

PTERIDOFITAS

GEORGE YATSKIEVYCH,¹ THOMAS R. VAN DEVENDER² Y ANA LILIA REINA-GUERERRO³

RESUMEN. El estado de Sonora tiene una flora de pteridofitas (helechos y licofitas) diversa que consiste de 16 familias con 39 géneros y 142 taxones. Colectivamente, esto representa más del 13% de la diversidad de plantas vasculares sin semilla en México. Los siete géneros con más especies representan 58% de la flora de pteridofitas, pero 18 géneros están representados por una sola especie. La flora pteridofita de Sonora se caracteriza mejor como de zona cálida-templada. Muchos de los grupos tropicales como helechos encaje (Hymenophyllaceae) y helechos arbóreos (Cyatheaceae, Dicksoniaceae) no están representados y una sola especie es regularmente una epífita. La flora también tiene una gran influencia de la sequía estacional. Las especies de humedal están muy pobremente representadas en la flora. Sin embargo, el estado es un centro de diversidad de Pteridaceae, donde muchas especies tienen adaptaciones para evitar o soportar la sequía. Cerca de la mitad (66) de las especies de pteridofitas en Sonora se encuentran en esta familia. Sólo dos especies de pteridofitas son endémicas a Sonora, únicamente cuatro taxones adicionales están restringidos al noroeste de México y otras doce especies son endémicas al noroeste de México y el suroeste de Estados Unidos. Así, el endemismo regional es relativamente bajo. Afortunadamente, sólo hay dos pteridofitas no nativas en la flora. El conocimiento de las pteridofitas sonorenses aún se encuentra relativamente incompleto, con 21 municipios dispersos sin ejemplares de herbario y otros 32 con cinco o menos especies de helechos representados en herbarios. Dos municipios tienen considerablemente más registros de pteridofitas que otros: Yécora (79 especies) y Álamos (78 especies); cada uno tiene casi cuatro veces más la cantidad de especies registradas en el siguiente nivel más alto (Nogales, con 21 especies).

¹ Missouri Botanical Garden.

² Sky Island Alliance.

³ University of Arizona.

ABSTRACT. The state of Sonora has a rich pteridophyte (fern and lycophyte) flora that consists of 16 families comprising 39 genera and 142 total taxa. Collectively, these represent more than 13% of the diversity of seed-free vascular plants in Mexico. The seven most speciose genera account for account 58 percent of the overall pteridophyte flora, but 18 genera are represented by just a single species. The pteridophyte flora of Sonora is best characterized as warm-temperate. Many of the tropical groups are not represented, including filmy ferns (Hymenophyllaceae) and tree ferns (Cyatheaceae, Dicksoniaceae), and only one species is regularly epiphytic. The flora also is heavily influenced by seasonal drought. Wetland species are poorly represented in the flora. However, the state is a center of diversity for the Pteridaceae, many of which have adaptations to avoid or withstand drought. Nearly half (66) of the Sonoran pteridophyte species are in this family. There are only two pteridophyte species endemic to Sonora, only four additional taxa that are restricted to northwestern Mexico, and another 12 species that are endemic to northwestern Mexico and the southwestern United States. Thus regional endemism is relatively low. Fortunately, there are only two non-native pteridophytes in the flora. Knowledge of Sonoran pteridophytes is still relatively incomplete, with 21 scattered municipios lacking any herbarium vouchers and 32 others with five or fewer fern species represented in herbaria. Two municipios have significantly more pteridophyte records than others: Yecora (79 species) and Alamos (78 species) each have nearly four times as many species recorded as the next highest number (Nogales, with 21 species).

INTRODUCCIÓN

Las pteridofitas son plantas vasculares cuyos ciclos de vida se caracterizan por la producción de espo-

ras libres y una alternancia de generaciones gametofíticas y esporofíticas separadas, a diferencia de la producción de órganos especializados como son las flores, los frutos y las semillas. Los términos *pteridofitas*, *helechos* y *afines* y *criptógamas vasculares* son nombres informales para un grupo filogenéticamente diverso de cerca de trece mil especies que exhiben variaciones de este tipo de ciclo de vida menos complejo. La investigación con datos de fósiles, análisis morfológicos y anatómicos y estudios moleculares durante las dos últimas décadas (resumido en Smith *et al.*, 2006), ha establecido que el grupo de las licofitas representa el linaje basal de las plantas vasculares y que el resto de los helechos son un grupo hermano de las espermatofitas. Esto ha resultado en una reclasificación de las pteridofitas, con la consecuencia de que algunos grupos como los *Equisetum* o «cola de caballo» (Equisetaceae) y los helechos escobeta (Psilotaceae), que anteriormente se consideraban como afines de los helechos, actualmente son consideradas como miembros primitivos del verdadero linaje de los helechos.

Se han propuesto varias clasificaciones taxonómicas para las pteridofitas, pero para algunos grupos todavía persisten controversias sobre la delimitación de algunas familias y géneros. Hasta hace poco, muchos botánicos del continente americano han usado un sistema de clasificación que fue desarrollado en un principio por Tryon y Tryon (1982) y ligeramente corregido por Kramer (1990). Sin embargo, recientemente se ha publicado una nueva clasificación más amplia de los helechos existentes (Smith *et al.*, 2006), surgida como respuesta a los numerosos estudios taxonómicos y filogenéticos que se han hecho en las dos últimas décadas y que también refleja el consenso reciente de que un linaje solitario de helechos se separa bastante de las licofitas. Esta nueva clasificación es la que se sigue en el presente trabajo.

Ecológicamente hablando, los helechos se diferencian de las plantas con semilla en que las esporas son el principal medio de dispersión y que no hay interacción entre estructuras reproductivas atractivas como flores y frutos con vectores anima-

les para terminar el ciclo de vida. El concepto de que las esporas microscópicas de dispersión anemófila de la mayoría de los helechos facilita la dispersión a larga distancia, haciéndolos excelentes colonizadores contrasta con la observación de que muchas especies de helechos ocupan nichos ecológicos relativamente limitados en microhábitats especializados o en sustratos restringidos. El hecho de que casi todos los helechos producen un gametofito no vascular de vida independiente con una tolerancia limitada a la sequía y que las especies sexuales necesitan la presencia de cuerpos de agua donde los espermatozoides móviles puedan viajar a un huevo para efectuar la fertilización, tiene limitantes para que los helechos crezcan en muchos hábitats. Así, las floras de helechos en todo el mundo tienden a representar una mezcla de especies relativamente comunes con una distribución amplia, ocurrencias disyuntas menos comunes de especies que son más comunes en otras partes y los taxones menos comunes que son las endémicas a la región.

La mayoría de las pteridofitas son isosporadas y producen cantidades relativamente grandes de esporas microscópicas (normalmente 30-60 μm) con morfología similar que producen gametofitos potencialmente bisexuales. Sin embargo, un pequeño número de helechos principalmente acuáticos, incluyendo algunas licofitas, son heterosporados. Estas plantas producen numerosas microsporas microscópicas que se desarrollan como gametofitos masculinos y muchas menos megasporas (esporas grandes) de hasta 1 mm que producen gametofitos femeninos. Las discusiones sobre la dispersión de largo alcance y la capacidad de colonización de los helechos se basan principalmente en especies isosporadas, en las cuales, en teoría, una especie solitaria puede dar origen a una nueva planta esporófito. Los helechos heterosporados por lo regular son más difíciles de dispersar por corrientes de aire (al menos las megasporas) y también requieren que coincida la proximidad de dos esporas y los subsiguientes gametofitos unisexuales a fin de que la reproducción sexual sea exitosa.

Por otro lado, en climas especialmente severos, y con sequías estacionales como los que predomi-

nan en Sonora, algunas especies de helechos se reproducen de forma apomíctica y no por el ciclo de vida sexual normal. Estas plantas producen esporas sin reducir que dan origen a gametofitos, pero no se producen células de óvulos y el nuevo tejido esporofítico se diferencia asexualmente de forma directa de las células gametofíticas. Ese tipo de plantas generalmente requiere menos tiempo para crecer y madurar que la generación gametofítica y no necesita de cuerpos de agua para completar su ciclo de vida. Los taxones apomícticos tienden a superar a sus progenitores sexuales y en muchos casos parecen que reemplazan de forma gradual a sus progenitores sexuales dentro de su rango de distribución.

Perspectiva histórica

La exploración botánica de Sonora es una actividad relativamente moderna. De hecho, el presente trabajo es el primer intento por recopilar un listado completo de la flora de pteridofitas del estado. No es sino hasta fechas recientes que algunos colectores se han interesado en los helechos, aunque una buena cantidad de ejemplares se ha acumulado en los herbarios como resultado de actividades botánicas generales en Sonora.

Los primeros botánicos profesionales que visitaron Sonora fueron los seis asignados al primer inventario de la frontera México-Estados Unidos que se realizó en 1848: John M. Bigelow, Charles C. Parry, Arthur C. V. Schott, Edmund K. Smith, George Thurber y Charles Wright. Aunque el informe de la expedición incluía una lista de 45 taxones de pteridofitas, sólo en uno de ellos se cita claramente que fue de Sonora: un ejemplar de *Cheilanthes fendleri* colectado por Parry (Eaton, 1858). Sin embargo, el informe no incluye los registros de cada ejemplar colectado durante la expedición. Por ejemplo, el ejemplar más antiguo que examinamos para este trabajo es un ejemplar de *Notholaena grayi*, colectado por Schott en 1855 en la sierra del Pajarito, la que cruza la frontera Arizona-Sonora. Ellos viajaron y colectaron desde Agua Prieta a Santa Cruz y Nogales en el actual estado de Sonora.

Edward Palmer, un colector empedernido de la

flora mexicana, primero exploró partes del noroeste de Sonora en 1869 y 1870 (McVaugh, 1956). Según McVaugh, después colectó en varias partes del estado durante expediciones realizadas en 1887, 1889, 1890-1892 y 1897. Aunque Palmer hizo muchas colecciones importantes de helechos en otros estados de México, colectó muy pocos ejemplares de éstos durante sus viajes a Sonora.

Las siguientes colectas de pteridofitas en Sonora fueron hechas por el botánico y antropólogo sueco Carl V. Hartman y el botánico americano Francis E. Lloyd. Ellos acompañaban al explorador noruego Carl Lumholtz en su expedición arqueológica a México en 1890-1893, la cual empezó en Bisbee, Arizona, siguiendo hacia el sur y el este y pasando a la porción occidental de Chihuahua en ruta al centro y sur de México (Lumholtz, 1902). Los ejemplares de helechos que se obtuvieron en esta colecta general de plantas incluye el material tipo de *Argyrochosma lumholtzii*.

Otro estudio de la frontera México-Estados Unidos empezó en 1892 y el colector de plantas de esta expedición fue Edgar Mearns, un especialista en mamíferos. Mearns describió la vegetación del noreste de Sonora pero sólo reportó en forma general la flora de la región y colectó muy pocas herbáceas (White, 1948).

Una pequeña cantidad de pteridofitas de Sonora siguió acumulándose en los herbarios más grandes de Estados Unidos hasta finales de la década de 1920, pero en general casi no había exploración botánica en el estado. Esto empezaría a cambiar durante la década de 1930, cuando se iniciaron exploraciones botánicas más completas en varias partes de la región. Tres proyectos florísticos y de vegetación muy importantes comenzaron en esta década, los cuales se enfocaron al noreste, al oeste y a la parte sureste del estado.

Los estudios de vegetación de la región del Desierto Sonorense y áreas adyacentes realizados por Forrest Shreve empezaron en 1932 (Shreve y Wiggins, 1964). Él y sus colegas comenzaron a coleccionar de forma extensiva en la porción desértica del estado, incluyendo las sierras aisladas en el Desierto Sonorense y las altitudes bajas de las sierras ma-

drenses en su parte oriental. Casi al mismo tiempo, Ira L. Wiggins inició sus estudios sobre la flora vascular del Desierto Sonorense, lo que implicó colectas extensivas por toda la región. Wiggins hizo varios de sus primeros viajes con Shreve y sus colegas, pero ya que Wiggins era más joven, continuó con sus investigaciones hasta 1963, mucho después de la muerte de Shreve en 1950. Los helechos colectados en Sonora durante uno de los primeros viajes que realizaron juntos en 1934 fueron reportados por otro miembro de la expedición, Jack Whitehead (1937). Después Wiggins (1943) publicó un trabajo más general sobre colectas de helechos en el Desierto Sonorense. El tratamiento florístico total para el Desierto Sonorense producto de este esfuerzo (Shreve y Wiggins, 1964) incluye 55 especies de pteridofitas de las cuales 29 se registran de Sonora.

Howard Scott Gentry hizo su primer viaje a la región del río Mayo del sur de Sonora y la parte adyacente de Chihuahua en 1933. Sus estudios en la región durarían más de 27 meses de tiempo total en el campo (hasta finales de 1939) para culminar en su monumental publicación sobre la vegetación y flora, *Rio Mayo Plants* (Gentry, 1942). Gentry incluyó 24 especies de pteridofitas en su catálogo de la flora, de los cuales 16 eran registros de Sonora. Unos de sus hallazgos, como es el caso de *Dennstaedtia distenta* (Kunze) Moore (la que él reportó como *Dicksonia* aff. *rubiginosa*), no se han colectado de nuevo en el estado desde que Gentry hizo las colectas originales.

El tercer proyecto florístico importante que empezó en la década de 1930 fue el trabajo de Stephen S. White en la región del río Bavispe, al noroeste de Sonora. White y sus colegas realizaron cuatro expediciones importantes a caballo en esta área entre 1938 y 1941 y colectaron bastantes ejemplares. Los helechos fueron colectados principalmente por White y el briólogo Edwin A. Phillips. En su reporte de la vegetación y la flora, White (1948) incluyó una lista de 47 especies basándose en más de ciento treinta colectas de pteridofitas, el catálogo más extenso de pteridofitas de Sonora publicado hasta entonces.

Aunque se siguió colectando en Sonora durante las dos décadas siguientes, no fue sino hasta la de 1970 que el interés florístico en Sonora se intensificó de nuevo. Durante esta década, los autores empezaron trabajo de campo en Sonora y numerosos botánicos de Arizona comenzaron a coleccionar plantas y datos: Mark A. Dimmitt, Richard S. Felger, Mark Fishbein, Pierre Fischer, Deborah E. Goldberg, Gene Joseph, Paul S. Martin, Charles T. Mason Jr., Steven P. McLaughlin, Frank Reichenbacher y Greg Starr. La colecta se ha intensificado en las últimas décadas conforme otros botánicos se han interesado en las plantas de Sonora. Estas actividades de colecta han producido datos sobre porciones del estado antes ignoradas, como es el caso de las sierras de caliza en la planicie costera (Yatskievych y Fischer, 1983).

Notable entre los trabajos más recientes es el trabajo etnobotánico y florístico de Richard S. Felger sobre las plantas de la porción noroeste del estado (Felger, 1980, 1999 y 2000; Felger y Lowe, 1976). Estos inventarios han conducido a un entendimiento mucho más completo de la abundancia y distribución de pteridofitas en esta región caliente y seca.

Entre los proyectos más ambiciosos de los volúmenes florísticos a gran escala recientemente publicados sobre Sonora se encuentra el trabajo de Paul S. Martín y sus numerosos colegas para revisar la obra clásica de Gentry de la flora del río Mayo. En ese trabajo, Yatskievych y Piper (1998) catalogaron 82 especies de helechos de la porción Sonorense de la región, más de tres veces la cantidad publicada en el listado original de Gentry (1942), en lo que constituyó la lista más larga de pteridofitas de Sonora previa al presente trabajo. Debe mencionarse que el área geográfica incluida en la edición revisada también era un poco más grande que la que cubrió Gentry.

Los estudios florísticos en Sonora se distinguen de los de otros estados mexicanos porque han sido realizados principalmente por botánicos de Estados Unidos. Relativamente muy pocos botánicos de las principales instituciones de México han colectado en Sonora y muy pocos de ellos han in-

cluido ejemplares de pteridofitas. Hasta cierto punto a Sonora se le ha visto como «la frontera» por los botánicos mexicanos del sur, salvo por los que han estudiado la familia Poaceae con la intención de mejorar el potencial del agostadero, así como por las almas valientes que han estudiado grupos de angiospermas especializadas como son la Cactaceae y los zacates para forraje ganadero (Beetle *et al.*, 1991). Adicionalmente, hasta cerca de 1990, los programas de botánica en las universidades de Sonora no estaban muy involucrados en inventarios florísticos, aunque esto ha cambiado de forma importante, ya que se ha contratado a botánicos de campo, especialmente en la Universidad de Sonora.

El presente estudio se basa en el examen de cerca de mil cuatrocientos especímenes de pteridofitas de Sonora (muchos con duplicados en dos o más herbarios). Éstos provienen principalmente de las ricas colecciones de la University of Arizona y del Missouri Botanical Garden, con especímenes adicionales selectos para estudio de varios herbarios, entre los que se incluyen: University of California at Berkeley, University of California at Riverside, California Academy of Sciences, Gray Herbarium of Harvard University, University of Michigan, New York Botanical Garden, U.S. National Herbarium y el Herbario Nacional de la Universidad Nacional Autónoma de México. Aunque pareciera que mil cuatrocientos ejemplares son una muestra grande, existen muchas oportunidades para obtener nuevos e importantes datos sobre la flora de pteridofitas del estado, especialmente en porciones del este de Sonora entre las regiones de los ríos Mayo y Bavispe, las cuales habían estado relativamente sin caminos hasta épocas recientes.

DIVERSIDAD TAXONÓMICA

Los taxones de pteridofitas documentados para Sonora se enlistan en el apéndice (véase disco compacto). Por conveniencia, nuestro criterio taxonómico a nivel genérico y específico se basa en el reciente tratamiento florístico de las pteridofitas de México por Mickel y Smith (2004). Algunos pun-

tos de controversia taxonómica o potencial desacuerdo con esa obra se discuten brevemente con notas al final del registro taxonómico pertinente. Sólo en los géneros *Astroblepis* y *Notholaena* decidimos segregarse unas cuantas subespecies y una especie que Mickel y Smith (2004) trataron pero no reconocieron formalmente. La clasificación de familias de helechos ha sido controversial por más de un siglo. Nosotros seguimos el sistema reciente propuesto por Smith *et al.* (2006), la única clasificación de familias de helechos respaldada con análisis filogenéticos usando datos morfológicos y moleculares.

El listado florístico actual de las pteridofitas de Sonora incluye 16 familias en 39 géneros y 142 taxones en total (136 especies y seis taxones intraespecíficos adicionales sin incluir unos cuantos híbridos ínterespecíficos). En la tabla 1 se presentan los totales de familias, géneros y especies en la flora. Los dos géneros con más especies en Sonora son *Cheilanthes* (27 sp.) y *Selaginella* (16 sp.); éstas representan más del treinta por ciento de la pteridoflora de Sonora. Otros géneros con más de cinco especies en Sonora incluyen *Asplenium* (8 sp.), *Pellaea* (8 sp.), *Adiantum* (7 sp.), *Argyrochosma* (6 sp.) y *Notholaena* (6 sp.). Los siete géneros con más especies representan 58% de la flora total de helechos. Salvo por *Asplenium*, todos estos géneros son ricos en especies xerófitas. Por otro lado, 18 géneros están representados por una sola especie en Sonora.

En la tabla 2 se compara la pteridoflora de Sonora con otras floras selectas. Las especies sonorenses representan más del 13% de la diversidad total de especies de helechos de México. Como lo mencionan Steinmann y Felger (1997) y otros, no hay una separación biogeográfica clara entre Sonora y las unidades políticas adyacentes de Arizona, Chihuahua y Sinaloa. Las floras de estas regiones gradualmente se mezclan unas con otras. Sin embargo, el Golfo de California representa una barrera para la dispersión de plantas de tierra firme a Baja California. Los vientos generados por la actividad del monzón de verano proveniente del sur o el suroeste impactan sólo la parte sur de la península. La cordillera de la península no es continua, la superficie terrestre es estrecha y pequeña y la tie-

Tabla 1. Relación total de las pteridofitas de Sonora
(en la clasificación de las familias se sigue a Smith *et al.*, 2006, y en los géneros, especies e infrataxones a Mickel y Smith, 2004)

Nombre	Número de géneros	Número de especies	Nombre	Número de géneros	Número de especies
Anemiaceae	1		Psilotaceae	1	
<i>Anemia</i>		3	<i>Psilotum</i>		2
Aspleniaceae	1		Pteridaceae	13	
<i>Asplenium</i>		8	<i>Adiantum</i>		7
Blechnaceae	2		<i>Anogramma</i>		1
<i>Blechnum</i>		2	<i>Argyrochosma</i>		6
<i>Woodwardia</i>		3	<i>Astrolepis</i>		4
Dennstaedtiaceae	2		<i>Bommeria</i>		2
<i>Dennstaedtia</i>		1	<i>Cheilanthes</i>		27
<i>Pteridium</i>		1	<i>Cheiloplecton</i>		1
Dryopteridaceae	3		<i>Mildella</i>		1
<i>Dryopteris</i>		1	<i>Notholaena</i>		6
<i>Elaphoglossum</i>		1	<i>Pellaea</i>		8
<i>Phanerophlebia</i>		3	<i>Pentagramma</i>		1
Equisetaceae	1		<i>Pityrogramma</i>		1
<i>Equisetum</i>		2	<i>Pteris</i>		1
Marsileaceae	1		Salviniaceae	2	
<i>Marsilea</i>		2	<i>Azolla</i>		1
Ophioglossaceae	2		<i>Salvinia</i>		1
<i>Botrychium</i>		2	Selaginellaceae	1	
<i>Ophioglossum</i>		3	<i>Selaginella</i>		16
Plagiogyriaceae	1		Thelypteridaceae	1	
<i>Plagiogyria</i>		1	<i>Thelypteris</i>		3
Polypodiaceae	4		Woodsiaceae	3	
<i>Campyloneurum</i>		1	<i>Athyrium</i>		1
<i>Phlebodium</i>		1	<i>Cystopteris</i>		1
<i>Pleopeltis</i>		1	<i>Woodsia</i>		5
<i>Polypodium</i>		4	Totales	16 familias	39 géneros
					136 especies

rra al norte que une a Baja California y Sonora por lo general es muy caliente y muy seca para ser ruta de migración de helechos. Así, la flora de helechos de la península es considerablemente menos diversa que la tierra continental adyacente de Sonora, ya que tiene doce géneros menos y su total está por debajo de la mitad de especies presentes en Sonora.

La flora de helechos de Sinaloa aún no se ha estudiado a detalle y no se dispone de un listado actualizado. Mickel y Smith (2004) ubicaron en un mapa varios helechos cuyo rango de distribución se extiende hasta Sinaloa pero no a Sonora. La mayoría de éstos son especies tropicales que por lo general no crecen al norte del Trópico de Cáncer en el sur de Sinaloa. Así, no se esperan muchas

adiciones del sur para la pteridoflora de Sonora. La cumbre de la Sierra Madre Occidental aparentemente no es una barrera biogeográfica formidable para la dispersión de pteridofitas. Las floras de helechos de Sonora y Chihuahua comparten cerca de cien especies (cerca de 73% de la flora de Sonora). Las especies en Chihuahua, pero no en Sonora, principalmente se centran en la flora del Desierto Chihuahuense y no ocurren en sitios altos en la Sierra Madre. Algunos de los helechos de Chihuahua que ocurren principalmente en áreas menos desérticas son candidatos perfectos para encontrarse en Sonora. Entre éstos se incluyen *Asplenium chihuahuense*, *Elaphoglossum muelleri*, *Polypodium guttatum*, *P. hartwegianum*, *P. hesperium*, y *P. subpe-*

Tabla 2. Comparación de la flora de pteridofitas de Sonora con otras pteridofloras selectas de México

Flora	Referencia	Número de géneros	Número de especies
México	Mickel y Smith, 2004	124	1 009
Sonora	Presente trabajo	39	136
Arizona	Yatskievych y Windham (sin publ.)	30	104
Baja California	Wiggins, 1980	27	65
Chihuahua	Correll y Johnston (1962, 1978); Yatskievych y Piper (1998)	39	141

Notas: la cantidad de géneros se ha ajustado para reflejar la clasificación de Mickel y Smith (2004). Para el resumen de las pteridofitas mexicanas en otras partes del país véase Tejero-Díaz y Mickel (2004).

tiolatum. Por ejemplo, gran parte de estas adiciones potenciales para la pteridoflora de Sonora han sido reportadas de la región del Parque Nacional Cascada de Basaseachi, que se encuentra tan sólo a cincuenta kilómetros (por aire) de la frontera con Sonora (Spellenberg *et al.*, 1996).

La flora de helechos de Arizona, con treinta géneros y 104 especies, es menos diversa que la de Sonora. Estas dos regiones comparten solamente 63 especies (62% de la flora total de helechos de Arizona y 46% de la flora de Sonora). La diferencia entre las dos floras se debe principalmente a la influencia del norte en la flora pteridofita de Arizona (especialmente en los géneros *Asplenium*, *Botrychium*, *Cystopteris* y *Woodsia*) y a que varias de las especies más tropicales tienen su límite norte de distribución al sur de la frontera internacional. Entre las especies compartidas se incluyen tanto especies del Desierto Sonorense como aquéllas con distribuciones de montaña relativamente amplias. En el futuro se espera detectar pocos helechos de Arizona en Sonora. Éstas principalmente son especies de montaña como *Adiantum aleuticum* (Rupr.) C.A. Paris, *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm. y *Polypodium hesperium* Maxon, las que quizás se encuentren en la cordillera de la Sierra Madre Occidental. Adicionalmente, es posible que dos taxones, principalmente del Desierto Chihuahuense: *Argyrochosma limitanea* subsp. *mexicana* y *Notholaena neglecta*, se encontrarán en las áreas de caliza del noreste de Sonora. Asimismo, en el futuro es de esperar que pocos helechos de Sonora se encuentren en Arizona. Dos posibilidades son los taxones principalmente del Desierto Chihuahuense: *Astrolepis cochisensis* subsp. *chihuahuensis* y *Ar-*

gyrochosma fendleri, que con el tiempo quizás se documenten de la región más al sureste de Arizona.

ASPECTOS BIOGEOGRÁFICOS Y ECOLÓGICOS

La flora pteridofita de Sonora se caracteriza mejor como la de una zona cálida-templada. Muchos de los grupos obvios de helechos tropicales, como es el caso de los helechos encaje (Hymenophyllaceae) y los helechos arbóreos (Cyatheaceae, Dicksoniaceae), no se han registrado en el estado. Es notable que no existan las epifitas del tallo y del dosel y sólo una especie de helecho en Sonora (*Pleopeltis polylepis*), que regularmente es una epifita, aquí se encuentra más comúnmente sobre piedras.

La flora está especialmente influenciada por la sequía estacional. Las especies de humedales tienen una representación muy baja en la flora; los géneros como *Azolla*, *Equisetum* y *Plagiogyria* son escasos en el estado, otros como *Acrostichum* y *Pilularia* aún no se han colectado en Sonora.

Por otro lado, gran parte de la porción del Desierto Sonorense del estado no es tan árida como en algunos de los desiertos en otros continentes. Salvo por una pequeña porción al noroeste de Sonora y estados adyacentes que es extremadamente árida (precipitación media anual menor a diez centímetros), el clima del resto del Desierto Sonorense se clasifica simplemente como árido (McGinnies *et al.*, 1968). La mayoría de los otros desiertos del mundo tienen áreas extensas que son extremadamente áridas y brindan muy pocos microhábitats para albergar floras de helechos diversas. Por ejemplo, la flora de Libia (área casi diez veces ma-

yor que Sonora) incluye sólo quince especies de pteridofitas (El-Gadi y El-Taife, 1989) y su distribución está restringida a oasis, áreas costeras y otros lugares raros donde las condiciones son más húmedas que las promedio para el Desierto del Sahara. En general, los límites entre el Desierto Sonorense y las áreas circundantes en Sonora no son abruptos y la mayor parte de Sonora se puede caracterizar como una región bajo la fuerte influencia de un clima estacionalmente seco.

En la matriz de tipos de hábitats y microhábitats asociados, la mayor diversidad de pteridofitas en Sonora parece estar asociada con laderas rocosas en cañones, barrancos o sistemas de arroyos en altitudes medias. Casi todas las especies que en el estado se han registrado creciendo sobre piedras, también se han encontrado creciendo en el suelo. Aunque algunas especies se encuentran en alfombras musgosas en la superficie de acantilados y peñas, los helechos epipetricos más comunes tienen rizomas en grietas o debajo de las piedras, un ambiente que proporciona un microhábitat donde se protegen de los efectos desecantes del viento y del sol y también un sustrato que se seca algo más lento que el ambiente adyacente más expuesto. Cabe mencionar que la generación gametofítica de la mayoría de los helechos requiere microhábitats húmedos a fin de completar el ciclo de vida, incluso cuando el esporofito maduro puede resistir una mayor exposición a los elementos.

Existe una zonación vertical de especies en este hábitat de cañón-barranco-arroyo, aunque estos patrones no son claramente distintos y se traslapan bastante. Algunas especies son más comunes debajo de los mil doscientos metros de altitud y crecen en la selva baja caducifolia, mientras que otras se encuentran principalmente en altitudes arriba de los mil metros en bosques de encino y de pino-encino. Las especies del Desierto Sonorense generalmente ocurren debajo de los mil doscientos metros. Muchas también se desarrollan bien en afloramientos cerca del fondo de los cañones y en los márgenes de riachuelos donde la comunidad vegetal en general es un bosque ribereño.

Dada la ocurrencia relativamente restringida de

sustratos calcáreos, muy pocas de las pteridofitas de Sonora muestran fuertes preferencias de sustrato. Entre las calcífilas presentes están los taxones cheilanthoides *Argyrochosma fendleri*, *A. jonesii*, *Astrolepis cochisensis* (excepto subsp. *arizonica*), *A. integerrima*, y *Cheilanthes villosa*. Debido a la compleja geología de los sustratos ígneos y volcánicos de Sonora, poco se puede decir sobre la preferencia de sustratos entre la gran variedad de los tipos de lechos de roca más ácidos. Las observaciones de campo que sugieren que ciertos tipos de roca, por ejemplo la cuarcita, frecuentemente contienen una mayor diversidad de helechos que las áreas circundantes, quizás se deban más a características geomorfológicas y topográficas que a la bioquímica o mineralogía del sustrato.

En sentido geográfico, es difícil sacar conclusiones sobre la distribución de helechos en el estado. Como sucede con otras floras, los datos están muy sesgados por las diferentes intensidades de muestreo en varias partes de la región. Las áreas donde se han hecho inventarios florísticos detallados tienden a tener más especies documentadas que las áreas adyacentes donde se ha colectado poco. La figura 1 resume el número de especies que se han registrado en cada uno de los municipios de Sonora. Sólo 51 de los setenta municipios tienen algún registro de pteridofitas. Los que no tienen colectas de helechos están dispersos en varias partes del estado. Treinta y dos municipios tienen cinco o menos especies de helechos colectadas. Dos municipios destacan por tener considerablemente más registros de pteridofitas que los otros. Yécora (79 especies) y Álamos (78 especies) tienen cada uno casi cuatro veces el número de especies registradas para el siguiente municipio (Nogales, con 21 especies). La disparidad tan alta entre los números de Yécora y Álamos y las de los municipios intermedios (en el caso de Quiriego no existe ninguna colecta de helechos) es sin duda un artificio de la variación en la intensidad de muestreo más que un indicio real de la diversidad de helechos. La observación de que la mayor riqueza de especies de helechos parece ocurrir en el sureste de Sonora sugiere que inventarios más intensos en los municipios con

menos colectas de esta región tienen un buen potencial de nuevos descubrimientos.

CONSERVACIÓN

Es notable que todas o la mayoría de las pteridofitas de Sonora sean nativas a la región. Sólo dos especies son sin duda introducidas o tienen este potencial en la región. *Pteris cretica*, con amplia distribución y sobre la cual algunos botánicos han especulado que posiblemente fue introducida en el continente americano, es potencialmente no nativa en el estado, aunque se encuentra muy bien in-

tegrada en las comunidades vegetales naturales y no es invasor en los pocos sitios que se ha colectado. *Salvinia molesta*, una especie acuática nativa de Brasil y ampliamente invasora en los climas tropicales y cálidos-templados del mundo, recientemente se confirmó ocurriendo en el noroeste de Sonora. A finales de la década de 1990 esta maleza invasora se encontró en los canales agrícolas en el sureste de California que desembocan en el río Colorado. Desde entonces se ha establecido bastante bien en el río Colorado bajo y se ha dispersado hacia el sur en Baja California y Sonora.

La flora pteridofita de Sonora tiene muy pocos helechos endémicos y se cree que actualmente sólo

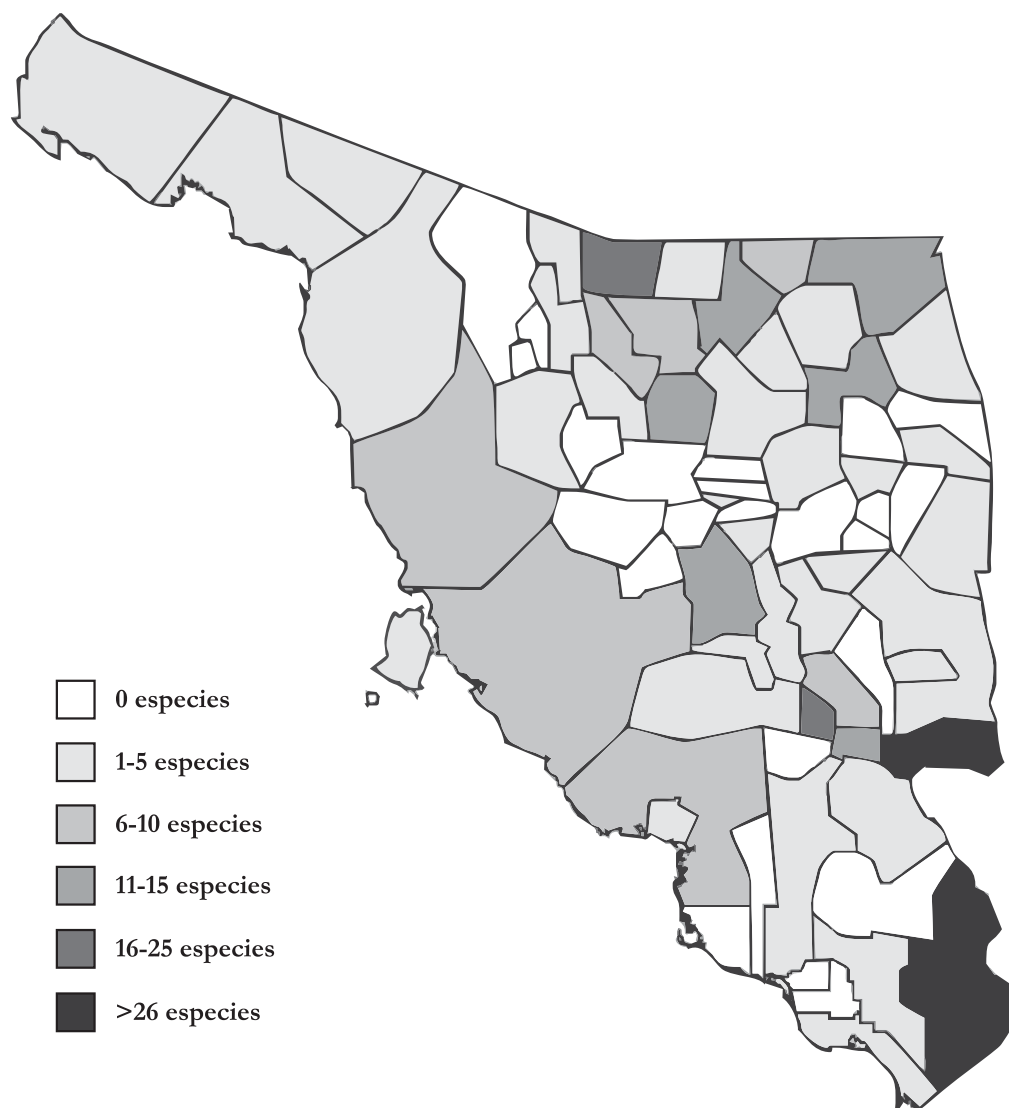


Figura 1. Número de especies de pteridofitas registradas para cada municipio en Sonora, basado en ca. 1 400 ejemplares consultados en varios herbarios.

dos especies están restringidas al estado. *Argyrochosma lumboltzii* se conoce sólo de dos ejemplares históricos sin datos precisos sobre la localidad y de una colecta moderna en la sierra San Antonio en el municipio de Cucurpe, donde se presume aún existe. La especie descrita recientemente *Cheilanthes yatskivyichiana*, hasta ahora sólo se conoce del ejemplar tipo, una colecta moderna de la sierra del Aliso cerca de San Javier. Del resto de los taxones de la pteridoflora de Sonora, se piensa que actualmente sólo cuatro están restringidos al noroeste de México: *Polypodium polypodioides* var. *knoblochianum*, *Polypodium praetermissum*, *Selaginella macrathera* y *Woodsia cystopteroides*. Otros diez taxones ocurren en el suroeste de Estados Unidos y en todo el norte de México y doce más en el suroeste de Estados Unidos y sólo en el noroeste de México. Además, la especie *Asplenium dalhousiae* es poco común en Arizona y el noroeste de México, pero presenta una distribución disyunta en Asia, en la región del Himalaya. La distribución bicontinental no es única a la flora de Sonora. *Asplenium exiguum* también ocurre en Asia y en América del Norte, pero tiene una distribución mucho más amplia en ambos continentes.

El resto de las pteridofitas tienen una distribución amplia en el norte y el centro de México u ocurren en todo México y a veces en otros países.

La evaluación del estatus de conservación de las especies de helechos raros de Sonora se dificulta por el escaso conocimiento de sus distribuciones. Las dos especies endémicas ocurren en las sierras al este de Sonora, donde se espera descubrir más poblaciones sonorenses en lugares remotos o muy poco colectados, así como en otras poblaciones de la región adyacente de Chihuahua.

La mayoría de los helechos sonorenses están enclavados en grietas rocosas. Muchas de estas especies tienen mal sabor o son venenosas para el ganado. Así, aparte de los efectos del pisoteo y la erosión, la mayoría de los helechos de Sonora no se ven afectados negativamente por el pastoreo. Otros impactos ambientales que pueden ser más dañinos a los helechos incluyen los incendios forestales, la disminución o elevación del nivel freático,

la tala del bosque en la parte alta de la sierra o de los ríos y la destrucción del hábitat por las actividades mineras o caleras. Paradójicamente, aunque la construcción de nuevos caminos facilita en gran medida las exploraciones biológicas en áreas remotas, el aumento de la población humana que acompaña a éstos también incrementa la presión en el ambiente adyacente.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Richard Felger, Mark Fishbein, Michael Windham y George Ferguson por sus valiosas aportaciones y por compartir sus ejemplares. La cooperación del personal y curadores de las instituciones citadas también se agradece enormemente. En especial se agradece a los administradores de la base de datos de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), quienes amablemente proporcionaron una tabla de registros de pteridofitas presentes en su Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB).

LITERATURA CITADA

- BEETLE, A.A., D.J. JOHNSON, A. NAVARRO y R. ALCA-RAZ. 1991. *Gramíneas de Sonora*. Secretaría de Agricultura y Recursos Hídricos, Hermosillo, Sonora, México.
- CRANFILL, R.B. 2001. *Phylogenetic Studies in the Polypodiales (Pteridophyta) with an Emphasis on the Family Blechnaceae*. Ph.D. dissertation. University of California, Berkeley.
- EATON, D.C. 1858. Acrogens. En: W.H. Emory. *Report on the United States and Mexican Boundary Survey: Made Under the Direction of the Secretary of the Interior*, vol. II, parte I (C.C. Parry, J. Torrey y G. Engelmann. Botany of the Boundary) Cornelius Wendel, Washington, D.C., pp. 233-236.
- EL-GADI, A.A. y A. EL-TAIFE, eds. 1989. *Flora of Libya: Pteridophytes*. Al Faateh University, Faculty of Science, Tripoli, Libia.
- FELGER, R.S. 1980. Vegetation and Flora of the Gran

- Desierto, Sonora, Mexico. *Desert Plants* 2: 87-114.
- FELGER, R.S. 1999. The Flora of Cañón de Nacapule: A Desert-Bounded Tropical Canyon Near Guaymas, Sonora, Mexico. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 35: 1-42.
- FELGER, R.S. 2000. *Flora of the Gran Desierto and Rio Colorado of Northwestern Mexico*. University of Arizona Press, Tucson.
- FELGER, R.S. y C.H. LOWE. 1976. The Island and Coastal Vegetation and Flora of the Northern Part of the Gulf of California. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles* 285: 1-59.
- FISHBEIN, M., R. FELGER y F. GARZA. 1994. Another Jewel in the Crown: A Report on the Flora of the Sierra de Los Ajos, Sonora, Mexico. En: L.F. DeBano, P.F. Ffolliott, A. Ortega-Rubio, G.J. Gottfried, R.H. Hamre y C.B. Edminster, eds. *Biodiversity and Management of the Madrean Archipelago: The Sky Islands of Southwestern United States and Northwestern Mexico*. US Forest Service Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, pp. 126-134.
- GENTRY, H.S. 1942. Rio Mayo Plants: A Study of the Flora and Vegetation of the Valley of the Rio Mayo, Sonora. *Carnegie Institution of Washington Publication* 527: I-VII, 1-328.
- KNOBLOCH, I.W. y D.S. CORRELL. 1962. *Ferns and Fern Allies of Chihuahua, Mexico*. Texas Research Foundation, Renner.
- KNOBLOCH, I.W. y D.S. CORRELL. 1978. Additions and Corrections to the Pteridophyte Flora of Chihuahua, Mexico. *American Fern Journal* 68: 11-12.
- KRAMER, K.U. 1990. Notes on the Higher Level Classification of the Recent Ferns. En: K. Kubitzki, ed. *The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 1. Pteridophytes and Gymnosperms* (K.U. Kramer y P.S. Green, vol. eds.) Springer-Verlag, Berlín, pp. 49-52.
- LUMHOLTZ, C. 1902. *Unknown Mexico: A Record of Five Years' Exploration among the Tribes of the Western Sierra Madre; in the Tierra Caliente of Tepic and Jalisco; and among the Tarascos of Michoacan*. Charles Scribner's Sons, Nueva York.
- LUMPKIN, T.A. 1993. Azollaceae Wettstein. En: Flora of North America Editorial Committee, eds. *Flora of North America, North of Mexico. Vol. 2. Pteridophytes and Gymnosperms*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 338-342.
- MCGINNIES, W.G., B.J. GOLDMAN y P. PAYLORE, eds. 1968. *Deserts of the World: An Appraisal of Research into their Physical and Biological Environments*. University of Arizona Press, Tucson.
- MCVAUGH, R. 1956. *Edward Palmer, Plant Explorer of the American West*. University of Oklahoma Press, Norman.
- MICKEL, J. y A.R. SMITH. 2004. The Pteridophytes of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 88: 1-1054.
- SHREVE, F. y I.A. WIGGINS. 1964. *Vegetation and Flora of the Sonoran Desert*. Stanford University Press, California.
- SMITH, A.R., K.M. PRYER, E. SCHUETTPELZ, P. KORALL, H. SCHNEIDER y P.G. WOLF. 2006. A Classification for Extant Ferns. *Taxon* 55: 705-731.
- SPELLENBERG, R.S., T. LEBGUE y R. CORRAL-D. 1996. *A Specimen-Based, Annotated Checklist of the Plants of Parque Nacional «Cascada de Basaseachic» and Immediately Adjacent Areas, southwestern Chihuahua, México, XIII*. Listados Florísticas de México, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- STEINMANN, V.W. y R.S. FELGER. The Euphorbiaceae of Sonora, Mexico. *Aliso* 16: 1-71.
- TEJERO, J.D. y J.T. MICKEL. 2004. Pteridofitas. En: A.J. García, M.J. Ordóñez y M. Briones, eds. *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 121-139.
- TRYON, R.M. y A.F. TRYON. 1982. *Ferns and Allied Plants, with Special Reference to Tropical America*. Springer-Verlag, Nueva York.
- WHITE, S.S. 1948. The Vegetation and Flora of the Region of the Río de Bavispe in Northeastern Sonora, Mexico. *Lloydia* 11: 229-302.
- WHITEHEAD, J. 1937. Some Arizona Ferns Collected in Sonora, Mexico. *American Fern Journal* 27: 43-51.
- WIGGINS, I.L. 1943. Collecting Ferns in Northwestern Mexico. *American Fern Journal* 34: 37-49.
- WIGGINS, I.L. 1980. *Flora of Baja California*. Stanford University Press, California.
- YATSKIEVYCH, G. y J. PIPER. 1998. Pteridophyta (12 families). En: P.S. Martin, D. Yetman, M. Fishbein, P. Jenkins, T.R. Van Devender y R.K. Wilson, eds. *Gentry's Rio Mayo Plants, the Tropical Deciduous Forest and Environs of Northwestern Mexico*. University of Arizona Press, Tucson, pp. 178-191.
- YATSKIEVYCH, G. y P. FISCHER. 1983. New Plant Records from the Sonoran Desert. *Desert Plants* 5: 180-185.