

Primer registro de una inclusión de planta hepática del género *Frullania* (Frullaniaceae, Porellales) en el ámbar miocénico de Chiapas, México

*First record of a liverwort inclusion of the genus *Frullania* (Frullaniaceae, Porellales) in the Miocene amber of Chiapas, Mexico*

Juárez-Martínez, Catalina¹ ; Córdova-Tabares, Víctor Manuel² ; Estrada-Ruiz, Emilio², * 

¹Instituto de Ecología, A.C., Red de Biodiversidad y Sistemática, Carretera antigua a Coatepec 351, El Haya, 91070, Xalapa, México.

²Departamento de Zoología, Laboratorio de Ecología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, Prolongación de Carpio y Plan de Ayala s/n, 11340, CDMX, México.

* emilkgrama@yahoo.com; estradar@ipn.mx

Resumen

En México la diversidad de hepáticas es muy importante en zonas tropicales y subtropicales, desafortunadamente es poco lo que se ha descrito formalmente con base en material fósil. En este estudio se documenta por primera vez el género *Frullania* en el ámbar miocénico de Chiapas, sur de México. Esta planta se caracteriza por una ramificación irregular, terminal del tipo *Frullania*. Tiene hojas con inserción íncuba, alternas, distantes a contiguas, ovadas a orbiculares, con margen entero y liso, y sus ápices redondeados. Posee lóbulos alargados con forma de saco, dos veces más largos que anchos y anfigastrios bífidos y obovados con rizoides dispuestos en mechones en su base. Este registro de *Frullania* indica que la flora fósil de Chiapas también estaba integrada por hepáticas y que este género formó parte de la diversidad tropical y subtropical del sur de México desde el Mioceno Temprano.

Palabras clave: Ámbar, Briofitas, Chiapas, *Frullania*, Mioceno.

Abstract

In Mexico, the diversity of liverworts is very important in tropical and subtropical zones, unfortunately, based on fossil material, little has been formally described. For the first time is documented the genus *Frullania* is for the Miocene amber from Chiapas, southern Mexico. This plant is characterized by an irregular, terminal branching of the *Frullania* type. Leaves with incubate insertion, alternate, distant to contiguous, ovate to orbicular, with entire and smooth margins, and rounded apices. Lobes elongate, twice as long as wide. Bifid and obovate amphigastria. Rhizoids are present in tufts at the base of the amphigastria. This record of the genus *Frullania* indicates that the fossil flora of Chiapas was also made up of liverworts and that it was part of this tropical and subtropical flora of southern Mexico since the Early Miocene.

Keywords: Amber, Bryophytes, Chiapas, *Frullania*, Miocene.

Cómo citar / How to cite: Juárez-Martínez, C.; Córdova-Tabares, V. M.; Estrada-Ruiz, E. (2023). Primer registro de una inclusión de planta hepática del género *Frullania* (Frullaniaceae, Porellales) en el ámbar miocénico de Chiapas, México. *Paleontología Mexicana*, 12(2), 107–113.

Manuscrito recibido: Abril 13, 2023.

Manuscrito corregido: Mayo 13, 2023.

Manuscrito aceptado: Mayo 15, 2023.



1. Introducción

Los depósitos de ámbar de Chiapas son una de las zonas ambaríferas más importantes a nivel mundial con inclusiones de hongos, plantas, artrópodos y vertebrados (Riquelme *et al.*, 2014; Estrada-Ruiz, 2023). El origen botánico de la resina fósil se ha asociado con dos especies fósiles del género *Hymenaea* L. (Fabaceae), *H. mexicana* Poinar *et Brown* y *H. allendis* Calvillo-Canadell, Cevallos-Ferriz *et Rico-Arce*, basado en estructuras vegetativas y reproductivas (Poinar Jr. y Brown, 2002; Calvillo-Canadell *et al.*, 2010). Estos depósitos con ámbar corresponden a las rocas sedimentarias de la Formación Simojovel, que presenta extensas áreas ambaríferas, entre las que destacan las comunidades de Totolapa, Estrella de Belén en Palenque y Simojovel de Allende, siendo esta última la localidad mejor conocida y estudiada actualmente.

En los últimos 10 años se ha descrito gran diversidad de organismos vegetales, con base en flores y frutos principalmente (*e.g.* Miranda, 1963; Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz, 2007; Estrada-Ruiz *et al.*, 2023; Estrada-Ruiz, 2023). Por el contrario, para las briofitas solo se han reportado y descrito cuatro ejemplares fosilizados en ámbar, un ejemplar de musgo del género *Hypnodontopsis* (Rhachithecaceae) (Estrada-Ruiz y Riquelme, 2017) y tres ejemplares de hepáticas, pertenecientes a *Ceratolejeunea* (Spruce) Schiffn., y *Mastigolejeunea* (Spruce) Schiffn. Los dos géneros de las hepáticas pertenecen a la familia Lejeuneaceae (Grolle, 1984a; Scheben, *et al.*, 2014; Heinrichs *et al.*, 2015).

Con base en el registro fósil de hepáticas, los estratos paleontológicos más notables provienen de depósitos de ámbar del Cenozoico. Entre los más importantes están los yacimientos de ámbar del Báltico, los depósitos miocénicos de Zhangpu, China y el ámbar de República Dominicana. Referente a este último yacimiento los registros incluyen más de 20 hepáticas fósiles relacionadas con las familias Lejeuneaceae, Frullaniaceae, Lepidoziaceae y Radulaceae (*p. ej.*, Grolle, 1984b, c; Grolle y Braune, 1988; Gradstein, 1993; Frahm y Newton, 2005). Dos nuevos yacimientos de ámbar muestran una diversidad importante de briofitas; el primero proviene del Grupo Fotán del ámbar Zhangpu del Mioceno medio, China, y del ámbar etíope del Mioceno, África (Bouju *et al.*, 2022).

En este trabajo se registra y describe el primer fósil para México del género *Frullania* (Frullaniaceae), del Mioceno de la Formación Simojovel, en Simojovel de Allende, Chiapas, México. Sumando a los registros previos de hepáticas, es evidente que este grupo de plantas formó parte de la flora tropical y subtropical del sur de México desde el Mioceno Temprano.

2. Marco geológico

Las muestras de ámbar para el presente estudio fueron recolectadas en minas que se encuentran alrededor del poblado de Simojovel de Allende. Estas minas se encuentran ubicadas en el municipio de Simojovel de Allende, Chiapas, México, latitud: 17°08'40.7"N y longitud: 92°43'36.7"O (Figura 1). La pieza objeto de

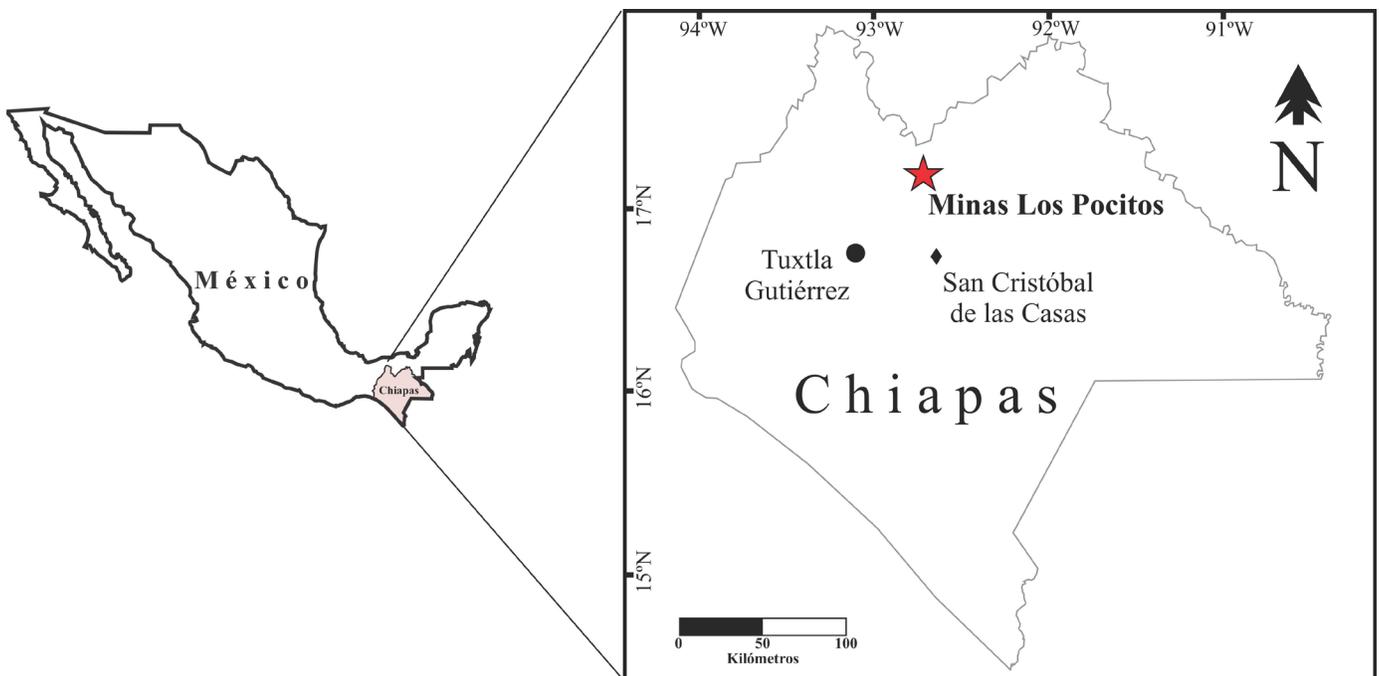


Figura 1. Mapa de la ubicación de la localidad de las minas de Los Pocitos, Municipio de Simojovel de Allende, Chiapas, México.

estudio fue obtenida por los recolectores de ámbar de las minas de Los Pocitos en el año 2021. Los depósitos de ámbar corresponden a rocas sedimentarias de la Formación Simojovel con un rango de edad que va del Oligoceno medio al Mioceno temprano (De la Rosa *et al.*, 1989; Estrada-Ruiz *et al.*, 2023). Los estratos que contienen ámbar en las minas de Los Pocitos consisten principalmente en lignito y areniscas fosilíferas de grano muy fino con abundantes óxidos de hierro y nódulos de pirita. Estos sedimentos fueron depositados en facies que oscilan desde una plataforma somera hasta condiciones litorales, donde prevalecen ambientes lagunares o estuarinos (Frost y Langenheim, 1974; Quezada-Muñeton, 1987; Perrilliat *et al.*, 2010).

3. Materiales y métodos

La muestra de ámbar en estudio presenta un color amarillo, donde el ejemplar de la hepática se encuentra en sin inclusión con dos termitas aladas de la familia Mastotermitidae. Para la observación con mayor detalle, la pieza de ámbar se lijó en húmedo con diferentes tamaños de grano abrasivo. Se comenzó con el de mayor tamaño (macrograno 80 a 220) y se terminó con granos de menor proporción (micrograno 600–1500), con la finalidad de eliminar cualquier rayadura y permitir el paso de luz al momento de observar y tomar fotografías. Una vez que toda la superficie fue lijada (con grano de 1500) se usó una pasta con pulimento y un paño de microfibras y se frotó con movimientos circulares hasta que la superficie del ejemplar quedó pulida. El fósil de la planta representa a una hepática estéril, donde se observaron y describieron las características morfológicas más importantes. Se utilizaron dos microscopios estereoscópicos. Para la toma de fotografías se usó un Zeiss AXIO Zoom V16, con una cámara AxioCam MRC5 (Instituto de Biología, UNAM) y para la obtención de las medidas se usó un Olympus SZX10, con una cámara digital SC100 de 10.5 Mpix (Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional (ENCB, IPN)). Para analizar la afinidad taxonómica se consultó literatura especializada en el tema (p. ej., Gradstein, *et al.*, 2001; Hentschel, *et al.*, 2009). El ejemplar utilizado para este trabajo se encuentra depositado en la Colección de Paleontología (IPN-PAL) de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, ubicado en la Ciudad de México.

4. Resultados

4.1. Sistemática paleobotánica

Clase Jungermanniopsida Stotler y Crandall-Stotler,
1977
Orden Porellales Schljakov, 1972
Familia Frullaniaceae Lorch, 1914

Género *Frullania* Raddi, 1818

Espécimen. IPN-PAL 21

Repositorio. Colección de Paleontología de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, Ciudad de México, México (Espécimen, IPN-PAL).

Localidad. Mina Los Pocitos, Oligoceno medio– Mioceno Temprano, Formación Simojovel, Simojovel de Allende, Chiapas, México.

Descripción. Planta sin estructuras reproductoras visibles. Tallo de 8 mm de largo de color pardo o rojizo (Figura 2A, B). Ramificación irregular, terminal del tipo *Frullania* (Figura 2B, C). Largo de las ramas entre 366–555 (1,381) μm . Hojas con inserción íncuba, alternas, distantes a contiguas, ovadas a orbiculares, diferenciadas en un lobo dorsal y un lóbulo ventral (Figura 3A–C). Lobos planos, ligeramente más largos que anchos, 139–184 μm \times 153–186 μm , respectivamente (Figura 3D). Margen del lobo entero y liso, ápice redondeado y ligeramente recurvado (Figura 3D). Células medias del lobo hexagonales, 8–11.7 μm de largo. Lóbulos cercanos al tallo, en forma de saco, inflados a lo largo de toda su longitud. El largo del lóbulo es dos veces su ancho: 100–108 μm \times 34–60 μm . Abertura del lóbulo dirigida hacia la base del tallo. Anfigastrios bífidos y obovados (Figura 3D). Rizoides presentes en mechones en la base de los anfigastrios (Figura 3D).

4.2. Afinidad taxonómica

La muestra representa un solo ejemplar fósil que fue asignado al género *Frullania* de la familia Frullaniaceae. Su asignación a uno de los doce subgéneros dentro de *Frullania* (Mamontov *et al.*, 2021) se dificultó debido a que la morfología del estilo y de los anfigastrios no se aprecian claramente y a que no posee los caracteres taxonómicos primarios (p. ej. morfología del perianto y de las brácteas femeninas). Por lo tanto, su clasificación a uno de los subgéneros deberá esperar hasta obtener más ejemplares de este grupo.

5. Discusión

La diversidad actual de hepáticas en México se estima en ~592 especies y variedades. Alrededor de 53 especies pertenecen al género *Frullania* (Delgadillo-Moya y Juárez-Martínez, 2014), morfológicamente bien delimitado, pero con una taxonomía subgenérica muy compleja. La diversidad pasada de hepáticas en México es pobremente conocida debido a la escasez del registro fósil (Heinrichs *et al.*, 2015), lo que dificulta las interpretaciones sobre la historia evolutiva de las primeras plantas terrestres para nuestro país. Por esta razón, se debe poner especial atención en la recuperación, exploración y estudio de los fósiles de plantas, especialmente de briofitas, que pueden ser indicadores de la aparición

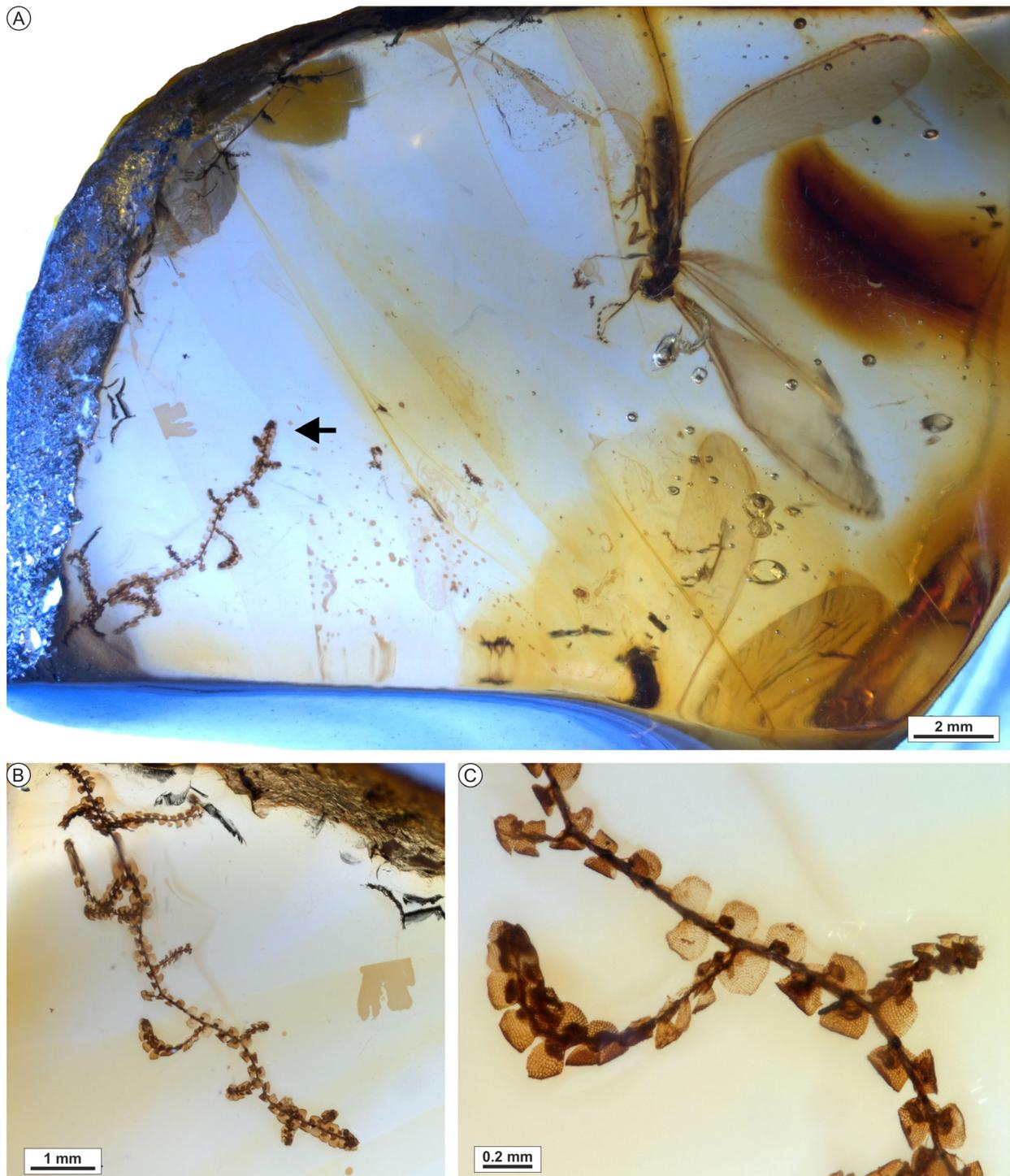


Figura 2. Vista del ejemplar *Frullania*, IPN-PAL 21. A. Vista general mostrando el ápice del tallo (flecha). B. Tallo con hojas distantes a contiguas. C. Porción del tallo mostrando la ramificación terminal del tipo *Frullania*.

y evolución de caracteres morfológicos fundamentales para la colonización del ambiente terrestre.

A nivel mundial, se han descrito alrededor de 16 especies fósiles relacionadas con *Frullania*. Su registro se remonta desde el Cretácico medio hasta el Mioceno temprano (Bouju *et al.*, 2022). Con base en el registro del Mioceno, se han descrito solamente tres

especies fósiles del ámbar de República Dominicana y de Etiopía. Heinrichs y Schmidt (2010) describen a *Frullania* subgénero *Diastaloba*. Este fósilitaxon tiene algunas características que no se encuentran en el fósil de Chiapas, como las células de la hoja de tipo isodiamétricas a poco rectangulares y los rizoides en forma de haces, por lo que se descarta alguna afinidad

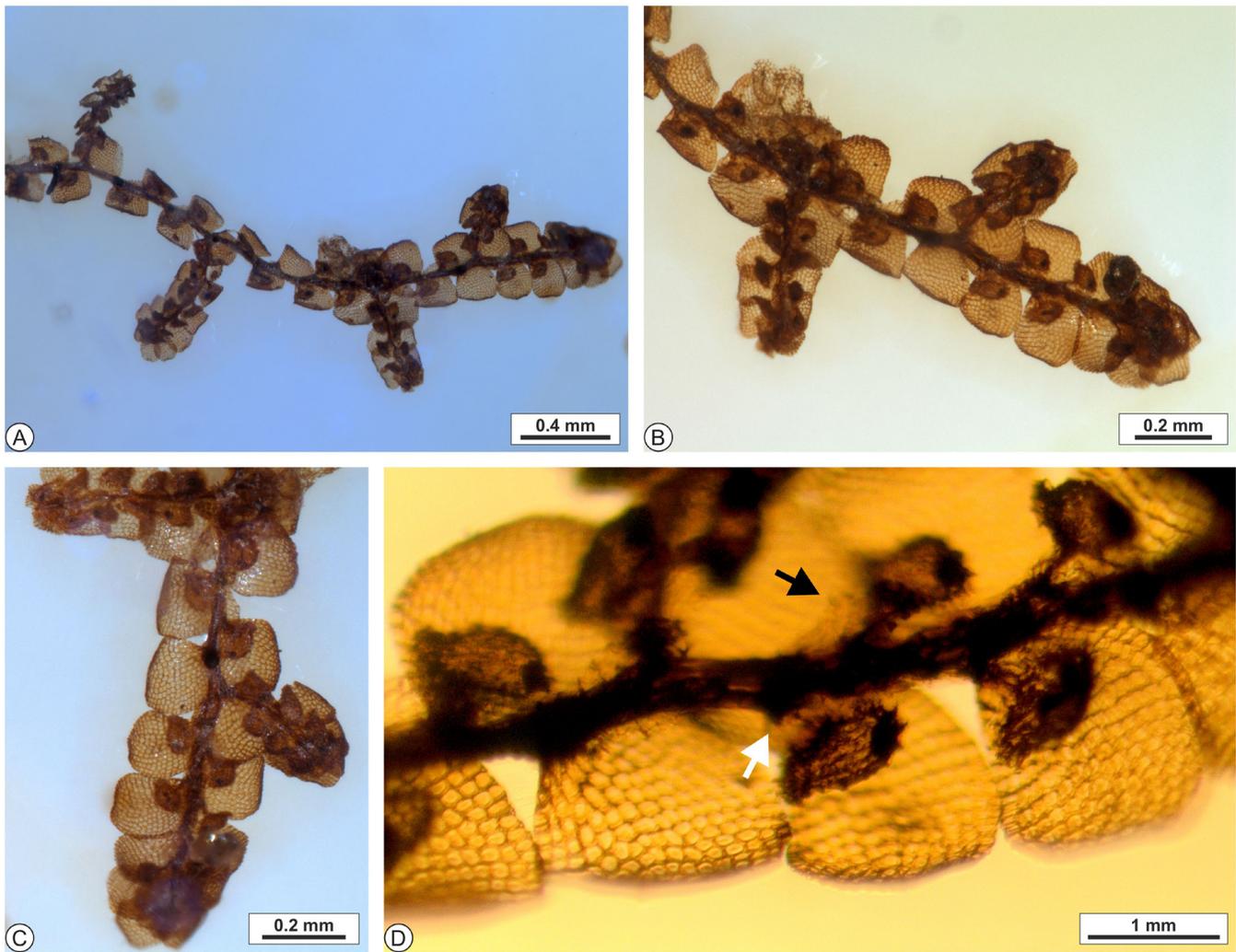


Figura 3. Acercamientos del ejemplar *Frullania*, IPN-PAL 21. A. Porción del tallo mostrando las hojas diferenciadas en lobo y lóbulo. B. Superficie dorsal mostrando los lóbulos en forma de saco. C. Márgenes de las hojas enteros. D. Superficie ventral mostrando los anfigastrios (flecha negra) y la forma de las células de la hoja, así como posibles rizoides (flecha blanca).

taxonómica. Recientemente, en el ámbar miocénico de Etiopía, se describieron dos nuevas especies fósiles de *Frullania* (Bouju *et al.*, 2022). La primera de ellas descrita como *F. shewanensis*, con características que no están presentes en el fósil de Chiapas, como las hojas con ápice subagudo a acuminado, lóbulos más grandes y anfigastrios ovalados, además de no visualizarse el tipo de rizoides. La segunda especie descrita fue *F. palaeoaficana*, con caracteres no observados en el ejemplar de Chiapas, como hojas ovadas con células en la parte media de forma isodiamétricas a elongadas y lóbulos más grandes. Tampoco se visualizaron los rizoides. Por lo tanto, se concluye que el ejemplar fósil de Chiapas es diferente de las dos especies encontradas en el ámbar de Etiopía (Bouju *et al.*, 2022).

En esta contribución, se describe el primer fósil del género *Frullania* reportado para México. Este nuevo registro respalda aún más la hipótesis que propone que la mayoría de los fósiles en ámbar miocénico

pertenecen a familias y géneros existentes en la actualidad, y que pueden ser considerados fuentes de información significativas para las estimaciones de tiempos de divergencia con base en datos moleculares para diferentes grupos de plantas (Cevallos-Ferriz *et al.*, 2022; Heinrichs *et al.*, 2018; Estrada-Ruiz *et al.*, 2023).

6. Conclusiones

1. Se reporta y describe el primer registro del género *Frullania* para México, evidenciando que desde el Mioceno temprano el género ya se distribuía en el territorio nacional.
2. La presencia del género *Frullania* indica que formó parte del grupo de las hepáticas en la selva miocénica de Chiapas.
3. Debido a las condiciones tafonómicas del fósil no fue posible la asignación subgenérica de la hepática,

por lo que es necesaria la recolección de más ejemplares que permitan precisar su taxonomía.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la Bióloga Susana Guzmán por la asistencia en las tomas de las microfotografías, y al LANABIO (Laboratorio Nacional de Biodiversidad), Instituto de Biología, UNAM. También agradecemos a los dos revisores anónimos que mejoraron el trabajo. Esta investigación fue financiada por la Secretaría de Investigación y Posgrado–Instituto Politécnico Nacional (20230153) a E.E.R.

Referencias

- Bouju, V., Feldberg, K., Kaasalainen, U., Schäfer-Verwimp, A., Hedenäs, L., Buck, W. R., Wang, B., Perrichot, V. & Schmidt, A. R. (2022). Miocene Ethiopian amber: a new source of fossil cryptogams. *Journal of Systematics and Evolution*, 60, 932–954. <https://doi.org/10.1111/jse.12796>
- Calvillo-Canadell, L., Cevallos-Ferriz, S. R. S. & Rico-Arce, L. (2010). Miocene *Hymenaea* flowers preserved in amber from Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 160, 126–134. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(02\)00135-5](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(02)00135-5)
- Castañeda-Posadas, C. & Cevallos-Ferriz, S. R. S. (2007). *Swietenia* (Meliaceae) flower in Late Oligocene–Early Miocene amber from Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico. *American Journal of Botany*, 94, 1821–1827. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.11.1821>
- Cevallos-Ferriz, S. R. S., Hernández-Damián, A. L., Belardi-Campesi, H., Ruvalcaba-Knoth, M. A. & Huerta-Vergara, A. R. (2022). Paleobotany to understand evolution and biodiversity in Mexico. *Botanical Sciences*, 100, S34–S65. <https://doi.org/10.17129/botsci.3122>
- Delgadillo-Moya, C. & Juárez-Martínez, C. (2014). Biodiversidad de Anthocerotophyta y Marchantiophyta en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, S106–S109. <https://doi.org/10.7550/rmb.30954>
- De la Rosa-Z J. L., Eboli-M, A. & Dávila-S. M. (1989). Geología del estado de Chiapas. Super intendencia de Estudios Zona Sureste. Comisión Federal de Electricidad, México D.F.: 192 pp.
- Estrada-Ruiz, E. (2023). A new species of winged fruits of *Podopterus* (Caryophyllales, Polygonaceae) from the Miocene amber, Chiapas, Mexico. *Palaeoworld*, 32, 188–195. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2022.06.005>
- Estrada-Ruiz, E., & Riquelme, F., (2017). First fossil record of *Hypnodontopsis* (Bryopsida: Rhachithecaceae) from the Americas. *Ameghiniana*, 54, 124–131. <https://doi.org/10.5710/AMGH.22.09.2016.3019>
- Estrada-Ruiz, E., Hernández-Urban, H., Rodríguez-Reyes, O., Ortega-Flores, O., & Hernández-Damián, A. L. (2023). First report of staminate flowers of *Calatola* (Metteniusales: Metteniusaceae) from the Miocene Mexican amber. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 308, <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2022.104786>
- Frahm, J.-P., & Newton, A. E. (2005). A new contribution to the moss flora of Dominican amber. *The Bryologist*, 108, 526–536. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2005\)108\[0526:ANCTTM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2005)108[0526:ANCTTM]2.0.CO;2)
- Frost, S. H., & Langenheim, R. L. (1974). *Cenozoic Reef Biofacies, Tertiary Larger Foraminifera and Scleractinian Corals from Chiapas, Mexico*. Northern Illinois University Press, De Kalb, 388 pp.
- Gradstein, S. R. (1993). New fossil Hepaticae preserved in amber of the Dominican Republic. *Nova Hedwigia*, 57, 353–374.
- Gradstein, S. R., Churchill, S. P., & Salazar-Allen, N. (2001). Guide to the bryophytes of Tropical America. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 86, 1–575.
- Grolle, R. (1984a). *Lejeunea palaeomexicana* n. sp., das erste Moos aus Mexikanischem Bernstein. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B* 108, 1–7.
- Grolle, R. (1984b). *Cyrtolejeunea suzannensis* spec. nov., ein weiteres fossiles Lebermoose in dominikanischem Bernstein. *Cryptogamie: Bryologie, Lichénologie*, 5, 27–32.
- Grolle, R. (1984c). Bryopteris und Cyclolejeunea fossil in dominikanischem Bernstein. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 56, 271–280.
- Grolle, R. & Braune, W. (1988). *Bazzania oleosa* ein Lebermoos mit erhaltenen Olkorpfern in Dominikanischem Bernstein. *Beiheft zur Nova Hedwigia*, 90, 101–108.
- Heinrichs, J. & Schmidt, A. R. (2010). An inclusion of *Frullania* subgen. *Diastoloba* s.l. (Frullaniaceae, Porellales) in Dominican amber. *Tropical Bryology*, 31, 91–94. <https://doi.org/10.11646/bde.31.1.15>
- Heinrichs, J., Kettunen, E., Lee, G. E., Marzaro, G., Pócs, T., Ragazzi, E., Renner, M. A. M., Rikkinen, J., Sass-Gyarmati, A., Schäfer-Verwimp, A., Scheben, A., Solórzano Kraemer, M. M., Svojtka, M. & Schmidt, A. R. (2015). Lejeuneaceae (Marchantiophyta) from a species-rich taphocoenosis in Miocene Mexican amber, with a review of liverworts fossilised in amber. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 221, 59–70. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2015.05.007>
- Heinrichs, J., Feldberg, K., Bechteler, J., Regalado, L., Renner, M., Schäfer-Verwimp, A., Gröhn, C., Müller, P., Schneider, H. & Krings, M. (2018). A comprehensive assessment of the fossil record of liverworts in amber. En Krings, M., Cúneo, N.R., Harper, C.J. & Rothwell. *Transformative Paleobotany: papers to commemorate the life and legacy of Thomas N. Taylor*. 705 pp. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813012-4.00012-7>
- Hentschel, J., Schmidt, A.R. & Heinrichs, J. (2009). *Frullania cretacea* sp. nov. (Porellales, Jungermanniopsida), a leafy liverwort preserved in Cretaceous amber from Myanmar. *Cryptogamie Bryologie*, 30, 323–328.
- Lorch, W., & Brause, G. (1914). *Kryptogamenflora für Anfänger. Band 6: Die Torf- und Lebermoose von Dr. Wilhelm Lorch–Die Farnpflanzen von Guido Brause*. Springer, Berlin, Heidelberg, 296 pp.
- Mamontov, Y. S., Atwood, J. J. & Vilnet, A. A. (2021). On the diversity and distribution of the genus *Frullania* in Northern Holarctic. *BIO Web of Conferences*, 38, 1–5. <https://doi.org/10.1051/bio-conf/20213800079>
- Miranda, F. (1963). Two plants from the amber of Simojovel, Chiapas, Mexico, area. *Journal of Paleontology*, 37, 611–614.
- Perrilliat, M. C., Vega, F. J. & Coutiño, M. A. (2010). Miocene mollusks from the Simojovel area in Chiapas, southwestern Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*, 30, 111–119. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2010.04.005>
- Poinar, Jr. G. & Brown, A. E. (2002). *Hymenaea mexicana* sp. nov. (Leguminosae: Caesalpinioideae) from Mexican amber indicates Old World connections. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 139, 125–132. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2002.00053.x>
- Quezada-Muñetón, J.M. (1987). El Cretácico medio-Superior, y el límite Cretácico Superior-Terciario inferior en la Sierra de Chiapas. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros* 34 , 99.
- Raddi, G. (1818b). *Novarum vel rariorum ex cryptogamia stirpium in agro florentino collectarum. Opuscoli Scientifici*, 2(6), 349–361.
- Riquelme, F., Ruvalcaba-Sil, J. L., Alvarado-Ortega, J., Estrada-Ruiz, E., Galicia-Chávez, M., Porrás-Múzquiz, H., Stojanoff, V., Sidons, D. P. & Miller, L. (2014). Amber from México: Coahuilite, Simojovelite and Bacalite. *Materials Research Society Proceedings*, 1618, 169–180.
- Scheben, A., Schmidt, A. R., Schäfer-Verwimp, A., Solórzano Kraemer, M. M. & Heinrichs, J. (2014). The first ptychanthoid Lejeuneaceae in Miocene Mexican amber. *Telopea*, 17, 355–361. <https://doi.org/10.7751/telopea20148083>

Schljakov, R.N. (1972). On the higher taxa of liverworts – class Hepaticae s. Str. *Botanicheskii zhurnal*, 57, 496– 508.

Stotler, R.E., & Crandall-Stotler, B.J. (1977). A checklist of the liverworts and hornworts of North America. *Bryologist*, 80(3), 405–428. doi: 10.2307/3242017