

Echeveria (Crassulaceae): Potencial para la mejora genética como ornamental

Echeveria (Crassulaceae): Potential for Genetic Improvement as an Ornamental

Andrés Zúñiga Orozco^{*1} <https://orcid.org/0000-0001-8214-4435>
Ayerin Carrodeguas González² <https://orcid.org/0000-0001-5890-4174>

¹Carrera Ingeniería Agronómica, Escuela de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Estatal a Distancia. San José, Costa Rica.

²Instituto de Investigaciones Hortícolas Lilliana Dimitrova, Mayabeque, Cuba.

*Autor de correspondencia: azunigao@uned.ac.cr

Resumen

El género *Echeveria* agrupa varias especies de plantas suculentas presentes en ambientes diversos, se encuentran en hábitats con suelos rocosos de poca profundidad, pendientes pronunciadas, cañones y rocas. Prácticamente todas las especies del género presentan interés económico, como plantas ornamentales, siendo comunes en colecciones de Crassulaceae. Los ejemplares que se encuentran en las colecciones son especies e híbridos del tipo interespecíficos e intergenéricos; sin embargo, aún se encuentran muchos sin identificar. Existen dificultades en la taxonomía del género por la falta de ejemplares en herbarios y por la ausencia de estudios moleculares, los cuales podrían brindar información valiosa tanto para la taxonomía como para estudios citogenéticos y otros de interés en el mejoramiento genético para su aprovechamiento comercial. En esta revisión hacemos una recopilación de información de lo que se conoce para el género en cuanto a cariotipado, diversidad genética, relaciones filogenéticas y taxonomía, morfología floral, biología repro-

Abstract

The genus *Echeveria* groups several species of succulent plants present in diverse environments, they are found in nature in habitats with shallow rocky soils, steep slopes, canyons and rocks with little depth and humidity. Practically all species of the genus are of economic interest as ornamental plants, being very common in collections of Crassulaceae. Specimens found in collections are species and hybrids of the interspecific and intergeneric type, however, many are still unidentified. There are difficulties in the taxonomy of the genus, due to the lack of specimens in herbaria and the absence of molecular studies, which could provide valuable information, both for taxonomy and for cytogenetic studies and others of interest in plant breeding for commercial use. In this review we compile information on what is known for the genus in terms of karyotyping, genetic diversity, phylogenetic relationships and taxonomy, floral morphology, reproductive biology, pollination, plant breeding, and biotechnological and molecular applications, the foregoing focused on

ductiva, polinización, fitomejoramiento y aplicaciones biotecnológicas y moleculares; lo anterior enfocado en brindar perspectivas futuras para la mejora genética de Crassulaceae. En *Echeveria* sería de gran importancia la realización de estudios moleculares con el fin de ampliar la información actual sobre taxonomía del género y la aplicación de técnicas biotecnológicas que apoyen programas de mejora genética.

Palabras clave

Biología, mejoramiento genético, polinización, diversidad, suculentas.

providing future perspectives for plant breeding in Crassulaceae. In *Echeveria*, it would be of great importance to carry out molecular studies in order to expand the current information on the taxonomy of the genus and the application of biotechnological techniques that support genetic improvement programs.

Keywords

Biotechnology, plant breeding, pollination, diversity, succulent.

Introducción

Las crasuláceas comprenden una diversa familia de plantas suculentas compuesta por 34 géneros y 1 410 especies descritas (Eggl, 2003), distribuidas por todo el mundo, con sus centros de diversidad en Sudáfrica y México (Thiede y Eggl, 2007). Poseen una amplia variabilidad morfológica en cuanto a porte de la planta, tamaño, forma, espesor y color de las hojas, así como tamaño y forma de la inflorescencia, lo que favorece que tengan gran potencial para la mejora genética (Borys *et al.*, 2005).

Entre las especies más estudiadas en la familia Crassulaceae, por su importancia en el mercado ornamental, se encuentran las plantas del género *Echeveria*, distribuida naturalmente en el continente americano, desde Texas hasta Argentina, con la mayor diversidad en las áreas montañosas del sur de México, considerada como la principal zona de endemismo y diversidad (Vázquez-García *et al.*, 2013). El género es uno de los más diversos de la familia Crassulaceae, comprende alrededor de 154 especies descritas (Reyes-Santiago *et al.*, 2015) y, debido a su complejidad, se divide en 17 series basadas en caracteres morfológicos y cromosómicos. Desde que fue separado del género *Cotyledon* por De Candolle (1828), *Echeveria* tuvo pocos cambios (Kimnach, 2003; Pilbeam, 2008; Reyes-Santiago *et al.*, 2015). Tradicionalmente *Echeveria* se ubicó en la subfamilia Echeveroideae y posteriormente formó parte del clado Acre (Ham, 1995).

Las echeverias son utilizadas para el tratamiento de diferentes enfermedades, como diarreas, herpes oral, dolores inflamatorios, fiebre y malestar de estómago, pero solamente algunas pocas de sus propiedades medicinales fueron confirmadas por estudios científicos (López-Angulo *et al.*, 2014). En 2013, Martínez-Ruiz *et al.* demostraron que *E. leucotricha* presenta actividad microbiana y, en 2005, Reyes *et al.* Descubrieron la capacidad anticonceptiva en *E. gibbiflora*; también se estudió el contenido de compuestos antioxidantes y la actividad antimicrobiana por la inhibición de la alfa-glucosidasa en tres especies: *E. craigiana*, *E. kimnachii* y *E. subrigida* (López-Angulo *et al.*, 2014).

Las especies de *Echeveria* se encuentran generalmente en hábitats con suelos rocosos de poca profundidad, como pendientes pronunciadas, cañones y rocas. Esta preferencia ecológica se atribuye a la suculencia en sus órganos, una adaptación para soportar un déficit hídrico prolongado (Reyes-Santiago *et al.*, 2015).

Las echeverias poseen hojas suculentas dispuestas en rosetas y pueden presentar diferentes tipos de inflorescencia, como espiga lateral, racimo, cima del tipo escorpioide y panícula (Kimnach 2003). Los principales rasgos utilizados para diferenciar las 17 series existentes son: el tipo de pubescencia en los tallos aéreos, características de las hojas, el tipo de inflorescencias y la forma y longitud de la corola (Walther, 1972; De la Cruz-López *et al.*, 2019); sin embargo, la mayoría de las series son poli o parafiléticas, según filogenias recientes relacionadas con especies de *Cremnophila*, *Graptopetalum*, *Sedum*, *Sedum* sect. *Pachysedum* y *Thompsonella* (Carrillo-Reyes *et al.*, 2008; 2009; De la Cruz-López *et al.*, 2019).

Actualmente existe gran número de cultivares de *Echeveria* obtenidos por métodos convencionales; no obstante, la demanda en el mercado internacional exige la creación de un mayor número de cultivares. A pesar de su alto valor ornamental, existen pocos estudios científicos que apoyen un programa de mejora genética en el género *Echeveria*. Debido a lo anterior, el objetivo de este trabajo fue revisar mediante una recopilación de información lo que se conoce para el género en cuanto a cariotipado, diversidad genética, relaciones filogénicas y taxonomía, morfología floral, biología reproductiva, polinización, fitomejoramiento y aplicaciones biotecnológicas y moleculares.

Manejo como cultivo ornamental

Las diferentes especies de *Echeveria* son apreciadas como plantas ornamentales, especialmente las suculentas, utilizadas para llenar espacios en pequeños jardines porque requieren de poco mantenimiento. En general, las crasuláceas presentan bajo requerimiento hídrico y fácilmente se adaptan a condiciones de sequía, donde otras plantas probablemente no podrían subsistir (Cabahug *et al.*, 2018). Como regla general, las especies de hojas gruesas como *Pachyphytum* o especies de la serie *Urbiniæ* como *E. agavoides* suelen ser más resistentes a la sequía; por el contrario, especies de hojas más delgadas, como las de la serie *Gibbifloræ* o *Secundæ*, son menos resistentes (De la Cruz-López, comunicación personal, 23 de mayo de 2021).

Algunos coleccionistas de *Echeveria* adquieren una planta madre de una especie y comienzan a multiplicarla de forma asexual para aumentar su número. En cuanto a la nutrición, comúnmente es usada una fuente de fertilizante con alto grado de fósforo al inicio de la plantación, de tal forma que los esquejes crezcan rápidamente hasta que alcancen un tamaño de venta aceptable de al menos 5 cm de diámetro, aunque puede variar con la especie. Otros cultivadores usan polisacáridos y fertilizantes foliares, pero en menor medida (Desert Succulents, 2019).

Es común que los coleccionistas de crasuláceas cuenten con varias especies de *Echeveria* en su jardín y las mantengan en arreglos atractivos en conjunto con otras crasas como *Kalanchoe* spp. y *Sedum* spp. (figura 1). Aunque debería tenerse en cuenta

que, en México, algunas especies de *Kalanchoe* escaparon del cultivo y se convirtieron en especies invasoras, comportándose rápidamente como una plaga para los ecosistemas semiáridos (Guerra, 2011). Los coleccionistas y productores innovaron con sistemas de cultivo creativos, incluso con sistemas verticales. Reyes-González *et al.* (2018) realizaron una comparación morfológica foliar de plantas suculentas, incluyendo *Echeveria*, en sistema de siembra vertical *versus* sistema de siembra en pots horizontales, en la cual no encontraron diferencias significativas en ninguna variable medida en *Echeveria*; sin embargo, en otras especies sí se presentó alargamiento de tallo y aumento en la densidad estomática y biomasa. De este estudio se concluyó que las especies como *E. elegans* pueden ser aptas para la siembra en sistemas verticales.

Figura 1

Arreglo de *Echeveria* con otras especies crasuláceas como producto comercial

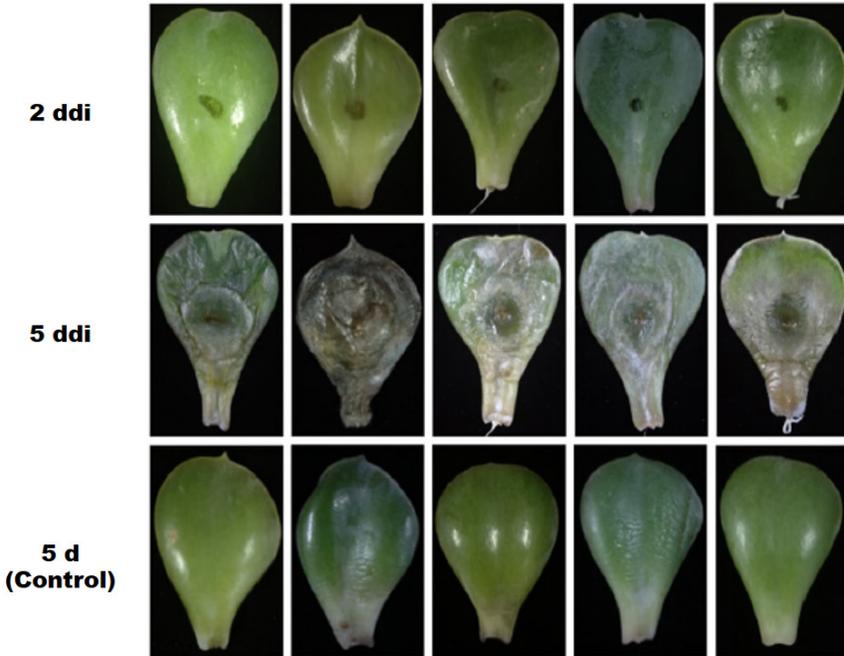


Enfermedades

Una de las enfermedades reportadas en el género *Echeveria* es la causada por *Colletotrichum destructivum* (Yao *et al.*, 2020), tal como se muestra en la figura 2, donde se observa el avance de la enfermedad en función de los días postinoculación.

Figura 2

Presencia de *C. destructivum* en *Echeveria* “Perle von Nürnberg”



Nota: 2ddi: 2 días después de inoculación. 5ddi: 5 días después de inoculación. 5d: control sin inoculación. Fuente: adaptación de Yao *et al.* (2020).

Otras enfermedades reportadas son las causadas por *Erysiphe* sp. (Shi *et al.*, 2019), *Cladosporium tenuissimum*, *Phytium myriotylum* (Suarez *et al.*, 2016), *Fusarium oxysporum* f. sp. *Echeveriae* (Garibaldi *et al.*, 2015 y Ortu *et al.*, 2015).

En cuanto a presencia de insectos y ácaros, se reportaron los siguientes: *Tenuipalpus sarcophilus* (Welbourn *et al.*, 2017) y *Phenacoccus defectus* (Pseudococcidae) (Pellizzari y Porcelli, 2013).

Fotosíntesis y hojas cerosas

Las plantas crasuláceas del género *Echeveria* exhiben fotosíntesis a través de la vía del metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM), el cual permite tomar altas cantidades de CO₂ y la adaptación a condiciones de sequía (Hanscom y Ting, 1978; Taiz y Zeiger, 2010). En términos generales hay dos fases: en la primera, el CO₂ se capta en la

noche por los estomas, se da una fijación por la vía fosfoenolpiruvato carboxilasa y una acumulación vacuolar del CO₂ en forma de ácidos orgánicos como el ácido málico. En la segunda fase se da durante el día una movilización del ácido málico y demás ácidos orgánicos, una descarboxilación y refijación junto con una asimilación adicional de CO₂ detrás de los estomas cerrados en el ciclo de Calvin (Lüttge, 2004).

Una característica común en las plantas de este género es la serosidad de la hoja, Guilhem *et al.* (2017) mencionan que hay diferencias en cuanto a la *mojabilidad* de la hoja, dependiendo de la especie; por ejemplo, *Echeveria* “Perle von Nürnberg” (*E. elegans* × *E. gibbiflora* “Metallica”) presenta una alta hidrofobicidad, mientras que *E. pallida* y *E. runyonii* son completamente parahidrofóbicas, lo que quiere decir que gotas de agua a un ángulo de 90° no son afectadas por la gravedad y tienen una propiedad adhesiva. Los autores concluyen que la hidrofobicidad se presenta en función del grado y cantidad de cristalizado de la cera cuticular.

Relaciones filogenéticas y taxonomía

La amplia diversidad, facilidad de hibridación interespecífica e intergenérica, la poca investigación e imprecisiones en taxonomía han propiciado que, en ocasiones, haya especies que se identifiquen erróneamente por ser híbridas o por una fuerte variación ambiental. Para demostrar la amplia diversidad fenotípica que puede tener una especie, Sandoval-Zapotitla *et al.* (2019) desarrollaron una investigación relacionada con la diversidad morfoanatómica foliar de *Echeveria aff. gigantea*, en la cual encontraron que entre seis accesiones de la especie y 32 variables cuantificadas, un 65% de los rasgos anatómicos resultaron ser variables. Actualmente se reconocen 17 grupos infragenéricos (según Walther, 1972 y Pilbeam, 2008), los cuales se observan en el cuadro 1.

A pesar de la riqueza de especies en el género *Echeveria*, alto grado de endemismo y potencial ornamental, no se estableció correctamente un marco filogenético, debido a la escasez de información molecular. Además, la mayoría de los estudios se realizaron con el uso de variables morfológicas (De la Cruz-López *et al.*, 2019; Gontcharova y Gontcharov, 2007). Para realizar una caracterización molecular es recomendable utilizar una herramienta que consiste en analizar dos regiones del genoma del cloroplasto conocidas como *matK* y *rbcL*, los cuales funcionan razonablemente bien en la comparación de diferentes taxa vegetales (Group *et al.*, 2009).

Carrillo-Reyes *et al.* (2009) realizaron un análisis filogenético molecular utilizando los marcadores moleculares ITS y ETS en regiones del ADN nuclear de 133 especies de *Echeveria* y *Sedum* procedentes de Centroamérica, Sudamérica, Europa y Asia. Se obtuvieron cuatro clados dentro del clado principal “Acre”, dos de ellos compuestos por las especies asiáticas de *Sedum*, otro formado por especies europeas y el otro por especies americanas. Las plantas de la subfamilia Echeverioideae, donde está comprendido el género *Echeveria*, se ubicaron en el clado de las especies americanas junto a especies de *Sedum* americanos. Un estudio en el cual se usaron marcadores morfológicos y moleculares mencionaron que otros géneros como *Thompsonella* están filogenéticamente relacionados

con *Echeveria*; es decir, que poseen un ancestro en común más reciente que con otros grupos de Crassulaceae (Carrillo-Reyes *et al.*, 2008).

Cuadro I
Grupos infragenéricos del género *Echeveria*

Serie	Características
<i>Angulatae</i>	Flores pentagonales, con pétalos aquillados e inflorescencias escorpioides
<i>Chloranthae</i>	Flores verdosas
<i>Ciliatae</i>	Plantas con grado variable de pubescencia en las hojas, inflorescencias y flores ciliadas
<i>Echeveria</i>	Tallos medianos a altos, órganos pubescentes (tallos, hojas, inflorescencias y flores)
<i>Gibbiflorae</i>	Hojas planas y anchas, inflorescencias paniculadas-cimosas y flores pentagonales. Estilos rojizos a púrpuras y estilos libres (no adnados)
<i>Longistylae</i>	Plantas con uno a dos cincinos, corolas y estilos largos
<i>Mucronatae</i>	Raíces tuberosas e inflorescencias subracemosas
<i>Nudae</i>	Inflorescencias racemosas o en espigas con flores grandes (20-25 mm)
<i>Occidentales</i>	Inflorescencias cimosa-paniculadas y finos pétalos rojos
<i>Paniculatae</i>	Inflorescencias cimosa-paniculadas y pétalos amarillos delgados o de color naranja para el caso de <i>E. amoena</i>
<i>Pruinosae</i>	Plantas con órganos muy farináceos (hojas, inflorescencias y flores)
<i>Racemosae</i>	Inflorescencias racemosas
<i>Secundae</i>	Plantas acaulecentes, inflorescencias de cincinos y pétalos aquillados
<i>Spicatae</i>	Espigas densas o inflorescencias en racimo y sépalos a menudo más largos que la corola
<i>Thyrsiflorae</i>	Raíces tuberosas e inflorescencias tirsoides o subracemosas determinadas
<i>Urbinae</i>	Inflorescencias de cincinos, corolas urceoladas y pétalos redondeados
<i>Valvatae</i>	Inflorescencias de cincinos y pétalos valvados

De la Cruz-López *et al.* (2019) realizaron un estudio molecular utilizando códigos de barras del ADN para determinar la relación filogenética existente entre *Echeveria* y otros géneros cercanos, presentes en México; como resultado observaron que dentro del grupo se diferenciaron cuatro clados principales: el clado I incluye exclusivamente especies de *Pachyphytum*; el clado II está formado por la mayoría de las especies de la serie *Urbinae*; el clado III comprende las series: *Chloranthae*, *Ciliatae*, *Echeveria*, *Mucronatae*, *Nudae*, *Racemosae*, *Thyrsiflorae*, la especie *Pachyphytum cuicatecananum* y el género *Thompsonella*; finalmente el clado IV contiene las series *Angulatae*, *Gibbiflorae*, *Occidentales*, *Pruinosae*, *Secundae*, algunas especies de *Urbinae*, *Valvatae* y géneros como

Cremnophila, *Graptopetalum* y *Reidmorania*. Los resultados obtenidos sugieren que la clasificación en *Echeveria* requiere de una redefinición y reclasificación.

Morfología floral

En *Echeveria*, las flores se agrupan en inflorescencias laterales y axilares del tipo cincino, racimo, espiga, panícula y cima, compuestas por un pedúnculo que sostiene a las flores y las brácteas. En el caso de los cincinos, las flores se disponen en zigzag y forman dos líneas paralelas tan cercanas que dan la impresión de que están en un mismo plano (Reyes-Santiago *et al.*, 2015). Entre las especies con inflorescencia en cincino, se pueden encontrar *E. laui*, *E. subalpina* y *E. peacockii*. En las inflorescencias del tipo racimo, las flores se disponen en espiral a lo largo del pedúnculo de la inflorescencia, sostenidas por un pedicelo que se ubica en la axila de una bráctea; entre las especies con este tipo de inflorescencia se encuentran: *E. nodulosa*, *E. megacalyx*, *E. pulvinata*, *E. setosa* var. *ciliata*, *E. derenbergii* y *E. macdougallii*; también se pueden observar inflorescencias del tipo espiga, las cuales son una variante del racimo, la diferencia consiste en que las flores son sésiles como en *E. rosea*, *E. mucronata* y *E. crassicaulis*; otro tipo de inflorescencia son las panículas, compuestas por varios cincinos, ésta se observa en especies como *E. rubromarginata*, *E. acutifolia* y *E. gigantea*, y se pueden encontrar flores solitarias como en *E. setosa* var. *deminuta* (Reyes *et al.*, 2011).

Los sépalos pueden ser muy variables en el género en cuanto a tamaño y posición; por ejemplo, en *E. rosea*, el cáliz es de igual tamaño a la corola, mientras que en otras especies como *E. mucronata*, *E. rubromarginata*, *E. acutifolia*, *E. derenbergii* y *E. heterosepala* son de mediano tamaño, e incluso pueden presentarse de tamaños reducidos como en *E. pulvinata* y *E. purpurorum*, donde apenas alcanzan un tercio de la corola (Reyes-Santiago *et al.*, 2015).

La corola es tubular con pétalos de colores brillantes, los cuales poseen una fuerte quilla que le aporta rigidez a la corola. La quilla también puede variar entre especies, pueden ser muy pequeñas, como en *E. amoena* (0.8 cm.), o muy largas como en *E. longissima* (3.1 cm). Los colores varían tanto que se pueden encontrar tonalidades más claras como el naranja de *E. derenbergii*, o el rosa salmón de *E. amoena*; hasta tonalidades más fuertes, como el amarillo de *E. mucronata*, el verde de *E. heterosepala* y el rojo intenso con amarillo de *E. purpurorum* y *E. macdougallii* (Reyes *et al.*, 2011).

El gineceo es súpero, presenta carpelos libres en el mismo número que sépalos y pétalos; exhibe una escama nectarífera en la base de cada carpelo y uno o dos verticilos de estambres (Jimeno-Sevilla *et al.*, 2018). Alteraciones en la morfología floral, tanto en la corola como en el gineceo o androceo, pueden alterar las relaciones entre la planta y el polinizador e influir en las dinámicas de la remoción o la deposición del polen (Fukuda *et al.*, 2001 y Cesaro *et al.*, 2004).

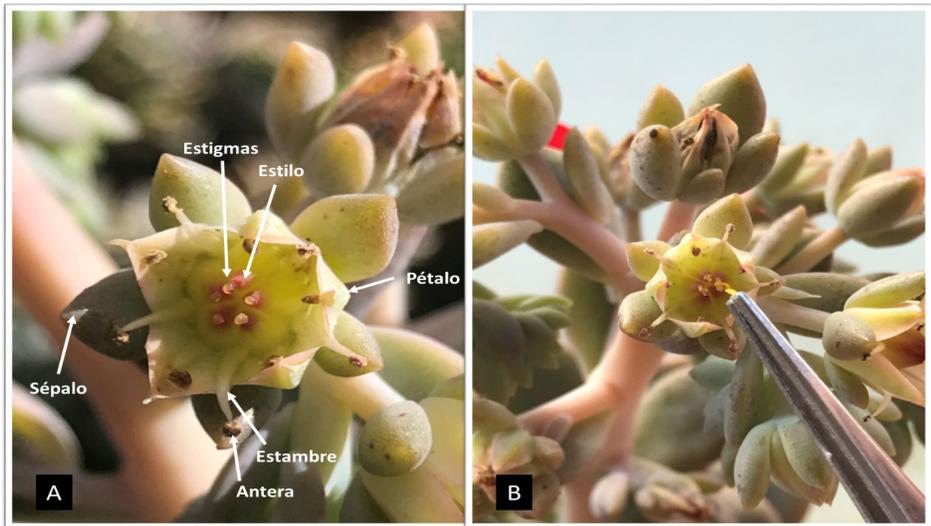
Reproducción sexual y polinización

La reproducción sexual es necesaria para ejecutar programas de mejora en la especie y para el mantenimiento de la diversidad genética. En muchas crasuláceas es común la autogamia, pero en el género *Echeveria* se afirma no hay viabilidad de semillas formadas por autopolinización en algunas especies y cultivares como *E. agavoides*, *E. elegans*, *E. runyonii*, *E. pumila* y *E. "Perle von Nürnberg"* (Rodríguez-Rojas *et al.*, 2015); sin embargo, Uhl (1989) reporta viabilidad de semilla producida por autopolinización en híbridos entre *E. secunda* x *E. gigantea*, donde el polen de los híbridos obtenidos presentó 98.6% de viabilidad.

Actualmente no existe un listado de los polinizadores asociados a especies de *Echeveria*; no obstante, Jimeno-Sevilla *et al.* (2014) reportan que los colibríes son polinizadores eficientes en *E. rosea*, puesto que plantas con impedimento para su polinización no forman semillas, en comparación a las plantas visitadas por *Lamprolaima rhami*.

La polinización en el género es muy sencilla, sólo requiere de dos plantas en proceso de floración e instrumentos básicos como una pinza muy pequeña o un pincel, que se frota en los estambres de una flor y se esparce en los estigmas de la otra, únicamente hay que asegurarse de que ambas flores estén maduras, de tal forma que se puedan obtener los granos de polen y el estigma se encuentre receptivo; posteriormente ocurre la fecundación y hay que esperar la formación y maduración de los frutos. La germinación ocurre entre los ocho y diez días, aunque algunas semillas pueden tardar hasta uno o dos meses en germinar completamente. En la figura 3 se presenta el proceso de polinización.

Figura 3
Proceso de polinización



(A) Estructura floral en un híbrido de *Echeveria*, se observan pétalos y sépalos, estigma, estambres y anteras. (B) Deposición de polen de *E. pulvinata* en el estigma de *E. gibbiflora* var. "metallica".

Reproducción asexual

En general, el uso de esquejes para la propagación de suculentas es el método más utilizado y fácil de realizar (Baldwin, 2013); asimismo, cuando existe una condición inmediata bajo la cual las suculentas se ven afectadas por plagas y enfermedades, los esquejes pueden usarse para rescate y son el último recurso para la conservación de la planta (Kapitany y Schultz, 2004). Se utilizan dos tipos de esquejes: el de tallo y corte de hojas, y el de hijuelos que se desprenden del tallo principal cuando la planta alcanza la madurez (Cabahug *et al.*, 2018). Erwin *et al.* (2015) realizaron un ensayo para promover la reproducción asexual de *Echeveria* usando hormonas, tales como ANA, AIB y Etephon; en dicho ensayo se obtuvieron diferencias significativas en cuanto al uso de hormona, temperatura y especie utilizada, *E. agavoides* presentó la respuesta más positiva en cuanto a enraizamiento, mientras que los cultivares *E. "Black Night"* y *E. "Black Prince"* respondieron mejor; además se determinó que la hormona etephon fue superior a una dosis de 500 ppm y que la mayoría tienen mejor respuesta entre los 10-16 °C.

Echeveria puede ser multiplicada por micropropagación con el fin de obtener gran número de plantas con fines comerciales y conjuntamente utilizar la técnica como complemento para el mejoramiento genético (Salgado, 2015; Solís *et al.*, 2013; Verastegui, 2009; Cabahug *et al.*, 2018).

Número cromosómico

En el clado Acre, donde se encuentra incluido el género *Echeveria*, el número básico de cromosomas es $n=10$ (Mort *et al.*, 2001), pese a ello, el género *Echeveria* es muy variable debido a muchos casos de poliploidía. Se registraron más de 50 números de cromosomas diferentes (Uhl, 1982). Por su parte, Uhl (2007) obtuvo una amplia variación analizando 10 especies de *Echeveria* (serie *Racemosae*) en Sudamérica, en las cuales el número de cromosomas total varió entre 44 y 260, además de que todas las especies fueron poliploides. También se encontró que en algunos genes había hasta 16 alelos, lo cual provoca una alta heterocigosidad y concluye el autor que esto le confiere al género alta probabilidad de plasticidad fenotípica.

Para algunas series se muestran ciertos patrones; por ejemplo, en ser. *Angulatae* $n=12$, pero también se puede presentar $n=13$ y $n=14$; sin embargo, es frecuente encontrar especies poliploides con 28, 54, 81, 135, 108, 162 y hasta 189 cromosomas (Pilbeam, 2008). Los eventos de poliploidía son reconocidos por provocar especiación; en el género *Echeveria* así como en todo el clado Acre están presentes (Otto y Whitton, 2000; Mort *et al.*, 2001).

Biología reproductiva

Para el mejoramiento genético clásico es imprescindible conocer aspectos de la biología reproductiva de la especie estudiada con el fin de aumentar la posibilidad de éxito en las polinizaciones (Rodríguez-Rojas *et al.*, 2015). Algunos de estos aspectos son viabilidad del polen, receptividad estigmática y tipo de polinización, debido a que una reproducción

exitosa depende de estos procesos (Kearns e Inouye, 1993; Nyffeler, 1992; Shivanna *et al.*, 1997).

Conocer la viabilidad del polen es esencial para determinar la fertilidad masculina, la cual puede afectarse por la temperatura y la humedad relativa, e incluso, en muchos híbridos, el polen puede ser encogido o contraído y no viable (Kearns e Inouye, 1993; Shivanna *et al.*, 1997).

En un estudio realizado por Rodríguez-Rojas *et al.* (2015) se evaluó la viabilidad del polen mediante el método de tinción con carmín acético en cinco especies de *Echeveria*: *E. agavoides*, *E. elegans*, *E. runyonii*, *E. secunda* y *E. "Perle von Nürnberg"*. Los resultados mostraron que existen diferencias en las cinco especies estudiadas, obteniéndose bajo porcentaje de viabilidad en *E. runyonii* (59%) y *E. "Perle von Nürnberg"* (59.27%), posiblemente debido a su procedencia. *E. runyonii* 'topsy turvy' proviene de una mutación con rayos gama de *Echeveria* Chalk Rose "Lucita" y *E. "Perle von Nürnberg"*, un híbrido interespecífico de *E. gibbiflora* var. "metalica" x *E. potosina* creado en Alemania. Según el autor, los granos de polen de los mutantes e híbridos interespecíficos son altamente estériles.

También es necesario conocer el momento en que el estigma se encuentra receptivo para llevar a cabo la polinización, en caso contrario, el polen no puede adherirse y no puede germinar. La receptividad estigmática puede determinarse mediante la evaluación de la presencia de enzimas peroxidadas, depositando en el estigma gotas de peróxido de hidrógeno (Kearns e Inouye, 1993). Según Rodríguez-Rojas *et al.* (2015), la receptividad estigmática en cinco especies de *Echeveria* mostró diferencias en los horarios, siendo el de mayor porcentaje de estigmas receptivos el de 12:00 a 14:00 horas, por tanto, las polinizaciones que se realicen en este, tienen mayor probabilidad de generar frutos y semillas.

Otro de los aspectos de gran importancia que se requiere conocer es el modo de reproducción de la especie; es decir, si es alógama o autónoma. En el caso de la familia Crassulaceae, es común la alogamia, en cambio se registró autogamia facultativa (Charlesworth y Charlesworth, 1987; Cruden, 1976). Carque *et al.* (1996) observaron que las crasuláceas presentan polinización anemófila, hidrófila (produciendo autopolinización) y entomófila (produciendo polinización cruzada).

En *Echeveria*, la posibilidad de realizar autopolinización y obtener semilla viable es baja, al parecer, ya que en un estudio realizado por Rodríguez-Rojas *et al.* (2015) se autopolinizaron cinco especies pero no produjeron semillas viables; no obstante, se requiere de más estudios para determinar si hay cierto grado de autopolinización y obtener semilla viable en otras especies de *Echeveria*.

Diversidad genética

Debido al alto valor ornamental que poseen las echeverias, existe gran número de colecciones de germoplasma con cultivares de alto valor agronómico, pero en la mayoría de los casos se desconoce su grado de diversidad y la relación existente entre materiales que podrían ser usados como progenitores en los programas de mejoramiento. Conocer el grado de diversidad genética de un banco de germoplasma es trascendental para el

mejoramiento genético, puesto que describe la variación en los caracteres, presenta un perfil de cada especie y accesión, y es una herramienta para planificar los bloques de cruzamiento con los parentales más adecuados y compatibles (Zúñiga y Carrodegua, 2020; Andrade-Rodríguez *et al.*, 2019).

Una de las formas para analizar la diversidad genética en una especie es mediante caracteres morfológicos. En la familia Crassulaceae se recomienda el uso de los marcadores morfológicos citados en el cuadro 2; sin embargo, es aconsejable la inclusión de herramientas como marcadores moleculares, debido a que las características morfológicas varían de acuerdo al ambiente (Carrodegua y Zúñiga, 2020). En el estudio de Vázquez-Cotero *et al.* (2017) utilizaron marcadores moleculares del tipo ETS-ITS y se demostró que *E. heterosepala*, una especie rara con características morfológicas de *Pachyphytum*, no está relacionada cercanamente con este género.

Cuadro 2

Caracteres morfológicos cuantitativos y cualitativos utilizados en estudios de diversidad genética en la familia Crassulaceae

Característica morfológica	Cuantitativas	Cualitativas
Planta	Altura y diámetro	Forma de roseta o rama
Tallo	Número de hojas	Filotaxis
Hojas	Largo, ancho y espesor en la base y parte media	Forma del ápice, pecíolo o pseudopeciolo, color
Inflorescencia	Número por planta, longitud, número de flores por inflorescencia, longitud del pedúnculo, diámetro del pedúnculo	Origen: basal, medio, apical ramificaciones: primario, secundario tipo de inflorescencia
Brácteas	Número de brácteas, largo, ancho, espesor de base y parte media	Filotaxis, forma de la bráctea, forma del ápice y forma de la base
Flores	Longitud y diámetro basal de la flor, longitud del pedicelo, número de pétalos, sépalos, estambres y carpelos, diámetro de la corola	Forma de cáliz, libre o combinado, forma y color de la corola, época de floración, fecha

Fuente: Andrade-Rodríguez *et al.* (2019).

Los marcadores moleculares son herramientas utilizadas para los estudios de diversidad genética (Bered *et al.*, 2005; Yasmin *et al.*, 2006), debidos a su alta especificidad y facilidad de uso, y permiten determinar umbrales de similitud entre especies a través del análisis de agrupamiento (Singh, 2010), además de la formación de agrupaciones o clados que pueden resultar diferentes a los formados mediante análisis morfológicos y anatómicos (García, 2003).

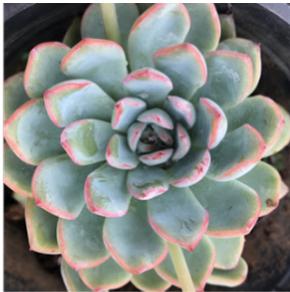
En la familia Crassulaceae, la mayoría de los estudios taxonómicos y filogenéticos se basaron en el uso de marcadores morfológicos, tal es el caso de los estudios realizados por Eggli (2003) y Acevedo-Rosas *et al.* (2004). Asimismo, existen pocos estudios con el uso de marcadores moleculares, uno de ellos fue realizado por Van Ham *et al.* (1994), quienes usaron iniciadores universales para hacer amplificación de DNA mediante PCR de tres regiones no codificantes del DNA del cloroplasto, con el propósito de estudiar la variación en la longitud de la secuencia de DNA en las crasuláceas y especies relacionadas. También Van Ham y t' Hart (1997) analizaron una zona de restricción del DNA del cloroplasto de 44 especies de seis subfamilias de Crassulaceae utilizando 12 endonucleasas de restricción con la finalidad de establecer las relaciones filogenéticas entre ellas.

Figura 4

Diversidad fenotípica en diferentes cultivares de *Echeveria*



E. runyonii 'topsy turvy'



Echeveria sp.



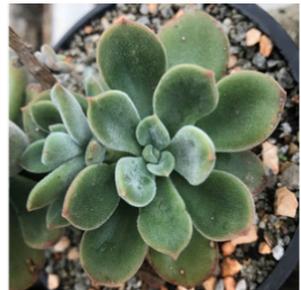
E. gibbiflora



E. pallida



E. "pollux"



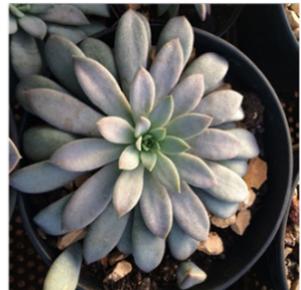
E. pulvinata



E. secunda var. *byrnesii*



E. "Perle von Nürnberg"



E. carnicolor

Andrade-Rodríguez *et al.* (2019) realizaron una caracterización morfológica y molecular mediante Amplificación Aleatoria de DNA Polimórfico (RAPD, por sus siglas en inglés) de doce especies de la familia Crassulaceae, entre las que se encontraban siete plantas del género *Echeveria*. Como resultado, los caracteres cuantitativos separaron a las doce especies en cinco grupos según el análisis de conglomerados, mientras que se obtuvieron seis grupos con el análisis RAPD. Las especies con mayor similitud genética fueron: *E. runyonii* y *E. derenbergii*, aunque debe tenerse en cuenta que el muestreo fue bajo en cuanto al número de especies, por lo que podría estar sesgada esta relación.

Mejoramiento genético convencional

Las características morfológicas son comúnmente utilizadas para estudiar la diversidad genética, identificar plantas cultivadas y conservar los recursos genéticos (Yasmin *et al.*, 2006); sin embargo, cada vez es más importante acompañarlas con técnicas de caracterización molecular que midan la variabilidad genética a nivel de DNA (Watson y Eyzaguirre, 2002). Este tipo de estudios permiten determinar cuáles especies se pueden cruzar fácilmente y cuáles tienen una distancia genética considerable que les impide la obtención de semilla. Andrade-Rodríguez *et al.* (2019) realizaron un estudio donde utilizaron marcadores morfológicos y moleculares para evaluar la diversidad y relaciones genéticas de 12 especies de *Echeveria* y *Sedum*, en el cual determinaron que las especies con mayor similitud genética fueron *E. runyonii* y *E. derenbergii*.

Para tener una mejor comprensión de las relaciones filogenéticas en un grupo de organismos, lo más adecuado sería incluir a todas o al menos a la mayoría de los integrantes de ese grupo, para posteriormente analizar la posibilidad de cruzamiento para hibridación interespecífica. Además del uso de marcadores es recomendable acompañar el perfil de accesiones con un estudio de cariotipado para poder tener alta probabilidad de compatibilidad cuando se realizan cruces.

En *Echeveria* se lograron cruces interespecíficos e intergenéricos (figura 5), tal es el caso de los híbridos intergenéricos *Graptoveria opalina* (*Graptopetalum amethystinum* x *Echeveria colorata*), *Echeveria* “Fred ives” (*Graptopetalum paraguayense* x *Echeveria gibbiflora*), *Sedeveria* “Blue Elf” (*Sedum* x *Echeveria*) y *Graptosedum* “California Sunset” (*Graptopetalum* x *Sedum*); pero también se registraron los híbridos interespecíficos: *Echeveria* “Perle von Nürnberg” (*E. gibbiflora* var. “metallica” x *E. elegans*), *Echeveria* “Morning Beauty”, *Echeveria* “Lola” (*E. lilacina* x *E. derenbergii*) y *Echeveria* “Black Prince” (*E. affinis* x *E. shaviana*) (Alman Plants, 2017; Succulent Scientific, 2018; Uhl, 1982; 1989).

Híbridos como *E. sayulensis* fueron descritos pero no se encuentran en poblaciones naturales, por tanto, lo más probable es que fueron creados de forma intencional por un coleccionista privado. Los híbridos fértiles encontrados son de dos tipos, unos provienen de parentales que son similares y obviamente relacionadas en cuanto a número cromosómico y ploidía, por ejemplo, *E. setosa*, *E. ciliata*, *E. racemosa*, *E. carnicolor* y *E. diffractens*. El segundo tipo de híbridos son aquellos provenientes de parentales poliploides, tal es el

caso de *E. sayulensis*, el cual es un alotetraploide de un probable cruce entre *E. secunda* y *E. gibbiflora* (Uhl, 1982).

Figura 5

Ejemplares híbridos de *Graptoveria* (*Graptopetalum* x *Echeveria*)



Uhl (1989) también reporta híbridos en los que se obtuvo semilla y se realizaron incluso retrocruces, tal es el caso de los híbridos realizados entre *E. secunda* x *E. gibbiflora*. El mismo autor logró híbridos entre *E. secunda* x *E. gigantea*, obteniendo incluso una F2 proveniente de autopolinización; así mismo, reporta híbridos triploides entre *E. sayulensis* x *E. acutifolia*, siendo la primera especie tetraploide y la segunda diploide. Otros híbridos de importancia son *Echeveria* x *imbricata*, proveniente del cruce entre *E. glauca* (= *E. secunda*) x *E. gibbiflora* cultivar “metallica”; así como *E. stolonifera*, con un origen probable del cruce entre *E. glauca* (= *E. secunda*) x *E. grandifolia* (Walther, 1972).

En la figura 3 (B) se realizó una polinización interespecífica entre *E. pulvinata* (serie *Echeveria*) x *E. gibbiflorae* (serie *Gibbiflorae*), las cuales, según estudio por De la Cruz-López *et al.* (2019), utilizaron códigos de barras de ADN pertenecientes a los clados III y IV, es posible que puedan hibridarse.

La posibilidad de obtener líneas puras por autopolinización en *Echeveria* se debe investigar más a fondo y realizar estudios de biología reproductiva en un mayor número de especies. A pesar de que Uhl (1989), reportó la obtención de semilla F2 por autopolinización, no existen estudios recientes que afirmen la posibilidad de autopolinización. La intención de investigar más en esta línea radica en el hecho de que resolver esta interrogante tiene un alto valor para el mejorador genético para la obtención de variedades bien establecidas.

Técnicas biotecnológicas para el mejoramiento genético en *Crassulaceae*

1. Alteración en la ploidía: además del fitomejoramiento convencional, el cual es posible en este género, algunas técnicas biotecnológicas pueden ser incorporadas en un esquema de mejoramiento, tal es el caso del uso de la colchicina para la obtención de variabilidad en mutantes. La colchicina es un alcaloide derivado de *Colchicum autumnale*, el cual impide que se forme el uso mitótico en la metafase de la mitosis y, por tanto, las cromátidas no se dividen, es decir, no viajan a los

polos opuestos y en consecuencia no hay división del número cromosómico y se crean poliploides. Para el uso de colchicina es importante tener en cuenta la concentración y tiempo de exposición (Oladosu *et al.*, 2016; Mba, 2013). Cabahug *et al.* (2020) obtuvieron una M-1 proveniente de mutantes en tres especies de *Echeveria*, siendo plantas más compactas con variantes en color y con diferentes formas en el ápice de las hojas. Estos fenotipos se deben a un cambio de ploidía, que fue confirmado por la observación de estomas y citometría de flujo.

Otra de las contribuciones de la alteración de la ploidía, además de generar variabilidad genética, es la posibilidad de proteger una variedad debido a que las triploides generalmente no presentan semillas (Sattler *et al.*, 2016).

2. Cultivo *in vitro*, aplicaciones en mejoramiento: el cultivo *in vitro* de tejidos se puede definir como el cultivo de células, tejidos y órganos bajo condiciones físicas y químicas bien definidas, manteniendo la asepsia. Con la ayuda de esta tecnología se exploran las condiciones que promueven la división celular y la reprogramación genética en condiciones *in vitro*, por efecto de los reguladores de crecimiento vegetal (RCV) (Loyola y Vázquez 2006). Se aplica en la producción masiva de plantas comestibles, medicinales y ornamentales, las cuales presentan un interés económico o biológico. Es una excelente alternativa tecnológica para conseguir una propagación clonal rápida en plantas cuyos cultivos presentan bajos rendimientos, y para el rescate de especies vegetales en peligro de extinción.

En el cultivo *in vitro*, el éxito de la propagación de una especie vegetal depende de la posibilidad de expresar totalmente su potencialidad celular; es decir, que algunas de sus células recuperen su condición meristemática, concepto conocido como totipotencia celular. Dicho concepto afirma que las células vegetales tienen la información necesaria como unidad fundamental para regenerar un organismo completo.

Para el caso del mejoramiento vegetal, el cultivo *in vitro* es fundamental para recuperar plantas transformadas genéticamente por *Agrobacterium* sp., para rescate de embriones, fertilización *in vitro* o inducción de mutaciones por métodos químicos o de radiación.

Algunos estudios de crecimiento *in vitro* de *Echeveria* fueron publicados, tal es el caso de Salgado (2015), quien realizó un experimento factorial con dosis y hormonas en *E. calycosa*, en el cual se determinó que una relación de 4:2 mg/l de ANA:Kinetina produce la mejor respuesta con 50 brotes por explante a los 180 días en la fase de propagación. También demostró que, en la fase de enraizamiento, el mejor tratamiento es el uso del medio MS, sacarosa 30 g/l y 0.1 mg/l. Otros estudios en los que se obtuvieron brotes, pero en menor cantidad que en el de Salgado (2015), son los realizados por Solís *et al.* (2013) en el que lograron 4.2 brotes por explante en la fase de establecimiento usando 6.6 μ M de 6-BAP + 1.35 μ M de α -NAA. Verastegui (2009) también obtuvo brotes con 6 mg/l de Kinetina + 4 mg/l de ANA. Asimismo se conoce que adicionar

picloram induce rizogénesis a una dosis de 15-20 ppm (Raju y Grover, 1976) y utilizar las hojas basales da un mejor resultado para la organogénesis (Cabahug *et al.*, 2018). Finalmente se registró en *E. retusa* germinación de granos de polen en soluciones al 15% de azúcar de caña y crecimiento del tubo polínico. Lo anterior es importante para el cultivo de anteras, en caso de que se decida generar plantas haploides u homocigosis (Rayner, 1902).

3. Transformación genética por *Agrobacterium*: en crasuláceas se producen diferentes respuestas a nivel morfológico, fisiológico y bioquímico que le permite a las especies adaptarse o tolerar mejor el estrés por déficit hídrico en comparación con otras familias. Estas respuestas incluyen modificaciones en el crecimiento, el desarrollo, la fisiología, el cierre de estomas y cambios en la expresión de genes, incluyendo los que codifican proteínas protectoras, enzimas clave en la vía de síntesis de osmolitos, enzimas antioxidantes y factores de transcripción que regulan la expresión de genes inducidos por el estrés (Andrade *et al.*, 2007).

El malondialdehído (MDA) es un indicador de estrés ampliamente utilizado para la detección de plantas tolerantes al déficit hídrico (Morales y Munné-Bosch, 2019). Este compuesto es el producto final de la peroxidación lipídica, proceso que se refiere al ataque de los radicales libres originados por el estrés, a los lípidos de las membranas celulares. Aumentos de las concentraciones de MDA se asocian con un mayor daño celular por estrés oxidativo, por el contrario, los bajos niveles se vinculan con un menor daño y por consiguiente una mayor tolerancia a la condición estresante (Wituszynska y Karpinski, 2013). En el caso de la familia Crassulaceae, se realizaron estudios referentes en el género *Sedum*; por ejemplo, Koźmińska *et al.* (2019) determinaron que aumentos de las concentraciones de MDA se asocian con un mayor daño celular por estrés oxidativo, por consiguiente, bajos niveles de este compuesto pueden ser utilizados como marcador bioquímico para la resistencia antes el estrés hídrico.

La concentración de MDA en plantas bajo estrés oxidativo está relacionada con la actividad enzimática de: superóxido dismutasa (SOD), catalasa (CAT), ascorbato peroxidasa (APX) y guayacol peroxidasa (GPX) (Inal *et al.*, 2001). En *Rhodiola crenulata*, a través del análisis de una base de datos del transcriptoma, se identificó un gen que codifica para una proteína muy similar a la enzima guayacol peroxidasa en *Arabidopsis*. Dicho gen se denominó RcGPX5, posteriormente se aisló de *Rhodiola crenulata* y se expresó mediante transformación genética en *Salvia miltiorrhiza* (Zhang *et al.*, 2019). Las plantas transgénicas mostraron mayor tolerancia al estrés oxidativo causado por la aplicación de H₂O₂ y la sequía, y presentaron una producción reducida de malondialdehído (MDA) en comparación con las plantas no transformadas (Zhang *et al.*, 2019). Bajo este mismo concepto, sería interesante buscar la presencia del gen vinculado a la producción de GPX en crasuláceas, estudiar la secuencia y el nivel de expresión

- y analizar la posibilidad de expresarlo en plantas de familias cercanas que no muestren resistencia al estrés por déficit hídrico.
4. Obtención de mutantes por radiación gamma: uno de los principales métodos para generar variabilidad genética, además de los cruzamientos convencionales, consiste en la exposición de los explantes a químicos como la colchicina y el etilmetasulfato o radiación gamma (Singh, 2014). Las técnicas de irradiación pueden provocar cambios en el fenotipo de las plantas tales como el tamaño, crecimiento y color de las flores, además de los patrones de coloración de las hojas, los cuales son de especial interés en el género *Echeveria*. Mayta (2016) encontró que aplicando diferentes dosis de rayos gamma en *Chenopodium pallidicaule* obtenía, además de alteración en caracteres morfológicos, una marcada inducción de crestación o fasciación, lo cual puede ser de alto valor económico en *Echeveria*.
 5. Códigos de barras del ADN: esta técnica conocida también como DNA barcoding, proporciona una identificación rápida de especies sin la ayuda de marcadores morfológicos; sin embargo, no es tan efectivo para la identificación de plantas como en animales, en los cuales se necesita una región de ADN. Por lo anterior, en plantas se utilizan varios loci para la identificación de ADN del cloroplasto (*rpoB*, *rpoCl*, *rbcL*, *matK* y 23S rDNA), el espaciador intergenérico (*psbA-trnH*) y el espaciador intragenérico (ITS) de genes nucleares (Techaprasan *et al.*, 2006; Fazekas *et al.*, 2008). Podría ser utilizada para confirmar si las especies que se descubren y se describen continuamente mediante marcadores moleculares son realmente nuevas especies (De la Cruz-López *et al.*, 2019).
 6. Hibridación fluorescente *in situ* (FISH, por sus siglas en inglés) para la caracterización cromosómica y clarificación del origen genético de especies e híbridos: esta herramienta, a diferencia de las técnicas citogenéticas convencionales, se basa en reacciones moleculares específicas entre el ADN cromosómico y otra secuencia cualquiera denominada *sonda*. El principio consiste en la hibridación de sondas de ADN previamente marcadas con un fluorocromo específico directamente sobre el ADN cromosómico, aprovechando la homología existente entre éstas. Para la detección de tales sondas, los preparados cromosómicos se exponen a la luz ultravioleta, la cual provoca la excitación de los electrones de la molécula fluorescente y, por tanto, ocurre una emisión de rayos, cuya longitud de onda varía según el tipo de fluorocromo empleado (Jiang y Gill, 1994; Lichter, 1997). La adaptación de protocolos de FISH en un número cada vez mayor de especies vegetales ha abierto nuevas posibilidades para el estudio de los genomas vegetales; por ejemplo, la identificación de cromosomas específicos, estudio del origen y la estructura de los genomas híbridos, comparación de regiones genómicas homologas, estudios del comportamiento cromosómico, localización de secuencias específicas de ADN como transposones y otros fragmentos cromosómicos (Herrera, 2007). En las especies del género *Echeveria* sería útil para estudiar las implicaciones

de la diferencia en la ploidía en el género y para realizar una caracterización cromosómica de las nuevas especies descritas. Una de las modificaciones de FISH se denomina hibridación genómica *in situ* (GISH, por *genomic in situ hybridization*), la cual permite colorear diferencialmente los cromosomas de distintos ancestros (en el caso de una especie) o de genomas parentales (en el caso de un híbrido). Gracias a esta técnica es posible conocer el origen del genoma de algunas especies de interés, como el banano (D'Hont *et al.*, 2000), el café (Lashermes *et al.*, 1999), el maíz (Gonzales *et al.*, 2004), o la planta modelo, *Arabidopsis* (Ali *et al.*, 2004). Según lo explicado anteriormente, esta técnica podría aplicarse para clarificar el origen de muchos híbridos intragenéricos en la familia Crassulaceae, que continuamente salen al mercado, pero se desconoce su origen. Otra de las variantes de la técnica se denomina Hibridación Genómica Comparativa (CGH, por *comparative genome hybridization*), en la cual se utiliza el ADN genómico de una especie patrón (por ejemplo, *Arabidopsis*) que se usa como sonda para hibridarlo sobre los cromosomas de otra especie, lo cual permite analizar el cariotipo de una especie dada con un enfoque molecular, sin necesidad de utilizar secuencias específicas que son difíciles de obtener. Esta hibridación cruzada genera una serie de bandas sobre los cromosomas de la especie estudiada, las cuales corresponden a regiones genómicas conservadas (por lo general, secuencias repetitivas) entre las dos especies (Cabrera *et al.*, 2002).

Fasciación: Una condición inexplorada con potencial ornamental

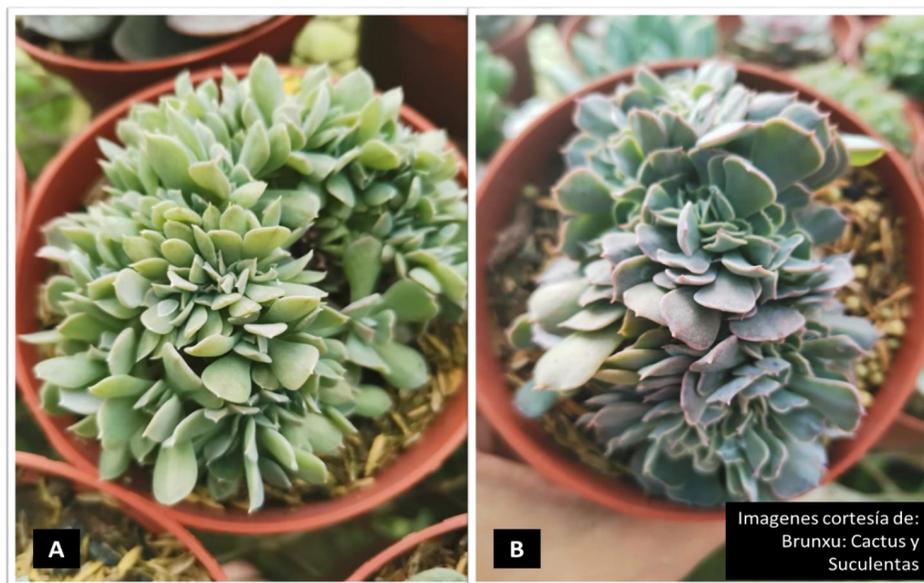
La presencia de hojas múltiples en forma fasciolada es una condición no frecuente en el género *Echeveria*, algunas que lo presentan son *E. agavoides*, *E. coccinea* y *E. setosa* (LLIFLE, 2020), además es de gran valor ornamental por su vistosidad. Las crestaciones, más conocidas como fasciación son una alteración del crecimiento vegetal, en la cual el meristemo apical se expande anormalmente y el desarrollo de los nuevos tallos comienza a ensancharse y aplanarse, dando como resultado un crecimiento perpendicular de la planta en forma de abanico o cresta, como se observa en la figura 6. En la forma crestada, el punto de crecimiento comienza en un solo ápice lateral y en una larga línea hay muchos puntos de crecimiento dispuestos en forma simétrica formando patrones (Suculentas y Cactus, 2020). Las plantas con forma fasciolada incluyen el término forma cristata o f. cristata, después del nombre de la especie. Habitualmente las formas crestadas o fascioladas pueden ser reproducidas fácilmente de forma asexual.

Algunas de las explicaciones posibles (citadas por Ferraroto, 2012) sobre la fasciación son encontradas en *Phaseolus vulgaris*: balance hormonal, mutaciones en células meristemáticas, infecciones por microorganismos, ataque de insectos o ácaros, daños químicos posiblemente por herbicidas o mecánicos. Biggeli (1990) se refiere a la fasciación como alteraciones genéticas que dependen de alguna condición ambiental. Mayta (2016) encontró que aplicando diferentes dosis de rayos gamma en *Chenopodium pallidicaule* se indujo marcadamente la fasciación. Otra especie vegetal donde algunas veces se encuentra fasciación es *Ananas comosus*, en este caso se le atribuye a la presencia

de ácaros y al daño por alta radiación solar. Esto último concuerda con lo detectado por Mayta (2016), quien menciona que los rayos gamma inducen fasciación, así como la alta intensidad lumínica mencionada por LLIFLE (2020).

Figura 6

(A) *E. runyonii* f. *crestata* (B) *Echeveria* “Swan Lake” f. *crestata* (*E. shaviana* x *E. runyonii*)



Conclusiones

En *Echeveria* sería de gran importancia la realización de estudios moleculares que apoyen la información actual sobre taxonomía del género.

Se realizó una contribución descripción de la morfología floral de un cultivar del género *Echeveria* puesto que es necesario conocer este aspecto para realizar cruces en un programa de mejora.

Se abordaron aspectos de la biología reproductiva del género como polinización, modo de reproducción, receptividad estigmática y viabilidad de polen.

Para análisis de diversidad genética en *Echeveria* se recomienda el uso de los marcadores morfológicos combinados con técnicas moleculares.

La posibilidad de hibridación es alta y también se debe clarificar si la autopolinización es admitida en el género.

Se describieron diferentes técnicas biotecnológicas para ser utilizadas en el mejoramiento genético de *Echeveria*, tales como cultivo *in vitro*, transformación genética, marcadores moleculares, citogenética molecular, mutagénesis y códigos de barras de ADN.

Agradecimientos

A la empresa privada Brunxu: Cactus y Suculentas de Costa Rica por donar una imagen ilustrativa y al Técnico en Agronomía Maiko González Heredia de la provincia de Mayabeque (Cuba) por facilitar el material para las fotografías.

Literatura citada

- Acevedo-Rosas, R.; Cameron, K.; Sosa, V. y Pell, S. (2004). A molecular phylogenetic study of *Graptopetalum* (Crassulaceae) based on ETS, ITS, RPL16, and TRNL-F nucleotide sequences. *American Journal of Botany*. 91: 1099-1104. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.7.1099>
- Ali, H.B.M.; Lysak, M.A. y Schubert, I. (2004). Genomic *in situ* hybridization in plants with small genomes is feasible and elucidates the chromosomal parentage in interspecific *Arabidopsis* hybrids. *Genome*. 47: 954-960.
- Altman Plants. (2017). *Intergeneric hybrids: all crossed up and completely beautiful*. <https://altmanplants.com/intergeneric-hybrid-succulents>. (Consultado 15 enero 2021).
- Andrade, J.L.; De la Barrera, E.; Reyes, C.; Ricalde, M.; Vargas-Soto, G. y Cervera, J. (2007). El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 81: 37-50.
- Andrade-Rodríguez, M.; Rodríguez-Rojas, T. J.; Castillo-Gutiérrez, A.; Villegas-Torres, O. G. y Guillén-Sánchez, D. (2019). Analysis of morphological characters and RAPD fragments of twelve species of the Crassulaceae Family. *Revista Bio Ciencias*. 6: e537. <https://doi.org/10.15741/revbio.06.e537>
- Baldwin, D.L. (2013) *Succulents simplified: growing, designing and crafting with 100 easy care varieties*. Timber Press Inc. Portland, London, UK.
- Bered, F.; Terra, T. F.; Spellmeier, M. y Neto, J. F. B. (2005). Genetic variation among and within sweet corn populations detected by RAPD and SSR markers. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*. 5: 418-425.
- Bigelli, P. (1990). Occurrence and causes of fasciation. *Cecidology*. 5: 57-62.
- Borys, M.W.; Leszczyńska-Borys, H. y Galván, J. L. (2005). *Echeveria gibbiflora* D. C. a new ornamental plant from México. I. vase life. *Acta Horticulturae*. 683: 271-277.
- Cabahug, R.; Nam, S. Y.; Lim, K.B.; Jeon, J.K. y Hwang, Y. J. (2018). Propagation techniques for ornamental succulents. *Flower Res Journ*. 26: 90-101. <https://doi.org/10.11623/frj.2018.26.3.0210>
- Cabahug, R.A.M.; Khan, H.T.T.M.; Ki-Byung, L. y Yoon-Hung, H. (2020). Phenotype and Ploidy Analysis of the Colchicine induced M1 Generation of *Echeveria* Species. *Horticultural Science and Technology*. 38(4): 522-537. <https://doi.org/10.7235/HORT.20200049>
- Cabrera, A.; Martin, A. y Barro, F. (2002). In-situ comparative mapping (ISCM) of Glu-1 loci in *Triticum* and *Hordeum*. *Chrom. Res*. 10: 49-54.
- Carque, A.E.; Arco, A.M.; León, A.M.C. y Wilpret, T.W. (1996). Estudio seminal germinativo y de plántulas de la flora vascular endémica canaria. I. Crassulaceae (1a parte). *Vieraea*. 25: 7-30.
- Carrillo-Reyes, P.; Sosa V. y Mort, M.E. (2009). Molecular phylogeny of the Acre clade (Crassulaceae): dealing with the lack of definitions for *Echeveria* and *Sedum*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 53: 267-276. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.05.022>.
- Carrillo-Reyes, P.; Sosa, V. y Mort, M. (2008). *Thompsonella* and the “*Echeveria* group” (Crassulaceae): phylogenetic relationships based on molecular and morphological characters. *Mol. Phylogen. and Evol*. 57(3): 863-874.
- Carrodegua, A. y Zúñiga, A. (2020). Bases para la mejora genética en *Gerbera hybrida*. *Repertorio Científico*, 23(2): 51-62.
- Cesaro, A.C.; Barrett, S.C.H.; Maurice, S.; Vaissiere, B.E. y Thompson, J.D. (2004). An experimental evaluation of self-interference in *Narcissus assoanus*: Functional and evolutionary implications. *Journal of Evolutionary Biology*. 17: 1367-1376.

- Charlesworth, D. y Charlesworth, B. (1987). Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Ann. Rev. Ecol. Systematics*. 18: 237-268.
- Cruden, R.W. (1976). Pollen-ovule ration: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*. 31: 32-46.
- D'Hont, A.; Paget-Goy, A.; Escoute, J. y Carreel, F. (2000). The interspecific genome structure of cultivated banana, *Musa* spp. revealed by genomic DNA in situ hybridization. *Theor. Appl. Genet.* 100: 177-183.
- De Candolle, A. P. (1828). Mémoire sur la famille des Crassulacées. Treutel & Würtz. Paris, France. Pp. 128.
- De la Cruz-López, L.E., Vergara-Silva, F.; Reyes, J., Espino, G.; Carrillo-Reyes, P. y Kuzminas, M. (2019). Phylogenetic relationships of *Echeveria* (Crassulaceae) and related genera from Mexico, based on three DNA barcoding loci. *Phytotaxa*. 422(1): 33-57.
- Desert Succulents. (2019). Best Succulent Fertilizer for Cactus and Succulents. <https://desertsucculents.com/best-succulent-fertilizer-cactus-succulents/> (Consultado 31 mayo 2021)
- Eggl, U. (2003). *Illustrated Handbook of succulent Plants: Crassulaceae*. Ed. Springer. Zürich Switzerland. 354 p.
- Erwin, J.; Gesick, E.; Altman, K. y O'Connell, R. (2015). *Plant Growth Regulator and Temperature Affect Echeveria and Andromischus Leaf Cutting Rooting and Axillary Shoot Formation*. Poster on 2015 in the Annual Conference of the American Society for Horticultural Science (ASHS). New Orleans, USA.
- Fazekas, A. J.; Burgess, K. S.; Kesanakurti, P. R.; Graham, S. W.; Newmaster, S. G.; Husband, B. C.; Percy, D. M.; Hajibabaei, M. y Barrett, S. C. (2008). Multiple multilocus DNA barcodes from the plastid genome discriminate plant species equally well. *PLoS ONE*. 3(7): e2802.
- Ferraro, M. (2012). Alteraciones morfológicas de la primera hoja trifoliada de *Phaseolus vulgaris* L. cv. "Tacarigua". *Pittieria*. 36: 77-86.
- Fukuda, Y.; Suzuki, K. y Murata, J. (2001). The function of each sepal in pollinator behavior and effective pollination in *Aconitum japonicum* var. *montanum*. *Plant Species Biology*. 16: 151-157.
- García, R. (2003). *Relaciones interespecíficas del género Pachyphytum (Crassulaceae), empleando marcadores genéticos AFLP*. Tesis de Grado. Universidad de Colima, Biotecnología. Tecomán, Colima, México.
- Garibaldi, A.; Bertetti, D.; Pensa, P.; Ortu, G. y Gullino, M.L. (2015). First Report of *Fusarium oxysporum* f. sp. *echeveriae* causing wilt on *Echeveria tolimanensis* in Italy. *Plant Disease*. 99(10): 1448. <https://doi.org/10.1094/PDIS-04-15-0379-PDN>.
- Gontcharova, S. B. y Gontcharov, A. A. (2007). Molecular phylogenetics of Crassulaceae. *Genes, Genomes and Genomics*. 1: 40-46.
- Gonzales, G.; Confalonieri, V.; Comas, C.; Naranjo, C. A. y Poggio, L. (2004). GISH Genomic in situ hybridization reveals cryptic genetic differences between maize and its putative wild progenitor *Zea mays* subsp. *parviglumis*. *Genome*. 47: 947-953.
- Group, C.P.W.; Hollingsworth, M.S.; Forrest, L.L.; Spouge, J.L.; Hajibabaei, M.; Ratnasingham, S y otros. (2009). "A DNA barcode for land plants". *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 106(31): 12794-12797.
- Guerra, A. (2011). *Evaluación del éxito clonal en una especie invasora: Kalanchoe delagoensis*. Tesis de Grado. Universidad Nacional Autónoma de México
- Guilhem, G.; Laugier, J. P.; Orange, F.; Godeau, R. P.; Guittard, F. y Darmanin, T. (2017). A travel in the *Echeveria* genus wettability's world. *Applied Surface Science*. 411: 291-302.
- Ham, R.H.J. (1995). *Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA variation*. In Hart, H. y U. Eggl (eds.) *Evolution and systematic of the Crassulaceae*. Backhuys Publishers. Leiden. Netherlands Pp. 16-29.
- Hanscom, Z y Ting, I. P. (1978). Response of succulents to plant water stress. *Plant Physiol*. 61: 327-330. <https://doi.org/10.1104/pp.61.3.32710>.
- Herrera, J.C. (2007). La citogenética molecular y su aplicación en el estudio de los genomas vegetales. *Agronomía Colombiana*. 25(1): 26-35.
- Group, C.P.W.; Hollingsworth, M.S.; Forrest, L.L.; Spouge, J.L.; Hajibabaei, M.; Ratnasingham, S.; van der Bank, M. et al. (2009). "A DNA barcode for land plants". *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 106(31): 12794-12797.

- Inal, M. E.; Kanbak, G. y Sunal, E. (2001). Antioxidant enzyme activities and malondialdehyde levels related to aging. *Clin Chim Acta*. 305(1-2):75-80. doi: [https://doi.org/10.1016/s0009-8981\(00\)00422-8](https://doi.org/10.1016/s0009-8981(00)00422-8)
- Jiang, J. y Gill, B.S. (1994). Nonisotopic in situ hybridization and plant genome mapping, the first 10 years. *Genome*. 37: 717-725.
- Jimeno-Sevilla, H. D.; Hernández-Ramírez, A. M.; Ornelas, J. F. y Martín-Rodríguez, S. (2014). Morphological and nectar traits in *Echeveria rosea* Lindley (Crassulaceae) linked to hummingbird pollination in Central Veracruz, Mexico. *Haseltonia*. 19: 17-25. <https://doi.org/10.2985/026.019.0104>.
- Kapitany, A. y Schultz, R. (2004). Succulents: propagation. Vic Schulz Publishing. Teesdale, Australia.
- Kearns, C.A. y Inouye, D.W. (1993). *Techniques for pollination biologist*. University Press of Colorado. Niwot, Colorado. 583 p.
- Kimnach, M. (2003). *Echeveria*. In: U. Eggli ed. *Illustrated Handbook of Succulent Plants, Crassulaceae*. Springer Verlag. Berlin, Germany. Pp. 103-128.
- Koźmińska, A.; Al Hassam, M.; Winsniewska, A.; Hanus-Fajerska, E.; Boscaiu, M. y Vicente, O. (2019). Responses of succulents to drought: Comparative analysis of four *Sedum* (Crassulaceae) species. *Scientia Horticulturae*. 243: 235-242. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.08.028>.
- Lashermes, P.; Combes, M. C.; Robert, J.; Trouslot, P.; D'Hont, A.; Anthony, F. y Charrier, A. (1999). Molecular characterization and origin of the *Coffea arabica* L. genome. *Mol. Gen. Genet*. 261: 259-266.
- Lichter, P. (1997). Multicolor FISHing, what's the catch? *Trends Genet*. 13: 475-478.
- LLIFLE (2020). *The Enciclopedia of living forms: Succulents*. http://www.llifle.com/Encyclopedia/SUC-CULENTS/Family/Crassulaceae/12359/Echeveria_setosa_f_cristata. (Consultado 20 enero 2021)
- López-Angulo, G.; Montes-Ávila, J.; Díaz-Camacho, S.; Vega-Aviña, R.; Ahumada-Santos, Y.; Delgado-Vargas, F. (2014). Chemical composition and antioxidant, α -glucosidase inhibitory and antibacterial activities of three *Echeveria* DC. species from Mexico. *Arabian Journal of Chemistry*, 12(8): 1964-1973. <https://doi.org/10.1016/j.arabjc.2014.11.050>.
- Loyola, V. M. y Vázquez F. F. (2006). *Plant cell culture*. Segunda Edición. Editorial Humana Press. Yucatán México. 394 p.
- Lüttge, U. (2004). Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism (CAM). *Annals of Botany*. 93(6): 629-652.
- Martínez-Ruiz, M. G.; Gómez-Velasco, A.; Juárez, Z. N.; Hernández, L. R. y Bach, H. (2013). Exploring the biological activities of *Echeveria leucotricha*. *Natural Product Research*. 27(12): 1123-1126. <https://doi.org/10.1080/14786419.2012.708662>
- Mayta, M.E. (2016). *Dosimetría de rayos gamma para la inducción de mutaciones en Cañihua (Chenopodium pallidicaule Aellen)*. Tesis de Posgrado. Universidad la Molina, Lima, Perú.
- Mba, C. (2013). Induced mutations unleash the potentials of plant genetic resources for food and agriculture. *Agronomy*. 3: 200-231. <https://doi.org/10.3390/agronomy301020010>
- Morales, M. y Munné-Bosch, S. (2019). Malondialdehyde: Facts and Artifacts. *Plant physiology*. 180(3): 1246-1250. <https://doi.org/10.1104/pp.19.00405>
- Mort, M.E.; Solits, D.E.; Solits, P.S.; Francisco-Ortega, J. y Santos-Guerra, A. (2001). Phylogenetic relationships and evolution of the Crassulaceae inferred from *matK* sequence data. *American Journal of Botany*. 88: 76-91.
- Nyffeler, R. (1992). A taxonomic revision of the genus *Monanthes* (Crassulaceae). *Bradleya*. 10: 49-82.
- Oladosu, Y.; Rafii, M. Y.; Abdullah, N.; Hussin, G.; Ramli, A.; Rahim, H. A.; Miah, G. y Usman, M. (2016). Principle and application of plant mutagenesis in crop improvement: a review. *Biotechnol Equip*. 30: 1-16. <https://doi.org/10.1080/13102818.2015.108733310>.
- Ortu, G.; Bertetti, D.; Gullino, M.L. y Garibaldi, A. (2015). *Fusarium oxysporum* f. sp. echeveriae, a novel forma specialis causing crown and stem rot of *Echeveria agavoides*. *Phytopathologia Mediterranea*. 54(1): 64-75.
- Otto, S.P. y Whitton, J. (2000). Polyploid incidence and evolution. *Annual Review of Genetics*. 34: 401-437. <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.34.1.401>
- Pellizzari, G. y Porcelli, F. (2013). First record of *Phenacoccus defectus* in Italy, with comments on *Phenacoccus solani* and *Phenacoccus solenopsis*. *Bulletin of Insectology*. 66(2): 209-211.

- Pilbeam, J. (2008). *The genus Echeveria*. British Cactus and Succulent Society. London, UK. 330 p.
- Raju, M.V.S. y Grover, R. (1976). Effect of Picloram on Organogenesis in Detached Leaves of *Echeveria elegans* Bgr. *Weed Science*. 24(2): 175-182.
- Rayner, M. C. (1902). The Pollen of *Echeveria retusa* Lindl. as Laboratory Material. *The New Phytologist*, 15(5-6): 136.
- Reyes, P. J.; Islas, M. A.; González, O.; Carrillo, O.; Vergara, F. R. y Pascal, C. (2011). Manual del perfil diagnóstico del género *Echeveria* en México. Universidad Autónoma Chapingo, México. Pp. 143.
- Reyes, R.; Sánchez-Vázquez, M. L.; Merchant, H.; Ortega, A. y Delgado, N. M. (2005). Calcium (Hydrogen-1-Malate) Hexahydrate on *Echeveria gibbiflora* leaves and its effect on sperm cells. *Archives of Andrology*. 51(6): 461-469. <https://doi.org/10.1080/014850190944474>
- Reyes-González, C.; Torres, J., Ramírez-Hernández, B.; Portillo, L.; Barrios, E. y Torres-Morán, M. I. (2018). Morphological Changes of Mexican Native Succulent Plants in a Vertical Greenery System Compared with Pot Conditions. *Hort Technology*, 28(3): 304-309.
- Reyes-Santiago, J.; Brachet-Ize, C.; González-Zorzano, O.; IslasLuna, A. y López-Chávez, L. (2015). Four New Taxa of the Genus *Echeveria* from the State of Oaxaca, Mexico. *Haseltonia*. 21: 80-91. <https://doi.org/10.2985/026.021.0112>
- Rodríguez-Rojas, T. J.; Andrade-Rodríguez, M.; Canul-Ku, J.; Castillo-Gutiérrez, A.; Martínez-Fernández, E. y Guillén-Sánchez, D. (2015). Viabilidad de polen, receptividad del estigma y tipo de polinización en cinco especies de *Echeveria* en condiciones de invernadero. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*. 6(1): 111-123.
- Salgado, M. (2015). *Regeneración in vitro de explantes de Echeveria calycosa Moran (Crassulaceae), vía organogénesis* (Tesis de Maestría). Posgrado en ciencias de la Floricultura. Centro de Investigación y Asistencia en Tecnología y Diseño del Estado de Jalisco (CIATEJ, A.C.). Jalisco, México.
- Sandoval-Zapotitla, E.; Martínez-Quezada, D. M.; Reyes-Santiago, J.; Islas-Luna, M. A.; Rosas, U. (2019). Leaf morpho-anatomical diversity in *Echeveria* aff. *gigantea* (Crassulaceae). *Bot. sci.* 97(2): 218-235.
- Sattler, M. C.; Carvalho, C. R. y Clarindo, W. R. (2016). The polyploidy and its key role in plant breeding. *Planta*, 243: 281-296 <https://doi.org/10.1007/s00425-015-2450-x>
- Shi, Q.Q.; Zhou, Y.N.; Shi, K.W.; Huang, K.W.; Song, W.W.; Li, M.M. y Liang, C. (2019). First Report of Erysiphe sp. Causing Powdery Mildew on *Echeveria sunyan* in China. *Plant Disease*. 104(2): 575. <https://doi.org/10.1094/PDIS-08-19-1731-PDN>.
- Shivanna, K. R. y Sawhney, V. K. (1997). Pollen biotechnology for crop production and improvement. *Euphytica*. 99: 143-144.
- Singh, B. (2014). Effect of gamma rays on vegetative and flower in parameters of gerbera (*Gerbera jamesonii* Bolus Ex Hooker F.) *HortFlora Research Spectrum*. 3(3): 267-270.
- Singh, G. (2010). *Plant Systematics*. Ed. Enfield, NH: Science Publishers Inc. New Hampshire, USA. 716 p.
- Solís, J. J.; Reyna, M.; de Fera, M.; Cardona M. A. y Rojas, D. (2013). *In vitro* Propagation of *Echeveria elegans*, a Species of the Flora Endangered Mexican. *J. Environ Sci Eng. B*. 2: 555-558.
- Suarez, S. N.; Sanahuja, G.; Lopez, P. y Palmaater, J. (2016). First Report of *Pythium myriotylum* Causing Basal Rot on *Echeveria* in the United States. *APS Publications*. 100(8). <https://doi.org/10.1094/PDIS-12-15-1412-PDN>.
- Succulent Scientific (2018). *Hybrids: Cross-Breeding*. <https://succulentscientific.blogspot.com/2018/07/hybrids-cross-breeding.html> (Consultado 10 enero 2021)
- Suculentas y Cactus. (2020). *¿Suculentas crestadas o cactus monstruoso?* <https://suculentasycactus.com/suculentas-crestadas-o-cactus-monstruoso/>. (Consultado 12 enero 2021)
- Taiz, L. y Zeiger, E. (2010). *Plant Physiology* (5th ed). Ed. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, UK. 778 p.
- Techaprasan, J.; Ngamriabsakul, C.; Klinbunga, S.; Chusacultanchai, S. y Jenjittikul, T. (2006). Genetic variation and species identification of Thai Boesenbergia, (Zingiberaceae) analyzed by chloroplast DNA polymorphism. *J. Biochem. Molec. Biol*. 39: 361-370.

- Thiede, J. y Eggli, U. (2007). *Crassulaceae*. In Kubitzki, K. (Ed.). *Families and Genera of Vascular Plants* pp. 83-118. https://doi.org/10.1007/978-3-540-32219-1_12.
- Uhl, C. (1982). The problem of ploidy in *Echeveria* (Crassulaceae) II. Tetraploidy in *E. secunda*. *Am. J. Botany*. 69: 1497-1511.
- Uhl, C. (1989) The hybrid origin of *Echeveria Xsayulensis*. *Cactus & Succulent Journal of America*. 61(6): 279-284.
- Uhl, C. (2007). Chromosomes and hybrids of ten *Echeveria* serie *Racimosae* especies in South America. *Haseltonia*. 13: 3-22. [https://doi.org/10.2985/1070-0048\(2007\)13\[3:CAHOEX\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2985/1070-0048(2007)13[3:CAHOEX]2.0.CO;2).
- Van Ham, R.C.H.J.; t' Hart, H.; Mes, T.H.M. y Sandbrink, J.M. (1994). Molecular evolution of noncoding regions of the chloroplast genome in the Crassulaceae and related species. *Current genetics*. 25: 558-566.
- Van Ham, R.C.H.J. y t' Hart, H. (1998). Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA restriction site variation. *American Journal of Botany*. 85: 123-134.
- Vázquez-Cotero, C.; Sosa, V. y Carrillo-Reyes, P. (2017). Phylogenetic position of *Echeveria heterosepala* (Crassulaceae): a rare species with diagnostic characters of *Pachyphytum*. *Botanical Sciences*. 95(3): 515-526. <https://doi.org/0.17129/botsci.1190>.
- Vázquez-García, J.; Jimeno, D.; Cuevas, R.; Cházaro-Basáñez, M.; Muñiz-Castro, M.A. (2013). *Echeveria yalmanatlanensis* (Crassulaceae): A new species from Cerro Grande, Sierra de Manantlán, western Mexico. *Brittonia*, 65: 1-7. <https://doi.org/10.1007/s12228-012-9274-9>.
- Verastegui, V.M. (2009). *Establecimiento de métodos de propagación vegetativa in vivo e in vitro de Echeveria laui* (Crassulaceae) (Tesis de licenciatura). UNAM. Edo. México, México.
- Walther, E. (1972) *Echeveria*. California Academy of Sciences. San Francisco, USA. 426 p.
- Watson, J. W. y Eyzaguirre, P. B. (2002). *Proceedings of the Second International Home Gardens Workshop: Contribution of home gardens to in situ conservation of plant genetic resources in farming systems*. Winzenhausen, federal Republic of Germany. International Plant Genetic Resources Institute. Rome. https://www.biodiversityinternational.org/fileadmin/_migrated/uploads/tx_news/Home_gardens_and_in_situ_conservation_of_plant_genetic_resources_in_farming_systems_753.pdf. (Consultado 20 de enero de 2021)
- Welbourn, W.C.; Beard, J.J.; Bauchan, G.R. y Ochoa, R. (2017). Description of a new species of *Tenuipalpus* (Acari: Trombidiformes) from succulent plants in Florida, USA, and a redescription of *T-crassulus* Baker and Tuttle. *Int. Journ. Acarology*. 43(2): 112-136.
- Wituszynska, W. y Karpinski, S. (2013). *Programmed cell death as a response to high light, UV and drought stress in plants*. In Vahdati, K. y Leslie, C. (Eds). *Abiotic Stress - Plant Responses and Applications in Agriculture*. In Tech Publisher. Rijeka, Croatia. Pp. 207-246.
- Yao, J.; Huang, P.; Chen, H.; Hou, X. y Yu, D. (2020). Anthracnose pathogen of the succulent plant *Echeveria* 'Perle von Nürnberg'. *Australasian Plant Pathology*. 49: 209-212. <https://doi.org/10.1007/s13313-020-00693-w>
- Yasmin, S.; Islam, M. S.; Kondoker, M.; Nasiruddin, M. y Alam, S. (2006). Molecular characterization of potato germplasm by Random Amplified Polymorphic DNA markers. *Biotechnology*. 5(1): 27-31. <http://docsdrive.com/pdfs/ansinet/biotech/2006/27-31.pdf>
- Zhang, L.; Wu, M.; Teng, Y.; Jia, S.; Yu, D.; Wei, T.; Chen, C. y Song, W. (2019). Overexpression of the Glutathione Peroxidase 5 (RcGPX5) Gene from *Rhodiola crenulata* Increases Drought Tolerance in *Salvia miltiorrhiza*. *Front. Plant Sci*. 9: 1950. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01950>.
- Zúñiga, A. y Carrodeguas, A. (2020). Factores importantes como base para el mejoramiento genético en el cultivo de la piña (*Ananas comosus* var. *comosus*). *Repertorio Científico*. 23(2): 37-50.

Recepción: 22 de febrero 2021

Arbitraje: 11 de mayo 2021

Dictamen: 25 de mayo 2021

Aceptado: 29 de julio 2021