — Ind. loc.: República Argentina: Tronador, Filo Bariloche, "en rocas sombrías", 1.400 m (n° 180); *ibid.*, "Campamento, en rocas", 1.500 m (n° 192), leg. A. Donat, 1.6.37; holotipo: JE (no visto); isotipo: JE!

Plantas medianas, verde amarillento a verde oliva. *Tallos* 1–4 cm de longitud, con ramificación simpodial. *Hojas* 1,8–2,7 x 0,4–0,8 mm, aovado-lanceoladas, erectas a patentes cuando secas, rectas a falcadas. *Punta hialina* inexistente, aunque en raras ocasiones las hojas terminan en un breve mucrón hialino. *Márgenes* recurvados a un lado de la hoja más que al otro, generalmente hasta la mitad de la hoja, arriba planos, biestratosos en 1-6 filas de células en la mitad distal de las hojas, abajo engrosados en hasta cuatro capas de células en las 2-4 filas marginales. *Costa* 60–100 µm de ancho en la base, reniforme a semicircular en sección, en sección transversal con 5-7 células ventrales y un grupo dorsal robusto de subestereidas dispuestas en 2-3(-4) capas, percurrente. *Lámina* monoestratificada, con bordes 2(-4)-estratosos, pseudopapilosa; *células laminares* no porosas, las apicales 6–15 x 6–9 µm, las mediales 10–25 x 6–8 µm, las basales 15–35(-40) x 8–10 µm; *células marginales basales* diferenciadas en una fila de 15–20 células hialinas y de paredes rectas, a veces formando una fila doble, especialmente en la base;

células alares diferenciadas, infladas, de paredes gruesas, amarillas a anaranjadas, generalmente en grupos excavados. *Hojas periqueciales externas* 2,5–3,2 x 0,4–0,6 mm, linear-lanceoladas, a veces fuertemente plegadas, de lo contrario cóncavas, gradualmente acuminadas, míticas, con la costa desvaneciéndose por debajo del ápice, con varias filas de células hialinas y de paredes rectas en los márgenes proximales, y las células de la mitad distal iguales que las del resto de las hojas vegetativas, con células cuadradas o cortorectangulares y de paredes sinuosas, concoloras. *Hojas periqueciales internas* convolutas, oblongas, acuminadas, a veces con el ápice truncado, similares a las más externas, con una base hialina formada por células de paredes rectas, y la mitad distal con areolación igual a la del resto de las hojas, concolora. *Seta* una por periquecio, 1,8–3,0 mm de longitud, verde-amarillenta a café-rojiza cuando madura, girada hacia la izquierda. *Cápsula* 1,2–1,6 mm de longitud, elíptica a esférica, verde amarillenta a café, tornándose oscura cuando madura; *anillo* conspicuo, deciduo, formado por 1-2 filas de células hialinas, infladas y de paredes gruesas; *peristoma* de 16 dientes enteros o irregularmente divididos en la mitad distal (si están divididos los segmentos permanecen unidos en varios puntos), 150–300 µm de longitud, rojos, papilosos. *Opérculo* 0,9–1,1 mm de longitud, cónico rostrado, de rostro recto o rara vez levemente oblicuo, abruptamente angostado desde su base cónica. *Esporas* 20–27 µm de diámetro, esféricas, lisas a suavemente granulosas. *Caliptra* 1,2–1,4 mm de longitud, amarilla en la base y oscura en el extremo, con cinco lacinias profundas en la base, patentes.

Discusión: *Racomitrium orthotrichaceum* se distingue por sus hojas míticas, la costa robusta formada por al menos tres capas de células en la parte proximal, los bordes generalmente biestratificados en varias filas de células, las hojas usualmente pseudopapilosas, la presencia de una notoria banda marginal basal de células diferenciadas, las grandes esporas de hasta 27 µm, y las cápsulas subesféricas con dientes enteros o divididos pero que permanecen fusionados cuando maduros y las caliptras con profundas lacinias patentes en la madurez. Este taxón puede ser confundido con *R. lamprocarpum*, especie que se diferencia por no tener la banda marginal basal de células diferenciadas y láminas consistentemente lisas. Las diferencias con *R. stenocladum* se discuten bajo esta especie. Los especímenes del Monte Buckland recolectados por Roivainen [2680 (S)] y determinados como *R. stenocladoides*, son algo distintos en la forma de la costa, tienen no más de 4 células ventrales, el nervio semicircular y mucho más angosto que las expresiones típicas de *R. orthotrichaceum*, además de tener la lámina completamente

monoestratificada. Estas diferencias son interpretadas aquí como un extremo de la variabilidad del taxón y no se les reconoce una singularidad taxonómica. De todos modos, al igual que para *R. stenocladum*, se requiere de un mayor número de colecciones fértiles y de estudios moleculares para poder resolver las relaciones de parentesco de estos tres taxones.

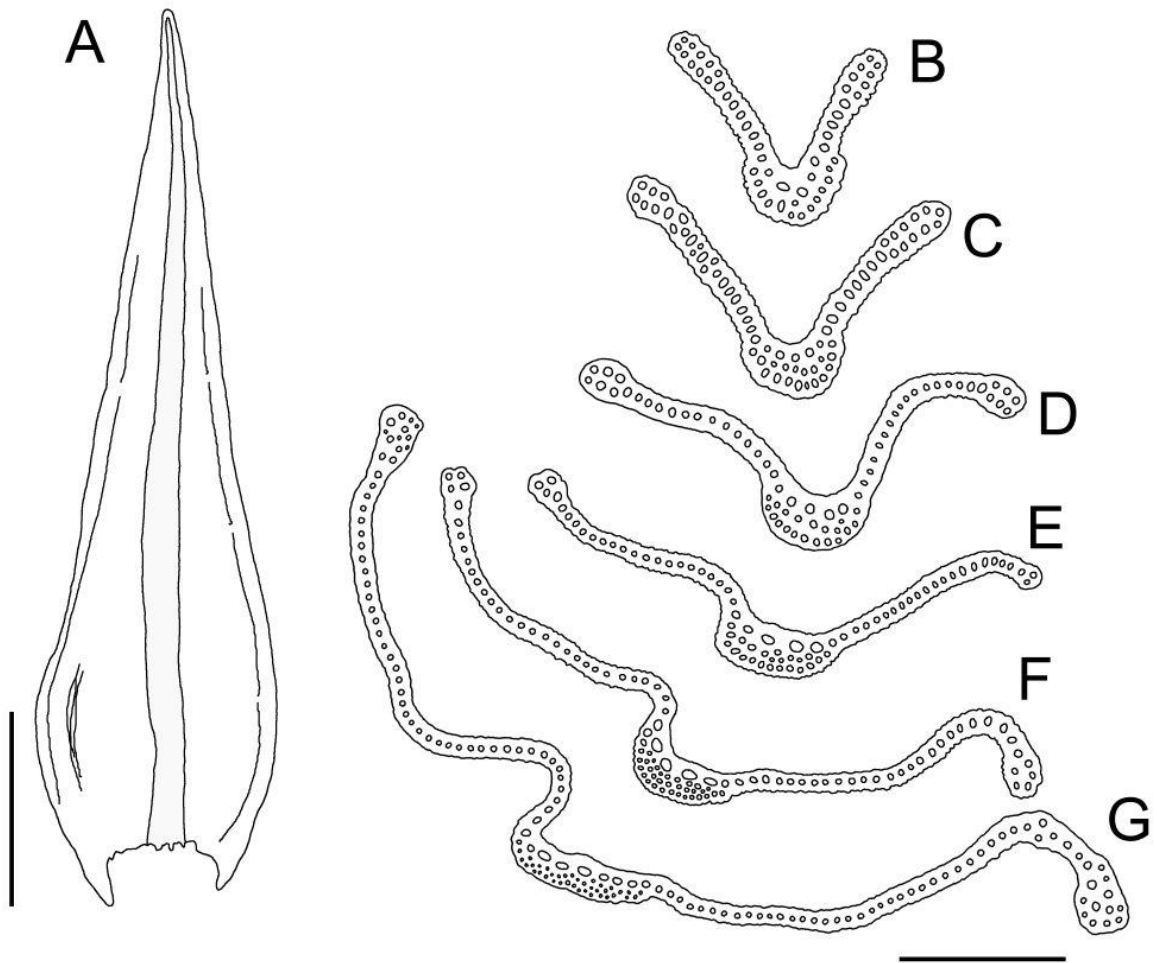


Fig. 23. *Racomitrium orthotrichaceum*. A. Hoja. B-G. Secciones transversales de hojas desde el ápice hasta la base. A, C, D, G de *Larraín 31907* (CONC), Cautín, Chile; B de *Pizarro E15* (PUCV), Llanquihue, Chile; E-F de *Naumann s.n.* (HBG), Kerguelen, lectotipo de *Grimmia orthotrichacea* Müll.Hal. Escalas: A = 500 μm ; B-G = 100 μm .

Hábitat: *Racomitrium orthotrichaceum* suele vivir sobre rocas húmedas o paredones de roca irrigada, siendo una especie parcialmente reófila. También se puede encontrar en arena junto a cursos de agua o en el suelo abierto de las zonas andinas. En el extremo norte de su área de distribución crece sólo entre los 1200 y los 1500 m s.n.m., mientras que más al sur se le encuentra desde el nivel del mar hasta los 1350 m s.n.m.

Distribución: este taxón se distribuye en Chile desde la provincia de Talca hasta Tierra del Fuego, en Argentina entre Río Negro y Tierra del Fuego, así como también en las islas Georgias del Sur (Fig. 25C). Fuera del rango del área de estudio, este taxón ha sido reportado de Kerguelen (Müller 1883, Cardot 1916), localidad de donde proviene el tipo.

Ilustraciones adicionales: Deguchi 1984 (Figs. 31-32); Larraín *et al.* 2011b (Lam. 1, Figs. 1-24); Roivainen 1955a (Fig. 1: 13, como *R. stenocladooides*).

Especímenes examinados: ARGENTINA: **RÍO NEGRO.** Nahuel Huapi, Tronador, Filo Variloche [sic], *Donat 192 Bri* (JE – tipo de *Racomitrium grimmioides*). **CHUBUT.** FUTALEUFU: Parque Nacional Los Alerces, sendero hacia El Cocinero, *Larraín & Suárez 32471 A* (CONC, LIL). **TIERRA DEL FUEGO.** USHUAIA: Sierra Sorondo, the northern slope above Las Cotorras (about 20 km ESE of Ushuaia), *Santesson M835* (F, NY, S). CHILE: **MAULE.** TALCA: Reserva Nacional “Altos de Vilches” [sic], *Müller C698* (CONC). **BÍO-BÍO.** ÑUBLE: small end of Las Truchas Lake, *Ireland & Bellolio 36162* (CONC); alrededores del Hotel Termas de Chillán, ca. 100 m más arriba del Gran Hotel, *Larraín 25906* (CONC). **ARAUCANÍA.** CAUTÍN: Parque Nacional Villarrica, base del Volcán Lanín, en pared de roca unos kms antes del paso fronterizo Mamuil-Malal, *Larraín 31907* (CONC), *31999* (CONC). **LOS RÍOS.** VALDIVIA: Laguna Los Patos, SW slope of Volcán Quetrupillán, *Crosby 11727* (CONC, MA). **LOS LAGOS.** LLANQUIHUE: Parque Nacional Vicente Pérez Rosales, Cerro Derrumbes, *Pizarro E15* (PUCV), *E16* (PUCV). **AISÉN.** AISÉN: Cerro-Tesoro-Massiv, *Schwabe 39* (CONC, JE). **CAPITÁN PRAT:** Reserva Nacional Tamango, camino a cumbre Cerro Tamango, *Cuvertino s.n.* (SGO 149220). **MAGALLANES.** ÚLTIMA ESPERANZA: Nationalpark “Torres del Paine”, Gebirgszug zwischen Campamento Los Perros und Campamento Paso, *Müller C1487* (CONC). **TIERRA DEL FUEGO:** Estancia Vicuña, Puesto 20, Cerro Fuentes, *Roivainen 722a* (H, S); Puerto Yartou, Pico Nariz, *Roivainen 824* (H); Monte Buckland, *Roivainen 2647* (H – tipo de *Racomitrium stenocladooides*), *Roivainen 2680* (S). **GEORGAS DEL SUR:** Lönnberg Valley, Barff Peninsula, *Longton 384* (BM); Stromness Bay, west side of Olsen Valley, opposite Ruby Peak, *Greene 2966* (BM).

16. *Racomitrium pachydietyon* Cardot — Figs. 4C y 24.

Racomitrium pachydietyon Cardot, Wiss. Erb. Schwed. Südpolar-Exp. 4(8): 113. 1908. ≡ *Bucklandiella pachydietyon* (Cardot) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Biodiv. Poland 3: 147. 2003. — Ind. loc.: [Chile] Patagonie occidentale: Puerto Bueno (Dusén). [Chile] Terre-de-Feu: Rio Azopardo (Dusén). [Argentina] Ile des Etats: Port-Cook (Skottsberg, n^{os} 78, 80). Distrib. géogr. Géorgie du Sud; lectotipo (*Skottsberg* 78, seleccionado por Bell 1974): PC!; isolectotipos: H!, S!; sintipos: (1) *Skottsberg* 80: PC!, S (no visto); (2) *Skottsberg* 312 (*pro parte*): PC!, S (no visto). [Nota 1: el primer sintipo citado en el protólogo corresponde a *Dusén* 34 de Puerto Bueno, espécimen elegido por el mismo Cardot en el apéndice de su obra (Cardot 1908) como el tipo de *R. symphyodontum* var. *dusenii* (= *Racomitrium didymum*), reconociendo sus diferencias con su concepto de *R. pachydietyon*, como ya notara Ochyra *et al.* (2008). Nota 2: el segundo sintipo indicado por Cardot (1908) y Ochyra *et al.* (2008), que corresponde a *Dusén* 266 de Río Azopardo, Tierra del Fuego (H! [2 especímenes], S!), también corresponde al tipo de *Racomitrium stenocladum* var. *obtusum* Dusén, un sinónimo de *Racomitrium rupestre*. Desafortunadamente, el material de PC, que debería estar etiquetado como *R. pachydietyon* sp. nov. por Cardot, no pudo ser observado, y tampoco está disponible como fototipo].

Grimmia suborthotrichacea Müll.Hal. var. *robustissima* Müll.Hal., Forschungr. Gazelle Bot. 4: 30. 1889. — Ind. loc.: Kerguelen (J. D. Hooker, Dr. Naumann); lectotipo: BM-Hooker (no visto, seleccionado por Ochyra *et al.* 2008); isolectotipos: FH!, BM-Hampe (no visto). Sinonimizado por Ochyra *et al.* (2008).

Racomitrium symphyodontum (Müll.Hal.) Paris var. *muticum* Cardot, Bull. Herb. Boissier, sér. 2, 5: 1004. 1905. — Ind. loc.: [Argentina] Ile des Etats: Por-Cook; lectotipo (seleccionado por Ochyra *et al.* 2008): *Skottsberg* 78, PC!; isolectotipos: H!, S!, PC (no visto). (homotípico con *Racomitrium pachydietyon*).

Plantas medianas a robustas, café a amarillas hacia el ápice, oscuras hacia la base, en raras ocasiones negras. *Tallos* 1–6(–9) cm de longitud erectos a levemente decumbentes, simples o con ramificación simpodial. *Hojas* (1,5–)2,0–2,5 x 0,35–0,65 mm, lanceoladas, adpresas a erectas cuando secas, a veces dispuestas en varias filas a lo largo de los tallos, lo que da a las plantas un aspecto robusto, con ápice obtuso, a veces cuculado. *Punta hialina* inexistente. *Márgenes* recurvados proximalmente, generalmente más de un lado de la hoja que del otro, a veces a un lado de la hoja con un fuerte pliegue en la parte proximal, planos distalmente. *Costa* 40–65 µm de ancho en la base, percurrente a subpercurrente, a veces terminando bien por debajo del ápice, débil, convexa en la mitad de la hoja, aplanada en la base, característicamente asimétrica en la mitad proximal, con 2(-3) células ventrales infladas y un grupo de 6-12 subestereidas dorsales distribuidas asimétricamente, en dos capas difusas, a veces la costa se ensancha hacia la parte media de las hojas, donde puede llegar a tener 3(-4) células ventrales. *Lámina* monoestratificada en toda su longitud, con

infrecuentes puntos biestratificados en los márgenes distales, con las paredes celulares engrosadas a un lado de la hoja, en la parte proximal, lisa; *células laminares* frecuentemente porosas en la base, a veces también en la región distal, las apicales 5–25 x 6–8 μm , las mediales 12–25 x 6–8 μm , las basales 15–35(–50) x 7–9 μm ; *células marginales basales* diferenciadas en una fila de (5-)10-15 células hialinas y de paredes rectas, a veces apenas diferenciada, a veces presente en algunas hojas y en otras no a lo largo de un mismo tallo; *células alares* diferenciadas, levemente infladas, de paredes gruesas, rojas a anaranjadas, generalmente en grupos excavados o pequeñas aurículas. *Hojas periqueciales externas* 1,9–2,3 x 0,6–0,8 mm, aovadas a aovado-lanceoladas, gradualmente acuminadas, falcadas, múticas, con costa subpercurrente y areolación similar a la del resto de las hojas, pero presentando varias filas de células hialinas y de paredes rectas en los márgenes proximales. *Hojas periqueciales internas* convolutas, oblongo-aovadas, con el ápice truncado, notoriamente modificadas, con la base hialina a amarillenta formada por células de paredes rectas a irregulares, y la mitad distal con areolación similar a la del resto de las hojas, concolora. *Seta* una por periquecio, 1,5–2,6 mm de longitud, verde-amarillenta a café oscura cuando madura, girada hacia la izquierda. *Cápsula* 1,2–1,6 mm de longitud, elíptica a subsférica, verde amarillenta a café, tornándose oscura cuando madura; *anillo* conspicuo, deciduo, formado por 1-3 filas de células hialinas, infladas y de paredes gruesas; *peristoma* 150–300 μm de longitud, dientes enteros o irregularmente divididos en la mitad distal (cuando divididos, los segmentos permanecen unidos en varios puntos), rojos, papilosos en toda su longitud. *Opérculo* 0,8–1,0 mm de longitud, cónico rostrado, de rostro recto o levemente oblicuo, abruptamente angostado desde su base cónica. *Esporas* 20–30 μm de diámetro, esféricas, suavemente granulosas. *Caliptra* 1,0–1,4 mm de longitud, amarilla en la base y oscura en el extremo, con 4-5 lacinias en la base, lisa.

Discusión: *Racomitrium pachydietyon* se distingue por sus hojas lanceoladas, múticas, frecuentemente con el ápice obtuso, con una costa frecuentemente subpercurrente que forma una pronunciada quilla, y la disposición desigual de la capa de subestereidas a un lado y al otro. La costa es por lo general triestratificada en la parte media de las hojas y presenta sólo 2(-3) células ventrales infladas. La característica más notable de este taxón (y del cual proviene su nombre específico) es el conspicuo engrosamiento de las paredes celulares en la parte proximal de las hojas, donde éstas llegan a ser bastante más gruesas que los lúmenes de las células, lo que puede ser observado tanto superficialmente como en

sección transversal, donde se nota que por lo general el engrosamiento de las paredes es mayor a un lado de las hojas que al otro.

Racomitrium pachydictyon es una especie bien caracterizada, pero al mismo tiempo muy fácil de confundir con otras especies de la región (i.e. *Racomitrium didymum*, *R. orthotrichaceum* y *R. rupestre*). Esto queda en evidencia al notar que de los cuatro sintipos elegidos por Cardot (1908) para describir la especie, dos corresponden a otros taxones (ver notas más arriba). La especie más similar a *R. pachydictyon* es *R. rupestre*, con la cual comparte la forma de la costa asimétrica en sección, la lámina casi siempre monoestratificada y completamente lisa, la apariencia externa de las plantas y algunos caracteres esporofíticos como la forma de la cápsula, dientes del peristoma indivisos y el gran tamaño de las esporas. Esta similitud morfológica coincide con la estrecha semejanza molecular de ambas especies (Larraín *et al.* 2011a, 2011c), que aparecen formando un clado con altos valores de soporte en todos los análisis realizados. Sin embargo, ambas especies son fácilmente distinguibles por la presencia en *R. rupestre* de notorios engrosamientos cuticulares transversales en la superficie de las células, que son fácilmente observables al mirar superficialmente una hoja en el microscopio. Este carácter es único en las especies Latinoamericanas del género, y sirve por sí solo para diferenciar *R. rupestre* de todo el resto de las especies de la región. El sintipo de *R. pachydictyon* de Río Azopardo (*Dusén 266*, H, S) presenta claramente estos engrosamientos transversales y carece de banda marginal basal de células en la mayoría de las hojas, o aparece en algunas muy poco desarrollada (4-8 células), y las hojas terminadas a veces en un pequeño mucrón hialino, todas ellas características que definen a *R. rupestre*.

Racomitrium pachydictyon comparte con *R. orthotrichaceum* varios caracteres esporofíticos, como la forma de la cápsula, la seta corta de menos de 3 mm de longitud, las esporas de gran tamaño y los dientes del peristoma indivisos. Sin embargo, ambos taxones son fácilmente distinguibles por la superficie foliar pseudopapilosa en *R. orthotrichaceum*, además de que frecuentemente los bordes son biestratificados y que la costa es simétrica y generalmente más robusta en este último taxón. Adicionalmente, la banda marginal basal en *R. orthotrichaceum* se encuentra por lo general mucho más desarrollada que en *R. pachydictyon*.

La similitud de *R. pachydictyon* con *R. didymum* es sólo superficial, y la observación microscópica de las plantas revela varias diferencias: *R. didymum* tiene una costa más ancha, formada por más de cuatro células ventrales en sección transversal, es biestratificada en la parte media de las hojas y simétrica, la lámina tiene frecuentemente los

bordes biestratificados (aunque en las poblaciones de *R. didymum* que viven en simpatría con *R. pachydictyon* por lo general son casi completamente monoestratificados), y las cápsulas de *R. didymum* son más cilíndricas, alargadas, con dientes del peristoma profundamente divididos, y las esporas son mucho más pequeñas. Sin embargo, las poblaciones australes de *R. didymum* tienen a veces un pliegue característico de la lámina a un lado de la costa en la porción proximal, aunque la costa es simétrica en toda su longitud.

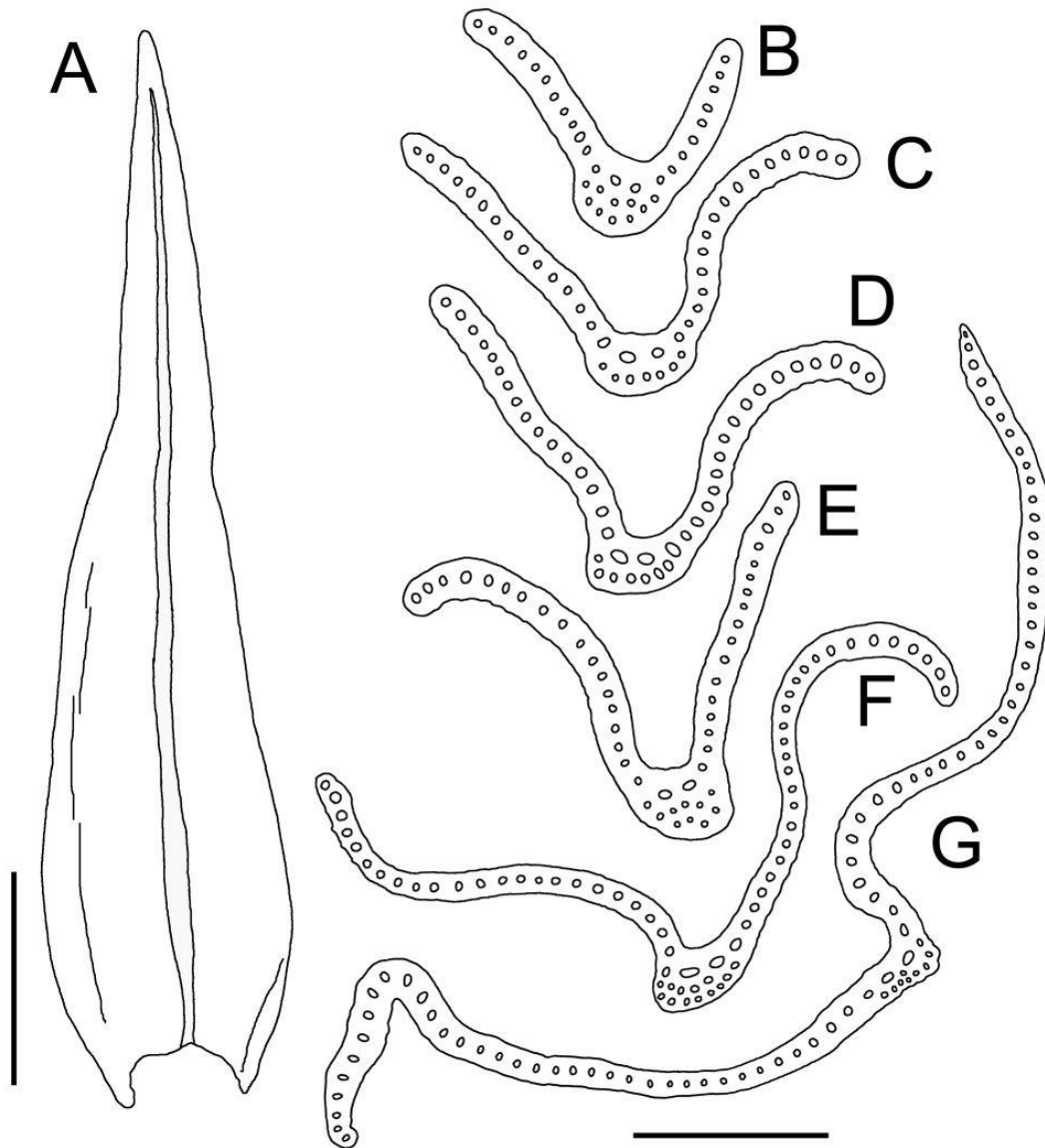


Fig. 24. *Racomitrium pachydictyon*. A. Hoja. B-G. Secciones transversales de hojas desde el ápice hasta la base. A, C-D de *Buck 47879* (CONC), Tierra del Fuego, Chile; B, E y G de *Skottsberg 78* (S), F de *Skottsberg 78* (PC), Isla de Los Estados, Argentina, lectotipo de *Racomitrium pachydictyon* Cardot. Escalas: A = 500 μm ; B-G = 100 μm .

Es interesante notar que el sintipo de *R. pachydietyon* proveniente de las islas Georgias del Sur (*Skottsberg 312*) corresponde mayoritariamente a *R. sudeticum*, y lo que efectivamente es *R. pachydietyon* es una porción menor de la colección (observaciones realizadas sobre el material de PC).

Este taxón fructifica con poca frecuencia, y para este estudio sólo fueron observadas tres colecciones fértiles de un total de 68 especímenes estudiados.

Hábitat: *Racomitrium pachydietyon* crece usualmente sobre afloramientos rocosos o bloques erráticos en zonas de tundra magallánica, zonas abiertas en bosques de *Pilgerodendron*, de *Nothofagus*, o sobre el límite de la vegetación arbórea. En ocasiones crece directamente sobre suelo, o sumergido en arroyos. Se le encuentra desde el nivel del mar hasta los 1200 m s.n.m.

Distribución: esta especie habita en Chile desde la Provincia de Aisén hasta el Cabo de Hornos, en Argentina desde Neuquén a Tierra del Fuego, incluyendo la Isla de Los Estados, en las islas Malvinas y las islas Georgias del Sur (Fig. 25C). Fuera del área de este estudio, se encuentra en Kerguelen (Cardot 1916, Ochyra *et al.* 2008), islas Príncipe Eduardo, islas Crozet (Bednarek-Ochyra & Ochyra 2008b), y en las islas Shetland del Sur (Ochyra *et al.* 2008). Herzog & Hosseus (1938) reportan un espécimen de Pucón, Provincia de Cautín, Chile (*Hosseus 447!*); este espécimen corresponde a una forma típica de *R. didymum*, por lo que el límite norte de la especie en Chile corresponde a la Provincia de Aisén. Churchill *et al.* (2000) reportan este taxón para Bolivia, donde crecería a los 3600 m s.n.m., pero no indican ningún material de referencia específico. Ninguna colección neotropical de *Racomitrium* observada durante este estudio pertenece a esta especie, por lo que este registro es dudoso.

Ilustraciones adicionales: Bell 1974 (Fig. 13); Cardot 1908 (Fig. 22); Ochyra *et al.* 2008 (Fig. 137, como *Bucklandiella pachydietyon*).

Especímenes examinados: ARGENTINA: NEUQUÉN. LOS LAGOS: Cordón del Río Colorado, Pérez Moreau 4719 (H). CHUBUT. FUTALEUFU: Lago Menéndez, Torrecillas, Kühnemann *s.n.* (BA 5291). SANTA CRUZ. LAGO ARGENTINO: Parque Nacional Los Glaciares, S of Lago Onelli, Hyvönen *et al.* 4964 [a] (MA). TIERRA DEL FUEGO. USHUAIA: Ile des Etats, Port Cook, *Skottsberg 78* (PC, S, H – tipo de *Racomitrium pachydietyon*), 80 (H – sintipo de *Racomitrium pachydietyon*); Montes Martial bei Ushuaia, oberhalb

Acrosilla, *Poelt s.n.* (F). CHILE: AISÉN. AISÉN: Puyuhuapi, Cerro Tesoro Massiv, *Schwabe 38/b* (JE). CAPITÁN PRAT: Camino entre Río Bravo y Villa O'Higgins, *Larraín & Vargas 27070 C* (CONC, KRAM, MA), 27072 (CAS, CONC, KRAM, MA). MAGALLANES. ÚLTIMA ESPERANZA: Parque Nacional Bernardo O'Higgins, Isla Esmeralda, Seno Mutilla, *Pfanzelt 405* (CONC). TIERRA DEL FUEGO: Lago Lynch, Cerro Chico, *Roivainen 1381* (H, S); Puerto Yartou, Pico Nariz, *Roivainen 819* (H, S); Río Azopardo, *Halle & Skottsberg 400* (H). ANTÁRTICA CHILENA: Comuna Cabo de Hornos, Isla Navarino, Cerro de la Bandera, *Buck 41375* (CONC, NY); Parque Nacional Alberto de Agostini, Isla Grande de Tierra del Fuego, península N of Isla Burnt and Isla Smoke, *Buck 47879* (CONC, NY); Parque Nacional Cabo de Hornos, Islas Hermite, NE shore of Isla Hermite, cove SSW of Isla Maxwell, from shore to unnamed lake, *Buck 48278* (CONC), 48285 (CONC, NY); *ibid.*, Isla Jerdán, E of N part of Isla Hermite, Monte Jerdán, *Buck 48310A* (NY); Islas Wollaston, Isla Wollaston, W shore of Caleta Loberos at S end of Seno Alberto, *Buck 48203* (CONC, NY), 48169 (CONC, NY); Isla Hoste, S shore of Península Hardy, SW shore of Bahía Schapenham, *Buck 48136* (CONC, NY), 48159 (CONC, NY); Isla Sydney, along SE coast of unnamed cove S of Canal Unión between Punta Mono and Punta Cuarzo, *Buck 47825* (CONC, NY) Canal Beagle, Estancia Yendegaia, *Santesson M 660* (S); Isla Grande de Tierra del Fuego, brazo más austral del Seno Bluff, bahía protegida, *Larraín 33303* (CONC, NY), 33310 (CONC, NY), 33312 (CONC, NY); Seno Sargazos, en bahía protegida al fondo del seno, *Larraín 33336* (CONC, NY); Seno Brujo, Puerto Alegría, laderas al E del puerto, *Larraín 33355* (CONC, NY); *ibid.*, laderas al W del puerto, *Larraín 33374* (CONC, NY); Brazo SW del Seno Chasco, al final del seno, en la costa junto al istmo donde comienza la Península Brecknock, *Larraín 33480* (CONC, NY), 33488 (CONC, NY), 33490 (CONC, NY); Isla Astrea (Islas Camden), *Larraín 33531* (CONC, NY), 33539c (CONC, NY), 33545 (CONC, NY), 33547 (CONC, NY), 33548 (CONC, NY), 33549 (CONC, NY), 33550 (CONC, NY), 33568 (CONC, NY), 33574 (CONC, NY), 33575 (CONC, NY); Isla Aguirre, Seno Quo Vadis, laderas empinadas al E del seno, *Larraín 33589* (CONC, NY), 33596 (CONC, NY), 33604b (CONC, NY); Isla London (Islas Camden), laderas al E del Pico Horacio, *Larraín 33620* (CONC, NY), 33632 (CONC, NY); Isla Sidney (Islas Camden), sector NW, extremo S de seno sin nombre, entre Punta Quarzo y Punta Mono, *Larraín 33683* (CONC, NY), 33690 (CONC, NY), 33694 (CONC, NY), 33700 (CONC, NY); Isla Basket, Bahía Murray, ascensión a Cerro Tres Picos, *Larraín 33748* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, Seno Courtenay, brazo N, *Larraín 33792* (CONC, NY), *Larraín & Mighill 33809* (CONC, NY); Península de Edwards, faldeos al E del Monte Edwards, *Larraín 33839* (CONC, NY); Isla Brecknock, *Larraín 33858* (CONC, NY), 33865 (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, brazo E del Seno Mama, ladera empinada a los pies de gran cerro, exposición S, *Larraín 33913* (CONC, NY); extremo NE del Seno Aragay, en el istmo de la Península de Brecknock, *Larraín 33950* (CONC, NY); Península de Brecknock, extremo ESE del Seno Término, *Larraín 33969* (CONC, NY), 33973 (CONC, NY); Península de Brecknock, Seno Ocasión, *Larraín 34005* (CONC, NY). ISLAS MALVINAS: Sine loco indicatio, *Hooker 208* (FH), 247 (FH). GEORGIAS DEL SUR: Baie Cumberland, mt. Duse, *Skottsberg 312 p.p.* (PC – sintipo de *Racomitrium pachydictyon*), floor of Bore Valley, *Bell 98* (BM); south-facing rock outcrop on west side of Whale Valley, *Bell 1302* (BM); Stromness Bay, near head of valley running north-east from Stromness Whaling station, *Greene 3316a* (BM); west of col between valley running north-west from Husvik and König Glacier, *Longton 207* (BM).

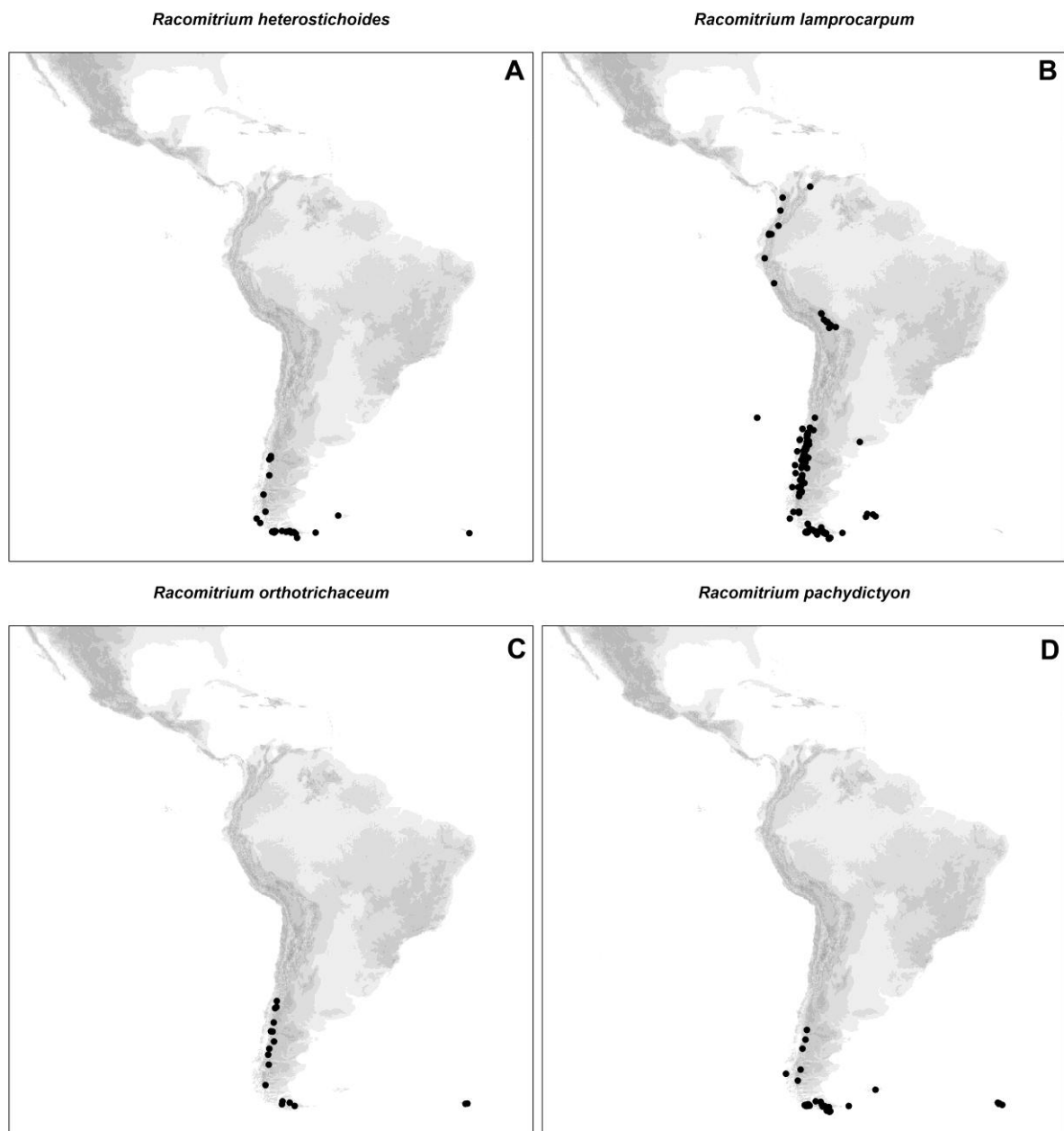


Fig. 25. Distribución en Latinoamérica de **A.** *Racomitrium heterostichoides*; **B.** *R. lamprocarpum*; **C.** *R. orthotrichaceum*; **D.** *R. pachydictyon*.

17. *Racomitrium ptychophyllum* (Mitt.) Mitt. — Fig. 26.

Racomitrium ptychophyllum (Mitt. in Lindsay) Mitt., Handb. N. Zeal. Fl.: 426. 1867. \equiv *Grimmia ptychophylla* Mitt., Trans. Bot. Soc. Edinburgh 8: 280. 1866. \equiv *Bucklandiella ptychophylla* (Mitt.) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Biodiv. Poland 3: 147. 2003. — Ind. loc.: Otago, New Zealand [ningún material explícito indicado en Lindsay 1866]; lectotipo: ? (no visto); isotipo: PC! (fototipo).

Plantas medianas, verde amarillentas a café. *Tallos* 1,5–3,0(–4,5) cm de longitud, con ramificación simpodial. *Hojas* 2,0–3,2(–3,5) x 0,4–0,6(–0,7) mm, lanceoladas, densamente dispuestas en los tallos, erectas a adpresas cuando secas, erecto-patentes cuando húmedas, rectas a falcadas, fuertemente plegadas. *Punta hialina* inexistente, a veces las hojas terminadas en pequeños mucrones hialinos. *Márgenes* recurvados a ambos lados de la hoja, generalmente hasta el ápice, monoestratificados. *Costa* 50–60 μm de ancho en la base, profundamente canaliculada en la base, percurrente a subpercurrente, en sección transversal con 2 células ventrales y un grupo dorsal de células dispuestas en una fila, escasamente diferenciadas de las células ventrales, sólo ligeramente más grandes. *Lámina* completamente monoestratificada, lisa a pseudopapilosa; *células laminares* porosas sólo en la base, las apicales 10–18 x 7,5–10,0 μm , las mediales 18–30 x 7–8 μm , las basales 40–80 x 6–8 μm ; *células marginales basales* diferenciadas en una fila de (5–)15–25 células hialinas y de paredes rectas, a veces con hasta tres filas diferenciadas en la base de las hojas; *células alares* escasamente diferenciadas, a veces formando grupos de células más pequeñas, con paredes engrosadas, amarillas a anaranjadas, localizadas en cortas decurrencias. [Plantas fértiles desconocidas de la región].

Discusión: *Racomitrium ptychophyllum* se distingue del resto de las especies de *Racomitrium* de Latinoamérica por las hojas fuertemente plegadas, la costa profundamente canaliculada y biestratificada en toda su longitud, con dos células ventrales y unas pocas células dorsales dispuestas en una fila bien delimitada y escasamente diferenciadas de las células ventrales. Con la única especie del área que podría confundirse es con *R. laevigatum*, que también presenta hojas plegadas. Sin embargo las dos se distinguen fácilmente porque en *R. laevigatum* la parte distal de las hojas es claramente papilosa, incluso vistas las hojas superficialmente bajo el microscopio, su costa es plana y ancha, con al menos siete células ventrales en la parte media de las hojas, y se extingue poco más arriba de la mitad de la lámina, y generalmente sus hojas tienen puntas hialinas.

Hábitat: *Racomitrium ptychophyllum* crece sobre rocas, grietas de rocas, o suelo pedregoso en condiciones relativamente secas, en el límite de la estepa patagónica con las zonas de bosques, en vegetación abierta dominadas por *Bolax* o matorrales espinosos, o en bosques secos de *Nothofagus pumilio* o *N. antarctica*, generalmente en laderas de exposición norte. En Sudamérica se encuentra entre los 500 y 950 m s.n.m. En las islas Georgias del Sur, desde el nivel del mar (Bell 1974) hasta los 200 m s.n.m.

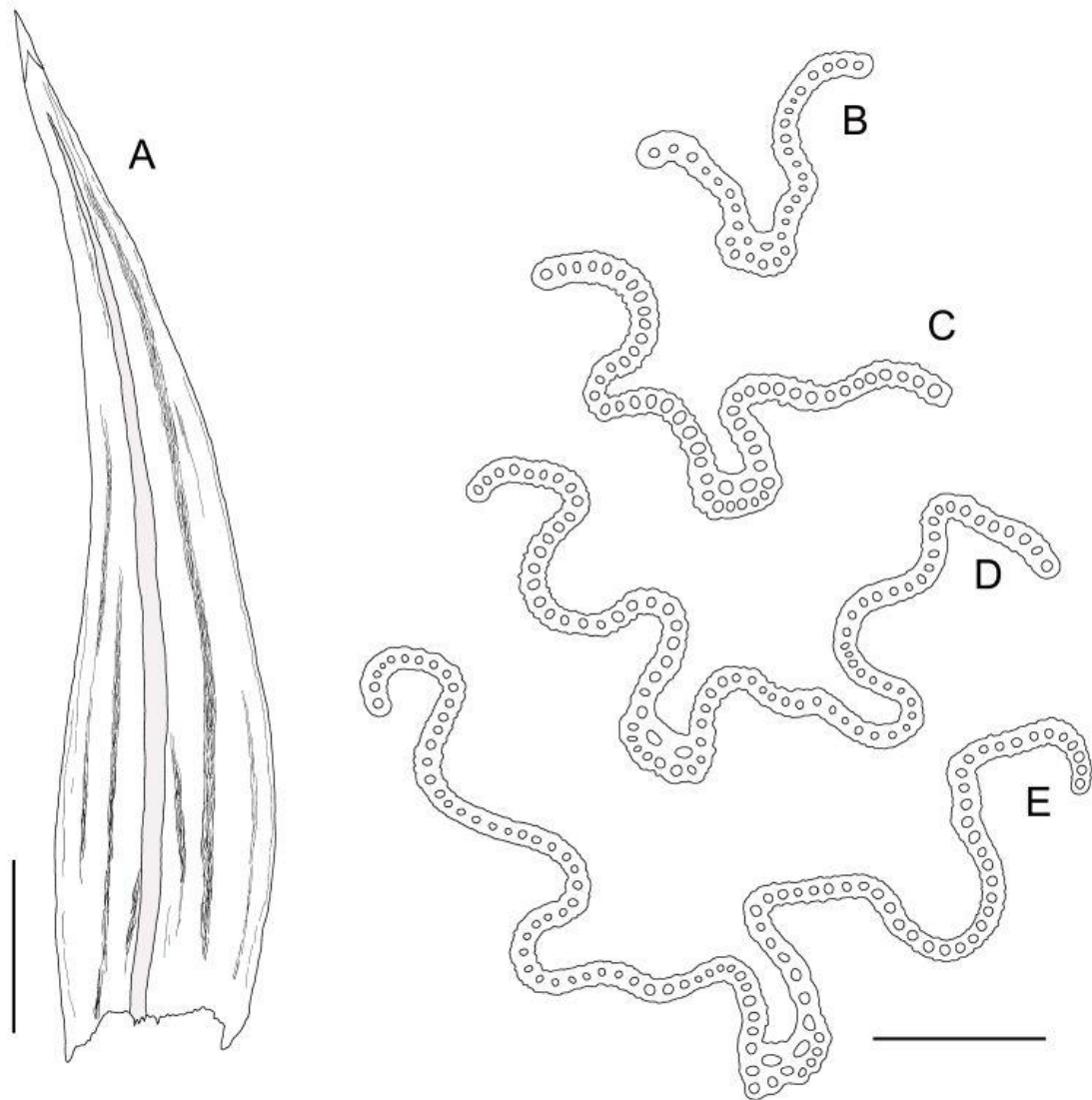


Fig. 26. *Racomitrium ptychophyllum*. A. Hoja. B-E. Secciones transversales de hojas desde el ápice hasta la base. Todos de *Santesson 414* (S), Magallanes, Chile. Escalas: A = 500 μm ; B-E = 100 μm .

Distribución: esta especie es poco frecuente en Latinoamérica, siendo conocida de unas pocas colecciones de las Provincias de Última Esperanza y Magallanes en Chile, y de los Departamentos de Río Chico y Lago Argentino en Santa Cruz, Argentina; también en las islas Georgias del Sur (Fig 30A). En las Georgias del Sur es un poco más frecuente, aunque igualmente definida como “poco común” por Bell (1974), aunque reporta 11 colecciones en el apéndice de su artículo. Fuera del ámbito de este estudio, es una especie común en Nueva Zelanda, donde se conoce de las islas Sur y Norte (Dixon 1926, Sainsbury 1955), siendo algo más rara en Tasmania (Dalton *et al.* 1991), y en las altiplanicies del Monte Bogong, la mayor altitud de Victoria, en el sudeste de Australia (Sainsbury 1955 , Scott *et al.* 1976).

Ilustraciones adicionales: Bell 1974 (Fig. 15).

Especímenes examinados: ARGENTINA: SANTA CRUZ. RÍO CHICO: Lago Azara, *Skottsberg 408* (S); Parque Nacional Perito Moreno, rocas en la base del cerro Mie, *Larraín & Suárez 32306* (CONC, LIL), *ibid.*, por arroyo que cae desde la cumbre hacia el norte, *Larraín & Suárez 32339* (CONC, LIL). LAGO ARGENTINO: Nordteil vom Nationalpark “Los Glaciares”, Valle Eléctrico östl. Laguna Electrica (ca. 17 km NW El Chaltén), *Müller C1491* (CONC). CHILE: MAGALLANES. ÚLTIMA ESPERANZA: Nationalpark Torres del Paine, am Gletscher Grey, *Hahn C2380* (CONC). MAGALLANES: Punta Arenas, cerros Mina Rica, *Santesson 414* (S). GEORGIAS DEL SUR: Rock outcrop on slopes to north of Gold Harbour, *Bell 261* (BM).

18. *Racomitrium rupestre* (Hook.f. & Wilson) Wilson & Hook.f. — Figs. 4D y 27.

Racomitrium rupestre (Hook.f. & Wilson) Wilson & Hook.f., Fl. Nov.-Zel. 2: 75. 1854. ≡ *Dryptodon rupestris* Hook.f. & Wilson, London J. Bot. 3: 544. 1844. ≡ *Grimmia rupestris* (Hook.f. & Wilson) Müll.Hal., Syn. Musc. Frond. 1: 803. 1849. ≡ *Racomitrium crispulum* (Hook.f. & Wilson) Hook.f. & Wilson var. *rupestre* (Hook. f. & Wilson) Dixon, 1926. ≡ *Bucklandiella rupestris* (Hook.f. & Wilson) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Biodiv. Poland 3: 147. 2003. — Ind. loc.: [Chile] Hermite Island, Cape Horn; lectotipo (designado aquí): N° 137. *Dryptodon rupestris* H. fil. & Wils. Hermite Island, Cape Horn. Antart. Exp. 1839-1843. J.D.H. (BM 872946(e)!); isolectotipos: BM (5 especímenes)!

Racomitrium stenocladum Dusén var. *obtusum* Dusén, Ark. Bot. 6(10): 24. 1907. — Ind. loc.: [Chile] Fuegia australis in valle flum. Rio Azopardo in paludosis; lectotipo (designado aquí): S!; isolectotipo: H! [2 especímenes] Sinonimizado por Deguchi (1984).

Plantas medianas a robustas, verde olivas a negras, a veces café-amarillentas en el extremo de los tallos, negras abajo. *Tallos* 2–8 cm de longitud, simples o con ramificación simpodial. *Hojas* 1,5–2,2(–2,5) x (0,3–)0,4–0,5(–0,7) mm, lanceoladas a aovado-lanceoladas, erectas cuando secas, rectas a falcadas, místicas, densamente dispuestas a lo largo de los tallos, a veces contortas cuando secas, generalmente dispuestas en forma espiralada lo que le da a los tallos un aspecto de cuerda trenzada característico. *Punta hialina* inexistente o muy corta, a veces las hojas terminan en un corto mucrón hialino de no más de 25 µm de longitud formado por un grupo de células pelúcidas alargadas. *Márgenes* planos o recurvados solo a un lado de la hoja en la parte basal, casi siempre monoestratificados, pero en raras ocasiones biestratificados en varias filas de células. *Costa* 55–70 µm de ancho en la base, no canaliculada, asimétrica en sección transversal, con 2-3 células ventrales en la porción proximal y (2-)3-4 capas dorsales de subestereidas. *Lámina* completamente monoestratificada, salvo en contadas ocasiones en que puede presentar extensos parches biestratosos en la lámina media, lisa; *células laminares* con paredes sinuosas, porosas o no, las apicales 8–20 x 7–8 µm, las mediales 18–35 x 9–11 µm, las basales 35–50 x 6–10 µm; *células marginales basales* indiferenciadas o formando una fila poco distinta de 2-3(-6) células hialinas y de paredes rectas; *células alares* indiferenciadas, pero en raras ocasiones con una o dos células infladas en la inserción de la hoja. *Hojas periqueciales externas* 2,5–3,0 x 0,6–0,8 mm, más grandes que el resto de las hojas, oblongo-lanceoladas, acuminadas, místicas, con una costa bien marcada, excurrente en un corto mucrón, con células laminares distales de paredes sinuosas como en el resto de las hojas, concoloras, y células proximales fuertemente porosas, rectangulares, subhialinas y de paredes mucho más rectas que las del resto de las hojas. *Hojas periqueciales internas*

2,0–2,3 x 0,6–0,8 mm, convolutas, aovado-oblongas, fuertemente diferenciadas, acuminadas, con ápice obtuso, con bordes enteros a irregulares, con una costa débil que se extingue a media lámina, y células de paredes delgadas y rectas, hialinas en toda su superficie. *Seta* una por periquecio, 2,5–4,5 mm de longitud, negra cuando madura, recta, girada hacia la izquierda. *Cápsula* 1,0–1,7 mm de longitud, elíptica a cortamente cilíndrica, café a negra en la madurez; *anillo* conspicuo, deciduo, formado por 1-2 filas de células hialinas, infladas y de paredes gruesas; *peristoma* 200–300 µm de longitud, dientes enteros o irregularmente divididos en la mitad distal pero permaneciendo unidos por la imperfecta división, papilosos en toda su extensión, a veces lisos en la base. *Opérculo* ca. 1 mm de longitud, cónico rostrado, con rostro oblicuo, liso, abruptamente angostado desde su base cónica. *Esporas* 22–30 µm de diámetro, esféricas, suavemente granuladas. *Caliptra* 0,8–1,2 mm de longitud, mitrada, lisa, con 5-6 lacinias cortas en la base.

Discusión: *Racomitrium rupestre* se distingue del resto de los *Racomitrium* de Latinoamérica por la presencia de engrosamientos cuticulares transversales en la superficie de las hojas, visible claramente en el microscopio. Otros caracteres que ayudan a la identificación de este taxón son el aspecto de las plantas, negras a verde oliva excepto hacia el ápice, en donde son amarillentas, con hojas místicas contortas dispuestas en espiral a lo largo de los tallos en seco, que carecen de banda marginal basal o la tienen muy débil, y tienen la costa asimétrica en sección, convexa y triestratificada en su parte medial, los dientes del peristoma enteros o irregularmente divididos y las esporas grandes, de hasta 30 µm de diámetro.

Racomitrium rupestre podría ser confundido con *R. pachydictyon*, y las diferencias entre ambas especies han sido discutidas bajo esta última. Algunos fenotipos de *R. rupestre* pueden igualmente asemejarse a *R. didymum*, *R. lamprocarpum*, *R. araucanum* o *R. orthotrichaceum*. La presencia de los característicos engrosamientos cuticulares transversales en la superficie foliar, sumado a los demás caracteres diagnósticos que se presentan en el párrafo anterior, bastan para eliminar dudas con respecto a la identidad de esta especie.

Si bien uno de los especímenes que se ilustra en la Fig. 27 presenta sectores biestratificados en la lámina foliar, esto es muy raro, y ha sido el único espécimen observado con esta característica. La especie casi siempre presenta la lámina completamente monoestratificada, pero la variabilidad de este carácter es alta dentro de este grupo.

Algunos autores (e.g. Dixon 1926, Bell 1974) han considerado a esta especie como una variedad de *Racomitrium crispulum* (Hook.f. & Wilson) Hook.f. & Wilson, pero ambas especies tienen muy poco en común, siendo esta última endémica de las islas Auckland y Campbell, al sur de Nueva Zelanda (Ochyra *et al.* 2008).

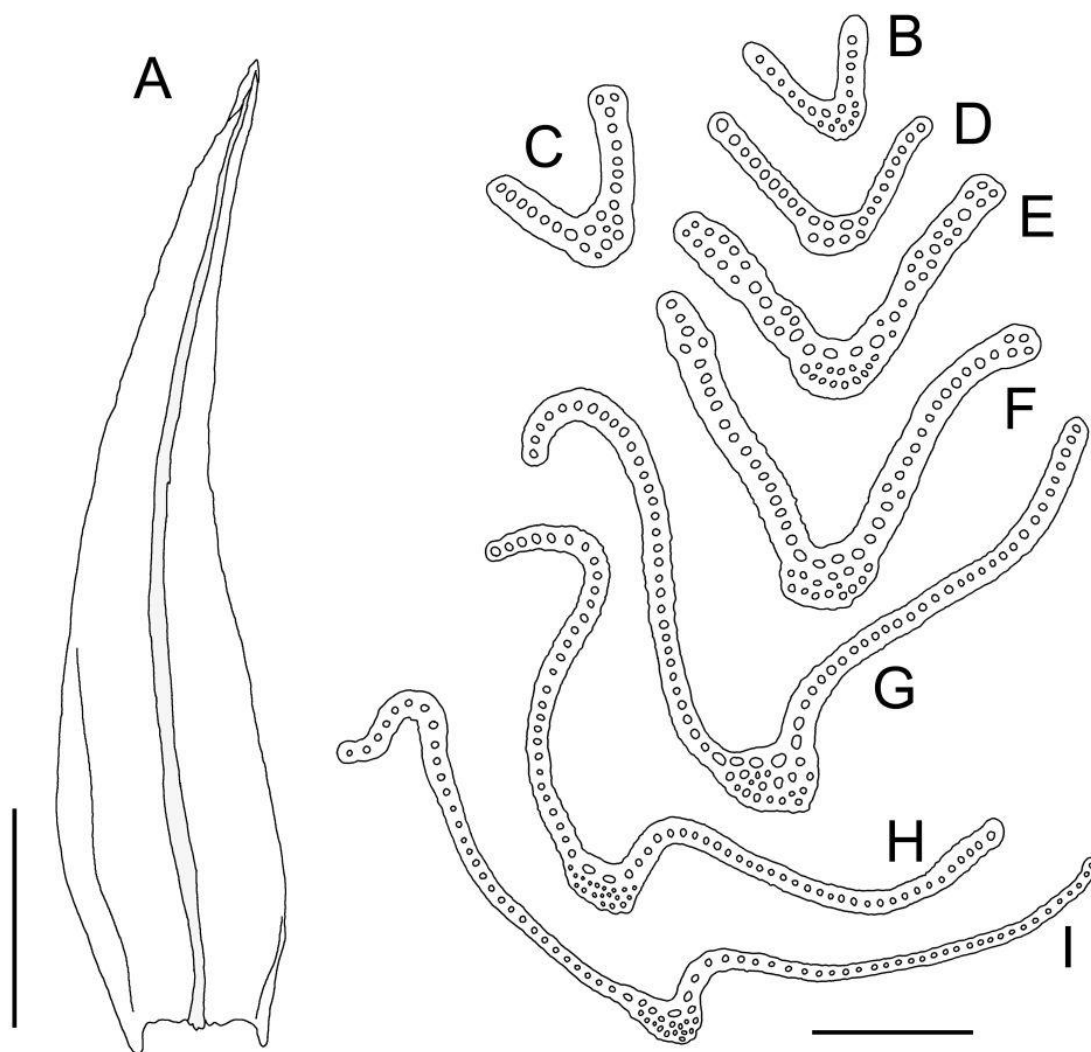


Fig. 27. *Racomitrium rupestre*. A. Hoja. B-I. Secciones transversales de hojas desde el ápice hasta la base. A-C, E-G, e I de Larraín & Suárez 32269 (CONC), Santa Cruz, Argentina; D y H de Dusén 266, Tierra del Fuego, Chile, isotipo de *Racomitrium stenocladum* var. *obtusum* Dusén. Escalas: A = 500 μm ; B-I = 100 μm .

En BM hay ocho especímenes recolectados por Hooker en la isla Hermite, todos posibles candidatos a lectotipo. Dos de ellos ya han sido etiquetados por R. Ochrya como lectotipos de *Dryptodon rupestris* (uno anotado en agosto de 1989, el otro en junio de 1995), pero no han sido publicados aún. Por esta razón yo he elegido el último (*Hooker 137*, BM 872946[e]) como el lectotipo por la abundancia de la colección, rica en ramas fértiles, y la presencia de una etiqueta original con la escritura de Hooker. Hay otro espécimen de isla Hermite en BM, etiquetado como n° 118, que es aquí excluido del material original del nombre, aunque ha sido recolectado en la misma localidad, y mezclado por Hooker con el n° 137 (uno de los especímenes etiquetados como *Hooker 137* de isla Hermite (BM 872946[c]), tiene adherido un pequeño sobre que contiene algunos tallos de la misma especie, pero etiquetado como “N° 118, Hermite Island, Cape Horn”, y hay otro (BM 872949) etiquetado como n° 118 W[ith?] 137).

Hábitat: *Racomitrium rupestre* crece generalmente sobre rocas húmedas, junto a arroyos o lagunas, a veces en directo contacto con el agua, o bien directamente sobre el suelo arenoso en el lecho de pequeños ríos o arroyos. También se encuentra en paredones de roca junto a caminos, sobre rocas en el interior de bosques abiertos de *Nothofagus*, o sobre el límite de la vegetación arbórea. Crece desde el nivel del mar hasta los 1500 m s.n.m., a menor altitud a medida que se avanza hacia el sur.

Distribución: en Chile crece desde la Provincia de Ñuble hasta el Cabo de Hornos, y en Argentina desde Chubut a Tierra del Fuego (Fig. 30B). No hemos estudiado ningún espécimen de las Georgias del Sur, pero la especie fue registrada por Bell (1974), quien cita en el apéndice de su trabajo cinco especímenes de herbario (*Greene 2630, 2646, 2015; Bell 1335, 1337*) de tres localidades distintas en la isla. Fuera del área de estudio el taxón ha sido reportado para Tasmania (Dalton *et al.* 1991), Nueva Zelanda (Dixon 1926) y Kerguelen (Cardot 1908, 1916).

Ilustraciones adicionales: Bell 1974 (Fig. 6, como *Racomitrium crispulum* var. *rupestris*); Cardot 1908 (Fig. 21); Deguchi 1984 (Figs. 33-34); Dusén 1907 (Taf. 5, Fig. 11, como *R. stenocladum* var. *obtusum*); Lawton 1973 (Figs. 19-23); Roivainen 1955a (Fig 1: 8).

Especímenes examinados: ARGENTINA: CHUBUT. TEHUELCHES: orilla del Lago Vintter, por camino a Corcovado, *Larraín & Suárez 32360* (CONC, LIL). SANTA CRUZ. RÍO CHICO: Parque Nacional Perito

Moreno, ribera norte del Lago Burmeister, *Larraín & Suárez 32183* (CONC, LIL), 32269 (CONC, LIL). LAGO ARGENTINO: Parque Nacional Los Glaciares, S of Lago Onelli, *Hyvönen et al. 4964[b]* (MA), Nordteil vom Nationalpark Los Glaciares, Weg vom Refugio Los Troncos zum Cerro Eléctrico, *Müller C1536* (CONC). **TIERRA DEL FUEGO.** USHUAIA: Lago Fagnano, Punta Pizarro, *Roivainen 117* (S), 1244 (H); in monte supra Ushuaia, reg. alpina, *Skottsberg 81* (S). CHILE: **BÍO-BÍO.** ÑUBLE: Recinto, Las Trancas, El Purgatorio, *Roivainen 143a* (S). BÍO-BÍO: National Park Lake Laja, Los Barros Military Base, *Ireland & Bellolio 34101* (BM, CONC, MO). **LOS LAGOS.** PALENA: Palena W, Felsen Piedra del Indio, *Müller C2387* (CONC). **AISÉN.** AISÉN: Parque Nacional de Río Simpson, along route 245, *Deguchi 25668* (HIRO, SGO). GENERAL CARRERA: along Ruta 7 in front of Murta River, *Larraín & Vargas 26374 B* (CONC, KRAM, MA). CAPITÁN PRAT: camino entre Río Bravo y Villa O'Higgins, *Larraín & Vargas 27070 A* (CONC). **MAGALLANES.** ÚLTIMA ESPERANZA: Trinidad Channel, Magellan, *Coppinger s.n. 8/79* (NY); Parque Nacional Torres del Paine, *Deguchi 26100* (HIRO, SGO), 26109 (HIRO, SGO), 26110 (HIRO, SGO), am Gletscher Grey, *Hahn C2388* (CONC), Gebirgszug zwischen Campamento Los Perros und Campamento Paso, *Müller C1339* (CONC). MAGALLANES: Isla Dawson, Puerto Valdez, *Roivainen 1299* (H). TIERRA DEL FUEGO: Monte Buckland, *Roivainen 2647[b]* (H); Fuegia australis, in valle flum. Río Azopardo, *Dusén 266* (S, H – tipo de *Racomitrium stenocladum* var. *obtusum*), *Dusén s.n.* (S 138129, 138087); Lago Fagnano, *Skottsberg 384* (S, SGO); Porvenir, *Dusén 113* (S); Lago Acigami [o Roca], *Skottsberg 76* (S); Fjordo Finlandia, prope Ventisquero Runeberg [Brazo Aino en el espécimen de S], *Roivainen 1982* (H, S), 1979 (H); Fjordo de Agostini, Brazo Izquierdo, *Roivainen 2267* (S); Orange Harbour, Fuegia, *Wilkes s.n.* (BM); Comuna de Timaukel, Isla Grande de Tierra del Fuego, Parque Nacional Alberto de Agostini, ribera N del Seno Agostini, faldeos del Monte Buckland, *Larraín & Shevock 33524* (CONC, NY). ANTÁRTICA CHILENA: Hermite Island, Cape Horn, *Hooker 137* (BM [3 especímenes] – material tipo de *Dryptodon rupestris*), *Hooker s.n.* (BM 872947, 872948 & 872950 – material tipo de *Dryptodon rupestris*), *Hooker s.n.* (NY – probable isolectotipo de *Dryptodon rupestris*), *Hooker 118* (BM 872949 & 872946[c] p.p.); Fjordo Martínez, in isthmo prope Canal de Beagle, *Roivainen s.n.* (S 138590, H 3126779); Isla Furia, *Hyvönen 2991* (MA); Comuna Cabo de Hornos, Isla Sydney, along SE coast of unnamed cove S of Canal Unión between Punta Mono and Punta Cuarzo, *Buck 47810* (CONC, NY), 47824 (CONC, NY); Comuna Cabo de Hornos, Isla Hoste, S shore of Península Hardy, SW shore of Bahía Schapenham, *Buck 48144* (CONC, NY); *ibid.*, S shore of Península Dumas, small cove just WNW of Isla Unica, *Buck 48102* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, brazo más austral del Seno Bluff, bahía protegida, *Larraín 33306* (CONC, NY); Isla Sidney (Islas Camden), sector NW, extremo S de seno sin nombre, entre Punta Cuarzo y Punta Mono, *Larraín 33687* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, Seno Courtenay, segundo brazo al E (en sentido S-N), *Larraín & Mighill 33769* (CONC, NY).

19. *Racomitrium stenocladum* Dusén — Fig. 28.

Racomitrium stenocladum Dusén, Ark. Bot. 6(10): 23. 1907. ≡ *Bucklandiella stenoclada* (Dusén) Larraín, Gayana Bot. 68(2): 323. 2011. — Ind. loc.: [Chile] Patagonia occidentalis in valle flum. Rio Aysen in declive c. 1,100 m s. m.; lectotipo: S! (seleccionado por Larraín *et al.* 2011b); isolectotipos: JE!, S!

Plantas medianas, verde amarillento a café. *Tallos* 4–6 cm de longitud, decumbentes, con ramificación simpodial. *Hojas* 1,5–1,8 x 0,5–0,7 mm, aovado-lanceoladas, fuertemente adpresas al tallo cuando secas, rectas a falcadas. *Punta hialina* inexistente o reducida a unas pocas células hialinas que forman un pequeño mucrón. *Márgenes* recurvados en la mitad basal de la hoja, generalmente a un lado de la hoja más que al otro, biestratificados en 1-2 filas de células en la parte distal de las hojas. *Costa* 60–80 µm de ancho en la base, reniforme en la base, pasando a convexa en la mitad de la hoja y la porción distal, en sección transversal con 2-4 células ventrales y un grupo dorsal bien definido de subestereidas, dispuestas en dos capas en la mitad proximal de la hoja y en una capa en la mitad distal. *Lámina* monoestratificada, notoriamente pseudopapilosa; *células laminares* porosas sólo en la base, las apicales 5–10 x 5–7 µm, las mediales 5–15 x 6–10 µm, las basales 20–50 x 6–8 µm; *células marginales basales* diferenciadas en una fila de 25(–30) células hialinas y de paredes rectas, corto-rectangulares e infladas, a veces doble en la base; *células alares* indiferenciadas. [Esporofitos desconocidos].

Discusión: *Racomitrium stenocladum* se asemeja a *R. orthotrichaceum* en la forma de las hojas, que son múticas o terminadas en un pequeño mucrón hialino, tienen células mediales y distales cortas (mayoritariamente cuadradas), una banda marginal basal de células diferenciadas bien definida y lámina fuertemente pseudopapilosa. Sin embargo, la costa de *R. orthotrichaceum* está formada por (3–)4(–5) capas de células y hasta seis células ventrales en la parte proximal de las hojas, es redondeada en la parte dorsal, y 3-4-estratosa en la mitad distal de las hojas. *Racomitrium stenocladum*, por su parte, tiene una costa más fina, mayoritariamente 2-3-estratificada y con hasta cuatro células ventrales en la porción proximal, donde es de reniforme a aplanada, y biestratificada en la parte distal (aunque con algunos parches triestratificados dispersos). También difieren en que *R. stenocladum* tiene las hojas fuertemente adpresas y más pequeñas que en *R. orthotrichaceum* (1,5–1,8 mm vs. 1,8–2,7 mm), los tallos juláceos en seco, y las pseudopapilas más pronunciadas y gruesas. Adicionalmente, los márgenes distales de *R. orthotrichaceum* son generalmente biestratificados en varias filas de células (más de tres

filas), mientras que en *R. stenocladum* son monoestratificados o biestratificados en una o dos filas de células. Este último carácter, no obstante, es un tanto variable, por lo menos en las especies sudamericanas de la sección *Ellipticodryptodon*, y como ya indicó Deguchi (1984), existen algunos especímenes de *R. orthotrichaceum* que tienen márgenes completamente monoestratificados, e.g., *Roivainen 2647* (H!, tipo de *R. stenocladoides* Roiv.) y *Roivainen 2680* (S!) ambos del monte Buckland, en el sur de Tierra del Fuego. Estos especímenes con bordes mayoritariamente monostratos sólo representan un fenotipo poco frecuente de *R. orthotrichaceum*, observado en menos del 5% del total de colecciones examinadas de este taxón.

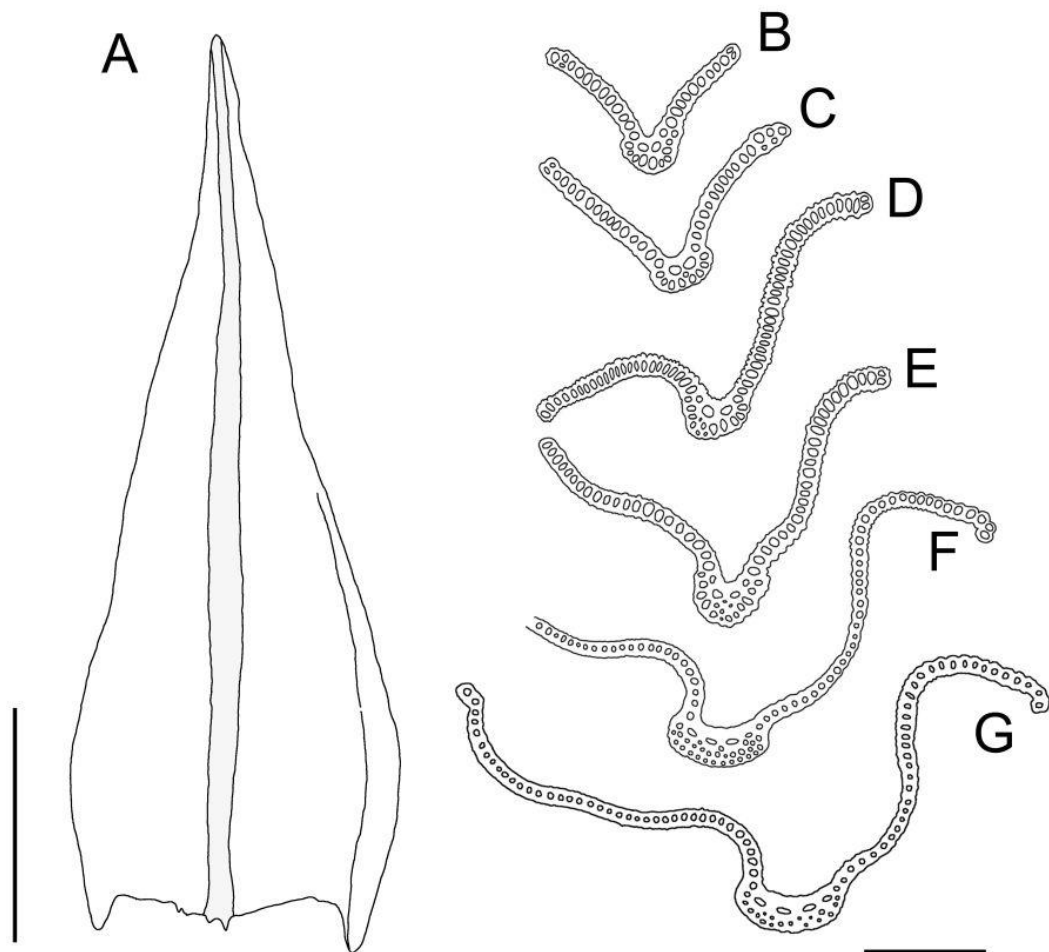


Fig. 28. *Racomitrium stenocladum*. A. Hoja. B-G. Secciones transversales de hojas desde el ápice hasta la base. Todos de *Dusén A12* (S), lectotipo de *Racomitrium stenocladum* Dusén, Aisén, Chile. Escalas: A = 500 μ m; B-G = 100 μ m.

Racomitrium stenocladoides (= *R. orthotrichaceum* fide Deguchi 1984) dificulta el reconocimiento de *R. stenocladum* como una buena especie ya que representa un fenotipo intermedio entre *R. orthotrichaceum* y *R. stenocladum* (cf. Deguchi 1984). Sin embargo, el tipo de *R. stenocladoides* tiene una costa 3-4-estratosa en la porción proximal, redondeada en sección transversal incluso en la parte distal de las hojas. Desafortunadamente, ni el tipo de *R. stenocladoides* ni el de *R. stenocladum* tienen esporófitos, lo que podría aportar más datos para esclarecer sus relaciones.

Hábitat: las colecciones observadas indican que puede crecer tanto en tierra como sobre rocas. No hay más información disponible sobre este taxón.

Distribución: taxón endémico de Chile, donde es conocido de montañas costeras de las provincias de Malleco y Aisén (Fig. 30C). El registro de Malleco podría corresponder a un error de etiquetado, ya que el mismo Roivainen (1955a) se refiere a la colección *A12* de Angol como realizada por Dusén, con fecha “4.XI.(1896?)”. El espécimen depositado en S (n° B138958) se encuentra fechado en 4.XI.1946. Ante tales coincidencias es muy probable que el espécimen de Angol sea sólo un duplicado de la colección de Dusén de Aisén (*A12*), mal etiquetado una vez separado de la colección original, pues las plantas son idénticas.

Ilustraciones adicionales: Deguchi 1984 (Fig. 32 A-C, F-H, L, N-Q); Dusén 1907 (Taf. 5, Figs. 6-10, como *R. stenocladum*); Larraín *et al.* 2011b (Figs. 25-31); Roivainen 1955a (Fig. 2: e-g).

Especímenes examinados: CHILE: ARAUCANÍA. MALLECO: in montibus “Codillera de la Costa”, supra Angol urbem, *Roivainen A12* (S). AISÉN. AISÉN: in valle fluminis Aysén, *Dusén A12* (S, JE – tipo de *Racomitrium stenocladum*), *Dusén 599* (S), *Dusén s.n.* (S 138011).

20. *Racomitrium subcrispipilum* (Müll.Hal.) A.Jaeger — Figs. 3F y 29.

Grimmia subcrispipila Müll.Hal., Bot. Zeitung (Berlin) 20: 374. 1862. ≡ *Racomitrium subcrispipilum* (Müll.Hal.) A.Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1872-73: 96. 1874. ≡ *Bucklandiella subcrispipila* (Müll. Hal.) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Cryptog. Bryol. 32(1): 23. 2011. — Ind. loc.: In montibus chilensibus; holotipo: B†; neotipo (elegido por Bednarek-Ochyra & Ochyra 2011a): Chile: Lago Chapo, about 40 km SE of Puerto Montt, Llanquihue. On boulders (volcanic rocks); elevation about 250 m. Coll. H. Deguchi, November 19, 1981 (H. Inoue, *Bryophyta Selecta Exsiccata* No. 794, como *Racomitrium crispipilum*): KRAM (no visto); isoneotipos: CONC!, F!, H!, JE!, MO!, S!

Racomitrium striatipilum Cardot, Bull. Herb. Boissier Sér. 2, 5(11): 1004. 1905. *syn. nov.* ≡ *Bucklandiella striatipila* (Cardot) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Biodiv. Poland 3: 147. 2003. — Ind. loc.: [Argentina] Terre-de-Feu: Bahía Tekenika, Ushuaia; lectotipo: PC (no visto, seleccionado por Bednarek-Ochyra & Ochyra 2010d); isolectotipos: H!, S!

Racomitrium integripilum Dusén, Ark. Bot. 6(10): 20. 1907. *syn. nov.* — Ind. loc.: [Chile] Pars occidentalis territorii magellanici in ins. Desolacion ad Puerto Angosto portum in saxis. Patagonia occidentalis in valle flum. Rio Aysen in saxis; lectotipo (designado aquí): A.31. *Racomitrium integripilum* Dus. Patag. occ. Aysen in saxis. 1897. P. Dusén (S!); isolectotipo: S!

Racomitrium geminatum Roiv., Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. "Vanamo" 9(2): 88. 1955. *syn. nov.* — Ind. loc.: [Chile] Tipo no. 1962: Fuegia occ.: Fjordo de Finlandia, on humid schist rocks not far from the ventisquero Runeberg, in sociation with *Ditrichum Hookeri*, sporophytes numerous; holotipo: H!

Racomitrium substriatipilum Roiv., Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. "Vanamo" 9(2): 95. 1955. *syn. nov.* — Ind. loc.: [Chile] Fuegia occ.: Fjordo de Finlandia, Cerro Nylandia, on humid, schistose rocks near the sea shore (no. 1800; type); [Chile] Fjordo de Agostini, bahía Groth-Hansen, on humid schistose stones near the sea shore, with sporophyte; holotipo: H!; isotipo: H!; paratipo (*Roivainen* 287): H!

Plantas robustas, verde oscuro, grisáceas, amarillentas, negras o canosas. *Tallos* 1–10 cm de longitud, ramificación simpodial o pinnada, a veces presentando un tallo rastrero de donde emergen ramas erectas densamente dispuestas. *Hojas* 2,7–6,1 x 0,65–1,1 mm (2,2–3,2 mm de longitud sin la punta hialina), aovado-lanceoladas, erectas a adpresas cuando secas, planas o plegadas, rectas a falcadas, las hojas de las ramas más angostas y cortas que las hojas de los tallos principales. *Punta hialina* 0,5–3,5(–4,0) mm de longitud, larga y robusta, recta a flexuosa, lisa, de borde entero o dentada en la base, raras veces espinulosa, levemente decurrente, en muy raras ocasiones punta hialina inexistente. *Márgenes* fuertemente recurvados a ambos lados de la hoja en la base, a veces revolutos a un lado y recurvados al otro, generalmente planos a levemente recurvados arriba. *Costa* 50–120 µm de ancho en la base, profundamente canaliculada en la base, en sección transversal con 6–12 células ventrales en la porción proximal y 1(–2) fila(s) dorsal(es) de subestereidas. *Lámina* completamente monoestratificada, lisa; *células laminares* porosas, generalmente

sólo en la base, pero en los fenotipos con células apicales largas, también distalmente, las apicales 8–35 x 7–10 μm , las mediales 13–50 x 8–11 μm , las basales (30–)35–70(–100) x 8–11 μm ; *células marginales basales* diferenciadas en una fila de 15–20(–30) células hialinas y de paredes rectas; *células alares* generalmente indiferenciadas, a veces formando grupos algo excavados o incluso aurículas de células irregulares, anaranjadas. *Hojas periqueciales externas* 2,0–2,2 x 0,7–0,9 mm, aovadas, acuminadas, míticas, con una costa más débil que las del resto de las hojas, con areolación similar al resto de las hojas. *Hojas periqueciales internas* 2,0–2,6 x 0,6–0,8 mm, convolutas, oblongas, fuertemente plegadas, con ápice obtuso terminando en un corto apículo, con bordes enteros a irregulares, con una débil costa percurrente o excurrente en el mucrón, con areolación fuertemente diferenciada del resto de las hojas, con células subhialinas, de paredes irregulares arriba, rectas abajo, porosas en toda la hoja. *Seta* 1-3 por periquecio, 2–8 mm de longitud, café-rojiza a amarillenta cuando madura, recta a flexuosa cuando seca, girada hacia la izquierda. *Cápsula* 1,8–3,5 mm de longitud, cilíndrica, café a café-amarillenta o café-verdosa cuando madura; *anillo* conspicuo, deciduo, formado por 2-3(-4) filas de células rojizas, infladas y de paredes gruesas; *peristoma* 200–500(–700) μm de longitud, dientes profundamente divididos en dos o tres segmentos, rojos, densamente papilosos en toda su superficie. *Opérculo* 1,0–1,5 mm de longitud, cónico rostrado, con rostro oblicuo, liso, rojizo, abruptamente angostado desde su base cónica. *Esporas* 12–15 μm de diámetro, esféricas, suavemente granuladas. *Caliptra* 1,5–2,0 mm de longitud, mitrada, rojiza cuando madura, con 4-5 profundas lacinias en la base, una de ellas mucho más larga que las otras, lo que le da un aspecto cuculado.

Discusión: *Racomitrium subcrispipilum* se reconoce por su aspecto robusto, las hojas terminadas en largas puntas hialinas flexuosas, la costa extremadamente ancha y plana en sección, ubicada en un profundo surco en la mitad inferior de las hojas, y los esporofitos abundantes, generalmente geminados, con cápsulas cilíndricas alargadas. En el área de estudio se encuentra sólo al sur de los 35°S en Sudamérica y en la isla de Masafuera en el archipiélago de Juan Fernández, donde no es posible confundirla con ninguna otra especie por las características recién mencionadas. En caso de desconocerse el lugar de origen de las plantas, podría confundirse con el neotropical *R. subsecundum*, aunque este último taxón presenta la región alar de las hojas diferenciada, formada por un grupo de células infladas, de paredes engrosadas, conspicuamente coloreadas, y no presenta una banda de células marginales basales hialinas y de paredes rectas. Por el contrario, *R. subcrispipilum*

carece de células alares, pero tiene una banda marginal basal diferenciada bien desarrollada. Se distingue inmediatamente de *R. crispipilum* por la forma de la costa, como ha sido discutido previamente por Frisvoll (1988), Bednarek-Ochyra (1995a) y Bednarek-Ochyra & Ochyra (2010d).

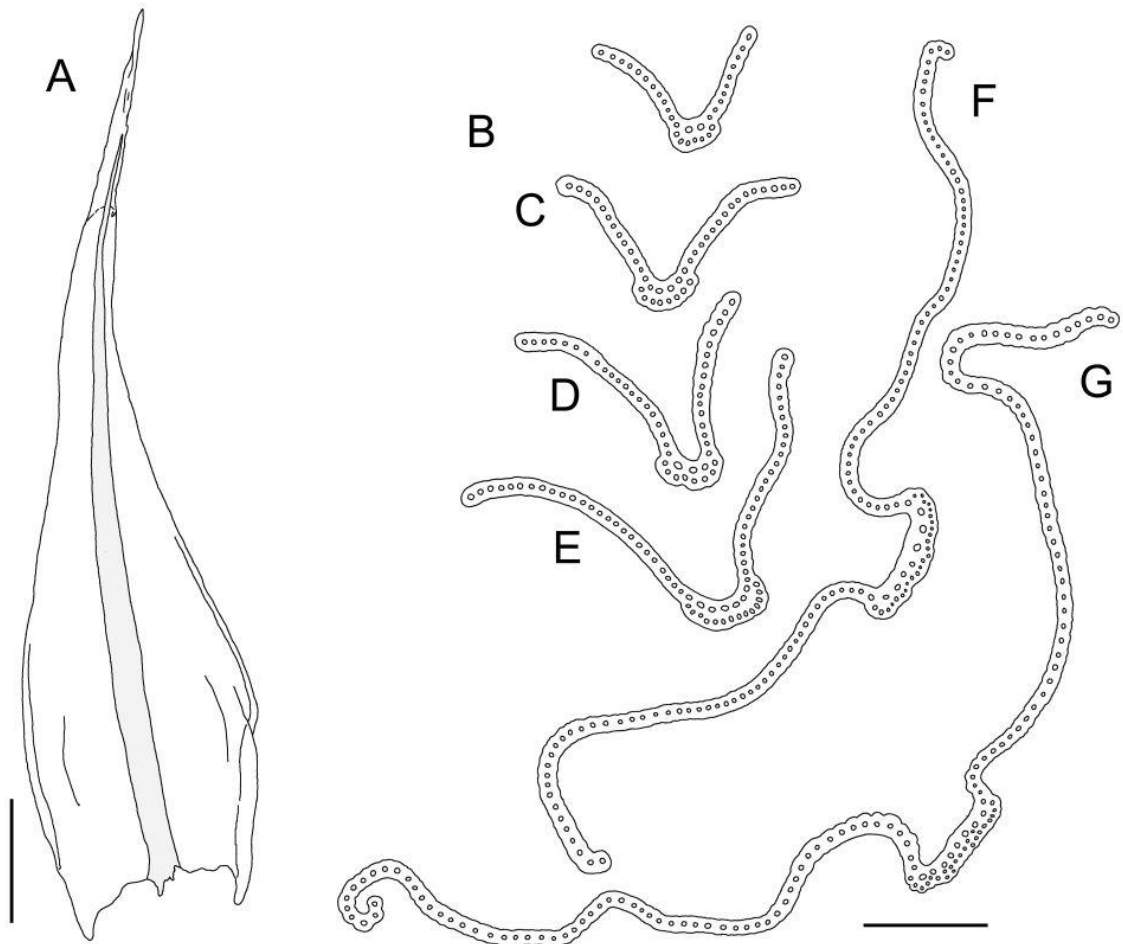


Fig. 29. *Racomitrium subcrispipilum*. A. Hoja. B-G. Secciones transversales de hojas desde el ápice hasta la base. Todos de *Deguchi 794* (CONC), isoneotipo de *Grimmia subcrispipila* Müll.Hal., Llanquihue, Chile. Escalas: A = 500 μm ; B-G = 100 μm .

Hasta hace poco esta especie era conocida como *Racomitrium striatipilum* Cardot, hasta que recientemente Bednarek-Ochyra & Ochyra (2011a) neotipificaron el olvidado *R. subcrispipilum* (Müll.Hal.) A.Jaeger, cuyo material tipo parece haber sido destruido durante la segunda guerra mundial en los bombardeos al herbario del museo de Berlin-Dahlem (B). Para ello seleccionaron material recolectado por la expedición que la Universidad de Hiroshima realizó por el sur de Chile durante los años '80 y fue distribuido en exsiccata por el Dr. H. Inoue. Duplicados del espécimen elegido como neotipo se encuentran en varios de los herbarios más importantes del mundo, y es una forma típica de *R. striatipilum*, por lo que el nombre debe ser reemplazado por *R. subcrispipilum* por el principio de antigüedad.

Hábitat: este taxón se encuentra en una gran variedad de ambientes a lo largo de su rango de distribución. Crece sobre rocas en el borde e interior de todo tipo de bosques (*Quillaja-Lithraea*, *Austrocedrus-Lomatia*, *Nothofagus obliqua*, *N. dombeyi*, *N. betuloides*, *N. pumilio*, *N. antarctica*, *Fitzroya cupressoides*, *Araucaria araucana*, *Podocarpus-Weinmannia-Drimys-Eucriphya*, etc.), también sobre rocas por encima del límite de la vegetación arbórea, escoriales volcánicos, landas de ericáceas (*Gaultheria*) o turberas de *Sphagnum magellanicum*, a veces también en suelo abierto o dentro del bosque. Es muy común sobre rocas en bordes de camino en el sur de Chile, y también en paredes de roca expuesta. Se encuentra desde el nivel del mar hasta los 1600 m s.n.m., siendo la altura promedio de todos los especímenes examinados los 800 m s.n.m.

Distribución: *Racomitrium subcrispipilum* se encuentra en Chile desde la provincia de Ñuble hasta el Cabo de Hornos, en Argentina desde la provincia de Neuquén a Tierra del Fuego, así como en las islas Malvinas, Georgias del Sur, y también en la isla de Masafuera en el archipiélago de Juan Fernández. Fuera del área tratada este taxón se conoce de las islas Crozet (Bednarek-Ochyra & Ochyra 2009b) y Kerguelen (Bednarek-Ochyra & Ochyra 2010c).

Ilustraciones adicionales: Bell 1974 (Fig. 17, como *R. striatipilum*); Cardot 1908 (Fig. 25, como *R. striatipilum*); Deguchi 1984 (Figs. 18-20, todos como *Racomitrium crispipilum*); Dusén 1907 (Taf. 4, Figs. 8-14, como *R. integripilum*); Roivainen 1955a (Fig. 1: 3, 10 y 11, y Fig. 3, como *Racomitrium geminatum*, *R. integripilum* y *R. substriatipilum*).

Especímenes examinados: ARGENTINA: NEUQUÉN. HUILICHES: Parque Nacional Lanín, orilla del Lago Huechulafquen, *Larraín & Suárez 32033* (CONC, LIL), arroyo Hueyeltue, *Larraín & Suárez 32041* (CONC, LIL), Laguna Verde, fisura en lava del Escorial, *Eskuche M8* (H). LOS LAGOS: nacimiento del arroyo Ortiz Basualdo, *Calabrese 240* (LIL); cuesta camino San Martín de Los Andes-Villa La Angostura, por la ruta frente al Lago Villarino, *Larraín & Suárez 32077* (CONC, LIL), *32504* (CONC, LIL). CHUBUT. FUTALEUFU: Lago Situación, *Kühnemann 5088* (BA, NY), *Kühnemann 5339* (H, MO); Futalauquén, *Kühnemann 5771* (NY), ibid. arroyo “La Cascada”, *Kühnemann 5786[b]* (BA); Parque Nacional Los Alerces, Puerto Chucao-Lago Menéndez, *Larraín & Suárez 32488* (CONC, LIL); Lago Menéndez, *Kühnemann 5084* (MO, NY, S), *5274* (H). LANGUIÑEO: Corcovado, a unos kms al sur del pueblo, camino a Poncho Moro, *Larraín & Suárez 32370* (CONC, LIL). TEHUELCHES: camino entre Río Pico y Lago Vintter, en afloramientos rocosos junto al camino, *Larraín & Suárez 32347* (CONC, LIL), *32351* (CONC, LIL). SANTA CRUZ. LAGO ARGENTINO: southernmost end of Lago Argentina [sic], *Cantino 11-53* (MO). TIERRA DEL FUEGO. USHUAIA: Glaciar Le Martial, *Ochyra & Schiavone SO-276* (LIL); Lapataia, Laguna Negra, *Matteri & Schiavone 2757* (LIL, S); Ushuaia, Río Olivia, *Roivainen 1085* (BM, F, H, MO, NY [2 especímenes]), *Roivainen 1087* (H); Canal Beagle, *Gusinde 353* (S). CHILE: BÍO-BÍO. ÑUBLE: Shangri-La, donde se acaba el camino vehicular, *Larraín 26207* (CONC); Las Trancas, *Ireland & Bellolio 35898* (CONC, MO). BÍO-BÍO: camino entre Polcura y Antuco, 5 km pasado Polcura, 2-3 km más arriba de la central hidroeléctrica, *Larraín 26240* (CONC); El Toro hydroelectric plant, *Ireland & Bellolio 35143* (MO); Laguna del Laja, *Matteri 307* (JE), detrás del refugio universitario, *Matteri 313b* (S); Parque Nacional Laguna del Laja, around the west end of Laguna de la Laja, *Deguchi 31643* (SGO) *31663* (SGO), am Weg zur Cascada Chilcas nahe Conaf-Station, *Müller C1872* (CONC); Chacay, trail to Laja River, *Ireland & Bellolio 34127* (CONC, MO), *34134* (CONC, MO); Alto Bío-Bío, sector Coyuco, orilla del Río Pangue, *Peña s.n.* (CONC); road from El Pangue to Pitillón, by El Pangue River, *Ireland & Bellolio 35685* (CONC, MO); Ralco National Reserve, *Ireland & Bellolio 35593* (CONC, MO, NY), *35634 A* (CONC), *35671* (CONC, MO); 19 km NE of Ralco, *Ireland & Bellolio 35537* (CONC, MO), *35548* (CONC, MO). ARAUCANÍA. MALLECO: alrededores del Hotel Termas de Malalcahuello, *Zegers 18* (CONC); Reserva Forestal Malleco, *Landrum 412* (SGO); in monte “Cordillera de la Costa” supra Angol, *Dusén 342* (BM, FH, PC, S – incorrectamente considerados sintipos de *Racomitrium striatipilum*), *Dusén s.n.* (JE, S); Parque Nacional Nahuelbuta, Piedra del Águila, *Larraín 27595A* (CONC), camino al Cerro Anay, *Larraín 25582* (CONC), sendero entre administración y Piedra del Águila, *Larraín et al. 27598* (CONC), about 35 km W of Angol, *Deguchi 31517* (SGO), 10 km west of park entrance and 48 km by road west of Angol, *Crosby 13062* (MO), *13074* (MO), Casa de Pincheira, *Mahu 23313a* (MO), *24010* (MO), Casa de Lata, *Mahu s.n.* (MO 3981276), orilla del Estero La Vanería, *Mahu 2461a* (MO), *2469* (MO), *23582* (MO), Pino Hueco, *Mahu 8592* (MO); Curacautín, Termas Río Blanco, *Montero 7960* (CONC), *8242* (CONC); ibid., Quebrada Río Blanco, *Montero 3426* (CONC). CAUTÍN: Parque Nacional Paraguas, near Volcán Llaima ca 60 km east of Temuco, *Landrum 87* (MO); Melipeuco, *Mahu 23939* (MO), *23944 p.p.* (MO), *23941a* (MO); Parque Nacional Conguillío, between Lago Conguillío and Lago Quililo, E slope of Volcán Llaima, *Deguchi 31202 p.p.* (HIRO), around Lago Conguillío, NE slope of Volcán Llaima, *Deguchi 31176* (SGO), Tal des Río Captrén am nordwestl. Parkausgang, *Müller C1414* (CONC), roquerío al norte de las cabañas, *Mahu 23921a* (MO), *23923* (MO),

23924a (MO), antes de administración, *Mahu 10727* (MO), N de la Administración, *Mahu 23842a* (MO), playa al E de El Salto, *Mahu 23068* (MO), Laguna Captrén, *Mahu 22412a* (MO), Captrén, *Mahu & Mahu 10807* (MO), *10808* (MO); Pucón, Río Turbio, *Larraín 30326* (CONC); Volcán Villarrica, *Crosby 11794* (MA, NY), *11821* (MA, S), *Hosseus 199* (CONC, JE), *Northland 23437* (MO), *Hollermayer 1846* (CONC), *Ruthsatz s.n.* (H 3128464, H 3128430), llegando a las cuevas volcánicas, *Larraín 31888* (CONC), sector de los refugios, *Mahu 11665* (MO), *11670* (MO), *11672* (MO), *11674* (MO), *11675* (MO), Termas de Huife, *Montero 10187* (CONC); Parque Nacional Villarrica, base del Volcán Lanín, a 150 m de la aduana chilena en paso fronterizo Mamuil-Malal, *Larraín 31917* (CONC), subiendo por Pucón hacia el centro de ski, desvío hacia las cuevas volcánicas, *Larraín 31878* (CONC), north slope of Volcán Villarrica, 2.3 km by road south of park entrance, *Crosby 11821* (MO), very near upper limit of forest and near Refugio Villarrica, 6.1 km by road south of park entrance, *Crosby 11794* (MO), *11808* (MO). **LOS RÍOS.** VALDIVIA: Corral, Quitaluto, Küstenkordillere, *Hosseus 617* (JE); Lago Riñihue, Enco, *Santesson M 241* (S); La Nueva, Cordillera Pelada, *Hollermayer s.n.* (S B138507), *Hollermayer 1831* (CONC); Volcán Choshuenco, *Ruthsatz s.n.* (H 3128431). RANCO: Monumento Natural “Alerce Costero”, ca. 40 km SW von Valdivia, *Müller C964* (CONC); west slope of Cordillera Pelada, 6.2 km by road west of El Mirador on road between La Unión and Punta Hueicolla, *Crosby 12840* (MO), 8.8 km by road west of El Mirador on road between La Unión and Punta Hueicolla, *Crosby 12770* (MO). **LOS LAGOS.** OSORNO: Parque Nacional Puyehue, sector Antillanca, *Larraín 25413* (CONC), ca 74 km east of Osorno, *Landrum 610* (MO); Crater Casablanca, 3.4 km by road above Refugio Antillanca, *Crosby 12093* (MO); Volcán Antillanca, *Ruthsatz s.n.* (H 3128429); Cordillera Pelada, “La Reina”, *Hollermayer 6112* (CONC); summit of Cordillera de La Carpa, *Eyerdam 10948* (F); termas de Puyehue, *Hollermayer 1871 p.p.* (CONC). LLANQUIHUE: Lago Chapo, about 40 km SE of Puerto Montt, *Deguchi s.n.*, *Bryophyta Selecta Exsiccata 794* (CONC, F, H, JE, MO, S – neotipo de *Grimmia subcrispipila*); around Lago Chapo, ca. 40 km southeast of Puerto Montt, *Deguchi 25507* (HIRO, SGO), *25511* (HIRO, SGO), *25516A* (HIRO, SGO), *25546* (HIRO, SGO), *25573* (HIRO, SGO); Petrohué, *Hosseus 498* (JE), *505* (JE); Parque Nacional Vicente Perez Rosales, meseta Bellavista, *Pizarro E12*, *E13* (PUCV), Volcán Puntiaquedo, *Pizarro E21* (PUCV), *Vidal & Redón M20* (PUCV), Cerro Derrumbes, *Pizarro E16* (PUCV); Reserva Nacional Llanquihue, am Weg von Ranger-Station nahe Correntoso zum Vulkan Calbuco, *Müller C2386* (CONC); around top of Cerro Pavilo, ca. 16 km west of Tegalda, *Deguchi 25470* (HIRO, SGO); along road from Frutillar to Tegalda, *Deguchi 25388* (HIRO, SGO), *25392* (HIRO, SGO); between Ensenada and Petrohué, south of Volcán Osorno, *Deguchi 25126* (HIRO, SGO); southern slope of Volcán Osorno, *Deguchi 25883* (HIRO, SGO). CHILOÉ: Ancud, Cerro Lebucura, *Larraín 32638* (CONC). PALENA: Río Puelo, pasarela Puerto Urrutia, *Larraín 25878* (CONC), *Larraín 25883B* (CONC); San Francisco de Huinay, Fiordo Huinay, *Pizarro M20* (PUCV); wenig westlich von Palena, *Müller C2385* (CONC). **AISÉN.** AISÉN: Puerto Aisén, Base Aérea, *Montero 10274* (CONC); Río Aysen, *Dusén A31* (S – tipo de *Racomitrium integripilum*), *Dusén s.n.* (S); Parque Nacional de Río Simpson, along route 245, *Deguchi 25661* (HIRO, SGO), *25667* (SGO), *25735* (HIRO, SGO); Cerro Tesoro-Massiv, *Schwabe 38[a3]* (JE), *38[2]? 1* (JE); Ventisquero Circo, Monte San Valentín, *Seki 601* (H), *615* (H), *616* (H, HIRO), *617c* (HIRO), *618a* (H), *620a* (H), *622b* (HIRO), *627* (H). COIHAIQUE: Reserva Nacional Coihaique, *Müller C2095* (CONC); around Coihaique, *Deguchi 25632* (HIRO, SGO). GENERAL CARRERA: Puerto Bertrand, *Larraín & Vargas 26749* (CONC), *26771* (CONC), *Seki 1361* (H), *1370 p.p.* (H), *1396* (H); por Ruta 7 junto al Río Murta, *Larraín &*

Vargas 26356 (CONC), *26370* (CONC); un cerro al lado de Ventisquero Nef, *Seki 1503 p.p.* (H). CAPITÁN PRAT: Reserva Nacional Tamango, por sendero hacia el Lago Cochrane, *Larraín & Vargas 26643* (CONC), *26644 A* (CONC); a la entrada del camino hacia pasarela Río Ñadis, *Larraín & Palfner 27743* (CONC); cruzando pasarela Río Ñadis, *Larraín & Vargas 26784* (CONC); Ruta 7, sector Lago Chacabuco, *Larraín & Palfner 27715* (CONC), *27720* (CONC); por Ruta 7 al sur de Cochrane, *Larraín & Vargas 26422* (CONC), Km 31, *Larraín & Vargas 26398A* (CONC), Km 50, pasado Cuesta Barrancoso, *Larraín & Vargas 26411* (CONC), *26414* (CONC); cruzando pasarela Lago Vargas, junto al Río Baker, *Larraín & Vargas 26819* (CONC); por Ruta 7, unos 100 km al sur de Cochrane, *Larraín & Palfner 27969* (CONC); Caleta Tortel, en “ruta turística”, *Larraín & Vargas 26890* (CONC), *26894* (CONC), *26909* (CONC); Lago Quetru, *Larraín & Palfner 27866* (CONC); Río Bravo, embarcadero, *Larraín & Vargas 27883A* (CONC); playa al NE de Puerto Yungay, por el Fiordo Mitchell, *Larraín & Vargas 26545* (CONC); Ruta 7 entre Puerto Vagabundo y Puerto Yungay, *Larraín & Vargas 26502 A2* (CONC); camino a Villa O'Higgins, *Larraín & Vargas 27059* (BM, CONC); Río Mosco, *García s.n.* (CONC). MAGALLANES. ULTIMA ESPERANZA: Parque Nacional Bernardo O'Higgins, Puerto Edén, Mirador, *Ardiles s.n.* (SGO); Peel Inlet, *Skottsberg 411* (S); seno N de Cerro El Morro, *Matteri B2151, B2158* (HIP); Islas Rennell, *Eskuche B1167* (HIP); Parque Nacional Torres del Paine, Río Pingo, *Larraín 27441* (CONC), Lago Toro, junto a Posada Serrano, *Larraín 27384* (CONC), am Gletscher Grey, *Hahn C2379* (CONC), Tal des Río de los Perros wenig südlich Refugio Dickson, *Müller C1649* (CONC), Ostrand vom Glaciar Grey am Campamento Paso, *Müller C1448* (CONC), Valle del Francés nordöstl. Lago Nordenskjöld, *Müller C1566* (CONC), along the W side of Lago Skottsberg, *Townsend 97/200* (MO); Puerto Toro, glaciar del Cerro Balmaceda, *Matteri B2685* (HIP), *B2626* (HIP); Isla Piazzini, south shore of Caleta Ocasión, *Greene B1000* (HIP). TIERRA DEL FUEGO: Bahía Tekenika, *Skottsberg 74* (H, S – isolectotipos de *Racomitrium striatipilum*); Isla Desolación, Puerto Angosto, *Dusén 319* (JE, S – sintipo de *Racomitrium integripilum*); Fuegia occidentalis, Fjordo Martínez, Bahía Sarmiento, *Roivainen s.n.* (S 138512), *2036* (H); Fjordo de Agostini, *Roivainen 2212* (H); *ibid.*, Bahía Groth-Hansen, *Roivainen 287* (H – tipo de *Racomitrium substriatipilum*), *Roivainen 2210* (H), *Roivainen s.n.* (S B138514); Fjordo Finlandia, Monte Nylandia, *Roivainen 1800* (H – tipo de *Racomitrium substriatipilum*), prope Monte Nylandia, *Roivainen 1761* (H), Brazo Aino, *Roivainen 141a* (S), near Ventisquero Runeberg, *Roivainen 1962* (H – tipo de *Racomitrium geminatum*), *486* (H); Isla Grande de Tierra del Fuego, Parque Nacional Alberto de Agostini, W side of Bahía Parry about half way down, just N of glacier, *Buck 47778* (CONC, NY), *47781* (CONC, NY); Comuna de Timaukel, Isla Grande de Tierra del Fuego, Parque Nacional Alberto de Agostini, ribera N del Seno Agostini, faldeos del Monte Buckland, *Larraín & Shevock 33498* (CONC, NY). ANTÁRTICA CHILENA: Isla Navarino, Parque Etnobotánico Omora, *Buck 40940* (CONC, NY); Isla Navarino, Puerto Williams, en Bahía Inútil, *Osorio s.n.* (CONC); Isla Navarino, Promontorio Puerto Toro, just N of Puerto Toro, *Buck 41509* (NY); Isla Brecknock, Puerto Edwards, *Parra 237b* (CONC); Isla Brecknock, *Larraín 33872* (CONC, NY); Comuna Cabo de Hornos, Isla Hoste, S shore of Península Hardy, SW shore of Bahía Schapenham, *Buck 48135* (CONC, NY); *ibid.*, S shore of Península Dumas, small cove just WNW of Isla Unica, *Buck 48098* (CONC, NY); Parque Nacional Alberto de Agostini, Isla Basket, NE shore on N side of peninsula terminating in Punta Berta, *Buck 47849* (CONC); Comuna Cabo de Hornos, Parque Nacional Alberto de Agostini, Isla Grande de Tierra del Fuego, immediately W of Glaciar Italia along the N side of the Brazo noroeste of the Beagle Channel, *Buck 47974* (CONC, NY); Parque Nacional Cabo de Hornos, Islas

Hermite, Isla Jerdán, E of N part of Isla Hermite, Monte Jerdán, *Buck 48313* (CONC, NY), *48317* (CONC); *ibid.*, NE shore of Isla Hermite, cove SSW of Isla Maxwell, from shore to unnamed lake, *Buck 48248* (CONC, NY); Comuna Cabo de Hornos, N shore of Isla Mascart in mouth of Seno Ponsonby, *Buck 48050* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, brazo más austral del Seno Bluff, bahía protegida, *Larraín 33287* (CONC, NY); Seno Sargazos, en bahía protegida al fondo del seno, *Larraín 33330a* (CONC, NY); Seno Brujo, Puerto Alegría, laderas al E del puerto, *Larraín 33358* (CONC, NY); *ibid.*, laderas al W del puerto, *Larraín 33383* (CONC, NY); Seno Chasco, Puerto Consuelo, subida a montaña al SE de la laguna, *Larraín 33412* (CONC, NY), *33413* (CONC, NY); Isla Astrea (Islas Camden), *Larraín 33542a* (CONC, NY); Isla Aguirre, Seno Quo Vadis, alrededores de laguna al E del seno, *Larraín 33603* (CONC, NY); Isla London (Islas Camden), laderas al E del Pico Horacio, *Larraín 33633* (CONC, NY); Isla Sidney (Islas Camden), sector NW, extremo S de seno sin nombre, entre Punta Quarzo y Punta Mono, *Larraín 33688* (CONC, NY), *33691* (CONC, NY); Isla Basket, Bahía Murray, ascensión a Cerro Tres Picos, *Larraín 33741* (CONC, NY), *33753* (CONC, NY); Isla Grande de Tierra del Fuego, Seno Courtenay, brazo N, *Larraín 33807* (CONC, NY); Península de Edwards, faldeos al E del Monte Edwards, *Larraín 33830* (CONC, NY); brazo E del Seno Mama, ladera empinada a los pies de gran cerro, exposición S, *Larraín 33932* (CONC, NY); extremo NE del Seno Aragay, en el istmo de la Península de Brecknock, *Larraín 33956* (CONC, NY); Península de Brecknock, extremo ESE del Seno Término, *Larraín 33985* (CONC, NY). GEORGIAS DEL SUR: Cumberland Bay, floor of Bore Valley, *Bell 83* (BM); Cumberland East Bay, east side of Gull Lake, *Smith 1155* (BM); about 1/4 mile inland from Husvik whaling station, *Greene 1456* (BM); Stromness Bay, east-facing slopes near gully west of Husvik, *Bell 355* (BM), east side of northern end of Olsen Valley, *Longton 186* (BM). ISLAS MALVINAS: **West Falkland.** Mt. Adam, *Halle 425* (H). **Sine loco indicatio.** *Hooker s.n.* (FH 3937), *Hooker 206* (FH). JUAN FERNÁNDEZ: **MASAFUERA.** Las Torres, *Skottsberg & Skottsberg 143* (S [3 especímenes], SGO); höjdkammaren ovanför Zuch. Pasto [in altiplanitie supra Valle Pasto], *Skottsberg & Skottsberg 142* (H, NY, S).

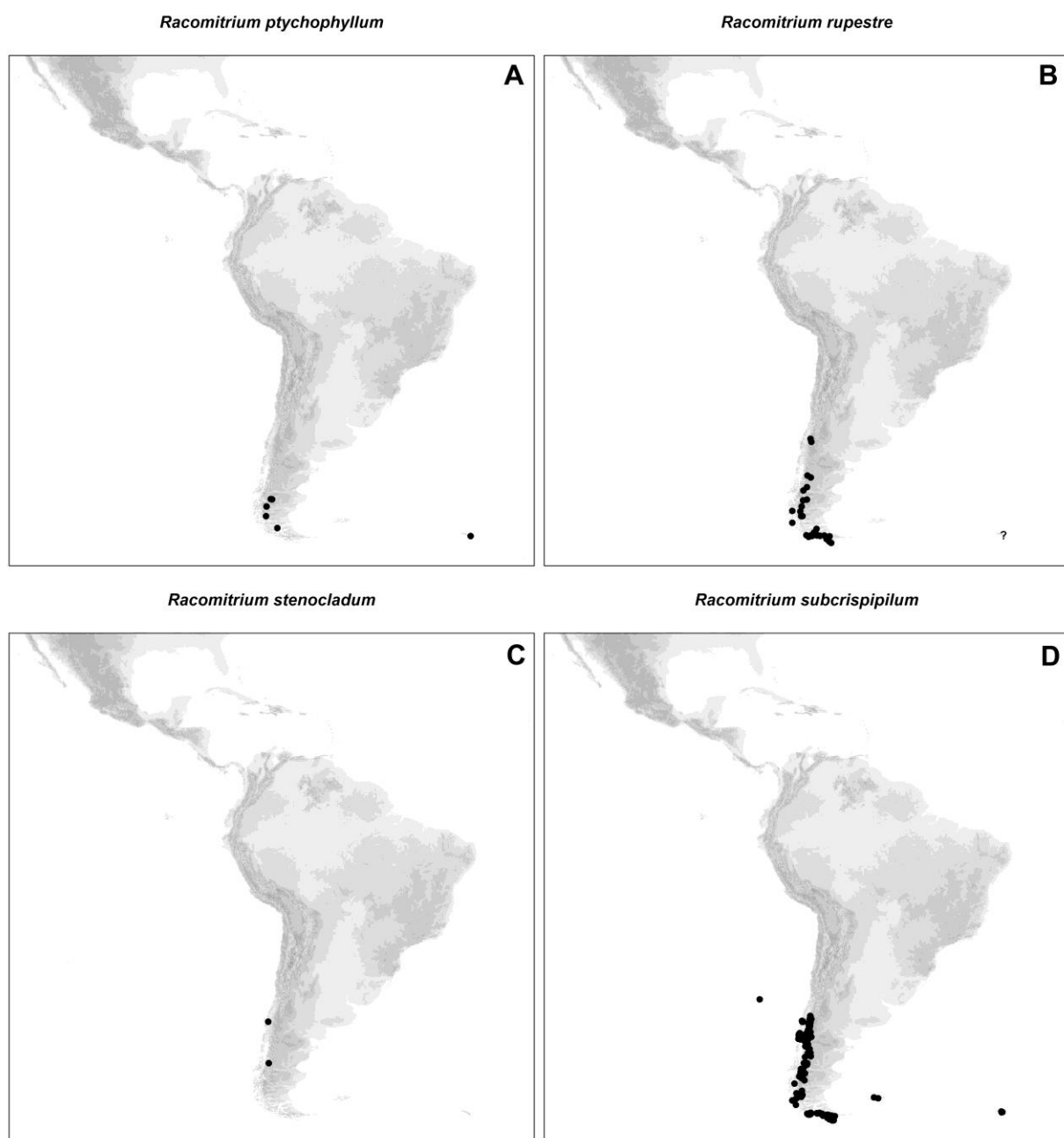


Fig. 30. Distribución en Latinoamérica de **A.** *Racomitrium ptychophyllum*; **B.** *R. rupestre*; **C.** *R. stenocladum*; **D.** *R. subcrispipilum*.

21. *Racomitrium visnadiae* W.R.Buck — Fig. 31.

Racomitrium visnadiae W.R.Buck, Brittonia 49: 463. 1997. ≡ *Bucklandiella visnadiae* (W.R.Buck) Bednarek-Ochyra & Ochyra, Biodiv. Poland 3: 148. 2003. — Ind. loc.: Brazil. Minas Gerais: Parque Nacional do Caparaó, along trail from Tronqueira to Terreirão, 20°26'S, 41°44'W, 1970-2350 m; moist, wooded thickets along Rio José Pedro; submerged in stream; 31 Oct 1994, *Buck 27020*; holotipo: SP (no visto); isotipos: MO!, NY!, TRH (no visto).

Plantas medianas a robustas, verde-oliva a negras, verde claro en los extremos de las ramas. *Tallos* 3–6 cm de longitud, con ramificación simpodial. *Hojas* 1,5–2,5 x 0,4–0,6 mm, lanceoladas, erectas cuando secas, rectas a falcadas, con decurrencias cortas, la lámina terminada cerca de la mitad de su longitud total, largamente subuladas, súbula concolora, cilíndrica, multiestratificada, que corresponde a la proyección de la costa. *Punta hialina* inexistente. *Márgenes* planos a levemente erectos en la base de las hojas. *Costa* 140–170 µm de ancho en la base, en sección transversal con 12-15 células ventrales dispuestas en 2(-3) capas y un grupo dorsal robusto de 2-4 capas de subestereidas, aplanada en la base, pasando a circular en la parte media de la hoja, proyectada como una larga súbula cilíndrica de 7-9 capas de células de espesor. *Lámina* monoestratificada con parches biestratificados frecuentes a lo largo de las hojas, lisa; *células laminares* porosas, las apicales 13–30 x 7–9 µm, las mediales 30–50 x 8–10 µm, las basales 50–75 x 9–11 µm; *células marginales basales* indiferenciadas, o formando una corta banda de hasta 5 células hialinas y con paredes rectas a lo largo de las decurrencias de las hojas; *células alares* escasamente diferenciadas, coloreadas, amarillas a anaranjadas. [Esporofitos desconocidos].

Discusión: *Racomitrium visnadiae* es un taxón estrechamente emparentado con *R. lamprocarpum* y *R. bartramii*, especies con las cuales comparte el hábitat reófilo, el color y el grosor de la costa. La forma de las hojas de *R. visnadiae* es peculiar, con la lámina que termina aproximadamente en la mitad de su longitud total, donde comienza una larga súbula concolora, cilíndrica y multiestratificada correspondiente a la costa. Estudios moleculares recientes confirman la estrecha relación molecular que existe entre *R. visnadiae* y *R. lamprocarpum*, difiriendo en unos pocos pares de bases en las secuencias comparadas (Larraín *et al.* 2011a).

Hábitat: *Racomitrium visnadiae* es una especie reófila conocida sólo de la localidad tipo, donde fue hallada creciendo sumergida en un arroyo rodeado de vegetación leñosa

húmeda, entre los 1970 y 2350 m s.n.m.

Distribución: endémico del este de Brasil (Serra do Carapaó, Minas Gerais), conocido sólo de la localidad tipo (Fig. 32).

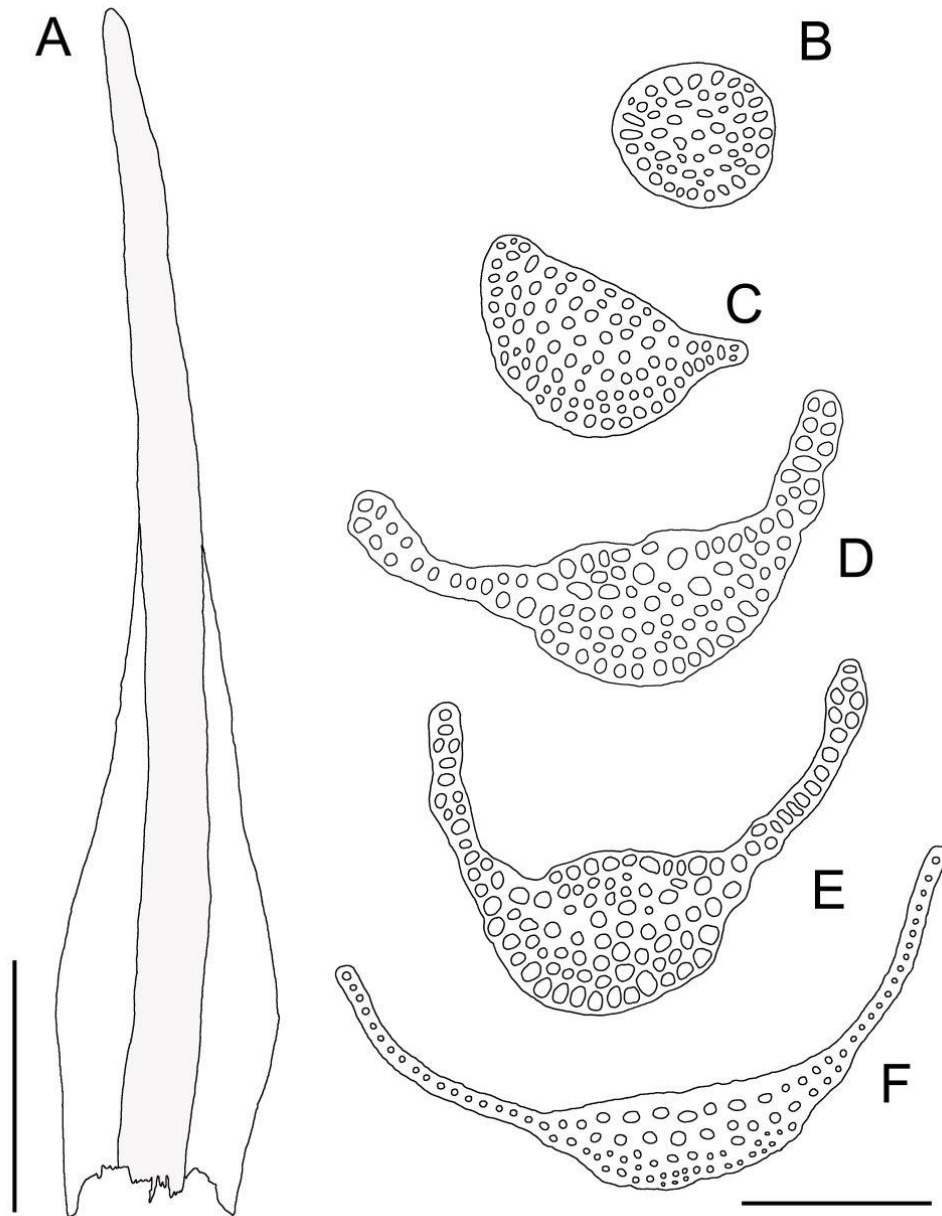


Fig. 31. *Racomitrium visnadiae*. A. Hoja. B-F. Secciones transversales de hojas desde el ápice hasta la base. Todas de *Buck 27053* (NY), paratipo, Minas Gerais, Brazil. Escalas: A = 500 μm ; B-F = 100 μm .

Ilustraciones adicionales: Bednarek-Ochyra *et al.* 1999 (Fig. 5); Buck 1997 (Figs. 1-7).

Especímenes examinados: BRASIL. MINAS GERAIS. Parque Nacional do Caparaó, along trail from Tronqueira to Terreirão, *Buck 27020* (NY, MO - tipo de *R. visnadae*), *Buck 27053* (NY - paratipo de *R. visnadae*).

Racomitrium visnadae

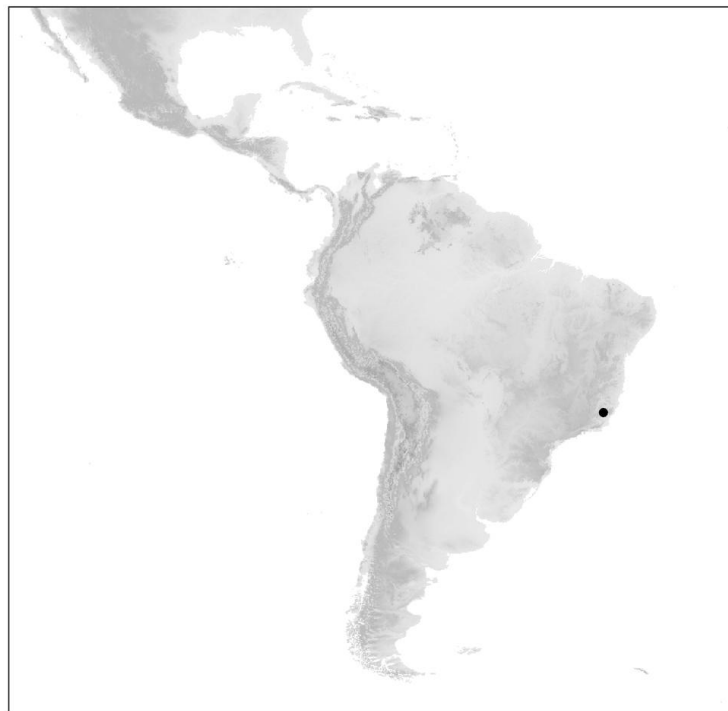


Fig. 32. Distribución en Latinoamérica de *Racomitrium visnadae*.

Especies excluidas del área tratada

Racomitrium aquaticum (Brid. ex Schrad.) Brid. — En el área estudiada esta especie ha sido reportada de Tierra del Fuego (Wilson & Hooker 1847, Dusén 1903, He 1998) y las islas Malvinas (Wilson & Hooker 1847), sobre la base de las colecciones de J. D. Hooker determinadas por Wilson como variedades sin nombre de *Racomitrium protensum* (A. Braun ex Duby) Huebener (var. 1 de isla Hermite y var. 3 de las Malvinas). Estos especímenes han sido erróneamente interpretados (Ochyra *et al.* 1990), y en realidad corresponden a *Racomitrium didymum* y *R. lamprocarpum*, respectivamente, como ya ha sido discutido en detalle por Bednarek-Ochyra (2006). *Racomitrium aquaticum* es una especie de Europa y Macaronesia (Bednarek-Ochyra 2006).

Racomitrium canescens (Hedw.) Brid. — He (1998) reportó esta especie como nueva para Chile sobre la base de un espécimen recolectado por Manuel Mahu (*no. 10543, MO!*) en los años 70's en La Dehesa, un antiguo predio ganadero localizado en las zonas suburbanas al noreste de Santiago, en Chile central. El espécimen claramente corresponde a la sección *Canescentia* Kindb. (= *Niphotrichum* Bednarek-Ochyra), pero corresponde en realidad a *R. elongatum* Ehrh. ex Frisvoll (R. Ochyra, *in sched.*). Sin embargo, esta colección parece ser sólo un error de etiquetado, ya que el material viene mezclado con *Hypnum cupressiforme* Hedw. y algunas semillas de *Betula* L. (como lo notara el Dr. Ochyra), ambas especies no nativas de Chile central. A pesar que la ciudad de Santiago se ha expandido mucho en las últimas décadas, y la localidad putativa donde este espécimen pudo haber sido recolectado es hoy en día un área residencial, todo el intensivo trabajo de campo realizado por el autor en Chile central en los últimos 10 años, donde no se ha encontrado la especie en hábitats relativamente bien conservados y equivalentes a la localidad de Mahu, sugiere que la sección *Canescentia* se hallaría restringida al Hemisferio Norte como ya lo notara Frisvoll (1983), con la excepción de un sólo espécimen de *R. elongatum* recientemente recolectado por Jim Shevock en Nueva Zelanda (*Shevock & Malcolm 36576, CONC!*). Este reciente hallazgo hace reflexionar acerca de la autenticidad del espécimen de Mahu.

Racomitrium crispulum (Hook. f. & Wilson) Hook. f. & Wilson — La historia taxonómica de esta especie es quizás una de las más interesantes de todo el grupo de los *Racomitrium* del Hemisferio Sur. De los trabajos de Dixon (1926) y Clifford (1955), en los

que sinonimizaron prácticamente todas las especies de *Racomitrium* de las secciones *Subsecunda* y *Ellipticodryptodon* bajo *R. crispulum*, ha derivado en la equivocada interpretación del concepto de esta especie. Recientemente, Ochyra *et al.* (2008) demostraron convincentemente que *R. crispulum* es un endémico restringido a las islas Campbell y Auckland, al sur de Nueva Zelanda.

Racomitrium elegans (Müll. Hal.) Paris. — Este taxón ha sido recientemente reportado por Bednarek-Ochyra & Ochyra (2011b) bajo el nombre *Bucklandiella elegans* (Müll.Hal.) Bednarek-Ochyra & Ochyra. En el tratamiento de *Racomitrium didymum* ya han sido discutidas las razones por las cuales esta especie debería ser eliminada de la flora de Latinoamérica.

Racomitrium heterostichum (Hedw.) Brid. — Esta especie ha sido reportada varias veces de Sudamérica (e.g. Dusén 1903, Cardot 1908, Herzog & Hosseus 1938), y muchos especímenes de herbario del área tratada están etiquetados con este nombre. Ninguna de las colecciones examinadas corresponde a este taxón, y en realidad representan expresiones típicas de *R. subcrispilum*, *R. crispilum* o *R. heterostichoides*. *Racomitrium heterostichum* es una especie boreal conocida del oeste de Europa, Macaronesia, el norte de África, el oeste de Norteamérica y las islas Aleutianas (Frisvoll 1988).

Nomina nuda

Racomitrium cylindricum Müll.Hal. *nom. nud. in synonym.* (= *R. subsecundum*).

Racomitrium pachyneuron Herzog *fo. aquaticum* Herzog, *Beih. Bot. Centralbl. Abt. B*, 60(1-2): 22. 1939 (= *R. lamprocarpum*).

Racomitrium senile Schimp., *Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges.* 1872-73: 93. 1874 (= *R. geronticum*).

Racomitrium subnigratum Dusén, *Index Bryol.* (ed. 2) 4: 156. 1905 (= *R. lamprocarpum*).

Agradecimientos

Agradezco profundamente a los curadores y al personal de los herbarios AAS, ADT, BA, BISH, BM, BONN, BR, CANM, CAS, CHR, COL, DR, DUKE, E, F, FH, H, HBG, HIP, HIRO, JE, KRAM, LIL, LPB, M, MA, MERC, MO, NY, PC, PRE, PUCV, RB, RO, S, SGO, TAES, US, por el trabajo de localizar y enviar el material solicitado, o por enviar material de otras regiones del mundo, o por facilitar mi trabajo en sus herbarios; sin su amable asistencia este trabajo no podría haber sido realizado. Todo el personal del herbario CONC ha ayudado muchísimo en varios aspectos del desarrollo de este trabajo taxonómico. Agradezco la gentileza y los consejos aportados por Jesús Muñoz, Bill Buck, Ryszard Ochyra, Halina Bednarek-Ochyra, Robert Ireland, Roberto Rodríguez, Eduardo Ruiz, Reinaldo Vargas, Clodomiro Marticorena y Alicia Marticorena, quienes ayudaron de diversas maneras. Al proyecto “Flora de Chile” se agradece la asistencia técnica y el facilitar su vehículo (“la rojita”) para los trabajos de campo. Agradezco muy especialmente a los profesores Kanchi Gandhi, Tod Stuessy y Neil Harriman por su ayuda con problemas nomenclaturales varios. Se agradece también a Diego Alarcón por generar los mapas de distribución de especies. Agradezco a las siguientes instituciones: la Comisión Nacional de Investigación, Ciencia y Tecnología (CONICYT) por la beca completa de doctorado (n° 21061080), apoyo de tesis doctoral, y término de tesis otorgadas; a Fundación Andes por una beca de pasantía para viajar a España y Polonia en 2007-08; la Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción por financiar un segundo viaje a España en agosto de 2008; al Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD) por el financiamiento de un viaje a Alemania en 2010; la Asociación Internacional de Briólogos (IAB) por financiar trabajo de campo en Chile central; la Corporación Nacional Forestal de Chile (CONAF) y la Administración de Parques Nacionales de Argentina (APN) por facilitar permisos de recolección de material en varias áreas protegidas en ambos países, y por la hospitalidad de los guardaparques. Dick Andrus financió un viaje de exploración a la Provincia de Palena y Tierra del Fuego. Bernard Goffinet, Bill Buck, Juan Carlos Villarreal, Robert Ireland, Ryszard Ochyra, Víctor Ardiles, Storrs Olson, Vita Plasek y Boon-Chuan Ho me ayudaron con literatura rara o difícil de conseguir. Se agradece a Nicolás García, Reinaldo Vargas, Simon Pfanzelt, Jim Shevock, Blanka Shaw, Dale Kruse, Wolfgang Hofbauer y Carol Peña por los especímenes enviados para el desarrollo de mis estudios. Finalmente quisiera agradecer a Reinaldo Vargas, Nicolás García, Inelia Escobar, Götz Palfner, Guille Suárez, Alicia Marticorena, Roberto Rodríguez, Pajaristikov, y a Gabriela, Gracia, Auna y Simón

por la compañía en terreno durante este estudio. Se agradecen los comentarios de Reinaldo Vargas sobre el manuscrito preliminar.

Referencias

Allen, B.H. 2002. Moss Flora of Central America, Part 2. Encalyptaceae-Orthotrichaceae. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 90. 669 pp.

Anderson, L.E. 1954. Hoyer's solution as a rapid permanent mounting medium for bryophytes. *The Bryologist* 57: 242–244.

Bartram, E.B. 1949. Mosses of Guatemala. *Fieldiana Botany* 25. 442 pp.

Bednarek-Ochyra, H. 1993. The identity of two neglected species of *Racomitrium* (Musci, Grimmiaceae) from Patagonia. *Fragmenta Floristica et Geobotanica, Supplement* 2(1): 83–90.

Bednarek-Ochyra, H. 1995a. A note on *Racomitrium tortipilum* (Musci, Grimmiaceae) from Brazil. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 40: 177–180.

Bednarek-Ochyra, H. 1995b. Rodzaj *Racomitrium* (Musci, Grimmiaceae) w Polsce: taksonomia, ekologia i fitogeografia. *Fragmenta Floristica et Geobotanica, Series Polonica* 2: 1–307.

Bednarek-Ochyra, H. 2006. A monograph of the moss genus *Codriophorus* P. Beauv. (Grimmiaceae). W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków. 276 pp.

Bednarek-Ochyra, H., C.M. Matteri & R. Ochyra. 1996. A major range extension of *Racomitrium lamprocarpum* (Musci, Grimmiaceae) in South America. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 41: 995–1000.

Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 1992. A major range extension of *Racomitrium*

laevigatum (Musci, Grimmiaceae). *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 37: 7–12.

Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 1994. *Racomitrium lamprocarpum* (Musci, Grimmiaceae) in southern South America. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 39: 361–367.

Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 1998. *Racomitrium lamprocarpum* (Müll. Hal.) Jaeg. – an addition to the moss flora of Îles Kerguelen and the Subantarctic. *Journal of Bryology* 20: 525–528.

Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2003. *Racomitrium patagonicum*, a new moss species from southern South America. *Journal of Bryology* 25: 181–187.

Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2007a. *Bucklandiella lamprocarpa* (Müll.Hal.) Bednarek-Ochyra & Ochyra [in Macquire Island]. En: Blockeel T.L. (ed.) New national and regional bryophyte records, 15. *Journal of Bryology* 29: 139–140.

Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2007b. *Bucklandiella crispipila* (Taylor) Bednarek-Ochyra & Ochyra [in Papua New Guinea]. En: Blockeel T.L. (ed.) New national and regional bryophyte records, 17. *Journal of Bryology* 29: 277.

Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2008a. *Bucklandiella didyma* (Mont.) Bednarek-Ochyra & Ochyra [in Australia and New Zealand]. En: Blockeel T.L. (ed.) New national and regional bryophyte records, 18. *Journal of Bryology* 30: 162.

Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2008b. *Bucklandiella pachydictyon* (Cardot) Bednarek-Ochyra & Ochyra [in Prince Edward Islands and Îles Crozet]. En: Blockeel T.L. (ed.) New national and regional bryophyte records, 18. *Journal of Bryology* 30: 162.

Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2009a. *Bucklandiella heterostichoides* (Cardot) Bednarek-Ochyra & Ochyra [in Îles Kerguelen]. En: Blockeel T.L. (ed.) New national and regional bryophyte records, 22. *Journal of Bryology* 31: 202.

Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2009b. *Bucklandiella striatipila* (Cardot) Bednarek-

Ochyra & Ochyra [in Îles Crozet]. En: Blockeel T.L. (ed.) New national and regional bryophyte records, 22. *Journal of Bryology* 31: 202.

Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2010a. *Bucklandiella didyma* (Mont.) Bednarek-Ochyra & Ochyra [in Tasmania]. En: Ellis T.L. (ed.) New national and regional bryophyte records, 23. *Journal of Bryology* 32: 141.

Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2010b. *Bucklandiella lamprocarpa* (Müll.Hal.) Bednarek-Ochyra & Ochyra [in Heard Island]. En: Ellis T.L. (ed.) New national and regional bryophyte records, 25. *Journal of Bryology* 32: 311.

Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2010c. *Bucklandiella striatipila* (Cardot) Bednarek-Ochyra & Ochyra [in Îles Kerguelen]. En: Ellis T.L. (ed.) New national and regional bryophyte records, 25. *Journal of Bryology* 32: 311–312.

Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2010d. *Bucklandiella allanfifei* (Grimmiaceae), a new moss species from New Zealand, with a note on South American *B. striatipila*. *Journal of Bryology* 32: 245–255.

Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2011a. *Bucklandiella angustissima* sp. nov. (Grimmiaceae), a new austral amphipacific species with the smallest capsules and the shortest setae in the genus. *Cryptogamie Bryologie* 32: 13–27.

Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2011b. *Bucklandiella elegans* (Müll.Hal.) Bednarek-Ochyra & Ochyra [in Chile]. En: Ellis T.L. (ed.) New national and regional bryophyte records, 26. *Journal of Bryology* 33: 67.

Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2011c. *Bucklandiella sudetica* (Funck) Bednarek-Ochyra & Ochyra [in New Zealand]. En: Ellis T.L. (ed.) New national and regional bryophyte records, 26. *Journal of Bryology* 33: 67.

Bednarek-Ochyra, H., R. Ochyra & W.R. Buck. 1999. The genus *Racomitrium* (Grimmiaceae) in Brazil, with the first report of *Racomitrium subsecundum* in South America. *Brittonia* 51: 93–105.

- Bell, B.G. 1974. A synoptic flora of South Georgian mosses: V. *Willia* and *Racomitrium*. British Antarctic Survey Bulletin 38: 73–101.
- Brotherus VF. 1924. Grimmiaceae. En: Engler A. & K. Prantl (eds.) Die Natürlichen Pflanzenfamilien: 2nd ed. Leipzig. Band 10: 303–314.
- Buck, W.R. 1997. A new Brazilian species of *Racomitrium* (Grimmiaceae). Brittonia 49: 463–465.
- Buck, W.R. 2002. Preliminary key to the mosses of Isla Navarino, Chile (Prov. Antártica Chilena). Publicado por el autor, NYBG. 147 pp.
- Cardot, J. 1908. La flora bryologique des Terres magellaniques, de la Georgie du Sud et de l'Antarctide. In: Wissenschaftl. Ergebnisse Schweidischen Sudpolar-Expedition 1901–1903, 4: 1–298, láminas 1–11.
- Cardot, J. 1911. Les mousses de l'Expédition nationale antarctique écossaise. Transactions of the Royal Society of Edinburgh 48: 69–82.
- Cardot, J. 1916. Note sur des Mousses de Kerguelen. Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle 22: 336–341.
- Churchill, S.P. & E.L. Linares. 1995. Prodrómus Bryologiae Novo-Granatensis, Introducción a la flora de musgos de Colombia. Instituto de Cinecias Naturales. Museo de Historia Natural, Biblioteca "José Jerónimo Triana", Bogotá, No. 12. Vol 2, pp. 455–924.
- Churchill, S.P., D. Griffin III & J. Muñoz. 2000. A checklist of the mosses of the tropical Andean countries. Ruizia 17: 1–203.
- Clifford, H.T. 1955. On the distribution of *Rhacomitrium crispulum* (H.f. & W.) H.f. & W. The Bryologist 58: 330–334.
- Crum, H. 1994. Grimmiales. En: Sharp, A.J., H. Crum & P.M. Eckel (eds.). The Moss

Flora of Mexico. Vol. I. Sphagnales to Bryales. Memoirs of The New York Botanical Garden 69: 386–415.

Dalton, P.J., R.D. Seppelt & A.M. Buchanan. 1991. Annotated checklist of the moss flora of Tasmania. En: Banks, M.R., S.J. Smith, A.E. Orchard & G. Kantvilas (eds.), Aspects of Tasmanian Botany. A tribute to Winifred Curtis. Pp. 15–32.

De Notaris, J. 1859. Muscorum Chilensium a D. Puccio collectorum. Apéndice de: Musci Napoani, sive muscorum ad flumen Napo in Columbia a clar. Osculati lectorum. Memorie della Reale Accademia delle Scienze di Torino, Serie seconda 18: 452–455.

De Sloover, J.L. 1977. Note de bryologie africaine IX. – *Andreaea*, *Racomitrium*, *Gymnostomiella*, *Thuidium*. Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique 47: 155–181.

Deguchi, H. 1984. Studies on some Patagonian species of Grimmiaceae (Musci, Bryophyta). In: H. Inoue (ed.) Studies on Cryptogams in Southern Chile, pp. 17–72, Kensei-Sha, Tokyo.

Deguchi, H. 1987. Studies on some Peruvian species of Grimmiaceae (Musci, Bryophyta) In: H. Inoue (ed.) Studies on Cryptogams in Southern Peru. pp. 19–74, Kensei-Sha, Tokyo.

Dixon, H.N. 1926. Studies in the bryology of New Zealand, with special reference to the herbarium of Robert Brown. New Zealand Institute Bulletin 3(4): 153–238.

Dixon, H.N. 1960. Mosses of Tristan da Cunha. En: Christophersen, E. (ed.) Results of the Norwegian Scientific Expedition to Tristan da Cunha 1937-1938. No. 48: 1–49.

Dusén, P. 1903. Patagonian and Fuegian mosses. Part III. Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, Botany 8: 63–125.

Dusén, P. 1907. Beiträge zur Bryologie der Magellansländer von Westpatagonien und Südchile. V. Arkiv för Botanik utgifvet av K. Svenska Vetenskaps-Akademien 6(10): 1–32, Tafl. 1–6.

- Ellis, C.J. 1999. The ecology of *Racomitrium lanuginosum* in British blanket mires. PhD Thesis, University of Manchester.
- Ellis, C.J. & J.H. Tallis. 2000. Climatic control of blanket mire development at Kentra Moss, north-west Scotland. *Journal of Ecology* 88: 869–889.
- Ellis, C.J. & J.H. Tallis. 2001. Climatic control of peat erosion in a North Wales blanket mire. *New Phytologist* 152: 313–324.
- Ellis, C.J. & J.H. Tallis. 2003. Ecology of *Racomitrium lanuginosum* in British blanket mire, evidence from the palaeoecological record. *Journal of Bryology* 25: 7–15.
- Font Quer, P. 1953. *Diccionario de Botánica*. Editorial Labor S.A., Barcelona, España. 1244 pp.
- Frisvoll, A.A. 1983. A taxonomic revision of the *Racomitrium canescens* group (Bryophyta, Grimmiiales). *Gunneria* 14: 1–181.
- Frisvoll, A.A. 1984. Lectotypification of *Racomitrium affine* (Web. & Mohr) Lindb., *R. heterostichum* (Hedw.) Brid., *R. microcarpon* (Hedw.) Brid., *R. obtusum* (Brid.) Brid., and *R. sudeticum* (Funk) Bruch & Schimp. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 57: 299–318.
- Frisvoll, A.A. 1986a. Southern hemisphere synonyms of *Racomitrium sudeticum* (Funck). Bruch et Schimp. *Journal of Bryology* 14: 339–346.
- Frisvoll, A.A. 1986b. Lectotypification of *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. *Lindbergia* 12: 83–86.
- Frisvoll, A.A. 1988. A taxonomic revision of the *Racomitrium heterostichum* group (Bryophyta, Grimmiiales) in N. and C. America, N. Africa, Europe and Asia. *Gunneria* 59: 1–289.

- González-Mancebo, J.M. 1996. The distribution of *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. on the Canary Islands (Spain). *Lindbergia* 21: 92–96.
- Gradstein S.R., S.P. Churchill & N. Sallazar-Allen. 2001. Guide to the Bryophytes of Tropical America. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 86: 359–366.
- Griffin, D. 1987. Two previously undescribed species of Musci (Ditrichaceae and Grimmiaceae) from the paramos of Venezuela. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 45: 296–300.
- Gunckel, H. 1971. Las primeras plantas herborizadas en Chile en 1690. *Anales del Instituto de la Patagonia* 2: 134–141.
- Hatcher, J.B. 1903. Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia, 1896-1899. Volume 1. Narrative of the expeditions. Geography of southern Patagonia. Princeton, N.J. The University. Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Nagele). 314 pp.
- He, S. 1998. A Checklist of the mosses of Chile. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 85: 103–189.
- Herzog, T. & C.C. Hosseus. 1938. Contribución al conocimiento de la flora briofita del sur de Chile. *Archivos de la Escuela de Farmacia de la Facultad de Ciencias Médicas de Córdoba* 7: 1–95.
- Hijmans, R.J. & J. van Etten. 2011. Raster: Geographic analysis and modeling with raster data. R package version 1.8-39. <http://CRAN.R-project.org/package=raster>
- Ireland, R.R., G. Bellolio, H. Bednarek-Ochyra & R. Ochyra. 2005. Fertile plants of *Racomitrium patagonicum* (Bryopsida, Grimmiaceae). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 98: 205–211.
- Jägerbrand, A.K. & H.J. During. 2005. Effects of simulated shade on growth, number of branches and biomass in *Hylocomium splendens* and *Racomitrium lanuginosum*. *Lindbergia* 30(3): 117–124.

- Kallio, P. & S. Heinonen. 1973. Ecology of *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. Reports from the Kevo Subarctic Research Station 10: 43–54.
- Kallio, P. & S. Heinonen. 1975. CO₂ exchange and growth of *Racomitrium lanuginosum* and *Dicranum elongatum*. En: Wielgolaski, F.E. (ed.), Fennoscandian Tundra Ecosystems. Part 1. Plants and Microorganisms. Springer-Verlag, New York. Ecological Studies 16: 138–148.
- Kindberg, N.C. 1897. Genera of European and North American Bryineae (Mosses). Göteborg. D. F. Bonniers Boktryckeri Aktiebolag. 410 pp.
- Larraín, J. 2010. *Bucklandiella subsecunda* [new to Peru and Venezuela]. In: Blockeel, T.L. (ed.), New national and regional bryophyte records, 23. Journal of Bryology 32: 141.
- Larraín, J., D. Quandt & J. Muñoz. 2011a. *Bucklandiella araucana* (Grimmiaceae), a new species from Chile. The Bryologist 114(4): 732–743.
- Larraín, J., D. Quandt & J. Muñoz. 2011b. The taxonomic identity of the neglected *Racomitrium stenocladum* (Bryophyta, Grimmiaceae). Gayana Botánica 68(2): 323–326.
- Larraín, J., D. Quandt, M. Stech & J. Muñoz. 2011c. Back to the future 2: splitting versus lumping in the case of *Racomitrium* (Bryophyta, Grimmiaceae). En: Larraín, J. Filogenia del género *Racomitrium* (Bryophyta: Grimmiaceae) y taxonomía de las especies latinoamericanas. Tesis doctoral Universidad de Concepción, Chile. Pp. 28–68.
- Lawton. E. 1973. *Racomitrium crispulum* and some related species. Bulletin of the Torrey Botanical Club 100: 230–235.
- Lewin-Koh, N.J., R. Bivand, E.J. Pebesma, E. Archer, A. Baddeley, H.-J. Bibiko, S. Dray, D. Forrest, M. Friendly, P. Giraudoux, D. Golicher, V. Gómez Rubio, P. Hausmann, K.O. Hufthammer, T. Jagger, S.P. Luque, D. MacQueen, A. Niccolai, T. Short, B. Stabler & R. Turner. 2011. Maptools: Tools for reading and handling spatial objects. R package version 0.8-9. <http://CRAN.R-project.org/package=maptools>

Lindsay, W.L. 1866. On new or rare cryptogams from Otago, New Zealand. Transactions of the Botanical Society of Edinburgh 8: 280–284.

Magill, R.E. 1981. Musci- Sphagnaceae-Grimmiaceae. Flora of Southern Africa, Part 1, Fasc. 1. Pretoria: National Botanical Institute. 291 pp.

Malcolm, B. & Malcolm, N. 2006. Mosses and other bryophytes, an illustrated glossary. Second Edition. Micro-Optic Press, Nelson, New Zealand. 336 pp.

Martcorena, C. 1995. Historia de la exploración botánica de Chile. En: Martcorena, C. & R. Rodríguez (eds.) Flora de Chile. Vol. 1, Pteridophyta - Gymnospermae. Pp. 1–62.

Matteri, C.M. & J. Muñoz. 2000. On the identity of *Grimmia depressa* and *G. depressa* var. *terrestris*. Journal of Bryology 22: 62–63.

Mitten, W. 1869. Musci austro-americi, sive enumeratio muscorum omnium austro-americanorum austori hucusque cognitorum. The Journal of the Linnaean Society Botany 12: 1–659.

Montagne, C. 1845. Cinquième centurie de plantes cellulaires exotiques nouvelles. Décades I à VI. Annales des Sciences Naturelles, Botanique, Series 3, 4: 86–123.

Montagne, C. 1850. Plantas Celulares. I. Musgos. En: Gay (ed.) Historia Física y Política de Chile. Tomo 7: 5–202.

Morrone, J.J. 2002. Presentación sintética de un nuevo esquema biogeográfico de América Latina y el Caribe. En: Costa, C., S.A. Vanin, J.M. Lobo & A. Melic (eds.), Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática PrIBES 2002. Pp. 267–275.

Müller, C. 1869. Mittheilungen über *Rhacomitrium lanuginosum* und die verwandten Arten. Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien 19: 223–224.

Müller, C. 1883. Die auf der Expedition S. M. S. "Gazelle" von Dr. Naumann gesammelten Laubmoose. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 5: 76–88.

Müller, C. 1889. Laubmoose (Musci Frondosi). In: Die Forschungsreise S.M.S. "Gazelle" in den Jahren 1874 bis 1876 unter Kommando des Kapitän zur See Freiherrn von Schleinitz Herausgegeben von dem Hydrographischen Amt des Reichs-Marine-Amtes. 4 Theil [Ch. 5]. Botanik. Ernst Siegfried Mittler und Sohn, Berlin. 64 pp.

Nakatsubo, T. 1990. Primary production and nitrogen economy of *Racomitrium lanuginosum* at the subalpine lava field of Mt. Fuji. *Proceedings of the Bryological Society of Japan*. 5(5): 65–70.

Noguchi, A. 1974. Musci Japonici. X. The genus *Racomitrium*. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 38: 337–369.

Ochyra, R. 1993. New synonyms of *Racomitrium lamprocarpum* (Musci, Grimmiaceae). *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 38(2): 738–741.

Ochyra, R., H. Bednarek-Ochyra & P. Szmajda. 1990. M.266. *Racomitrium aquaticum* (Brid. ex Schrad.) Brid. In: R. Ochyra & P. Szmajda (eds.), Atlas of the geographical distribution of spore plants in Poland, ser. V. Mosses (Musci) 5: 19–22.

Ochyra, R., R.I. Lewis Smith & H. Bednarek-Ochyra. 2008. The illustrated moss flora of Antarctica. Cambridge University Press. 685 pp.

Ochyra, R & C.M. Matteri. 1996. Nomenclatural changes in South American and sub-Antarctic mosses. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 41: 1005–1010.

Ochyra, R., C. Sérgio & R. Schumacker. 1988. *Racomitrium lamprocarpum* (C. Muell.) Jaeg., an austral moss disjunct in Portugal, with taxonomic and phytogeographic notes. *Bulletin du Jardine Botanique National de Belgique* 58: 225–258.

Ochyra, R., J. Żarnowiec & H. Bednarek-Ochyra. 2003. Census catalogue of Polish mosses. Biodiversity of Poland (Różnorodność biologiczna Polski) 3. Kraków: Polish Academy of Sciences, Institute of Botany. 372 pp.

Pearce, I.S.K., S.J. Woodin & R. van der Wal. 2003. Physiological and growth responses of the montane bryophyte *Racomitrium lanuginosum* to atmospheric nitrogen deposition. *New Phytologist* 160(1): 145–155.

R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>

Ray, J. 1690. *Synopsis Methodica stirpium Britannicarum, in qua Tum Notae Generum Characteristicae traduntur, tum Species singulae breviter describuntur: Ducentae quinquaginta plus minus novae Species partim suis locis inseruntur, partim in Appendice seorsim exhibentur.* Londini. Prostant apud Sam Smith ad Insignia Principis in Coemeterio D. Pauli. 320 pp.

Robinson, H. 1975. The Mosses of Juan Fernandez Islands. *Smithsonian Contributions to Botany* 27: 1–88.

Roivainen, H. 1955a. Contribution to the fuegian species of the genus *Racomitrium* Bridel. *Archivum Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae "Vanamo"* 9: 85–98.

Roivainen, H. 1955b. *Bucklandia bartramii*, a new genus and species of leaf moss from Tierra del Fuego. *Archivum Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae "Vanamo"* 9: 98–100.

Sainsbury, G.O.K. 1955. A handbook of the New Zealand mosses. Royal Society of New Zealand Bulletin No. 5, Wellington. 490 pp.

Scott, G.A.M., I.G. Stone & C. Rooser. 1976. The mosses of southern Australia. Academic Press Inc., London. 495 pp.

- Tallis, J.H. 1958. Studies in the biology and ecology of *Racomitrium lanuginosum* Brid. I. Distribution and ecology. *Journal of Ecology* 46: 271–288.
- Tallis, J.H. 1959a. Studies in the biology and ecology of *Racomitrium lanuginosum* Brid. II. Growth, reproduction and physiology. *Journal of Ecology* 47: 325–350.
- Tallis, J.H. 1959b. Periodicity of growth in *Racomitrium lanuginosum*. *The Journal of the Linnean Society of London* 56: 212–217.
- Tallis, J.H. 1964. Growth studies on *Racomitrium lanuginosum*. *The Bryologist* 67: 417–422.
- Tallis, J.H. 1969. The blanket bog vegetation of the Berwyn Mountains, North Wales. *Journal of Ecology* 57: 765–787.
- Tallis, J.H. 1987. Fire and flood at Holme Moss: erosion processes in an upland blanket mire. *Journal of Ecology* 75: 1099–1129.
- Tallis, J.H. 1995. Climate and erosion signals in British blanket peats: the significance of *Racomitrium lanuginosum* remains. *Journal of Ecology* 83: 1021–1030.
- Tallis, J.H. 1997. The pollen record of *Empetrum nigrum* in southern Pennine peats: implications for erosion and climate change. *Journal of Ecology* 85: 455–465.
- Thériot, I. 1934. Contribution a la flore bryologique du Chili (11° article). *Revue Bryologique et Lichénologique* 7: 167–183.
- Thériot, I. 1936. Mousses de l'Equateur. *Revue Bryologique et Lichénologique* 9: 5–36.
- Van der Wal, R., I. Pearce, R. Brooker, D. Scott, D. Welch & S. Woodin. 2003. Interplay between nitrogen deposition and grazing causes habitat degradation. *Ecology Letters* 6: 141–146.
- Vitt, D.H. & C. Marsh. 1988. Population variation and phytogeography of *Racomitrium*

lanuginosum and *R. pruinosum*. Nova Hedwigia Beiheft 90: 235–260.

Wagner, D.H. 2008. Guide to the Racomitrioideae of Oregon.
<http://oregonstate.edu/dept/botany/herbarium/racoweb/ARACKEY.htm>

Wijk, R. van der, W.D. Margadant & P.A. Florschuetz. 1959-1969. Index Muscorum. 5 vols. Utrecht.

Wijk, R. van der, W.D. Margadant & P.A. Florschuetz. 1967. Index Muscorum 4. Regnum Vegetabile 48: 1–604.

Wilson, W. & J.D. Hooker. 1847. Musci. En: Hooker, J.D. The botany the Antarctic voyage of H. M. Discovery ships *Erebus* and *Terror*, in the years 1839-1843 under the command of Captain Sir James Clark Ross, Kt., R.N., F.R.S., &c. Vol. 1. Flora Antarctica. Part II. Botany of Fuegia, The Falklands, Kerguelen land, etc. London, Reeve, Brothers. Pp. 395–423.

Wilson, W. 1855. Musci. En: Hooker, J.D. The botany the Antarctic voyage of H.M. discovery ships *Erebus* and *Terror*, in the years 1839-1843, under the comand of captain Sir James Clarck Ross, Kt., R.N., F.R.S. & L.S., etc. Vol. II. Flora Novae-Zelandiae. Part II. Flowerless plants. London: Lovell Reeve, Henrietta Street, Covent Garden. 378 pp.

6. DISCUSIÓN GENERAL

Los géneros segregados de *Racomitrium* presentados por Ochyra *et al.* (2003) no son sustentados completamente por los análisis filogenéticos realizados durante este estudio. Los géneros *Racomitrium* (*s.s.*) y *Niphotrichum* (incluyendo a *R. varium*) serían grupos naturales que podrían ser considerados géneros dadas las sinapomorfías morfológicas que presentan y los resultados del análisis filogenético basado en marcadores moleculares de la totalidad de las especies conocidas de ambos taxones. La única excepción en *Niphotrichum* sería la inclusión de *Racomitrium varium*, ya que esta especie no presenta las conspicuas papilas cónicas características del género en el sentido de Ochyra *et al.* (2003), ni las células alares hialinas y de paredes delgadas ubicadas en decurrencias de las hojas, pero sí presenta dientes del peristoma muy largos, de más de 1 mm de longitud. Sin embargo, otras especies de la sección *Fascicularia* (e.g. *R. laevigatum*) igualmente presentan dientes del peristoma de más de 1 mm de longitud, pero se encuentran fuera del clado de los *Niphotrichum* en los árboles filogenéticos obtenidos. Los géneros *Codriophorus* y *Bucklandiella*, por su parte, no son sustentados como grupos naturales ni mediante caracteres morfológicos ni moleculares, lo que a su vez dificulta el reconocimiento de *Racomitrium* (*s.s.*) y *Niphotrichum* como buenos géneros.

En la reciente monografía del género *Codriophorus* (Bednarek-Ochyra 2006) se divide al género en dos secciones (*Codriophorus* y *Fascicularia*) sobre la base de la forma y anatomía de las hojas, forma de la costa y de las células distales de las hojas. En nuestros estudios moleculares ambas secciones aparecen separadas y con altos valores de soporte. Sin embargo, la sección *Fascicularia* estaría más emparentada con el clado de los *Niphotrichum*, y la sección *Codriophorus* con las especies de *Bucklandiella* sección *Laevifoliae*.

El género *Bucklandiella* sensu Ochyra *et al.* (2003) aparece en los árboles filogenéticos conformado por cuatro grandes clados: 1) un clado conformado por la sección *Laevifoliae* (*R. heterostichum* y especies emparentadas), incluyendo a *R. depressum* (considerado como perteneciente a *Codriophorus* por Bednarek-Ochyra 2006), que aparece como significativamente más emparentado con la sección tipo de *Codriophorus* que con el resto de las especies de *Bucklandiella*; 2) un clado independiente que representa la sección *Lawtonia*; 3) un clado conformado por representantes de las secciones *Subsecunda* y *Sudetica*, apareciendo ambas secciones claramente separadas con altos valores de soporte de ramas; y 4) un clado conformado por la mayoría de las especies

australes, incluyendo representantes de las secciones *Ellipticodryptodon* y *Marginata*. Este último clado es un grupo heterogéneo morfológicamente, con dos grupos morfológicos claramente identificables: (i) las especies *R. ellipticum*, *R. bartramii*, *R. lamprocarpum* y *R. visnadiae*, las que se caracterizan por las hojas míticas, costa gruesa, lámina biestratosa casi completamente en la porción distal de las hojas, y no tener banda marginal basal de células diferenciadas; (ii) el resto de las especies, que han sido clasificadas anteriormente como “grupo *Microcarpon*” (Frisvoll 1988), o en las secciones *Emersa* o *Marginata* (Bednarek-Ochyra 1995), caracterizadas por las hojas generalmente monoestratificadas, nervio relativamente delgado, de no más de cuatro capas de células, y generalmente con banda marginal basal diferenciada de células hialinas y de paredes delgadas. Dentro de este grupo se puede distinguir en la mayoría de los análisis un clado conformado por las especies *R. orthotrichaceum*, *R. rupestre* y *R. pachydietyon*, caracterizadas por tener dientes del peristoma indivisos. Lamentablemente esta diversidad morfológica presente en el clado no se ve reflejada en los análisis moleculares realizados, lo que sugiere que la mayoría de estos caracteres son homoplásicos, lo que es corroborado por la reconstrucción de caracteres ancestrales.

Integrando todos los resultados de los estudios moleculares realizados, pueden ser reconocidos al menos 11 grupos de especies dentro de la subfamilia *Racomitrioideae* (sensu Ochyra *et al.* 2003), aunque algunas especies claves no pudieron ser incluidas ya que no fue posible extraer ADN amplificable o porque no fue posible disponer de material recientemente recolectado (e.g. *R. bartramii*, *R. crumianum*, *R. dichelymoides*, *R. ptychophyllum*). En este trabajo los grupos han sido considerados secciones del género *Racomitrium* para rescatar el uso del género evitando aumentar la confusión con respecto a los grupos de especies, ya que no existirían sinapomorfías morfológicas importantes que faciliten el reconocimiento de éstos, limitando la utilidad de dividir el tradicional género *Racomitrium* aún más. Por esta razón se considera a la subfamilia *Racomitrioideae* sinónima del género *Racomitrium*.

El único grupo de especies del género que se separa consistentemente del resto de las especies tanto molecular como morfológicamente es el grupo de los *Racomitrium s.s.* (i.e. *R. lanuginosum* y especies afines). Este clado aparece como hermano del resto de las especies en todos los análisis moleculares realizados, con valores máximos de sustento. Al mismo tiempo, sinapomorfías como las puntas hialinas largamente decurrentes y papilosas contrastando con las células de la lámina lisas o con papilas bajas, junto con la seta papilosa, distinguen a este grupo de especies del resto del grupo y podrían justificar el

reconocimiento de *Racomitrium s.s.* como un género independiente del resto de las especies de Racomitrioideae. Desafortunadamente, al ser *Racomitrium lanuginosum* el tipo de *Racomitrium*, el reconocimiento de este grupo como un género aparte haría necesario cambiar el nombre a más de 60 especies de *Bucklandiella* y *Niphotrichum*, pues el nombre genérico más antiguo disponible es *Codriophorus*. En vista que el reconocimiento de segregados dentro de *Racomitrium* no aporta información adicional sobre la sistemática del grupo (la subfamilia Racomitrioideae sigue siendo monofilética desde el punto de vista morfológico y molecular), preferimos ser conservadores y mantener el nombre *Racomitrium* para todas las especies del grupo.

Con respecto al reconocimiento de subfamilias dentro de las Grimmiaceae, nuestros estudios moleculares, al igual que estudios anteriores (Hedderson *et al.* 2004, Hernández-Maqueda 2007, Hernández-Maqueda 2008a, 2008b), sugieren que la subfamilia Grimmioideae no sería monofilética. Si a esto se suma la propuesta de retornar al uso del género *Racomitrium* en un sentido amplio, el reconocimiento de las dos subfamilias de Grimmiaceae no aporta información sistemática y debiera omitirse.

Durante la revisión taxonómica de los Racomitrioideae de Latinoamérica, se hizo evidente la dificultad práctica para elaborar una clave natural para los segregados genéricos de *Racomitrium* propuestos por Ochyra *et al.* (2003), así como para las secciones y subsecciones de cada uno de los segregados. Teniendo en cuenta los grupos de especies obtenidos por los estudios filogenéticos realizados, las especies Latinoamericanas fueron tratadas todas como *Racomitrium*, reconociendo las secciones del género que se correspondieron con los resultados de los análisis moleculares. Ocho de las 11 secciones del género están presentes en la región, siendo la sección *Ellipticodryptodon* la más diversa en el área estudiada, con 13 especies. Las secciones *Lawtonia*, *Pilifera* y *Canescentes* no crecen en el área estudiada y se encuentran restringidas al Hemisferio Norte, con la excepción de *Racomitrium elongatum* (sección *Canescentes*) que ha sido recientemente encontrado en Nueva Zelanda.

Veintiuna especies del género son reconocidas para la región. Una de ellas (*Racomitrium araucanum*) fue descrita gracias a la realización de este trabajo. Fue posible redescubrir una población de *Racomitrium pruinosum*, que sólo se conoce de las laderas orientales de la cordillera de los Andes entre el nacimiento del Río Chico (Parque Nacional Perito Moreno, Argentina) y el Lago Argentino, y cuya última colección había sido realizada en 1897, material que fue descrito como una nueva especie, *Racomitrium austrocanescens* Dusén. El análisis de la secuencia de ITS del espécimen encontrado

demonstró que éstas eran idénticas con las de especímenes de este taxón provenientes de Nueva Zelanda y Australia, a pesar de la gran variabilidad que se observa en la región ITS en *Racomitrium*. La presencia de este taxón en el área de estudio resulta muy interesante, dado que es una especie común en Nueva Zelanda y Tasmania, y no ha podido ser encontrada aún en el lado chileno de la cordillera. Se hacen necesarios estudios complementarios para determinar las causas de la existencia de *R. pruinosum* en la zona, y cuáles son las razones de la rareza relativa del taxón.

A pesar de que las especies de *Racomitrium* del área crecen preferentemente a lo largo de la cordillera de los Andes, en Latinoamérica se pueden observar dos zonas biogeográficas bien definidas: los Andes tropicales, que abarcan las tierras altas de Bolivia, Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela, y los Andes australes, donde *Racomitrium* habita desde el río Maule hasta el Cabo de Hornos, desde el nivel del mar en Chile hasta las vertientes orientales de los Andes en Argentina. Las especies neotropicales del género suelen crecer en altitudes mayores a los 2000 m, llegando incluso a los 5000 m. En los Andes australes en cambio, el género crece desde el nivel del mar hasta los 2000 m. Las especies más abundantes son *Racomitrium crispipilum* y *R. subsecundum* en los Andes tropicales, y *R. didymum*, *R. lamprocarpum*, *R. geronticum* y *R. subcrispipilum* en los Andes australes.

Como conclusión final, los resultados obtenidos del estudio molecular y morfológico de una cantidad representativa de especies del género *Racomitrium* no son congruentes con la reciente segregación del género propuesta por Ochyra *et al.* 2003, y se propone en este trabajo volver al concepto tradicional del género *Racomitrium*, reconociendo secciones correspondientes a los clados obtenidos mediante el análisis de las secuencias genómicas realizado. Este concepto natural del género ha probado ser útil al realizar una revisión taxonómica del grupo en un área de estudio que abarca una buena proporción de la diversidad total del género en el mundo.

7. BIBLIOGRAFÍA GENERAL

- Allan, C. J. & N. T. Roulet. 1994. Solid phase controls of dissolved aluminum within upland precambrian shield catchments. *Biogeochemistry* 26(2): 85–114.
- Allen, B. 2002. Moss Flora of Central America. Part 2. Encalyptaceae-Orthotrichaceae. St. Louis, Missouri Botanical Garden. 242 pp.
- Allen, B. 2005. Maine Mosses, Sphagnaceae-Timmiaceae. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, Vol. 93, 419 pp.
- Anderson, L. E. 1954. Hoyer's solution as a rapid permanent mounting medium for bryophytes. *The Bryologist* 57: 242–244.
- Arnott, G. A. W. 1825. *Disposition Méthodique des Espèces de Mousses*. J. Tastu, Paris. iv + 72 pp.
- Baldwin, B. G., M. J. Sanderson, J. M. Porter, M. F. Wojciechowski, C. S. Campbell & M. J. Donoghue. 1995. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: a valuable source of evidence on angiosperm phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82(2): 247–277.
- Bednarek-Ochyra, H. 1993. The identity of two neglected species of *Racomitrium* (Musci, Grimmiaceae) from Patagonia. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Supplementum* 2(1): 83–90.
- Bednarek-Ochyra, H. 1995. Rodzaj *Racomitrium* (Musci, Grimmiaceae) w Polsce: taksonomia, ekologia i fitogeografia. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Series Polonica* 2: 1–307. (en polaco con extenso resumen en inglés).
- Bednarek-Ochyra, H. 1999. *Racomitrium aduncooides* (Musci, Grimmiaceae), a remarkable new species from eastern North America. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 44(2): 277–285.

- Bednarek-Ochyra, H. 2000. *Racomitrium ryszardii* (Musci, Grimmiaceae), a new hydrophilous species from the Pacific Northwest with comments on *Racomitrium aquaticum* in North America. *Cryptogamie, Bryologie* 21: 275–284.
- Bednarek-Ochyra, H. 2001. The identity of *Racomitrium obtusifolium* (Musci, Grimmiaceae) from North America. *Cryptogamie, Bryologie* 22(1): 41–46.
- Bednarek-Ochyra, H. 2004. *Codriophorus corrugatus* (Bryopsida, Grimmiaceae), a new species from East Asia and Southern Alaska. *The Bryologist* 107(3): 377–384.
- Bednarek-Ochyra, H. 2006. A taxonomic monograph of the moss genus *Codriophorus* P. Beauv. (Grimmiaceae). W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków. 276 pp.
- Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 1994. *Racomitrium lamprocarpum* (Musci, Grimmiaceae) in southern South America. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 39(2): 361–367.
- Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 1996. *Racomitrium curiosissimum* (Musci, Grimmiaceae), an exquisite new species from New Zealand. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 41(2): 973–984.
- Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2000. *Racomitrium norrisii* sp. nova (Grimmiaceae, Bryopsida), endemic of western North America. *Annales Botanici Fennici* 37: 235–241.
- Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2003. *Racomitrium patagonicum*, a new species from southern South America. *Journal of Bryology* 25: 181–187.
- Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2004. Lectotypification of *Codriophorus aquaticus* (Bryopsida, Grimmiaceae). *The Bryologist* 107(4): 480–488.
- Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2010a. *Bucklandiella allanfifei* (Grimmiaceae), a new moss species from New Zealand, with a note on South American *B. striatipila*. *Journal of Bryology* 32: 245–255.

- Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2010b. *Bucklandiella shevockii* (Bryophyta, Grimmiaceae), an exquisite new species from Yunnan, China. Polish Botanical Journal 55(2): 499–506.
- Bednarek-Ochyra, H. & R. Ochyra. 2011. *Bucklandiella angustissima* sp. nov. (Grimmiaceae), a new austral amphipacific species with the smallest capsules and the shortest setae in the genus. Cryptogamie Bryologie 32(1): 13–27.
- Bednarek-Ochyra, H., D. Lamy & R. Ochyra. 2001. A note on the moss genus *Codriophorus* P. Beauv. Cryptogamie, Bryologie 22(2): 105–111.
- Bell, B. G. 1974. A synoptic flora of South Georgian mosses: V. *Willia* and *Racomitrium*. British Antarctic Survey Bulletin 38: 73–101.
- Bridel, S. 1818 [1819]. Methodus nova muscorum ad naturae normam melius institute et Muscologiae recentiorum accommodate. xviii + 220 pp. Ukertum, Gotae.
- Bridel, S. 1826 Bryologia Universa seu Systematica ad novam methodum Dispositio, Historia et Descriptio omnium Muscorum Frondosorum Hucusque Cognitorum cum Synonymia ex auctoribus probatissimis. Volumen primum. Lipsiae.
- Brotherus, V. F. 1902. Grimmiaceae. En: Engler, A. & K. Prantl (eds.) Die Natürlichen Pflanzenfamilien (Editado en 1909). Leipzig, Engelmann, Pp. 439–455.
- Brotherus, V. F. 1924. Grimmiaceae. En: Engler, A. & K. Prantl (eds.) Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 2^a Ed. Leipzig, Engelmann, Pp. 303–314.
- Bruch, P., W. P. Schimper & W. T. Gümbel. 1845. Bryologia Europaea seu genera Muscorum Europaeorum Monographicae Illustrata. Vol. 3. Stuttgartiae.
- Buck, W. R. 1997. A new Brazilian species of *Racomitrium* (Grimmiaceae). Brittonia 49: 463–465.

Buck, W. R. & B. Goffinet. 2000. Morphology and classification of mosses. En: Shaw, A. J. & Bernard Goffinet (eds.) *Bryophyte Biology*. Cambridge University Press, UK. Pp. 71–123.

Cao T., C. Gao & Y. Wu. 1998. A synopsis of Chinese *Racomitrium* (Bryopsida, Grimmiaceae). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 84: 11–19.

Churchill, S. P. 1981. A Phylogenetic Analysis, Classification and Synopsis of the genera of the Grimmiaceae (Musci). En: Funk, V. A. & D. R. Brooks (eds.) *Advances in Cladistics. Proceedings of the First Meeting of the Willi Hennig Society*. The New York Botanical Garden, pp. 127–144.

Cox, C.J., B. Goffinet, N. J. Wickett, S. B. Boles & A. J. Shaw. 2010. Moss diversity: a molecular phylogenetic analysis of genera. *Phytotaxa* 9: 175–195.

Crosby, M. R., R. E. Magill, B. Allen & S. He. 1999. *A Checklist of the Mosses*. Missouri Botanical Garden, St. Louis.

Crosby, M. R. & R. E. Magill. 2005. *Index of Bryophytes 2001-2004*. Missouri Botanical Garden. 31 pp.

Deguchi, H. 1977. An undetermined *Racomitrium* species with endogenous gemmae of *Grimmia trichophylla* type. *Hikobia* 8:193–196. [en japonés con resúmen en inglés.].

Deguchi, H. 1978. A revision of the genera *Grimmia*, *Schistidium* and *Coscinodon* (Musci) of Japan. *Journal of Science of the Hiroshima University Series B, Div. 2 (Botany)* 16: 121–256.

Deguchi, H. 1984. Studies on Some Patagonian Species of Grimmiaceae (Musci, Bryophyta). En: Inoue, H. (ed.) *Studies on cryptogams in Southern Chile*, Pp. 17–72. Tokio.

Deguchi, H. 1987. Studies on Some Peruvian Species of Grimmiaceae (Musci, Bryophyta). En: Inoue, H. (ed.) *Studies on cryptogams in Southern Peru*, Pp. 19–74. Tokio.

- Dilks, T. J. K. & M. C. F. Proctor. 1974. The pattern of recovery of bryophytes after desiccation. *Journal of Bryology* 8: 97–115.
- Dixon, H. N. & H. G. Jameson. 1924. *The Student Handbook of British Mosses*, Ed. 3. London
- Doyle, J. J. & J. L. Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11–15.
- Ellis, C. J. 1999. The ecology of *Racomitrium lanuginosum* in British blanket mires. PhD Thesis, University of Manchester.
- Ellis, C. J. & J. H. Tallis. 2000. Climatic control of blanket mire development at Kentra Moss, north-west Scotland. *Journal of Ecology* 88: 869–889.
- Ellis, C. J. & J. H. Tallis. 2001. Climatic control of peat erosion in a North Wales blanket mire. *New Phytologist* 152: 313–324.
- Ellis, C. J. & J. H. Tallis. 2003. Ecology of *Racomitrium lanuginosum* in British blanket mire, evidence from the palaeoecological record. *Journal of Bryology* 25: 7–15.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783–791.
- Fife, A. J. 1984. Records of new or otherwise interesting mosses in New Zealand, including a new species of *Racomitrium*. *New Zealand Journal of Botany* 22: 1–6.
- Fleischer, M. 1904-1923. *Die Musci der Flora von Buitenzorg (zugleich Laubmoosflora von Java)*. 4 volúmenes. Brill, Leiden.
- Frisvoll, A. A. 1983. A taxonomic revision of the *Racomitrium canescens* group (Bryophyta, Grimmiiales). *Gunneria* 14: 1–181.

- Frisvoll, A. A. 1984. Taxonomic note on *Racomitrium crispulum* (Hook. f. et Wils.) Hook. f. et Wils. *Journal of Bryology* 13: 285–290.
- Frisvoll, A. A. 1988. A taxonomic revision of the *Racomitrium heterostichum* group (Bryophyta, Grimmiaceae) in N. and C. America, N. Africa, Europe and Asia. *Gunneria* 59: 1–289.
- Frye, T. C. 1917. The *Rhacomitriums* of western North America. *The Bryologist* 21: 1–16.
- Frye, T. C. 1918. The *Rhacomitriums* of western North America (concluded). *The Bryologist* 21: 91–98.
- Gao C., G. Zhang & T. Cao. 1981. Taxa nova bryophytarum Tibetum. *Acta Botanica Yunnanica* 3: 389–399.
- Goffinet, B. & W. R. Buck. 2004. Systematics of the Bryophyta (mosses): From molecules to a revised classification. En *Molecular Systematics of Bryophytes* (Ed B. Goffinet, V. Hollowell & R. Magill) Missouri Botanical Garden Press, St. Louis. Pp. 205–239.
- Goffinet, B., W. R. Buck & A. J. Shaw. 2008. Morphology, anatomy and classification of the Bryophyta. En: Goffinet, B. & A. J. Shaw (eds.): *Bryophyte Biology*. Second Edition, Cambridge University Press, pp. 55–138.
- González-Mancebo, J. M. 1996. The distribution of *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. on the Canary Islands (Spain). *Lindbergia* 21: 92–96.
- Gradstein, S. R., S. P. Churchill & N. Salazar-Allen. 2001. Guide to the Bryophytes of Tropical America. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, Vol. 86, 517 pp.
- Griffin, D. 1987. Two previously undescribed species of Musci (Ditrichaceae and Grimmiaceae) from the páramos of Venezuela. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 45: 296–300.

- Guindon, S. & O. Gascuel. 2003. A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-likelihood. *Systematic Biology* 52: 696–704.
- Hearnshaw, G. F. & M. C. F. Proctor. 1982. The effect of temperature on the survival of dry bryophytes. *New Phytologist* 90: 221–228.
- Hedderson, T.A., D.J. Murray, C.J. Cox & T.L. Nowell. 2004. Phylogenetic relationships of haplolepideous mosses (Dicranidae) inferred from *rps4* gene sequences. *Systematic Botany* 29(1): 29–41.
- Hedwig, J. 1801. (ed. F. Schwaegrichen) *Species Muscorum Frondosorum. Descriptae et Tabulis Aeneis LXXVII Coloratis Illustratae*. Lipsiae, Parisiis.
- Hernández-Maqueda, R. 2007. Incongruencia entre señal morfológica y molecular: una nueva propuesta sistemática para el complejo Grimmiaceae-Ptychomitriaceae (Bryophyta). Tesis doctoral no publicada de la Universidad Autónoma de Madrid.
- Hernández-Maqueda, R., Quandt, D., Werner, O. & J. Muñoz. 2008a. Phylogeny and classification of the Grimmiaceae/Ptychomitriaceae complex (Bryophyta) inferred from cpDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 863–877.
- Hernández-Maqueda, R., Quandt, D. & J. Muñoz. 2008b. Testing reticulation and adaptive convergence in the Grimmiaceae (Bryophyta). *Taxon* 57: 500–510.
- Hilu, K.H. & H. Liang 1997. The *matK* gene: sequence variation and application in plant systematics. *American Journal of Botany* 84(6): 830–839.
- Hübener, J. W. P. 1833. *Muscologia Germanica*, Friedrich Hofmeister: Leipzig. XVIII + 722 pp.
- Huelsenbeck, J. P. & F. Ronquist. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754–755.

- Ireland, R. R. 1970. *Rhacomitrium lawtonae*, a new moss species from British Columbia and Washington. *The Bryologist* 73: 707–712.
- Ireland, R. R. 1982. Moss Flora of the Maritime Provinces. Publications in Botany, No. 13, Ottawa. 738 pp.
- Ireland, R. R. & J. R. Spence. 1987. *Rhacomitrium pacificum*, a new moss species from western North America. *Canadian Journal of Botany*. 65: 859–862.
- Iwatsuki, Z. 1991. Catalog of the mosses of Japan. Hattori Botanical Laboratory, Nichinan. Pp. 182.
- Iwatsuki, Z., H. Deguchi & T. Furuki. 2001. Nihon no yasei shokubutsu, Koke. (Mosses and Liverworts of Japan). Heibonsha, Tokyo. Pp. 355 + 192 láminas. (en japonés).
- Jägerbrand, A. K. & H. J. During. 2005. Effects of simulated shade on growth, number of branches and biomass in *Hylocomium splendens* and *Racomitrium lanuginosum*. *Lindbergia* 30(3): 117–124.
- Jensen, C. 1939. Skandnaviens Bladmossflora. Köbenhavn. 535 pp. (en sueco).
- Kallio, P. & S. Heinonen. 1973. Ecology of *Rhacomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. Reports from the Kevo Subarctic Research Station 10: 43–54.
- Kallio, P. & S. Heinonen. 1975. CO₂ exchange and growth of *Rhacomitrium lanuginosum* and *Dicranum elongatum*. En: F. E. Wielgolaski (ed.), Fennoscandian Tundra Ecosystems. Part 1. Plants and Microorganisms. Springer-Verlag, New York. Ecological Studies 16: 138–148.
- Kindberg, N. C. 1897. Genera of European and North American Bryineae (Mosses). Göteborg. D. F. Bonniers Boktryckeri Aktiebolag. 410 pp.
- Köckinger, H., R. Ochyra & H. Bednarek-Ochyra. 2007. *Bucklandiella nivalis* (Grimmiaceae), a new moss from the Alps of Austria. *The Bryologist* 110(1): 92–99.

- La Farge, C., B. Mishler, J. A. Wheeler, D. P. Wall, K. Johannes, S. Schraffer & A. J. Shaw. 2000. Phylogenetic relationships within the haplolepidous mosses. *The Bryologist* 103(2): 257–276.
- Lawton, E. 1971. Moss Flora of the Pacific Northwest. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan. 362 pp. + 195 figuras.
- Lawton, E. 1973. *Rhacomitrium crispulum* and some related species. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 100(4): 230–235.
- Limpricht, K. G. 1885-1889. Die Laubmoose. En Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, 4 Vols. Leipzig.
- Lindberg, S.O. 1878. Utkast till en naturlig gruppering af Europas bladmossor med toppsittande frukt (Bryineae acrocarpae). Helsingfors, J. C. Frenckell & Sons tryckeri. 39 pp.
- Lindberg, S.O. 1879. Musci scandinavici in systemate novo naturali dispositi. Upsaliae, ex Officina Iesariae Edquist. 50 pp.
- Loeske, L. 1913. Die Laubmoose Europas I, Grimmiaceae: 1–207. Berlin.
- Loeske, L. 1930. Monographie der Europäischen Grimmiaceen. *Bibliotheca Botanica* 101: 1–236.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 2010. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.74. <http://mesquiteproject.org>.
- Müller, C. 1849. Synopsis Muscorum Frondosorum Omnium Hucusque Cognitorum. Pars Prima. Musci Vegetationis Acrocarpicae. Sumptibus Alb. Foerstner, Berolini.
- Müller, K. 2004a. PRAP-computation of Bremer support for large data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 780–782.

- Müller, K. 2004b. SeqState—primer design and sequence statistics for phylogenetic DNA data sets. *Applied Bioinformatics* 4: 65–69.
- Müller, K., D. Quandt, J. Müller & C. Neinhuis. 2005. PhyDe v0.92: Phylogenetic Data Editor. <http://www.phyde.de>.
- Muñoz, J. 1991. Revisión de *Racomitrium* Sect. *Laevifolia* (Musci, Grimmiaceae) en la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 49(1): 39–49.
- Nakatsubo, T. 1990. Primary production and nitrogen economy of *Racomitrium lanuginosum* at the subalpine lava field of Mt. Fuji. *Proceedings of the Bryological Society of Japan*. 5(5): 65–70.
- Nixon, K.C. 1999. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics* 15: 407–414.
- Noguchi, A. 1974. Musci Japonici. X. The genus *Racomitrium*. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 38: 337–369.
- Nyholm, E. 1956. *Illustrated Mossflora of Fennoscandia*. II. Musci. Fasc. 2. Lund. Pp. 85–189.
- Ochyra, R. 1998. *The Moss Flora of King George Island, Antarctica*. Polish Academy of Sciences, W. Szafer, Institute of Botany, Kraków.
- Ochyra, R. & C. M. Matteri. 1996. Nomenclatural changes in South American and sub-Antarctic Mosses. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 41(2): 1005–1010.
- Ochyra, R. & H. Bednarek-Ochyra. 1999. *Racomitrium valdon-smithii* (Musci, Grimmiaceae) *sp. nov.* from subantarctic Marion Island. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 44(2): 209–217.
- Ochyra, R. & C. Sérgio. 1992. *Racomitrium lusitanicum* (Musci, Grimmiaceae), a new

species from Europe. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 37(1): 261–271.

Ochyra, R., C. Sérgio & R. Schumacker. 1988. *Racomitrium lamprocarpum* (C. Muell.) Jaeg., an austral moss disjunct in Portugal, with taxonomic and phytogeographic notes. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 58: 225–258.

Ochyra, R., J. Żarnowiec & H. Bednarek-Ochyra. 2003. Census catalogue of Polish mosses. *Biodiversity of Poland* 3: 1–372.

Palisot de Beauvois, A. M. F. J. 1822. *Muscologie ou traité sur les mousses*. Mémoires de la Société Linnéenne de Paris 1: 388–472.

Paris, E. G. 1905. *Index Bryologicus sive enumeration muscorum*. Ed. 2, Vol. 4. Pp 146–160. Paris.

Pearce, I. S. K., S. J. Woodin & R. van der Wal. 2003. Physiological and growth responses of the montane bryophyte *Racomitrium lanuginosum* to atmospheric nitrogen deposition. *New Phytologist* 160 (1): 145–155.

Pearsall, W.H. 1950. *Mountains and moorlands*. London: Collins. 312 pp.

Podpěra, J. 1954. *Conspectus muscorum europaeorum*. Praha. 697 pp.

Posada D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution* 25: 1253–1256.

Proctor, M. C. F. 2000. The bryophyte paradox: tolerance of desiccation, evasion of drought. *Plant Ecology* 151: 41–49.

Proctor M. C. F. & Smirnoff N. 2000. Rapid recovery of photosystems on rewetting desiccation-tolerant mosses: chlorophyll fluorescence and inhibitor experiments. *Journal of Experimental Botany* 51: 1695–1704.

- Proctor, M. C. F. & Z. Tuba. 2002. Poikilohydry and homoihydry: antithesis or spectrum of possibilities? *New Phytologist* 156: 327–349.
- Quandt, D., K. Müller, & S. Huttunen. 2003. Characterisation of the chloroplast DNA psbT-H region and the influence of dyad symmetrical elements on phylogenetic reconstructions. *Pl. Biol.* 5: 400–410.
- Quandt, D., K. Müller, M. Stech, K. W. Hilu, W. Frey, J. P. Frahm & T. Borsch 2004. Molecular evolution of the chloroplast trnL-F region in land plants. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 98: 13–37.
- Quandt, D. & M. Stech. 2004. Molecular evolution of the *trnT*^{UGU}-*trnF*^{GAA} region in Bryophytes. *Plant Biology* 6(5): 545–554.
- Quandt, D. & M. Stech. 2005. Molecular evolution of the trnL-UAA intron in bryophytes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36: 429–443.
- Ratcliffe, D. A. & D. Walker. 1958. The Silver Flowe, Galloway. *Journal of Ecology* 46: 407–445.
- Redelings, B.D. & Suchard, M.A. 2005. Joint Bayesian Estimation of Alignment and Phylogeny. *Systematic Biology*, 54(3): 401–418.
- Robinson, H. 1974. Notes on the Mosses of Juan Fernandez and Southern South America. *Phytologia* 29(2): 116–119.
- Robinson, H. 1975. The Mosses of Juan Fernandez Islands. *Smithsonian Contributions to Botany* 27: 1–88.
- Roivainen, H. 1955a. Contribution to the Fuegian species of the genus *Racomitrium* Bridel. *Archivum Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae* 'Vanamo' 9: 85–98.
- Roivainen, H. 1955b. *Bucklandia bartramii*, a new genus and species of leaf moss from Tierra del Fuego. *Archivum Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae* 'Vanamo' 9: 98–

100.

Roivainen, H. 1972. *Bucklandiella* Roiv., *nomen novum* (Musci). *Annales Botanici Fennici* 9: 116.

Ronquist, F. & J. P. Huelsenbeck. 2003. MrBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574.

Savicz-Lyubitskaya, L. I. & Z. N. Smirnova. 1972. The handbook of the mosses of the U.S.S.R. Leningrad. 824 pp. (en ruso).

Schimper, W. P. 1860. *Synopsis muscorum europaeorum praemissa introductione de elementis bryologicis tractante*. E. Schweizerbart: Stuttgart. 733 pp.

Schimper, W. P. 1876. *Synopsis muscorum europaeorum praemissa introductione de elementis briologicis tractante*. 2. Specierum description. E. Schweizerbart: Stuttgart. 886 pp.

Sérgio, C., J. Muñoz & R. Ochyra. 1995. *Racomitrium hespericum*, a New Species from the Iberian Peninsula. *The Bryologist* 98(1): 112–117.

Simmons, M. & H. Ochoterena. 2000. Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Systematic Biology* 49: 369–381.

Spagnuolo, V., P. Caputo, S. Cozzolino, R. Castaldo & P. de Luca. 1999. Patterns of relationship in Trichostomoideae (Pottiaceae, Musci). *Plant Systematics and Evolution* 216: 69–79.

Sullivant, W. S. 1856. Musci and Hepaticae. En: A. Gray (ed.), *A Manual of the Botany of the Northern United States*, 2nd ed. George P. Putnam & Co.: New York. Pp. 607–702.

Stamatakis, A. 2006. RAxML-VI-HPC: Maximum Likelihood-based Phylogenetic Analyses with Thousands of Taxa and Mixed Models. *Bioinformatics* 22(21): 2688–2690.

- Stöver, B. C. & K. F. Müller. 2010. TreeGraph 2: Combining and visualizing evidence from different phylogenetic analyses. *BMC Bioinformatics* 11: 7.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland.
- Tallis, J. H. 1958. Studies in the biology and ecology of *Racomitrium lanuginosum* Brid. I. Distribution and ecology. *Journal of Ecology* 46: 271–288.
- Tallis, J. H. 1959a. Studies in the biology and ecology of *Racomitrium lanuginosum* Brid. II. Growth, reproduction and physiology. *Journal of Ecology* 47: 325–350.
- Tallis, J. H. 1959b. Periodicity of growth in *Racomitrium lanuginosum* . *The Journal of the Linnean Society of London* 56: 212–217.
- Tallis, J. H. 1964. Growth studies on *Racomitrium lanuginosum*. *The Bryologist* 67: 417–422.
- Tallis, J. H. 1969. The blanket bog vegetation of the Berwyn Mountains, North Wales. *Journal of Ecology* 57: 765–787.
- Tallis, J. H. 1987. Fire and flood at Holme Moss: erosion processes in an upland blanket mire. *Journal of Ecology* 75: 1099–1129.
- Tallis, J. H. 1995. Climate and erosion signals in British blanket peats: the significance of *Racomitrium lanuginosum* remains. *Journal of Ecology* 83: 1021–1030.
- Tallis, J. H. 1997. The pollen record of *Empetrum nigrum* in southern Pennine peats: implications for erosion and climate change. *Journal of Ecology* 85: 455–465.
- Thomas, W. & E. Schunke. 1984. Polyaromatic hydrocarbons, chlorinated hydrocarbons, and trace metals in moss samples from Iceland. *Lindbergia* 10: 27–32.
- Tsubota, H., Y. Ageno, B. Estébanez, T. Yamaguchi & H. Deguchi. 2003. Molecular

phylogeny of the Grimmiiales (Musci) based on chloroplast *rbcL* sequences. *Hikobia* 14: 55–70.

Tsubota, H., E. De Luna, D. González, M. S. Ignatov & H. Deguchi. 2004. Molecular phylogenetics and ordinal relationships based on analyses of a large-scale data set of 600 *rbcL* sequences of mosses. *Hikobia* 14: 149–170.

Van der Wal, R., I. Pearce, R. Brooker, D. Scott, D. Welch & S. Woodin. 2003. Interplay between nitrogen deposition and grazing causes habitat degradation. *Ecology Letters* 6: 141–146.

Vetaas, O. R. 1994. Primary succession of plant assemblages on a glacier foreland — Bødalsbreen, southern Norway. *Journal of Biogeography* 21: 297–308.

Vilhelm, J. 1923. Variabilité du genre *Dryptodon* en Tchécoslovaquie. *Acta Botanica Bohemica* 2: 51–53.

Vilhelm, J. 1925. Monografie rodu *Racomitrium* v Československu. *Věstník Královské České Společnosti Nauk* 2: 1–35. (en checo con resumen en francés).

Vitt, D. H. 1984. Classification of the Bryopsida. En: Schuster, R. M. (ed.) *New Manual of Bryology*. Vol. 2, pp. 696–759. Hattori Botanical Laboratory, Nichinan.

Vitt, D. H. 1991. Patterns of growth of the drought tolerant moss, *Racomitrium microcarpon*, over a three year period. *Lindbergia* 15: 1–7.

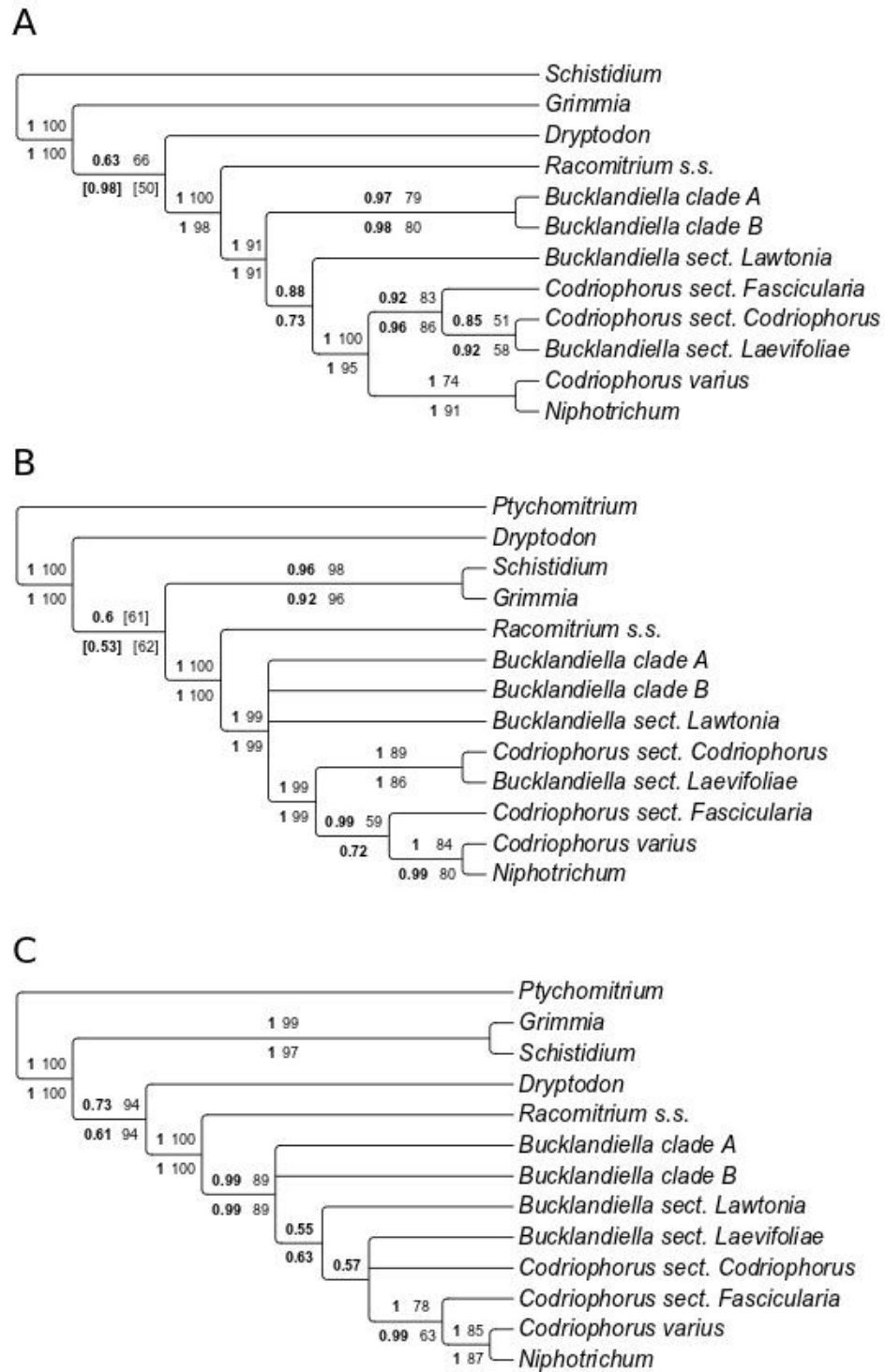
Vitt, D. H. & C. Marsh. 1988. Population variation and Phytogeography of *Racomitrium lanuginosum* and *R. pruinosum*. *Beiheft zur Nova Hedwigia* 90: 235–260.

White, T.J., T. Bruns, S. Lee & J. Taylor. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In M. Innis, D. Gelfand, J. Sninsky & T. White (eds), *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications*. Academic Press, San Diego, California. Pp. 315–322.

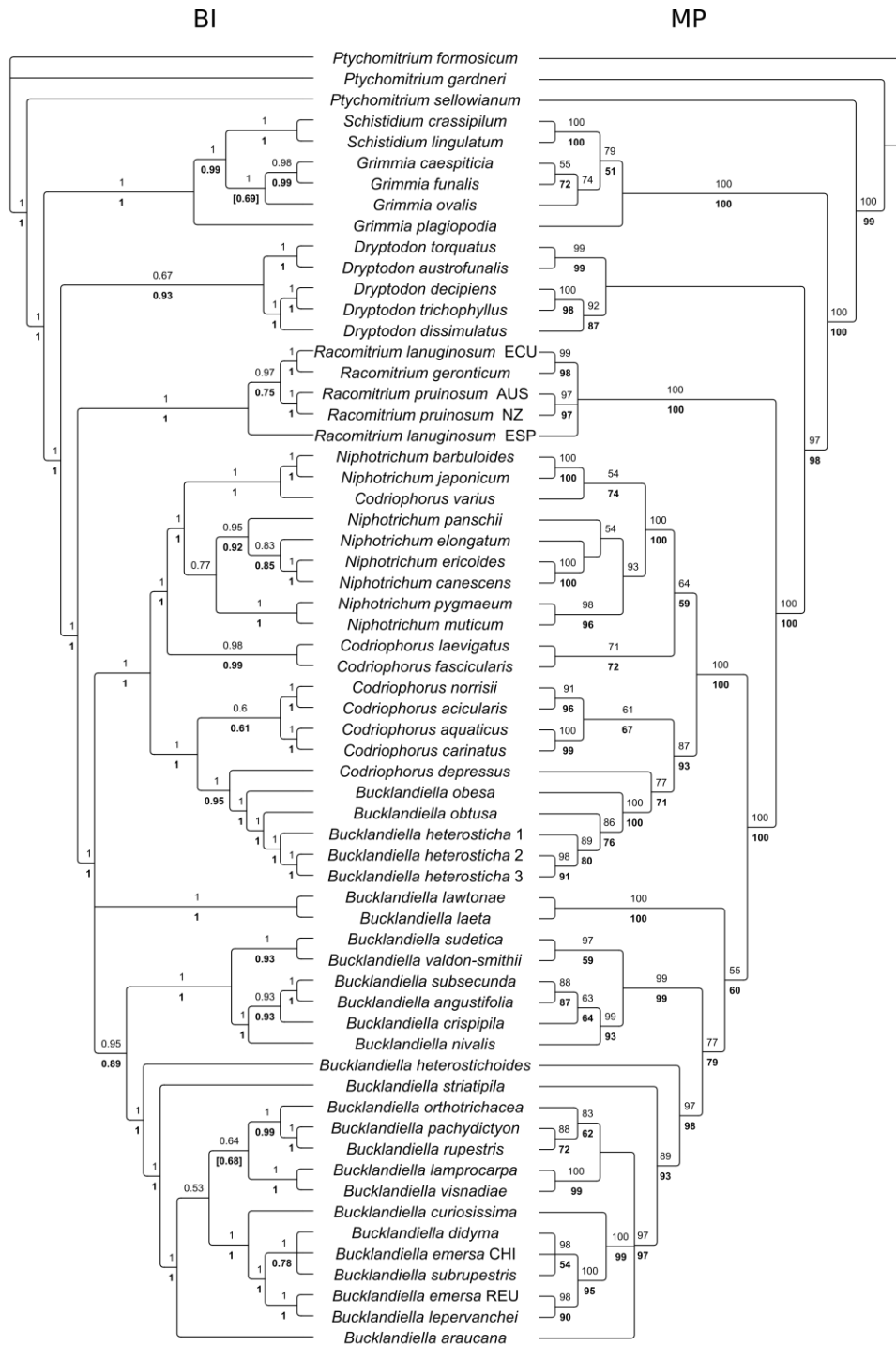
Wijk, R. van der, W. D. Margadant & P. A. Florschütz. 1959-1969. Index Muscorum. Vol. I, IV y V. Regnum vegetabile 17: 1-548 (1959), 48: 1-604 (1967), 65: 1-922 (1969).

ANEXOS

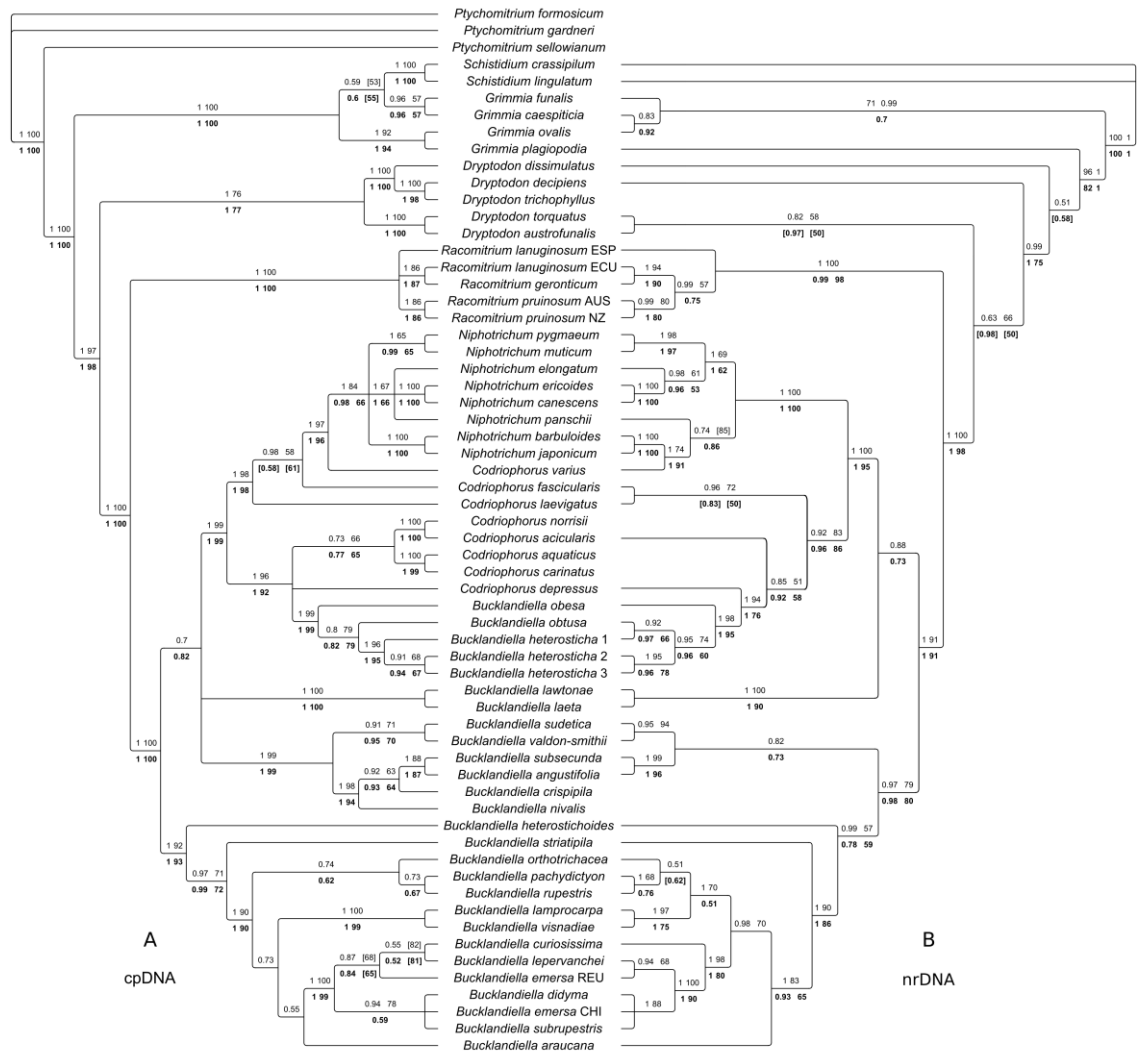
A1. ÁRBOLES FILOGENÉTICOS COMPLEMENTARIOS



Anexo 1.1. A-C. Árboles de consenso de la regla de mayoría del 50% para cada una de las regiones estudiadas por separado generados por MrBayes (A. ITS; B. trnK/matK; C. rps4-trnL), indicando las PP en negritas y el soporte de bootstrap de los análisis de MP BS en fuentes normales, con SIC sobre las ramas y sin SIC bajo las ramas. (*Bucklandiella clade A*= sección *Ellipticodryptodon*, *Bucklandiella clade B*= secciones *Sudetica* +*Subsecunda*; *Codriophorus* sect. *Codriophorus*=*Racomitrium* sect. *Papillosa*)



Anexo 1.2. Filogenia de los Racomitrioideae. Izquierda: Árboles de consenso de la regla de mayoría del 50% generados por MrBayes para la matriz de datos completa indicando las PP, con SIC sobre las ramas, y sin SIC bajo las rams. Derecha: Árbol más corto generado por Máxima Parsimonia utilizando la ratchet generada por PRAP, indicando BS de 10000 replicados de bootstrap, con SIC sobre las ramas, y sin SIC bajo las ramas. (SIC = Simple Indel Coding, Simmons & Ochoterena 2000)



Anexo 1.3. Comparación de los resultados de las matrices de datos nucleares y cloroplastidiales. Izquierda: ADN cloroplastidial; derecha: ADN nuclear. Se muestran los árboles de consenso de la mayoría del 50% generados por MrBayes, indicando las PP seguidas por el BS de los análisis de Máxima Parsimonia (sobre las ramas con SIC, bajo las ramas sin SIC). (SIC = Simple Indel Coding, Simmons & Ochoterena 2000)

**A2. MATERIALES HACIA UNA REVISIÓN TAXONÓMICA DE *RACOMITRIUM*
EN LATINOAMÉRICA**

**A2.1. BUCKLANDIELLA SUBSECUNDA, NUEVOS REGISTROS PARA PERÚ Y
VENEZUELA**

Publicado como:

Larraín, J. 2010. *Bucklandiella subsecunda* [new for Peru and Venezuela]. In: T. Blockeel (ed.): New national and regional bryophyte records, 23. *Journal of Bryology* 32(2): 141.

7. *Bucklandiella subsecunda* (Hook. & Grev. ex Harv.) Bednarek-Ochyra & Ochyra

Contributor: Juan Larraín

Peru: ANCASH: Cordillera Blanca, leg. H. Kinze s.n. (S); AYACUCHO: Prov. Huamanga, pass Huamina zw. Andahuaylas u. Ayacucho, Fels, 4420 m a.s.l., 4 July 1977, leg. P. Hagedwald & E. Hagedwald 8995 (F); LA LIBERTAD: Prov. Otuzco, Cerro Sango zw. Quiruvilca u. Agallpampa, 5650 m a.s.l., 16 May 1973, leg. E. Hagedwald 5952 (F); SAN MARTIN: Prov. Mariscal Cáceres, N.W. corner of Rio Abiseo National Park, Chochos in bottom of U-shaped valley, 7°S, 77°W, 3400 m a.s.l., high elevation grassland, moss on rock, 30 May 1986, leg. K. Young & F. Watson 3534 (F).

Venezuela: MÉRIDA: Libertador, Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida, Quebrada La Fría, sendero dentro del bosque húmedo y soleado, rocas aglomeramiento [sic!], 8°34.248'N, 71°6.328'W, 2550 m a.s.l., 12 July 2000, leg. M.S. Ussher 0009/359 (MERC); Sierra de Santo Domingo, Páramo de Mucubají, bosque de *Polylepis*, 3530 m a.s.l., soleado, saxícola, 5 June 1983, leg. J.J. González-Pereira 21 (MERC).

Bucklandiella subsecunda is a montane species widely distributed in tropical areas of Asia, Africa, and the Americas (Frisvoll, 1988; Ochyra, 1993; Allen, 2002; Ochyra, Lewis Smith & Bednarek-Ochyra, 2008). It was reported for the first time for South America from Brazil and Colombia by Bednarek-Ochyra, Ochyra & Buck (1999), and subsequently reported for Ecuador and Bolivia (Bednarek-Ochyra, 2001). It has been recently reported also for Antarctica, based on a single collection from Deception Island (Ochyra *et al.*, 2008), being the only report of this species from outside the tropical belt. The present new records for Peru and Venezuela fill a gap in its continuous distribution along the Andes mountains, where it seems to be a common species ranging from southern Peru to northern Colombia and Venezuela, growing on rocks or soil in high elevation grasslands, páramos, or montane forests, between 2500 and 4500 m. The label on the specimen from Otuzco Province in northern Peru indicates an altitude of 5650 m, but it seems to represent a label error since the highest mountains in that region hardly exceed 4000 m a.s.l.

ACKNOWLEDGMENTS

Juan Larraín acknowledges the curators at F, MERC and S for the loan of the specimens reported here, and the Chilean National Commission for Investigation, Science and

Technology (CONICYT) for the full doctoral studies funding that made possible this contribution.

REFERENCES

Allen, B[H]. 2002. Moss Flora of Central America, Part 2. Encalyptaceae-Orthotrichaceae. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 90: 1–669.

Bednarek-Ochyra, H. 2001. *Racomitrium subsecundum* (Hook. & Grev. ex Harv. in Hook.) Wilson in Mitt. & Wilson [in Ecuador and Bolivia]. In: Blockeel TL, ed. New national and regional bryophyte records, 4. Journal of Bryology 23: 151.

Bednarek-Ochyra, H., R. Ochyra, W.R. Buck. 1999. The genus *Racomitrium* (Grimmiaceae) in Brazil, with the first report of *Racomitrium subsecundum* in South America. Brittonia 51: 93–105.

Frisvoll, A.A. 1988. A taxonomic revision of the *Racomitrium heterostichum* group (Bryophyta Grimmiaceae) in N. and C. America, N. Africa, Europe and Asia. Gunneria 59: 1–289.

Ochyra, R. 1993. Taxonomic results of the BRYOTROP expedition to Zaire and Rwanda. 20. Grimmiaceae, Funariaceae, Bartramiaceae (*Philonotis*), Amblystegiaceae, Plagiotheciaceae. Tropical Bryology 8: 181–187.

Ochyra, R., R.I. Lewis Smith & H. Bednarek-Ochyra. 2008. The Illustrated Moss Flora of Antarctica. Cambridge: Cambridge University Press.

A2.2. LA IDENTIDAD TAXONÓMICA DE *RACOMITRIUM STENOCLADUM*

Publicado como:

Larraín, J., D. Quandt & J. Muñoz. 2011. The taxonomic identity of the neglected *Racomitrium stenocladum* (Bryophyta, Grimmiaceae). *Gayana Botánica* 68(2): 323-326.

The taxonomic identity of the neglected *Racomitrium stenocladum* (Bryophyta,
Grimmiaceae)

La identidad taxonómica de *Racomitrium stenocladum* (Bryophyta, Grimmiaceae)

Larraín, J., D. Quandt & J. Muñoz.

RESUMEN

El olvidado nombre *Racomitrium stenocladum* Dusén es revalidado luego de ser considerado un sinónimo de *R. orthotrichaceum* (Müll. Hal.) Paris (= *Bucklandiella orthotrichacea* (Müll. Hal.) Bednarek-Ochyra & Ochyra) por más de 25 años. La especie se distingue de *B. orthotrichacea* por las hojas fuertemente adpresas a los tallos en seco, la forma de la costa en sección transversal, y la lámina mayoritariamente de un solo estrato de células. El nombre es lectotipificado, y se propone la nueva combinación *Bucklandiella stenoclada* (Dusén) Larraín. Se presenta además una clave para las especies de *Bucklandiella* del sur de Sudamérica (al sur de los 30°S).

The genus *Bucklandiella* Roiv. (*sensu* Ochyra *et al.* 2003), one of four segregates of *Racomitrium* Brid., is the most diverse group of the Racomitrioideae in southern South America, with 12 species. Most taxa in the area belonging to *Bucklandiella* have been moved from *Racomitrium* by Ochyra *et al.* (2003), but *Racomitrium stenocladum* Dusén, treated by Deguchi (1984) as a synonym of *B. orthotrichacea* (Müll.Hal.) Bednarek-Ochyra & Ochyra has not. In our opinion it represents a distinct taxon, and is here transferred into *Bucklandiella*.

Bucklandiella stenoclada (Dusén) Larraín, *comb. nov.* Basionym: *Racomitrium stenocladum* Dusén, Ark. Bot. 6(10): 23. 1907. — Protologue: [Chile] Patagonia occidentalis in valle flum. Rio Aysen in declive c. 1,100 m s. m.. Lectotype (here designated): A12. *Racomitrium stenocladum* Dusén. Patagonia occ. in valle flum. Aysen in saxis. Febr. a. 1897. P. Dusen. (S!, herb. n° 138032); isolectotypes: JE!, S! (n° 138033). **Figs. 25–31.**

ADDITIONAL ILLUSTRATIONS. Deguchi 1984 (Fig. 32 A–C, F–H, L, N–Q); Dusén 1907 (Taf.

5, Figs. 6–10, as *R. stenocladum*); Roivainen 1955 (Fig. 2: e–g).

DISCUSSION. This taxon was described from a collection made by Dusén in February 1897 in the mountains above the Aisén Valley (Aisén Province, southern Chile), at approximately 45°30'S and 1100 m a.s.l. Additional specimens of this taxon were found in S and JE, also collected by Dusén in the same area, but with a different collection number or no collection number at all. In addition, another specimen was found in S from the coastal mountains of Malleco Province, in Araucanía Region (ca. 38°S), labeled as collected by Heikki Roivainen, but with the same collection number as Dusén's type. The plants match in every single character the lectotype, so we think it could represent just a labeling error.

Bucklandiella stenoclada resembles *B. orthotrichacea* in the shape and size of its leaves; leaf apex that ends in a very short hyaline mucro or is mucicous; short (mostly quadrate) median and upper laminal cells; presence of a well-defined basal marginal band of differentiated cells; and strongly pseudopapillose lamina. However, *B. orthotrichacea* has costae with (3–)4(–5) cell layers and up to 6 ventral cells in the proximal part of leaves, rounded dorsally, and it is 3–4-stratose in the upper half of the leaves (Figs. 1–24). In contrast, *B. stenoclada* has thinner costae, mostly 2–3-stratose and up to 4 ventral cells in the proximal part, reniform to flattened, and it is bistratose distally (although with a few 3-stratose spots). Many authors think that the shape of the costa is constant in the different species of this genus, and maybe the best character for delimiting species in *Bucklandiella* (e.g., Frisvoll, 1988).

Bucklandiella stenoclada differs from *B. orthotrichacea* in having appressed leaves; julaceous stems when dry; different costa shape; and coarser and more pronounced pseudopapillae in its leaves. Additionally, *B. orthotrichacea* often has bistratose distal margins for several rows, while *B. stenoclada* has mostly unistratose margins, or when bistratose, only in one or two cell rows (Figs. 25–31). This last character however, is quite variable, at least in the South American species of *Bucklandiella* and, as already noted by Deguchi (1984), there are some Fuegian specimens of *B. orthotrichacea* that have almost completely unistratose margins, e.g., *Roivainen 2647* (H!, type of *R. stenocladoides* Roiv., Figs. 18–24) and *Roivainen 2680* (S!) both from Monte Buckland. These mostly unistratose-bordered specimens, however, represent a rare phenotype of *B. orthotrichacea*, found on less than 5% of the total collections examined.

Racomitrium stenocladoides (= *R. orthotrichaceum* fide Deguchi 1984) presents

great difficulties in recognizing *R. stenoclada* at the species level because it represents intermediate plants between *B. orthotrichacea* and *B. stenoclada* (see Deguchi 1984). However, the type of *R. stenocladooides* has 3–4 stratose costae proximally, and it is perfectly rounded dorsally in cross section, even in the upper part of the leaves, (Figs. 18–24). Unfortunately, all collections of *R. stenocladooides* are sterile, and their sporophytes could not be evaluated.

ADDITIONAL SPECIMENS EXAMINED. CHILE. Región de la Araucanía, Provincia de Malleco, in montibus “Cordillera de la Costa”, supra Angol urbem, *Roivainen A12* (S). Región de Aisén, Provincia de Aisén, in valle fluminis Aysén, *Dusén A12* (S, JE – type of *Racomitrium stenocladum*), *Dusén 599* (S), *Dusén A62* (S), *Dusén s.n.* (S 138011).

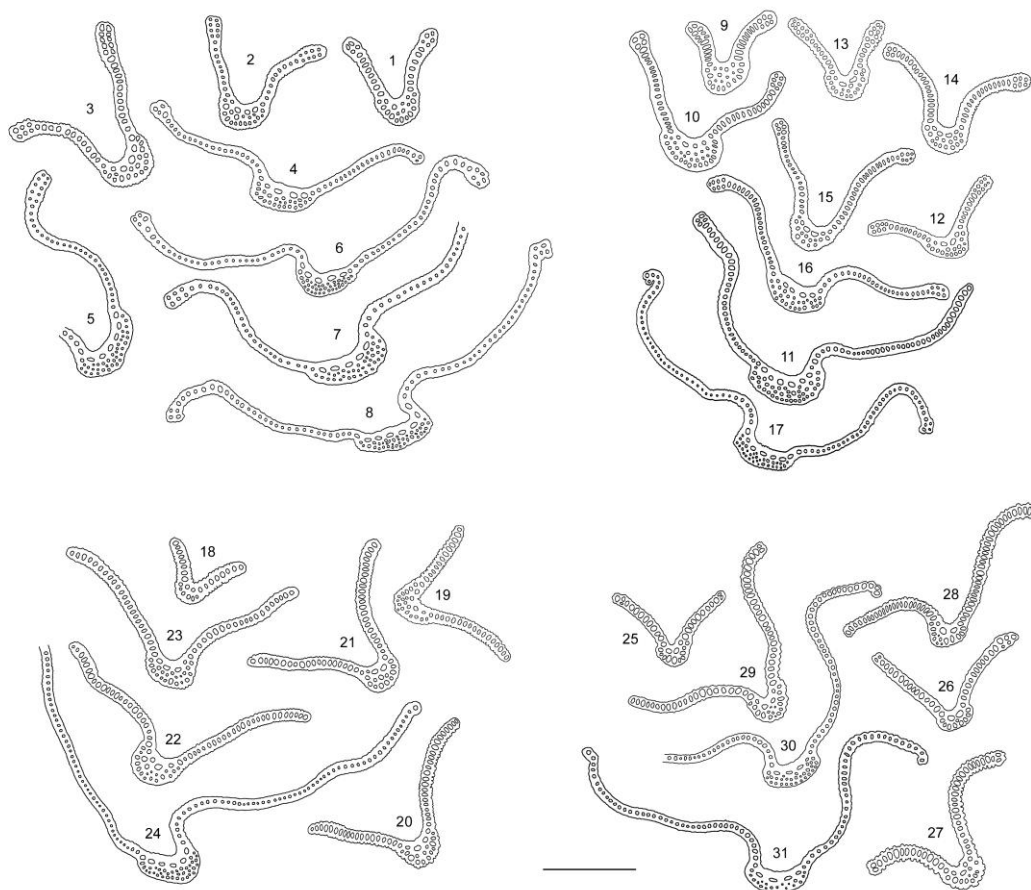


Plate 1. Leaf cross sections from apex to base of *Bucklandiella orthotrichacea* (1-24) and *B. stenoclada* (25-31). Figs. 1-8, type of *Grimmia orthotrichacea*, from Kerguelen Is. (1, 2, 5 and 7 from lectotype at HBG; 3, 4, 6 and 8 from islectotype at H). Figs. 9-17, Chilean specimens of *B. orthotrichacea*: Figs. 9-11 from Roivainen 722, Estancia Vicuña, Fuegia (S); Figs. 12-17 from Pizarro E16, Cerro Derrumbe, Llanquihue (PUCV). Figs. 18-24, holotype of *Racomitrium stenocladooides*, Roivainen, Mt. Buckland, Fuegia (H). Figs. 25-31, lectotype of *Racomitrium stenocladum*, Dusén A12, Aisén (S). (Scale bar: 125 μ m).

KEY TO *BUCKLANDIELLA* IN SOUTHERN SOUTH AMERICA (SOUTH OF 30°S)

For the correct use of this key, cross sections of leaves must be done in the basal, medial, and upper part of leaves (always more than one leaf, hopefully several to see variation) taken from the upper part –but not the extreme apex– of healthy stems.

1. Leaves conspicuously plicate throughout.....
*B. ptychophylla* (Mitt.) Bednarek-Ochyra & Ochyra
- 1'. Leaves not or slightly plicate.....2

2. Leaf lamina bistratose for most of its extension in most leaves, especially above midleaf; costa thick, 3-6-stratose at midleaf.....3
- 2'. Leaf lamina unistratose, or bistratose only in 1-3(-6) marginal rows; costa thinner, 2-4-stratose at midleaf.....4

3. Costa nearly 1/4 of the leaf base width; leaf margins not clearly thickened
*B. bartramii* (Roiv.) Roiv.
- 3'. Costa less than 1/6 of the leaf base in width; leaf margins thickened into 2-4(-5)-stratose bands several cell rows wide.....*B. lamprocarpa* (Müll. Hal.) Bednarek-Ochyra & Ochyra

4. At least some leaves ending in long hyaline hairpoints or concolorous hair-like subula.....5
- 4'. Leaves never ending in a long hyaline hairpoint or a concolorous hair-like subula, at the most ending in a short, thorn-like hyaline point or mucro.....6

5. Plants robust; costa wide and flat dorsally, often deeply canaliculated in a wide and deep groove in the proximal portion, with 6-12 enlarged ventral cells at midleaf; plants often hoary due to very long hyaline hairpoints.....
*B. striatipila* (Cardot) Bednarek-Ochyra & Ochyra
- 5'. Plants small; costa narrow and dorsally convex, not conspicuously canaliculated in a deep groove in the proximal portion, with at most 3 ventral cells at midleaf; plants not hoary, from brown-green to yellow, or reddish (when reddish some leaves can have hairpoint and others just a concolorous hair-like subula).....
*B. heterostichoides* (Cardot) Bednarek-Ochyra & Ochyra

6. Section of costa asymmetric (better seen in cross-sections at lower and middle part of leaves); leaves unistratose throughout.....7
- 6'. Section of costa symmetric throughout; leaves often with bistratose borders in apical part.....8
7. Plants often black or olive green; leaves without basal marginal border of pellucid and straight-walled cells; apex often ended in a stout hyaline mucro; costa percurrent; cells with notorious transverse thickenings when observing the leaf surface.....
..... **B. rupestris** (Hook. f. & Wilson) Bednarek-Ochyra & Ochyra
- 7'. Plants light to dark green, never black; leaves often with a basal marginal border of 10-15 pellucid and straight-walled cells; apex never ended in a hyaline mucro, often obtuse; costa subpercurrent; leaf surface without transverse thickenings.....
..... **B. pachydictyon** (Cardot) Bednarek-Ochyra & Ochyra
8. Costa semicircular in cross section in medial and apical part of leaves, 3-4-stratose at midleaf.....9
- 8'. Costa reniform to flattened in cross section in medial and apical part of leaves, 2-3-stratose at midleaf10
9. Leaves pseudopapillose (papillosity due to longitudinal cuticular thickenings), specially at the distal part; basal marginal row of hyaline and smooth-walled cells usually present and double; hyaline point never present, at most a few hyaline cells in the leaf apex; peristome teeth undivided **B. orthotrichacea**
- 9'. Leaves smooth throughout; basal marginal row of hyaline and smooth-walled cells not present, or formed by a single row of at most five hyaline and smooth walled cells; hyaline point often present, short and denticulate; peristome teeth often divided..... **B. sudetica** (Funck) Bednarek-Ochyra & Ochyra
10. Plants usually robust, with erect shoots; leaves more than 2.5 mm long, ending in a stout hyaline mucro with uneven borders at the apex; margins usually bistratose in one to several cell rows (seldom monostratose throughout).....
..... **B. didyma** (Mont.) Bednarek-Ochyra & Ochyra
- 10'. Plants medium-sized or small, with prostrated, creeping or reduced stems; leaves less than 2.5 mm long, muticous or ending in a very short hyaline mucro with entire borders at

apex; margins mostly unistratose with few bistratose spots.....11

11. Stems at most 15 mm long, forming dense cushions of intermingled dichotomous erect branches on rocks, not julaceous when dry; costa in cross section with up to 6 enlarged ventral cells in the proximal part; differentiated basal marginal border absent or slightly developed; leaf cross section smooth or cells slightly bulging; leaf apex cucullate, with no trace of hyaline mucro.....***B. sp. nov.***

11'. Stems longer than 20 mm, with prostrated or creeping stems, julaceous when dry; costa in cross section with up to 4 enlarged ventral cells in the proximal part; differentiated basal marginal border present, consisting in one or two rows of hyaline and straight-walled, mostly quadrate cells; leaf cross section strongly pseudopapillose; leaf apex acute, mucicous or ending in a short hyaline mucro..... ***B. stenoclada***

ACKNOWLEDGEMENTS

We acknowledge the curators of the herbaria mentioned in the text for the loan of specimens. This contribution was funded by a CONICYT doctoral scholarship given to JL, and the grant CGL2009-09530-BOS of the Ministry of Science and Technology of Spain to JM.

REFERENCES

DEGUCHI, H. 1984. Studies on Some Patagonian Species of Grimmiaceae (Musci, Bryophyta). In: Inoue, H. (ed.), Studies on cryptogams in southern Chile, pp. 17–72. Kenseisha, Ltd., Tokio.

DUSÉN, P. [1906] 1907. Beiträge zur Bryologie der Magellansländer von Westpatagonien und Südchile V. Arkiv för Botanik utgivet av K. Svenska Vetenskaps-Akademien 6(10): 1–32, Tafl. 1–6.

FRISVOLL, A.A. 1988. A taxonomic revision of the *Racomitrium heterostichum* group (Bryophyta, Grimmiaceae) in N. and C. America, N. Africa, Europe and Asia. *Gunneria* 59:

1–289.

OCHYRA, R., J. ŻARNOWIEC & H. BEDNAREK-OCHYRA. 2003. Census catalogue of Polish mosses. *Biodiversity of Poland* 3: 1–372.

ROIVAINEN, H. 1955. Contribution to the Fuegian species of the genus *Racomitrium* Bridel. *Archivum Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae* 'Vanamo' 9: 85–98.

A2.3. BUCKLANDIELLA ARAUCANA SP. NOV.

Publicado como:

Larraín, J., D. Quandt & J. Muñoz. 2011. *Bucklandiella araucana* (Grimmiaceae), a new species from Chile. *The Bryologist* 114(4): 732-743.

***Bucklandiella araucana* (Grimmiaceae), a new species from Chile**

Juan Larraín^{1,4}, Dietmar Quandt² & Jesús Muñoz³

¹ *Departamento de Botánica, Universidad de Concepción, Chile;* ² *Nees-Institut für Biodiversität der Pflanzen, Bonn, Germany;* ³ *Real Jardín Botánico (CSIC), Madrid, Spain and Universidad Tecnológica Indoamérica, Ambato, Ecuador.*

ABSTRACT. The new species *Bucklandiella araucana* Larraín is described from southern Chile. It is characterized by its small size, epilose, almost cucullate leaves, lack of a differentiated basal marginal row of pellucid and straight-walled cells, bistratose and dorsally flat costa at midleaf, smooth to slightly bulging lamina cells, unistratose leaf lamina with scattered bistratose spots at distal margins, undivided, prong-like peristome teeth, and deeply lobed calyptra. The species seems to be an endemic of the volcanic range of the western slopes of the southern Andes (39–42°S), where it grows in *Nothofagus* forests and open lava fields on the hillsides of the many active volcanoes of the area. Molecular data support the distinctiveness of this new taxon and identify *Bucklandiella araucana* as sister to *B. curiosissima*, *B. didyma*, and *B. emersa*. A distribution map and illustrations of the new species are presented. The phylogenetic perspectives of our novel molecular results are discussed.

KEYWORDS. Bryophyta, taxonomy, molecular phylogeny, *Racomitrium*.

The genus *Racomitrium* Brid. (Grimmiaceae) has recently been divided by Ochyra *et al.* (2003) into four genera (*Racomitrium*, *Niphotrichum* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *Codriophorus* P. Beauv., and *Bucklandiella* Roiv.), a concept based on the infrageneric division originally proposed by Kindberg (1897). These four genera still form a monophyletic group, recognized by Ochyra *et al.* (2003) as a subfamily of the Grimmiaceae, the Racomitrioideae, and characterized by the plagiotropic growth, cladocarp, the strongly nodulose basal laminal cell walls, the absence of a stem central strand, and the dioicous sexuality. Of these segregates, *Bucklandiella* is by far the most diverse, comprising the majority of the species formerly included in *Racomitrium*. The

genus is characterized by the smooth laminal cells, (although in some cases the cells have thickened anticlinal cell walls, which may seem papillose in cross section), relatively short peristome teeth (always less than 500 μm), and smooth setae that are twisted to the left (clockwise if the observer looks from above, assuming torsion goes up).

Following the pioneering works by Hooker & Wilson (1844), Montagne (1845), and Müller (1849, 1885), in which the first species of *Bucklandiella* were described from southern South America and neighboring areas, several new species have been described from this region early in the last century (e.g.: Bartram 1946; Cardot 1900, 1905, 1908; Cardot & Brotherus 1923; Dusén 1907; Herzog 1954, 1957; Herzog *et al.* 1939; Roivainen 1955a, 1955b; Thériot 1935), although some of them have been subsequently synonymized with previously described taxa. In the last half of the 20th century the taxonomic circumscription of the genus has been repeatedly revised (Bednarek-Ochyra 1993; Bednarek-Ochyra & Ochyra 1994; Bell 1974; Clifford 1955; Deguchi 1984; Frisvoll 1986; Lawton 1973; Ochyra *et al.* 1988; Roivainen 1955a). These studies differ in the number of accepted species, and hence in their diagnosis and in the diversity of the genus in South America. While Clifford (1955) merged almost all southern South American species of *Bucklandiella* in his wide concept of *Racomitrium crispulum* (Hook. f. & Wilson) Hook. f. & Wilson, Roivainen (1955a) presented a key to 16 *Bucklandiella* species in the same year just for Tierra del Fuego, and additionally described one more species in a separate paper in the same volume of the same journal (Roivainen 1955b). Ochyra *et al.* (2008) argued that Clifford overlooked many important characters for most austral species, and that *Bucklandiella crispula* (= *R. crispulum*) should be considered a narrow endemic, restricted to the Auckland islands and Campbell Island, south of New Zealand (Ochyra *et al.* 2008).

Our ongoing studies on South American Racomitrioideae suggest that 16 species of *Bucklandiella* occur in Latin America, with 12 of these restricted to the southern tip of the continent, south of 30° S. Some specimens from central-south Chile remained, however, undetermined as they combined traits diagnostic of *Bucklandiella didyma* (Mont.) Bednarek-Ochyra & Ochyra, *B. sudetica* (Funck) Bednarek-Ochyra & Ochyra, and *B. rupestris* (Hook. f. & Wilson) Bednarek-Ochyra & Ochyra. During a field trip in 2009 to Villarrica Vulcano, Cautín Province, central-south Chile, fertile populations of this challenging taxon were discovered allowing for a detailed description of all morpho-anatomical characters and providing fresh material for DNA extractions. The careful

examination of these vouchers, together with several older collections from localities nearby, confirmed the hypothesis that these populations belong to a taxon clearly distinct from all sympatric species. Additional examination of collections and original descriptions of similar species from outside the study area indicated that the specimens correspond to an undescribed taxon.

MATERIALS & METHODS

Morphological study: Microscopic examination was made by traditional methods, dissecting the plants under a stereo microscope and preparing slides for examination under the light microscope. Cross sections were made throughout the leaves for observing the variation in the shape of the costa along the leaves. Permanent slides were mounted on Hoyer's solution (Anderson 1954). Many Chilean (and adjacent Argentinean) collections from several herbaria (BA, BM, BONN, CONC, F, FH, H, HIP, HIRO, JE, MA, MO, NY, PC, PUCV, S, SGO, US) were examined looking for more samples matching these vouchers in morphology, yielding additional records from the expected area.

DNA extraction, amplification and sequencing: DNA was extracted from herbarium specimens of exemplars of all sections (except *Laevifoliae*) of *Bucklandiella*, including all species morphologically similar to the new taxon. Representatives of *Racomitrium*, *Niphotrichum*, and *Codriophorus* were also sampled to serve as outgroups (**Appendix 1**). Shoots were cleaned manually under a stereo microscope, removing all eventual fungus infections or epiphytic algae and cleaning the selected shoots several times with distilled water. Extraction was made following the protocol described in Doyle & Doyle (1987) with some minor modifications for improving DNA precipitation due to the usually small amount of DNA gathered (i.e. keeping samples containing DNA in isopropanol for at least 10 hours at -20°C, and using refrigerated microcentrifuges and increasing the spinning time and speed during precipitation and washing stages). Amplification of the selected chloroplast regions (*rps4-trnT-trnL* intergenic spacers and *trnK/matK*) and the nuclear region ITS 1 & 2 were done using EcoTaq® DNA Polymerase (Ecogen, Madrid) and prepared FastStart® Taq DNA Polymerase mix (Roche, Basel), respectively. In both cases we followed the manufacturer's instructions with slight modifications (described below) but for the FastStart® protocol we used 25 µl reactions instead of the recommended 50 µl

reactions.

rps4–trnT–trnL intergenic spacers (rps4–trnL IGSs): reactions for these spacers were performed in a total volume of 50 µl, adding 0.3 µl (1.5 U) of polymerase, 5 µl of polymerase buffer [10X], 2.5 µl MgCl₂ [50 mM], 5 µl of dNTP mix [0.2 mM], 2 µl of each primer [20 µM], and 2 µl of DNA template, completing the volume with 31.2 µl of ultra-pure water. Primers used were *rps4-166F* (Hernández-Maqueda *et al.* 2008) and *P6/7* (Quandt *et al.* 2004). Amplification cycles consisted in an initial period of 2 min at 94°C, followed by 29 cycles of 1 min at 94°C, 1 min at 55°C, and 1 min at 72°C, ending with a final extension period of 5 min at 72°C. Reactions were performed in a Mastercycle® Gradient thermocycler (Eppendorf, Hamburg).

trnK/matK: reactions for this region were performed in a total volume of 25 µl, adding 0.2 µl (1 U) of polymerase, 2.5 µl of polymerase buffer [10X], 2.5 µl MgCl₂ [50 mM], 2.5 µl of dNTP mix [0.2 mM], 1 µl of each primer [20 µM], and 1 µl of DNA template, completing the volume with 16.8 µl of ultra-pure water. In exceptional cases 0.5 µl of betaine and/or 1 µl KCl were added, or the primer quantity was increased to 2 µl each. Primers used were *trnK-F* (Wicke & Quandt 2009), and *psbARbryo* (Hernández-Maqueda 2007). In some cases, where this primer pair did not work, we used *trnK-F* together with the reverse primer *trnK-R4* (Wicke & Quandt 2009). Amplification cycles consisted in an initial period of 3 min at 96°C, followed by 39 cycles of 30 s at 94°C, 90 s at 48°C, and 3 min at 72°C, ending with a final extension period of 20 min at 72°C. When the amplification failed we modified the parameters as follows: an initial cycle of 1 min at 96°C, 45 s at 50°C, 90 s at 68°C, followed by two cycles of 45 s at 95°C, 45 s at 48°C and 1 min at 68°C, and then 37 cycles of 30 s at 94°C, 30 s at 45°C and 1 min at 68°C, ending with a final extension period of 15 min at 68°C. Reactions were performed in the Eppendorf's thermocycler or in a T3 Thermocycler (Biometra, Göttingen).

ITS: reactions for this region were performed in a total volume of 25 µl, adding 12.5 µl of FastStart® polymerase mix, 5 µl of each primer [10 µM], and 1 µl of DNA template, completing the volume with 6.5 µl of ultra-pure water. Primers used were *ITS4* (White *et al.* 1990), and *18S* (Spagnuolo *et al.* 1999). Amplification cycles consisted in an

initial period of 2 min at 94°C, followed by 40 cycles of 1 min at 94°C, 1 min at 48°C, and 1 min at 68°C (with a time increment of 4°C/cycle), ending with a final extension period of 4 min at 68°C. Reactions were performed in the Biometra's thermocycler.

Sequencing was performed by Macrogen (Seoul). Sequences were edited and manually aligned using PhyDe ver. 0.995 (www.phyde.de) following the alignment rules and hotspot definitions presented in Kelchner (2000), Olsson *et al.* (2009), and Borsch & Quandt (2009). Phylogenetic inference was performed with MrBayes ver. 3.1 (Huelsenbeck & Ronquist 2001; Ronquist & Huelsenbeck 2003), applying the GTR model of nucleotide substitution, assuming site-specific rate categories following a gamma distribution and a proportion of invariable sites. All characters were given equal weight and gaps were treated as missing data. The default settings for the a priori probabilities were used. Four runs with four chains (5,000,000 generations each) were run simultaneously, with the temperature of the heated chain set to 0.2 (default setting). Chains were sampled every 1000th generations. Calculation of the consensus tree and of the posterior probability of clades was done based upon the trees sampled after the chains converged (25%). Additionally, maximum parsimony (MP) ratchet analyses were conducted with the command line version of PAUP 4.0b10 (Swofford 2003) via the command files generated by PRAP2 (Müller 2004a), including 10,000 bootstrap replicates. Ratchet settings were as follows: 10 random addition cycles of 200 iterations each with a 25% of upweighting of the characters in the iterations. For each of the tree constructing methods mentioned above, we analyzed the concatenated data matrix of the three sequenced regions, as well as the plastid versus the nuclear data partition in order to detect incongruences in tree topology. Hot spot regions were excluded from analyses (see **Table 1**). In addition, the data matrix was analyzed separately with an indel matrix appended, both for the Bayesian and MP analyses, using the simple indel coding strategy (Simmons & Ochoterena 2000) via Seqstate (Müller 2004b). Trees were edited and support values added using TreeGraph2 (Stöver & Müller 2010). Alignment and trees are deposited in TreeBASE (<http://purl.org/phylo/treebase/phyloids/study/TB2:S11880>).

RESULTS

Phylogeny. The concatenated data matrix of plastid (*rps4*–*trnL* and *trnK/matK*) and nuclear (ITS1 & ITS2) sequence data comprised 5012 characters (excluding hotspots, compare **Table 1**). The data set included 288 parsimony informative characters. Indel coding added another 186 potentially phylogenetically informative sites. Phylogenetic analyses conducted on the individual data sets or the concatenated matrix using different tree constructing methods (results not shown, since no hard incongruences were observed), converged to the tree topology shown in **Fig. 1**. Three main clades were observed displaying a strong geographic pattern. The first lineage is represented by a

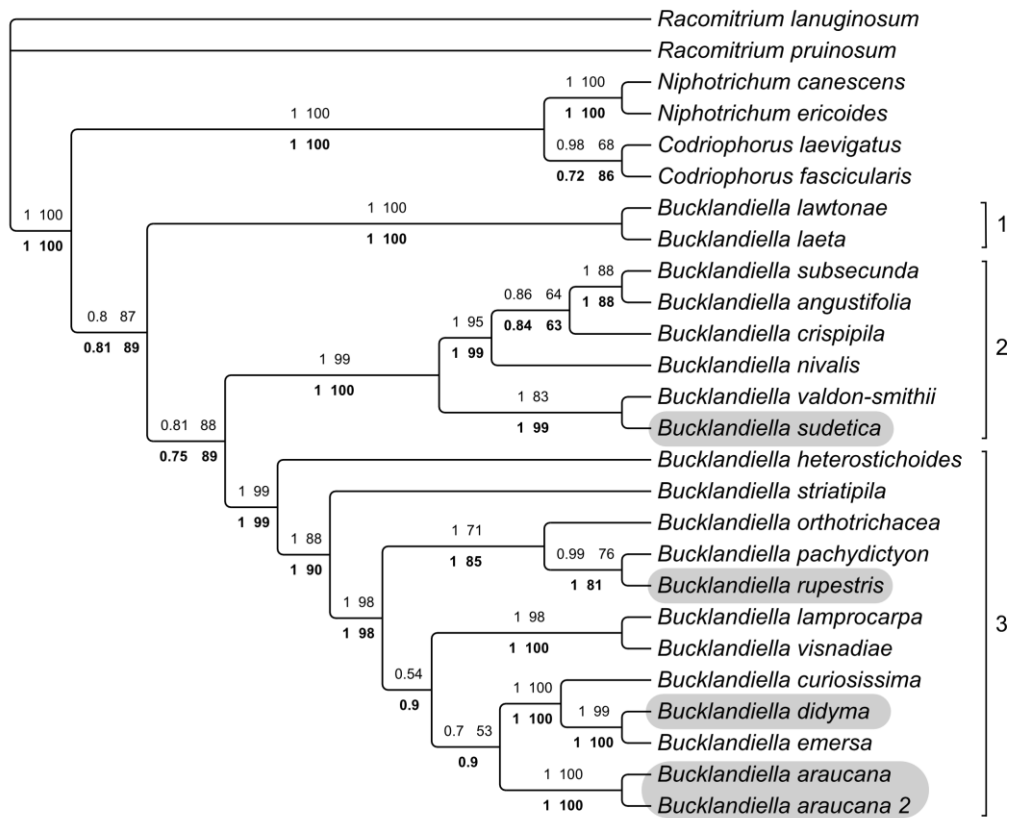


Figure 1. Phylogenetic relationships of *Bucklandiella araucana*. Bayesian 50% majority rule consensus tree inferred from the combined nuclear and chloroplast dataset. The new species is highlighted, as well as the morphologically most similar taxa. Numbers on branches indicate Bayesian posterior probabilities followed by MP bootstrap support (above branches without indel coding; below branches, in bold-face, including simple indel coding. Bootstrap support values below 50% are not shown).

Japan/Western North America clade consisting of *Bucklandiella lawtonae* and *B. latea* followed by a geographically diverse clade sister to a generally South Hemisphere clade (clades 1, 2 and 3, respectively, in **Fig. 1**). *Bucklandiella araucana* is resolved within a clade containing all of the Southern Hemisphere *Bucklandiella* species studied (with the exception of *B. valdon-smithii*, closely related to the bipolar *B. sudetica*).

The phylogenetic tree clearly separates *Bucklandiella araucana* from morphological similar species, such as *B. sudetica*, *B. rupestris*, and *B. didyma* (**Fig. 1**). Trees generated by Bayesian inference (BI) resolve *B. araucana* sister to a clade containing *B. didyma* and *B. emersa*, together with the New Zealand endemic *B. curiosissima*. Although this clade is not strongly supported by the MP analyses, when including indel coding to the Bayesian analysis the posterior probabilities increase considerably, but their value is still only 0.90, which may not be significant.

Position	Region
202-207	rps4-trnT IGS
340-342	rps4-trnT IGS
615-617	trnT-trnL IGS
644-646	trnT-trnL IGS
752-755	trnT-trnL IGS
768-773	trnT-trnL IGS
1128-1130	trnK intron
1365-1367	trnK intron
1400-1401	trnK intron
3428-3447	matK-psbA IGS
3673-3677	ITS1
3937-3951	ITS1
4121-4128	ITS1
4409-4412	ITS1
4590-4592	ITS2
4909-4911	ITS2
5087-5104	ITS2

Table 1. Location of mutational hotspots and corresponding region (location given as absolute position in the complete combined dataset of 5121 bp, before exclusion of hotspots).

Section	Species	Distribution
<i>Bucklandiella</i>	<i>Bucklandiella lamprocarpa</i>	SH, with small populations in Europe
	<i>Bucklandiella visnadiae</i>	Brazil endemic
<i>Emersae</i>	<i>Bucklandiella emersa</i>	SH, SE Asia, Réunion Is.
<i>Gemmiferae</i>	<i>Bucklandiella nivalis</i>	Austria endemic
<i>Lawtoniae</i>	<i>Bucklandiella laeta</i>	Japan, China, Korea
	<i>Bucklandiella lawtonae</i>	Western North America
<i>Marginatae</i>	<i>Bucklandiella crispipila</i>	Pantropical
	<i>Bucklandiella didyma</i>	SH
	<i>Bucklandiella heterostichoides</i>	SH
	<i>Bucklandiella orthotrichacea</i>	SH
	<i>Bucklandiella pachydictyon</i>	SH
<i>Ptychophyllae</i>	<i>Bucklandiella striatipila</i>	SH
	<i>Bucklandiella curiosissima</i>	New Zealand endemic
<i>Subsecundae</i>	<i>Bucklandiella subsecunda</i>	Pantropical
<i>Sudeticae</i>	<i>Bucklandiella sudetica</i>	Bipolar
<i>incertae sedis</i>	<i>Bucklandiella angustifolia</i>	China endemic
	<i>Bucklandiella araucana</i>	Chile endemic
	<i>Bucklandiella rupestris</i>	SH
	<i>Bucklandiella valdon-smithii</i>	Marion Is. endemic

Table 2. Systematic position of the sequenced species before this study, indicating their distribution (SH=Southern Hemisphere, meaning more than one subantarctic island or continental land below 30°S).

DISCUSSION

Phylogenetic perspectives. Frisvoll (1988) provided the first attempt of an internal classification of the *Bucklandiella* clade, dividing it into six informal "subgroups", based mostly on Northern Hemisphere taxa. This classification largely relied on the morphology

of the perichaetial leaves, the hyaline hairpoint, the basal marginal border, and basal cell walls. This classification was later adopted by Bednarek-Ochyra (1995) who included the Southern Hemisphere species, recognizing eight sections for *Racomitrium* subgen. *Ellipticodryptodon* (= *Bucklandiella*). Later, Ochyra *et al.* (2003) synonymized this subgenus with *Bucklandiella*. Recently, a ninth section was described by Köckinger *et al.* (2007) to accommodate the gemmiferous species of the group. The current sectional position of the studied species of the ingroup, based on Bednarek-Ochyra (1995), Bednarek-Ochyra & Ochyra (1996), and Köckinger *et al.* (2007), is shown in Table 2.

The present, and still preliminary phylogenetic inference for the Racomitrioideae sheds new insights into the relationships within the *Bucklandiella* clade. These results suggest that some of the morphological characters that have been used for circumscribing the infrageneric taxa of the genus do not reflect the evolutionary history of the group, with homoplasy due either to reversals to the plesiomorphic state, or independent evolution of derived states (i.e. shape of perichaetial leaves, presence of a basal marginal border of hyaline, straight-walled cells, plication of leaves, presence of gemmae, etc.). By contrast transformations of other characters as seta torsion, presence of hyaline hairpoints, and shape of costa, and the geographic distribution seem to better reflect the phylogenetic relationships.

Although no taxa from section *Laevifoliae* were sampled, our phylogenetic results support the monophyly of *Bucklandiella*, but suggest that the type section, together with sections *Marginatae*, *Subsecundae*, and *Emersae* should be redefined to satisfy a criterion of monophyly. Our trees accommodate the sampled species of *Bucklandiella* in three big clades: one including the two known species of section *Lawtoniae*, which is strongly supported as sister to the remainder of the genus (clade 1 in **Fig. 1**), a second one containing species from sections *Subsecundae*, *Marginatae*, *Gemmiferae*, and *Sudeticae* (clade 2 in **Fig. 1**), and a third one containing mostly strictly austral species belonging to sections *Ptychophyllae*, *Marginatae*, *Emersae*, and to the type section (clade 3 in **Fig. 1**). *Bucklandiella crispipila*, belonging to section *Marginatae* (*fide* Bednarek-Ochyra 1995) shows little genetic relation with the southern temperate species of the section, but it is molecularly related to species of section *Subsecundae*. This result is interesting because *B. crispipila* was for many years considered conspecific with the austral *B. striatipila*, yet is here resolved as distantly related to the latter, as recently suggested by Bednarek-Ochyra &

Ochyra (2010).

The phylogenetic inference from molecular data also reveals the possible affinities of taxa currently unassigned to any section of *Bucklandiella*. The Chinese endemic *B. angustifolia* is closely related to *B. subsecunda* (**Fig. 1**), although it lacks the squarrose perichaetial leaves when wet, a trait that defines section *Subsecundae* (Frisvoll 1988, Bednarek-Ochyra 1995). *Bucklandiella rupestris* is nested within the clade containing *B. pachydictyon* (**Fig. 1**), with which it shares the costa shape in cross section, and *B. orthotrichacea*, with which it shares the undivided peristome teeth. Finally, *B. valdon-smithii*, is inferred as a close relative of *B. sudetica*, a relationship not considered by Ochyra & Bednarek-Ochyra (1999), although they share the costa cross section of three cell layers and dorsally convex throughout, the denticulate hyaline point, and the general aspect of plants when dry.

***Bucklandiella araucana*.** The new species is easily overlooked in the field due to its small size and its overall similarity to dwarf expressions of the locally common *B. didyma*. When sporophytes are present, *B. araucana* is readily distinguished by the entire peristome teeth, smaller, ovoid to subglobose capsules (better seen when wet) and the shorter seta. Gametophytically, *B. didyma* usually has bistratose leaves for some marginal rows in the distal part, a conspicuous row of hyaline and straight walled cells in the leaf basal margins, and commonly a hyaline mucro or short hairpoint.

The new species shares with *Bucklandiella rupestris* the lack of a basal marginal band of pellucid cells with straight walls and the undivided peristome teeth but does not have the characteristic concatenated leaf arrangement of the later nor the conspicuous transverse thickenings of the leaf cells in superficial view. Plants of *B. rupestris* are often coarser; the costa in cross section below midleaf is tristratose, dorsally prominent and convex, and asymmetric.

It could also be confused with *Bucklandiella sudetica*, a morphologically highly variable taxon with occasionally entire peristome teeth, short setae, absence of basal marginal band of differentiated cells, no hairpoint, and epilose perichaetial leaves. Again, the most constant and reliable differentiating character is the shape of the costa in cross section, which at midleaf is convex to rounded-reniform, three-stratose and consisting of more or less homogeneous cells in the Chilean populations of *B. sudetica*, while in *B.*

araucana it is flatter and mostly bistratose and it has a clearly differentiated row of enlarged ventral cells and a dorsal row of smaller cells.

Bucklandiella araucana Larraín *sp. nov.*

Figs. 2–3

Plantae parvae, superne pallidae vel obscuro viride, inferne viride vel fuscae. Caules reptos vel erectos, 0.5–1.5 cm longi, breviter vel dicotomico ramulosis. Folia sine pilum hyalinum producta, apicis cucullatis. Cellulis laminae ubique unistratosi, raro in splenium bistratosi, laevibus vel pergrandibus. Costa superne magis lata qui subter, canaliculata, in basi bi(-tri)stratosi, superne bistratosa, cellulis ventralibus (2-)3-5(-6) praedita. Cellulis alaribus nullis vel parce differens, et fascia supraalaribus hyalinis esinuosis absens. Peristomii dentes 16, indivissus. Calyptrae basis profunde laciniata.

TYPE: CHILE. PROVINCIA DE CAUTÍN: Parque Nacional Villarrica, base del volcán Villarrica, poco más arriba de la entrada a las cuevas volcánicas, 39°22'38" S, 71°56'31" W, 1150 m, en afloramientos rocosos sobre el límite de la vegetación arbórea, sobre rocas; 18-Sep-2009. Leg. *Larraín 31884* (holotype: CONC; isotypes: KRAM, MA, NY).

Description. Plants small, dark green to yellowish in older herbarium specimens, forming compact tufts of intermingled stems. Stems 5–15 mm long, sympodially branched, without central strand, in transverse section composed of 1–3 rows of thick-walled cells surrounding a medulla of 6–9 rows of enlarged, thin-walled cells, 160–180 µm in diameter, bearing brownish rhizoids in the lower parts; axillary hairs uniseriate, 6–10 cells long, made up of 2–3 enlarged barrel-shaped basal cells gradually becoming smaller towards the tip. Leaves lanceolate, straight to slightly secund, epilose, often with cucullate apex, (1.1–)1.3–2.1(–2.5) mm long, 0.3–0.5 mm wide at widest part. Margins recurved in the proximal part of leaves, sometimes recurved towards the leaf apex. Costa symmetric, mostly bistratose throughout, with some tristratose spots in the proximal part, reaching the leaf apex or vanishing some cells below the leaf tip, mostly flat in cross section, 50–60 µm wide at base, made up of (2–)3–5(–6) ventral cells, and a dorsal band of

thick-walled cells in the proximal part, becoming both rows undifferentiated at midleaf and above, where the ventral cells are reduced to 2(–3). Lamina unistratose throughout, seldom with scattered bistratose spots in the upper margins. Laminal cells with nodulose walls, sometimes with straight walls in the distal part of leaves, long-rectangular below, becoming shorter above, occasionally very short to almost quadrate above, or with rows of oblate cells near the leaf apex, basal cells (25–)30–60(–70) × 7–9 μm, medial cells (12–)15–50(–60) × 7–10 μm, upper cells (4–)5–10(–20) × 8–10 μm. Basal marginal cells undifferentiated, only very rarely forming a short band of 3–4 slightly differentiated hyaline cells with straight walls. Alar cells undifferentiated. Dioicous. Perigonia not seen. Outer perichaetial leaves straight when wet, similar in shape to vegetative leaves, epilose; innermost perichaetial bracts strongly modified, widely ovate, with obtuse apex and entire to uneven border, epilose, hyaline throughout except at the extreme apex, where they are sometimes slightly chlorophyllose, laminal cells with thin and straight walls. Seta yellowish to dark brown, smooth, twisted to the left, straight, short, (2.2–)3.0–5.0(–6.0) mm long, with longitudinal thickenings clearly seen in cross section, composed of 2–3 rows of thick walled cortical cells, and 4–5 layers of thin walled enlarged hyaline cells in the medulla. Capsule ovoid to subglobose, becoming oblong when dry, 1.2–1.8 mm × 0.4–0.6 mm in diameter, yellow to brown, smooth, with scattered stomata in the lower part. Peristome teeth prong-like, densely papillose, 250–400 μm long, consistently undivided. Spores spherical, slightly rough, 12–14 μm in diameter. Calyptra mitrate, deeply lobed, with 4–5 spreading lobes, sometimes seemingly cucullate by the unequal splitting of the lobes.

Etymology. The species name honors the original inhabitants of the area where this plant grows, the Mapuche people, so called “araucanos” by the Spanish conquerors.

Distribution. The species has been so far collected only on the western slopes of the Andean Range, between 39° S and 42° S (**Fig. 4**), which corresponds to the administrative Regions Araucanía (IX), Los Ríos (XIV) and Los Lagos (X) of Chile. Most of the collections come from protected land, i.e. National Parks Villarrica, Puyehue, and Vicente Pérez Rosales; thus the species would be currently protected, at least from massive human disturbance.

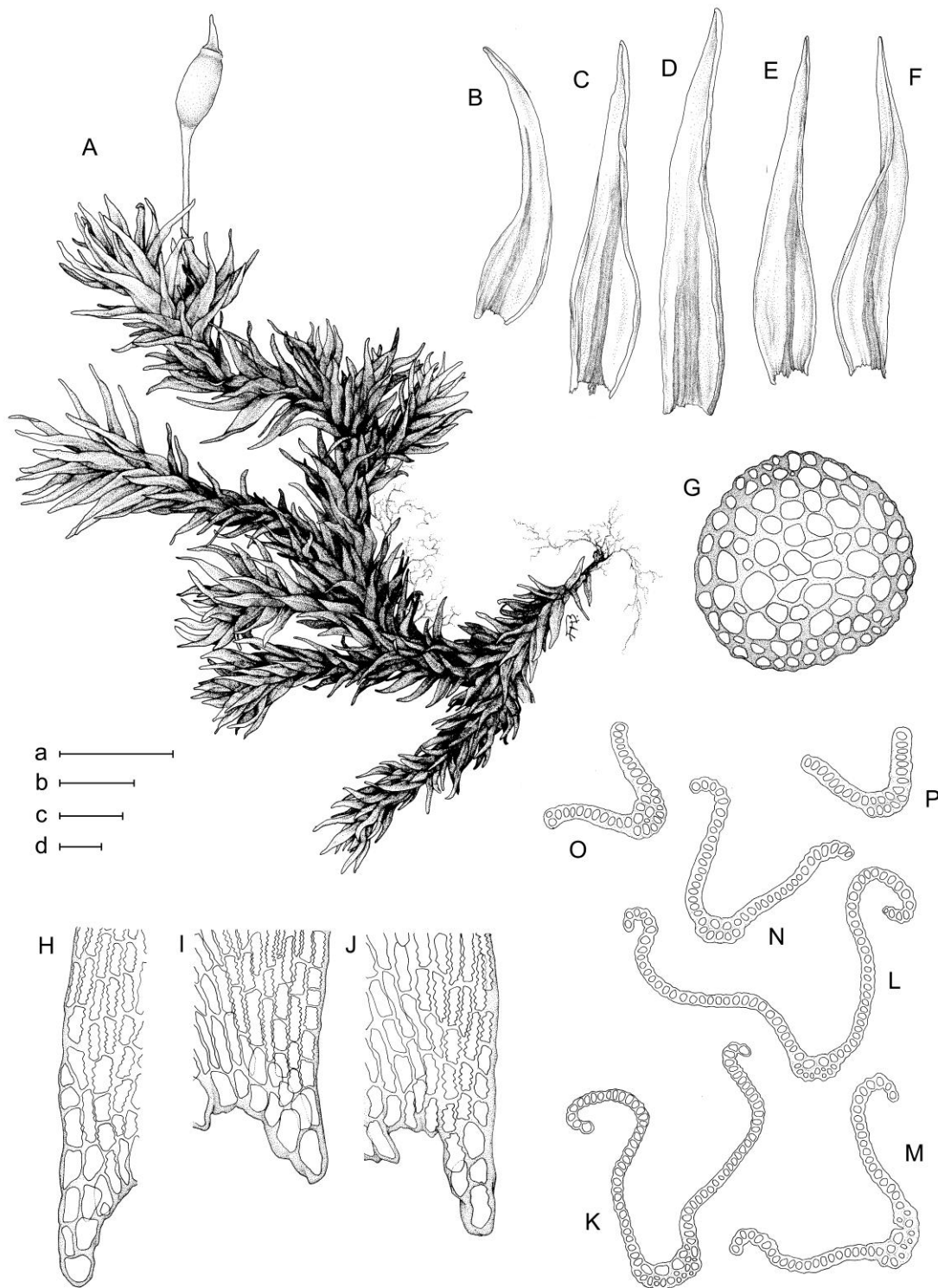


Figure 2. *Bucklandiella araucana* Larrain. **A.** Habit of female plant. **B–F.** Leaves. **G.** Stem cross section. **H–J.** Basal marginal cells. **K–P.** Leaf cross sections, from base to apex. (A drawn from *Deguchi 25237* [HIRO], B–P drawn from the holotype, *Larrain 31884* [CONC]). Scales: a. 2 mm (A); b. 400 μm (B–F); c. 50 μm (G–J); d. 50 μm (K–P).

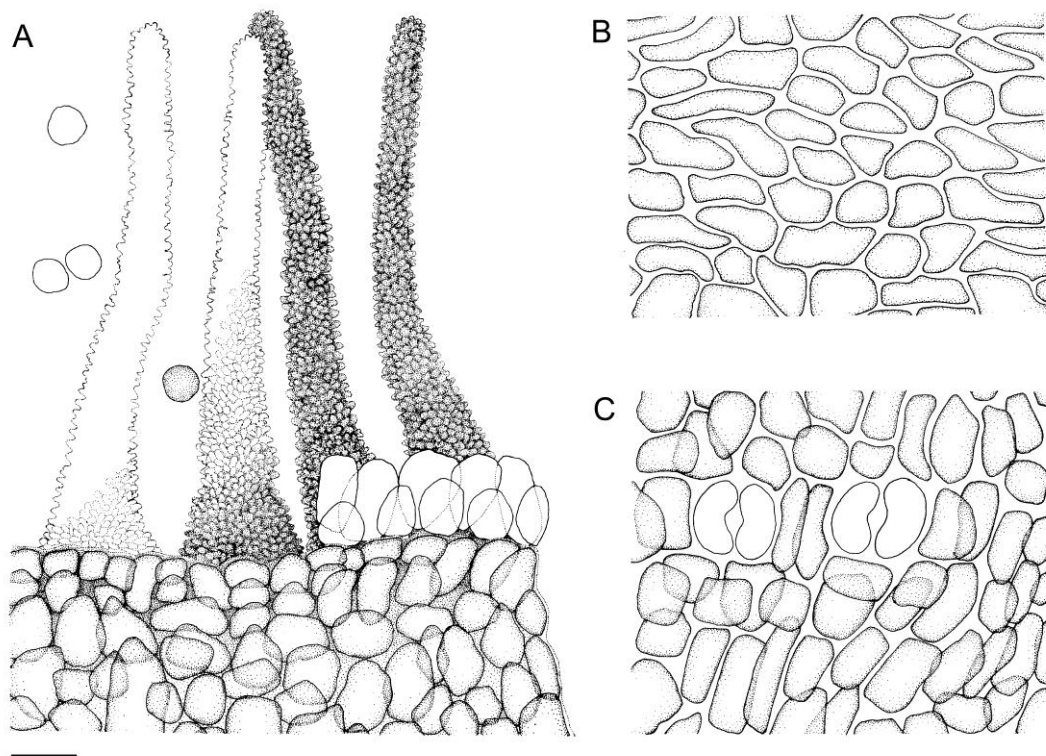


Figure 3. *Bucklandiella araucana* Larraín. **A.** Mouth of capsule showing peristome teeth, annulus, and spores. **B.** Exothecial cells just below capsule mouth. **C.** Exothecial cells at capsule base, showing stomata (all from *Deguchi 25237* [HIRO]). Scale bar: 25 μm (A-C).

Ecology. *Bucklandiella araucana* grows in areas dominated by pyroclastic volcanic rocks, where the secondary rock corresponds to andesitic basalts, commonly present in the volcanic slopes of the southern Chilean Andes (Lara *et al.* 2001). All the volcanoes where the species has been found have experienced recent eruptions (Casertano & Lombardi 1963). *Bucklandiella araucana* has been collected growing mostly in volcanic boulders, basalt outcrops, and soil (as described on herbarium labels, presumably lying over rocks), on dry exposed places above the timberline, as well as on boulders in the interior of dense humid mixed forests, between 700–1250 m a.s.l. The tree species indicated in some of the herbarium labels include *Nothofagus dombeyi*, *N. pumilio*, *Drimys winteri*, *Fitzroya cupressoides*, and *Podocarpus* sp. Among the accompanying moss species found in the examined material are species of *Schistidium*, *Acroschisma wilsonii*, *Racomitrium geronticum*, *Bucklandiella didyma*, *B. striatipila*, and *B. heterostichoides*.

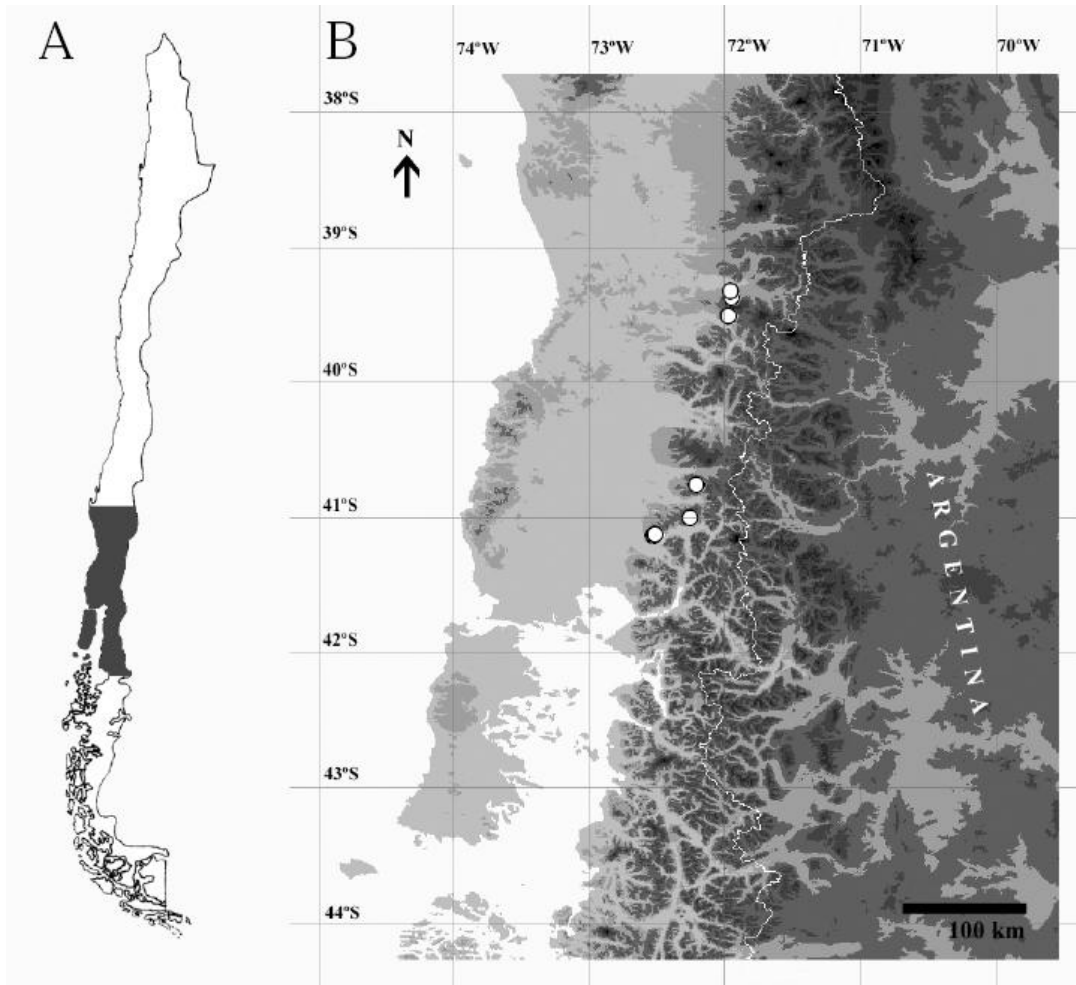


Figure 4. Distribution map of *Bucklandiella araucana*. **A.** Map of Chile showing in black the area detailed at right. **B.** Detail of Chile between 38° and 44°S, indicating studied specimens (white dots).

Additional specimens examined. CHILE. REGIÓN DE LA ARAUCANÍA. PROVINCIA DE CAUTÍN: Parque Nacional Villarrica, base del volcán Villarrica, justo encima de la entrada a las cuevas volcánicas, 39°22'38" S, 71°56'31" W, 1150 m, 18-Sep-2009, *Larraín 31885* (CONC); Parque Nacional Villarrica, north slope of volcán Villarrica, 2.3 km by road south of park entrance, *Nothofagus dombeyi-Weinmannia-Gaultheria phillyreaefolia* semiscrub forest, on rock, 39°20' S, 71°57' W, 800 m, 19-Jan-1976, *Crosby 11830* (MO). REGIÓN DE LOS RÍOS. PROVINCIA DE VALDIVIA: comuna de Panguipulli, camino de Coñaripe a Parque Nacional Villarrica sector Quetrupillán, 1 km antes del cruce hacia las termas Geométricas, sobre roca de origen volcánico junto al camino vehicular, 39°31' S, 71°58' W, 900 m, 1-

Apr-2010, *Larraín 32683b* (CONC). REGIÓN DE LOS LAGOS. PROVINCIA DE OSORNO: SW-Hang vom Vulkan Osorno ca 8 km nördl. Ensenada (ca 45 km NO von Puerto Montt), an der Piste zum Gipfel, auf trockenen Vulkangestein in Geröllfeld, 41°08' S, 72°31' W, 1000 m, 31-Mar-1999, *Müller C315* (CONC); ibidem, auf Vulkangestein in Schuttfeld, +/- trocken, *Müller C332* (CONC); ladera del volcán Osorno, sobre rocas, 700 m, *Pizarro E4* (PUCV); volcán Puntiafudo, faldeo río Alerzal, sobre roca y suelo, 1100 m, *Pizarro E21* (PUCV); upper part of refugio Antillanca, Parque Nacional Puyehue, in *Nothofagus pumilio* forest and grassland, ca. 1000 m, 24-Nov-1987, *Deguchi 31322* p.p. (HIRO). PROVINCIA DE LLANQUIHUE: Parque Nacional Vicente Pérez Rosales, ladera sur del volcán Osorno, sobre tierra arenoso volcánica, 13-May-1975, *Pizarro E2* (PUCV); around refugio, southern slope of volcán Osorno, in highland shrubby zone, 1200–1250 m, 9-Nov-1981, *Deguchi 25237* (HIRO), *25239* (HIRO); around refugio, southern slope of volcán Osorno, in closed *Nothofagus* forest, ca. 900 m; *Deguchi 25885* (HIRO); around refugio, southern slope of volcán Osorno, in *Nothofagus* forest, 680 m, *Deguchi 25216* (HIRO).

ACKNOWLEDGMENTS

We are deeply acknowledged to the curators of the herbaria mentioned in the text for the loan of specimens, to Ryszard Ochyra and Halina Bednarek-Ochyra for providing critical material for our DNA studies and for their comments about this new species, to Fernanda Herrera for preparing the illustrations, and to Diego Alarcón for help in preparing the distribution map. The Allan Herbarium (CHR) is acknowledged for providing material of *B. curiosissima* for DNA extraction. Rafael Hernández, Fátima Durán and Emilio Cano at the RJB lab (Madrid), and Susann Wicke and Monika Ballman (Nees Institute, Bonn) are greatly acknowledged for technical help and kindness. This contribution was funded by CONICYT doctoral scholarship n° 21061080 given to JL, and the grant CGL2009-09530-BOS of the Ministry of Science and Technology of Spain to JM. We also thank the Deutscher Akademischer Austausch Dienst (DAAD) for financing a two months internship in Germany for JL. David Wagner and an anonymous reviewer provided constructive comments on the manuscript.

LITERATURE CITED

- Anderson, L. E. 1954. Hoyer's solution as a rapid permanent mounting medium for bryophytes. *The Bryologist* 57: 242–244.
- Bartram, E. B. 1946. New mosses from Tierra del Fuego. *Farlowia* 2: 309–319.
- Bednarek-Ochyra, H. 1993. The identity of two neglected species of *Racomitrium* (Musci, Grimmiaceae) from Patagonia. *Fragmenta Floristica et Geobotanica, Supplement* 2(1): 83–90.
- . 1995. Rodzaj *Racomitrium* (Musci, Grimmiaceae) w Polsce: taksonomia, ekologia i fitogeografia. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Series Polonica* 2: 1–307.
- & R. Ochyra. 1994. *Racomitrium lamprocarpum* (Musci, Grimmiaceae) in southern South America. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 39: 361–367.
- & ———. 1996. *Racomitrium curiosissimum* (Musci, Grimmiaceae), an exquisite new species from New Zealand. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 41: 973–984.
- & ———. 2010. *Bucklandiella allanfifei* (Grimmiaceae), a new moss species from New Zealand, with a note on South American *B. striatipila*. *Journal of Bryology* 32: 245–255.
- Bell, B. G. 1974. A synoptic flora of South Georgian mosses: V. *Willia* and *Racomitrium*. *British Antarctic Survey Bulletin* 38: 73–101.
- Borsch, T. & D. Quandt. 2009. Mutational dynamics and phylogenetic utility of noncoding chloroplast DNA. *Plant Systematics and Evolution* 282: 169–199.
- Cardot, J. 1900. Note préliminaire sur les mousses recueillies par l'Expédition antarctique belge. *Revue Bryologique* 27: 38–46.
- . 1905. Notice préliminaire sur les mousses recueillies par l'expédition antarctique suédoise. *Bulletin de l'Herbier Boissier, Série 2*, 5(11): 997–1011.
- . 1908. La flora bryologique des Terres magellaniques, de la Georgie du Sud et de l'Antarctide. In: *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901-1903 unter Leitung von Dr. Otto Nordenskjöld* 4(8). Lithographisches Institut des Generalstabs, Stockholm, Sweden.
- & V. F. Brotherus. 1923. Botanische Ergebnisse der Schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Feuerlande 1907-1909. X. Les mousses. *Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar* 63: 1–74.

- Casertano, L. & O. W. Lombardi. 1963. General characteristics of active Andean volcanoes and a summary of their activities during recent centuries. *Bulletin of the Seismological Society of America* 53: 1415–1433.
- Clifford, H. T. 1955. On the distribution of *Racomitrium crispulum* (H. f. & W.) H. f. & W. *The Bryologist* 58: 330–334.
- Deguchi, H. 1984. Studies on some Patagonian species of Grimmiaceae (Musci, Bryophyta). Pages 17–72. In H. Inoue (ed.), *Studies on cryptogams in southern Chile*. Kenseisha, Ltd., Tokio, Japan.
- Doyle, J. J. & J. L. Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11–15.
- Dusén, P. [1906] 1907. Beiträge zur Bryologie der Magellansländer von Westpatagonien und Südchile. V. *Arkiv för Botanik utgivet av K. Svenska Vetenskaps-Akademien* 6(10): 1–32, Tafl. 1–6.
- Frisvoll, A. A. 1986. Southern Hemisphere synonyms of *Racomitrium sudeticum* (Funck) Bruch et Schimp. *Journal of Bryology* 14: 339–346.
- . 1988. A taxonomic revision of the *Racomitrium heterostichum* group (Bryophyta, Grimmiaceae) in N. and C. America, N. Africa, Europe and Asia. *Gunneria* 59: 1–289.
- Hernández-Maqueda, R. 2007. Incongruencia entre señal morfológica y molecular: una nueva propuesta sistemática para el complejo Grimmiaceae-Ptychomitriaceae (Bryophyta). Dissertation. Universidad Autónoma de Madrid, Spain.
- , D. Quandt, O. Werner & J. Muñoz. 2007. Chloroplast data reveal two conflicting hypotheses for the positions of *Campylostelium* and *Grimmia pitardii* (Bryophyta). *Taxon* 56: 89–94.
- , ———, ——— & ———. 2008. Phylogeny and classification of the Grimmiaceae/Ptychomitriaceae complex (Bryophyta) inferred from cpDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 863–877.
- Herzog, T. 1954. Zur Bryophytenflora Chiles. *Revue Bryologique et Lichénologique* 23: 27–99.
- . 1957. Eine Bryophytensammlung aus dem Argentinischen Nationalpark Nahuelhuapi. *Darwiniana* 11: 207–222.
- , G. H. Schwabe & E. Schwabe. 1939. Zur Bryophytenflora Südchiles. *Beihefte zum Botanischen Centralblatt* 60: 1–51.

- Hooker, J. D. & W. Wilson. 1844. Musci Antarcticici; being characters with brief descriptions of the new species of mosses described during the voyage of H. M. Discovery ships, *Erebus* and *Terror*, in the southern circumpolar regions, together with those of Tasmania. *London Journal of Botany* 3: 533–556.
- Huelsenbeck, J. P. & F. Ronquist. 2001. MrBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17: 754–755.
- Kindberg, N. C. 1897. European and North American Bryineae (Mosses). Part 2 — Acrocarpous. Linköpings Litografiska Aktiebolag, Linköping, Sweden.
- 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.
- Köckinger, H., R. Ochyra & H. Bednarek-Ochyra. 2007. *Bucklandiella nivalis* (Grimmiaceae), a new moss from the Alps of Austria. *The Bryologist* 110: 92–99.
- Lawton, E. 1973. *Racomitrium crispulum* and some related species. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 100: 230–235.
- Lara, L., C. Rodríguez, H. Moreno & C. Pérez de Arce. 2001. Geocronología K-Ar y geoquímica del volcanismo plioceno superior-pleistoceno de los Andes del sur (39–42°S). *Revista Geológica de Chile* 28: 67–90.
- Montagne, C. 1845. Cinquième centurie de plantes cellulaires exotiques nouvelles, Décades I à VI. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique, Série 3*, 4: 86–123.
- Müller, C. 1849. Synopsis Muscorum Frondosorum omnium hucusque cognitorum. Pars Prima — Musci vegetationis acrocarpicae. Sumptibus Alb. Foerstner, Berolini, Germany.
- . 1885. *Bryologia fuegiana*. *Flora* 68: 391–429.
- Müller, K. 2004a. PRAP—computation of Bremer support for large data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 780–782.
- . 2004b. SeqState—primer design and sequence statistics for phylogenetic DNA data sets. *Applied Bioinformatics* 4: 65–69.
- Ochyra, R. & H. Bednarek-Ochyra. *Racomitrium valdon-smithii* (Musci, Grimmiaceae) sp. nov. from Subantarctic Marion Island. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 44: 209–217.
- , R. I. Lewis Smith & H. Bednarek-Ochyra. 2008. *The Illustrated Moss Flora of Antarctica*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

- , C. Sérgio & R. Schumacker. 1988. *Racomitrium lamprocarpum* (C. Muell.) Jaeg., an austral moss disjunct in Portugal, with taxonomic and phytogeographic notes. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 58: 225–258.
- , J. Żarnowiec & H. Bednarek-Ochyra. 2003. Census catalogue of Polish mosses. *Biodiversity of Poland* 3: 1–372.
- Olsson, S., V. Buchbender, J. Enroth, L. Hedenäs, S. Huttunen & D. Quandt. 2009. Phylogenetic analyses reveal high levels of polyphyly among pleurocarpous lineages as well as novel clades. *The Bryologist* 112: 447–466.
- Quandt, D., K. Müller, M. Stech, K. W. Hilu, W. Frey, J. P. Frahm & T. Borsch. 2004. Molecular evolution of the chloroplast *trnL-F* region in land plants. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 98: 13–37.
- Roivainen, H. 1955a. Contribution to the Fuegian species of the genus *Racomitrium* Bridel. *Archivum Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae ‘Vanamo’* 9: 85–98.
- . 1955b. *Bucklandia bartramii*, a new genus and species of leaf moss from Tierra del Fuego. *Archivum Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae ‘Vanamo’* 9: 98–100.
- Ronquist, F. & J. P. Huelsenbeck. 2003. MrBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574.
- Simmons, M. & H. Ochoterena. 2000. Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Systematic Biology* 49: 369–381.
- Spagnuolo, V., P. Caputo, S. Cozzolino, R. Castaldo & P. de Luca. 1999. Patterns of relationship in Trichostomoideae (Pottiaceae, Musci). *Plant Systematics and Evolution* 216: 69–79.
- Stöver, B. C. & K. F. Müller. 2010. TreeGraph 2: Combining and visualizing evidence from different phylogenetic analyses. *BMC Bioinformatics* 11: 7.
- Swofford, D. L. 2003. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Thériot, I. [1934] 1935. Contribution à la flore bryologique du Chili (11^e article). *Revue Bryologique et Lichénologique* 7: 167–183.
- White, T. J., T. Bruns, S. Lee & J. Taylor. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. Pages 315–322. In M. Innis, D. Gelfand, J. Sninsky & T. White (eds.), *PCR protocols: a guide to methods and*

applications. Academic Press. San Diego, California.

Wicke, S. & D. Quandt. 2009. Universal primers for the amplification of the plastid *trnK/matK* region in land plants. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 66: 285–288.

Appendix 1. List of specimens used for DNA analyses, indicating origin and voucher information, with GenBank accession numbers (*rps4*–*trnL*/*matK*–*trnK*/ITS) for the regions sequenced. *Rps4-trnL* sequences for *Bucklandiella didyma* and *B. crispipila*, and ITS sequences for *B. didyma* were retrieved from Hernández-Maqueda (2007). Nomenclature follows Ochyra *et al.* (2003).

Bucklandiella angustifolia: China. Fugong, Shevock 31052 (CONC), HE586600/HE585276/HE584699. *B. araucana*: Chile. Villarrica, Larraín 31884 (CONC, holotype), HE586612/HE585284/HE584700. *B. araucana* 2: Chile. Villarrica, Larraín 31885 (CONC, paratype), HE586613/HE585283/HE584701. *B. crispipila*: Colombia. Especial, Churchill & Muñoz 19337 (MA), EU246864,EU246899,EU246924/HE600698/—. *B. curiosissima*: New Zealand. Canterbury Land, Wilson *s/n* (CHR 510953), HE586611/—/HE584702. *B. didyma*: Chile. Llanquihue, Holz & Franzaring CH 00-4 (MA), EU246865,EU246900&EU246925/HE600699/EU343799. *B. emersa*: Reunion Is. Cratere Commerson, Frahm REU-342 (BONN), HE586614/HE585285/HE584703. *B. heterostichoides*: Kerguelen. Grande Terre, Ochyra 3822/06 (CONC), HE586604/HE585278/HE584704. *B. laeta*: Japan. Shikoku, Deguchi *s/n* (MA), HE586598/HE585269/HE584705. *B. lamprocarpa*: Chile. Aisén, Larraín 27861 A (CONC), HE586609/HE585282/HE584706. *B. lawtonae*: U.S.A. Alaska, Schofield 109246 (CONC), HE586597/HE585275/HE584707. *B. nivalis*: Austria. Carinthia, Köckinger 03-453 (CONC, isotype), HE586601/HE585286/—. *B. orthotrichacea*: Chile. Villarrica, Larraín 31999 (CONC), HE586606/HE585280/HE584708. *B. pachydictyon*: Chile. Aisén, Larraín 27072 (CONC), HE586607/HE585281/HE584709. *B. rupestris*: Chile. Aisén, Larraín 27070 A (CONC), HE586608/ —/HE584710. *B. striatipila*: Chile. Aisén, Larraín 26643 (CONC), HE586605/HE585279/HE584711. *B. subsecunda*: Bolivia. Tarija, Churchill *et al.* 23559 (MA), HE586599/HE585287/HE584712. *B. sudetica*: U.S.A. California, Shevock 18497 (MA), HE586603/HE585277/HE584713. *B. valdon-smithii*: Marion Is., Ochyra & Smith 738/99 (CONC, isotype), HE586602/HE585271/HE584714. *B. visnadiae*: Brazil. Minas Gerais, Buck 27053 (CONC, isotype), HE586610/—/HE584715. *Codriophorus fascicularis*, Poland. Tatra Mountains, Cykowska 2559 (CONC), HE586596/HE585274/HE584716. *C. laevigatus*: Chile. Aisén, Larraín 27017 (CONC), HE586595/HE585273/HE584717. *Niphotrichum canescens*: Poland. Tatra Mountains, Cykowska 1558 (CONC),

HE586591/HE585272/HE584718. *N. ericoides*: Poland. Tatra Mountains, *Cykowska 320* (CONC), HE586594/HE585270/HE584698. ***Racomitrium lanuginosum***: Ecuador. Azuay, *Jorgensen et al. 1589* (MA), HE586592/HE588126/HE584719. *R. pruinosum*: New Zealand. Nelson, *Streimann 61054* (MA), HE586593/HE588127/HE584720.