

Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 44 (1989)

Heft: 2

Artikel: Las especies de Phaeoceros (Anthocerotophyta) de América del Norte, Sud y Central : la ornamentación de sus esporas y taxonomía

Autor: Hässel de Menéndez, Gabriela G.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-879633>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 24.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Las especies de *Phaeoceros* (Anthocerotophyta) de América del Norte, Sud y Central; la ornamentación de sus esporas y taxonomía

GABRIELA G. HÄSSEL DE MENÉNDEZ

RESUMEN

HÄSSEL DE MENÉNDEZ, G. G. (1989). Las especies de *Phaeoceros* (Anthocerotophyta) de América del Norte, Sud y Central; la ornamentación de sus esporas y taxonomía. *Candollea* 44: 715-739. En español, resúmenes en español y en inglés.

Se describen e ilustran las esporas de 19 especies americanas de *Phaeoceros*, incluyendo la especie nueva *P. austroandinus* Hässel, indicando la nomenclatura correspondiente de cada una. Una clave para la identificación de las especies basada en los caracteres de las esporas y una lista alfabética de los sinónimos relativos a estas especies complementan el trabajo.

ABSTRACT

HÄSSEL DE MENÉNDEZ, G. G. (1989). The North, South and Central American species of *Phaeoceros* (Anthocerotophyta); their spore ornamentation and taxonomy. *Candollea* 44: 715-739. In Spanish, Spanish and English abstracts.

The spores of 19 American species of *Phaeoceros* are described and illustrated, including the new species *P. austroandinus* Hässel, indicating the nomenclatural information of each of them. This work is complemented with a key for the identification of the species based on spore characters and an alphabetical list of the synonyms related to these species.

Introducción

PROSKAUER (1951: 346) estableció el género *Phaeoceros* con la especie tipo *Phaeoceros laevis* (L.) Prosk., para diferenciar especies con esporas amarillas ubicadas en el género *Anthoceros* L., y que además compartían otros caracteres en el gametofito, pero que diferían de los respectivos caracteres de las especies de *Anthoceros*, con sus esporas pardas.

Proskauer distinguió al mismo tiempo (l.c.: 347) las siguientes especies americanas de *Phaeoceros*: *P. carolinianus* (Michx.) Prosk. (= *Anthoceros carolinianus* Michx.), *P. hallii* (Aust.) Prosk. (= *A. hallii* Aust.) incluyendo como sinónimo de esta especie a *A. phymatodes* M. A. Howe (especie basada sobre material original vegetativo), *P. pearsonii* (M. A. Howe) Prosk. (= *A. pearsonii* M. A. Howe) y *P. propaguliferus* (Steph.) Prosk. (= *A. propaguliferus* Steph.), basado sobre análisis de material de la localidad tipo, aunque el material original es vegetativo. El mismo autor (1954: 69) estimó que *P. carolinianus* debe considerarse una subespecie de *P. laevis* (L.) Prosk. quedando como *P. laevis* subespecie *carolinianus* (Michx.) Prosk., criterio adoptado por numerosos investigadores, distinguiéndose esta subespecie por ser monoica mientras que *P. laevis* subespecie *laevis* es dioica. Esta norma fué objetada por la autora (HÄSSEL DE MENÉNDEZ, 1987: 283) al demostrar que ambas son especies diferentes pues presentan ornamentación distinta en sus esporas.

Respecto de las restantes especies americanas, S. ARNELL (1957: 19) estableció el nombre *P. skottsbergii* (Steph.) S. Arnell (= *A. skottsbergii* Steph.) para una especie de las Islas Juan Fernández, con la anuencia de Proskauer. El mismo autor en un trabajo sobre hepáticas de Tristan da Cunha utilizó el nombre *Phaeoceros chiloensis* Steph.? (n. illeg.) para materiales de Tristan da Cunha e I. Inaccesible (S. ARNELL, 1958: 24). Al año siguiente (1959: 501) *Aspiromitus dussii* Steph. fué citado de Martinica por S. Arnell como *Phaeoceros (Aspiromitus) dussii* (Steph.) S. Arnell, un nombre inválido, pero la autora (HÄSSEL DE MENÉNDEZ, 1986a) reconoció en esa especie al género monotípico *Leiosporoceros* Hässel, por sus esporas amarillas monoletes lisas. Casi simultáneamente HASEGAWA (1986: 357) consideró a la misma especie en el género *Phaeoceros* al que sin duda no pertenece por otras razones conexas.

La especie brasileña *A. kuhlmannii* Herz. fué pasado por HELL (1969: 40) a *Phaeoceros kuhlmannii* (Herz.) Hell.

Dos especies de *Anthoceros* fueron reconocidas por Gradstein (GRADSTEIN & HEKKING, 1979: 123) como pertenecientes al género *Phaeoceros*, *P. fimbriatus* (Gott.) Gradst. (= *A. fimbriatus* Gott.) y *P. gualaquizana* (Steph.) Gradst. (= *A. gualaquizana* Steph.).

Los nombres *P. phymatodes* (n. illeg.) y *P. donnellii* (n. illeg.) fueron citados por HASEGAWA (1984: 26) en el listado de distribución de los géneros *Anthoceros* y *Phaeoceros* de Norte América en relación con especies del Japón.

Al describir especies de Corrientes y Misiones (Argentina) la autora (HÄSSEL DE MENÉNDEZ, 1986b) pasó dos especies del género *Anthoceros* al género *Phaeoceros*: *P. fructuosus* (Steph.) Hässel (= *A. fructuosus* Steph.) y *P. tenuis* (Spruce) Hässel (= *A. tenuis* Spruce) y describió una nueva especie *P. huebschmannii* Hässel.

De cuatro especies de "Anthoceros" aun no se conocen sus esporas; los ejemplares tipos de *A. phymatodes* M. A. Howe y *P. propaguliferus* (Steph.) Prosk. son estériles mientras que los de *A. serratus* Steph. y *A. maritimus* Steph. constan de plantas masculinas. Fuera de *P. propaguliferus*, citado por Proskauer como perteneciente al género *Phaeoceros*, sobre las demás especies de "Anthoceros" no se han efectuado nuevos estudios y tampoco sobre ejemplares de sus localidades tipo.

El presente trabajo se basa en las observaciones al MEB y con el MO de las esporas de los ejemplares tipo de las especies de *Phaeoceros* de todo el continente americano, es decir de las especies con esporas amarillas con cíngulo y origen en una tetrada tetraédrica. La descripción de las esporas se ha sustentado con fotografías que han permitido en algunos casos determinar la coespecificidad de algunas de las especies, debiendo pasar algunos nombres a la sinonimia.

Como hasta el presente hubo pocos adelantos en la taxonomía de las Anthocerotopsida de América, principalmente por la falta de descripciones concretas y de ilustraciones, la autora estima que con el presente atlas de las ilustraciones y con la clave adjunta se podrá identificar ejemplares fértiles de una misma especie y mas adelante con mayor cantidad de especímenes se podrá alcanzar a conocer las características completas de cada especie. En la actualidad en muchos casos solo existen los ejemplares tipo de las especies en los herbarios y éstos constan de muy pequeñas porciones de talos con pocas cápsulas, no aptos para un estudio detallado debido a su exigüidad.

Clave de las especies americanas de *Phaeoceros*

- | | | |
|-----|---|----|
| 1. | Superficie distal con numerosas verrugas, tubérculos, espinas, báculos o prominencias bajas | 2 |
| 1a. | Superficie distal sin verrugas ni proyecciones espinosas | 15 |
| 2. | Superficie distal con verrugas, tubérculos o prominencias bajas redondeadas | 3 |
| 2a. | Superficie distal con espinas o báculos | 5 |
| 3. | Verrugas o tubérculos distales nítidos de 2-5 µm de alto | 4 |
| 3a. | Prominencias distales centrales bajas menores de 2.5 µm en número de 8-9 | |

***P. pearsonii* (M. A. Howe) Prosk.**

4. Verrugas distales en número mayor de 30, aisladas a veces confluentes de 2-4 μm de alto, esporas de 35-46 μm de diámetro **P. tenuis** (Spruce) Hässel
- 4a. Tubérculos distales en número de 29-33, hasta 5 μm de alto, separados entre sí, esporas de 47-54 μm **P. hallii** (Aust.) Prosk.
5. Areas proximales triangulares; espinas sin verrugas distales bajas
P. pichinchensis (Spruce) Hässel
- 5a. Areas proximales triangulares con verrugas 6
6. Verrugas dispersas en las áreas triangulares proximales 7
- 6a. Verrugas agrupadas en el centro de las áreas triangulares proximales 12
7. Superficie distal con báculos o verrugas bajas 8
- 7a. Superficie distal con espinas 10
8. Esporas mayores de 42 μm , báculos verrucoides distales de hasta 1 μm de alto, 25 a 27 en línea diametral, llegan al borde, rugosidad baja; margo sin verrugas, marca trilete erosada **P. austroandinus** Hässel
- 8a. Esporas menores de 42 μm ; margo verrugoso 9
9. Báculos distales de 1.5 μm de alto mas bajas las marginales, borde libre
P. huebschmannii Hässel
- 9a. Báculos distales de 2-2.5 μm que llegan y sobrepasan el borde, espора con apariencia poco transparente **P. wrightii** (Steph.) Hässel
10. Esporas de 42-44 μm , espinas aisladas cónicas de 1 μm que llegan al borde, verrugas de las áreas triangulares de igual diámetro que las bases de espinas distales, pseudoelateres de 4-5 células, cada una de 47-105 μm de largo y 9-10 μm de diámetro
P. microsporus (Steph.) Hässel
- 10a. Esporas mayores de 44 μm hasta 51 μm , espinas mayores de 1 μm de alto, células de los pseudoelateres de 36-82 μm de largo 11
11. 14-17 espinas cónicas en el diámetro distal, cada una de 1.5 μm de alto, aisladas o agrupadas que llegan al borde, cingulo de 3-4.5 μm de ancho **P. mohrii** (Aust.) Hässel
- 11a. 18-19 espinas en el diámetro distal de base bulbosa y extremos adelgazados divergentes en 1-3 puntas, de 2-3 μm de alto, mas bajas en los bordes, cingulo de 1.2-2.3 de ancho
P. oreganus (Aust.) Hässel
12. Esporas de 26-32(-38) μm de diámetro, espinas distales de 1.1 de alto, próximas y además otras menores **P. gualaquizanus** (Steph.) Gradst.
- 12a. Esporas de más de 33 μm de diámetro, superficie distal con espinas distantes, superficie remanente lisa 13
13. Por diámetro de esporas hasta 10 espinas aisladas o agrupadas de 1-1.3 μm de alto, bases de 1-1.5 μm **P. brevicapsulus** (Steph.) Hässel
- 13a. Por diámetro de la espора más de 10 espinas 14
14. Esporas de 42-47(-49) μm de diámetro, por diámetro 17-21 espinas, de 2 μm de alto, frecuentemente bifurcadas **P. carolinianus** (Michx.) Prosk.
- 14a. Esporas de 33-35 μm de diámetro, por diámetro 20-21 de 1.3-2.5 μm de alto, las mas largas cerca de los bordes orientadas radialmente **P. flexivalvis** (Nees & Gott.) Hässel
15. Esporas con ornamentación filamentosa menuda entrelazada, marca trilete nítida, áreas triangulares sin verrugas 16

- 15a. Esporas con ornamentación vermicular y áreas deprimidas, áreas triangulares con verrugas agrupadas en el centro 18
16. Superficie distal con facetas de 2-5 μm de diámetro . . . **P. chiloensis** (Steph.) Hässel
- 16a. Superficie distal sin facetas 17
17. Superficie distal aparentemente lisa con prominencia central
P. bulbiculosus (Brotero) Prosk.
- 17a. Superficie distal finamente vermiculada, con leve depresión central
P. squamuligerus (Spruce) Hässel
18. Superficie distal con área deprimida central y 6 áreas deprimidas circundantes todas de 4-5 μm **P. fimbriatus** (Gott.) Gradst.
- 18a. Superficie distal con área deprimida circular central de 7-10 μm y 11-13 áreas deprimidas periféricas menores **P. skottsbergii** (Steph.) S. Arnell

Información nomenclatural de las especies y descripción de esporas y pseudoelateres

1. *Phaeoceros oreganus* (Aust.) Hässel **comb. nov.** (Lám. 1, fig. 1a-d).

- = *Anthoceros oreganus* Aust., Bull. Torrey Bot. Club 6(4): 26. 1875, basionym. **Holotypus:** U.S.A., Oregon, Rocky Mountains, Hall 24 (ex herb. Pearson), K 22386 (MANCH 21280).
= *Anthoceros reticulatus* Steph., Spec. Hep. 5: 976. 1916, syn. nov. **Holotypus:** U.S.A., Louisiana, Martin, au bord des chemins, Langlois 28888, Cardot 184 (G).

Esporas amarillo limón, transparentes, de 44-51 μm de diámetro. Superficie distal cubierta con espinas de base ancha, irregular circular hasta elíptica bulbosa, de 1.5-5 μm de ancho, y abruptamente adelgazadas en 1-(2)-(3) puntas finas de hasta 2.3 μm de alto, más bajas hacia los bordes, (15)-18-19 en línea diametral, algo inclinadas respecto del radio de la espora; superficie restante con ornamentación vermicular muy baja; cíngulo de 1.2-2.3 μm de espesor. Superficie proximal con marca trilete (laesura) nítida con margo elevado cubierto densamente por pequeñísimas verrugas; áreas triangulares con verrugas aisladas de 0.4-0.9 μm y entre ellas la superficie restante con una ornamentación finamente vermiculada. (Con MO \times 600 espinas distales visibles, también algunas de éstas en el borde en vista proximal, las bases ensanchadas como verrugas irregulares y las puntas finas; áreas triangulares con marca trilete nítida, el margo menudamente verrugoso elevado y las verrugas aisladas menores en diámetro a las espinas distales, superficie remanente finamente rugosa).

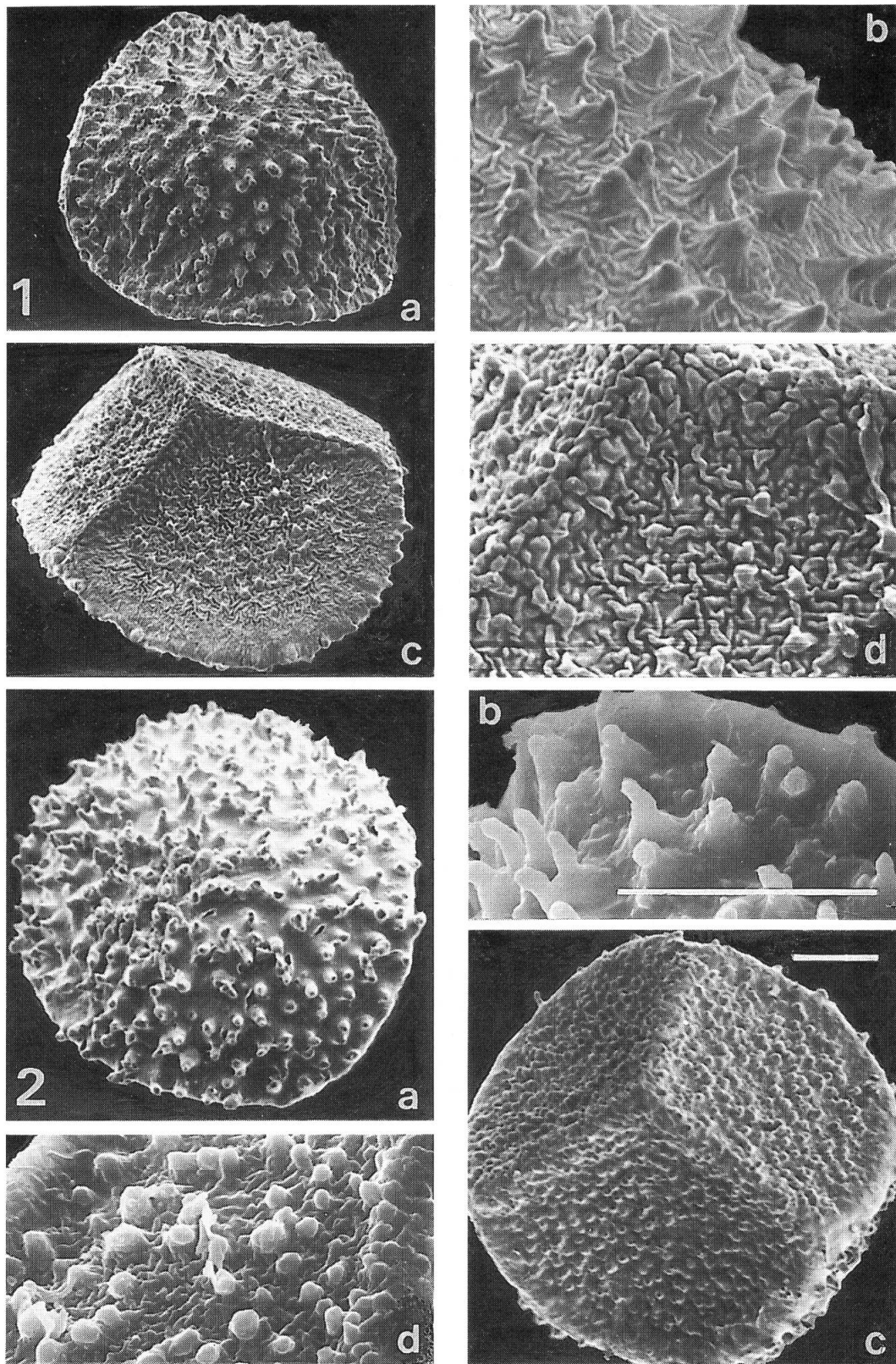
Pseudoelateres pardo-anaranjados, simples o constituidos por 2(3) células curvas de paredes delgadas, cada una de 47-60 μm de largo y 10-12 μm de ancho.

Nota. — Diferencia de *Phaeoceros carolinianus*: esporas más grandes, más amarillo verdosas, más grandes las espinas y más notorias las bases de las espinas; espinas sobresalen de vista proximal, superficie triangular con mayor número de verrugas.

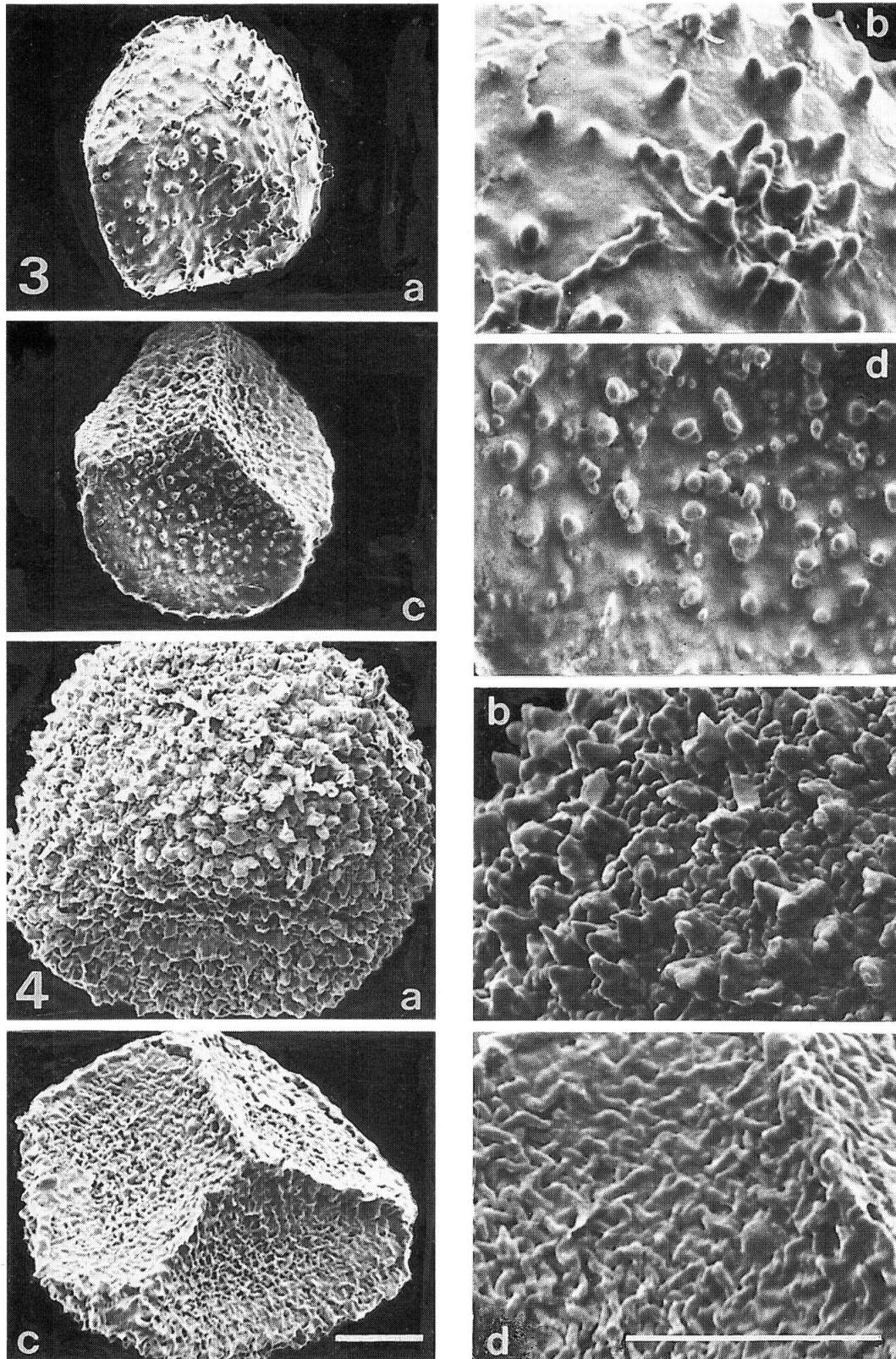
Diferencia con *Phaeoceros laevis*: esporas más grandes, cíngulo menos grueso, margo con verrugas menores, más densas y en mayor número; además según Stephani l.c. *Anthoceros reticulatus* sería monoico.

Según STOTLER & CRANDALL-STOTLER (1977: 418) *Anthoceros reticulatus* es coespecífica con *Anthoceros meridionalis*, lo cual es inexacto pues esta última pertenece al género *Anthoceros*.

Observaciones. — El material tipo de *Anthoceros reticulatus* contiene también esporas reticuladas de hongo, tal vez de allí el nombre específico.



Lám. 1. Fig. 1. — *Phaeoceros oregonus* (Aust.) Hässel; holotipus: Rocky Mountains, Hall 24 (MANCH 21280).
 Fig. 2. — *P. mohrii* (Aust.) Hässel; holotipus: P. Royal, Austin, April 1878 (NY); a, vista distal; b, detalle de la vista distal;
 c, vista proximal; d, detalle de la vista proximal; escala equivale a 10 μm.



Lám. 2. Fig. 3. — *Phaeoceros microsporus* (Steph.) Hässel; holotypus: Guatemala, Copan, Bernouil (G).
 Fig. 4. — *P. austroandinus* Hässel; Neuquén, Confluencia de los ríos Traful y Limay, G. Hässel de Menéndez 310 (BA 9715);
 a, vista distal; b, detalle de la vista distal; c, vista proximal; d, detalle de la vista proximal; escala equivalente a 10 μ m.

2. *Phaeoceros mohrii* (Aust.) Hässel comb. nov. (Lám. 1, fig. 2a-d).

≡ *Anthoceros mohrii* Aust., Bull. Torrey Bot. Club 6(52): 304. 1879, basionym. **Holotypus:** U.S.A., South Carolina, Port Royal, Austin, April 1878 (NY).

Esporas amarillento verdosas, de 44-47 μm de diámetro, superficie distal con espinas cónicas de hasta 1.5 μm de diámetro, aisladas o juntas de a dos, distribuidas irregularmente hasta el borde y sobre el cíngulo, 14-17 en línea diametral, resto de la superficie muy menudamente rugosa, cíngulo de 3-4.5 μm de ancho. Superficie proximal con marca trilete (laesura) cubierta por verrugas bajísimas, no muy densas ni numerosas; áreas triangulares con verrugas aisladas distribuidas irregularmente pero mayores que las del margo, resto de la superficie con rugosidad poco notable. (Con MO \times 600 son visibles las espinas distales y alrededor y por encima del ancho cíngulo, áreas triangulares casi planas con verrugas distinguibles y la marca trilete cubierta con una franja densa de verrugas menores).

Pseudoelateres de 1-3 células de largo de paredes delgadas pardas pálidas; cada célula de 35 a 82 μm de largo y 11 a 14 μm de ancho.

Nota. — Las esporas de esta especie tienen a primera vista bastante semejanza con las de *Phaeoceros laevis*. Sin embargo una comparación con lo ilustrado por la autora (1987: 283, fig. 1) revela que las esporas de *Phaeoceros mohrii* son de mayor diámetro, el margo densamente verrucoso y prominente no permite distinguir una arista. La superficie distal presenta una rugosidad baja además de las espinas, mientras que la superficie correspondiente es lisa en *Phaeoceros laevis*. Por estos motivos se ha preferido mantener el nombre de la especie hasta tanto otros estudios permitan establecer una mejor comparación con *Phaeoceros laevis* y decidir si podrían ser coespecíficos.

3. *Phaeoceros microsporus* (Steph.) Hässel comb. nov. (Lám. 2, fig. 3a-d).

≡ *Aspiromitus microsporus* Steph., Spec. Hep. 5: 963. 1916, basionym. **Holotypus:** Guatemala, Copan, Bernouil (G).

Esporas amarillo pálidas de 42-44 μm de diámetro. Superficie distal con espinas aisladas cónicas de hasta 1 μm de alto, distribuidas hasta el borde, 13 a 15 en línea diametral, superficie proximal con nítida marca trilete (laesura); margo con verrugas menudas densas; áreas triangulares con verrugas redondeadas de igual diámetro que las espinas distales, resto de la superficie lisa. (Con MO \times 600 esporas pálidas transparentes; espinas distales distinguibles; áreas triangulares casi planas, marca trilete nítida, verrugas de igual diámetro a las espinas distales).

Pseudoelateres de 4-5 células, de paredes delgadas pardo claras, cada célula de 47-105 μm de largo y 9-10 μm de diámetro.

Nota. — Esta especie difiere de *Phaeoceros mohrii* por tener los pseudoelateres más largos y las esporas más pálidas y pequeñas; la exina es aparentemente más delgada, el cíngulo menos notable, las espinas más bajas, y la marca trilete bien nítida. Las esporas de esta especie también son bastante similares a las de *Phaeoceros laevis*, pero son de mayor diámetro y los pseudoelateres de mayor longitud.

4. *Phaeoceros austroandinus* Hässel spec. nov. (Lám. 2, fig. 4a-d).

Plantae dioicae. Thalli ligulati, concavo-convexi, pauciramosi. Sporae aureae (42)-47-49 μm diam.; superficie distali baculatis et minute vermicularis, baculi 1 μm altis; superficie proximali minutissime vermicularis et verrucosis. Pseudoelateres aurantiaci 1-2 cellularibus, cellulis 47-58 μm longis.

Holotypus: Argentina, Neuquén, confluencia de los Ríos Limay y Trafal, G. Hässel de Menéndez 310, 7.2.1957 (BA 9715). Otro material: Neuquén, Isla Victoria, Pto. Lavallol G. Hässel de Menéndez 224, 28.1.1957 (BA 9601).

Plantas dioicas que crecen entremezcladas. Talos masculinos menores acintados, irregulares, cámaras anteridiales agrupadas con 2-5 anteridios cada una. Talos femeninos acintados, sinuosos, simples o irregularmente ramificados, de aproximadamente 2-3 cm de largo, 2.5-4 mm de ancho,

cóncavo-convexos, de 0.3-0.4 mm de espesor en la parte media (9-13 estratos de células), atenuados hacia los bordes ondulados, de 3 células de espesor; células epidérmicas de paredes delgadas, de 39-47 μm de largo, 16-28 μm de ancho y 11-23 μm de espesor, con orientación longitudinal hacia los bordes; células epidérmicas ventrales de 35-58 μm de largo y ancho y 13-16 μm de espesor, orientadas longitudinalmente en la parte media sobre el mayor espesor del talo, hacia los lados sin orientación marcada; células internas de 117-235 μm de largo y 28-70 de ancho y 35-94 μm de espesor; con cavidades de *Nostoc* y bulbillos cilíndricos, anaranjados cuando secos, aislados, péndulos en el margen o debajo de la porción media del talo. Involucros aislados de 4-5 mm de alto. Cápsula adulta de 2-3.5 mm de largo, valvas planas cuando secas.

Esporas amarillo doradas de (42)-47-49 μm de diam. Superficie distal cubierta por báculos-verrugas aisladas de 1 μm de alto y ancho, irregularmente distribuidas hasta sobre el cíngulo; 25-27 en línea diametral, además rugosidad baja, cíngulo de 2 μm de ancho. Superficie proximal con marca trilete evidente pero de perfil eroso, no hay margo distintivo aunque hay mayor densidad de verrugas semejantes de pequeño diámetro; áreas triangulares con verrugas aisladas distribuidas por toda la superficie y una ornamentación filamentososa fina entrelazada. (Con MO \times 600 superficie distal con verrugas bajas bien visibles que llegan y sobrepasan el borde; superficie proximal con rugosidad visible y verrugas aisladas mayores, marca trilete erosa).

Pseudoelateres pardo anaranjados de paredes algo engrosadas torcidos o quebrados, formados por 1-2 células adheridas cada una de 47-58 μm de largo y 9-12 μm de diámetro.

Nota. — La compleja, densa y baja ornamentación de la exina es un caracter bien distinto de las esporas de las demás especies del sur sudamericano, *Phaeoceros chiloensis*, *P. squamuligerus* y *P. skottsbergii*.

5. *Phaeoceros huebschmannii* Hässel, Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel, Zürich 91: 301. 1986, Abb. 2 (2a-d) (Lám. 3, fig. 5a-d).

Holotypus: Argentina, Misiones, Cataratas del Iguazú, Alex v. Hübschmann, 14.10.1983 (BA).

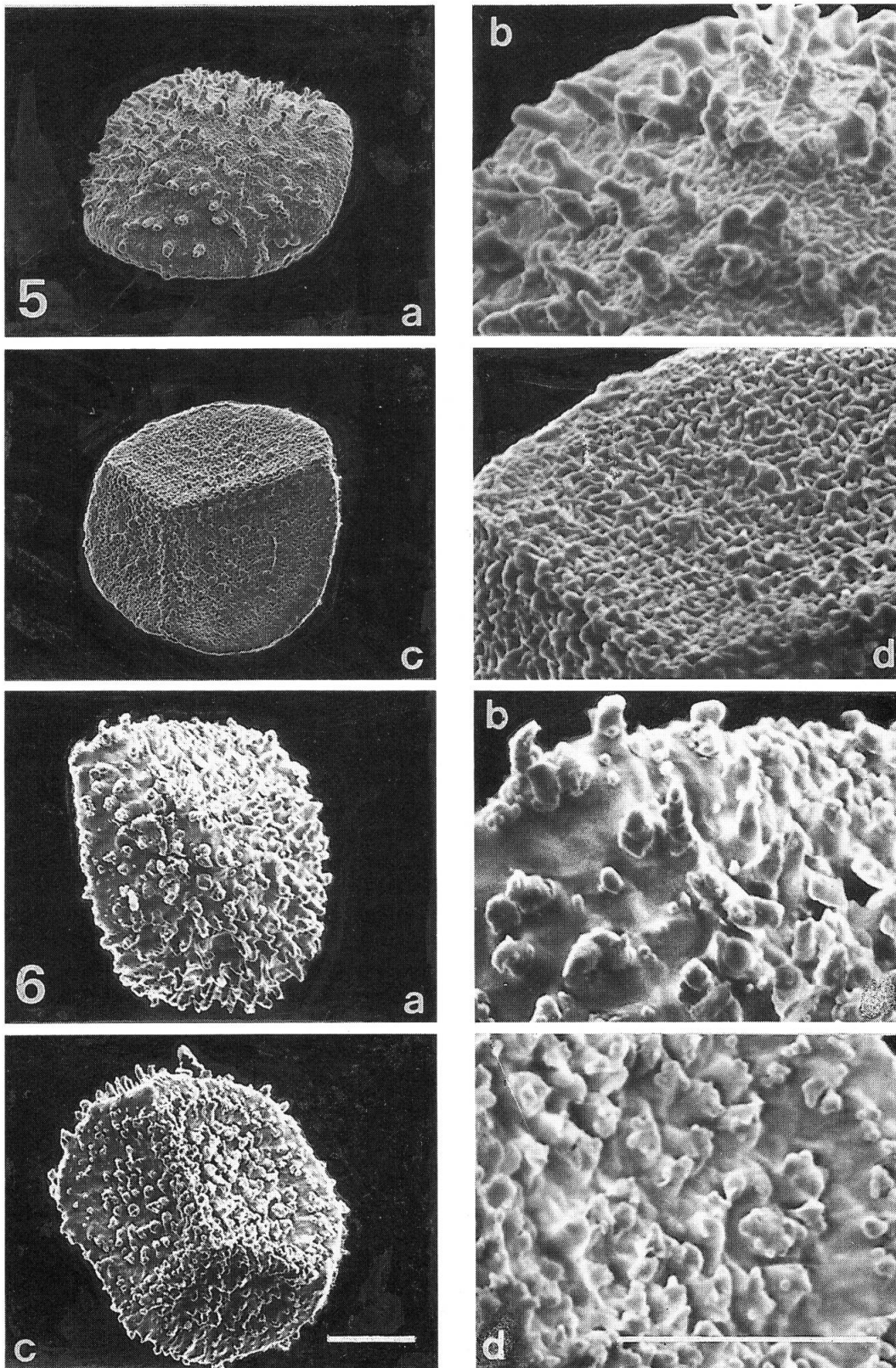
Esporas amarillas de 30-37 μm de diámetro. Superficie distal con báculos cilíndricos rectas o curvas, distribuidas irregularmente dejando el borde libre, las centrales más altas de 1.5-2 μm de alto, resto de la superficie con ornamentación baja filamentososa angosta entrelazada; cíngulo de 2.3 μm de ancho. Superficie proximal con marca trilete nítida, margo no elevado pero distinguible por pequeñas verrugas densas pero separadas entre sí; áreas triangulares con igual ornamentación que la superficie distal baja entrelazada, pero además con verrugas aisladas distribuidas irregularmente excepto en el borde que aparenta ser algo crenado. (Con MO \times 600 superficie distal con báculos cilíndricos rectas o curvas más altas en el área central, borde desprovisto de báculos; cara proximal con marca trilete evidente, marginada por densas verrugas bajas, pero aisladas, resto de la superficies triangulares con verrugas de menor diámetro que las báculos, y la superficie menudamente rugosa).

Pseudoelateres pardo pálidos, con 1-2(5) células cilíndricas de paredes delgadas contraídas, de 42 a 70 μm de largo y 7-14 μm de diámetro.

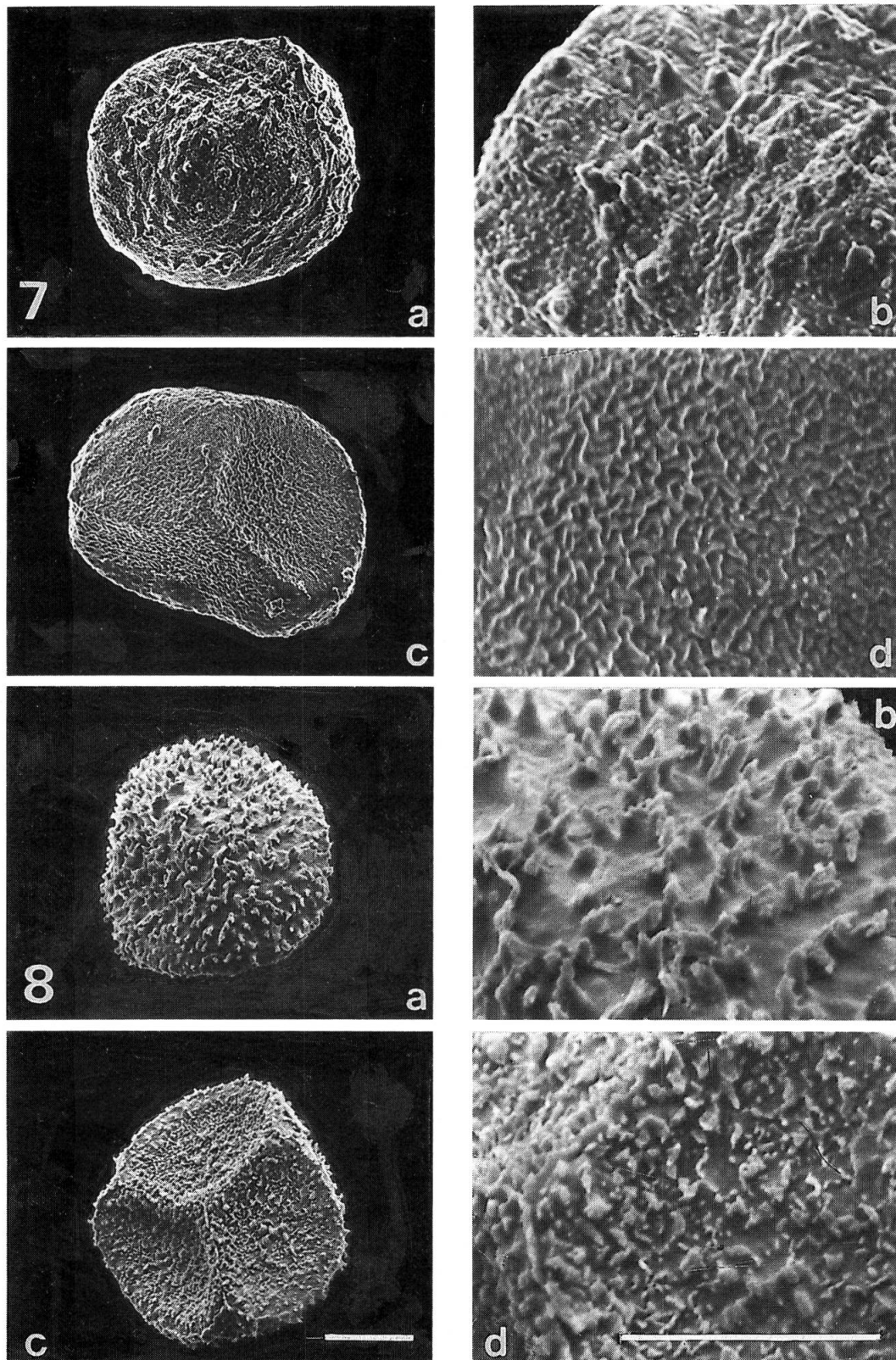
6. *Phaeoceros wrightii* (Steph.) Hässel **comb. nov.** (Lám. 3, fig. 6a-d).

\equiv *Anthoceros wrightii* Steph., Spec. Hep. 5: 999. 1916, basionym. **Holotypus:** Cuba, Fl. S. Sebastián, Wright (G).

Esporas amarillas de 30-36 μm de diámetro. Superficie distal cubierta con báculos distribuidas irregularmente, a veces agrupadas, de 2-2.5 μm de alto, curvas y orientadas radialmente que llegan a cubrir el cíngulo; cíngulo de 2-5 μm de ancho; resto de la superficie cubierta con pequeñas verrugas irregulares. Superficie proximal con marca trilete evidente pero irregular en altura, margo con pequeñas verrugas; áreas triangulares con verrugas mas pequeñas en diámetro que las báculos distales, distribuidas irregularmente, resto de la superficie cubierta densamente con verrugas aun mas pequeñas. (Con MO \times 600 báculos bien nítidas que están también sobre el cíngulo y sobrepasan el



Lám. 3. Fig. 5. — *Phaeoceros huebschmannii* Hässel; holotypus: Cataratas del Iguazú, A. v. Hübschmann, 14.10.1983 (BA).
 Fig. 6. — *P. wrightii* (Steph.) Hässel; holotypus: Cuba, fl. S. Sebastián, Wright (G); **a**, vista distal; **b**, detalle de la vista distal;
c, vista proximal; **d**, detalle de la vista proximal; escala equivale a 10 μ m.



Lám. 4. Fig. 7. — *Phaeoceros pichinchensis* (Spruce) Hässel, typus: Andes Quitenses, Pichincha, Spruce (M).
 Fig. 8. — *P. gualaquizanus* (Steph.) Gradst., holotypus: Gualaquiza, prope Cañaverl Ortega, Allioni, 11.9.1910 (G); a, vista distal; b, detalle de la vista distal; c, vista proximal; d, detalle de la vista proximal; escala equivale a 10 μ m.

borde siendo visibles en vista proximal; en superficie proximal el margo con verrugosidad visible, marca trilete algo irregular y apariencia en general de la espora menos transparente debido a las báculas proximales).

Pseudoelateres pardos, de paredes algo engrosadas, células de 35-58 μm de largo y 7 μm de diámetro, adheridas de 2-3.

7. *Phaeoceros pichinchensis* (Spruce) Hässel comb. nov. (Lám. 4, fig. 7a-d).

≡ *Anthoceros pichinchensis* Spruce, Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh 15: 577. 1885, basionym. **Typus:** Ecuador, Andes Quitenses, Pichincha, Spruce (M).

Esporas amarillas de 33-37 μm de diámetro. Superficie distal con verrugas cónicas aisladas bajas de 0.5 μm de alto, distribuidas irregularmente hasta sobre el cíngulo, además rugosidad baja; cíngulo de 1.6-2.3 μm de ancho. Superficie proximal con marca trilete evidente, margo imperceptible, resto de las áreas triangulares con ornamentación filamentosa entrelazada menuda. (Con MO \times 600, esporas transparentes con verrugas bajísimas refringentes aisladas que llegan al cíngulo; cíngulo angosto; superficie proximal aparenta menudamente rugosa).

Pseudoelateres pardos con 1-3 células cilíndricas adheridas, de 47-58 μm de largo y 9-12 μm de diámetro o irregulares mas cortas.

8. *Phaeoceros gualaquizanus* (Steph.) Gradst. in Gradstein & Hekking, Journ. Hattori Bot. Lab. 45: 123. 1979 (Lám. 4, fig. 8a-d).

≡ *Anthoceros gualaquizana* Steph., Spec. Hep. 5: 979. 1916, basionym. **Holotypus:** Ecuador, Gualaquiza, Bomboiza, Oriente, ad ripas nudas rivuli Churyacu prope Cañaverl Ortega, 900 m, M. Allioni 11.9.1910 (G).

= *Anthoceros andinus* Steph., Spec. Hep. 5: 979. 1916, syn. nov. **Typus:** Perú, Tarapoto, Spruce (isotypi G, FI, MANCH 21182) ≡ *Anthoceros venosus* auct. Spruce, Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh 15: 577. 1885 (non *A. venosus* Lindenb. & Gott. 1846).

= *Anthoceros pallidus* Steph., Spec. Hep. 5: 982. 1916, syn. nov. **Holotypus:** Venezuela, Valencia, Fendler (G).

Esporas amarillas pálidas de 26-32(38) μm de diámetro. Superficie distal con pequeñas y densas espinas de 1.1 μm de alto entre verrugas más pequeñas y de menor altura; cíngulo de 1.2-1.6 μm de ancho. superficie proximal con marca trilete nítida; margo con verrugas distinguibles separadas; en áreas triangulares un grupo central de 5-8 verrugas (o más), cada una de 0.9-1.5 μm de diámetro. (En MO \times 600 superficie distal aparenta menudamente verrugosa y poco transparente, marca trilete nítida y las verrugas centrales de las áreas triangulares bien visibles).

Pseudoelateres largos, poco retorcidos, con células pardas de 47-82 μm de largo y 7 μm de diámetro, con (3)4 células adheridas.

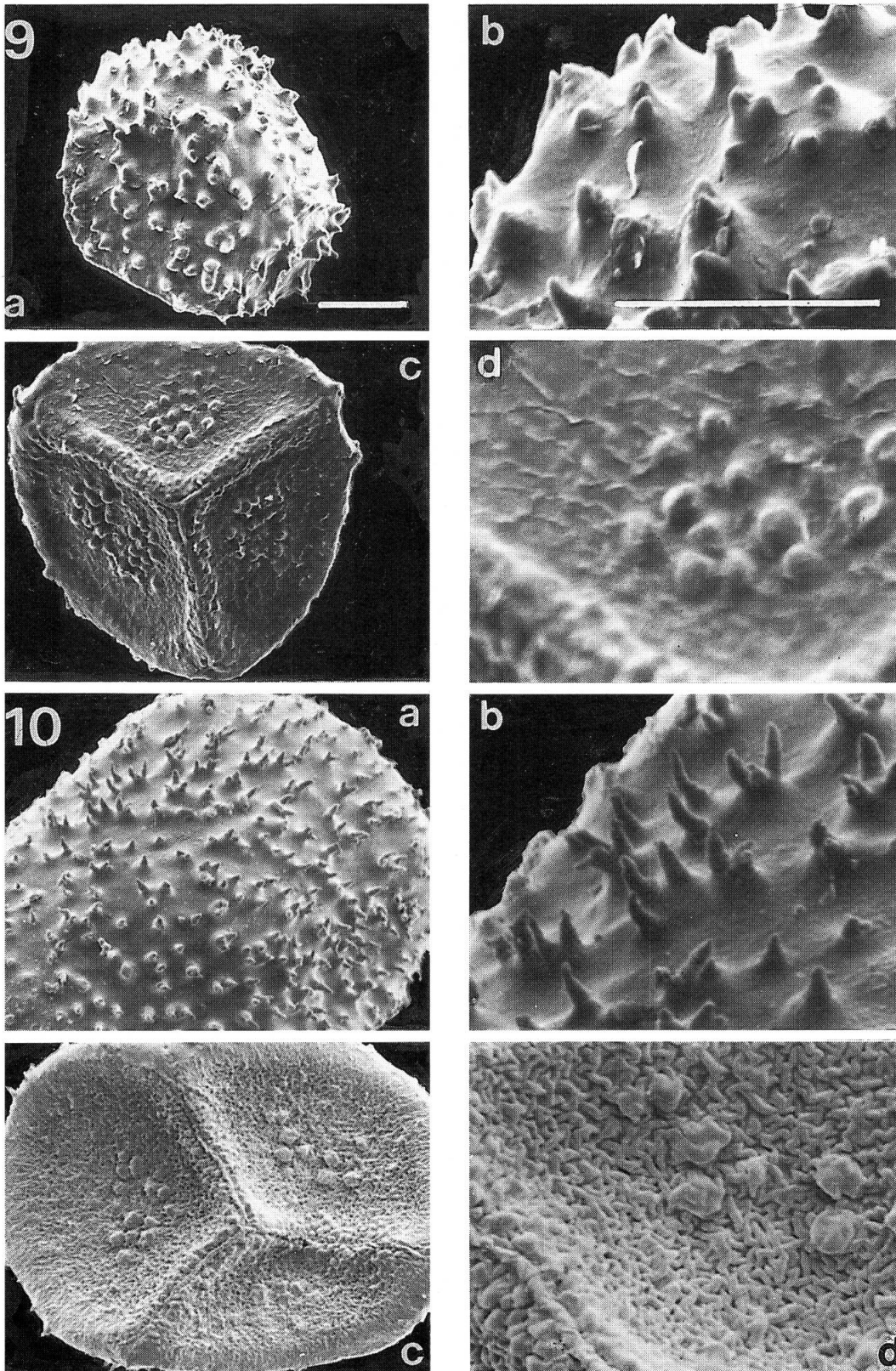
Nota. — Diferencia con *Phaeoceros carolinianus*: verrugas y espinas cubren mas densamente la superficie distal, no hay espinas que sobresalen por el borde en la altura del cíngulo.

9. *Phaeoceros brevicapsulus* (Steph.) Hässel, comb. nov. (Lám. 5, fig. 9a-d).

≡ *Anthoceros brevicapsulus* Steph., Spec. Hep. 5: 981. 1916, basionym. **Holotypus:** Cuba, Wright (G).

= *Anthoceros flexivalvis* Nees ab Esenb. & Gott. var. *minor* Gott., Kongl. Dansk. vidensk. Selsk. Skrift. 372. 1863, syn. nov. **Lectotypus:** Mexico, Mirador, Liebman herb. Lindenberg 8749 (W, G).

Esporas amarillas pálidas, de 35-40 μm de diámetro. Superficie distal con grupos de 2-3 espinas cónicas de 1-1.3 μm de alto, o aisladas; las bases algo elevadas de 1-5 μm de diámetro; resto de la superficie lisa; en línea diametral alrededor de 10 espinas; cíngulo de 2.3 μm de espesor. Superficie proximal con marca trilete nítida con margo refringente cubierto con verrugas menudas; áreas



Lám. 5. Fig. 9. — *Phaeoceros brevicapsulus* (Steph.) Hässel, holotypus: Cuba, Wright (G).

Fig. 10. — *P. carolinianus* (Michx.) Prosk., Holotypus: herb. Camus, herb. Richard (PC); a, vista distal; b, detalle de la vista distal; c, vista proximal; d, detalle de la vista proximal; escala equivale a 10 μ m.

triangulares con grupo central de 7-26 verrugas de 1 μm de diámetro cada una. (Con MO \times 600 visibles las espinas agrupadas sobre porciones elevadas, verrugas en las áreas triangulares bien visibles).

Pseudoelateres pardos, transparentes, células cilíndricas contraídas de 30-47 μm de largo, 9-19 μm de ancho, 2-4 células adheridas.

Nota. — Difiere de *Phaeoceros carolinianus* por el menor diámetro de las esporas, las espinas de menor altura, generalmente agrupadas y la superficie distal aparentemente más irregular debido a las bases de las espinas; en la superficie triangular las verrugas más nítidas; en general en la superficie distal de *Phaeoceros brevicapsulus* aparenta haber menor número de espinas y están aún más distanciadas unas de otras.

10. *Phaeoceros carolinianus* (Michx.) Prosk., Bull. Torrey Bot. Club. 78: 347. 1951 (Lám. 5, fig. 10a-d)

- ≡ *Anthoceros carolinianus* Michx., Flora Bor.-Amer. 2: 280. 1803, basionym. **Holotypus:** U.S.A., Carolina inferiori, herb. Camus, herb. Richard (PC); ≡ *Phaeoceros laevis forma carolinianus* Schust., Am. Midl. Natural 49: 296. 1953 (como fo. "carolinianus (Schweinitz)"; ≡ *Phaeoceros laevis* subsp. *carolinianus* (Michx.) Prosk., Rapp. et Comm. VIII Congr. Int. Bot. Paris 14-16: 69. 1954.
- = *Anthoceros foliis majoribus minus laciniatus* Dill., Hist. musc. 476, pl. 68, fig. 2B, 1742. **Isolectotypus:** U.S.A., E. Virginia a Dr. Mitchell herb. Dillenius, fol. 153 n° 2 (H-SOL) ≡ *Anthoceros laevis* L., Spec. Plant. 2: 1139. 1753 p.p. ≡ *Anthoceros laevis* var. *carolinianus* Lindb., Kritisk. Gr. Moss. Dill. Hist. Musc. Helsingf. 371. 1883.
- = *Anthoceros laciniatus* Schwein, Hep. Amer. Sept.: 25, 1821, (non *Anthoceros laciniatus* Mont. in Sched.). **Holotypus:** U.S.A., North Carolina, Salem. hunting rock spring, Schweinitz (PH).
- = *Anthoceros donnellii* Aust., Bull. Torrey Bot. Club 6(52): 304. 1879, syn. nov. **Isolectotypus:** U.S.A., Southwest Florida, banks of the Caloosahatchee River, O. F. Austin, March. 1878 (MANCH 21199) (Nota: NY especimen sin cápsula y con tubérculos) ≡ *Phaeoceros donnellii* auct.; Hasegawa, Journ. Hattori Bot. Lab. 56: 26. 1984, n. illeg.
- = *Anthoceros planus* Steph., Hedwigia 32: 144. 1893, syn. nov. **Holotypus:** Brasilia subtropica, Sta. Catharina, Ule 70 (G).
- = *Aspiromitus allionii* Steph., Spec. Hep. 5: 963. 1916, syn. nov. **Isotipi:** Ecuador, prov. Azuay, Gualaquiza, Allioni 6502, 20.8.1909 (G, FI).
- = *Anthoceros kuntzeanus* Steph., Spec. Hep. 5: 981. 1916, syn. nov. **Holotypus:** Puerto Rico, Cayey, 13.3.1874, Dr. Otto Kuntze 893 (G).
- = *Anthoceros cubanus* Steph., Spec. Hep. 5: 982. 1916, syn. nov. **Holotypus:** Cuba, Herb. D. Winter (G).
- = *Anthoceros arsenii* Steph., Spec. Hep. 6: 427. 1923, syn. nov. **Holotypus:** Mexico, Arsen 9810, 1913, con explicación (G).
- = *Anthoceros parvus* Steph., Spec. Hep. 6: 428. 1923, syn. nov. **Holotypus:** Mexico, Arsen 7776, 1913 (G).
- = *Anthoceros kuhlmannii* Herz., Broteria 6(xxxiii)(1): 23. 1937, syn. nov. **Holotypus:** Brasil, Sao Paulo, Anhangabahu, Kuhlmann 33224, 25.10.1933 (SP) (JE isotypus) ≡ *Phaeoceros kuhlmannii* (Herz.) Hell., Bol. Fac. Cienc. Letr. Univ. Sao Paulo, Bot. 25: 40, pl. 1, fig. 3-4; pl. 2, fig. 7-8, 15-18, 23; pl. 3, fig. 25, 27.

Esporas amarillas pálidas de (30)42-47(49) μm de diámetro. Superficie distal con espinas rectas a curvas, cilíndricas, simples o bifurcadas con los ápices atenuados, distribuidas irregularmente, 17 a 21 en línea diametral, de 2 μm de alto en el centro y 0.5 μm en los bordes; resto de la superficie lisa; cingulo de 3-5 μm de ancho. Superficie proximal con marca trilete baja nítida, terminando en el borde obtuso; áreas triangulares cóncavas, con ornamentación filamentososa fina, terminando en pequeñas líneas perpendiculares al borde; margo elevado con la misma ornamentación, sin verrugas; en el centro de cada área (0)5-12, verrugas bajas de contorno irregular, de 0.6-0.1 μm de

diámetro. (Con MO \times 600 espinas visibles pero difíciles de interpretar, verrugas de las áreas triangulares visibles de perfil, marca trilete terminando en el borde obtuso).

Pseudoelateres pardo pálidos, transparentes, células curvas o retorcidas de 42-61 μm de largo, 11-12 μm de diámetro, aisladas o 2-3(5) adheridas.

Nota. — Los ejemplares de Corrientes (Argentina) citados bajo el nombre de *Phaeoceros kuhlmannii* (HÄSSEL DE MENÉNDEZ, 1986: 302, Abb. 3, 1a-d) también corresponden a *Phaeoceros carolinianus*.

11. *Phaeoceros flexivalvis* (Nees & Gott.) Hässel, comb. nov. (Lám. 6, fig. 11a-d).

- \equiv *Anthoceros flexivalvis* Nees & Gott. in Gottsche, Lindenberg & Nees, Syn. Hep.: 586. 1846, basionym. **Holotypus:** I. St. Christoph, Mt. Misery, Breutel, Herb. Lindenberg 8735 (W).
- = *Anthoceros hookerianus* Lehm., Pugillus 10: 26. 1857, syn. nov. **Isolectotypus:** I. St. Vincent ex Herb. J. Hooker (G, 1889) \equiv *Aspiromitus hookeri* (Lehm.) Steph., Spec. Hep. 5: 963. 1916, syn. nov.
- = *Anthoceros papulosus* Steph. in Urban, Sym. Antillanae 2: 469. 1901, syn. nov. **Holotypus:** I. Guadalupe, Duss 144 (G).
- = *Anthoceros rupicolus* Steph., Spec. Hep. 5: 981. 1916, syn. nov. **Holotypus:** I. Martinica, Duss 570, 9.1901 (G).

Esporas amarillas, a veces triangulares en contorno, de 33-35 μm de diámetro. Superficie distal con espinas aisladas agudas de hasta 1.3-2.5 μm de largo, mas largas hacia los bordes, aparentando líneas radiales, con 20 a 21 espinas en línea diametral; superficie restante lisa o con verrugas bajas, cíngulo de 1.5-2.3 μm de ancho. Superficie proximal con marca trilete nitida, margo distinguible verrugoso pero no elevado, áreas triangulares convexas con verrugas (de igual diámetro que las espinas) en número de 5-6(11), superficie restante con ornamentación entrelazada fina. (Con MO \times 600 bien visibles las espinas finas hacia los bordes como líneas radiales, superficie proximal con marca trilete bien visible y los grupos centrales de verrugas).

Pseudoelateres pardos, transparentes, cilíndricos, curvos, torcidos, células de 23-70 μm de largo y 2-3 adheridas.

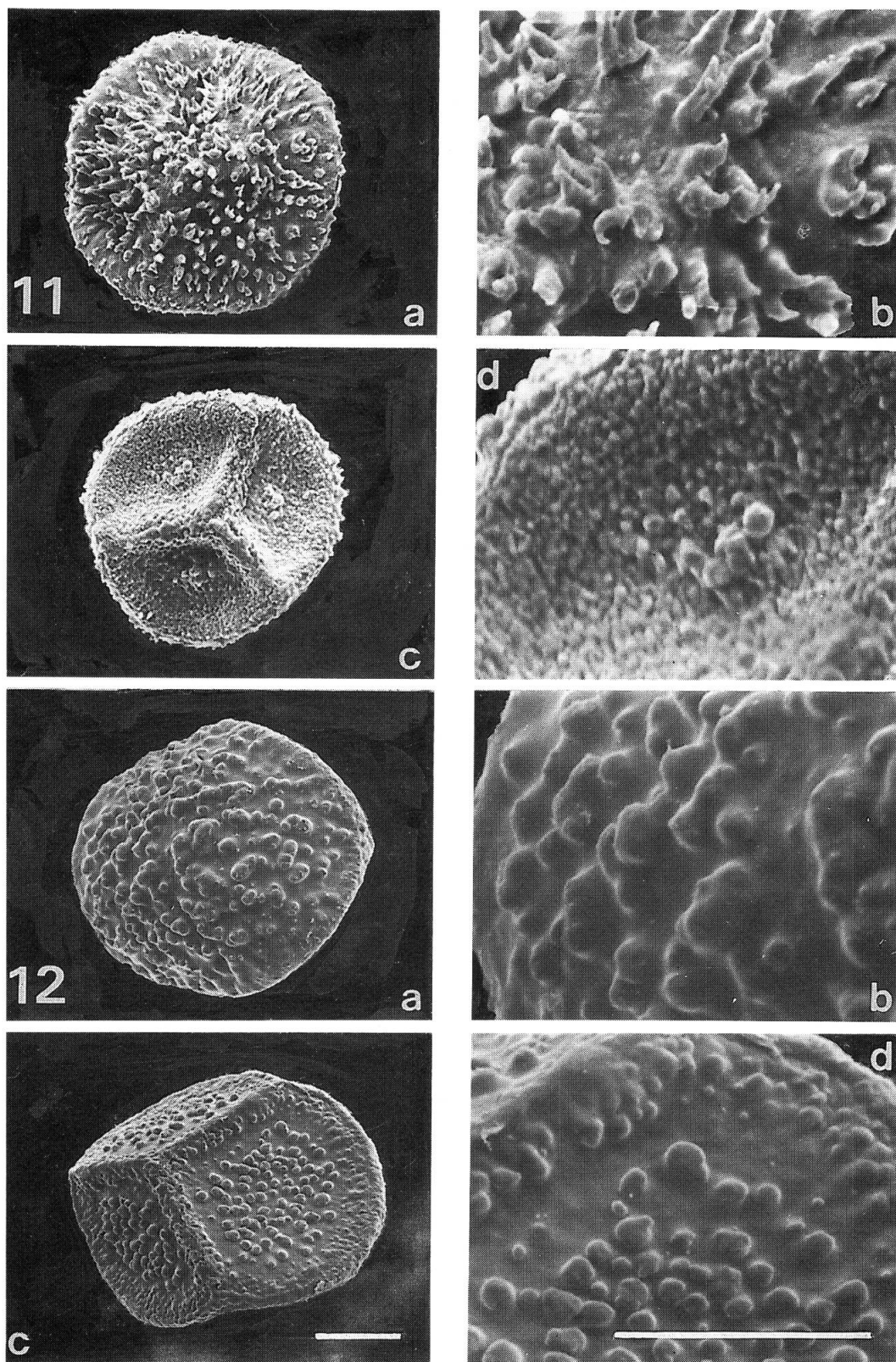
Nota. — En el herbario de W el original de *Anthoceros flexivalvis* fué identificado erróneamente por Proskauer como perteneciente a *Phaeoceros carolinianus*.

Difiere de *Phaeoceros carolinianus* por las espinas agudas distales que dan apariencia de líneas radiales.

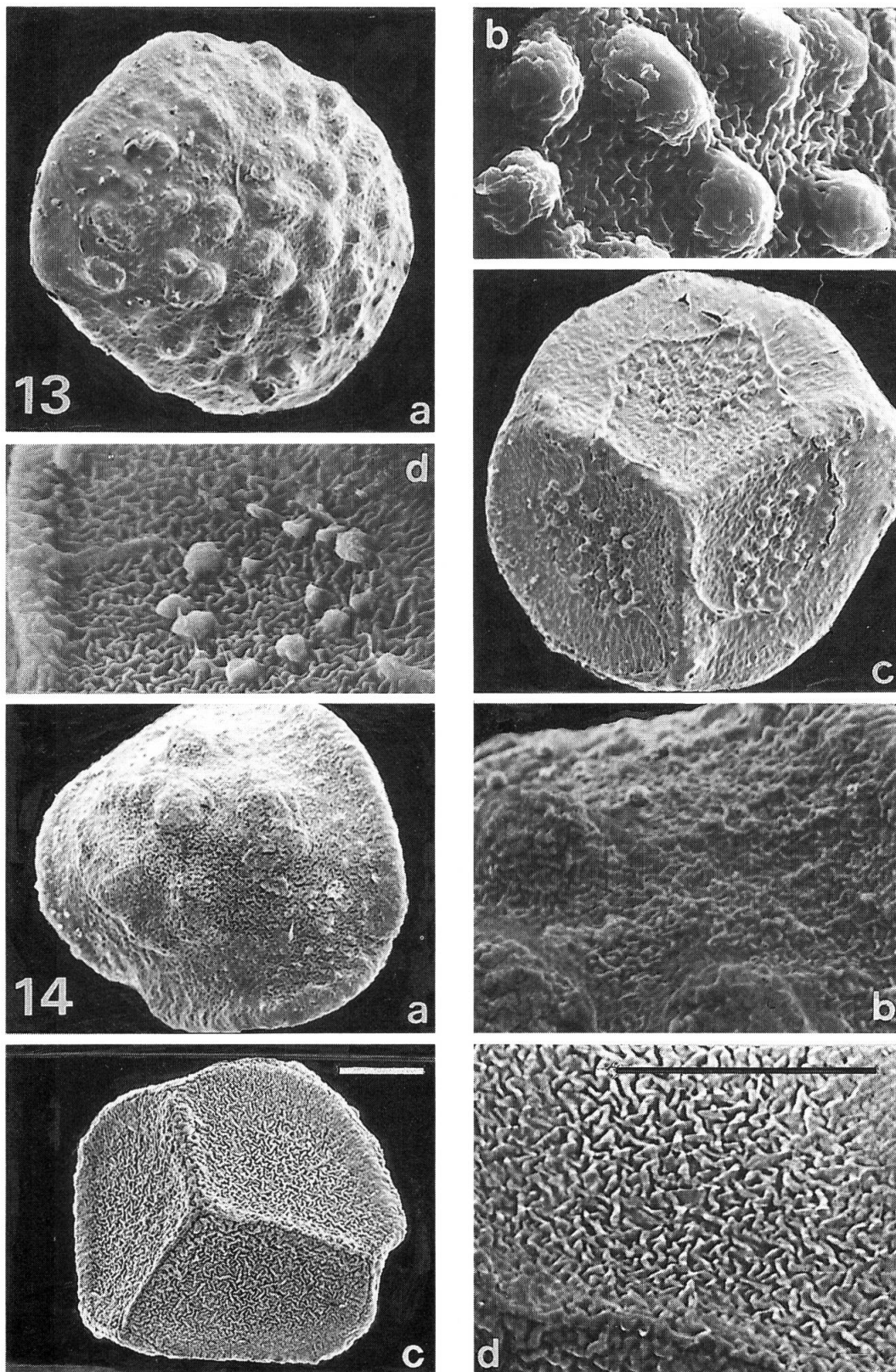
12. *Phaeoceros tenuis* (Spruce) Hässel, Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 91: 303. 1986, Abb. 3, 2a-d (Lám. 6, fig. 12a-d).

- \equiv *Anthoceros tenuis* Spruce, Rev. Bryol. Lichenol. 15(3): 35. 1888, n. nud. **Holotypus:** Paraguay, L'Assomption sur les berges des ruisseaux Balansa 3703, 9.1878 (G) \equiv *Anthoceros tenuis* Spruce, Bull. Soc. Bot. France 36: 186. 1890, basionym.
- = *Anthoceros pringlei* Steph., Rev. Bryol. et Lichenol. 36(6): 138. 1909, syn. nov. **Holotypus:** Mexico, Amecameca, 8500 ft., Pringle 10686, 13.10.1908 (G) \equiv *Aspiromitus pringlei* (Steph.) Steph., Spec. Hep. 5: 964. 1916, syn. nov.
- = *Anthoceros costatus* Steph., Spec. Hep. 5: 983, 1916. **Holotypus:** Perú, Sandia 2400 m, Weberbauer 787, 1902 (G).

Esporas amarillo limón de 35-46 μm de diámetro. Superficie dorsal verrugosa, verrugas de contorno circular irregular, aisladas o agrupadas concrecentes en la base, distribuidas irregularmente excepto sobre cíngulo, de 18-27 por línea diametral, cada una de 1-2 μm de diámetro y 1 de alto, cíngulo de 2-3 μm de ancho. Superficie proximal con marca trilete enmarcada por margo densa y finamente verrugosa; áreas triangulares cubiertas densamente por verrugas aisladas de contorno circular de menor diámetro que las distales pero mayores que las del margo, con o sin verrugas



Lám. 6. Fig. 11. — *Phaeoceros flexivalvis* (Nees & Gott.) Hässel, holotypus: St. Cristoph, Breutel, herb. Lindenb. 8735 (W).
 Fig. 12. — *P. tenuis* (Spruce) Hässel; holotypus: Paraguay, Balansa 3703 (G); **a**, vista distal; **b**, detalle de la vista distal; **c**,
 vista proximal; **d**, detalle de la vista proximal; escala equivale a 10 μ m.



Lám. 7. Fig. 13. — *Phaeoceros hallii* (Aust.) Prosk., lectotypus: Silverton, Hall (MANCH 21217).
 Fig. 14. — *P. pearsonii* (M. A. Howe) Prosk., holotypus: Mill Valley, Marin County, Howe 7.3.1892 (NY); a, vista distal; b, detalle de la vista distal; c, vista proximal; d, detalle de la vista proximal; escala equivale a 10 μ m.

pequeñas sobre el cíngulo. (Con MO \times 600 bien visibles las verrugas de la superficie distal, las de las áreas triangulares y el margo densamente verrugoso).

Pseudoelateres pardo pálidos constituidos por 1(2-4) células de 57-67 μm de largo y 8-12 μm de diámetro.

Nota. — El ejemplar citado por JACK & STEPHANI (1895: 318) como *Anthoceros planus* Steph. de Argentina, Siambon. leg. Lorentz 1873 (G 000570), también pertenece a *Phaeoceros tenuis*.

13. *Phaeoceros hallii* (Aust.) Prosk., Bull. Torrey Bot. Club 78(4): 347. 1951 (Lám. 7, fig. 13a-d).

≡ *Anthoceros hallii* Aust., Bull. Torrey Bot. Club 6(4): 26. 1875. basionym. **Lectotypus:** Oregon, Silverton, E. Hall (MANCH 21217 esporas jóvenes); paratypi: Oregon, Salem, E. Hall (NY, estéril), California, Marwin (no visto).

= *Anthoceros sulcatus* Aust., Bull. Torrey Bot. Club 6(4): 27. 1875. **Isotypi:** Oregon, Salem on moist soil E. Hall (MANCH 21223, NY) ≡ *Notothylas hallii* Aust. ms.

Esporas amarillas de 47-54 μm de diámetro. Superficie distal con notables prominencias redondeadas, ovales y elipsoidales o de contorno irregular de 2.3-5.5 μm de diámetro de hasta 5 μm de alto en número total de 29 a 33, distanciadas de 4-5 μm entre sí, sin llegar al borde, separadas de allí 7 μm , resto de la superficie menudamente filamentosa entrelazada; cíngulo de 4-5 μm de ancho. Superficie proximal con marca trilete notable, levantada; margo con la misma ornamentación que la superficie pero no se destaca, numerosas verrugas bajas centrales, de 2.5 μm de diámetro o menores que no llegan al borde y amplio espacio con la marca trilete. (Con MO \times 600 se distinguen las notables prominencias verrugosas en número de 29-33 dejando libre el borde; en la superficie proximal la marca trilete nítida como las verrugas dispersas centrales bastante pequeñas).

Pseudoelateres pardo pálidos constituidos por células torcidas curvas hasta irregulares, de 23-46 μm de largo y 12-14 μm de diámetro.

Nota. — PROSKAUER (l.c. 1951: 347) también indica como sinónimo de esta especie a *Anthoceros phymatodes* Howe; sin embargo este material es estéril y desde el punto de vista aplicado en el presente trabajo se considera la identificación como dudosa. HASEGAWA (1984: 26) cita *Phaeoceros phymatodes* sin referirse a ningún material en detalle ni a la descripción original.

14. *Phaeoceros pearsonii* (M. A. Howe) Prosk., Bull. Torrey Bot. Club 78: 347. 1951 (Lám. 7, fig. 14a-d).

≡ *Anthoceros pearsonii* Howe, Bull. Torrey Bot. Club 25: 8. 1898, pl. 323, basionym. **Holotypus:** U.S.A., California, Mill Valley, Marin County, Howe 7.3.1892 (NY).

= *Anthoceros bolanderi* Steph., Spec. Hep. 5: 975. 1916, syn. nov. **Holotypus** (Bonner 1962-63: 171): U.S.A. California, Mendocino City, Bolander (ex Herb. Gottsche) (G).

Esporas amarillas hasta pardas pálidas, de 37-44 μm de diámetro. Superficie distal cubierta con fina ornamentación filamentosa entrelazada con 8-9 prominencias centrales de hasta 2-2.5 μm de alto dejando un espacio libre con el borde de 9-12 μm ; cíngulo de 2.5 μm de ancho plano respecto a la superficie abovedada de la superficie distal. Superficie proximal con ornamentación baja filamentosa finamente entrelazada, marca trilete visible por margo no resaltante. (Con MO \times 600 las prominencias leves visibles y el resto de la superficie aparentemente lisa como así también la superficie proximal con la marca trilete distinguible).

Pseudoelateres pardo anaranjados largos, constituidos por 2-4(5) células de paredes delgadas, levemente curvos, de 47-94 μm de largo y 7-9 μm de diámetro.

15. *Phaeoceros bulbiculosus* (Brotero) Prosk., Rapp. Comm. VIII Congr. Inst. Bot. Paris: 69. 1954 (Lám. 8, fig. 15a-d).

- ≡ *Anthoceros bulbiculosus* Brotero, Flora Iberica 2: 430. 1804, basionym. **Neotypus:** Portugal, Coimbra, nos taludes de una vala, Cabrisés, A. Fernandes, J. B. Neves y A. Santos, 23.4.1954 (UC 985943).
- = *Anthoceros argentinus* Jack & Steph., Hedwigia 34: 317. 1896 p.p., syn. nov. **Lectotypus nov.:** Argentina Boreali-tropica, Lorentz 1873, Herb. Jack (G 567).
- = *Anthoceros fructuosus* Steph., Bih. K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 23(2): 16. 1897, syn. nov. ≡ *Phaeoceros fructuosus* (Steph.) Hässel, Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 91: 297. 1986, Abb. 2, 1(a-d), syn. nov. **Isotipi:** Paraguay, El Chaco prope Asunción, C. A. M. Lindman 242 (G, M).
- = *Anthoceros dendroceroides* Steph., Spec. Hep. 5: 984. 1916, syn. nov. **Isotipi:** Chile, in rupibus humidis pr. urbem Valdivia nov. 1850, W. Lechler pl. chil. ed. Hohenacker 591 (G, RO, SPA).
- = *Anthoceros glaziovii* Steph., Spec. Hep. 5: 980. 1916, syn. nov. **Holotypus:** Brasil, Glaziou 5666 (G).
- = *Anthoceros tenerrimus* Steph., Spec. Hep. 5: 980. 1916, syn. nov. **Holotypus:** Brasil, Sao Paulo, Schiffner 717, 1901 (G).
- = *Anthoceros undulatus* Steph., Spec. Hep. 5: 980. 1916, syn. nov. **Holotypus:** Brasil, Sao Paulo prope Campo Grande ad S. Paulo Railway in sylvulis campestribus ad truncos, ca. 700 m, Schiffner 859, 12.7.1901 (G).
- = *Anthoceros wettsteinii* Steph., Spec. Hep. 5: 980. 1916, syn. nov. **Holotypus:** Brasil, Prov. S. Paulo, prope Raiz da Serra 20-50 msm ad terram secus viam ferratam ad Araës, Schiffner 680, 4.8.1901 (G).

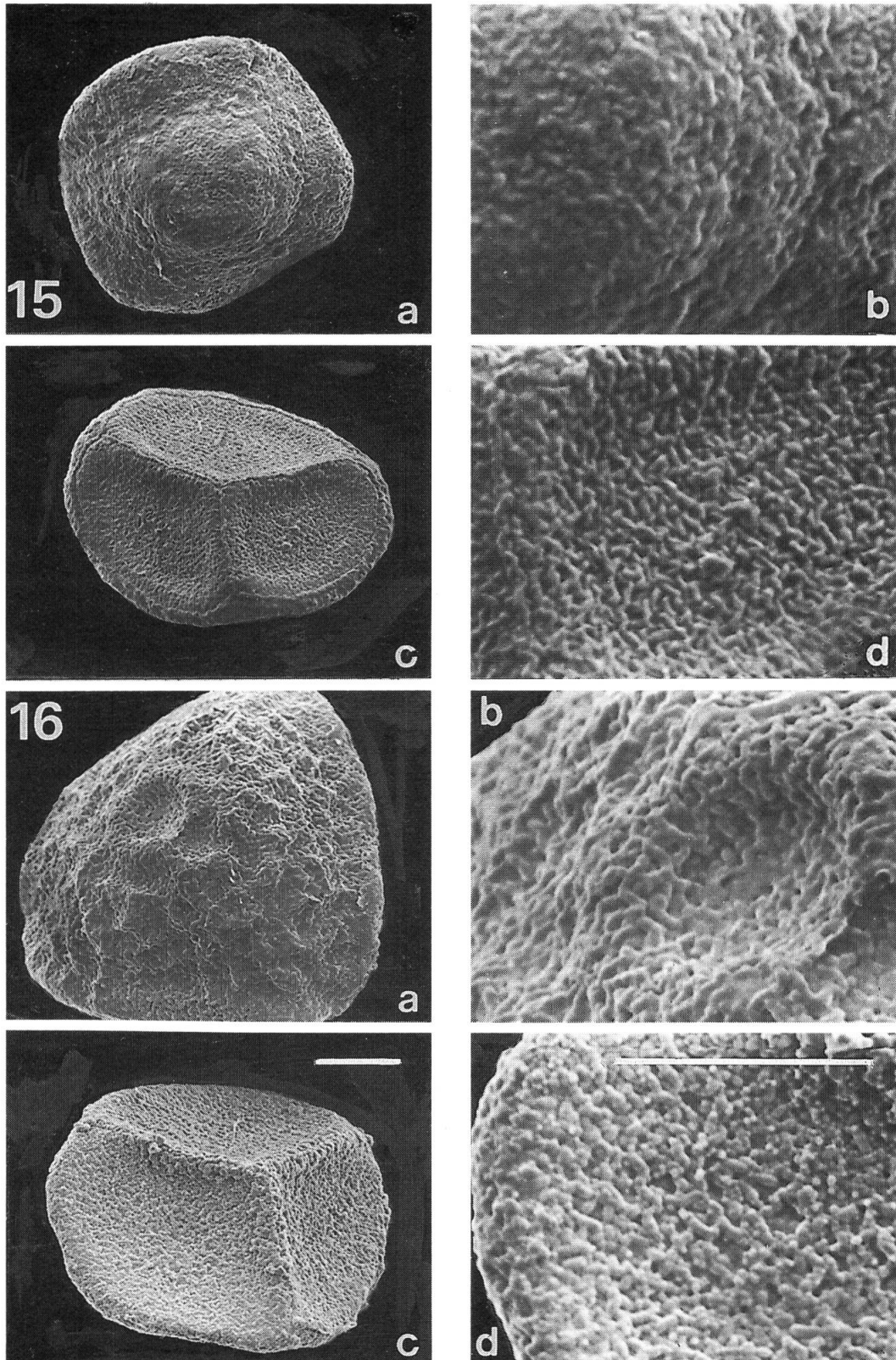
Esporas amarillo limón, traslúcidas, de (42)47-54 μm de diámetro. Superficie distal aparentemente lisa, pero con ornamentación filamentososa entrelazada menuda, densa, en el centro con umbón aplanado de contorno irregular de (18)-23-28 μm de diámetro, áreas de contacto de la cara proximal con igual ornamentación, comisura y curvatura bien visible, margo elevado. (Con MO \times 600 esporas amarillas lisas transparentes con cingulo notable; la superficie distal con domo central; superficie proximal con marca trilete nítida y áreas triangulares lisas).

Pseudoelateres pardo pálidos, compuestos por 1-4(5), células, cada célula de (30)70-80 μm de largo y (9)11-14 μm de diámetro, irregularmente curvados de paredes delgadas.

Nota. — JACK & STEPHANI (1895) establecieron la especie *Anthoceros argentinus* sobre 3 ejemplares, actualmente depositados en Ginebra. La descripción se refiere al conjunto de caracteres de estos ejemplares, tanto es así que se describen tubérculos que se hallan en el material del sobre superior de la hoja del herbario — que tiene esporas lisas — mientras que esporas verrugosas se hallan en el ejemplar del medio; el otro, inferior en la hoja del herbario, es estéril. Me inclino a designar lectotipo el ejemplar superior, por la presencia de tubérculos.

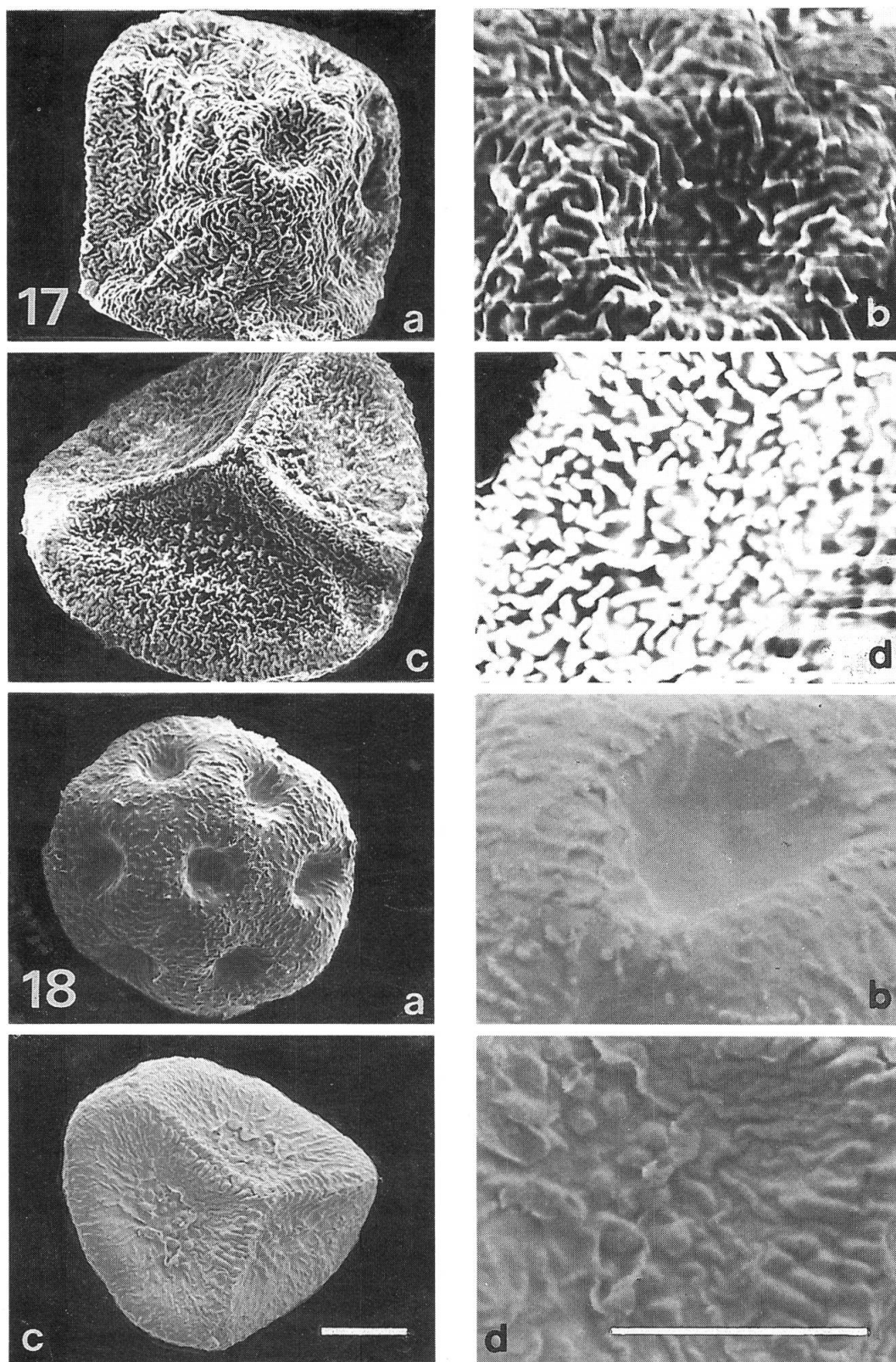
En el material tipo de *Anthoceros dendroceroides* no advertí tubérculos, pero las esporas son similares a las de *Phaeoceros bulbiculosus*.

STEPHANI (1916) describe *Anthoceros glaziovii* y *Anthoceros dendroceroides* como especies dioicas y *Anthoceros fructuosus*, *Anthoceros tenerrimus*, *Anthoceros undulatus* y *Anthoceros wettsteinii* como especies monoicas. *Anthoceros dichotomus*, uno de los sinónimos europeos de *Phaeoceros bulbiculosus* (por los sinónimos europeos ver PROSKAUER, 1958) es descrito por STEPHANI (1916) como dioico, también es dioico el material de Corrientes, descrito por la autora (1986b) como *Phaeoceros fructuosus*. Confusiones en este sentido pueden estar causadas por la presencia de pequeños talos masculinos entre los talos femeninos.



Lám. 8. Fig. 15. — *Phaeoceros bulbiculosus* (Brotero) Prosk., neotypus: Coimbra, Cabrises, Fernández, Neves y Dos Santos, 23.4.1954 (UC 985943).

Fig. 16. — *P. chiloensis* (Steph.) Hässel, lectotypus: Chiloé, Skottsberg 1908 (G); a, vista distal; b, detalle de la vista distal; c, vista proximal; d, detalle de la vista proximal; escala equivale a 10 μ m.



Lám. 9. Fig. 17. — *Phaeoceros squamuligerus* (Spruce) Hässel, holotypus: Pichincha, Spruce (MANCH 21339).
 Fig. 18. — *P. fimbriatus* (Gott.) Gradst., isolectotypus: Boquerón, Lindig fecr. 1862 (BM); a, vista distal; b, detalle de la vista distal; c, vista proximal; d, detalle de la vista proximal; escala equivale a 10 μ m.

16. *Phaeoceros chilensis* (Steph.) Hässel, comb. nov. (Lám. 8, fig. 16a-d).

- ≡ *Anthoceros chiloensis* Steph., K. Sv. Vetensk. Handl. 46(9): 90. 1911, basionym. **Lectotypus:** Chiloé, Skottsberg 1908 (G), paratypus: Chiloé, Quicaví, T. T. Halle, 7.7.1908 (S).
- = *Anthoceros speciosus* Jack in Stephani, Spec. Hep. 6: 429. 1923, syn. nov. **Typus:** Chile, Llanquihue, K. Baur, 2.1894, herb. Jack (G).
- = *Phaeoceros chiloensis* (Steph.) ?, S. Arnell, Res. Norw. Sci. Exp. Tristan da Cunha 1937-1938, 42: 24. 1958, nom. illeg.

Esporas amarillas de 49-59 μm de diámetro. Superficie distal con ornamentación filamentosa, vermicular, menuda, densa, pero la superficie en general facetada en áreas de 2-5 μm de diámetro levemente cóncavas, poco notables en el borde ecuatorial; cíngulo de 2.3-2.5 μm de ancho. Superficie proximal con ornamentación semejante, el margo vermiculado cubre la marca trilete y la curvatura. (Con MO \times 600 facetas y margo vermiculado bien visibles).

Pseudoelateres constituidos por 1-3 células pardo amarillentas, irregularmente pero poco torcidas de 23-118 μm de largo y 9-12 μm de diámetro, paredes excepto en los extremos gradual e irregularmente engrosadas hasta 2.3 μm .

Nota. — No hay estudios ulteriores al de S. Arnell (1958) sobre el material asignado a *Phaeoceros chiloensis* de manera que se debe desestimar por ahora el nombre como identificación correcta del material respectivo de Tristan de Cunha.

17. *Phaeoceros squamuligerus* (Spruce) Hässel, comb. nov. (Lám. 9, fig. 17a-d).

- ≡ *Anthoceros squamuligerus* Spruce, Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh 15: 576. 1885, basionym. **Holotypus:** Ecuador, Pichincha ad rivulorum saxa, allis hepaticis in mixta Spruce (MANCH 21339).
- = *Anthoceros hirtus* Steph., Bih. K. Sv. Akand. Handl. 26 afd. III(6): 69. 1900, syn. nov. **Holotypus:** Chile, Corral, Dusén 126 (M).

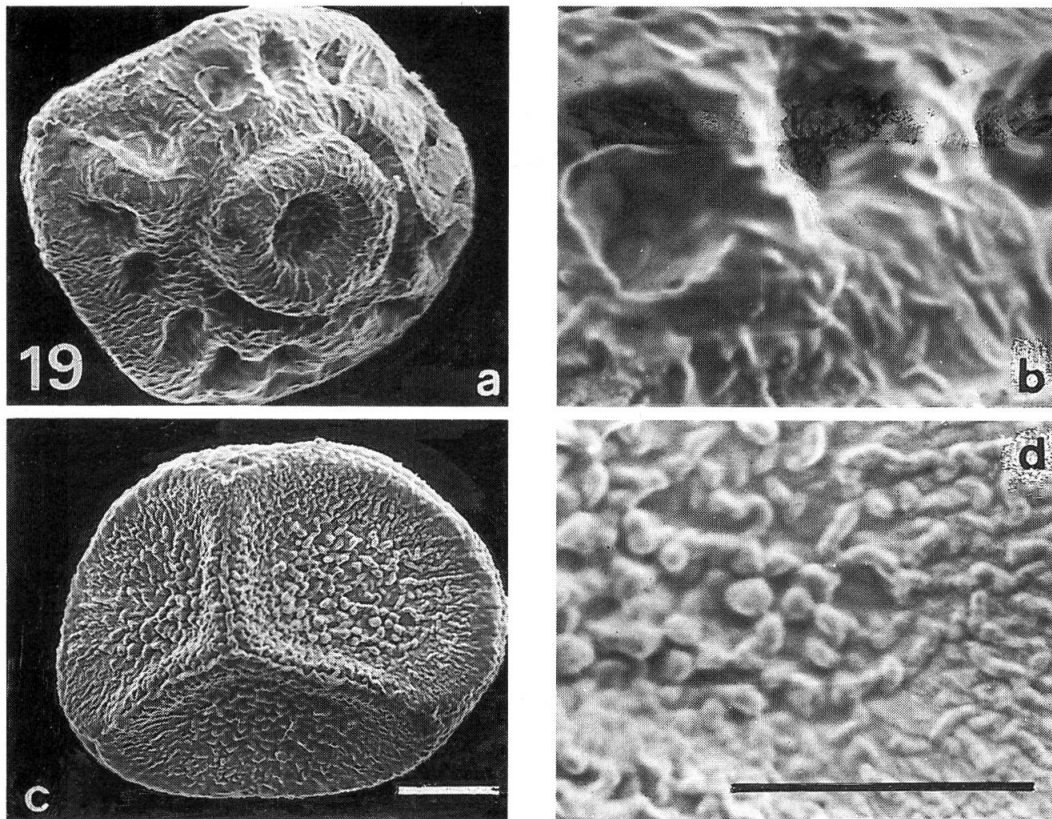
Esporas amarillas de 29-37 μm de diámetro. Superficie distal con ornamentación vermiculada con área levemente deprimida de 7-12 μm de diámetro en área central levantada de 18-23 μm de diámetro; cíngulo de 3-4 μm de ancho. Superficie proximal con marca trilete nítida; margo levemente levantado vermiculado, superficie restante de las áreas triangulares vermiculada. (Con MO \times 600 superficie vermiculada con leve depresión distal; superficies triangulares con tenue ornamentación vermiculada).

Pseudoelateres de 1-3 células pardas de 58-120 μm de largo y 7-12 μm de ancho.

18. *Phaeoceros fimbriatus* (Gott.) Gradst. in Gradstein and Hekking, J. Hattori Bot. Lab. 45: 123. 1979 (Lám. 9, fig. 18a-d).

- ≡ *Anthoceros fimbriatus* Gott., Ann. Sci. Nat. ser. 5, Bot. (1): 187. 1864, basionym. **Isolectotipi:** Boquerón, 2800 m, in umbrosis, Lindig febr. 1862 (BM, HBG) ≡ *Anthoceros fimbriatus* var. α *lindigianus* Gott., Ann. Sci. Nat. Ser. 5, Bot. (1): 188. 1864.
- = *Anthoceros fimbriatus* var. β *schlimianus* Gott., Ann. Sci. Nat. Ser. 5, Bot. (1): 188. 1864, syn. nov. **Isotipi:** Colombia, Sta. Marta, Minca, 4000 ft. L. Schlim 911, mai 1852 (G, PC, BM) ≡ *Aspiromitus schlimianus* Steph., Spec. Hep. 5: 964. 1916, syn. nov.
- = *Aspiromitus pulcherrimus* Steph., Spec. Hep. 5: 964. 1916, syn. nov. **Holotypus:** Costa Rica, sur le chemin de Carrillo 30 m, versant atlanticus, P. Biolley 3092, 11.1894 (Pittier & Durand 6068) (G).

Esporas amarillas de 35-42 μm de diámetro, con depresiones redondeadas de 4-5 μm de diámetro y 0.5-1.5 μm de profundidad, una depresión central y seis circundantes, resto de la superficie líneas vermiculares perpendiculares a las depresiones; superficie del cíngulo de 2 μm de ancho. Superficies triangulares con marca trilete cubiertas con verrugas con margo prominente verrugoso y verrugas agrupadas en el centro, hacia el cíngulo vermiculas dirigidas hacia el borde. (Con



Lám. 10. Fig. 19. — *Phaeoceros skottsbergii* (Steph.) S. Arnell, lectotypus: Juan Fernández, V. Colonial, Skottsberg 130 (G); a, vista distal; b, detalle de la vista distal; c, vista proximal; d, detalle de la vista proximal; escala equivale a 10 μ m.

MO \times 600 bien distinguibles las depresiones como áreas más blancas o vistas de perfil; marca trilete visible, margo levantado).

Pseudoelateres pardos pálidos o intensos con 4(5) células de 66-94 μ m de largo y 5-9 μ m de diámetro.

19. *Phaeoceros skottsbergii* (Steph.) S. Arnell, Ark. Bot. 4(1): 19. 1957 (Lám. 10, fig. 19a-d).

\equiv *Anthoceros skottsbergii* Steph., Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl. 46(9): 90. 1911 p.p., basionym. **Lectotypus:** Juan Fernández, Masatierra, Villa Colonial, Skottsberg 130, 22.8.1908 (G) (isolectotypus S).

Esporas amarillas de 42-47 μ m de diámetro con cingulo de 2.8 μ m. Superficie distal con umbon circular central prominente de 16-21 μ m de diámetro con área central hundida de 7-10 μ m de diámetro y otras 11 a 13(14) áreas hundidas aproximadamente circulares circundantes, de 2.8-4.7 μ m de diámetro; entre las depresiones superficie rugosa vermiculada. Superficie proximal con marca trilete nítida, margo menudamente verrugoso vermiculado, centro de las áreas triangulares con verrugas grandes aproximadas, hacia el borde superficie vermiculada. (Con MO \times 600 umbon central con área deprimida bien visible como también las numerosas depresiones circundantes y el centro verrugoso de las áreas triangulares).

Pseudoelateres pardos con 1-2(3) células de 54-94 μ m de largo y 7-9 μ m de diámetro.

Nota. — Lectotificación por EVANS (1930: 584).

Conclusiones

Por el presente estudio se concluye que en la actualidad se conocen a través de sus esporas, 19 especies americanas de *Phaeoceros* incluyendo *Phaeoceros austroandinus* Hässel, que se describe por primera vez aquí.

En la aparente uniformidad de las esporas amarillas de *Phaeoceros* se pueden distinguir en base a los caracteres de la superficie distal varios grupos de especies: 1) con esporas espinosas o baculadas, por ej. *Phaeoceros oreganus* (Aust.) Hässel, *Phaeoceros mohrii* (Aust.) Hässel, *Phaeoceros microsporus* (Steph.) Hässel, *Phaeoceros austroandinus* Hässel, *Phaeoceros huebschmannii* Hässel, *Phaeoceros wrightii* (Steph.) Hässel, *Phaeoceros pichinchensis* (Spruce) Hässel, *Phaeoceros gualaquizanus* (Steph.) Gradst., *Phaeoceros brevicapsulus* (Steph.) Hässel, *Phaeoceros carolinianus* (Mich.) Prosk. y *Phaeoceros flexivalvis* (Nees & Gott.) Hässel; 2) con proyecciones verrugosas grandes, por ej. *Phaeoceros tenuis* (Spruce) Hässel, *Phaeoceros hallii* (Aust.) Prosk., *Phaeoceros pearsonii* (M. A. Howe) Prosk.; 3) con fina ornamentación baja, por ej. *Phaeoceros bulbiculosus* (Brotero) Prosk. y *Phaeoceros chiloensis* (Steph.) Hässel; 4) con depresiones, por ej. *Phaeoceros squamuligerus* (Spruce) Hässel, *Phaeoceros fimbriatus* (Gott.) Gradst. y *Phaeoceros skottsbergii* (Steph.) S. Arnell.

Debido a la existencia de esporas idénticas en los ejemplares tipo se ha podido lograr la reunión de materiales coespecíficos. A continuación se provee la lista de los sinónimos y el nombre de la especie con la cual son coespecíficas, o su nombre correcto actual.

Sinónimos americanos

Incluye nombres referidos a especies con esporas amarillas

<i>Anthoceros andinus</i> Steph.	=	<i>Phaeoceros gualaquizanus</i> (Steph.) Gradst.
<i>A. argentinus</i> Jack & Steph.	=	<i>P. bulbiculosus</i> (Brotero) Prosk.
<i>A. arsenii</i> Steph.	=	<i>P. carolinianus</i> (Michx.) Prosk.
<i>A. bolanderi</i> Steph.	=	<i>P. pearsonii</i> (M. A. Howe) Prosk.
<i>A. brevicapsulus</i> Steph.	≡	<i>P. brevicapsulus</i> (Steph.) Hässel
<i>A. bulbiculosus</i> Brotero	=	<i>P. bulbiculosus</i> (Brotero) Prosk.
<i>A. carolinianus</i> Michx.	≡	<i>P. carolinianus</i> (Michx.) Prosk.
<i>A. chiloensis</i> Steph.	≡	<i>P. chiloensis</i> (Steph.) Hässel
<i>A. costatus</i> Steph.	=	<i>P. tenuis</i> (Spruce) Hässel
<i>A. cubanus</i> Steph.	=	<i>P. carolinianus</i> (Michx.) Prosk.
<i>A. dendroceroides</i> Steph.	=	<i>P. bulbiculosus</i> (Brotero) Prosk.
<i>A. donnellii</i> Aust.	=	<i>P. carolinianus</i> (Michx.) Prosk.
<i>A. dussii</i> Steph.	≡	<i>Leiosporoceros dussii</i> (Steph.) Hässel
<i>A. fimbriatus</i> Gott.	≡	<i>Phaeoceros fimbriatus</i> (Gott.) Gradst.
<i>A. fimbriatus</i> var. α <i>lindigianus</i> Gott.	≡	<i>P. fimbriatus</i> (Gott.) Gradst.
<i>A. fimbriatus</i> var. β <i>schlimianus</i> Gott.	=	<i>P. fimbriatus</i> (Gott.) Gradst.
<i>A. flexivalvis</i> Nees & Gott.	≡	<i>P. flexivalvis</i> (Nees & Gott.) Hässel
<i>A. flexivalvis</i> var. <i>minor</i> Gott.	=	<i>P. brevicapsulus</i> (Steph.) Hässel
<i>A. foliis majoribus...</i> Dill.	=	<i>P. carolinianus</i> (Michx.) Prosk.
<i>A. fructuosus</i> Steph.	=	<i>P. bulbiculosus</i> (Brotero) Prosk.
<i>A. glaziovii</i> Steph.	=	<i>P. bulbiculosus</i> (Brotero) Prosk.
<i>A. gualaquizana</i> Steph.	≡	<i>P. gualaquizanus</i> (Steph.) Gradst.
<i>A. hallii</i> Aust.	≡	<i>P. hallii</i> (Aust.) Prosk.
<i>A. hirtus</i> Steph.	=	<i>P. squamuligerus</i> (Spruce) Hässel
<i>A. hookerianus</i> Lehm.	=	<i>P. flexivalvis</i> (Nees & Gott.) Hässel
<i>A. kuhlmannii</i> Herz.	=	<i>P. carolinianus</i> (Michx.) Prosk.
<i>A. kuntzeanus</i> Steph.	=	<i>P. carolinianus</i> (Michx.) Prosk.
<i>A. laciniatus</i> Schwein.	=	<i>P. carolinianus</i> (Michx.) Prosk.
<i>A. laevis</i> L. p.p.	≡	<i>P. carolinianus</i> (Michx.) Prosk.

- Anthoceros laevis* var. *carolinianus* Lindberg
A. leiosporus Gott. ≡ *Phaeoceros carolinianus* (Michx.) Prosk.
≡ *Leiosporoceros dussii* (Steph.) Hässel
A. mohrii Aust. ≡ *P. mohrii* (Aust.) Hässel
A. oreganus Aust. ≡ *P. oreganus* (Aust.) Hässel
A. pallidus Steph. = *P. gualaquizanus* (Steph.) Gradst.
A. papulosus Steph. = *P. flexivalvis* (Nees & Gott.) Hässel
A. parvus Steph. = *P. carolinianus* (Michx.) Prosk.
A. pearsonii M. A. Howe ≡ *P. pearsonii* (M. A. Howe) Prosk.
A. phymatodes M. A. Howe = *P. hallii* (Aust.) Prosk.
A. pichinchensis Spruce ≡ *P. pichinchensis* (Spruce) Hässel
A. planus Steph. = *P. carolinianus* (Michx.) Prosk.
A. pringlei Steph. = *P. tenuis* (Spruce) Hässel
A. propaguliferus Steph. ≡ *P. propaguliferus* (Steph.) Prosk.
A. reticulatus Steph. = *P. oreganus* (Aust.) Hässel
A. rigidus Lehm. ex Gott. n. nud. = *Leiosporoceros dussii* (Steph.) Hässel
A. rupicolus Steph. = *Phaeoceros flexivalvis* (Nees & Gott.) Hässel

A. skottsbergii Steph. ≡ *P. skottsbergii* (Steph.) S. Arnell
A. speciosus Steph. = *P. chiloensis* (Steph.) Hässel
A. squamuligerus Spruce ≡ *P. squamuligerus* (Spruce) Hässel
A. sulcatus Aust. = *P. hallii* (Aust.) Prosk.
A. tenerrimus Steph. = *P. bulbiculosus* (Brotero) Prosk.
A. tenuis Spruce n. nud. ≡ *P. tenuis* (Spruce) Hässel
A. tenuis Spruce ≡ *P. tenuis* (Spruce) Hässel
A. undulatus Steph. = *P. bulbiculosus* (Brotero) Prosk.
A. venosus auct. ≡ *P. gualaquizanus* (Steph.) Gradst.
A. wettsteinii Steph. = *P. bulbiculosus* (Brotero) Prosk.
A. wrightii Steph. ≡ *P. wrightii* (Steph.) Hässel
Aspiromitus allionii Steph. = *P. carolinianus* (Michx.) Prosk.
A. dussii Steph. ≡ *Leiosporoceros dussii* (Steph.) Hässel
A. hookeri (Lehm.) Steph. = *Phaeoceros flexivalvis* (Nees & Gott.) Hässel

A. leiosporus Gott. ex Steph. = *Leiosporoceros dussii* (Steph.) Hässel
A. microsporus Steph. ≡ *Phaeoceros microsporus* (Steph.) Hässel
A. pringlei Steph. = *P. tenuis* (Spruce) Hässel
A. pulcherrimus Steph. = *P. fimbriatus* (Gott.) Gradst.
A. rigidus (Lehm. ex Gott.) Steph. = *Leiosporoceros dussii* (Steph.) Hässel
A. schlimianus Steph. = *P. fimbriatus* (Gott.) Gradst.
Notothylas hallii Aust. m.s. ≡ *P. hallii* (Aust.) Prosk.
Phaeoceros chiloensis (Steph.)
S. Arnell n. ileg. = *P. chiloensis* (Steph.) Hässel
P. donellii auct. = *P. carolinianus* (Michx.) Prosk.
P. (Aspiromitus) dussii (Steph.)
S. Arnell n. inval. = *Leiosporoceros dussii* (Steph.) Hässel
P. dussii (Steph.) Hasegawa ≡ *Leiosporoceros dussii* (Steph.) Hässel
P. fructuosus (Steph.) Hässel = *P. bulbiculosus* (Brotero) Prosk.
P. kuhlmannii (Herz.) Hell = *P. carolinianus* (Michx.) Prosk.
P. laevis subsp. *carolinianus* (Michx.)
Prosk. ≡ *P. carolinianus* (Michx.) Prosk.
P. laevis fo. *carolinianus* Schust. ≡ *P. carolinianus* (Michx.) Prosk.

AGRADECIMIENTOS

Por el préstamo de los ejemplares utilizados para este estudio estoy muy agradecida a los curadores y colegas de las siguientes instituciones, que se han empeñado con gran dedicación a la localización de los ejemplares solicitados: Drs. J. F. M. Cannon y A. Harrington del British Museum of Natural History (Londres); Dr. Guido Moggi del Museo Botánico (Florencia); Dra. Patricia Geissler del Conservatoire et Jardin Botaniques (Ginebra); Drs. Klaus Kubitzki y Tassilo Feurer del Botanisches Institut (Hamburgo); Dr. Pekka Isovita del Botanical Museum de la Universidad (Helsinki); Dr. F. K. Meyer del Herbarium Hausknecht de la Friedrich Schiller Universität (Jena); Dr. Hannes Hertel de la Botanische Staatssammlung (München); Dr. J. Franks y Dr. S. Edwards del Manchester Museum de la Universidad (Manchester); Drs. P. K. Holmgren y B. Thiers del New York Botanical Garden (Bronx); Dra. Helene Bischler del Laboratoire de Cryptogamie del Museum National d'Histoire Naturelle (París); Dr. B. C. Stone de la Academy of Natural Sciences (Philadelphia); Drs. T.-B. Engelmark y U. Malmgren del Swedish Museum of Natural History (Estocolmo); Sr. Daniel Vital del Instituto de Botánica (Sao Paulo); Dra. Isabelle Tavares de la Universidad de California (Berkeley) y Dr. U. Passauer del Naturhistorisches Museum (Viena).

Los estudios con el MEB fueron efectuados con el apoyo técnico y la elaboración de los Sres. Dante Gimenez y Guillermo Garbino del CEMIEBFO de la Universidad de Buenos Aires, cuyo esfuerzo se agradece en esta oportunidad. El armado de las láminas fue realizado por Matilde Goncalvez Carralvez y el tipeado y control de los datos bibliográficos por la Sra. Marta Rubies cuya labor ha sido altamente estimada.

Finalmente deseo agradecer la publicación de este trabajo a las autoridades del Conservatoire et Jardin Botaniques de Ginebra, institución que aportó la mayoría de los especímenes estudiados.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARNELL, S. (1957). Hepaticae collected during Dr. and Mrs. C. Skottsberg's second expedition to the Juan Fernández Islands Dec. 1954-March 1955. *Ark. Bot.* ser. 2, 4(1): 1-21.
- ARNELL, S. (1958). *Hepatics from Tristan da Cunha. Results Norwegian Scientific Exped. to Tristan da Cunha 1937-1938* 42: 1-76.
- ARNELL, S. (1959). Hepatics collected by Dr. G. Degelius on Martinique and in French Guiana in 1958. *Sv. Bot. Tidskr.* 53(4): 499-506.
- BONNER, C. E. B. (1962-1963). *Index Hepaticarum* 1: 1-925.
- EVANS, A. W. (1930). The thallose Hepaticae of the Juan Fernández Islands. In: SKOTTSBERG, C., *The Natural History of Juan Fernández and Easter Island*, 2: 551-586.
- GRADSTEIN, S. R. & W. H. A. HEKKING (1979). Studies on Colombian cryptogams IV. A catalogue of the Hepaticae of Colombia. *Journ. Hattori Bot. Lab.* 45: 93-144.
- HASEGAWA, J. (1984). Distribution of Japanese species of Anthocerotaceae. *Journ. Hattori Bot. Lab.* 56: 21-28.
- HASEGAWA, J. (1986). Anthoceros dussii Steph. (Anthocerotae) and its isobilateral spore tetrads. *Hikobia* 9: 357-360.
- HÄSSEL DE MENÉNDEZ, G. G. (1986a). Leiosporoceros Hässel n. gen. and Leiosporocerotaceae Hässel n. fam. of Anthocerotopsida. *Journ. Bryol.* 14: 255-259.
- HÄSSEL DE MENÉNDEZ, G. G. (1986b). Neue Lebermoosfunde aus dem Nordosten Argentiniens. (Hallazgos nuevos de hepáticas en el nordeste de la Argentina). *Veröff. Geobot. Inst. ETH., Stiftung Rübel, Zürich* 91: 293-304.
- HÄSSEL DE MENÉNDEZ, G. G. (1987). Phaeoceros laevis (L.) Prosk. and P. carolinianus (Michx.) Prosk., their spores. *Journ. Hattori Bot. Lab.* 62: 281-288.
- HELL, K. G. (1969). *Briofitas talosas dos arredores da cidade de Sao Paulo (Brasil)*. Univ. Sao Paulo, Fac. Fil. Ciencias e Letras, Bol. 335, Bot. 25, 190 pp.
- JACK, J. B. & F. STEPHANI (1895). Hepaticae Lorentzianae. *Hedwigia* 34: 312-318.
- PROSKAUER, J. (1951). Studies on Anthocerotales III. The genera Anthoceros and Phaeoceros. *Bull. Torrey Club* 78(4): 331-349.
- PROSKAUER, J. (1954). *The European Anthocerotaceae*. Rapports et communications VIII^e Congrès Intern. de Bot. 16: 68-69. Paris.
- PROSKAUER, J. (1958). Nachtrag zur Familie Anthocerotaceae. *Sond. Rabenh. Kryptogam.* VI(3): 1303-1319.
- STEPHANI, F. (1912-1917). *Species Hepaticarum* V: 1-1022. Genève et Bâle, Georg & Cie, Libraires Ed., Lyon.
- STOTLER, R. & B. CRANDALL-STOTLER (1977). A checklist of the Liverworts and Hornworts of North America. *The Bryologist* 80(30): 405-429.

