

Chazaroa Y Quetzalcoatlía, DOS GÉNEROS NUEVOS SEGREGADOS RESPECTIVAMENTE DE Echeveria Y Graptopetalum (Crassulaceae, Saxifragales)

VÁZQUEZ-GARCÍA, J.A.^{1,5}, PADILLA-LEPE, J.¹, ROSALES-MARTÍNEZ, C.S.², REYES SANTIAGO, J.³, ISLAS LUNA, M.A.³ & COCHRANE, T.S.⁴ ¹Herbario IBUG, Instituto de Botánica, Departamento de Botánica y Zoología, Universidad de Guadalajara, km 15.5 Guadalajara-Nogales, Las Agujas, Nextipac, Zapopan, C.P. 45200, Jalisco, México, ²Justo Sierra 2807, Vallarta Nte. Guadalajara 44690, Jalisco, México. ³Jardín Botánico, Instituto de Biología, UNAM, circuito exterior s/n Ciudad Universitaria, Ciudad de México, 04510, México. ⁴Department of Botany, University of Wisconsin, 430 Lincoln Dr., Madison, Wisconsin 53706, E.U.A. ⁵Autor para la correspondencia: talaumaofeliae@gmail.com

ABSTRACT

Morphological and phylogenetic evidence supports the proposal of two new genera of Crassulaceae to accommodate species formerly placed in *Echeveria* or *Graptopetalum*. 1. *Chazaroa* is segregated here as a new genus different from *Echeveria*, because it is phylogenetically related to the paraphyletic *Graptopetalum*. However, morphologically, its phenotypic characters do not correspond to *Graptopetalum*, either, by reason of its solitary, pendulous cincinnus and valvate corollas without petal spots. 2. *Quetzalcoatlía* is segregated as a genus distinct from the paraphyletic *Graptopetalum*, as a formal alternative treatment of *Graptopetalum* subgen. *Glassia*, which consists of predominantly haplostemonous (usually pentandrous) species, a rare attribute in the family Crassulaceae and one to which we confer great taxonomic weight. Additionally, species belonging to this genus have elongated stems (often pendulous-serpentine), leaves usually with pink or violet tones, and staminal filaments and sepals more or less yellowish with reddish apices. Whether *Quetzalcoatlía* is monophyletic remains to be tested, but the species thus far included in molecular analyses are grouped with strong support. Likewise, further study is needed to confirm whether the base chromosome number ($x = 32$), known for three species, is consistent for all species of this new genus.

Keywords: Allopatric speciation, haplostemonous, pentandrous, series *Valvatae*, subgenus *Glassia*, western Mexico.

RESUMEN

Evidencias morfológicas y filogenéticas respaldan la propuesta de dos géneros nuevos de Crasuláceas. 1. *Chazaroa* está segregado como género nuevo distinto de *Echeveria*, ya que filogenéticamente está relacionado con el parafilético *Graptopetalum*. Sin embargo, morfológicamente sus caracteres fenotípicos (cincinos solitarios y péndulos y corolas valvadas, pétalos sin manchas) tampoco corresponden con *Graptopetalum*. 2. *Quetzalcoatlía* está segregado como género distinto del parafilético *Graptopetalum*, como una reclasificación formal del subgénero *Glassia*, que consiste en especies predominantemente haplostémonas (pentandras), un atributo raro en la familia Crasulácea, al cual le conferimos mayor peso taxonómico. Además, este género tiene tallos alargados (a menudo colgantes-serpentinados), generalmente con hojas de tonos rosados o violetas; filamentos estaminales y sépalos más o menos amarillentos con ápices rojizos. Resta probar si el género es monofilético, hasta ahora las especies incluidas en análisis moleculares se agrupan con un alto soporte. Del mismo modo, se necesitan más estudios para confirmar si el número de cromosomas base ($x = 32$), conocido para tres especies, es consistente para todas las especies de este nuevo género.

Palabras clave: Especiación alopátrica, haplostémonas, pentandras, serie *Valvatae*, subgénero *Glassia*, occidente de México.

INTRODUCCIÓN

La sistemática y taxonomía de *Echeveria* DC. y Crassulaceae ha sido históricamente difícil debido a, en parte a la alta homoplasia que muestran los caracteres morfológicos (Gontcharova & Gontcharov 2007) y además de la polyploidía, la cual involucra más de 50 diferentes números cromosómicos (Uhl 1970, 1992).

Estudios moleculares recientes revelan que *Echeveria* no es un grupo monofilético (van Ham & Hart 1998; Mort et al. 2001; Acevedo-Rosas et al. 2004a, 2004b; Carrillo-Reyes et al. 2008, 2009; Nikulin et al. 2016; de la Cruz-López et al. 2019) lo cual ha sido interpretado como una historia compleja de diversificación, de un grupo que aún requiere ser revisado y redefinido, incluyendo el enfoque filogenómico. Mientras tanto, de la Cruz-López et al. (2019) sugieren el restablecimiento del género *Urbinia* Rose y que *Thompsonella* Britton & Rose debe ser reducido a una serie de *Echeveria*. Además, evidencian que algunas series de *Echeveria* como son *Occidentales* Moran, *Paniculatae* A.Berger y *Valvatae* Moran están más relacionadas a *Graptopetalum* Rose.

Lo anterior confirma las observaciones de Moran (1963), quien sostiene que *E. valvata* Moran, especie que tipifica *Echeveria* series *Valvatae*, destaca aparte del género *Echeveria* por tener pétalos valvados en lugar de imbricados y sépalos erectos e iguales o casi iguales a la longitud de la corola. Por otra parte, se relaciona con *Pachyphytum* Link, Klotzsch & Otto por sus sépalos erectos, inflorescencia en cincino solitario, brácteas densamente imbricadas en el cincino en desarrollo y en sus pétalos casi libres. Por otra parte, las especies haplostémonas de *Graptopetalum* han sido asignadas a la categoría de subgénero *Glassia* V.V.Byalt.

Por lo tanto, en el presente trabajo los autores, con base en las evidencias filogenéticas, morfológicas y geográficas, consideramos pertinente segregar dos géneros, cuyos clados cuentan con alto soporte y/o presentan características morfológicas muy distintivas.

MÉTODOS

Se toma como base el trabajo filogenético por de la Cruz-López et al. (2019) así como diversas investigaciones morfológicas de los géneros *Echeveria* y *Graptopetalum*

(Rose 1911; Moran 1971; Walther 1972; Kimnach 1987; Cházaro-Basáñez & Flores-Macías 1992; Cházaro-Basáñez & Thiede 1995; 't Hart & Eggli 1995; Acevedo-Rosas & Cházaro-Basáñez 2003; Meyrán-García & López-Chávez 2003; Thiede 2003; Cházaro-Basáñez et al. 2004; Thiede & Eggli 2007; Cházaro-Basáñez & Acevedo-Rosas 2008; Acevedo-Rosas et al. 2018; Meyrán-García 2019; Vázquez-García et al. 2021, 2022).

RESULTADOS

Tratamiento taxonómico

Chazaroa A.Vázquez, Padilla-Lepe & Rosales, gen. nov. (Fig. 1)

Especie tipo: *Chazaroa yalmanantlanensis* (A.Vázquez & Cházaro) A.Vázquez & Padilla-Lepe. [= *Echeveria* series *Valvatae* Moran, *Cact. Succ. J. (Los Angeles)* 35: 152 (1963), syn. nov.].

Diagnosis:—*Chazaroa* differs morphologically from *Echeveria* series *Echeveria*, *Nudae* E. Walther, *Spicatae* (Baker) A. Berger, *Racemosae* (Baker) A. Berger and *Mucronatae* E. Walther in having a solitary cincinnus subtended by zero or one bracteole vs. spikes or racemes with each flower subtended by two bracteoles; from *Echeveria* series *Ciliatae* Moran in containing glabrous vs. pubescent plants; from *Echeveria* series *Urceolatae* E. Walther and *Longistylae* E. Walther in having a pentagonal corolla laterally channeled or flattened vs. cylindroid or subpentagonal laterally more or less rounded; and from *Echeveria* series *Secundae* (Baker) A. Berger, *Chloranthae* Moran, *Pruinosae* E. Walther, *Angulatae* E. Walther, *Occidentales*, *Thyrsoflorae* Moran and *Gibbiflorae* (Baker) A. Berger in having valvate vs. nonvalvate petals. A recent phylogenetic analysis (de la Cruz-López et al. 2019) shows strong support for the close relationship between *E. valvata* and *E. calycosa* Moran, which are here treated as belonging to a separate genus only weakly related to *Graptopetalum*, *Tacitus* Moran and *Reidmorania* Kimnach and more closely related to *Echeveria* clade IV (*Cremnophila* Rose + *Echeveria* + *Graptopetalum* + *Reidmorania* + *Sedum* L. + *Tacitus*).

Descripción: Plantas perennes, glabras, de tamaño mediano. Rosetas solitarias, acaulescentes, subsésiles, hojas delgadas, con márgenes agudos. Inflorescencias en cincinnos solitarios, colgantes que se vuelven erectos al desarrollarse, las brácteas al principio estrechamente imbricadas, los pedicelos cortos. Sépalos bicoloros, los segmentos erectos, casi igualando la corola. Corolas pentagonales, los segmentos libres casi hasta la base, valvadas en botón, obtusamente aquilladas, acanaladas ventralmente y con una fosa de néctar en la base. Semillas reticuladas en hileras longitudinales. Tres especies, centro-sur y oeste de México.

Eponimia: El nuevo género se le dedica al insigne Dr. Miguel J. Cházaro-Basáñez (1949–2023), QPD, prolífico botánico oriundo del estado de Veracruz, México, y explorador de las montañas del occidente y oriente de

México, especializado en *Agave*, crasuláceas, muérdagos y otras suculentas.

Chazaroa calycosa (Moran) A.Vázquez & Padilla-Lepe, comb. nov. [= *Echeveria calycosa* Moran, *Cact. Succ. J. (Los Angeles)* 39: 14, fig. 1–4 (1967)]. TIPO: MÉXICO. Michoacán: Cañadas del río Cupatitzio, 22 km al sur de Uruapan, julio 1966, R. Moran 13424 (holotype: SD).

Chazaroa valvata (Moran) A.Vázquez & Padilla-Lepe, comb. nov. [= *Echeveria valvata* Moran, *Cact. Succ. J. (Los Angeles)* 35: 152, fig. 1–6 (1963)]. TIPO: MÉXICO. Estado de México: Rincón del Infiernillo, Sierra Nanchichitla, diciembre 1962, R. Moran 10157 (holotype: SD).

Chazaroa yalmanantlanensis (A.Vázquez & Cházaro) A.Vázquez & Padilla-Lepe, comb. nov. [= *Echeveria yalmanantlanensis* A.Vázquez & Cházaro, *Brittonia* 65(3): 274 (2013)]. TIPO: MÉXICO. Colima-Jalisco: Comala-Tolimán, camino a Campo Cuatro, Cerro Grande, septiembre 2011, J.A. Vázquez-García, M. Cházaro-B. & J. Padilla-Lepe 9175 (holotype: IBUG; isotype NY).

Quetzalcoatlia A.Vázquez, Rosales & Padilla-Lepe, gen. nov. (Fig. 2).

Especie tipo: *Quetzalcoatlia superba* (Kinnach) A.Vázquez & Rosales. [= *Graptopetalum* subg. *Glassia* V.V. Byalt, *Novosti Sist. Vyssh. Rast.* 43: 79 (Byalt 2012), syn. nov.].

Diagnosis:—*Quetzalcoatlia* differs morphologically from other species of *Graptopetalum* in having flowers haplostemonous (mostly 5-staminate, rarely 4- or 6- to 8-staminate) vs. diplostemonous (usually 10-staminate); usually stems elongated (often pendulous-serpentine); and usually with leaves of pink or violet tones. The three species of *Quetzalcoatlia* [treated as *Graptopetalum*] included in molecular phylogenetic analyses (Acevedo-Rosas et al. 2004a; de la Cruz-López et al. 2019) represent a highly supported clade and are weakly related to other clades involving species of *Graptopetalum*.

Descripción: Plantas mayormente ramosas, tallos mayormente largos y suaves con rosetas terminales de tamaño medio, hojas delicadamente pruinosas, con usualmente con tonalidades rosadas o violetas; flores haplostémonas usualmente con cinco estambres, rara vez cuatro o seis a ocho, los filamentos estaminales y sépalos más o menos amarillentos, pero en el ápice rojizos. Seis especies, área de Nueva Galicia en el oeste de México.

Eponimia: Su nombre hace honor al Dios Quetzalcóatl (culturas mesoamericanas), el cual significa "Serpiente Emplumada", también llamado Kukulkhán (cultura maya); ya que sus tallos seguido colgantes y serpentinados, rematados con una roseta con hojas espiraladas, en conjunto hacen alusión a las esculturas de dicho Dios, uno de los más importantes de las culturas prehispánicas de México y Guatemala. Adicionalmente, se dedica también a Antonio Quetzalcóatl Vázquez-González, hijo del primer autor.

Quetzalcoatlia glassii (Acev.-Rosas & Cházaro) A. Vázquez & Rosales, comb. nov. [= *Graptopetalum glassii* Acev.-Rosas & Cházaro, Novon 13(4): 378 (2003)]. TIPO: MÉXICO. Colima: Municipio de Ixtlahuacán, carretera libre de Ixtlahuacán a Colima, justo enfrente del señalamiento del km 21 de la autopista Colima-Tecomán, sobre una pared de suelo yesoso con exposición NE, 410 m, 12 enero 2000, R. Acevedo, M. Cházaro & J.A. Machuca 1724 (holotype: XAL; isotypes: MO, NY).

Quetzalcoatlia kristenii (Etter, A. Vázquez & Rosales) A. Vázquez & Rosales, comb. nov. [= *Graptopetalum kristenii* Etter, A. Vázquez & Rosales, Phytotaxa 555(2): 140 (2022)]. TIPO: MÉXICO. Michoacán: Municipality of Coalcomán, SW of San Acamitán, shady cliffs along Río Coalcomán in tropical deciduous forest, 20 March 2013, J. Etter & M. Kristen 3764 (holotype: IBUG!; isotype: CIMI!).

Quetzalcoatlia pentandra (Moran) A. Vázquez & Rosales, comb. nov. [= *Graptopetalum pentandrum* Moran, Cact. Succ. J. (Los Angeles) 43: 255, figs. 1–4 (1971)]. TIPO: creciendo en un vivero, procedencia desconocida, Boutin y Kimmach, enero 1970, especímenes ex hort., 12 abril 1971, F. Boutin & M. Kimmach 2922 (holotype: SD; isotypes: HNT, MEXU, US).

Quetzalcoatlia rosanevadoensis (A. Vázquez & Acev.-Rosas) A. Vázquez & Rosales, comb. nov. [= *Graptopetalum rosanevadoense* A. Vázquez & Acev.-Rosas, Phytotaxa 496(2): 162 (2021)]. TIPO: MÉXICO. Jalisco: Nevado de Colima, Cuenca del Río Alsesea, Los Lavaderos, Zapotitlán de Vadillo, 4 km E of Telcruz, on a vertical sandy slope of NW exposure, 1400 m, 7 May 2005, J.A. Vázquez-García 7990, with M. Cházaro, N. Contreras & R. Murguía (holotype: IBUG; isotypes: MO, NY).

Quetzalcoatlia superba (Kimmach) A. Vázquez & Rosales, comb. nov. [= *Graptopetalum pentandrum* Moran subsp. *superbum* Kimmach, Cact. Succ. J. (Los Angeles) 59: 142 (1987). = *Graptopetalum superbum* (Kimmach) Acev.-Rosas, Novon 13(4): 380 (2003)]. TIPO: MÉXICO. Jalisco: La Barca, near Guadalajara, native locality unknown, L. Avina s.n., HBG acc. no. 49307 (holotype: HNT sheet #6392).

Quetzalcoatlia trujilloi A. Vázquez & Rosales, comb. nov. [= *Graptopetalum trujilloi* A. Vázquez & Rosales, Phytotaxa 532(3): 282 (2022)]. TIPO: MÉXICO. Jalisco: Municipio de San Gabriel, 4 km al N de San Gabriel, bosque de galería con *Pittocaulon*, *Ficus*, *Salix*, abundante sobre laderas rocosas, 1350-1400 m, 19 abril 2011, P. Carrillo-Reyes & J. M. Carrillo-García 6335 (holotype: IBUG!; isotypes: CIMI!, ZEA!).

DISCUSIÓN

Chazaroa

Este género difiere morfológicamente de las siguientes series de *Echeveria*: *Nudae*, *Spicatae*, *Racemosae* y *Mucronatae* por tener cincino solitario subtendido por zero o una bractéola vs. espigas o racimos con cada flor subtendido por dos bractéolas. Se diferencia de *Echeveria* serie *Ciliatae* por tener plantas glabras versus pubescentes. Se diferencia de las

series de *Echeveria*: *Urceolatae* y *Longistylae* por tener una corola pentagonal acanalada lateralmente o aplanada contra cilindroide o subpentagonal lateralmente más o menos redondeada. Se diferencia de las series de *Echeveria*: *Secundae*, *Chloranthae*, *Pruinosae*, *Angulatae*, *Occidentales*, *Thyrsiflorae* y *Gibbiflorae* por tener pétalos valvados frente a no valvados. Un análisis filogenético reciente (de la Cruz-López et al. 2019) muestra un alto apoyo a la estrecha relación entre *E. valvata* y *E. calycosa*, lo cual sugiere que se trata de un clado monofilético con una débil relación con *Graptopetalum*, *Tacitus* y *Reidmorania*, todos incluidos en el clado IV (*Cremnophila* + *Echeveria* + *Graptopetalum* + *Reidmorania* + *Sedum* + *Tacitus*).

Clave para las especies de Chazaroa

1. Plantas acaulescentes; largo del escapo hasta la primera flor 38 a 54; brácteas presentes en todo el escapo; sépalos y pétalos inconspicuamente bicolors, ápice de los pétalos blanco marfil *C. yalmanantlanensis*
- Plantas caulescentes; largo del escapo hasta la primera flor 5 a 35 cm; brácteas ausentes en los 8 cm inferiores del escapo; sépalos y pétalos conspicuamente bicolors, ápice de los pétalos amarillo o rosado a rojo..... 2.
2. Pétalos amarillos en el ápice, rosados a rojizos en la base *C..... calycosa*
- Pétalos de color rojo frambuesa glauca, de apariencia rosácea, más pálidos en la base *C..... valvata*.

Quezalcoatlia

La alta concentración de especies confinadas al occidente de México, todas dentro de un radio menor o igual a 101 km, donde convergen diversas provincias biogeográficas, su centro de diversificación, sugiere un proceso de especiación ecológica en la modalidad de un marcado patrón de especiación alopátrica en pequeña escala, comparable al reportado para complejo *Agave gypsophila* de la sección *Marmoratae* (Vázquez-García et al. 2013). Solo tres especies de *Quetzalcoatlia* (*Q. glassii*, de Colima; *Q. sp.* [tratada como *Graptopetalum pentandrum*], de Michoacán; y *Q. superbum*, de Jalisco) han sido incluidas en análisis moleculares, constituyen un clado bien sustentado de especies cercanamente emparentadas y débilmente relacionadas a otros clados que involucran a *Graptopetalum*, lo cual sugiere que se trata de un grupo monofilético. Sin embargo, se recomienda incluir todas las especies conocidas para confirmar esta hipótesis.

Clave para las especies de Quetzalcoatlia

1. Rosetas de 2.0 a 8.0 cm de diámetro, cespitosas 2
- Rosetas de 9.0 a 16.0 cm de diámetro, no cespitosas 4
2. Inflorescencias de 6.0 a 12.0 cm de largo, dos o menos ramas por inflorescencia, endémica de Colima *Q. glassii*
- Inflorescencias de 19.0 a 35.0 cm de largo (raramente menos), tres o más ramas por inflorescencia, endémica de Michoacán 3

3. Hojas ampliamente oblongas, rosetas de 5.0 cm o menos de diámetro, flores de 15.0 mm o menos de diámetro *Q. kristenii*
 - Hojas obovadas, rosetas de 6.0 cm o más de diámetro, flores de 17.0 mm o más de diámetro *Q. pentandra*.
 4. Tallos de más de 10.0 mm de diámetro, superficie escamosa del tallo *Q. superba*
 - Tallos de menos de 8.0 mm de diámetro, superficie lisa del tallo 5
 5. Plantas de 40.0 a 87.0 cm de altura, número de ramas primarias de las inflorescencias 5 a 7, densidad media de flores por cada 10 cm del escapo 6 a 14, flores por rama basal 7 a 8, diámetro de la flor 14.9 a 15.9 mm, pétalos amarillentos con un rojo transversal conspicuo rayas, ancho de pétalo 2.9 a 3.0 mm, filamentos rojos, carpelos redondeados abaxialmente *Q. rosanevadoensis*
 - Plantas 15.0 a 35.0 (a 41.0) cm de altura, número de ramas primarias de las inflorescencias 8 a 10, densidad media de flores por 10 cm del escapo 16 a 20, flores por rama basal 3 a 6, diámetro de la flor 12.9 a 13.1 mm, pétalos verdosos con rayas rojas transversales, ancho de pétalo de 2.7 a 2.8 mm, filamentos verdosos a rojos distalmente, carpelos obtusos en la parte inferior *Q. trujilloi*

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a quienes nos autorizaron el uso de fotografías.

REFERENCIAS

- Acevedo-Rosas, R. & Cházaro-Basáñez, M. J. 2003. A new species and a nomenclature change in *Graptopetalum* (Crassulaceae). *Novon* 13: 377-380. <https://doi.org/10.2307/3393365>
- Acevedo-Rosas, R., Cameron, K., Sosa, V. & Pell, S. 2004a. A molecular phylogenetic study of *Graptopetalum* (Crassulaceae) based on ETS, ITS, rpl16, and trnL-F nucleotide sequences. *American Journal of Botany* 91(7): 1099-1104. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.7.1099>
- Acevedo-Rosas, R., Cházaro-Basáñez, M. J., Jimeno-Sevilla, H. D. & Zuno-Delgadillo, O. 2018. Crassulaceae from Western-Central Mexico. *Cactus and Succulent Journal (Los Angeles)* 90: 146-151. <https://doi.org/10.2985/015.090.0201>
- Acevedo-Rosas, R., Sosa, V. & Lorea, F. G. 2004b. Phylogenetic relationships and morphological patterns in *Graptopetalum* (Crassulaceae). *Brittonia* 56: 185-94. [https://doi.org/10.1663/0007-196X\(2004\)056\[0185:PRAMPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0007-196X(2004)056[0185:PRAMPI]2.0.CO;2)
- Byalt, V. V. [Бялт, В. В.]. 2012. Новая система рода *Graptopetalum* Rose (Crassulaceae) [A new system of the genus *Graptopetalum* Rose (Crassulaceae)]. *Новости систематики высших растений [Novitates Systematicae Plantarum Vascularium]* 43: 70-83.
- Carrillo-Reyes, P., Sosa, V. & Mort, M. E. 2008. *Thompsonella* and the “*Echeveria* group” (Crassulaceae): phylogenetic relationships based on molecular and morphological characters. *Taxon* 57: 863-874. <https://doi.org/10.1002/tax.573015>
- Carrillo-Reyes, P., Sosa, V. & Mort, M. E. 2009. Molecular phylogeny of the Acre clade (Crassulaceae): Dealing with the lack of definitions for *Echeveria* and *Sedum*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 267-276. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.05.022>
- Cházaro-Basáñez, M. J. & Acevedo-Rosas, R. 2008. *Graptopetalum glassii*, recently described from Colima, Mexico. *Cactus and Succulent Journal (Los Angeles)* 80: 202-203. [https://doi.org/10.2985/0007-9367\(2008\)80\[202:GG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2985/0007-9367(2008)80[202:GG]2.0.CO;2)
- Cházaro-Basáñez, M. J. & Flores-Macías, A. 1992. *Graptopetalum pentandrum* subsp. *superbum* Kimnach, from the wild. *Cactus and Succulent Journal (Los Angeles)* 64: 187-189.
- Cházaro-Basáñez, M. J. & Thiede, J. 1995. Floristic and phytogeographic studies on the Crassulaceae of Jalisco (Mexico). In: 't Hart, H. & Eggli, U. (Eds.) *Evolution and systematics of the Crassulaceae*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 89-123.
- Cházaro-Basáñez, M. J., García-Ruiz, I., Flores-Macías, A. & Machuca-Núñez, J. A. 2004. In Situ: *Graptopetalum pentandrum* Moran. *International Cactus Adventures* 61: 12-17.
- Costea, M. 2023. PhytoImages (2006). Available from: <http://www.phytoimages.siu.edu>
- de la Cruz-López, L. E., Vergara-Silva, F., Reyes-Santiago, J., Espino Ortega, G., Carrillo-Reyes, P. & Kuzmina, M. 2019. Phylogenetic relationships of *Echeveria* (Crassulaceae) and related genera from Mexico, based on three DNA barcoding loci. *Phytotaxa* 422(1): 33-57.
- Gontcharova, S. B. & Gontcharov, A. A. 2007. Molecular phylogenetics of Crassulaceae. *Genes, Genomes and Genomics* 1: 40-46.
- Kimnach, M. 1987. A new succulent from Mexico: *Graptopetalum pentandrum* subsp. *superbum*. *Cactus and Succulent Journal (Los Angeles)* 59: 140-143.
- Meyrán-García, J. 2019. Las crasuláceas de México II (2002-2019). *Sociedad Mexicana de Cactología*, Ciudad de México, 93 pp.
- Meyrán-García, J. & López-Chávez, L. 2003. Las crasuláceas de México. *Sociedad Mexicana de Cactología*, A. C. México, D. F. 292 pp.
- Moran, R. 1963. *Echeveria valvata*, a new species from the state of Mexico, and the *Valvatae*, a new series. *Cactus and Succulent Journal (Los Angeles)* 35: 152-156.

- Moran, R. 1971. *Graptopetalum pentandrum* a new species of Mexico. *Cactus and Succulent Journal (Los Angeles)* 43: 255-258.
- Mort, M. E., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Francisco-Ortega, J. & Santos-Guerra, A. 2001. Phylogenetic relationships and evolution of Crassulaceae inferred from *MATK* sequence data. *American Journal of Botany* 88(1): 76-91. <https://doi.org/10.2307/2657129>
- Nikulin, V. Y., Gontcharova, S. B., Stephenson, R. & Gontcharov, A. A. 2016. Phylogenetic relationships between *Sedum* L. and related genera (Crassulaceae) based on ITS rDNA sequence comparisons. *Flora* 224: 218-229. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.08.003>
- Rose, J. N. 1911. *Graptopetalum*, a new genus, Crassulaceae. Studies of Mexican and Central American Plants-No. 7, *Contributions from the United States National Herbarium* 13: 296.
- 't Hart, H. & Eggli, U. 1995. *Evolution and systematics of the Crassulaceae*. Backhuys Publishers, Leiden, 192 pp.
- Thiede, J. 2003. *Graptopetalum*. In: Eggli, U. (Ed.) *Illustrated handbook of succulent plants, Vol. VI, Crassulaceae*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 128-134. <https://doi.org/10.2307/2657129>
- Thiede, J. & Eggli, U. 2007. Crassulaceae. In: Kubitzki, K. (Ed.) *Flowering Plants Eudicots, The families and genera of vascular plants*, vol. 9, 9. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 83-118. https://doi.org/10.1007/978-3-540-32219-1_12
- Uhl, C. H. 1970. Chromosomes of *Graptopetalum* and *Thompsonella* (Crassulaceae). *American Journal of Botany* 57(9): 1115-1121.
- Uhl, C.H. 1992. Polyploidy, dysploidy, and chromosomes pairing in *Echeveria* (Crassulaceae) and its hybrids. *American Journal of Botany* 79(5): 556-566. <https://doi.org/10.2307/2444868>
- van Ham, R. C. H. J. & 't Hart, H. 1998. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA restriction-site variation. *American Journal of Botany* 85(1): 123-134. <https://doi.org/10.2307/2446561>
- Vázquez-García, J. A., Acevedo-Rosas, R., Cházaro-Basáñez, M., Nieves-Hernández, G., & Sahagun-Godínez, E. 2021. *Graptopetalum rosanevadoensis* (Crassulaceae): A new haplostemonous species from the Nevado de Colima, Jalisco, Mexico. *Phytotaxa* 496(2): 159-169.
- Vázquez-García, J. A., Rosales-Martínez, C. S., & Acevedo-Rosas, R. 2022. *Graptopetalum trujilloi* (Crassulaceae), a new haplostemonous and critically endangered species endemic to western Mexico: comments on taxa of subg. *Glassia*. *Phytotaxa* 532(3): 275-287.
- Walther, E. 1972. *Echeveria*. California Academy of Sciences, San Francisco. 426 pp.



Figura 1. *Chazaroa*. A1-3. *Chazaroa calycosa*, B1-3 *Chaaroa valvata*, Jiquilpan, Michoacán, C1-3. *Chazaroa yalmanantlanensis*, Cerro Grande, Sierra de Manantlán, Colima; C2. Jesús Padilla Lepe. Fotografías A1-3 por Jerónimo Reyes-Santiago. B1-3 por Mihai Costea, Phytoimages (2023). C1-3 por J. Antonio Vázquez-García

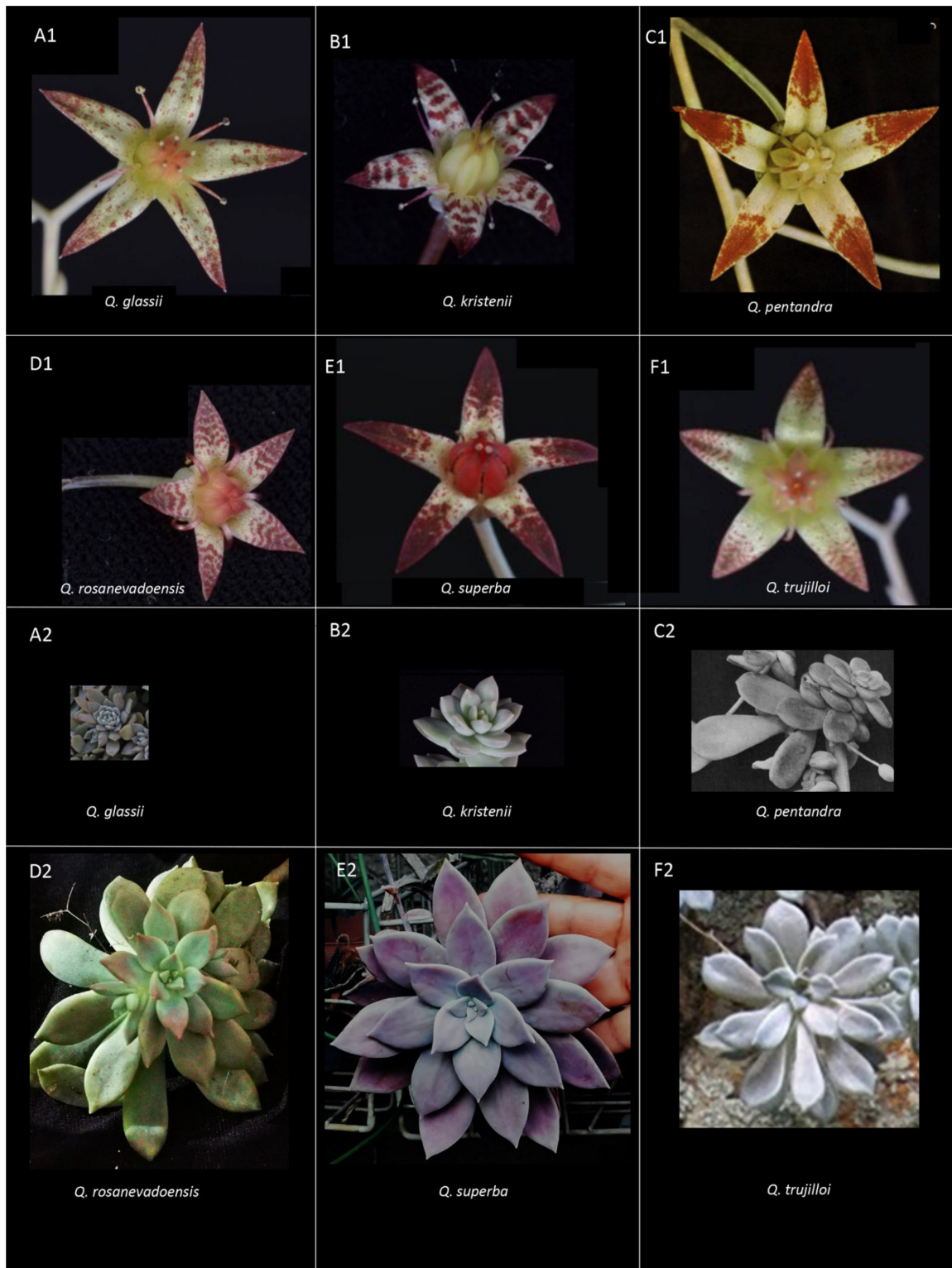


Figura 2. *Quetzalcoatlia*. Alta diversidad de especies, radiación adaptativa en pequeña escala geográfica, en la confluencia de provincias biogeográficas en el occidente de México. A. *Q. glassii*. B. *Q. kristenii*. C. *Q. pentandra*. D. *Q. rosanevadoensis*. E. *Q. superba*. F. *Q. trujilloi*. Flores (1) en proporción. Rosetas (2) en proporción. Fotografías: A1-B1 y D1-F1 por Julia Etter and Martin Kristen; C1 por Reid Moran (1971); A2-B2 por Julia Etter y Martin Kristen; C2-F2 por J. Antonio Vázquez-García.