



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Estudio sistemático de *Sedum* sección *Sedastrum* (Crassulaceae)

Tesis

que para obtener el grado de

**Maestro en Ciencias en Biosistemática y
Manejo de Recursos Naturales y
Agrícolas**

Presenta

Raúl Manuel Ramírez Ulloa

DIRECTOR

Pablo Carrillo Reyes

ASESORES

Aarón Rodríguez Contreras

José Arturo de Nova Vázquez

Zapopan, Jalisco

31 de enero de 2017



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Estudio sistemático de *Sedum* sección *Sedastrum* (Crassulaceae)

Por

Lic. en Biól. Raúl Manuel Ramírez Ulloa

Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos
Naturales y Agrícolas

Aprobado por:

Dr. Pablo Carrillo Reyes
Director de Tesis e integrante del jurado

12/enero/2017
Fecha

Dr. Aarón Rodríguez Contreras
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

12/enero/2017
Fecha

Dr. José Arturo de Nova Vázquez
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

11/01/2017
Fecha

Dra. Laura Guzmán Dávalos
Integrante del jurado

12/enero/2017
Fecha

Dra. Guadalupe Munguía Lino
Integrante del jurado

12/enero/2017
Fecha

DEDICATORIA

A ustedes que siempre han estado conmigo.

A mis padres, María Dolores Ulloa Rubio y Raúl Ramírez Muñoz.

A mis hermanas, Alma Adriana Ramírez Ulloa y Elvira María Ramírez Ulloa.

A Veda del Rocío García González.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Pablo Carrillo Reyes, Aarón Rodríguez Contreras y Arturo de Nova Vázquez por su invaluable apoyo en el desarrollo de este trabajo. Gracias Pablo por tus palabras de ánimo, paciencia y humildad. Gracias Aarón por todos tus comentarios y la fortaleza que me haz compartido. Gracias Arturo por tu hospitalidad, alegría y atenciones.

A Laura Guzmán Dávalos y Guadalupe Munguía Lino les agradezco sus comentarios y observaciones acertadas. Gracias Laura por su guía como docente y el apoyo brindado de comienzo a fin. Gracias Lupis por tu amistad, compañía y recuerdos divertidos.

A Panuncio Jerónimo Reyes Santiago, Jesús Guadalupe González Gallegos, Arturo Castro Castro, Luis Fernando Colín Nolasco, Víctor Quintero Fuentes y Julián Hernández Rendón gracias por su colaboración en los especímenes recolectados. A José Francisco Zúñiga Cabrera y Claudia Janeth Ramírez Díaz, además de su ayuda durante el trabajo de campo, les agradezco los momentos de risa y distracciones involuntarias.

A María del Pilar Zamora Tavares, Alejandra Villalvazo y Judith Morales gracias por su apoyo durante mis actividades en el laboratorio. Gracias Pili por el empeño que pusiste al ayudarme en cada experimento realizado, por la música y las conversaciones.

A José García Pérez de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí le agradezco abrirme las puertas del Herbario “Isidro Palacios” (SLPM) durante mi estancia en aquellas tierras.

A Gabriela Salazar, Regina Cuevas y Ernesto Huicochea gracias por sus hospitalidades mientras estuve fuera de casa.

A Ramón Vázquez Arias gracias por sus atenciones a mi persona a lo largo del proyecto.

A los miembros de la Coordinación del posgrado BIMARENA les agradezco las facilidades obtenidas a lo largo de estos dos años y medio.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) gracias por su apoyo mediante la beca de manutención nacional (290915) y beca mixta (291061).

A mis compañeros del Herbario IBUG y los amigos de clases agradezco su ayuda en las diversas actividades que enfrenté. A quienes haya omitido por mi falta de memoria, gracias.

De manera especial gracias a Hilda Julieta Arreola Nava, por su impulso para que cursara esta etapa, su cariño, amistad, respeto y por todo lo que me ha brindado a lo largo de los años.

Por último, ante todo gracias a mis padres Raúl Ramírez y María Dolores por su amor. A mis hermanas Elvira María y Alma Adriana por su soporte. A mis cuñados Raúl Fregoso y Pascual Estrada por su valiosa ayuda a discreción. A Veda García por su hermosa sonrisa. A ustedes, gracias.

ÍNDICE

CAPÍTULO UNO

1. Introducción general.....	9
1.1 Literatura citada.....	14

CAPÍTULO DOS

2. Análisis filogenético de <i>Sedum</i> sección <i>Sedastrum</i> (Crassulaceae).....	18
2.1 Resumen.....	19
2.2 Introducción.....	20
2.3 Materiales y métodos.....	22
2.4 Resultados.....	25
2.5 Discusión.....	28
2.6 Tratamiento taxonómico.....	34
2.7 Agradecimientos.....	35
2.8 Literatura citada.....	35
2.9 Apéndice 1. Muestreo taxonómico en el estudio filogenético de <i>Sedum</i> sección <i>Sedastrum</i>	46
2.10 Apéndice 2. Codificación de caracteres morfológicos de <i>Sedum</i> sección <i>Sedastrum</i> , en estados de carácter.....	48
2.11 Apéndice 3. Matriz de datos morfológicos usada para el análisis cladístico de <i>Sedum</i> sección <i>Sedastrum</i>	55

CAPÍTULO TRES

3. <i>Sedum trichopetalum</i> (Crassulaceae) a new species from Western Mexico.....	56
3.1 Abstract.....	57
3.2 Introduction.....	58
3.3 Taxonomic treatment.....	58
3.4 Discussion.....	60
3.5 Acknowledgments.....	61
3.6 References.....	61

CAPÍTULO CUATRO

4. Conclusión general.....	67
4.1 Literatura citada.....	70

CUADROS Y FIGURAS

CAPÍTULO DOS “Estudio sistemático de *Sedum* sección *Sedastrum* (Crassulaceae)”

- Fig. 1. Árbol más parsimonioso de *Sedum* sección *Sedastrum*, obtenido con evidencia morfológica.....42
- Fig. 2. Árbol de evidencia molecular (secuencias de ADNn: ETS e ITS y ADNcp: *rpS16*) con mapeo de caracteres morfológicos de *Sedum* sección *Sedastrum*.....43
- Fig. 3. Árbol de evidencia total (morfología y secuencias de ADNn: ETS e ITS y ADNcp: *rpS16*) de *Sedum* sección *Sedastrum*.....44
- Cuadro 1. Revisión en Tracer de los resultados obtenidos del análisis filogenético de *Sedum* sección *Sedastrum*, mediante Mr. Bayes.....45
- Cuadro 2. Estadísticas del análisis filogenético de *Sedum* sección *Sedastrum*, con base en caracteres morfológicos.....45

CAPÍTULO TRES “*Sedum trichopetalum* (Crassulaceae) a new species from Western Mexico”

- Fig. 1. *Sedum trichopetalum*.....63
- Fig. 2. Geographic distribution of *Sedum trichopetalum*, *S. piactlaense*, *S. mocinianum* and *S. hintonii*.....64
- Fig. 3. Foliage with pubescence in four species of *Sedum* sect. *Sedastrum*.....65
- Table I. Morphological comparison among *Sedum trichopetalum*, *S. piactlaense*, *S. mocinianum* and *S. hintonii*.....66

CAPÍTULO UNO
INTRODUCCIÓN GENERAL

INTRODUCCIÓN GENERAL

La familia Crassulaceae integra 33-35 géneros y aproximadamente 1,400-1,500 especies (Thiede y Eggli 2007). Sus miembros son mayormente hierbas o subarbustos, con hojas y tallos que suelen ser suculentos. Las flores son hermafroditas, actinomorfas, usualmente pentámeras, con uno o dos verticilos de estambres. El ovario es súpero y los carpelos libres o unidos y dehiscentes (Britton y Rose 1905; Thiede y Eggli 2007; Carrillo-Reyes et al. 2009).

Crassulaceae se distribuye por casi todo el mundo. Sus principales centros de diversidad son México, Sudáfrica, sur de Asia central, Macaronesia y la región del Mediterráneo (Pérez-Calix 1995, 2008; Mort et al. 2002; Thiede y Eggli 2007). Prefieren sitios de ambiente templado, aunque es común encontrarlos en hábitats áridos y semiáridos. Les gusta crecer en sitios rocosos.

La taxonomía de Crassulaceae tiene una larga historia. Con base en datos morfológicos y fitoquímicos, Cronquist (1981) ubica a la familia Crassulaceae en el orden Rosales dentro de la subclase Rosidae. Estudios filogenéticos con base en secuencias de ADN, incluyen a esta familia dentro del orden Saxifragales, en el clado de las Superrósidas (Chase et al. 1993; Soltis y Soltis 1997; APG IV 2016).

En cuanto a la división de Crassulaceae, una de las propuestas más aceptadas en su tiempo y que permaneció vigente cerca de 77 años es la de Berger (1930). El autor reconoce seis subfamilias: Crassuloideae, Kalanchoideae, Cotyledonoideae, Sempervivoideae, Sedoideae y Echeverioideae. Posteriormente, Thorne y Reveal (2007) con base en filogenias moleculares, reagrupan a Crassulaceae y proponen el reconocimiento de solo dos subfamilias: Crassuloideae y Sempervivoideae. Thiede y Eggli (2007) enriquecen esta propuesta al incluir dentro de ella a la subfamilia Kalanchoideae. Estas últimas tres subfamilias son las que actualmente se reconocen para Crassulaceae.

Sempervivoideae es la más diversa con 28 géneros y cerca de 980 especies (Carrillo-Reyes et al. 2009). Por ello, Thiede y Egli (2007) agrupan a los miembros de ésta en cinco tribus: Semperviveae, Umbiliceae, Telephieae, Aeonieae y Sedeae, esta última es la que posee mayor número de representantes.

Sedeae es la más abundante en México. En ella están agrupados nueve de los 10 géneros nativos presentes de Crassulaceae: *Echeveria* DC., *Dudleya* Britton & Rose, *Graptopetalum* Rose, *Lenophyllum* Rose, *Sedum* L., *Villadia* Rose, *Cremnophila* Rose, *Thompsonella* Britton & Rose y *Pachyphytum* Link, Klotzsch & Otto, los últimos tres endémicos de México (Pérez-Calix 1995; Meyrán 1998; van Ham y 't Hart 1998; Carrillo-Reyes et al. 2009).

Si bien la familia Crassulaceae forma un grupo natural, su clasificación infrafamiliar y delimitación genérica siempre ha sido difícil de establecer. Esto se debe a que los límites de algunos géneros son imprecisos y los caracteres de varios taxa se solapan (Meyrán 1988; Pérez-Calix 1995). En este sentido, el caso más drástico es el del género *Sedum*, el más grande de la familia con cerca de 420 spp. y quien posee la distribución geográfica más amplia.

Sedum fue descrito por Carlos Linneo en el año de 1753. Algunos autores han reconocido diversas secciones al interior de este género. Praeger (1921) reconoció 10 secciones para *Sedum*. Posteriormente, Berger (1930) sugirió 22. Actualmente, algunas son reconocidas como géneros independientes (p. ej. *Graptopetalum*, *Hasseanthus* Rose, *Rhodiola* L., *Sedella* Britton & Rose y *Telephium* L.) mientras que otras han sido sinonimizadas (p. ej. *Corynephyllum* Rose, *Sedastrum* Rose y *Tetrorum* Rose). A pesar de que se han realizado otros esfuerzos por clasificar a este género (Fröderström 1930, 1931; Alexander 1942; Clausen 1943, 1979; Jacobsen 1974; Uhl 1980), ninguna propuesta ha sido

compatible con la evidencia filogenética (Mort et al. 2001; Carrillo-Reyes et al. 2009; Gontcharova y Gontcharov 2009; Nikulin et al. 2016). Por tanto, los últimos tratamientos realizados para *Sedum* han renunciado a mantener una clasificación seccional. A su vez, sugieren el reconocimiento de dos subgéneros, el subgénero *Gormanina* y el subgénero *Sedum* (‘t Hart y Bleij 2003; Thiede y Egli 2007), clasificación que ha sido ampliamente difundida y aceptada entre distintos especialistas (Carrillo-Reyes et al. 2009; Gontcharova y Gontcharov 2009; Mort et al. 2010; Nikulin et al. 2016).

Desde este punto de vista, un caso particular es *Sedastrum*, grupo que fuera descrito por Rose (Britton y Rose 1905) como un género nuevo para Crassulaceae. Algunas de las características que se mencionan en la descripción original y posteriores son sus densas rosetas basales, hojas carnosas; inflorescencia paniculada, flores con 8-10 estambres y carpelos ovados con una concavidad en la base (Britton y Rose 1905; Clausen 1943). Esta última aparentemente representa una autapomorfía para *Sedastrum* (Carrillo-Reyes et al. 2009). Años más tarde, Berger (1930) reconoce a *Sedastrum* como sección del género *Sedum*, e indica que las características mencionadas por Rose (Britton y Rose 1905) no son relevantes para darle una categoría taxonómica mayor. A su vez, menciona como un carácter adicional la presencia de rizomas engrosados (Berger 1930; Uhl 1992).

Sedastrum ha generado distintas controversias taxonómicas desde su descripción. En el manuscrito original, Rose (Britton y Rose 1905) menciona como especie tipo a *S. incertum* Rose. A su vez, junto con esta menciona a *S. chapalense* S. Watson, *S. ebracteatum* DC., *S. glabrum* (Rose) Praeger, *S. hemsleyanum* Rose y *S. painteri* Rose (Berger). No obstante, tiempo después Clausen (1943) sinonimiza a *S. painteri* con *S. hemsleyanum* e incluye a *S. hintonii* R. T. Clausen dentro del grupo.

Posteriormente, Uhl (1992) analiza citológicamente a *S. ebracteatum*, *S. glabrum*, *S. hemsleyanum* y *S. hintonii*. Sus resultados indican que todas aparentan formar un grupo natural. Además, sugiere que *S. ebracteatum* y *S. hemsleyanum* podrían ser sinónimos debido a que presentan un número cromosómico similar. Recientemente, estudios filogenéticos con base en secuencias de ADN tomaron en cuenta algunos representantes de *Sedastrum*. Sus resultados sugieren que dichas estas forman un grupo natural (Carrillo-Reyes et al. 2009; Nikulin et al. 2016).

En la actualidad, *Sedastrum* está integrado por ocho especies: *Sedum chazaroi* P. Carrillo & J. A. Lomelí, *S. ebracteatum*, *S. glabrum*, *S. hemsleyanum*, *S. hintonii*, *S. jarocho* P. Carrillo & Jimeno-Sevilla, *S. mocinianum* Pérez-Calix y *S. piactlaense* Reyes, Etter & Kristen (Britton y Rose 1905; Pérez-Calix 1998; Carrillo-Reyes y Lomelí-Sención 2008; Carrillo-Reyes et al. 2009; Jimeno-Sevilla et al. 2012; Reyes et al. 2015).

Morfológicamente, las especies de *Sedastrum* difieren de los demás miembros de *Sedum*. Sin embargo, existe controversia en cuanto su clasificación taxonómica (Britton y Rose 1905; Berger 1930; Clausen 1943; Uhl 1992; Carrillo-Reyes et al. 2009). Por ello, en esta tesis se realizó un estudio sistemático de *Sedum* sección *Sedastrum*. El análisis combinó información morfológica y secuencias de ADN. Se obtuvo una hipótesis acerca de las relaciones filogenéticas al interior de dicha sección y bajo este contexto se puso a prueba la validez de los caracteres morfológicos actualmente utilizados para su reconocimiento.

LITERATURA CITADA

- Alexander, E. J. 1942. A new Mexican *Sedum*. *Cactus and Succulent Journal* 14: 76-78.
- APG (Angiosperms Phylogenetic Group). 2016. An update of the Angiosperms Phylogenetic Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 1-20.
- Berger, A. 1930. Crassulaceae. Pp. 352-483 in *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, eds. A. Engler y K. Prantl. Berlín: Duncker and Humblot.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1905. Crassulaceae. Pp. 7-74 in *North America Flora*, ed. N. L. Britton. Nueva York: New York Botanical Garden.
- Carrillo-Reyes, P. y J. A. Lomelí-Senci3n. 2008. *Sedum chazaroi* (Crassulaceae) an endemic new species from southern Jalisco, Mexico. *Bolet3n de la Sociedad Bot3nica de M3xico* 83: 77-80.
- Carrillo-Reyes, P., V. Sosa y M. E. Mort. 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.
- Chase, M. W., D. E. Soltis, R. G. Olmstead, D. Morgan, D. H. Les, B. D. Mishler, M. R. Duvall, R. A. Price, H. G. Hills, Y. L. Qiu, K. A. Kron, J. H. Rettig, E. Conti, J. D. Palmer, J. R. Manhart, K. J. Sytsma, H. J. Michaels, W. J. Kress, K. G. Karol, W. D. Clark, M. Hedr3n, B. S. Gaut, R. K. Jansen, K. J. Kim, C. F. Wimpee, J. F. Smith, G. R. Furnier, S. H. Strauss, Q. Y. Xiang, G. M. Plunkett, P. S. Soltis, S. M. Swensen, S. E. Williams, P. A. Gadek, C. J. Quinn, L. E. Eguiarte, E. Golenberg, G. H. Learn, S. W. Graham, S. C. H. Barrett, S. Dayanandan y V. A. Albert. 1993. Phylogenetics of

- seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 528-580.
- Clausen, R. T. 1943. The section *Sedastrum* of *Sedum*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 70: 289-296.
- Clausen, R. T. 1979. *Sedum* in six areas of the Mexican Cordilleran Plateau. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 106: 205-216.
- Cronquist, A. 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press. Nueva York.
- Fröderström, H. 1930. The genus *Sedum* L. A systematic essay. Part. 1. *Acta Horti Gothoburgensis* 5: 3-75.
- Fröderström, H. 1931. The genus *Sedum* L. A systematic essay. Part. 2. *Acta Horti Gothoburgensis* 6: 3-111.
- Jacobsen, H. 1974. *Lexicon of Succulent Plants*. London: Blandford Press.
- Jimeno-Sevilla, H. D., P. Carrillo-Reyes, E. Pérez-Calix y M. Cházaro-Basáñez. 2012. Additions to the Crassulaceae of the state of Veracruz, Mexico. *Haseltonia* 18: 140-152.
- Meyrán, J. 1988. La clasificación genérica de las crasuláceas mexicanas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 33: 79-88.
- Mort, M. E., D. E. Soltis, P. S. Soltis, J. Francisco-Ortega y A. Santos-Guerra. 2002. Phylogenetics and evolution of the Macaronesian clade of Crassulaceae inferred from nuclear and chloroplast sequence data. *Systematic Botany* 27: 271-288.

- Mort, M. E., T. R. O'Leary, P. Carrillo-Reyes, T. Nowell, J. K. Archibald y C. P. Randle. 2010. Phylogeny and evolution of Crassulaceae: past, present, and future. *Schumannia* 6. *Biodiversity & Ecology* 3: 69-86.
- Nikulin, V. Y., S. B. Gontcharova, R. Stephenson y A. A. Gontcharov. 2016. Phylogenetic relationships between *Sedum* L. and related genera (Crassulaceae) based on ITS rDNA sequence comparisons. *Flora* 224: 218-229.
- Pérez-Calix, E. 1995. La familia Crassulaceae (excepto *Sedum*) en el Bajío y regiones adyacentes (México). Tesis de maestría en ciencias, Colegio de Posgraduados. Montecillo, México. 126 pp.
- Pérez-Calix, E. 1998. *Sedum mocinianum* (Crassulaceae) una especie nueva del centro de México. *Acta Botanica Mexicana* 45: 49-54.
- Pérez-Calix, E. 2008. Crassulaceae. *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes* 156: 1-143.
- Praeger, L. R. 1921. An account of the genus *Sedum* as found in cultivation. *Journal of the Royal Horticultural Society* 46: 1-314.
- Reyes, J., J. Etter y M. Kristen. 2015. *Sedum piactlaense* (Crassulaceae), a new species from Durango, Mexico. *Haseltonia* 20: 58-63.
- Soltis, D. E. y P. S. Soltis. 1997. Phylogenetic relationships in Saxifragaceae sensu lato: a comparasion of topologies based on 18S rDNA and rcbL sequences. *American Journal of Botany* 84: 504-522.
- 't Hart, H. y B. Bleij. 2003. *Sedum*. Pp. 235-332 in *Illustratred Handbook of Succulent Plants Crassulaceae*, ed. U. Egli. Berlín: Springer.

- Thiede, J. y U. Eggli. 2007. Crassulaceae. Pp. 83-118 in *The families and genera of Vascular Plants* vol. 9, ed. K. Kubitzki. Berlín: Springer.
- Thorne, R. F. y J. L. Reveal. 2007. An updated classification of the class Magnoliophyta (“Angiospermae”). *The Botanical Review* 73: 67-181.
- Uhl, C. H. 1980. Chromosomes of Mexican *Sedum* III. Sections *Centripetalia*, *Fructisedum* and other woody species. *Rhodora* 82: 377-402.
- Uhl, C. H. 1992. Chromosomes of Mexican *Sedum* VI. Section *Sedastrum*. *Rhodora* 94: 362-370.
- van Ham, R. C. H. J. y H. 't Hart. 1998. Crassulaceae inferred from chloroplast DNA restriction-site variation. *American Journal of Botany* 85: 123-134.

CAPÍTULO DOS

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE *SEDUM* SECCIÓN *SEDASTRUM*

(Para someterse a *Systematic Botany*)

Análisis Filogenético de *Sedum* sección *Sedastrum* (Crassulaceae)

Raúl M. Ramírez-Ulloa¹, Pablo Carrillo-Reyes^{1, 2, 5}, Aarón Rodríguez^{1, 2}, José Arturo de Nova³ y Jerónimo Reyes Santiago⁴

¹ Herbario *Luz María Villarreal de Puga*, Instituto de Botánica (IBUG), Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México

² Laboratorio Nacional de Identificación y Caracterización Vegetal (LaniVeg), Universidad de Guadalajara-Universidad Autónoma de Querétaro, Conacyt, México

Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Departamento de Botánica y Zoología, Apartado postal 1-139, 45101 Zapopan, Jalisco, México

³ Instituto de Investigación de Zonas Desérticas y Facultad de Agronomía y Veterinaria, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, México

⁴ Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-614, Ciudad Universitaria, 04510, Ciudad de México

⁵ Autor para correspondencia (pcarreyes@gmail.com)

Resumen—La familia Crassulaceae forma un grupo natural. No obstante, la delimitación genérica es complicada. El caso más drástico es el género *Sedum*, el más grande de la familia, con una amplia distribución geográfica. Algunos botánicos han propuesto su segregación en géneros independientes. Un caso particular es *Sedastrum*, descrito por Rose en 1905 como un género nuevo y reconocido por autores posteriores como una sección de *Sedum*. Las características morfológicas que definen al grupo son sus densas rosetas basales con hojas

carneas, pubescentes; inflorescencia paniculada y carpelos ovados con una concavidad en la base. El alcance de este trabajo tiene tres propósitos. El primero, evaluar la monofilia del grupo, segundo, establecer las relaciones filogenéticas entre sus miembros y tercero, poner a prueba la validez de los caracteres morfológicos actualmente utilizados para su reconocimiento. Fueron utilizadas secuencias de ADN y caracteres morfológicos. Las regiones usadas consistieron de la sección transcrita externa (ETS) e interna (ITS) del ADN nuclear ribosomal y el intrón *rpS16* del ADN del cloroplasto. Por otra parte, fueron codificados 45 caracteres morfológicos. Se realizaron análisis de Máxima Parsimonia, Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana. Para los datos por separado y en conjunto, se calcularon los índices de soporte bootstrap y las probabilidades posteriores según el caso. Los resultados sugieren que *Sedastrum* es un grupo natural definido principalmente por la presencia de una cavidad en la base de los carpelos, la forma oblongo-elíptica de sus hojas y la esencia fétida de sus flores. No obstante, su relación con otros linajes norteamericanos de *Sedum* no está totalmente resuelta.

Palabras clave—Clado Acre, grupo natural, caracteres moleculares, caracteres morfológicos, filogenética, Sempervivoideae.

La familia Crassulaceae integra 33-35 géneros y aproximadamente 1,400-1,500 especies (Thiede y Egli 2007). Sus miembros son mayormente hierbas o subarbustos, con hojas y tallos que suelen ser suculentos. Las flores son hermafroditas, actinomorfas, usualmente pentámeras, con uno o dos verticilos de estambres. El ovario es súpero y los carpelos libres o unidos y dehiscentes (Britton y Rose 1905; Thiede y Egli 2007; Carrillo-Reyes et al. 2009).

Crassulaceae forma un grupo monofilético, pero su clasificación infrafamiliar y delimitación genérica es difícil de establecer (Soltis y Soltis 1997; Mort et al. 2001). Los límites de algunos géneros son imprecisos y los caracteres de varios taxa se solapan (Meyrán 1988). El caso más

drástico es *Sedum* L., el más grande de la familia y el que posee la distribución geográfica más amplia.

Sedum fue descrito por Carlos Linneo en el año de 1753. Desde entonces, se han realizado esfuerzos por tratar de clasificar este género mediante secciones, grupos y subgéneros (Praeger 1921; Berger 1930; Fröderström 1930, 1931; Alexander 1942; Clausen 1943, 1979; Jacobsen 1974; Uhl 1980), muchos de ellos actualmente reconocidos como géneros independientes (p. ej. *Graptopetalum*, *Hasseanthus* Rose, *Rhodiola* L., *Sedella* Britton & Rose y *Telephium* L.) mientras que otros han sido sinonimizados (p. ej. *Corynephyllum* Rose, *Sedastrum* Rose y *Tetrorum* Rose).

Adicionalmente, los últimos tratamientos realizados para *Sedum* han renunciado a mantener una clasificación seccional y sugieren el reconocimiento de dos subgéneros, el subgénero *Gormaniana* y el subgénero *Sedum* (‘t Hart y Bleij 2003; Thiede y Egli 2007), clasificación que ha sido ampliamente difundida y aceptada entre diversos especialistas (Carrillo-Reyes et al. 2009; Gontcharova y Gontcharov 2009; Mort et al. 2010; Nikulin et al. 2016).

En un estudio reciente, Nikulin et al. (2016) han intentado resolver las afinidades filogenéticas al interior de *Sedum*. Sus resultados concuerdan con los de otros investigadores y muestran que este género es polifilético. Así mismo y a la par de otros estudios, se observan pequeños grupos infragenéricos de naturaleza monofilética (Kim et al. 1996; Mort et al. 2001; Mayuzumi y Ohba 2004; Carrillo-Reyes et al. 2009; Gontcharova y Gontcharov 2009).

Un caso particular es *Sedastrum*, grupo que fuera descrito por Rose (Britton y Rose 1905) como un género nuevo para Crassulaceae. Algunas de las características que menciona el autor son sus densas rosetas basales con hojas carnosas; inflorescencia paniculada, flores con 5-10 estambres y carpelos ovados con una concavidad en la base (Britton y Rose 1905; Clausen 1943). Esta última aparentemente representa una autapomorfía para *Sedastrum*

(Carrillo-Reyes et al. 2009). Años más tarde, Berger (1930) reconoce a *Sedastrum* como sección del género *Sedum*, e indica que las características mencionadas por Rose en Britton y Rose (1905) no son relevantes para darle una categoría taxonómica mayor. A su vez, agrega como nuevo carácter la presencia de rizomas engrosados (Berger 1930; Uhl 1992).

En la actualidad, ocho especies se reconocen al interior de *Sedum* sección *Sedastrum*: *S. chazaroi* P. Carrillo & J. A. Lomelí, *S. ebracteatum* DC., *S. glabrum* (Rose) Praeger, *S. hemsleyanum* Rose, *S. hintonii* R. T. Clausen, *S. jarocho* P. Carrillo & Jimeno-Sevilla, *S. mocinianum* Pérez-Calix y *S. piaxtlaense* Reyes, Etter & Kristen (Britton y Rose 1905; Pérez-Calix 1998; Carrillo-Reyes y Lomelí-Sención 2008; Carrillo-Reyes et al. 2009; Jimeno-Sevilla et al. 2012; Reyes et al. 2015).

Morfológicamente, *Sedastrum* difiere del resto de *Sedum*, pero su clasificación no está resuelta (Britton y Rose 1905; Berger 1930; Clausen 1943; Uhl 1992; Carrillo-Reyes et al. 2009). Este trabajo retoma los resultados de Carrillo-Reyes et al. (2009) y Nikulin et al. (2016) quienes recuperaron algunos de sus miembros como un grupo monofilético. Sin embargo, ninguno de estos trabajos incluyó a todos sus integrantes. Por esta razón, se propuso realizar un estudio sistemático de *Sedum* sección *Sedastrum* incluidos la totalidad de sus especies. El alcance del trabajo tiene un triple propósito. Primero, evaluar la monofilia de *Sedum* sección *Sedastrum*. Segundo, establecer las relaciones filogenéticas entre sus miembros. Por último, evaluar la utilidad de los caracteres morfológicos que definen al grupo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo Taxonómico—Se tomaron en cuenta las ocho especies descritas para la sección *Sedastrum* así como una novedad taxonómica para el grupo (Ramírez-Ulloa et al. xxx). Además, con base en las hipótesis filogenéticas de Carrillo-Reyes et al. (2009) y Nikulin et al. (2016), fueron seleccionadas las especies de *Sedum* más cercanamente relacionadas, así como

otras no incluidas en análisis previos y que poseen características morfológicas similares a las de *Sedastrum*. También, se tomaron en cuenta aquellas que han sido sugeridas en la literatura como posibles miembros de este grupo (Reyes et al. 2015). Así mismo, fueron seleccionados representantes de otros géneros de Crassulaceae (Apéndice 1), de los cuales, se utilizó a *Dudleya puerulenta* (Nutt.) Britton & Rose como grupo externo funcional (Mort et al. 2001; Acevedo-Rosas et al. 2004b; Carrillo-Reyes et al. 2009).

Caracteres Morfológicos—Se analizaron 45 caracteres morfológicos, incluidas estructuras vegetativas y reproductivas (Apéndice 2). Los datos fueron obtenidos de ejemplares vivos y de herbario. Cuando fue necesario, la información se complementó con descripciones publicadas (p. ej. Robinson y Fernald 1894; Rose 1921; Clausen 1943, 1946, 1959, 1978; Moran 1943; Moran y Uhl 1968; Walther 1972; Kimmach 1996; Pérez-Calix 2008; Reyes et al. 2012).

Extracción, Amplificación y Secuenciación de ADN—La extracción de ADN y las reacciones en cadena de la polimerasa (PCR) se realizaron en el Laboratorio Nacional de Identificación y Caracterización Vegetal (LaniVeg), Universidad de Guadalajara, México. El ADN se obtuvo a partir de tejido fresco mediante el protocolo de Doyle y Doyle (1987) modificado por Salazar (sin publicar). Se secuenciaron el espacio transcrito externo (ETS) e interno (ITS) del ADN nuclear ribosomal, así como el intrón *rpS16* del ADN de cloroplasto. Los cebadores para amplificar y secuenciar ETS fueron 18S-ETS (Baldwin y Markos 1998) y ETS-IGSf (Acevedo-Rosas et al. 2004b). Para ITS se usó N-nc18S10 y C26A (Wen y Zimmer 1996). En el caso del locus *rpS16* se utilizaron rpS16F y rpS16R (Shaw et al. 2005). Las PCR se obtuvieron con el Multiplex PCR kit (Quiagen, California, USA) mediante dos programaciones distintas en el termociclador. Para la región ETS se implementó el siguiente programa: 97 °C por 50 s; 30 ciclos de 97 °C por 50 s, 57 °C por 50 s, 72°C por 110 s y extensión final de 72 °C por 10 min; 4 °C ∞. Para las regiones ITS y *rpS16* el programa

incluyó: 95 °C 2 min; 30 ciclos de 95 °C por 45 s, 57 °C por 45 s, 72 °C por 4 min y extensión final de 72°C por 10 min; 4 °C ∞. Por último, los productos de PCR fueron secuenciados en el High-Throughput Genomics Center, Universidad de Washington, EUA.

Análisis Filogenético—Las secuencias moleculares y los caracteres morfológicos fueron puestos a prueba de manera independiente y combinados. Para cada una de las regiones de ADN, la alineación de secuencias se realizó mediante MUSCLE (Edgar 2004) y se revisaron a ojo con el programa PhyDE v0.9971 (Müller et al. 2010). El modelo de sustitución de nucleótidos se ajustó a través del Criterio de Información Akaike corregido (AICc) con ayuda de jModelTest 2.1.10 v20160303 (Darriba et al. 2012). Para el análisis de máxima verosimilitud (ML), se usó RAxML v8.1 (Stamatakis 2014) con 1000 réplicas no paramétricas de bootstrap para cada región. La inferencia bayesiana para las matrices de secuencias de ADN así como para el análisis combinado se hizo con Mr. Bayes v3.2 (Ronquist et al. 2011). Se llevaron a cabo dos corridas independientes para cada matriz de datos. Para ello, fueron utilizadas cuatro Cadenas de Markov, tres frías y una caliente. Se corrieron 10 millones de generaciones con re-muestreos en cada 1,000 de estas. Además, fue descartado el 25% de las muestras que no llegaron a la estacionalidad. Los archivos de salida generados en Mr. Bayes fueron revisados con ayuda del programa Tracer v1.6 (Rambaut et al. 2014). En este último, se comprobó que no hayan sido subestimados los valores del tamaño efectivo de la muestra (ESS), así como el número aproximado de generación en la que se registró estabilidad para los valores de probabilidad (Cuadro 1). La matriz de caracteres morfológicos (Apéndice 3) se elaboró mediante el programa Mesquite 3.04 (Maddison y Maddison 2015). Para realizar la estimación filogenética con base en parsimonia, se utilizó el programa PAUP* 4.0a147 (Swofford 2002). A través de este, se realizó una búsqueda heurística con 1000 repeticiones utilizando los siguientes criterios: permutación global de ramas mediante el algoritmo TBR (tree bisection reconnection) y MULTrees. A su vez, se utilizó el criterio de optimización de

Fitch mediante la transformación acelerada ACCTRAN (Fitch 1971). Los estados múltiples se interpretaron como polimorfismos. Por último, nuevamente con ayuda del programa Mesquite 3.04, se mapearon los caracteres morfológicos sobre la filogenia de evidencia molecular, con el fin de probar su validez con respecto al uso que se les da en el reconocimiento de esta sección.

RESULTADOS

Muestreo Taxonómico—Se obtuvo un total de 37 especímenes, de estos, 23 pertenecen a *Sedum* sección *Sedastrum*; el resto forma parte del grupo externo. Se generaron 84 secuencias nuevas de las 106 utilizadas en el análisis. Todas fueron sometidas a la base de datos del GenBank (Apéndice 1). En cuanto a las especies de *Sedastrum*, se obtuvieron muestras de las nueve especies y para las que fue posible se recolectaron ejemplares procedentes de distintas localidades. *Sedum ebracteatum* y *S. hemsleyanum* fueron las más representadas debido a su amplia distribución dentro de la República Mexicana. A estas le siguieron *S. chazaroi* y *S. glabrum*, presentes en tres y dos localidades distintas respectivamente. En los casos de *S. guatemalense* Hemsl., *S. greggii* Hemsl., *S. oxypetalum* Kunth, *Dudleya pulverulenta*, *Echeveria nodulosa* (Baker) Otto, *Graptopetalum fruticosum* Moran y *Pachyphytum glutinicaule* Moran, las secuencias se obtuvieron de GenBank.

Análisis Morfológico—Se codificaron 45 caracteres morfológicos que fueron en su totalidad parsimoniosamente informativos. El análisis de Máxima Parsimonia recuperó un árbol más parsimonioso (AMP) (Cuadro 2; Fig. 1). En este, todos los representantes del género *Sedum* se recuperan en un solo clado con un valor de soporte bootstrap (bs) elevado (bs = 99%). Uno de los grupos desprendidos del mismo soporta a la sección *Sedastrum* como grupo natural (bs = 90%). A su vez, dentro de él se muestra una relación de especies hermanas entre *Sedum jarocho* y *Sedum* sp. *nova*, aunque los valores de apoyo son bajos (bs = 54%). Por otra parte,

fuera de *Sedastrum*, solo se soporta la relación entre *S. grandipetalum* Fröd. y *S. greggii* (bs = 90%).

Análisis Molecular—Se obtuvieron las secuencias de ADN de 30 especímenes para las regiones de núcleo ETS e ITS y del intrón de cloroplasto *rpS16*. La matriz de secuencias de ETS se compuso por 567 pares de bases (pb), en ITS por 689 pb y en la de *rpS16* por 805 pb. La matriz concatenada de las regiones sumó 2061 pb. Los modelos evolutivos, el tamaño efectivo de la muestra y los resultados del logaritmo natural de la verosimilitud obtenidos se resumen en la Cuadro 1. Los números de accesiones de GenBank y los especímenes de referencia se muestran en el Apéndice 1. Para los clados que recibieron apoyo, se indican los valores de soporte de bootstrap y probabilidad posterior (pp) por encima y debajo de las ramas, respectivamente (Figs. 1-2).

Análisis de Secuencias Nucleares ETS/ITS—Ambos análisis de secuencias nucleares para las regiones ETS e ITS mostraron que *Sedum* sección *Sedastrum* se comporta como un grupo natural, con valores de soporte elevados (bs = 99%, pp = 1; bs = 91%, pp = 1, ETS e ITS respectivamente) (figuras no presentadas). Entre los clados recuperados destacan, por una parte, el formado por los representantes de *S. hemsleyanum* y *S. jarocho* (bs = 96%, pp = 1; bs = 99%, pp = 1, ETS e ITS respectivamente) y por otra, el que incluyó las muestras de *S. ebracteatum* (bs = 76%; bs = 88%, pp = 1, ETS e ITS respectivamente). Así mismo, los ejemplares de *S. chazaroi* se agruparon con buenos soportes (bs = 98%, pp = 1; bs = 81%, pp = 1, ETS e ITS respectivamente). Ambos análisis sugieren una estrecha relación entre *S. chazaroi* con *S. hintonii* (bs = 95%, pp = 1; bs = 60%, pp = 0.92, ETS e ITS respectivamente). Sin embargo, *S. glabrum* se encontró como especie hermana de *S. chazaroi* en el análisis de ETS (bs = 97%, pp = 1), mientras que en el de ITS apareció como hermano del clado formado por *S. hemsleyanum*, *S. jarocho*, *S. ebracteatum*, *S. chazaroi* y *S. hintonii* (bs = 100%, pp = 1). Por último, un clado más que se recuperó en estas filogenias lo forman *S. mocinianum*, *S.*

piaxtlaense y *Sedum* sp. *nova* (bs = 72%, pp = 0.94; bs = 90%, ETS e ITS respectivamente).

En el análisis de la región ITS, *S. longipes* Rose se comportó como la especie hermana de *Sedastrum* aunque con un valor de soporte bajo (bs = 54%), no así con la región ETS, en donde dicho grupo no quedó bien resuelto.

Análisis de Secuencias de Cloroplasto *rpS16*—Al igual que los resultados obtenidos con la evidencia nuclear, las secuencias de cloroplasto recuperaron a *Sedum* sección *Sedastrum* como grupo natural (bs = 99%, pp = 1) (figuras no presentadas). Así mismo, los representantes de *S. hemsleyanum* y *S. jarocho* se agruparon en un clado con soporte (bs = 76%, pp = 0.99). A diferencia de los análisis con secuencias nucleares, la región *rpS16* no sugirió una estrecha relación entre *S. hemsleyanum*-*S. jarocho* con *S. ebracteatum*. En su lugar, *S. hemsleyanum*-*S. jarocho* mostraron una relación de grupo hermano con *S. chazaroi* (bs = 88%, pp = 1). Cabe señalar que, en cuanto al clado de *S. ebracteatum* (bs = 92%, pp = 1), este se agrupó con la única muestra de *S. glabrum* (bs = 78%, pp = 0.98) y ambas a su vez lo hicieron con *S. hintonii* (bs = 61%). Como especie hermana de todas las anteriores se encontró a *S. piaxtlaense* (bs = 62%). Para finalizar, dentro de la sección *Sedastrum*, otro grupo rescatado fue el de *S. mocinianum* con *Sedum* sp. *nova* (bs = 85%, pp = 1). *Sedum roberti* Veldkamp se comportó como especie hermana de toda la sección (bs = 99%, pp = 1).

Análisis Combinado—La combinación de las secuencias de ADNn y ADNcp sugirió que *Sedum* sección *Sedastrum* es un grupo natural (bs = 100%, pp = 1), cuyo grupo hermano es un clado formado por *S. grandipetalum*, *S. greggii*, *S. longipes* y *S. oxypetalum* (bs = 87%, pp = 1) (Fig. 2). Al interior de *Sedastrum* se identificaron tres clados principales: 1) el formado por *Sedum hemsleyanum*, *S. jarocho* y *S. ebracteatum* (bs = 87%, pp = 1); 2) el compuesto por los representantes de *S. chazaroi* (bs = 100%, pp = 1) *S. glabrum* y *S. hintonii*, aunque sin soportes significativos; y 3) el que incluye a *S. mocinianum*, *S. piaxtlaense* y *Sedum* sp. *nova* (bs = 97%, pp = 0.94) que se muestra como el más tempranamente divergente. El mapeo de

caracteres morfológicos sobre esta filogenia mostró que *Sedum* sección *Sedastrum* recibió el apoyo de bootstrap de la verosimilitud (ML) en tres caracteres: 1) forma foliar oblongo-elíptica (8/1; ML = 0.98), 2) esencia fétida de las flores (24/2; ML = 0.99) y 3) cavidad en la base de los carpelos (42/2; ML = 0.99) (ver Apéndice 2).

Análisis de Evidencia Total—La matriz de evidencia total se formó con 2106 caracteres. *Sedum* sección *Sedastrum* se comportó como grupo monofilético con soporte elevado (pp = 1) (Fig. 3). El clado formado por *S. oxypetalum*, *S. longipes*, *S. greggii* y *S. grandipetalum* se identificó como el grupo hermano, pero sin soporte estadístico. Al interior de la sección *Sedastrum* se identificaron dos clados principales bien soportados: el formado por *S. hemsleyanum*, *S. jarocho*, *S. ebracteatum*, *S. chazaroi*, *S. hintonii* y *S. glabrum* (pp = 1) y el que agrupó a *S. mocinianum*, *S. piactlanese* y *Sedum* sp. *nova* (pp = 0.93). En el primero de estos, se observa a *S. hemsleyanum*, *S. jarocho* y *S. ebracteatum* en un clado fuertemente apoyado (pp = 1) cuyo grupo hermano (pp = 0.99) es el formado por *S. chazaroi* y *S. hintonii* (pp = 0.91), a su vez ambos clados son hermanos de *S. glabrum* (pp = 1).

DISCUSIÓN

Relaciones Filogenéticas—El uso de secuencias de ADN nuclear y de cloroplasto ayuda a comprender las relaciones filogenéticas al interior de diversos grupos (Mort et al. 2002; Acevedo-Rosas et al. 2004b; Thiede y Eggli 2007; Carrillo-Reyes et al. 2009; Gontcharova y Gontcharov 2009). Esto en comparación con aquellas en las que solo se usan caracteres morfológicos (Acevedo-Rosas et al. 2004a; Carrillo-Reyes et al. 2008). Por esta razón, en el presente estudio hemos decidido tomar en cuenta ambas posturas y contrastar los resultados.

Estudios filogenéticos recientes, con base en secuencias de ADN, sugieren que al tomar en cuenta algunos representantes de *Sedastrum* estos se recuperan como un grupo natural (Carrillo-Reyes et al. 2009; Nikulin et al. 2016). Al incluir todos sus miembros, los resultados

aquí obtenidos indicaron que independientemente de la región (ETS, ITS o *rpS16*) u origen del ADN (ADNn, ADNcp), *Sedastrum* es un grupo monofilético. Mismo hecho sucedió al utilizar caracteres morfológicos y evidencia total (Figs. 1-3).

Actualmente se reconocen ocho especies dentro de la sección *Sedastrum* (Britton y Rose 1905; Pérez-Calix 1998; Carrillo-Reyes y Lomelí-Senci3n 2008; Carrillo-Reyes et al. 2009; Jimeno-Sevilla et al. 2012; Reyes et al. 2015). Nuestro an3lisis filogen3tico las agrupa junto con una novedad taxon3mica para el grupo (Fig. 2). Las relaciones filogen3ticas obtenidas, con base en secuencias de ADN, recuperan a *Sedum jarocho* inmerso entre los espec3menes determinados como *S. hemsleyanum* y afines (Fig. 2). Jimeno-Sevilla et al. (2012) describen a *S. jarocho* y mencionan que se diferencia de *S. hemsleyanum* por la forma de sus hojas, inflorescencia glabra y por presentar preferencias geogr3ficas y ecol3gicas distintas. No obstante, parece que estos argumentos no son suficientes para reconocer a *Sedum jarocho* como una especie diferente, al menos con la evidencia molecular y morfol3gica analizada. De igual manera, los autores mencionan que existen caracteres compartidos entre ambas especies y se3alan que resultaría interesante probar su parentesco bajo un contexto filogen3tico.

Sedum ebracteatum incluy3 ocho muestras de diferentes localidades (Fig. 2). Con base en la evidencia molecular, esta especie tuvo una relaci3n de grupo hermano con el complejo *S. hemsleyanum*. Uhl (1992) analiza citol3gicamente a ambas especies y concluye que podr3an ser sin3nimos debido a que presentan el mismo n3mero cromos3mico. No obstante, la filogenia aqu3 obtenida las mostr3 claramente como grupos independientes.

En el caso de *S. chazaroi* los representantes de diferentes localidades tambi3n se agruparon entre s3, es decir, no existi3 conflicto con alguna otra especie (Fig. 2). Carrillo-Reyes et al. (2009), realizan un estudio de las relaciones filogen3ticas al interior del Clado Acre en el que se aprecia que *S. chazaroi* y *S. hemsleyanum* guardan una estrecha relaci3n como especies

hermanas. A su vez, *S. hintonii* se encuentra en la base del grupo. El análisis de un mayor número de especies reconocidas para *Sedastrum*, permitió obtener un resultado distinto. La filogenia obtenida indica que *S. chazaroi* es la especie hermana de *S. glabrum*. Ambas, a su vez, tienen la misma relación con *S. hintonii*. Como ya se mencionó, *S. hemsleyanum* se relacionó más con *S. ebracteatum*.

Finalmente, el grupo integrado por las especies *S. mocinianum*, *S. piactlaense* y *Sedum* sp. *nova* es interesante (Fig. 2). La evidencia sugiere la naturaleza distinta entre ellas pero históricamente no siempre fue así debido a su similitud morfológica. Por ejemplo, *Sedum* sp. *nova* llegó a ser determinada en más de una ocasión como *S. mocinianum*. Recientemente, Etter y Kristen (2013) hacen una exploración botánica al pie de la quebrada del río Piaxtla, Durango y encontraron una población de un *Sedum* que en primera instancia determinaron como *S. aff. mocinianum*. Dos años más tarde, Reyes et al. (2015) concluyen que se trataba de una especie distinta, a la que nombraron como *S. piactlaense*.

Por otra parte, Reyes et al. (2015) comentan la posible inclusión de *S. roberti* dentro de *Sedastrum*. Esto se debe a que comparte algunas características morfológicas con las especies pertenecientes a este grupo. Sin embargo, desde su descripción, no se menciona ningún tipo de relación con la sección *Sedastrum*, incluso Clausen (1978) sugiere su afinidad con otras especies. En contraste, los resultados señalan que *S. roberti* se encuentra emparentada con *S. copalense* Kimnach, *S. kristenii* Reyes, González-Zorzano & Etter y *S. lumholtzii* B.L. Rob. & Fernald (Figs. 2-3). Estas últimas parte de un grupo artificial conocido como Americana dentro de la sección *Sedum* (Meyrán y López 2003; Reyes et al. 2012) y el cual se encuentra fuertemente soportado en todas las filogenias obtenidas (Figs.1-3).

Si bien la evidencia total también soporta la monofilia de *Sedastrum*, los resultados entre la propuesta molecular y la combinada produjeron relaciones ligeramente distintas (Fig. 3). Las

diferencias se encuentran en la posición de *S. glabrum*. En la primera, dicha especie no se agrupa en el mismo clado que *S. chazaroi* y *S. hintonii* como la evidencia molecular mostró. *Sedum glabrum* pasó a ser la especie más basal del clado que grupa a ambas especies junto con *S. ebracteatum*, *S. hesmleyanum* y *S. jarocho*.

Por último, la evidencia morfológica fue la más incongruente. No obstante, al igual que las anteriores, esta también rescató a la sección *Sedastrum* como grupo natural (Fig. 1). A pesar de que solo dos clados tuvieron soporte en toda la filogenia, existió mayor resolución entre los resultados aquí obtenidos en contraste con los de Carrillo-Reyes et al. (2008). En este último, sus resultados muestran una politomía al interior del Grupo *Echeveria*. Acevedo-Rosas et al. (2004a) mencionan que existen casos en los que es necesario utilizar algo más que la evidencia morfológica. Para nosotros, *Sedastrum* es uno de estos grupos. Tratar de dilucidar las relaciones filogenéticas al interior de este solo con base en caracteres morfológicos no es tarea sencilla.

Posición Taxonómica—*Sedastrum* fue originalmente propuesto como un género por Britton y Rose (1905). Clasificaciones posteriores lo ubican como una sección del género *Sedum* (Berger 1930; Clausen 1943; Uhl 1992). El principal argumento para ello es que las características mencionadas en la descripción original no son suficientes para darle una posición taxonómica mayor. No obstante, las relaciones filogenéticas de *Sedum* están poco resueltas. Esto se debe a su alto número de representantes, complejidad citológica, falta de sinapomorfias y amplia distribución (Uhl 1961; Mort et al. 2001, 2010; Thiede y Eggli 2007; Carrillo-Reyes et al. 2009).

Sedum se ha convertido en el principal problema en la sistemática de la familia Crassulaceae (van Ham y 't Hart 1998; Mort et al. 2001; Carrillo-Reyes et al. 2009). Incluso, se le ha considerado como el repositorio de las especies anómalas de dicha familia (Meyrán 1988).

Esto debido a su vasta diversidad morfológica, notable cantidad de caracteres homoplásicos y complejidad citológica (van Ham y 't Hart 1998; Mort et al. 2001, 2010; Acevedo-Rosas et al. 2004b; Carrillo-Reyes et al. 2009; Nikulin et al. 2016), Thiede y Eggli (2007) proponen dos alternativas para lograr una clasificación en un contexto filogenético: 1) que sean incluidos en él todos los géneros derivados y cercanamente emparentados entre sí para obtener con ello un grupo monofilético en un sentido amplio; o 2) que sea segregado en múltiples géneros monofiléticos. Cualquiera sea el caso, el género o géneros resultantes deben estar morfológicamente bien definidos y de preferencia contener más de una especie ('t Hart 1995; Thiede y Eggli 2007).

Algunos ejemplos de ello son *Graptopetalum* Rose, *Lenophyllum* Rose y *Villadia* Rose, que han cumplido con estas condiciones y que en la actualidad son reconocidos como géneros independientes de *Sedum* (Uhl 1996; Uhl y Moran 1999; Acevedo-Rosas et al. 2004b; Thiede y Eggli 2007). En este sentido, *Sedastrum* cuenta con atributos morfológicos que lo convierten en un grupo fácilmente distinguible no solo dentro de *Sedum*, sino que dichas características lo convierten en un grupo particular dentro de Crassulaceae (Britton y Rose 1905; Berger 1930; Clausen 1943; Carrillo-Reyes et al. 2009). Además, las filogenias obtenidas también lo resuelven como un grupo natural, todas con probabilidades posteriores y valores de soporte bootstrap elevados (superiores a 0.9 y 90%, respectivamente) (Figs. 1-3). No obstante, es necesario incluir una representación más adecuada de taxa pertenecientes a *Sedum*, para así lograr una hipótesis de relaciones más estable en cuanto a la posición taxonómica de *Sedastrum*. Incluso, otras secciones se podrían poner a prueba en futuros estudios. Esto último al reconocer que la diversidad taxonómica y morfológica de *Sedum* es tan grande que en este estudio no la pudimos abarcar.

Prueba de Caracteres Morfológicos—Aunque *Sedastrum* se puede diferenciar de *Sedum* con base en sus características morfológicas, existe controversia en cuanto a su reconocimiento

como un género independiente. Entre sus principales caracteres se encuentran la pubescencia de la planta, rosetas basales, hojas carnosas, inflorescencia paniculada, flores sésiles y carpelos ovados con una cavidad en la base (Britton y Rose 1905; Berger 1930; Clausen 1943; Pérez-Calix 1998; Carrillo-Reyes y Lomelí-Sención 2008; Carrillo-Reyes et al. 2009; Jimeno-Sevilla et al. 2012; Reyes et al. 2015).

Pese a ello, al evaluar estos caracteres, únicamente la cavidad en la base de los carpelos, la forma oblongo-elíptica de sus hojas y la esencia fétida de sus flores apoyan la monofilia del grupo (Fig. 3). Por tanto, la mayor parte de las características mencionadas en la descripción original resultan ser simplesiomorfias. No obstante, a pesar del resultado que arrojó este análisis, la utilidad que brindan caracteres como la pubescencia, la inflorescencia paniculada y las flores sésiles, contribuye a identificar de manera práctica las especies que integran al grupo. De manera adicional se identificaron tres caracteres compartidos entre las especies de *Sedum* que se tomaron en cuenta para este estudio: 1) presencia de máculas rojas en el pedúnculo (16/2; ML = 0.95), 2) filotaxis floral helicoidal sobre el eje de la inflorescencia (23/3; ML = 0.93), y 3) anteras ovadas (38/3; ML = 0.99). Ninguna de ellas fue mencionada en la descripción original ni en tratamientos taxonómicos posteriores (Linneo 1753; 't Hart 1991; Thiede y Eggl 2007; Pérez-Calix 2008). Sin embargo, al ser *Sedum* el género con mayor diversidad morfológica de Crassulaceae (Thiede y Eggl 2007; Carrillo-Reyes et al. 2009; Mort et al. 2010; Nikulin et al. 2016), resulta difícil intentar delimitarlo a través de caracteres morfológicos. El estudio más reciente realizado a dicho género (Nikulin et al. 2016) muestra una vez más la dificultad de delimitarlo inclusive molecularmente. *Sedum* es un grupo polifilético. Por tanto, sería necesario retomar la propuesta de Thiede y Eggl (2007) con el fin de delimitar y definir taxonómicamente a *Sedum* en un sentido amplio o dividirlo en numerosos géneros monofiléticos.

TRATAMIENTO TAXONÓMICO

A continuación, se presenta una clave dicotómica para la identificación de las especies de *Sedum* sección *Sedastrum*:

1. Plantas densamente pubescentes

2. Rosetas alongadas, superiores a 7 cm de longitud.....*S. chazaroi*

2. Rosetas no alongadas, inferiores a 7 cm de longitud

3. Diámetro de la roseta nunca mayor de 5 cm.....*Sedum* sp. *nova*

3. Diámetro de la roseta igual o mayor de 5 cm

4. Hojas oblanceoladas a romboides.....*S. piactlaense*

4. Hojas elípticas a oblongo-elípticas

5. Tricomas entre 0.6-0.8 mm de longitud; pedúnculos de 2-3.5 cm.....*S. mocinianum*

5. Tricomas entre 0.8-1 mm de longitud; pedúnculos mayores de 24 cm.....*S. hintonii*

1. Plantas pubescentes, puberulentas, glabras o glabrescentes

6. Organismos glabros, en ocasiones con presencia de tricomas en estadios juveniles.....*S. glabrum*

6. Organismos pubescentes o puberulentos independientemente del estadio en que se encuentren

7. Rosetas con hojas suborbiculares a oblongo-espátuladas, 1-3 cm de longitud; longitud del pedúnculo variable aunque por lo regular superior de 40 cm.....*S. ebracteatum*

7. Rosetas con hojas espátuladas, obovadas u oblanceoladas, 0.5-1 cm de longitud; pedúnculo menor de 40 cm.....*S. hemsleyanum*

AGRADECIMIENTOS. Agradecemos a los encargados de los herbarios ANSM, HEM, IBUG, MEXU, SLPM y UNL por el apoyo brindado durante nuestras visitas. Así mismo, estamos agradecidos con Claudia Janeth Ramírez Díaz, José Francisco Zúñiga Cabrera, Jesús Guadalupe González Gallegos, Arturo Castro Castro, Luis Fernando Colín Nolasco, Víctor Quintero Fuentes, Julián Hernández Rendón, Omar González Zorzano, Julia Etter y Martín Kristen por su colaboración en las colectas obtenidas. A los encargados y miembros del LaniVeg, María del Pilar Zamora Tavares, Guadalupe Munguía Lino, Alejandra Villalvazo y Judith Morales, gracias por su apoyo durante las actividades realizadas.

LITERATURA CITADA

- Alexander, E. J. 1942. A new Mexican *Sedum*. *Cactus and Succulent Journal* 14: 76-78.
- Acevedo-Rosas, R., V. Sosa y F. G. Lorea. 2004a. Phylogenetic relationships and morphological patterns in *Graptopetalum* (Crassulaceae). *Brittonia* 56: 185-194.
- Acevedo-Rosas, R., K. Cameron, V. Sosa y S. Pell. 2004b. A molecular phylogenetic study of *Graptopetalum* (Crassulaceae) based on ETS, ITS, rpl16 and trnL-F nucleotide sequences. *American Journal of Botany* 91: 1099-1104.
- Baldwin, B. G. y S. Markos. 1998. Phylogenetic utility of the external transcribed spacer (ETS) of 18S-26S rDNA: congruence of ETS and ITS trees of *Calycadenia* (Compositae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 10: 449-463.
- Berger, A. 1930. Crassulaceae. Pp. 352-483 in *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, eds. A. Engler y K. Prantl. Berlín: Duncker and Humblot.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1905. Crassulaceae. Pp. 7-74 in *North America Flora*, ed. N. L. Britton. Nueva York: New York Botanical Garden.

- Carrillo-Reyes, P. y J. A. Lomelí-Senci3n. 2008. *Sedum chazaroi* (Crassulaceae) an endemic new species from southern Jalisco, Mexico. *Bolet3n de la Sociedad Bot3nica de M3xico* 83: 77-80.
- Carrillo-Reyes, P., V. Sosa y M. E. Mort. 2008. *Thompsonella* and the “*Echeveria* group” (Crassulaceae): phylogenetic relationships based on molecular and morphological characters. *Taxon* 57: 863-874.
- Carrillo-Reyes, P., V. Sosa y M. E. Mort. 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.
- Clausen, R. T. 1943. The section *Sedastrum* of *Sedum*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 70: 289-296.
- Clausen, R. T. 1946. A new sub-species of *Sedum ebracteatum* from the Sierra Madre del Sur. *Cactus & Succulent Journal of America* 18: 86.
- Clausen, R. T. 1959. *Sedum of the Trans-Mexican Volcanic Belt: An Exposition of Taxonomic Methods*. Comstock, Ithaca.
- Clausen, R. T. 1978. *Sedum multiflorum* sp. nov. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 105: 220-221.
- Clausen, R. T. 1979. *Sedum* in six areas of the Mexican Cordilleran Plateau. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 106: 205-216.
- Darriba, D., G. L. Taboada, R. Doallo y D. Posada. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772.
- Doyle, J. J. y J. L. Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11-15.
- Edgar, R. C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high throughput. *Nucleic Acids Research* 32: 1792-1797.

- Etter, J. y M. Kristen. 2013. Exploring in the Quebrada del río Piaxtla. *Cactus and Succulent Journal* 85: 4-8.
- Fitch, W. M. 1971. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Systematic Zoology* 20: 406-416.
- Fröderström, H. 1930. The genus *Sedum* L. A systematic essay. Part. 1. *Acta Horti Gothoburgensis* 5: 3-75.
- Fröderström, H. 1931. The genus *Sedum* L. A systematic essay. Part. 2. *Acta Horti Gothoburgensis* 6: 3-111.
- Gontcharova, S. B. y A. A. Gontcharov. 2009. Molecular phylogeny and systematics of flowering plants of the family Crassulaceae DC. *Molecular Biology* 43: 794-803.
- Jacobsen, H. 1974. *Lexicon of Succulent Plants*. London: Blandford Press.
- Jimeno-Sevilla, H. D., P. Carrillo-Reyes, E. Pérez-Calix y M. Cházaro-Basáñez. 2012. Additions to the Crassulaceae of the state of Veracruz, Mexico. *Haseltonia* 18: 140-152.
- Kim, J. H., H. 't Hart y T. H. M. Mes. 1996. The phylogenetic position of East Asian *Sedum* species (Crassulaceae) based on chloroplast DNA *trnL* (UAA)-*trnF* (GAA) intergenic spacer sequence variation. *Acta Botanica Neerlandica* 45: 309-321.
- Kinnach, M. 1996. *Sedum copalense*, a new species from Sinaloa, Mexico. *Cactus & Succulent Journal of America* 68: 241-244.
- Linneo, C. 1753. *Species Plantarum: exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. <http://biodiversitylibrary.org/item/13829#page/1/mode/1up>

- Maddison, W. P. y D. R. Maddison. 2015. Mesquite: a molecular system for evolutionary analysis. Version 3.04 <http://mesquiteproject.org>.
- Mayuzumi, S. y H. Ohba. 2004. The phylogenetic position of Eastern Asian Sedoideae (Crassulaceae) inferred from chloroplast and nuclear DNA sequences. *Systematic Botany* 29: 587-598.
- Meyrán, J. 1988. La clasificación genérica de las crasuláceas mexicanas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 33: 79-88.
- Meyrán, J. y L. López. 2003. *Las Crasuláceas de México*. Sociedad Mexicana de Cactología. Ciudad de México.
- Moran, R. 1943. *Dudleya pulverulenta* (Nutt.) Br. & R. *Desert Plant Life* 15: 68-74.
- Moran, R. y C. H. Uhl. 1968. *Graptopetalum fruticosum*, a new species from Jalisco, Mexico. *Cactus & Succulent Journal of America* 40: 152-156.
- Mort, M. E., D. E. Soltis, P. S. Soltis, J. Francisco-Ortega y A. Santos-Guerra. 2001. Phylogenetic relationships and evolution of the Crassulaceae inferred from *matK* sequence data. *American Journal of Botany* 88: 76-91.
- Mort, M. E., D. E. Soltis, P. S. Soltis, J. Francisco-Ortega y A. Santos-Guerra. 2002. Phylogenetics and evolution of the Macaronesian clade of Crassulaceae inferred from nuclear and chloroplast sequence data. *Systematic Botany* 27: 271-288.
- Mort, M. E., T. R. O'Leary, P. Carrillo-Reyes, T. Nowell, J. K. Archibald y C. P. Randle. 2010. Phylogeny and evolution of Crassulaceae: past, present, and future. *Schumannia* 6. *Biodiversity & Ecology* 3: 69-86.
- Müller, J., K. Müller, C. Neinhuis y D. Quandt. 2010. PhyDE-Phylogenetic Data Editor. <http://www.phyde.de>

- Nikulín, V. Y., S. B. Gontcharova, R. Stephenson y A. A. Gontcharov. 2016. Phylogenetic relationships between *Sedum* L. and related genera (Crassulaceae) based on ITS rDNA sequence comparisons. *Flora* 224: 218–229.
- Pérez-Calix, E. 1998. *Sedum mocinianum* (Crassulaceae) una especie nueva del centro de México. *Acta Botanica Mexicana* 45: 49-54.
- Pérez-Calix, E. 2008. Crassulaceae. *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes* 156: 1-143.
- Praeger, L. R. 1921. An account of the genus *Sedum* as found in cultivation. *Journal of the Royal Horticultural Society* 46: 1-314.
- Rambaut, A., M. A. Suchard, D. Xie y A. J. Drummond. 2014. Tracer v1.6. <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>
- Ramírez-Ulloa, R. M., P. Carrillo-Reyes y A. Rodríguez. (en preparación). *Sedum trichopetalum* (Crassulaceae), a new species from Western Mexico.
- Reyes, J., O. González y J. Etter. 2012. *Sedum kristenii* (Crassulaceae), a new species from Durango, Mexico. *Haseltonia* 18: 48-51.
- Reyes, J., J. Etter y M. Kristen. 2015. *Sedum piactlaense* (Crassulaceae), a new species from Durango, Mexico. *Haseltonia* 20: 58-63.
- Robinson, B. L. y M. L. Fernald. 1894. *Sedum lumholtzii*. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 30: 116.
- Ronquist, F., M. Teslenko, P. van der Mark, D. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M. A. Suchard y J. P. Huelsenbeck. 2011. Mr. Bayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 59: 581-607.
- Rose, J. N. 1921. *Sedum glabrum* nov. comb. *Journal of the Royal Horticultural Society* 45: 127-128.

- Shaw, J., E. B. Lickey, J. T. Beck, S. B. Farmer, W. S. Liu, J. Miller, K. C. Siripun, C. T. Winder, E. E. Schilling y R. L. Small. 2005. The tortoise and the hare. II: Relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. *American Journal of Botany* 92: 142-166.
- Soltis, D. E. y P. S. Soltis. 1997. Phylogenetic relationships in Saxifragaceae *sensu lato*: a comparison of topologies based on 18S rDNA and rcbL sequences. *American Journal of Botany* 84: 504-522.
- Stamatakis, A. 2014. RAxML Version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30: 1312-1313.
- Swofford, D.L. 2002. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods), v. 4.0 a 147. Sunderland: Sinauer Associates.
- ‘t Hart, H. 1991. Evolution and classification of the European *Sedum* species (Crassulaceae). *Flora Mediterranea* 1: 31-61.
- ‘t Hart, H. 1995. Intrafamilial and generic classification of the Crassulaceae. Pp. 159-172 in *Evolution and Systematics of the Crassulaceae*, eds. H. ‘t Hart y U. Eggli. Leiden: Backhuys.
- ‘t Hart, H. y B. Bleij. 2003. *Sedum*. Pp. 235-332 in *Illustrated Handbook of Succulent Plants Crassulaceae*, ed. U. Eggli. Berlín: Springer.
- Thiede, J. y U. Eggli. 2007. Crassulaceae. Pp. 83-118 in *The Families and Genera of Vascular Plants* vol. 9, ed. K. Kubitzki. Berlín: Springer.
- Uhl, C. H. 1961. Cytotaxonomic problems in the Crassulaceae. *Evolution* 15: 375-377.
- Uhl, C. H. 1992. Chromosomes of Mexican *Sedum* VI. Section *Sedastrum*. *Rhodora* 94: 362-370.
- Uhl, C. H. 1996. Chromosomes and polyploidy in *Lenophyllum*. *American Journal of Botany* 83: 216-220.

- Uhl, C. H. 1980. Chromosomes of Mexican Sedum III. Sections Centripetalia, Fructisedum and other woody species. *Rhodora* 82: 377-402.
- Uhl, C. H. y R. Moran. 1999. Chromosomes of *Villadia* and *Altamiranoa* (Crassulaceae). *American Journal of Botany* 86: 387-397.
- van Ham R. C. H. J. y H. 't Hart. 1998. Crassulaceae inferred from chloroplast DNA restriction-site variation. *American Journal of Botany* 85: 123-134.
- Walther, E. 1972. *Echeveria*. California Academy of Sciences, San Francisco, California.
- Wen, J. y E. A. Zimmer. 1996. Phylogeny and biogeography of *Panax* L. (the ginseng genus, Araliaceae): inferences from ITS sequences of the nuclear ribosomal DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 6: 167-177.

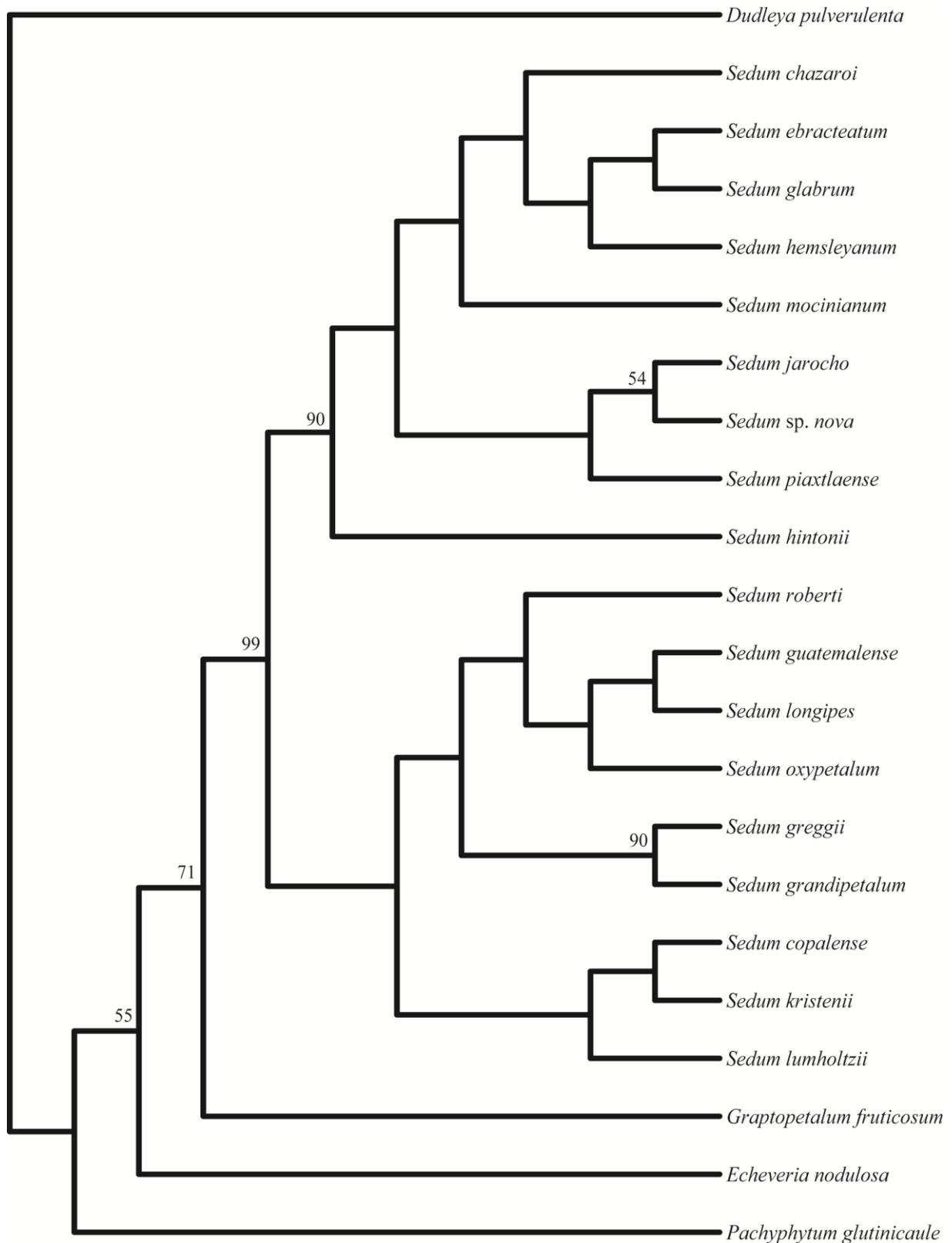


Fig. 1. Árbol más parsimonioso de *Sedum* sección *Sedastrum*, obtenido con evidencia morfológica (L = 221 pasos; IC = 0.66, IR = 0.68, RC = 0.45). Los valores de bootstrap mayores de 50% se muestran por encima de las ramas.

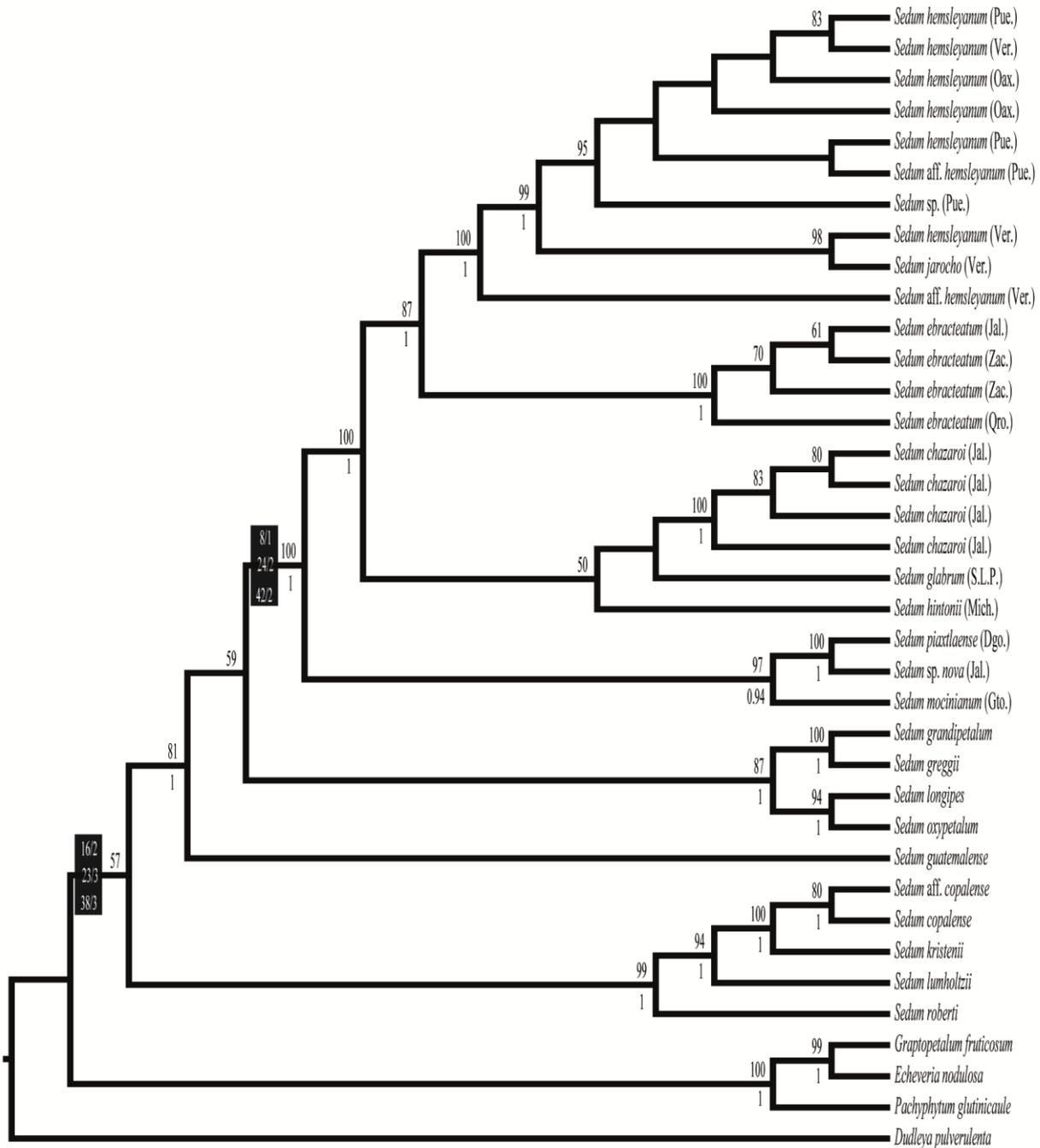


Fig. 2. Árbol de evidencia molecular (secuencias de ADNn: ETS e ITS y ADNcp: *rpS16*) con mapeo de caracteres morfológicos de *Sedum* sección *Sedastrum*. Los valores de bootstrap mayores de 50% se muestran por encima de las ramas y los de probabilidad posterior superiores a 0.9 por debajo de las ramas. En rectángulos oscuros se indican el carácter/estado de carácter que soportan la monofilia de *Sedum* sección *Sedastrum*.

Cuadro 1. Revisión en Tracer de los resultados obtenidos del análisis filogenético de *Sedum* sección *Sedastrum*, mediante Mr. Bayes. ESS = tamaño efectivo de la muestra, LnL = logaritmo natural de la verosimilitud, R1 = corrida independiente uno, R2 = corrida independiente dos.

Región molecular	Modelo evolutivo	ESS R1	ESS R2	ESS combinado
ETS	GTR+G	6935	6547	14129 LnL
ITS	GTR+G	7692	7338	15017 LnL
<i>rpS16</i>	GTR+G	8109	8382	16432 LnL
Concatenado		6437	6106	12007 LnL
Evidencia total		7908	8115	16045 LnL

Cuadro 2. Estadísticas del análisis filogenético de *Sedum* sección *Sedastrum*, con base en caracteres morfológicos. AMP = Árboles más parsimoniosos, IC = Índice de consistencia, IR = Índice de retención, RC = Índice de consistencia reescalado.

Análisis morfológico	Núm. de taxa	Núm. de caracteres	Caracteres informativos (%)	Núm. de AMP	Longitud	IC	IR	RC
	22	45	45 (100%)	1	221	0.66	0.68	0.45

Apéndice 1. Muestreo taxonómico en el estudio filogenético de *Sedum* sección *Sedastrum*. La información está ordenada como sigue: nombre de la especie, estado, espécimen de referencia y herbario, número de accesión en GenBank (ETS, ITS, *rpS16*) de las cuales en **negritas** se muestran las obtenidas en este trabajo. S.D. indica ausencia de datos de campo. S.N. denota falta de número de colecta. S.S. indica secuencia no obtenida.

Dudleya pulverulenta (Nutt.) Britton & Rose, S.D., EF632150, EF632171, EF632188. *Echeveria nodulosa* (Baker) Otto, S.D., EF632156, EF632173, EF632190. *Graptopetalum fruticosum* Moran, AY540524, AY545695, S.S. *Pachyphytum glutinicaule* Moran, S.D., AY540539, AY545710, S.S. *Sedum chazaroi* P. Carrillo & J. A. Lomelí, Jalisco, R. Ramírez-Ulloa & P. Carrillo-Reyes 89, 90 (IBUG), G. Tinoco & H. Orozco S.N. (GUADA), FJ753879, FJ753936, S.S. *Sedum copalense* Kimnach, Durango, J. Etter EK3050, 3050b. *Sedum ebracteatum* DC., Jalisco, J. Cortés-Aguilar s.n.; Querétaro: J. Reyes-Santiago JE5275; Zacatecas: R. Ramírez-Ulloa, P. Carrillo-Reyes & C.J. Ramírez-Díaz 97 (IBUG), J. González-Gallegos 1649 (IBUG). *Sedum glabrum* (Rose) Praeger, San Luis Potosí: J. Hernández-Rendón & S. Zamudio 82 (IBUG). *Sedum grandipetalum* Fröd., Jalisco: V. Quintero-Fuentes & E. Guevara 397 (IBUG). *Sedum greggii* Hemsl., S.D., FJ753884, FJ753944, S.S. *Sedum guatemalense* Hemsl., S.D., FJ753852, FJ753885, FJ753945. *Sedum hemsleyanum* Rose, Oaxaca: D. Santiago 26 (UNSIJ), A. Castro-Castro & V. Quintero-Fuentes 3861; Puebla: P. Carrillo-Reyes & C.J. Ramírez-Díaz 7583, J. Reyes-Santiago JE6384a, JE8223; Veracruz: P. Carrillo-Reyes & C.J. Ramírez-Díaz 7584, 7586, J. Reyes-Santiago JE5829, FJ753886, FJ753947, S.S. *Sedum hintonii* R. T. Clausen, Michoacán: J. Etter EK3762. *Sedum jarocho* P. Carrillo & Jimeno-Sevilla, Veracruz: D. Cabrera-Toledo 16. *Sedum kristenii* Reyes, González-Zorzano & Etter, Durango: J. Etter EK3053. *Sedum longipes* Rose, Morelos: J. Reyes-Santiago JE5631. *Sedum lumholtzii* Robinson & Fernald,

Sonora: *J. Etter EK3172. Sedum mocinianum* E. Pérez-Calix, Guanajuato: *J. Reyes-Santiago JE6560. Sedum oxypetalum* Kunth, S.D., FJ753891, FJ753958, FJ753856. *Sedum piactlaense* Reyes, Etter & Kristen, Durango: *J. Etter EK3606. Sedum roberti* Veldkamp, Jalisco: *J. Reyes-Santiago JE6816. Sedum sp. nova* Rmz.-Ulloa & P. Carrillo (en prensa), Jalisco: *R. Ramírez-Ulloa, P. Carrillo-Reyes & C.J. Ramírez-Díaz 94* (IBUG).

Apéndice 2. Codificación de caracteres morfológicos de *Sedum* sección *Sedastrum*, en estados de carácter.

1. **Hábito:** (0) herbáceo, (1) sufrútice, (2) arbustivo. La mayor parte de las especies del género *Sedum* incluidas en este estudio presentan hábito herbáceo. Tanto *Graptopetalum fruticosum* como *Pachyphytum glutinicaule* son plantas sufrútices.
2. **Tipo de raíz:** (0) fibrosa, (1) suculenta.
3. **Forma de vida:** (0) terrestre, (1) epífita, (2) rupícola. *Sedum roberti* y *S. guatemalense* pueden ser epífitas además de rupícola o terrestre, respectivamente.
4. **Tipo de tallo:** (0) acaule, (1) erecto, (2) decumbente. Dentro de la sección *Sedastrum* la única especie que puede presentar tallos vegetativos decumbentes es *S. mocinianum*. En el caso de *Sedum chazaroi* este es erecto. El resto de las especies de la sección son acaules. Tanto *Sedum longipes* como *S. guatemalense* cuentan con tallo decumbente.
5. **Superficie del tallo:** (0) sin indumento, (1) papiloso, (2) pubescente, (3) pruinoso. Tanto *Sedum oxypetalum* como *S. greggii* tienen tallos papilosos. Los únicos miembros de la sección *Sedastrum* en los que se aprecia de manera evidente el tallo vegetativo son *S. chazaroi*, *S. hemsleyanum* y *S. mocinianum*, el cual es pubescente; el resto son acaules. *Sedum grandipetalum* y *Pachyphytum glutinicaule* presentan tallos con superficie pruinosa.
6. **Disposición foliar del tallo:** (0) rosulada y agrupada, (1) rosulada y dispersa.
7. **Indumento foliar:** (0) sin indumento, (1) papiloso, (2) pubescente, (3) pruinoso. Dentro de la sección *Sedastrum*, tanto *S. hintonii* como *S. piaxtlaense* presentan papilas y pubescencia en las hojas de la roseta. En el resto de las especies de esta sección sus hojas son pubescentes, al menos en algún estadio de desarrollo.

8. **Forma foliar:** (0) oblongo-elíptica, (1) obovada-espatulada, (2) oblongo-linear, (3) oblanceolada, (4) oblongo-lanceolada, (5) obovada, (6) espatulada. La mayor parte de las especies de la sección *Sedastrum* presentan hojas oblongo-elípticas. *Sedum jarocho* y *S. sp. nova* tienen hojas obovada-espatuladas. El resto de las especies estudiadas presentan formas variadas.
9. **Forma tridimensional foliar:** (0) cilíndrica con extremos redondeados (botuliforme), (1) clavada, (2) de bote (cimbiforme), (3) turbinada, (4) laminar, (5) discoide. En *Sedastrum* la forma tridimensional de las hojas puede ser clavadas o cimbiformes.
10. **Ápice foliar:** (0) obtuso, (1) agudo, (2) redondeado, (3) obcordado, (4) apiculado. Dentro de la sección *Sedastrum*, *S. jarocho* presenta el ápice de la hoja redondeado, en el resto de las especies de la misma los ápices son obtusos o agudos.
11. **Base foliar:** (0) no abrazadora, (1) abrazadora.
12. **Margen de la hoja:** (0) entero, (1) crenulado. *Sedum longipes* y *S. oxypetalum* tienen el margen de sus hojas ligeramente crenulado.
13. **Puntos rojizos sobre las hojas:** (0) ausentes, (1) presentes. Solo tres especies presentan puntos rojizos sobre las hojas de las rosetas, *Sedum longipes*, *S. hemsleyanum* y *S. jarocho.*, al igual que las anteriores, presenta dichos manchones.
14. **Posición de la inflorescencia:** (0) lateral, (1) terminal. Todos los representantes del género *Sedum* incluidos presentan inflorescencia terminal. En los géneros *Dudleya*, *Echeveria*, *Graptopetalum* y *Pachyphytum* esta es lateral.
15. **Tipo de inflorescencia:** (0) panícula, (1) cima definida, (2) cima helicoidal, (3) cincino. Todos los miembros de *Sedastrum* presentan inflorescencia en forma de panícula.
16. **Pedúnculo:** (0) sin puntos rojizos, (1) con puntos rojizos. Los pedúnculos con puntos rojizos están presentes en la mayor parte de los representantes de *Sedum* y ausentes en

Dudleya pulverulenta, *Echeveria nodulosa*, *Graptopetalum fruticosum* y *Pachyphytum glutinicaule*.

17. **Desarrollo de yemas evidentes en el pedúnculo:** (0) ausentes, (1) presentes. Varias especies del género *Sedum* desarrollan yemas a lo largo del pedúnculo, tal es el caso de todas aquellas que conforman a la sección *Sedastrum*. Esta característica no está presente de igual forma en géneros como *Dudleya*, *Echeveria*, *Graptopetalum* y *Pachyphytum*.
18. **Indumento del pedúnculo:** (0) sin indumento, (1) papiloso, (2) pubescente, (3) pruinoso. Dos especies de la sección *Sedastrum* presentan pedúnculos sin indumento, *Sedum glabrum* y *S. jarocho*, en el resto de las especies llega a ser pubescente.
19. **Brácteas:** (0) sin puntos rojizos, (1) con puntos rojizos. Por lo regular, las diferentes especies de *Sedum*, además de indumento, presentan pequeños puntos rojizos distribuidos en sus brácteas.
20. **Forma de las brácteas:** (0) oblongo-elíptica, (1) obovada-espatulada, (2) oblongo-linear, (3) oblanceolada, (4) oblongo-lanceolada, (5) obovada, (6) espatulada. *Sedastrum* presenta brácteas oblongo-elípticas excepto *S. jarocho* y *S. sp. nova*, en quienes son obovada-espatuladas. En el resto de las especies las formas pueden variar.
21. **Indumento en las brácteas:** (0) sin indumento, (1) papiloso, (2) pubescente, (3) pruinoso.
22. **Pedicelos:** (0) inconspicuos o ausentes, (1) conspicuos. Todos los miembros de la sección *Sedastrum* se caracterizan por la presencia de flores sésiles o casi. Por lo contrario, en los géneros *Dudleya*, *Graptopetalum* y *Pachyphytum* sus flores son pediceladas.
23. **Filotaxis floral sobre el eje de la inflorescencia:** (0) alterna, (1) secunda, (2) helicoidal. La filotaxis de *Sedum* regularmente es helicoidal (excepto *S. roberti* y *S.*

longipes, en cuyos casos es alterna). Tanto *Pachyphytum glutinicaule* como *Duleya pulverulenta* presentan filotaxis secunda. En *Graptopetalum fruticosum* al igual que en *Echeveria nodulosa* es alterna.

24. **Esencia de las flores:** (0) sin olor, (1) fétido, (2) fragante. Todas las flores de la sección *Sedastrum* tienen olor fétido, similar al almizcle.
25. **Simetría del cáliz:** (0) sépalos de igual tamaño y forma, (1) sépalos distintos en tamaño y forma. *Echeveria nodulosa*, *Graptopetalum fruticosum*, *Pachyphytum glutinicaule*, *Sedum grandipetalum* y *S. oxypetalum* tienen sépalos desiguales.
26. **Sépalos:** (0) sin puntos rojizos, (1) con puntos rojizos.
27. **Indumento de los sépalos:** (0) sin indumento, (1) papiloso, (2) pubescente, (3) pruinoso.
28. **Forma de los sépalos:** (0) ovado-elíptica, (1) lanceolada, (2) oblongo-triangular. *Sedastrum* tiene los sépalos ovados a elípticos; sin embargo, no es la única forma que se puede encontrar dentro del género *Sedum*. Otras especies del mismo presentan sépalos lanceolados. *Dudleya pulverulenta* y *Pachyphytum glutinicaule* fueron codificados como oblongo-triangules.
29. **Orientación de los sépalos:** (0) adpresos, (1) difusos, (2) erectos. La mayor parte de las especies de *Sedum* presentan sépalos difusos, excepto *S. copalense*, *S. kristenii* y *S. oxypetalum* en donde son adpresos. En *Echeveria nodulosa* los sépalos también son adpresos.
30. **Forma de la corola:** (0) rotado-campanulada, (1) campanulada-urceolada, (2) rotado-abierta. La mayor parte de las especies de *Sedum* presenta corolas rotado-abiertas, sin embargo, en el caso de *Sedastrum* y algunos otros representantes de *Sedum*, esta es rotado-campanulada. *Dudleya pulverulenta*, *Echeveria nodulosa* y *Pachyphytum glutinicaule* presentan corolas campanuladas a urceoladas.

31. **Color básico de los pétalos:** (0) blanco, (1) amarillo, (2) rosado. Todas las especies de *Sedastrum* tienen pétalos blancos al igual que muchos representantes del género *Sedum*. *Sedum greggii* y *S. grandipetalum* tienen flores amarillas. Las flores maduras de *Echeveria nodulosa* van desde amarillo a rosado. En *Dudleya pulverulenta* y *Pachyphytum glutinicaule* son rosadas.
32. **Máculas en los pétalos:** (0) sin máculas, (1) máculas con forma de pequeños puntos, (2) máculas en forma de líneas transversales, (3) máculas en forma de manchones centrales. Algunas especies de *Sedum* llegan a presentar máculas en forma de puntos o manchones rojizos a lo largo de los pétalos. En cuanto a *Sedastrum*, *S. ebracteatum* y *S. glabrum* pueden presentar máculas en los pétalos.
33. **Forma de los pétalos:** (0) ovado-elíptica, (1) lanceolada a ovado-lanceolada, (2) ovado-triangular. En *Sedastrum* los pétalos tienden a ser ovados a elípticos; otros *Sedum* tienen pétalos lanceolados hasta ovado-lanceolados. En *Dudleya pulverulenta*, *Graptopetalum fruticosum* y *Pachyphytum glutinicaule* los pétalos son lanceolados.
34. **Suculencia de los pétalos:** (0) no suculentos, (1) suculentos. Los pétalos son suculentos en los géneros *Dudleya*, *Echeveria* y *Pachyphytum*.
35. **Orientación de los pétalos:** (0) reflejos, (1) erectos o ascendentes, (2) adpresos. Los pétalos en *Sedastrum* son reflejos al igual que en *S. guatemalense* y *S. oxypetalum*. El resto de los *Sedum* presentan pétalos adpresos. En *Dudleya pulverulenta*, *Echeveria nodulosa* y *Pachyphytum glutinicaule* los pétalos son erectos.
36. **Fusión de los pétalos:** (0) libres, (1) connados cerca de la base, (1) connados cerca de la parte media. Los géneros *Pachyphytum* y *Sedum* tiene los pétalos libres o casi. En los géneros *Echeveria* y *Graptopetalum* los pétalos se encuentran fusionados en la parte media, en *Dudleya* se fusionan cerca de la base.

37. **Quilla sobre la cara abaxial de los pétalos:** (0) ausente, (1) presente. Muchas especies de *Sedum* presentan una quilla sobre la cara abaxial de los pétalos. De igual manera sucede con *Echeveria nodulosa* y *Graptopetalum fruticosum*. En los casos de *Dudleya pulverulenta* y *Pachyphytum glutinicaule* esta se encuentra ausente.
38. **Forma de la antera al madurar:** (0) orbicular, (1) oblonga, (2) ovada. Al madurar la antera es orbicular en el género *Graptopetalum*, oblonga en *Echeveria* y *Pachyphytum*. En las especies del género *Sedum* las anteras son ovadas.
39. **Posición de los estambres maduros:** (0) reflejos, (1) erectos o ascendentes, (2) adpresos. En *Sedastrum* la posición de los estambres maduros se torna refleja. Esto mismo ocurre en *Sedum guatemalense* y *S. oxypetalum*. En *Graptopetalum fruticosum* la posición refleja es más evidente. Los estambres son erectos en *Dudleya pulverulenta*, *Echeveria nodulosa* y *Pachyphytum glutinicaule*. En el resto de los *Sedum* la posición del estambre es adpresa.
40. **Color de los carpelos:** (0) blanco, (1) crema, (2) amarillo, (3) marrón. Por lo común las especies pertenecientes a la sección *Sedastrum* tienen carpelos color crema, no obstante, en *S. hintonii*, *S. piactlaense* y *S. sp. nova* estos son blancos al igual que en otros *Sedum*. Únicamente *S. grandipetalum* y *S. greggii* tienen carpelos amarillos.
41. **Carpelos:** (0) sin puntos rojizos, (1) con puntos rojizos. Dentro de *Sedastrum* las únicas especies que no presentan puntos rojizos en los carpelos son *S. hintonii*, *S. piactlaense* y *S. sp. nova*. Fuera de estos, solo *Sedum guatemalense* y *S. oxypetalum* presentan los puntos, el resto de las especies no.
42. **Cavidad en la base de los carpelos:** (0) ausente, (1) presente. Todos los miembros de la sección *Sedastrum* y *Sedum roberti* presenta una cavidad en la base de los carpelos.
43. **Forma de los nectarios:** (0) ovada u ovoide, (1) oblonga o subcuadrada, (2) cuneada, (3) reniforme, (4) lanceolada o espatulada, (5) bilobada. La variación en cuanto a la

forma de los nectarios en *Sedastrum* va de ovados u ovoides en *Sedum ebracteatum*, *S. glabrum*, *S. piactlaense* y *S. sp. nova*, a oblongos o subcuadrados en *S. chazaroi*, *S. hintonii*, *S. jarocho* y *S. mocinianum*. El resto de los representantes del género *Sedum* puede o no compartir formas similares a las de *Sedastrum*. Otras formas son cuneada en *S. kristenii*, reniforme en *S. roberti*, lanceolada o espatulada en *S. grandipetalum* y bilobada en *S. guatemalense* y *S. longipes*.

44. **Color de los nectarios:** (0) blanco a verdoso, (1) amarillo a anaranjado, (2) rojizo, (3) marrón. Dentro de la sección *Sedastrum*, el color de los nectarios va desde el blanco hasta verdoso e inclusive algunos son amarillentos.

45. **Síndrome de polinización:** (0) ornitofilia, (1) melitofilia, (2) miofilia.

Apéndice 3. Matriz de datos morfológicos usada para el análisis cladístico de *Sedum* sección *Sedastrum*. a, estado polimórfico para los estados de carácter 0&1; b, estado polimórfico para los estados de carácter 0&2; c, estado polimórfico para los estados de carácter 0&3; d, estado polimórfico para los estados de carácter 1&2; ?, carácter desconocido.

Especie	Carácter																																													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	
<i>Dudleya pulverulenta</i>	0	1	2	0	3	0	3	4	4	1	1	0	0	0	3	0	0	3	0	4	3	1	1	2	0	0	3	2	2	1	2	0	1	1	1	1	1	0	?	1	?	0	0	?	?	0
<i>Sedum chazaroi</i>	0	0	2	1	2	0	2	0	2	0	1	0	0	1	0	1	1	2	a	0	2	0	2	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	b	1	a	1	1	1	2
<i>Sedum ebracteatum</i>	0	0	2	0	2	0	2	0	2	1	1	0	0	1	0	1	1	b	a	0	b	0	2	1	0	0	b	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	b	1	a	1	0	0	2
<i>Sedum glabrum</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	1	0	1	1	0	a	0	0	0	2	1	0	0	0	0	1	0	0	a	0	0	0	0	1	2	b	1	a	1	0	0	2	
<i>Sedum hemsleyanum</i>	0	0	2	0	2	0	2	0	2	1	1	0	1	1	0	1	1	2	a	0	2	0	2	1	0	a	2	0	1	0	0	a	0	0	0	0	1	2	b	1	1	1	1	1	2	
<i>Sedum hintonii</i>	0	0	2	0	d	0	d	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	d	0	0	d	1	2	1	0	a	d	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	b	0	0	1	1	1	2		
<i>Sedum jarocho</i>	0	0	2	0	2	0	2	1	1	2	1	0	1	1	0	1	1	b	0	1	b	0	2	1	0	0	b	0	1	0	0	0	0	0	1	2	b	1	a	1	0	0	2			
<i>Sedum mocinianum</i>	0	0	2	b	2	0	2	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	2	0	0	2	0	2	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2	b	1	1	1	1	1	2	
<i>Sedum piaxtlaense</i>	0	0	2	0	d	0	d	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	d	0	0	d	1	2	1	0	0	d	0	1	0	0	0	0	0	1	2	b	0	0	1	0	1	2			
<i>Sedum sp. nova</i>	0	0	2	0	2	0	2	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	2	0	1	2	1	2	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	1	2	b	0	0	1	0	0	2			
<i>Sedum roberti</i>	0	0	d	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	2	0	1	0	1	0	0	0	1	1	2	0	0	1	0	0	1	2	2	0	0	1	3	0	2		
<i>Sedum guatemalense</i>	0	0	a	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	1	2	1	?	1	1	2	1	1	2	?	0	1	1	1	0	2	0	1	1	0	0	1	2	b	1	1	0	5	2	2		
<i>Sedum oxypetalum</i>	2	0	0	1	1	?	1	3	1	3	0	1	0	1	1	0	?	0	0	3	1	1	2	?	1	0	1	1	1	2	0	c	1	0	0	0	1	2	b	1	1	0	1	2		
<i>Sedum copalense</i>	0	0	0	1	1	0	1	1	1	2	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	2	0	0	0	1	0	0	2	0	0	1	0	2	0	1	2	2	0	0	0	1	3	2	
<i>Sedum kristenii</i>	0	0	2	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	2	0	0	0	1	1	0	2	0	0	1	0	2	0	1	2	2	0	0	0	2	3	2	
<i>Sedum lumboltzii</i>	0	0	2	0	d	0	d	4	1	1	0	0	0	1	1	1	1	d	1	4	d	1	2	0	0	1	d	1	1	2	0	0	1	0	2	0	1	2	2	0	1	0	1	2	2	
<i>Sedum longipes</i>	0	0	2	2	1	1	1	0	1	2	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	?	0	0	0	1	1	2	0	1	1	0	2	0	1	2	2	1	1	0	5	2	2	
<i>Sedum greggii</i>	0	0	2	1	1	0	1	0	5	1	0	0	0	1	1	1	?	1	1	0	1	1	2	?	0	a	1	0	1	0	1	0	0	0	2	0	1	2	2	2	0	0	?	1	1	
<i>Sedum grandipetalum</i>	0	0	2	1	1	0	1	4	5	1	0	0	0	1	1	1	?	1	1	4	1	1	2	?	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	2	0	1	2	2	0	0	4	1	1		
<i>Echeveria nodulosa</i>	0	1	2	0	0	0	0	5	4	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	5	0	1	0	2	1	0	0	1	0	1	d	0	2	1	1	2	1	1	1	?	0	0	3	1	0	
<i>Graptopetalum fruticosum</i>	1	0	2	1	3	1	3	6	1	4	1	0	0	0	0	0	0	3	0	6	3	1	0	1	1	0	3	1	1	2	0	2	1	0	2	2	1	0	0	3	0	0	?	1	2	
<i>Pachyphytum glutinicaule</i>	1	0	2	1	3	1	3	5	3	4	1	0	0	0	3	0	0	3	0	5	3	1	1	2	1	0	3	2	2	1	2	0	1	1	1	0	0	1	1	3	0	0	4	1	0	

CAPÍTULO TRES

***SEDUM TRICHOPETALUM* (CRASSULACEAE), UNA ESPECIE NUEVA DEL OESTE DE MÉXICO**

(Para someterse a *Phytotaxa*)

***Sedum trichopetalum* (Crassulaceae), a new species from Western Mexico**

Short version of the title: **New *Sedum* from Mexico**

RAÚL M. RAMÍREZ-ULLOA¹, PABLO CARRILLO-REYES^{1,2,*} & AARÓN RODRÍGUEZ^{1,2}

¹*Herbario Luz María Villareal de Puga, Instituto de Botánica (IBUG), Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México*

²*Laboratorio Nacional de Identificación y Caracterización Vegetal (LaniVeg), Universidad de Guadalajara, -Universidad Autónoma de Querétaro, Conacyt, México*

Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Departamento de Botánica y Zoología, Apartado postal 1-139, 45101 Zapopan, Jalisco, México

* Corresponding author: pcarreyes@gmail.com

Abstract

Sedum trichopetalum is described and illustrated. This species resembles *S. hintonii*, *S. mocinianum*, and *S. piactlaense*, from which differs by its reduced inflorescence (floriferous stems up to 3 cm long, with 4-5 flowers) and the pilose abaxial surface of their petals. *Sedum trichopetalum* is a narrow endemic plant of the Southern portion of Sierra Madre Occidental in Western Mexico.

Key words: autapomorphy, conservation, endemism, new taxon, pubescence.

Introduction

Sedum Linnaeus (1753: 430) (Crassulaceae) comprises about 410 species. It is the largest and most widespread genus in the family and has a worldwide distribution but concentrated in the Northern hemisphere. In the New World, 170 species are reported as native (Thiede & Egli 2007). Since its paraphyletic condition (Carrillo-Reyes *et al.* 2009, Mort *et al.* 2010), taxonomic delimitation and infrageneric classification have been complicated. Further, the recognition of some segregated genera are still in discussion (Meyrán 1988, 't Hart & Bleij 2003, Thiede & Egli 2007). Based on their basal rosettes, pubescence and the presence of a nectarial cavity, *Sedastrum* Rose in Britton & Rose (1905: 58) is segregated as genus from *Sedum*. However, Berger (1930: 445) places it as *Sedum* section *Sedastrum*, view widely accepted today (Clausen 1943, 't Hart & Bleij 2003). The nectarial cavity at the base of each carpel is unknown among New World Crassulaceae, and represents an autapomorphy for this well-supported group (Carrillo-Reyes *et al.* 2009). Eight species are recognized in this section, half of which has been described in recent years (Pérez-Calix 1998, Carrillo-Reyes & Lomelí-Senci3n 2008, Jimeno-Sevilla *et al.* 2012, Reyes *et al.* 2015).

During the ongoing systematic study on this group, we discovered a species that did not match with any previously known taxa. After consulting specialized literature, type specimens, or good quality images of them, we conclude that this species has not been described.

Taxonomic treatment

Sedum trichopetalum Rmz.-Ulloa & P. Carrillo, *sp. nov.* (Figs. 1,2)

Type:—MEXICO. Jalisco: Huejuquilla El Alto, Colomos de San Nicolás, al costado del arroyo Los Colomos, 1555 m, 26 January 2015, R. Ramírez-Ulloa 94, P. Carrillo-Reyes & C.J. Ramírez-Díaz (holotype IBUG).

Perennial herb, caespitose, forming dense mats to 25 cm wide and about 3 cm high. Densely pubescent in leaves, stems, sepals, and petals. Trichomes multicellular, hyaline, 1.6-1.8 mm long. Stems inconspicuous or to 4(-5) cm long. Rosettes 2-3 cm diameter, with 7-9 sessile to subsessile leaves. Leaves spatulate to obovate, 1.5-2.2 × 0.6-1 cm. Inflorescence a panicle with 4-5 flowers. Floral stems one for rosette, 1.5-3 cm long. Bracts elliptic to spatulate, 4-7.5 × 1.3-3 mm. Pedicels ca. 2 mm long. Flowers sessile to subsessile, 4-5 mm high and 12.5 mm in diameter. Sepals 5, free, oblanceolate, 3.2-4 × 1.7-1.9 mm, densely hirsute on the abaxial face with trichomes up to 3 mm long. Petals 5, free, triangular, white, 5 × 3 mm, with a longitudinal keel on the middle of the under surface covered with trichomes, up to 1.2 mm long. Stamens 10, 5 of them epipetalous, 2.4 mm long, the other 5 antipetalous, 3 mm long; filaments hyaline, anthers pinkish-red at predehiscence, later brown. Carpels 5, greenish-white to hyaline, papillose, 4 × 1.4 mm. Ovary superior, 3 × 1.4 mm, style 1 mm long and stigma rounded, inconspicuous. Nectaries greenish-white to hyaline, rounded, 0.4 × 0.4 mm. Root fibrous.

Etymology:—The specific epithet alludes to the presence of trichomes along the midvein of the abaxial surface of the petals, a character otherwise unknown among New World species of *Sedum*.

Distribution, habitat, and phenology:—*Sedum trichopetalum* is known from a single locality in Northern Jalisco, at the municipality of Huejuquilla El Alto (Fig. 2). This area belongs to the biogeographical province Sierra Madre Occidental (Morrone 2014). Reyes *et al.* (2015) refer a couple of populations of an unknown *Sedum* related to *S. piactlaense* from the neighboring municipality of Valparaíso, in the state of Zacatecas. Because its morphological affinities and geographic closeness, we suspect that those populations might correspond to the new species; however, no herbaria specimens are referred. Therefore, we conducted a field trip to this area, but we failed to locate them. *Sedum trichopetalum* grows on

vertical East-facing cliffs along with *Tillandsia* aff. *capitata* Griseb., *T. karwinskiana* Schult. f., *T. recurvata* (L.) L., *Echinocereus* sp., *Perityle rosei* Greenm., and *Selaginella* sp. The vegetation of the locality corresponds to a transition zone between the tropical deciduous forest and the xerophytic scrub (Rzedowski 2006), dominated by *Prosopis*, *Ipomoea*, *Myrtillocactus*, *Lippia*, *Dodonaea*, *Croton*, *Pittocaulon*, and *Dasyllirion*. It flowers from January to April and fruits from April to May.

IUCN conservation assessment:—*Sedum trichopetalum* is known from a single locality, where it occurs on inaccessible vertical cliffs. We observed no imminent threats for the population. In terms of its limited distribution, a preliminary category of Critically Endangered (CR(B2 biii)) is proposed, following the IUCN (2012) criteria.

Discussion:—Based on their basal rosettes, hirsute foliage, paniculate inflorescences, and ovate carpels with a nectarial cavity at the base, the new species clearly belongs to *Sedum* section *Sedastrum* (Britton & Rose 1905, Clausen 1943). Because it's small rosettes and inflorescences, and their foliage with dense pubescence, it is morphologically similar to *Sedum hintonii* Clausen (1943: 292) and *S. mocinnianum* E. Pérez-Calix (1998: 50) both from Central Mexico, and to *S. piactlaense* Reyes, Etter & Kristen (2015: 58) from the Sierra Madre Occidental (Fig. 3). Nevertheless, *S. trichopetalum* exhibit the smallest inflorescences and the fewest flowers. *Sedum trichopetalum* has spatulate to obovate leaves, while *S. piactlaense* has oblanceolate to rhomboid ones (Reyes *et al.* 2015). The leaves of *S. hintonii* and *S. mocinianum* are elliptic to oblong-elliptic, and oblong to elliptic, respectively (Clausen 1943, Pérez-Calix 1998). The trichomes in *S. trichopetalum* are longer (1.8 vs. less than 1 mm). Lastly, *S. trichopetalum* develops trichomes on the keel petals, an unknown character in any other New World species of *Sedum* (Table 1).

Additional specimens examined (paratypes):—MEXICO. Jalisco: Huejuquilla El Alto, barranca La Boquilla, arroyo Los Colomos, 13 April 1987 R. Ramírez-Delgadillo 651 (IBUG!, MEXU).

Acknowledgments

To Liberato Portillo-Martínez, and Hilda J. Arreola-Nava let us known about the existence of cultivated plants of *Sedum trichopetalum* from the original collect. We thank Guadalupe Munguía-Lino for their help in with the distribution map, and Claudia J. Ramírez-Díaz for her assistance during the field work.

References

- Berger, A. (1930) Crassulaceae. *In*: Engler, A. & Prantl, K. (eds.) *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* (2 ed.) 18a Verlag Wilhem Englemann, Leipzig, pp. 352-483.
- Britton, N.L. & Rose, J.N. (1905) Crassulaceae. *In*: Britton, N.L. (ed.) *North America Flora*. New York Botanical Garden, Bronx, pp. 7-74.
- Carrillo-Reyes, P. & Lomelí-Senci3n, J.A. (2008) *Sedum chazaroi* (Crassulaceae), an endemic new species from southern Jalisco, Mexico. *Bolet3n de la Sociedad Bot3nica de M3xico* 83: 77-80.
- 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.
- Clausen, R.T. (1943) The section *Sedastrum* of *Sedum*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 70: 289-296.
- IUCN. (2012) *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1*. Second edition. (Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN: 2012).

- Jimeno-Sevilla, H.D., Carrillo-Reyes, P., Pérez-Calix, E. & Cházaro-Basáñez, M.J. (2012) Additions to the Crassulaceae of the state of Veracruz, Mexico. *Haseltonia* 18: 140-152.
- Linnaeus, C. (1753) *Species Plantarum*. Tomus I. Imp. Laurentii Salvii, Holmiae, 560 pp.
- Meyrán, J. (1988) La clasificación genérica de las crasuláceas mexicanas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 33: 79-88.
- Morrone, J.J. (2014) Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782: 1-110.
- Mort, M.E., O’Leary, T.R., Carrillo-Reyes, P., Nowell, T. & Archibald, J.K. (2010) Phylogeny and evolution of Crassulaceae: past, present, and future. *Schumannia* 6. *Biodiversity and Ecology* 3: 69-86.
- Pérez-Calix, E. (1998) *Sedum mocinianum* (Crassulaceae) una especie nueva del centro de México. *Acta Botanica Mexicana* 45: 49-54.
- Reyes, J., Etter, J. & Kristen, M. (2015) *Sedum piactlaense* (Crassulaceae), a new species from Durango, Mexico. *Haseltonia* 20: 58-63.
- Rzedowski, J. (2006) *Vegetación de México*. 1ra Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 504 pp.
- ‘t Hart, H. & Bleij, B. (2003) *Sedum*. In: Egli, U. (ed.) *Illustrated Handbook of Succulent Plants Crassulaceae*. Springer, Berlín, pp. 235-332.
- Thiede, J. & Egli, U. (2007) Crassulaceae. In: Kubitzki, K. (ed.) *The Families and Genera of Vascular Plants Vol. 9*. Springer, Hamburgo, pp. 83-118.

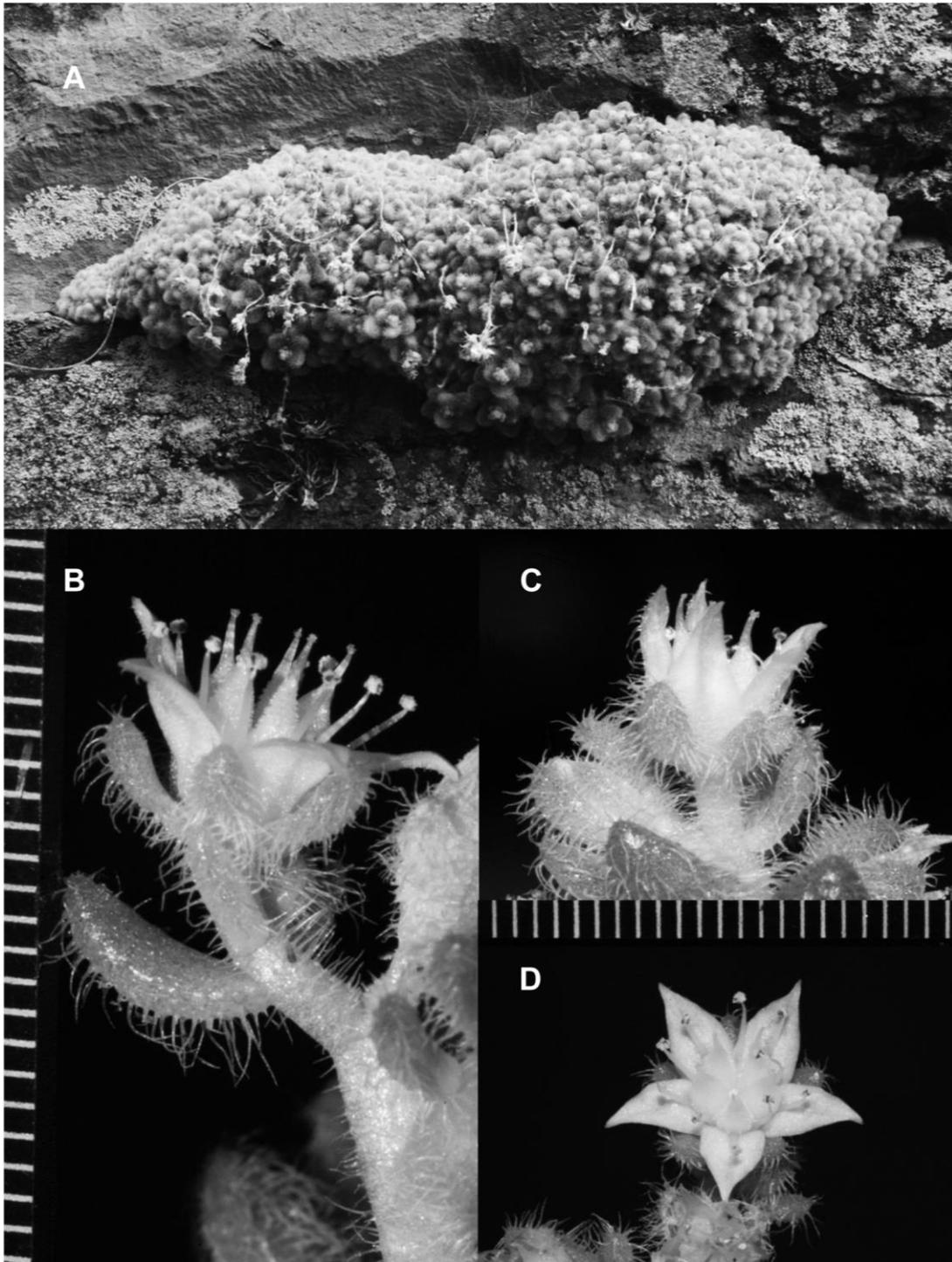


FIGURE 1. *Sedum trichopetalum* A. Habit; B-C. Lateral view of the flower; D. Front view of the flower.

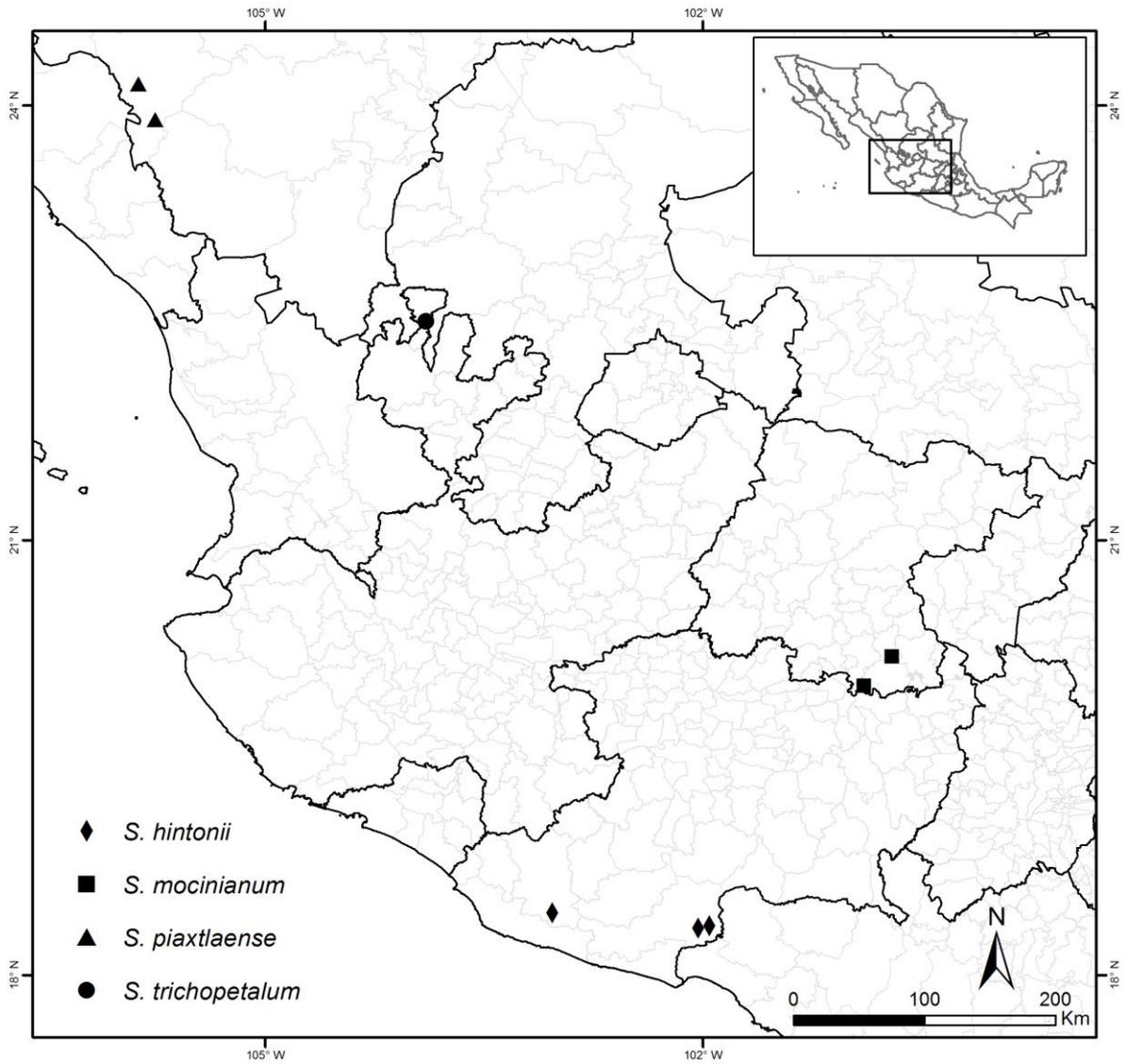


FIGURE 2. Geographic distribution of *Sedum trichopetalum*, *S. piaxtlaense*, *S. mocinianum*, and *S. hintonii*.

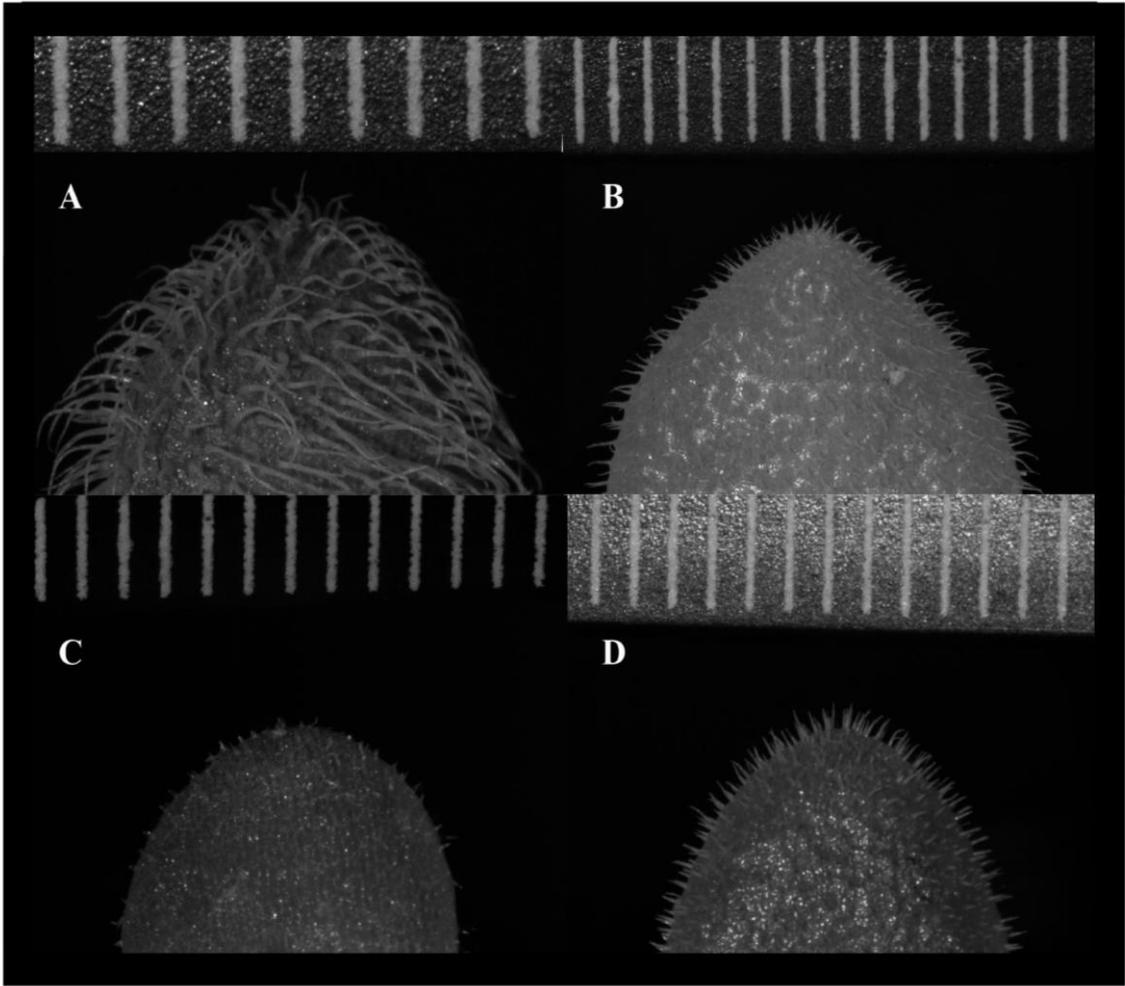


FIGURE 3. Foliar pubescence in four species of *Sedum* sect. *Sedastrum*. A. *Sedum trichopetalum*; B. *S. piaxtlaense*; C. *S. hintonii*; D. *S. mocinianum*. Scale 1 mm.

TABLE 1. Morphological comparison among *Sedum trichopetalum*, *S. piaxtlaense*, *S. mocinianum*, and *S. hintonii*. Geographic provinces according to Morrone (2014): SMO-Sierra Madre Occidental; SMS-Sierra Madre del Sur; TMVB-Trans Mexican Volcanic Belt.

Characters	<i>S. trichopetalum</i>	<i>S. piaxtlaense</i>	<i>S. mocinianum</i>	<i>S. hintonii</i>
Rosette diameter	2-3 cm	3-4 cm	1.5-5 cm	3-10 cm
Leaf shape	spathulate to ovobate	oblanceolate to rhomboid	elliptic to oblong-elliptic	oblong to elliptic
Leaf length	1.5-2.2 cm	1.7-2.2 cm	0.8-2.5 cm	1.5-5 cm
Leaf width	0.6-1 cm	1.1-1.7 cm	0.6-1.1 cm	0.3-1 cm
Trichomes length	1.6-1.8 mm	0.8-1 mm	0.6-0.8 mm	0.8-1 mm
Inflorescence length	1.5-3 cm	7-10 cm	2-3.5 cm	24 cm
Bracts shape	elliptic to spathulate	ovate	elliptic to oblong-elliptic	Lanceolate
Branches per Inflorescence	0(-1)	2(-3)	up to 10	up to 15
Flower per branch	2-3	5-8	1-3	3-10
Sepal length	3-2.4 mm	4-4.5 mm	2.5-3 mm	2-2.5 mm
Sepal width	1.7-1.9 mm	1.5-2 mm	1.5-2 mm	1.2 mm
Outer surface of Petal	pubescent	glabrous	glabrous	Glabrous
Geographic Distribution	SMO: Jalisco, probably in Zacatecas	SMO: Durango	TMVB: Guanajuato	SMS: Michoacán

CAPÍTULO CUATRO
CONCLUSIÓN GENERAL

CONCLUSIÓN GENERAL

Los resultados obtenidos a través de nuestros análisis filogenéticos con base en secuencias de ADN, caracteres morfológicos y la combinación de ambos juegos de datos indican que *Sedum* sección *Sedastrum* es un grupo natural. Así mismo, el estudio reveló la existencia de una novedad taxonómica para dicha sección. Estudios previos como los de Carrillo-Reyes et al. (2009) y Nikulin et al. (2016), únicamente con base en secuencias de ADN, obtienen resultados similares a los nuestros. No obstante, en ambos casos solo se utilizaron algunos representantes de *Sedastrum*, como parte de los muestreos para intentar resolver las relaciones filogenéticas al interior del clado Acre y del género *Sedum*, según el caso.

En este estudio, tanto los análisis basados en caracteres morfológicos, secuencias de ADN y la combinación de ambos, recuperaron hipótesis filogenéticas con topologías resueltas. Sin embargo, existen ejemplos en los que el uso de evidencia morfológica no resuelve las relaciones entre grupos. Carrillo-Reyes et al. (2008) estudian el Grupo *Echeveria* con ayuda de secuencias de ADN y caracteres morfológicos. El uso por separado de estos últimos obtuvo como resultado una politomía con los géneros *Echeveria*, *Graptopetalum*, *Sedum* sect. *Pachysedum* y *Thompsonella*.

Por su parte, Acevedo-Rosas et al. (2004a) realizan un análisis de las relaciones filogenéticas del género *Graptopetalum* con base en caracteres morfológicos. La filogenia que presentan muestra una topología resuelta. A pesar de ello, los valores de soporte en las ramas del árbol son débiles y por ello aconsejan el uso de secuencias de ADN en análisis posteriores. Si bien el uso de este tipo de datos no ayuda a resolver por completo las relaciones filogenéticas al interior de algunos grupos, pueden ser utilizados como apoyo para resolver aquellos que se encuentren morfológicamente mejor definidos.

Por otro lado, se ha demostrado que el uso de secuencias de ADN de diferentes regiones del genoma también ayuda a resolver las relaciones filogenéticas al interior de distintos grupos (Mort et al. 2002; Acevedo-Rosas et al. 2004b; Thiede y Eggli 2007; Carrillo-Reyes et al. 2009; Gontcharova y Gontcharov 2009). Sin embargo, si se toman en cuenta por separado cada una de estas, recuperan relaciones filogenéticas diferentes entre los taxa analizados que reflejan más la historia evolutiva de cada región particular.

En el caso de *Sedastrum* y los resultados aquí obtenidos, cuando se analiza por separado la región del ADN de cloroplasto *rpS16*, recupera una hipótesis filogenética distinta al interior de esta sección en relación con las obtenidas con base en las regiones del ADN nuclear ETS e ITS. La diferencia entre los árboles obtenidos con la región de cloroplasto y los de núcleo se encuentra en la relación de grupos hermanos. En cloroplasto *Sedum chazaroi* y *Sedum hemsleyanum* son especies hermanas. Mientras que en las regiones de núcleo *Sedum hemsleyanum* se relacionan con *S. ebracteatum*. No obstante, independientemente del origen del ADN (ADNn o ADNcp) o región analizada (ETS, ITS o *rpS16*) todas las filogenias obtenidas recuperaron a *Sedastrum* como un grupo natural.

Este estudio analizó y confirmó la monofilia de *Sedum* sección *Sedastrum*. Una estrategia que podría resolver la compleja sistemática de *Sedum*, es realizar análisis similares a través del estudio de grupos pequeños al interior del género. Así pues, de acuerdo a los resultados aquí obtenidos, proponemos que *Sedum* sea segregado en múltiples géneros monofiléticos siempre y cuando estén morfológicamente bien definidos tal y como lo mencionan 't Hart (1995) y Thiede y Eggli (2007).

Por último, la investigación en Crassulaceae continua (Gontcharova et al. 2006; Gontcharova y Gontcharov 2009; Carrillo-Reyes et al. 2008, 2009; Mort et al. 2009, 2010; Nikulin et al. 2016). La secuenciación de plastomas completos podría resolver las relaciones filogenéticas de *Sedum*. Así pues, se espera que los avances científicos y tecnológicos puedan

ayudar a comprender las relaciones filogenéticas de algunos géneros de la familia Crassulaceae.

LITERATURA CITADA

- Acevedo-Rosas, R., V. Sosa y F. G. Lorea. 2004a. Phylogenetic relationships and morphological patterns in *Graptopetalum* (Crassulaceae). *Brittonia* 56: 185-194.
- Acevedo-Rosas, R., K. Cameron, V. Sosa y S. Pell. 2004b. A molecular phylogenetic study of *Graptopetalum* (Crassulaceae) based on ETS, ITS, rpl16 and trnL-F nucleotide sequences. *American Journal of Botany* 91: 1099-1104.
- Carrillo-Reyes, P., V. Sosa y M. E. Mort. 2008. *Thompsonella* and the “*Echeveria* group” (Crassulaceae): phylogenetic relationships based on molecular and morphological characters. *Taxon* 57: 863-874.
- Carrillo-Reyes, P., V. Sosa y M. E. Mort. 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.
- Gontcharova, S. B., E. V. Artyukova y A. A. Gontcharov. 2006. Phylogenetic relationships among members of the subfamily Sedoideae (Crassulaceae) inferred from the ITS region sequences of nuclear rDNA. *Russian Journal of Genetics* 42: 654-661.
- Gontcharova, S. B. y A. A. Gontcharov. 2009. Molecular phylogeny and systematics of flowering plants of the family Crassulaceae DC. *Molecular Biology* 43: 794-803.

- Mort, M. E., D. E. Soltis, P. S. Soltis, J. Francisco-Ortega y A. Santos-Guerra. 2002. Phylogenetics and evolution of the Macaronesian clade of Crassulaceae inferred from nuclear and chloroplast sequence data. *Systematic Botany* 27: 271-288.
- Mort, M. E., C. P. Randle, P. Burgoyne, G. Smith, E. Jaarsveld y S. D. Hopper. 2009. Analyses of cpDNA *matK* sequence data place *Tillaea* (Crassulaceae) within *Crassula*. *Plant Systematics and Evolution* 283: 211-217.
- Mort, M. E., T. R. O’Leary, P. Carrillo-Reyes, T. Nowell, J. K. Archibald y C. P. Randle. 2010. Phylogeny and evolution of Crassulaceae: past, present, and future. *Schumannia* 6. *Biodiversity & Ecology* 3: 69-86.
- Nikulin, V. Y., S. B. Gontcharova, R. Stephenson y A. A. Gontcharov. 2016. Phylogenetic relationships between *Sedum* L. and related genera (Crassulaceae) based on ITS rDNA sequence comparisons. *Flora* 224: 218-229.
- ‘t Hart, H. 1995. Intrafamilial and generic classification of the Crassulaceae. Pp. 159–172 in *Evolution and systematics of the Crassulaceae*, eds. H. ‘t Hart y U. Eggli. Leiden: Backhuys.
- Thiede, J. y U. Eggli. 2007. Crassulaceae. Pp. 83-118 in *The families and genera of vascular plants* vol. 9, ed. K. Kubitzki. Berlín: Springer.