



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

**CONVERGENCIA EN GRUPOS VEGETALES DE ZONAS ÁRIDAS**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**LEONARDO OSVALDO ALVARADO CÁRDENAS**

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: MARK EARL OLSON ZUNICA  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM.

COMITÉ TUTOR: LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM.

COMITÉ TUTOR: ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM.

**MÉXICO, D.F. SEPTIEMBRE, 2013.**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**Dr. Isidro Ávila Martínez**  
Director General de Administración Escolar, UNAM

*Presente*

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 6 de mayo de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **ALVARADO CÁRDENAS LEONARDO OSVALDO** con número de cuenta **93021744** con la tesis titulada: "Convergencia en grupos vegetales de zonas áridas", realizada bajo la dirección del **DR. MARK EARL OLSON**:

Presidente:	DR. CÉSAR AUGUSTO DOMÍNGUEZ PÉREZ TEJADA
Vocal:	DR. HÉCTOR MANUEL HERNÁNDEZ MACÍAS
Secretario:	DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS
Suplente:	DR. VÍCTOR MANUEL GUILLERMO SÁNCHEZ CORDERO DÁVILA
Suplente	DR. JOSÉ ALBERTO BÚRQUEZ MONTIJO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 20 de agosto de 2013.

**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).



# AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas por permitirme desarrollar mi proyecto de doctorado, por los apoyos económicos para estancias, cursos y congresos.

Además, por conducir todos los trámites antes, durante y al final de este trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACYT, por su apoyo económico a través de una beca de doctorado.

Al proyecto CONACYT SEP-2004-CO1-46475 (CONACYT-Fondo sectorial de investigación para la educación) “Diversificación de angiospermas de México: relojes moleculares, tasas de especiación, biomecánica y espacios ecológicos” por el financiamiento otorgado

Al proyecto CONACYT 132404 (CONACYT-Fondo sectorial de investigación para la educación) “La evolución de fenotipos complejos: el valor adaptativo de la integración” por el financiamiento otorgado.

A la “Cactus and Succulent Society of America” y a “Idea Wild” por el financiamiento recibido.

A The Huntington Library, Art Collections and Botanical Gardens por el financiamiento recibido y el apoyo en la colecta de material botánico.

Al Comité Tutor: Dr. Mark Earl Olson Zunica, Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns y Dr. Enrique Martínez Meyer por la orientación, la asesoría, y las discusiones que le han dado forma a esta tesis. Sus sugerencias críticas a mi trabajo han sido una parte fundamental de mi formación.

## **Agradecimientos a título personal**

A los revisores de la tesis y miembros del jurado, Dr. César Augusto Domínguez Pérez Tejada, Dr. Héctor Manuel Hernández Macías, Dr. Víctor Manuel Guillermo Sánchez Cordero Dávila y Dr. José Alberto Búrquez Montijo, por sus valiosos comentarios y sugerencias que enriquecieron enormemente este texto. Gracias por su muy generosa orientación en esta investigación.

A la Universidad Nacional Autónoma de México y al Instituto de Biología, UNAM, por todo el apoyo recibido durante mis estudios doctorales. Agradezco también a todo el personal asociado a ambas instituciones que han hecho posible, de forma directa e indirecta, el avance de este proyecto doctoral.

A la Dra. Teresa Patricia Feria de la University of Texas-Pan American, por su paciencia en la enseñanza de las herramientas de modelado de distribución de especies, así como por sus comentarios para la mejora de algunos de los manuscritos aquí incluidos.

A John Trager, Sean Lahmeyer, Gary Lyons y todo el personal asociado al Huntington Library, Art Collections and Botanical Gardens por su apoyo y amabilidad en la colecta de datos morfológicos y de distribución

Al Dr Guy Midgley y a todo el personal del South African National Biodiversity Institute, quienes fueron de enorme ayuda en la colecta de datos para el desarrollo de la tesis.

A mis queridos amigos y amigas del laboratorio A-214 y áreas circundantes, por orden alfabético: Cecilia Botello, Matiss Castorena Salaks, Angélica Cervantes Alcayde, Berenit García Mendoza, Roberto Gómez Bermejo, Verónica Juárez Jaimes, Calixto León Gómez, Norberto Martínez, Rosalinda Medina Lemos, Gabriela Montes Cartas, Jaqueline Pérez, Vanessa Rojas Piña, Julieta Rosell García, Martín Sánchez Vilchis, Pedro Tenorio, Hugo Tovar, Laura Trejo Hernández y Martín Zurita. No hay suficiente espacio, ni tantos buenos adjetivos para poder agradecerles uno por uno todo lo que han hecho por mí. Siempre han sido una fuente constante de apoyo, conocimiento, paciencia y amistad. Me siento muy orgulloso de haberlos conocido y de haber aprendido y compartido tanto con ustedes.

A la Dra J. Rosell García, al M en C. Salvador Zamora y a la Dr. Rebeca Aguirre Hernández por su ayuda en los menesteres estadísticos.

Al Dr. Martín García Varela por su ayuda y apoyo en el proceso de titulación.

A Rocío González Acosta, a quien agradezco su gran disposición y su infinita paciencia para contestar las miles de preguntas administrativas.

Al Dr. Armando Rodríguez Reyes responsable de la Administración Escolar por su atención y eficiencia.

A mi familia, porque siempre he recibido su apoyo incondicional, comprensión y cariño. Muchas gracias a mis queridos padres Tomasa Cárdenas e Ignacio Alvarado que siempre han sido mi ejemplo de trabajo, constancia y cariño, a las familias Ian-Mimi-Nach y Dante-Diego, a mis queridos Aure Saynes y Yolis Santillán y a todos los miembros de la familia Saynes-Santillán.

A mi querida y adorada Vinisa Saynes Santillán por su inmenso apoyo y paciencia en éste y muchos otros proyectos. No basta este espacio para poder agradecerte todas las cosas que hemos compartido y seguiremos compartiendo. Muchas gracias por todo el cariño, los detalles y tu compañía. Gracias por estar conmigo.

# Índice

Resumen.....	1
Abstract.....	3
Introducción general.....	5

## CAPÍTULO 1.

### CONVERGENCIA EVOLUTIVA, LA OTRA CARA DE LA SIMILITUD: SU DETECCIÓN Y EVALUACIÓN EN LA MORFOLOGÍA Y EL AMBIENTE.

Resumen.....	11
Introducción.....	11
<i>Homología y convergencia: similares, pero diferentes.....</i>	12
<i>Convergencia en serie.....</i>	16
<i>Más o menos ¿cuánto se parecen? .....</i>	18
<i>El ambiente, el otro componente de la convergencia.....</i>	19
<i>Comentarios finales.....</i>	23
Agradecimientos.....	24
Bibliografía.....	24

## CAPÍTULO 2.

### TO CONVERGE OR NOT TO CONVERGE IN ENVIRONMENTAL SPACE: TESTING FOR SIMILAR ENVIRONMENTS BETWEEN ANALOGOUS SUCCULENT PLANTS OF NORTH AMERICA AND AFRICA

Resumen.....	33
Introducción.....	34
Materiales y Métodos.....	34
Resultados.....	35
Discusión.....	40
Agradecimientos.....	40
Bibliografía.....	45
Material suplementario.....	45
Suplemento 1.....	48
Suplemento 2.....	49
Suplemento 3.....	50
	51

## CAPÍTULO 3.

### EXPLORACIÓN DEL MORFOESPACIO SUCULENTO. CONVERGENCIA MORFOLÓGICA ENTRE ESPECIES GLOBULARES SUCULENTAS DE AMÉRICA Y ÁFRICA.

Resumen.....	53
Introducción.....	53
Materiales y Métodos.....	54
Resultados.....	56
Discusión.....	59
Agradecimientos.....	61
	67

<b>Bibliografía.....</b>	<b>68</b>
<b>DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES.....</b>	<b>82</b>
<b>Literatura citada en la Introducción y Discusión y Conclusiones Generales...</b>	<b>86</b>

# Índice de figuras y tablas

## INTRODUCCIÓN

Figura 1. El ejemplo típico de convergencia evolutiva entre plantas suculentas de las familias Cactaceae de América y Apocynaceae, Aizoaceae y Euphorbiaceae de África.... 6

Tabla 1. Lista de autores seleccionados que citan el ejemplo de convergencia evolutiva entre plantas suculentas de América y África..... 10

## CAPÍTULO 1.

Tabla 1. Autores seleccionados y sus criterios para el reconocimiento de homologías y homoplasias. El orden de cada columna no implica correspondencia en los términos. Aunque sí muestran el orden de aplicación..... 31

Figura 1. El modelo vegetal de evolución convergente y la incongruencia de las formas suculentas. A-E. Especies de las familias convergentes. Euphorbiaceae: A- *Euphorbia horrida* Boiss., B- *E. obesa* Hook. f. Apocynaceae: C- *Pseudolithos migiurtinus* (Chiov.) P.R.O.Bally. Cactaceae: D- *Astrophytum asterias* (Zucc.) Lem., E- *A. capricorne* (A. Dietr.) Britton & Rose. F. Filogenia simplificada, basada en Stevens (2001), donde se observa cómo las formas del tallo globular y estrellado aparecieron de forma independiente..... 31

Figura 2. Homología transformacional y convergencia transformacional. A-D. Ilustración de la transformación cuantitativa que ocurrió en algunas de las especies suculentas de Cactaceae (basado en Kaplan, 2001). En la parte de abajo, los cladogramas simplificados de Cactaceae y Apocynaceae muestran la serie de transformación de una serie de caracteres en cada grupo. Células no colapsables (estado 0); Células con paredes delgadas pero no colapsables (estado 1); células con paredes plegadas y colapsables (estado 2). Aun cuando cada grupo presenta el estado 0 y deriva en el estado 2 en alguno de sus miembros, el proceso de desarrollo es distinto. A y A' son los grupos hermanos de cada grupo (Gelsemiaceae en Apocynaceae y *Anacampseros* en Cactaceae), B, B', B'' C y D, D' corresponden a la serie de transformación en la parte de arriba..... 32

## CAPÍTULO 2.

Table 1. List of selected authors citing the example of convergent evolution between American and African succulent plants..... 36

Figure 1. Succulent globular plants from the sites studied in Mexico and South Africa. (A–F) Mexican plants from El Huizache (A–C) and Cuatrociénegas (D–F): (A) *Lophophora williamsii*; (B) *Epithelantha micromeris*; (C) *Astrophytum myriostigma*; (D) *Echinocereus pectinatus*; (E) *Mammillaria compressa*; and (F) *Echinocactus horzonthalonius*. (G–L) South African plants from the Richtersveld (G and H), the Knersvlakte (I and J) and the Little Karoo (K and L): (G) *Larryleachia cactiformis*; (H) *Lithops herrei*; (I) *Euphorbia fasciculata*; (J) *Conophytum calculus*; (K) *Euphorbia susannae*; and (L) *Gibbaeum heathii*. Scale bars= 2 cm. Photographs: (B, F) C. Gomez, (G) J. Trager..... 37

Figure. 2. (A) Selected globular succulent hotspots in Mexico (1, 2) and southern Africa (3–5). (B) Cuatrociénegas, Mexico; (C) El Huizache, Mexico; (D) Richtersveld, southern Africa; (E) Knersvlakte, southern Africa; and (F) Little Karoo, southern Africa. Photographs: (B, C) C. Gomez.....	38
Table 2. The first three axes of the PCA of bioclimatic variables resulting from ArcGIS analysis.....	39
Table 3. MaxEnt niche modelling.....	40
Table 4. The first three axes of the PCA from the climate data extracted for specimen localities directly from the Bioclim layers.....	40
Figure 3. PCA model building and projection for Cuatrociénegas and El Huizache, Mexico: (A) predictive model for the species of Cuatrociénegas; (B) model projection from Cuatrociénegas, Mexico to southern Africa; (C) predictive model for the species of El Huizache; (D) model projection from El Huizache to southern Africa. Shading indicates levels of model prediction, with scales as shown. Numbers and lines on the map of southern Africa denote (1) Richtersveld, (2) Knersvlakte and (3) Little Karoo.....	41
Figure 4. PCA model building and projection for the Richtersveld, Knersvlakte and Little Karoo, South Africa: (A) predictive model for the species of the Richtersveld; (B) model projection from the Richtersveld to Mexico; (C) predictive model for the species of the Knersvlakte; (D) model projection from the Knersvlakte to Mexico; (E) predictive model for the species of the Little Karoo; (F) model projection from the Little Karoo to Mexico. Shading indicates levels of model prediction, with scales as shown. Numbers on the map of Mexico denote (1) Cuatrociénegas ( polygon) and (2) Huizache (square). Areas outlined on the map of southern Africa as is indicated in Fig. 3.....	42
Table 5. Tests of niche equivalence.....	43
Table 6. Tests of niche similarity.....	43
Table 7. Summary of multivariate analysis of variance and post hoc test.....	44
Table S1. A total of 19 bioclimatic variables were analyzed in this paper.....	50

### **CAPÍTULO 3.**

Tabla 1. Lista selecta de autores que mencionan el ejemplo clásico de convergencia entre plantas globulares o que han mencionado que las especies tienen formas esféricas.....	71
Tabla 2. Relación de especies y número de individuos empleados para realizar los análisis morfométrico de las vistas apicales y longitudinales.....	72
Tabla 3. Tabla 3. Ejes del CVA significativamente distintos para el análisis la	

vista apical con y sin el círculo.....	72
Tabla 4. Clasificación resultante del análisis de CVA para la vista apical con y sin el círculo. Los valores de agrupación del CVA están en las columnas. Relación de especies 1- <i>Astrophytum asterias</i> , 2- <i>A. myriostigma</i> , 3- <i>Conophytum calculus</i> , 4- <i>Euphorbia meloformis</i> , 5- <i>E. obesa</i> , 6- <i>E. valida</i> , 7- <i>Pseudolithos cubiformis</i> , 8- <i>P. migiurtinus</i> , 9- Círculo.....	73
Tabla 5. Ejes del CVA significativamente distintos para el análisis la vista longitudinal con y sin el círculo.....	73
Tabla 6. Clasificación resultante del análisis de CVA para la vista longitudinal con y sin el círculo. Los valores de agrupación del CVA están en las columnas. Relación de especies 1- <i>Astrophytum asterias</i> , 2- <i>A. myriostigma</i> , 3- <i>Conophytum calculus</i> , 4- <i>Euphorbia meloformis</i> , 5- <i>E. obesa</i> , 6- <i>E. valida</i> , 7- <i>Pseudolithos cubiformis</i> , 8- <i>P. migiurtinus</i> , 9- Círculo.....	74
Figura 1. El ejemplo típico de convergencia evolutiva entre plantas suculentas de las familias Cactaceae de América y Aizoaceae, Apocynaceae y Euphorbiaceae de África.....	75
Figura 2. Especies seleccionadas para el análisis morfométrico. A-B. <i>Astrophytum asterias</i> . C-D. <i>A. myriostigma</i> . E-F. <i>Conophytum calculus</i> . G-H. <i>Euphorbia meloformis</i> . I-J. <i>E. obesa</i> . K-L. <i>E. valida</i> . M-N <i>Pseudolithos cubiformis</i> . O-P. <i>P. migiurtinus</i> .....	76
Figura 3. Serie de pasos para el análisis de morfometría geométrica. A- Abanico generado con MakeFan6g, B- Marcas generadas con TpsDig, C- Coordenadas generadas con CoordGen6f, D- Semimarcas señaladas en SemiLand6, E-F- Análisis de variables canónicas empleando CVAGen6m.....	77
Figura 4. Morfoespacio de la vista apical y gradillas de deformación generadas por el CVA. A- Morfoespacio con la distribución de las cinco especies incluidas. Gradillas de deformación asociadas al CV1 y CV2. <i>Astrophytum asterias</i> = círculo negro AA, <i>A. myriostigma</i> = equis azul AM, <i>Conophytum calculus</i> = cruz azul CC, <i>Euphorbia meloformis</i> = cuadro morado EM, <i>E. obesa</i> = estrella roja EO, <i>E. valida</i> = asterisco verde EV, <i>Pseudolithos cubiformis</i> = triángulo amarillo PC, <i>P. migiurtinus</i> = triángulo negro PM.....	78
Figura 5. Morfoespacio de la vista apical y el círculo generado por el CVA. A- Morfoespacio con la distribución de las cinco especies incluidas. Gradillas de deformación asociadas al CV1 y CV2. <i>Astrophytum asterias</i> = círculo negro AA, <i>A. myriostigma</i> = equis azul AM, <i>Conophytum calculus</i> = cruz azul CC, <i>Euphorbia meloformis</i> = cuadro morado EM, <i>E. obesa</i> = estrella roja EO, <i>E. valida</i> = asterisco verde EV, <i>Pseudolithos cubiformis</i> = triángulo amarillo PC, <i>P. migiurtinus</i> = triángulo negro PM, Esfera= círculo azul CIR.....	79



Figura 6. Morfoespacio de la vista longitudinal generado por el CVA. A- Morfoespacio con la distribución de las ocho especies incluidas. Gradillas de deformación asociadas al CV1 y CV2. *Astrophytum asterias*= círculo negro AA, *A. myriostigma*= equis azul AM, *Conophytum calculus*= cruz azul CC, *Euphorbia meloformis*= cuadro morado EM, *E. obesa*= estrella roja EO, *E. valida*= asterisco verde EV, *Pseudolithos cubiformis*= triángulo amarillo PC, *P. migiurtinus*= triángulo negro PM..... 80

Figura 7. Morfoespacio de la vista longitudinal y el círculo generadas por el CVA. A- Morfoespacio con la distribución de las cinco especies incluidas. Gradillas de deformación asociadas al CV1 y CV2. *Astrophytum asterias*= círculo negro AA, *A. myriostigma*= equis azul AM, *Conophytum calculus*= cruz azul CC, *Euphorbia meloformis*= cuadro morado EM, *E. obesa*= estrella roja EO, *E. valida*= asterisco verde EV, *Pseudolithos cubiformis*= triángulo amarillo PC, *P. migiurtinus*= triángulo negro PM, Esfera= círculo azul CIR..... 81

## Resumen

La convergencia evolutiva es un fenómeno central en la biología, particularmente en el estudio de adaptaciones, ya que representan una reiterada evidencia de que distintos linajes bajo similares presiones ambientales responden de forma similar. Los ejemplos de convergencia han sido registrados en numerosos grupos taxonómicos y en diferentes niveles organizacionales, así como en numerosos regímenes ambientales de selección. Entre los ejemplos más llamativos destacan la similitud de alas en aves, mamíferos y pterodáctilos, la presencia de equivalentes en formas y hábitos entre mamíferos marsupiales y placentarios, así como la similitud entre cactus de América y plantas suculentas de otras familias en África. Sin embargo, la evaluación cuantitativa de qué tan similares son los ejemplos sugeridos es escasa.

La necesidad de someter a prueba el fenómeno de convergencia ha derivado en metodologías que hacen posible el estudio cuantitativo de los atributos del organismo (morfología, anatomía, fisiología) o de las condiciones ambientales donde crecen. La falta de estudios que apliquen un análisis cuantitativo de la similitud de las condiciones ambientales y la forma entre grupos análogos ofrece una oportunidad para poder emplear herramientas de evaluación más fina, como los programas de modelado de nicho, sistemas de información geográfica, métodos multivariados y morfometría geométrica. Para el desarrollo de dicha empresa hemos seleccionado como modelo de estudio uno de los ejemplos típicos de convergencia de la biología, el de la similitud entre las formas suculentas de especies de Cactáceas de América y sus análogos en África de otras familias. No obstante, la evaluación de la supuesta similitud de los ambientes en donde crecen las plantas suculentas y su similitud morfológica ha pasado desapercibida.

Nuestro proyecto es el primero en someter a prueba el supuesto común de que las plantas suculentas de América y África son equivalentes morfológicos y que están bajo similares condiciones ambientales. Para ello seleccionamos las plantas suculentas de formas globosas, las cuales ofrecen un caso de estudio supuestamente muy bien conocido, pero que ha permanecido ajeno a evaluaciones cuantitativas. Nuestro estudio utilizará como modelo a diferentes especies de suculentas globulares de las familias Aizoaceae, Apocynaceae, Cactaceae y Euphorbiaceae. Este muestreo permitirá someter a prueba el supuesto de si estas plantas ocupan una la posición similar en el morfo-espacio, entonces deberá haber una correspondencia con el espacio ambiental.

El primer paso para abordar la problemática de la evaluación de la convergencia entre las plantas suculentas fue preguntarnos cómo detectamos este fenómeno y, posteriormente, cómo podríamos evaluarlo. El primer capítulo de este trabajo es una revisión de todo el proceso de reconocimiento del fenómeno de convergencia, desde un planteamiento filogenético y ecológico, y cuál sería la posterior evaluación de las hipótesis de convergencia reconocida en el contexto morfológico y ecológico.

En el segundo capítulo se realizó la primera evaluación de la convergencia ambiental entre los grupos de suculentas siempre citados. Para ello tratamos de contestar la pregunta de si las plantas globulares cactiformes compartían un área significativamente cercana en el espacio ambiental. Se ha sugerido que morfologías similares están respondiendo a condiciones ambientales similares. Si esto es cierto, entonces zonas con una gran diversidad de suculentas globulares debería sugerir áreas que maximizan la similitud de condiciones ambientales. Las áreas elegidas para este análisis fueron para México el Huizache, San Luis Potosí y Cuatro Ciénegas, Coahuila. Para África, se seleccionaron el

Richtersveld, el Knersvlakte y el Little Karoo. Todos estos sitios cuentan con una gran diversidad y densidad de suculentas globulares. Empleamos las herramientas de modelado de distribución potencial, así como pruebas aleatorias y análisis multivariados. Nuestros resultados mostraron que los sitios comparados presentan más diferencias que similitudes ambientales. Las diferencias en los patrones de precipitación y temperatura, así como de los factores edáficos podrían estar relacionadas con nuestros resultados. Además, estas diferencias podrían ser el reflejo de que estas plantas supuestamente de formas similares no son tan parecidas. Aun cuando estos sitios difieren en sus condiciones climáticas a una escala fina, los análisis a escala gruesa mostraron que algunos de los sitios comparten similitudes climáticas, lo que podría estar señalando que estas zonas áridas comparten similitudes en sequías moderadas y temperaturas no extremas.

Para evaluar qué tanto se parecían las plantas suculentas globulares, el tercer capítulo ofrece una evaluación cuantitativa de la supuesta similitud morfológica de estas plantas. Las suculentas globulares son el ejemplo por excelencia de adaptación a las zonas áridas, ya que representan la mejor relación entre menor superficie para transpiración y el mayor almacenamiento de agua. No obstante, la evaluación de qué tan similares son estas plantas en su forma, y qué tan cerca están de la forma óptima o esférica, nunca se había realizado. Para evaluar la similitud de las formas globulares utilizamos las herramientas de morfometría geométrica y seleccionamos algunas especies de los géneros *Astrophytum* (Cactaceae), *Conophytum* (Aizoaceae), *Euphorbia* (Euphorbiaceae) y *Pseudolithos* (Apocynaceae), que son siempre invocados como formas globulares o esféricas convergentes. Evaluamos las vistas apicales y longitudinales aplicando la técnica de contornos y semimarcas y análisis de variables canónicas. Los resultados de la vista apical mostraron que las especies con costillas incipientes o ausentes se diferenciaban de aquellas que presentaban costillas muy marcadas. En la vista longitudinal, la distribución de la forma fue menos clara y con mayor traslape, en la cual se puede señalar un gradiente de formas que van de las obladas a elipsoides a ovoides. La aplicación de morfometría geométrica y de análisis canónicos arrojó una inesperada corroboración de la similitud entre las suculentas globulares, así como una fuerte asociación entre la forma y el ambiente en organismos suculentos y del potencial papel de la selección natural actuando en todo el desarrollo y evolución de las plantas suculentas. En este contexto, el estudio de la forma en plantas suculentas globulares sugiere que, aún cuando estos organismos derivados de tallos u hojas sean estructuralmente distintos, pueden ocupar zonas muy similares en el morfoespacio. En este sentido, la selección natural podría favorecer el acercamiento en diferentes dimensiones (transversal o longitudinal) de los organismos a configuraciones óptimas de relación superficie/volumen. Asimismo, las relaciones forma-ambiente de las suculentas globulares podrían mantenerlas, por un lado, restringidas a áreas del morfoespacio y a particulares condiciones climáticas, o por otra parte, permitirles explorar diferentes configuraciones de la forma, al igual que una mayor gradiente de condiciones climáticas.

Este trabajo representó el primer análisis cuantitativo de la similitud ambiental y morfológica de uno de los ejemplos más citados en biología, la reiterada convergencia entre plantas cactiformes de América y África. Además de proporcionar nuevas líneas a explorar en este fenómeno.

## **Abstract**

Evolutionary convergence is a central phenomenon for biology, particularly, in the study of adaptations, because it represents a repeated evidence of different lineages that respond in a similar way under similar environmental pressures. Examples of convergence have been recorded in numerous taxonomic groups at different organismal levels and numerous environmental selection regimes. The most striking examples include the similarity of wings in birds, mammals and pterodactyls, the presence of equivalent forms and habits between placental and marsupial mammals, as well as the similarity between American cactus and succulent plants of other families in Africa. However, there is a paucity of quantitative assessing the similarity among taxa.

The need to test the hypotheses of convergence has promoted the development of methodologies that make possible the quantitative study of the attributes of the organism (morphology, anatomy, and physiology), or the environmental conditions where they grow. There is an absence of studies that apply a quantitative analysis of the similarity of the environmental conditions, as well as, between similar morphological groups. This technique provides an opportunity to use assessment tools, such as modeling of niche, multivariate methods, geometric morphometrics and geographic information systems to analyze the relation between form and function. To perform this evaluation, we selected as a study model one of the typical examples of convergence of biology, the similarity between the succulent cacti from the Americas and its analogues in Africa from other families. The evaluations of this example in their environmental and morphological similarity have remained unexamined.

Our project is the first to test the common assumption that succulent plants from the Americas and Africa are morphological equivalent and who are under the same environmental conditions. We have selected the succulent globose forms, which supposedly offer a well known study case, but who has remained without quantitative assessments. Our study used different species of globular succulent in the families Apocynaceae, Aizoaceae, Cactaceae and Euphorbiaceae. This sampling allowed us to test the assumption that if these plants occupy a similar position in the morpho-space, then should have a correspondence in the environmental space.

The first step to address the issue of the assessment of the convergence between the succulent plants was to ask us how we detect this phenomenon and, subsequently, how we could evaluate it. The first chapter of this paper is a review of the process of recognition of convergence, from a phylogenetic and ecological approach and what would be the subsequent evaluation of the hypothesis of convergence recognized in the morphological and ecological context.

In the second chapter, we present the first quantitative attempt to evaluate the pervasive assumption of convergence among globular succulent plants from a bioclimatic perspective. It has been suggested that similar morphologies are responding to similar environmental conditions. If this is true, then areas with a high diversity of globular succulent should suggest areas that maximize the similarity of environmental conditions. We selected the areas of Huizache and Cuatro Ciénegas, Mexico, and the Richtersveld, the Knersvlakte and Little Karoo, Africa. All of these sites have been singled out as areas of high species diversity and density of globular succulent. We use the species distribution modeling, as well as, random testing and multivariate analysis tools to test the environmental similarity. Our results showed that the compared sites have more differences than environmental similarities. The differences in the regimes of precipitation and

temperature, and edaphic factors could be involved in our results. In addition, these differences could be diagnosed morphological differences in the globular succulent plants. Even though these sites differ in their climatic conditions on a fine scale, coarse scale analyses showed that some of the sites share climatic similarities, mainly the similarities in moderate drought and not extreme temperatures.

To evaluate how similar the globular succulent plants are morphologically, the third chapter provided a quantitative assessment of the supposed morphological similarity of these plants. Globular Succulents are the classical example of adaptation to the arid zones, because they represent the best relationship between lower transpiration surface and greater water storage volume. However, the evaluation of their morphological similarity, and their closeness to the optimal or spherical shapes, has never been performed. To assess the similarity of the globular forms we use the tools of geometric morphometrics and select some species of the genus *Astrophytum* (Cactaceae), *Conophytum* (Aizoaceae), *Euphorbia* (Euphorbiaceae) and *Pseudolithos* (Apocynaceae), that are always invoked as converging spherical or globular forms. We evaluated the apical and longitudinal views by applying the technique of contours and semilandmarks, and canonical variables analysis (CVA). The apical view results showed that species with emerging or lack of ribs differed from those that had very pronounced ribs. In the longitudinal view, the distribution of the form was less clear and showed more overlap, where we suggested a gradient in morpho-space from compressed to ellipsoid to ovoid shapes. The application of geometric morphometrics and CVA showed an unexpected corroboration of the similarity between globular succulents, as well as a strong association between the form and the environment in succulent organisms and the potential role of natural selection acting in all the development and evolution of succulent plants. In this context, the study of globular-shaped succulents suggests that globular succulents occupy very similar areas in the morphospace. In this sense, natural selection could favor the approach at different dimensions (transversal or longitudinal) of the organisms to optimal configurations of surface/volume ratios. Also, form-environment relations of globular succulents may keep them, on the one hand, restricted to areas of the morfoespacio and special climatic conditions, or on the other hand, allows them to explore different configurations of shape, similar to a higher gradient of climatic conditions.

This work provides the first quantitative analysis of the similarity of environmental and morphological features in one of the most cited examples in biology: the repeated convergence between cactiform plants in America and Africa.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

La diversidad biológica conocida y almacenada en colecciones científicas se cuenta por millones (Mora et al., 2011), pero a pesar de las innumerables formas, hábitos y comportamientos descritos, se han sugerido patrones de similitud morfo-funcional en distintos grupos de organismos. Esta similitud en grupos no emparentados es conocida como convergencia evolutiva. La convergencia es un fenómeno central en la biología, particularmente en el estudio de adaptaciones, ya que representa la evidencia de que distintos linajes responden de forma similar a presiones ambientales similares. Se han registrado ejemplos de convergencia en numerosos grupos taxonómicos y en diferentes niveles orgánicos, así como en numerosos patrones ambientales (ver McGhee, 2011). Entre los ejemplos más llamativos destacan la similitud de las alas de las aves, mamíferos y pterodáctilos, la presencia de equivalentes en formas y hábitos entre mamíferos marsupiales y placentarios, así como la similitud entre las cactáceas de América y las plantas suculentas de otras familias en África (Fig. 1, Tabla 1). A pesar de la importancia del fenómeno de convergencia, la evaluación cuantitativa de la similitud ambiental o morfológica es escasa.

La observación del fenómeno de convergencia se remonta a los griegos, con las observaciones de Aristóteles acerca de la analogía (Barahona y Ochoa, 2009). No obstante, las primeras aproximaciones cuantitativas se han realizado de manera reciente en el siglo XX. La evaluación de la convergencia ha desarrollado comparaciones a nivel taxonómico, cuantificando las similitudes de taxones o la diversidad entre las comunidades equivalentes (Parsons y Moldenke, 1975; Orians y Solbrig, 1977; Cody & Mooney, 1978; Schluter y Ricklefs, 1993). Sin embargo, la apreciación de los ambientes sólo es cualitativa. Otros ejemplos que abordan este tópico con base en la filogenia (Givnish et al., 1999; Patterson y Givnish, 2002; Negrisolo et al., 2004), muchas veces sólo evalúan de forma cualitativa las estructuras convergentes y el ambiente, y su relación con la filogenia. La necesidad de probar el fenómeno de convergencia ha derivado en metodologías que hacen posible tales comparaciones (Ackerly, 2004; Melville et al., 2005; Stayton, 2006; Revell et al., 2007). Sin embargo, pocos trabajos han abordado el estudio cuantitativo de los atributos del organismo (morfología, anatomía, fisiología) o de las condiciones ambientales donde crecen.

La falta de estudios de convergencia que evalúen cuantitativamente la similitud de las condiciones ambientales y la forma entre grupos análogos ofrece una oportunidad para poder emplear herramientas de evaluación más fina, como los programas de modelado de nicho, sistemas de información geográfica y métodos multivariados. Para la aplicación de estas herramientas, hemos seleccionado como modelo de estudio uno de los ejemplos típicos de convergencia de la biología, el de la similitud entre las formas suculentas de especies de Cactáceas de América y sus análogos en África de otras familias (Fig. 1). Aunque este ejemplo es retomado una y otra vez en numerosos trabajos, la evaluación de la similitud de los ambientes en donde crecen las plantas suculentas ha pasado desapercibida.



Figura 1. El ejemplo típico de convergencia evolutiva entre plantas suculentas de las familias Cactaceae de América y Apocynaceae, Aizoaceae y Euphorbiaceae de África.

En el transcurso del siglo XIX, los exploradores y naturalistas pudieron observar las similitudes de los tipos de vegetación y ambientes en diferentes partes del mundo (Orians y Solbrig, 1977). A partir de entonces, la comparación entre grupos de plantas suculentas despertó una enorme curiosidad, debido no sólo a su suculencia sino también en la similitud de formas tan bizarras (Tabla 1). Las plantas suculentas representan el ejemplo por excelencia de cómo los organismos se adaptan a su ambiente. Un sinnúmero de autores cita a las

plantas suculentas de las familias Aizoaceae, Apocynaceae, Cactaceae y Euphorbiaceae como el modelo paradigmático de la evolución convergente (Peet, 1978; Delevoyras 1979; Gibson y Nobel, 1986; Felger y Henrickson, 1997; Uno et al., 2001; Bennici, 2003; Mauseth, 2004; Hernández, 2006, Tabla 1). A pesar de la reiterada aceptación de este ejemplo de convergencia, no se ha evaluado de forma cuantitativa la similitud morfológica ni la del ambiente donde crecen.

Nuestro proyecto es el primero en someter a prueba el supuesto común de que las plantas suculentas de América y África son equivalentes morfológicos y que están bajo las mismas condiciones ambientales. Para ello hemos seleccionado de todas las formas conocidas de suculentas a las formas globosas, las cuales ofrecen un caso de estudio bien conocido (Tabla 1), pero que ha permanecido ajeno a la aplicación de herramientas cuantitativas. Nuestro estudio utilizará como modelo a diferentes especies de suculentas globulares de las familias Aizoaceae (Mesembryanthemaceae), Apocynaceae, Cactaceae y Euphorbiaceae, las cuales representan a los grupos siempre invocados como convergentes (Fig. 1; Tabla 1). La selección de suculentas globulares de diferentes familias permitirá someter a prueba el supuesto de que si estas plantas ocupan una la posición similar en el morfo-espacio, entonces deberá haber una correspondencia con el espacio ambiental o viceversa. La corroboración o no corroboración del supuesto será un antecedente bien sustentado que proporcione la más reciente evidencia a uno de los paradigmas clásicos de convergencia.

El primer paso para abordar la problemática de la evaluación de la convergencia entre las plantas suculentas fue preguntarnos cómo detectamos este fenómeno y, posteriormente, cómo podríamos evaluarlo. El Primer Capítulo de este trabajo es una revisión del proceso de reconocimiento de convergencia, desde un planteamiento filogenético, y cómo evaluar las hipótesis de convergencia en un contexto morfológico y ecológico.

Para esta parte de la tesis tomamos el ejemplo de convergencia en plantas suculentas y desarrollamos como éste se diagnostica en el contexto filogenético, evaluando la serie de criterios que permiten diagnosticar tanto homologías como homoplasias, así como desde las perspectivas táxica y transformacional. Posteriormente, desarrollamos una revisión de la



importancia de la convergencia en los estudios del nicho ambiental, así como propuestas para la evaluación de la convergencia en el contexto ecológico.

En el Segundo Capítulo realizamos la primera evaluación de la convergencia entre los grupos de suculentas generalmente citados. Este trabajo representa una evaluación de la similitud del ambiente donde crecen estas plantas. Para ello tratamos de contestar la pregunta si las plantas globulares cactiformes comparten un área significativamente cercana en el espacio ambiental. Se ha sugerido que morfologías similares están respondiendo a condiciones ambientales similares (Orians y Paine 1983; Losos, 1992, 2001; Esler y Rundell, 1999; Futuyma 2009). Si esto es cierto, entonces zonas con una gran diversidad de suculentas globulares debería sugerir áreas que maximizan la similitud de condiciones ambientales.

Las áreas elegidas para este análisis fueron para México el Huizache, San Luis Potosí y Cuatro Ciénegas, Coahuila, las cuales pertenecen al desierto Chihuahuense y cuentan con un alto número de Cactáceas globulares (Hernández *et al.*, 2001). Para África, se seleccionaron tres regiones de Sudáfrica pertenecientes a la región del Karoo Suculento, el Richtersveld, el Knersvlakte y el Little Karoo, cada una de ellas con un importante número de especies suculentas globulares (Schmiedel y Jürgens, 1999; Wyk y Smith, 2001). Estos últimos autores han sugerido que algunas de las especies suculentas parecen cactáceas; por otro lado, otros autores han mencionado que especies de cactáceas pueden considerarse como “stone plant” (Gibson y Nobel, 1986).

Para poner a prueba qué áreas de alta diversidad de suculentas globulares están respondiendo a condiciones climáticas similares en América y África, empleamos las herramientas de modelado de nicho, así como pruebas aleatorias y análisis multivariados. La implementación de los sistemas de modelado provee una aproximación cuantitativa de los requerimientos del hábitat, y las pruebas aleatorias y los análisis multivariados permiten poner a prueba qué tan similares resultan los sitios comparados.

El Tercer Capítulo ofrece una evaluación cuantitativa de la supuesta similitud morfológica de las plantas suculentas globulares. Las suculentas globulares son el ejemplo por excelencia de adaptación a las zonas áridas, ya que representan la mejor relación entre menor superficie para transpiración y el mayor almacenamiento de agua (Gibson y Nobel, 1986; Mauseth, 2004). No obstante, la evaluación de qué tan similares son las plantas

globulares en su forma y qué tan cerca están de la forma óptima o esférica, con baja relación superficie/volumen, nunca se había realizado. La evaluación de la similitud de las formas globulares se realizó utilizando morfometría geométrica. Las herramientas de morfometría permiten evaluar cuantitativa y gráficamente la similitud o diferencia de la forma de los organismos, restando el efecto del tamaño, la posición y rotación (Zeldicht et al., 2004).

Para la evaluación de la forma suculenta, usando morfometría geométrica, seleccionamos como modelo de estudio a suculentas globulares pertenecientes a los géneros *Astrophytum* (Cactaceae), *Conophytum* (Aizoaceae), *Euphorbia* (Euphorbiaceae) y *Pseudolithos* (Apocynaceae). Las especies seleccionadas, además de pertenecer a familias distantes en la filogenia (Stevens, 2001), representan los grupos siempre invocados un buen ejemplo convergente de formas globulares o esféricas del reino vegetal (Tabla 1). La aplicación de herramientas de morfometría geométrica al supuesto de convergencia en la forma globular de las suculentas, permite cuantificar que tan cerca se encuentran estas plantas globulares en el morfoespacio, así como de la forma óptima de relación superficie volumen.

Hasta donde sabemos, este trabajo es el primer análisis cuantitativo de la similitud ambiental y morfológica de uno de los ejemplos más citados en biología, la reiterada convergencia entre plantas cactiformes de América y África. Además proporciona nuevas líneas a explorar en este ejemplo.

Tabla 1. Lista de autores seleccionados que citan el ejemplo de convergencia evolutiva entre plantas suculentas de América y África.	
Warming, 1909	“The most common and extreme types are Cactaceae in America, <i>Stapelia</i> in South Africa, and species of <i>Euphorbia</i> which occur mainly in Africa. In the various genera there occur a series of shapes whose efficiency has been demonstrated... Frequent among such shapes are those like the sphere, prism, or cylinder that combine smallness of surface with largeness of volume.”
Jacobsen, 1977, p. 21	“In the deserts and semideserts of the American continent, the members of the Cactaceae are the outstanding examples of adaptation to the environment. Here we find shrubby species, columnar plants and globular types. Wherever similar conditions prevail in the Old World, it will be noticed that plants from many different families have been compelled to make these modifications.”
Rauh & Kendall, 1984, p 13.	“...the growth forms of cacti, indigenous exclusively to the New World, under similar climatic conditions are duplicated as convergents in plant groups of the Old World. This is true not only of the common columnar form but also of the considerably rarer extreme-spherical forms.”
Gibson & Nobel, 1986. p. 12	“In fact, throughout this century evolutionist have commonly cited the similarity of the stem succulent cacti of the Western Hemisphere and the succulent, cactus-like euphorbs of Africa as an example of convergent evolution.”
Biesboer & Koukkari, 1992.	“Chief interest has focused on the many unusual succulent species found in the Old World. Many of these forms have converged morphologically to resemble the Cactaceae. As in the cacti, <i>Euphorbia</i> illustrates almost spherical forms, ridged axes, cylindrical forms, coralline forms, dwarf and arborescent forms and are often well-armed with thorns.”
Wyk & Smith, 2001, p. 61.	“As a result of its sharply pointed stem tubercles, the low-growing <i>Euphorbia susannae</i> with its symmetrical cluster of heads might be confused at first sight with some species of the almost exclusively New World Cactaceae.”
Bruyns, 2005.	“...while stapeliads never become as large as succulent members of <i>Euphorbia</i> or as the larger representatives of the Cactaceae, they actually exhibit a range of growth forms similar to both these groups.”
Eggl & Nyffeler, 2009	“The “cactus form”, i.e. spiny succulent photosynthetic stems such as those of New World cacti (Cactaceae) and Old World euphorbs (Euphorbiaceae), is the commonly cited textbook example for convergent adaptive evolution”

## CAPÍTULO 1

### CONVERGENCIA EVOLUTIVA, LA OTRA CARA DE LA SIMILITUD: SU DETECCIÓN Y EVALUACIÓN EN LA MORFOLOGÍA Y EL AMBIENTE.

Leonardo O. Alvarado-Cárdenas y Mark E. Olson  
Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México,  
Apartado Postal 70-233, 04510, México, D. F. E-mail: *leonardo\_ac@yahoo.com*<sup>1</sup>

#### **Resumen**

La convergencia evolutiva es definida como la presencia de atributos similares bajo ambientes similares en linajes no relacionados. Este fenómeno ha sido central en la biología, principalmente en el estudio de adaptaciones. El concepto de convergencia considera la relación atributo-filogenia-ambiente, pero generalmente los estudios se enfocan en comprobar sólo algunos de sus componentes o la similitud de los mismos es sugerida cualitativamente. Este trabajo representa una revisión de la teoría asociada a la convergencia bajo un esquema filogenético y ecológico, evaluando convergencia con los mismos parámetros que la homología, así como las propuestas de análisis de esta hipótesis en una perspectiva cuantitativa del espacio morfológico y el ambiental.

#### **Introducción**

La convergencia evolutiva es un fenómeno medular en la biología (Wake, 1991; Stayton, 2008), y es definida como la evolución de atributos similares en linajes no relacionados bajo ambientes similares (Raven et al., 1986; Futuyma, 1998). Este evento se ha reportado en casi todos los grupos de organismos y en diferentes niveles de organización (Sarmiento, 1972; Nevo, 1979; Schluter, 1986; Losos, 1992, 2001; Kocher et al., 1993; Brooks, 1996; Bossuyt & Milinkovitch, 2000; Reiss, 2001). La hipótesis basada en convergencia ha sido central en diferentes líneas de investigación como la sistemática, ya que una de las principales formas de homoplasias es la convergencia (Brooks, 1996). En paleontología, la comparación de estructuras de plantas fósiles contra las floras actuales ha permitido conocer cómo han sido los paleo-ambientes (Greenwood, 2005). Pero, principalmente en el estudio de adaptaciones, se considera fundamental a la convergencia, ya que la aparición repetida de estructuras y funciones en distintos linajes es una de las evidencias de adaptación bajo selección natural (Harvey & Pagel, 1991; West-Eberhard, 1992).

El concepto de convergencia considera la relación atributo-filogenia-ambiente, pero de acuerdo con el objetivo de la disciplina, ésta se enfoca en comprobar algunos de sus componentes, ya sea sólo para identificar su posición en un patrón jerárquico o analizando atributos suponiendo cualitativamente la similitud ambiental. Sin embargo, pocos estudios han hecho patente la correspondencia de todos los componentes de este fenómeno. En este trabajo se pretende hacer hincapié en la necesidad de examinar explícitamente las hipótesis de convergencia como una correlación entre los atributos morfológicos y su ambiente. Por lo tanto, aquí se ofrece una evaluación de la convergencia dentro del esquema filogenético, bajo la perspectiva táxica y transformacional con que es planteada la homología, así como la teoría asociada a la convergencia bajo un esquema ecológico y las propuestas de análisis de esta hipótesis en una perspectiva estadística del espacio morfológico y el ambiental.

*Homología y convergencia: similares, pero diferentes*

En biología, al hablar de similitud inevitablemente nos referimos a la homología y/o la convergencia. Esto tiene sentido considerando que ambos términos mantienen una estrecha relación (Owen, 1843; Cracraft, 1967; Rieppel, 1994; Kleisner, 2007), que no se aborda aquí. La homología es la similitud debida a ancestría común y no necesariamente a un cambio ambiental, y la convergencia representa, en parte, la similitud no homologa entre estructuras y su relación de cambio con el ambiente. Homología y analogía pueden verse como caras de la moneda de la similitud y pueden considerarse fenómenos complementarios (Coddington, 1994; Endress, 2003). Aunque el estudio independiente de cada uno de estos fenómenos trata de reducir el efecto de uno sobre el otro. Por ejemplo, los análisis filogenéticos se basan en la búsqueda de homologías y minimizan convergencias, mientras que los estudios adaptativos se apoyan en atributos convergentes y descartan homologías. Sin embargo, ambos enfoques requieren de dichos elementos para su construcción, siendo así que las filogenias apoyadas sobre sinapomorfias también están integradas por homoplasias, a veces numerosas (Brooks, 1996; Wiens et al., 2003). En el caso de los estudios adaptativos, éstos requieren del conocimiento de la historia filogenética de los grupos de estudio (Ackerly, 2003; Melville et al 2006). No obstante, el estudio de la similitud bajo cualquier enfoque requiere seguir una serie de criterios que ayuden diagnosticar la homología o la convergencia.

El estudio y reconocimiento de las similitudes, independientemente de su origen, inicia con el planteamiento de qué concepto de homología/no-homología se sigue, ya que este

concepto presenta diferencias en la aplicación de acuerdo con la disciplina (Chang & Kim, 1996; Bringandt, 2003; Olson, 2005). En esta contribución nos restringiremos al marco de la sistemática filogenética o cladística, que reconoce dos grupos de similitud: la homología o sinapomorfia y la homoplasia (Patterson, 1982, 1988; Donoghue & Sanderson, 1994; Brooks, 1996; Donoghue & Ree, 2000; Wiens et al., 2003; Desutter-Grandcolas et al., 2005). La homología es la similitud de atributos derivados compartidos de un ancestro común, que apoya grupos monofiléticos. La homoplasia representa los conflictos entre estados de carácter compartidos entre dos o más taxones en un mismo o distinto linaje y sugieren relaciones no monofiléticas.

Dentro de la homoplasia se incluye a la convergencia, el paralelismo y la reversión. En el caso de la convergencia, ésta es la adquisición independiente de un mismo atributo a partir de estados de carácter distintos en grupos no cercanamente relacionados (Endress, 1996; Olson 2005). La homoplasia se ha considerado como un evento raro bajo la perspectiva sistemática, ya que los métodos filogenéticos tratan de maximizar la homología (Hennig, 1966; Rieppel, 1988; Archie, 1996; Stayton, 2008). No obstante, la evidencia de incontables análisis filogenéticos muestra que dicho fenómeno es más común de lo esperado (Wiens et al., 2003). Esto ha derivado en reconocerla como información de gran utilidad para entender los patrones y procesos resultantes del análisis filogenético (Wake, 1991; Donoghue & Sanderson, 1994; Brooks, 1996; De Luna & Mishler, 1996). Además, la convergencia al ser un evento histórico y un elemento estructural de la hipótesis filogenéticas puede evaluarse bajo los mismos enfoques de la homología.

La homología se puede estudiar bajo dos perspectivas: la homología táxica y la transformacional (Patterson, 1982; Rieppel, 1988; Endress, 2003; Williams, 2004). La homología táxica representa un atributo que diagnóstica clados y es la base de propuestas de agrupación jerárquica (Patterson, 1982; Rieppel, 1988; De Pinna, 1991). La homología transformacional expresa los cambios de un estado homólogo a otro, de ancestros a descendientes o viceversa, es decir la polaridad (Patterson, 1982; Scotland, 1994; Kleisner, 2007).

La convergencia, como contraparte de la homología, se puede evaluar bajo estos dos enfoques. En un sentido táxico, la convergencia es la similitud no debida a ancestría común (Cracraft, 1967), y es un atributo derivado que aparece de forma independiente y es

compartido por distintos linajes, llamémosle “convergencia táxica”. En el caso de la serie de transformación, la evaluación de convergencias nos explica cómo estas incongruencias en la filogenia se derivaron a partir de un estado homólogo o no-homólogo. Como ejemplo de un estado homólogo es el antebrazo en los vertebrados, pero que derivan análogamente a la misma función en las alas de aves, pterodáctilos y murciélagos. En un ejemplo de un estado no-homólogo, esta la succulencia en plantas de euphorbias o cactáceas que se presenta en los tallos, mientras que en especies de Aizoáceas la succulencia se da en las hojas. El siguiente paso en el estudio de la convergencia es reconocer los atributos y sus estados que posteriormente serán sometidos a análisis jerárquico.

La búsqueda de atributos o “atomización” del objeto de estudio es de vital importancia, ya que la selección de caracteres y sus estados debe basarse en criterios que permitan reconocer estructuras con realidad biológica y no delimitaciones arbitrarias de los atributos (Tomlinson, 1984; De Luna & Mishler, 1996; Larson & Losos, 1996; Hawkins et al., 1997; Hawkins, 2000; Rieppel & Kearney, 2002). Aunque los criterios varían de acuerdo con los autores (Patterson, 1982; Wagner, 1989; De Pinna, 1991; Brower & Schawaroch, 1996; Poe & Wiens, 2000; Tabla 1), todos ellos buscan plantear atributos como hipótesis robustas de agrupamiento debidas a ancestría común y descartar o señalar aquellas similitudes no-homólogas antes y después del análisis (Rieppel & Kearney, 2002), por lo que se puede encontrar compatibilidad en las mismas (Olson, 2005). Además, cada uno de estos criterios se puede observar como una secuencia que va desde la exploración y planteamiento de caracteres comparables (hipótesis de similitud), la organización de los datos (ordenación), y la prueba de estas hipótesis (análisis) bajo un marco filogenético (Poe & Wiens, 2000). Este último criterio es uno de los más importantes, ya que por medio del análisis se busca la congruencia del atributo con otros caracteres. La incongruencia o la aparición independiente de un atributo en distintos linajes diagnostican a los atributos como homoplásicos.

El uso de criterios para plantear y diagnosticar los caracteres provee de un marco explícito que permite su repetición. Estos criterios permiten que el observador pueda aplicarlos al modelo de estudio, independientemente de cuál sea, y puedan ser corroborados y repetidos por otro observador. Esto criterios no son excluyentes, sino más bien complementarios al momento de poder sugerir atributos con potencial realidad biológica. Algo que hay que destacar es que el diagnóstico de cualquier hipótesis de homología o analogía debe ser el

resultado de un proceso de análisis que deriva en relaciones históricas o filogenias (Patterson, 1982, 1988; Rieppel, 1988; Archie, 1996; Brooks, 1996; Olson 2005). Previo a estos criterios no se puede hablar de homología o convergencia sino de hipótesis de similitud que necesitan ser probadas.

Un ejemplo que permite ilustrar los criterios que diagnostican las similitudes es el de las plantas suculentas de zonas áridas, como cactáceas, apocináceas y euforbiáceas. Estas familias vegetales están muy apartadas en la filogenia (Stevens, 2001) y son uno de los ejemplos clásicos de convergencia evolutiva (Peet, 1978; Gibson & Nobel, 1986; Raven et al., 1986; Felger & Henrickson, 1997; Bennici, 2003; Mauseth, 2004; Hernández, 2006). La estructura vegetativa de estos grupos presenta una gran similitud morfológica (Fig. 1). Para poner a prueba si se está ante uno (homología táxica) o múltiples eventos de similitud (convergencia táxica) se somete un carácter morfológico a los pasos de hipótesis de similitud, ordenación y análisis. Por ejemplo, la forma del tallo. En el caso particular de la forma, ésta representa un carácter complejo y controvertido, ya que es el resultado de la interacción de múltiples factores relacionados con las condiciones ambientales en diferentes etapas del desarrollo o adaptaciones locales (Zelditch et al., 2004). Pero también puede representar un carácter constante que es conservado por regulación epigenética (Smith, 1996; Sylvester et al., 1996; Sanders, 2006), que permite emplearlo en inferencias filogenéticas. Para este ejemplo, seleccionamos la forma del tallo con tres estados: **Forma del tallo: 0 cilíndrico, 1 globular, 2 estrellado.**

En este caso, la forma cilíndrica se presenta en los tallos de muchas de las plantas leñosas, y en general son más largos que anchos. El estado globular incluye plantas compactas que mantienen una relación similar entre el largo y el ancho, no cuenta con costillas o éstas son tan cortas que no destacan formando valles y crestas. Este estado está presente en las especies de *Astrophytum asterias* (Zucc.) Lem. (Cactaceae), *Euphorbia obesa* Hook. f. (Euphorbiaceae) y *Pseudolithos migiurtinus* (Chiov.) P.R.O. Bally (Apocynaceae). La forma estrellada tiene costillas prominentes y está presente en *A. capricorne* (A. Dietr.) Britton & Rose y *E. horrida* Boiss. Este carácter cumple con los primeros dos pasos. La selección de una estructura que es el eje principal de la planta (la hipótesis de similitud) y reconocemos las variantes de la misma (ordenación). Sin embargo, al mapearlo sobre una filogenia molecular (simplificada para fines prácticos) se observa que los estados de carácter globular y estrellado



no pasa la prueba de congruencia (Fig. 1), ya que ambos estados aparecen más de una vez y son incongruentes con otros estados de carácter en cada uno de los grupos. Esta convergencia táxica apoya el argumento de que la succulencia y las formas globosas son una adaptación de diferentes linajes ante la escasa humedad de las zonas áridas (Gibson & Nobel, 1986; Raven et al., 1986; Felger & Henrickson, 1997; Mauseth, 2004).

Cada uno de los pasos hasta la filogenia es indispensable para obtener la hipótesis de relación histórica de los grupos y la distribución de caracteres. Así, el fenómeno de convergencia es diagnosticado sólo después de obtener un análisis jerárquico. Donde se puede observar cómo el atributo propuesto aparece más de una vez en grupos no cercanamente relacionados. Pero también es el medio para plantear una hipótesis de evolución convergente que se pueda evaluar de forma cuantitativa de qué tan similar es el estado entre grupos, así como las condiciones ambientales al que está asociado dicho atributo. En el marco filogenético, la evaluación de homología-convergencia se realiza considerando a los atributos de forma discreta principalmente (Olson, 2005). Sin embargo, el estudio cuantitativo de la convergencia requiere de una evaluación en términos geométricos, es decir en el espacio morfológico y ambiental.

#### *Convergencia en serie*

La convergencia se puede evaluar bajo dos perspectivas, la táxica y la transformacional. En el caso del enfoque transformacional, éste nos habla de series de conexiones o cambios entre estados que no necesariamente implican agrupación (Patterson, 1982; Carine & Scotland, 1999; Kleiser, 2007). Es importante destacar que las homología táxica designan un grupo, y las homología transformacional postulan conexiones entre estados homólogos, que en conjunto producen relaciones jerárquicas (Rieppel, 1988; Christoffersen, 1995; Williams, 2004). Por lo tanto, también se puede ver a la convergencia en un sentido transformacional, como la serie de cambios en estados homólogos o no homólogos que se desarrollaron de forma independiente, y que sufrieron similares o distintas series de transformación. En otras palabras, se puede entender las conexiones entre atributos presentes en niveles muy inclusivos, y cómo éstos se transforman entre morfología convergentes. Así, el proceso de transformación puede usarse para describir y explicar las modificaciones adaptativas de los caracteres (Brigandt, 2003). Esta aproximación es útil para describir potenciales escenarios que llevan a una estructura a sufrir una transformación continua. Por ejemplo, la succulencia en

las plantas globulares representa una incongruencia en la filogenia, ya que aparece de forma independiente en varias familias vegetales (Fig.1) e incluso derivada de distintas estructuras como hojas o tallos.

En el caso de los tallos, cada uno de los elementos estructurales que los constituyen como la médula, el xilema, el córtex y la epidermis se derivaron de ancestros no suculentos y son una sinapomorfía muy abajo en la filogenia de las plantas (Carlquist, 2001; Simpson, 2006). Las transformaciones entre no suculentas y suculentas involucraron modificaciones cuantitativas de estos tejidos (Fig. 2) que muestran una reducción en la expresión de la lámina y un claro incremento en el grosor de la médula y/o el córtex (Gibson & Nobel, 1986; Kaplan, 2001; Mauseth, 2004.). Así como modificaciones en elementos estructurales como es el caso de las células colapsables del córtex presentes en muchas cactáceas (Mauseth, 1995), y que de forma convergente se encuentran en muy pocos taxones, entre ellos las especies de *Euphorbia horrida* de la familia Euphorbiaceae y *Larryleachia cactiformis* (Hook.) Plowes del grupo de Apocynaceae (Mauseth, 1988, 2004). Esto sugiere un potencial ejemplo de convergencia, ya que estas plantas crecen en ambientes con sequías muy marcadas donde las células se colapsan conforme van perdiendo agua, y recobran su forma cuando las condiciones son menos adversas.

Las células del córtex en las especies suculentas de Apocynaceae y Cactaceae (Fig. 2), se pueden agrupar en los estados siguientes: 0) células con paredes rectas y rígidas [no colapsables], 1) células con paredes rectas y delgadas [no colapsables] y 2) células con paredes plegadas y delgadas [con la capacidad de colapsarse]. Al mapear los estados de carácter sobre las filogenias moleculares recientes (Stevens, 2001), las células no colapsables (estado 0) representa el estado ancestral compartido con los grupos hermanos de cada taxón (Fig. 2), a partir de ahí cada uno de los grupos sufre una transformación distinta hasta llegar a un mismo estado. En Cactaceae, las células colapsables del córtex (estado 2) derivaron de células con paredes delgadas pero no colapsables encontradas en Opuntioideae (estado 1). Estas a su vez derivaron de células no colapsables con paredes gruesas (estado 0) presentes en muchos grupos de plantas, incluso en *Pereskia*. En el caso de Apocynaceae, las células colapsables se derivaron del estado cero, presente también muy abajo en la filogenia, pero no pasaron por el estado uno para derivar a tener células colapsable del córtex (Fig. 2). Esta serie de cambios

coincide también con la hipótesis de convergencia, que invoca la aparición independiente de un carácter por rutas de transformación distintas.

Es importante aclarar que el estudio de la convergencia es válido haciendo claro el nivel jerárquico de análisis, ya que la convergencia o la homología puede desaparecer a diferentes niveles de inclusividad (Gould, 2002). Así, cada uno de los tejidos mencionados en estos dos grupos son una sinapomorfía para las plantas, pero los cambios macroscópicos como la succulencia evolucionaron de forma independiente y estructuralmente de manera distinta en niveles de menor inclusividad. Esto permite postular que la convergencia es una cuestión de grado, pues algunos rasgos convergen total o parcialmente y otros no. En el caso mencionado, ciertos elementos presentes en Cactaceae están ausentes en otros grupos suculentos (Albers & Meve, 2002; Mauseth, 2004). Sin embargo, es necesario un enfoque diferente para poder entender esta postura y de estudios complementarios que ayuden a visualizar esta percepción gradual de la similitud.

*Más o menos ¿cuánto se parecen?*

La filogenia representa una hipótesis histórica de relación jerárquica en la que se diagnostican atributos homólogos o convergentes, y cómo éstos surgen y se transforman en los distintos linajes. Sin embargo, el diagnosticar si los atributos son convergentes no necesariamente acaba allí. La filogenia es el medio para preguntar si las hipótesis de convergencia están respondiendo en la misma dirección en la forma y ante las mismas condiciones ambientales. Esta perspectiva de análisis corresponde a los estudios adaptativos. Por lo tanto, es necesario trasladar las preguntas a un contexto cuantitativo que determine estas diferencias.

Entre las herramientas que han permitido evaluar de manera cuantitativa las propuestas de convergencia, al menos en el estudio de la forma, destacan los estudios de análisis estadísticos como regresiones, análisis multivariados, la morfometría tradicional y morfometría geométrica (Harmon et al., 2004; Melville et al., 2006; Revell et al., 2007), que cuantifican y explican de forma gráfica la distribución de la forma en el morfoespacio. La visión de morfoespacio, como una construcción multidimensional, permite concebir a la convergencia como una cuestión gradual y no de “todo o nada” (Gould, 2002; Stayton, 2006). Incluso, se ha sugerido una nomenclatura de acuerdo con la posición relativa que ocupan las formas en el espacio resultante del análisis (Stayton, 2006). Por ejemplo, se le llama convergencia total a aquella en la cual las formas comparadas caen o se traslapan en una

misma área del morfoespacio. La convergencia parcial es aquella en la que las formas caen cercanas en el área pero no se traslapan. Por último, la convergencia paralela se define como aquella donde las formas caen apartadas en el espacio, pero sufren una serie de cambios en la misma dirección.

Los análisis morfométricos se ha aplicado en varios estudios de convergencia (Harmon et al., 2005; Melville et al 2006; Stayton, 2006; Wroe & Milne, 2007) y han mostrado ser un medio cuantitativo útil para corroborar o refutar las propuestas cualitativas de convergencias. Asimismo, el morfoespacio representa un complemento de la filogenia (Fig. 3), pues parte del supuesto que las formas convergentes ocuparán áreas más cercanas entre sí, que entre sus grupos hermanos (Faith & Belbin, 1994; Stayton, 2006, 2008). Estas herramientas se han aplicado tanto a los estados de carácter posterior al análisis filogenético, como a la delimitación y propuestas de atributos previo al análisis (Zelditch et al., 2000). Aunque la aplicación de caracteres continuos integrados en el análisis filogenético ha recibido una gran atención con propuestas en pro y contra (Farris, 1990; Stevens, 2000; Guerrero et al., 2005), es importante resaltar que el uso de metodología estadística es una herramienta importante para someter a prueba las hipótesis de convergencia posterior al análisis jerárquico o como un criterio, a priori, para el planteamiento de estas hipótesis.

#### *El ambiente, el otro componente de la convergencia*

Las especies tienen características morfológicas, fisiológicas o conductuales que se asocian con algunas condiciones observadas en su ambiente (Knouft et al., 2006). En cada una de estas expresiones existen caracteres con valor adaptativo que son redundantes en la filogenia y maximizan el uso de los recursos y en cierta medida determinan la distribución de las especies (Givnish, 1983; Ackerly, 2003). La hipótesis de convergencia nos habla de esta correlación de atributos en diferentes taxones a un régimen de selección, que principalmente son las condiciones ambientales donde se distribuyen. Un ejemplo muy claro de esta correlación son las plantas suculentas (Fig. 1). Las formas extrañas y diversas que tienen estas plantas en los distintos grupos nos ayudan a interpretar su interacción con el ambiente en donde crecen. La naturaleza tridimensional de las plantas suculentas tiene importantes retos para su supervivencia, ya que no sólo están expuestas a estrés hídrico, sino también a las altas temperaturas aire-sustrato (Nobel et al., 1986). De manera simplista, se podría plantear como una lucha por maximizar la relación superficie/volumen. Por un lado, dicha relación permite

retener la mayor cantidad de agua, y por otro lado, tener la mayor superficie para la captura de radiación solar e intercambio de gases (Gibson & Nobel, 1986; Nobel, 1986). Esto también incide en su fisiología y conducta, ya que para evitar la mayor pérdida de agua metabolizan los ácidos orgánicos en lo que se conoce como metabolismo CAM, por lo que los estomas realizan el intercambio gaseoso por la noche y la fotosíntesis en el día (Nobel, 1986).

Este ejemplo ilustra cómo atributos redundantes se correlacionan con un ambiente similar. Este planteamiento de las condiciones ambientales se vincula con el concepto de “nicho”, que es una metáfora empleada para poder explicar el lugar que ocupa un organismo en la naturaleza (Schoener, 1982). Esta idea ha resultado central para la ecología, pero también es uno de los conceptos más difíciles de abordar (Leibold, 1995; Milesi & Lopez, 2005). La convergencia y el nicho comparten una historia común, ya que el razonamiento de ambas ideas surgió de la observación de atributos repetidos en ambientes similares pero en lugares distintos (Grinnell, 1924; Milesi & Lopez, 2005). Esta sección no pretende ser otra meta-revisión del concepto, sino sólo abordar de forma breve algunos de los principales aportes del concepto de nicho y cuál ha sido el impacto del fenómeno de convergencia en el desarrollo del mismo.

Uno de los pioneros de este concepto fue Joseph Grinnell (1917, 1924), que a pesar de no ser el primero en usar el término “nicho”, sí lo fue en plantear una idea más extensa del mismo (Griesemer, 1992). El nicho ecológico o ambiental según Grinnell se describe en términos de las condiciones necesarias para la existencia de una especie en un lugar en el ambiente físico, sin dejar de lado el componente biótico y sus hábitos alimenticios. Grinnell menciona que los nichos son generados por el ambiente y son llenados por los organismos. Además, el nicho en un hábitat es ocupado sólo por una especie, lo que es considerado ahora como el principio de exclusión (Silvertown, 2004). Grinnell apoyó su idea del nicho señalando eventos de convergencia, mencionando que existen tipos ecológicos similares, derivados de ancestros distintos, que responden a los mismos requerimientos en regiones apartadas.

Más tarde, Elton (1927) propone un concepto del nicho donde destaca el papel de las especies en su ambiente, enfatizando el tamaño de los organismos, sus relaciones tróficas y el impacto de las mismas sobre el ambiente. Elton al igual que Grinnell resalta el notable ‘paralelismo’ (convergencia) en nichos encontrados en animales de áreas muy distantes. Esta idea sirvió para enfatizar el papel funcional de las especies y cómo éstas ocupaban los ambientes de manera similar en diferentes comunidades (Leibold, 2005; Chase & Leibold,

2003). A diferencia de otros autores, la propuesta de Elton planteó que una o más especies pueden ocupar el mismo nicho en los mismos o distintos lugares.

Una de las piezas fundamentales en el desarrollo de la teoría del nicho es el trabajo de Hutchinson (1957), ya que provee de una aproximación cuantitativa bajo un planteamiento geométrico (Schoener, 1989; Chase & Leibold, 2003). Así el nicho es un hipervolumen en un espacio ecológico multidimensional, y está determinado por cada uno de los factores ecológicos favorables necesarios para que la especie pueda existir indefinidamente en un área. Cada elemento del hipervolumen representa un eje o dimensión del nicho que se puede medir. Así el nicho hutchinsoniano se compone de dos elementos: El *nicho fundamental* que se construye de todas los factores ecológicos donde una especie puede persistir sin la interacción con otra especie. El *nicho realizado* que representa un subconjunto del fundamental, y está limitado por la presencia de otra especie y no se traslapa. Hutchinson considera al nicho como una propiedad de la especie y no puede ser ocupado por otra especie, incluso en sitios distintos.

Los conceptos de Grinnell como de Elton resultan sin problemas en la aceptación de que especies distintas en lugares diferentes tengan un nicho similar. De hecho, la observación de convergencias fue fundamental para sus ideas del nicho, así como para validar la independencia del nicho de las especies (Schoener, 1989; Leibold, 1995). En cambio, Hutchinson no provee de ejemplos o menciones de este fenómeno, ya que se centra en las interacciones de competencia entre especies dentro de una misma área. Sin embargo, su planteamiento restringe a cada especie a un nicho único, lo que sugiere que incluso especies potencialmente convergentes en áreas distintas no podrían traslaparse en los mismos requerimientos del nicho (Colwell & Rangel, 2009).

Una de las ideas de nicho que actualmente se ha propuesto es una aproximación mecanicista (Leibold, 1995; Chase & Leibold, 2003; Kearney, 2006; Soberón, 2007), e involucra el pensamiento de Grinnell y Elton bajo un contexto hutchinsoniano y la competencia como un factor importante de la estructura de la comunidad. El concepto plantea que el nicho son todas aquellas condiciones ambientales (bióticas y abióticas) que permiten a la especie o a las poblaciones satisfacer sus requerimientos mínimos, para que la tasa de nacimiento de una población sea igual o mayor que la tasa de mortalidad, incluyendo el impacto *per capita* de las especies sobre sus recurso (Chase & Leibold, 2003). En este

planteamiento la relación especie-ambiente es semi-independiente, ya que en primera instancia las especies llegan a un área con ciertas condiciones y después interactúa con su entorno (Leibold, 1995; Chase & Leibold, 2003). En estas aproximaciones se han reconocido dos componentes, el que involucra las condiciones ambientales a escala gruesa (componente grinelliano), y el que se da a escala más fina (componente eltoniano) que involucra las interacciones e impacto en los recursos (Soberón, 2007). El nicho bajo esta propuesta mecanicista se ha enfocado principalmente al estudio de la dinámica dentro de una comunidad y entre pares de especies (Chase & Leibold, 2003; Soberón, 2007). Mientras que en los estudios de convergencia entre comunidades o ensambles de especies en sitios distintos se sigue utilizando el nicho *sensu* Hutchinson (Harmon et al., 2004; Knouft et al., 2006), incluso el planteamiento teórico de los sistemas de modelado ambiental se apoyan en este concepto (Peterson, 2001; Peterson & Soberón, 2005).

El nicho es una abstracción que pretende explicar la compleja gama de interacciones que determinan que la especie esté o no en una cierta área. La intrincada historia del concepto y su polémica definición e interpretación ha resaltado su división arbitraria de las interacciones entre las especies y el ambiente. Sin embargo, la discusión alrededor de la controversia de qué concepto es mejor no compete a los alcances de este trabajo. No obstante, es importante reconocer que los estudios basados en una escala gruesa o escala fina nos da un punto de partida útil, siempre y cuando tomemos en cuenta que las relaciones entre los individuos y el entorno resultan en patrones diferentes al observarlos a escalas distintas (Guisan & Thuiller, 2005; Soberón, 2007).

En el caso de cuantificar cuáles son los factores climáticos o físicos que influyen en la supervivencia de los organismos, así como poder identificar patrones redundantes entre organismos y ambiente, recae en la perspectiva del espacio ambiental. La metodología de sistemas de información geográfica y de modelado de distribución de las especies no sólo ha permitido cuantificar dichos requerimientos, sino que ha abordado muchos fenómenos naturales como extinciones (Martínez-Meyer et al., 2004), invasiones (Peterson, 2003), distribución potencial (Raxworthy et al., 2003), así como la evaluación sobre la similitud o el traslape de los requerimientos ambientales (Warren et al., 2008). La evaluación de la similitud ambiental, al igual que similitud morfológica, se puede plantear como una cuestión de gradualidad, donde se puede considerar que los requerimientos ambientales son idénticos, es

decir no hay diferencias entre ellos, o que los ambientes son similares, es decir hay diferencias pero también correspondencia de características, o que estos sean distintos. La intención es puntualizar que las herramientas de sistemas de información geográfica y de modelado del nicho brinda la oportunidad de comparar cuantitativa y gráficamente la similitud de los requerimientos ambientales que podrían estar correlacionados con los atributos morfológicos, fisiológicos y conductuales de los organismos. La aplicación de herramientas cuantitativas al fenómeno de convergencia permitirá someter a prueba el componente del régimen ambiental; un tema que es ampliamente olvidado en muchos análisis o abordado cualitativamente.

### *Comentarios finales*

La convergencia sea o no un fenómeno común en la historia evolutiva ha resultado una hipótesis de gran utilidad en el desarrollo de diferentes líneas de investigación en la biología. En nuestro patrón jerárquico fuera de la apreciación de que la convergencia es una forma de “ruido” o de su implicación en el esquema taxonómico, podemos ver a las convergencias como una oportunidad de evaluar la propuesta del carácter y sus estados, ya sea en la búsqueda de afinar las hipótesis de similitud o de reconocerla como homoplasias genuinas. Esta reevaluación de caracteres debe hacerse siempre bajo un marco de criterios explícitos que permita su repetición (Tabla 1). El planteamiento de hipótesis de similitud robustas resulta en hipótesis filogenéticas más confiables, que permiten plantear los procesos que dieron origen a este fenómeno de similitud independiente. No obstante, a pesar de que el estudio de la convergencia ha sido extenso, aún hay controversia acerca de los límites con respecto a otros fenómenos de similitud como el paralelismo. La evidencia obtenida de estudios de evo-devo muestran que dichos límites son cada vez más difusos (Arendt & Reznick, 2007).

El planteamiento de convergencias putativas en la filogenia no debe representar la única vía de prueba de este fenómeno, sino que debe servir como un medio para el empleo de diferentes herramientas cuantitativas que permitan una evaluación contundente del mismo. Los atributos convergentes ofrecen la oportunidad de evaluar múltiples correlaciones entre formas, funciones o conductas y su relación con variables ambientales. Pero debe ser claro el nivel al que se lleva la comparación, así como los alcances y límites de las mismas. En una escala gruesa podría encontrarse que la convergencia sea un evento común, como respuestas fisiológicas o funcionales (Meinzer, 2003), pero cuando se observa a una escala más fina los patrones podrían ser más difusos y las convergencias se reducen destacando más divergencias



(Luttge et al., 2001; Melville et al., 2006). Sin embargo, la convergencia entre organismo-ambiente no es una cuestión de “todo o nada”, porque las especies se encuentran traslapadas en diferentes grados en algunas variables morfológicas, fisiológicas, conductuales, ambientales, etc., mientras que en otras no lo están (Harmon et al., 2004; Elias et al., 2008). Si bien muchos atributos están fuertemente relacionados a condiciones ambientales particulares, existen diferentes estrategias para abordarlas, así como procesos históricos como las extinciones o la contingencia histórica (Martínez-Meyer, 2005; Melville et al., 2006) que podrían determinar que en condiciones similares no encontremos análogos morfo-funcionales.

La hipótesis de convergencia plantea una relación de la similitud de los atributos y su correlación con el ambiente, es decir que las características ambientales pueden predecir las morfológicas o funcionales y viceversa, por lo que un estudio completo de este fenómeno implicaría la evaluación de la filogenia, los atributos morfológicos y el ambiente. La aplicación de las diferentes herramientas en el estudio de la convergencia representará un estudio determinante en el entendimiento de que tan similar es similar.

### **Agradecimientos**

A Héctor Hernández, Julieta Rosell, Eduardo Domínguez-Licona por sus atinados comentarios en mejora del presente documento. El presente documento fue apoyado por una beca del CONACYT 48332 y del Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. También agradezco el apoyo recibido de PAPIIT/DGAPA IN228207.

### **Bibliografía**

1. Ackerly, D. D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Science* 164: S165-S184.
2. Albers, F. & U. Meve. 2002. Illustrated handbook of succulent plants: Asclepiadaceae. Springer, Berlin.
3. Allen, C. R. 2006. Discontinuities in ecological data. *Proceedings of the National Academy of Science* 16: 6083-6084.
4. Anderson, R. P., D. Lew & A. T. Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modeling* 162: 211-232.
5. APG. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 531-553.
6. Araújo, M. B. & A. Guisan. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modeling. *Journal of Biogeography* 33: 1677-1688.
7. Archie, J. W. 1996. Measures of homoplasy. 153-188 pp. in M.J. Sanderson & L. Hufford (eds.). *Homoplasy: the Recurrence of Similarity in Evolution*. Academic Press, San Diego.
8. Arendt, J. & D. Reznick. 2007. Convergence and parallelism reconsidered: what have we learned about the genetics of adaptation? *Trends in Ecology & Evolution* 23: 26-32.
9. Bennici, A. 2003. The convergent evolution in plants. *Rivista di Biologia* 96: 485-490.
10. Bossuyt, F. & M. C. Milinkovitch. 2000. Convergent adaptive radiations in Madagascar and Asian ranid frogs reveal covariation between larval and adult traits. *Proceedings of the National Academy of Science* 97: 6585-6590.

11. Brigandt, I. 2003. Homology in comparative, molecular, and evolutionary developmental biology: the radiation of a concept. *Journal of Experimental Zoology*. 299B: 9-17.
12. Brooks, D. R. 1996. Explanations of homoplasy at different levels of biological organization. 3-36 pp. *in*: M.J. Sanderson & L. Hufford (eds.). *Homoplasy: the Reccurrence of Similarity in Evolution*. Academic Press, San Diego.
13. Brower, A. Z. & V. Schawaroch. 1996. Three steps of homology assessment. *Cladistics* 12: 265-272.
14. Carine, M. A. & R. W. Scotland. 1999. Taxic and Transformational Homology: Different ways of seeing. *Cladistics* 15: 121 – 129
15. Carlquist, S. 2001. *Comparative Wood Anatomy*. Springer. New York.
16. Chang, J. T. & J. Kim. 1996. Explanations of homoplasy at different levels of biological organization. 3-36 pp. *in*: M.J. Sanderson & L. Hufford (eds.). *Homoplasy: the Reccurrence of Similarity in Evolution*. Academic Press, San Diego.
17. Chase, J. M. & M.A. Leibold . 2003. *Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
18. Christoffersen, M. L. 1995. Cladistic taxonomy, phylogenetic systematics, and evolutionary ranking. *Systematic Biology* 44: 440-454.
19. Coddington J. A. 1994. The roles of homology and convergence in studies of adaptation. 53-78 pp. *in*: P. Eggleton & R. I. Vane-Wright (eds.). *Phylogenetics and Ecology*. Academic Press.
20. Cody, M. L. 1973. Character Convergence. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 189-211.
21. Colwell, R. K. & T. F. Rangel. 2009. Hutchinson’s duality: The once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: Supp. 2. 19651-19658.
22. De Luna, E. & B. D. Mishler. 1996. El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59: 131-146
23. De Pinna, M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 317–338.
24. Desutter-Grandcolas, L., F. Legendre, P. Grandcolas, T. Robillard, & J. Murienne. 2005. Convergence and parallelism: is a new life ahead of old concepts? *Cladistics* 21: 51-61.
25. Donoghue, M. J. 1992. Homology. 170-179 pp. *in* E. Fox Keller, E.A. Lloyd (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*. Harvard University Press. London.
26. Donoghue, M. J. & R. H. REE. 2000. Homoplasy and Developmental Constraint: A Model and an Example from Plants. *American Zoologist* 40:759–769.
27. Donoghue, M. J. & M. J. Sanderson. 1994. Complexity and homology in plants. 394-423 pp. *in*: Hall, B.K. (ed.). *Homology: The Hierarchical of Comparative Biology*. Academic Press. San Diego.
28. Elias, M. Z Gompert, C. Jiggins, & K. Willmott. 2008. Mutualistic interactions drive ecological niche convergence in a diverse butterfly community. *Plos Biology*. 6. e300.
29. Elton, C. 1927. *Animal Ecology*. Sedgwick and Jackson, London.
30. Endress, P. K. 1996. Homoplasy in Angiospem flowers. 303–326 pp. *in* M.J. Sanderson & L. Hufford (eds.). *Homoplasy: the Reccurrence of similarity in Evolution*. Academic Press, San Diego.
31. Endress, P. K. 2003. What should a “complete” morphological phylogenetic analysis entail? 131-164 pp. *in*: T. F. Stuessy, V. Mayer & E. Hörandl (eds.). *Deep Morphology. Toward a Renaissance of Morphology in Plant Systematics*. A. R. Gantner Verlag K.G. Lichtenstein.
32. Enquist, B. J. & K. J. Niklas. 2002. Global allocation rules for patterns of biomass in seed plants. *Science* 295: 1517-1520.
33. Farris, J. S. 1990. Phenetics in camouflage. *Cladistics* 6: 91–100.
34. Faith, D. P. & L. Belbin. 1994. Distinguishing phylogenetical effects in multivariate models relating Eucalyptus convergent morphology to environment. 169-188 pp. *in*: P. Eggleton & R. I. Vane-Wright (eds.). *Phylogenetics and Ecology*. Academic Press.

35. Felger, R. & J. Henrickson 1997 Convergent adaptive morphology of a Sonoran desert cactus (*Peniocereus striatus*) and an African spurge (*Euphorbia cryptospinosa*). *Haseltonia* 5:77–85.
36. Futuyma, D.J. 1998. *Evolutionary Biology*, third ed. Sinauer Associates Inc., Sunderland.
37. Gaubert, P., W. C. Wozencraft, P. Cordeiro-Estrela, & G. Veron. 2005. Mosaics of convergences and noise in morphological phylogenies: What's in a viverrid-like carnivoran? *Systematic Biology* 54: 865-894.
38. Gibson, A. C. & P.S. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press. USA.
39. Givnish, T. J. 1983. On the economy of plant form and function. 1-9 pp. *in* T. J. Givnish (eds.). *Proceedings of the Sixth Maria Moors Cabot Symposium, Evolutionary Constraints on Primary Productivity: adaptive patterns of energy capture in plants*. Harvard Forest. Cambridge University Press. Cambridge.
40. Gould, S. J. 2002. *The structure of evolutionary theory*. Harvard University Press, Cambridge.
41. Greenwood, 2005. Leaf form and the Reconstruction of Past Climates. *New Nat.* 355-357.
42. Griesemer, J. R. 1992. Niche: historical perspectives. 231-240 pp. *in*: EF Keller & EA Lloyd (eds). *Keywords in evolutionary biology*. Harvard Univ. Press.
43. Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34: 427–433.
44. Grinnell, J. 1924. Geography and evolution. *Ecology* 5: 113-224.
45. Guerrero J. A., E. De Luna & C. Sánchez-Hernández. 2003. Morphometrics in the quantification of character state identity for the assessment of primary homology: an analysis of character variation of the genus *Artibeus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 45–55.
46. Guisan, A. O. & W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering mores than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993-1009.
47. Harmon, L. J., J. J. Kolbe, J. M. Cheverud, & J. B. Losos. 2004. Convergence and the multidimensional niche. *Evolution* 59: 409–421.
48. Harvey, P. H. & M. D. Pagel. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press.
49. Hawkins, J.A., Coding characters for phylogenetic analysis. Taylor and Francis, London.
50. Hawkins, J.A., C.E. Hughes & R.W. Scotland. 1997. *Primary homology assessment, characters and character states*, *Cladistics* 13: 275–283.
51. Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
52. Hernández, H. 2006. *La vida en los desiertos mexicanos*. Colección La Ciencia para Todos. FCE, SEP, CAB. México.
53. Hillis & J. J. Wiens. 2000. Molecules versus Morphology in Systematics: Conflicts, Artifacts, and Misconceptions. 1-19 pp. *in* J. J. Wiens. *Phylogenetic Analysis of Morphological Data*. Smithsonian Institution Press. Washington.
54. Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton Univ. Press, New Jersey.
55. Hubbell, S. P. 2006. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology* 87: 1387–1398.
56. Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia Quantitative Biology* 22: 415-427.
57. Kaplan, D. R. 2001. The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology. *American Journal of Botany* 88: 1711-1741.
58. Kearney, M. 2006. Habitat, environment and niche: what are we modeling? *Oikos* 115: 186-191.
59. Kleisner, K. 2007. The formation of the theory of homology in biological sciences. *Acta Biotheoretica* 55: 317-340.
60. Knouft, J. H., J. B. Losos, R. E. Glor, & J. J. Kolbe. 2006. Phylogenetic analysis of the evolution of the niche in lizard of the *Anolis sagrei* group. *Ecology* 8: S29-S38.
61. Kocher, T. D., J. A. Conroy, K. R. McKaye & J. R. Stauffer. 1993. Similar morphologies of cichlid fish in Lakes Tanganyika and Malawi are due to convergence. *Molecular*

- Phylogenetics and Evolution* 2: 158-165.
62. Larson, A., & J. B. Losos. 1996. Phylogenetic systematics of adaptation. 187–219 pp. in M. R. Rose & G. V. Lauder (eds.). *Adaptation*. Academic Press, San Diego.
  63. Leal, M., A. K. Knox, & J. B. Losos. 2002. Lack of convergence in aquatic *Anolis* lizards. *Evolution* 56: 785-791.
  64. Leibold, M. A. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community concepts. *Ecology* 76: 1371-1382.
  65. Leibold, M. A. 2008. Return of the niche. *Nature* 454: 39-40.
  66. Losos, J. B. 1992. The evolution of the convergent structure in Caribbean *Anolis* communities. *Systematic Biology* 41: 403-420.
  67. Losos, J. B. 2001. Evolution: a lizards tale. *Scientific American* 64-69.
  68. Lüttge, U., F. Maresha, M. Liebig, U. Rascher & E. Beck. 2001. Ecophysiology of niche occupation by two giant rosette plants, *Lobelia gibberoa* Hemsl and *Solanecio gigas* (Vatke) C. Jeffrey, in an Afromontane Forest Valley. *Annals of Botany* (London) 88: 267-278.
  69. Martínez-Meyer, E. 2005. Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species' potential distributions. *Biodiversity Informatics* 2: 42-55.
  70. Martínez-Meyer, E., A. Townsend Peterson & W. W. Hargrove. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 13: 305–314.
  71. Martorell, C. 2002. Morfología funcional de la rosetófilia: ¿Plantas que cosechan la neblina?. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología. UNAM.
  72. Mauseth, J. D. 1995. Collapsible Water-Storage Cells in Cacti. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 122: 145-151.
  73. Mauseth, J. D. 1988. *Plant Anatomy*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. Menlo Park California.
  74. Mauseth J. D. 2004. The structure of photosynthetic succulent stems. In plants other than cacti. *International Journal of Plant Science* 165: 1–9.
  75. Meinzer, F. C. 2003. Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia* 134:1-11.
  76. Melville, J., L. J. Harmon, & J. B. Losos. 2006. Intercontinental community convergence of ecology and morphology in desert lizards. *Proceedings of the Royal Society of Biology* 273: 557-563.
  77. Milesi, A. F. & J. Lopez. 2005. El concepto de nicho en ecología aplicada: del nicho al hecho hay mucho trecho. *Ecología Austral* 15: 131-148.
  78. Nevo, E. 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 269-308.
  79. Niinemets, U. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82: 453-469.
  80. Nobel, P. S. 1983. Form and orientation in relation to PAR interception by cacti and agaves. 83-103 pp. in Givnish, T.J. (eds.). *Proceedings of the Sixth Maria Moors Cabot Symposium, Evolutionary Constraints on Primary Productivity: adaptive patterns of energy capture in plants*. Harvard Forest. Cambridge University Press. Cambridge.
  81. Nobel, P. S. 1986. Form and orientation in relation to PAR interception by cacti and agaves. In T. J. Givnish (eds.). *Proceedings of the Sixth Maria Moors Cabot Symposium, Evolutionary Constraints on Primary Productivity: adaptive patterns of energy capture in plants*. Harvard Forest. Cambridge University Press. Cambridge.
  82. Nobel, P. S., G. N. Geller, S. C. Kee, & A. D. Zimmerman. 1986. Temperatures and thermal tolerances for cacti exposed to high temperatures near the soil surface *Plant, Cell and Environment* 9: 279-287
  83. Olson, M. E. 2002. Intergeneric relationships within the Caricaceae-Moringaceae clade

- (Brassicales), and potential morphological synapomorphies of the clade and its families. *International Journal of Plant Science* 163: 51–65.
84. Olson, M. E. 2005. Typology, homology, and homoplasy in comparative wood anatomy. *IAWA* 26: 507-523.
  85. Owen, R. 1843. Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals. Delivered at the Royal College of Surgeons. Longman Brown. London.
  86. Paterson, T. B., T. J. Givnish. 2002. Phylogeny, concerted convergence, and phylogenetic niche conservatism in the core liliales: insights from *rbcL* and *ndhF* sequence data. *Evolution* 56: 233-252.
  87. Patterson, C. 1982. Homology: the hierarchical basis of comparative biology / Morphological characters and homology. 21-74 pp. in K. A. Joysey & A. E. Friday (eds.). Problems of Phylogenetic Reconstruction. Academic Press, London and New York.
  88. Patterson, C. 1988. Homology in classical and molecular biology. *Molecular Biology and Evolution* 5: 603–625.
  89. Peet, R. K. 1978. Ecosystem convergence. *American Naturalist* 112: 441-459.
  90. Peterson, A. T. 2001. Predicting species geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor* 103: 599-605.
  91. Peterson, A. T. 2003. Predicting the Geography of Species' Invasions via Ecological Niche Modeling. *The Quarterly Review of Biology* 78: 419-433.
  92. Poe, S. & J. J. Wiens, 2000. Character Selection and Methodology of Morphological Phylogenetics. 20-36 pp. in J. J. Wiens. Phylogenetic Analysis of Morphological Data. Smithsonian Institution Press. Washington.
  93. Raven, P. H., R. F. Evert, & S. E. Eichhorn. 1986. Biology of plants. W.H. Freeman. New York.
  94. Raxworthy, C. J., E. Martinez-Meyer, N. Horning, R. A. Nussbaum, G. E. Schneider, M. A. Ortega-Huerta & A. T. Peterson. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature* 426: 837-841.
  95. Reich, P., M. B. Walters & D. S. Ellsworth. 1997. From tropics to Tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Science* 94: 1373-1374.
  96. Reiss, K. Z. 2001. Using phylogenies to study convergence: The case of the ant-eating mammals. *American Zoologist* 41: 507-525.
  97. Rieppel, O. 1988. Fundamentals of Comparative Biology. Basel. Birkhauser-Verlag.
  98. Rieppel, O. 1994. Homology, Topology, and Typology: the History of Modern Debates. 63-100 pp. in Hall, B. K. (ed.). Homology: The Hierarchical of Comparative Biology. Academic Press. San Diego, California.
  99. Rieppel, O. & M. Kearney. 2002. Similarity. *Biological Journal of the Linnean Society* 75: 59–82.
  100. Ritz, C. M., N. F. A. Zimmermann & F. H. Hellwig. 2003. Phylogeny of subsect. *Meleuphorbia* (A. Berger) Pax & Hoffm. (*Euphorbia* L.) reflects the climatic regime in South Africa. *Plant Systematic and Evolution* 241: 245–259
  101. Rondinini, C., K. A. Wilson, L. Boitani, H. Grantham, & H. P. Possingham. 2006. Tradeoffs of different types of species occurrence data for use in systematic conservation planning. *Ecology Letters* 9: 1136-1145.
  102. Sanders, W. B. 2006. A feeling for the superorganism: expression of plant form in the lichen thallus. *Botanical Journal of the Linnean Society* 150: 89-99.
  103. Sarmiento, G. 1972. Ecological and floristic convergences between seasonal plant formations of tropical and subtropical South America. *Journal of Ecology* 60. 367-410.
  104. Scheffer, M. & H. Van Nes. 2006. Self-Organized Similarity, the Evolutionary Emergence of Groups of Similar Species. *Proceedings of the National Academy of Science* 103: 6230-6235.
  105. Schluter, D. 1986. Test for similarity and convergence of finch communities. *Ecology* 67: 1073-1083.
  106. Schoener, T. W. 1989. The ecological niche. 79-113 pp. in: J.M Cherrett (ed.). Ecological concepts: The contribution of Ecology to an understanding of the natural world. Blackwell

- Scientific Publications.
107. Scotland, R.W. 1994. Cladistic Theory. 3-13 pp. in P. L. Forey, C. J. Humphries, I. L. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert, & D. M. Williams. *Cladistics: A Practical Course in Systematics*. Clarendon Press. Oxford.
  108. Silvertown, J., K. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 605-611.
  109. Silvertown, J., K. McConway, D. Gowing, M. Dodd, M. F. Fay, J. A. Joseph, K. Dolphung. 2006. Absence of phylogenetic signal in the niche structure of meadow plant communities. *Proceedings of the Royal Society of London B series* 273: 39-44.
  110. Simpson, M. G. 2006. *Plant systematics*. Elsevier-Academic Press. Amsterdam.
  111. Smith, L. G. 1996. What is the role of cell division in leaf development? *Seminars in Cell and Developmental Biology* 7: 839-848.
  112. Soberón, J. 2007. Grinnellian and eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10: 1115-1123.
  113. Soberón, J. & A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10.
  114. Stayton, C. T. 2006. Testing hypotheses of convergence with multivariate data: morphological and functional convergence among herbivorous lizards. *Evolution* 60: 824-841.
  115. Stayton, C. T. 2008. Is convergence surprising? An examination of the frequency of convergence in simulated datasets. *Journal of Theoretical Biology* 252: 1-14.
  116. Stearns, S. & R. F. Hoekstra. 2000. *Evolution: an introduction*. Oxford. USA.
  117. Stensland, E., A. Angerbjorn, & P. Berggren. 2003. Mixed species group of mammals. *Mammal Review* 33: 205-223.
  118. Stevens, P. F. 2000. On characters and character states: do overlapping and non-overlapping variation, morphology and molecules all yield data of the same value? In: R. Scotland, R. T. Pennington (eds). *Homology and systematics: coding characters for phylogenetic analysis*. The Systematics Association Special Volume no. 58. London: Taylor & Francis, 81-105.
  119. Stevens, P. F. 2001 onwards. Angiosperm Phylogeny Website. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
  120. Sylvester, A. W., L. Smith, & M. Freeling. 1996. Acquisition of identity in the developing leaf. *Annual Review of Cell and Developmental Biology* 12: 257-304.
  121. Tomlinson, P. B. 1984. Homology: an empirical view. *Systematic Botany* 9: 374-381.
  122. Thuiller, W., S. Lavorel, G. Midgley, S. Lavergne, & T. Rebelo. 2004. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology* 85: 1688-1699.
  123. Wagner, G. P. 1989. The origin of morphological characters and the biological basis of homology. *Evolution* 43: 1157-1171.
  124. Wake, D. B. 1991. Homoplasy: the result of natural selection, or evidence of design limitations? *American Naturalist* 138: 543-567.
  125. Warren, D. L., R. E. Glor & M. Turelli. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62-11: 2868-2883
  126. Weiss, M. R. 1995. Floral color change: A widespread functional convergence. *American Journal of Botany* 82: 167-185.
  127. Wenzel, J. W. & M. E. Siddall. 1999. Noise. *Cladistics* 15: 51-64.
  128. West-Eberhard, M. J. 1992. Adaptation: current usages. 13-18 pp. in Fox Keller, E., E. A. Lloyd (eds.). *Keywords in evolutionary biology*. Harvard University Press. London.
  129. Wiens, J. J., P. T. Chippindale, & D. M. Hillis. 2003. When are phylogenetic analysis misled by convergence? A case study in Texas cave salamanders. *Systematic Botany* 52: 501-514.
  130. Williams, D. M. 2004. Homologues and Homology, Phenetics and Cladistics: 150 years of progress. 191-224 pp. in D. M. Williams & P. L. Forey (eds.). *Milestones in Systematics*. CRC Press. Boca Raton, Florida.

131. Wroe, S. & N. Milne. 2007. Convergence and remarkably consistent constraint in the evolution of carnivore skull shape. *Evolution* 61: 1251–1260.
132. Zelditch, M. L., D. L. Swiderski, & W. L. Fink. 2000. Discovery of Phylogenetic Characters in Morphometric Data. 37-83 pp. *in* J. J. Wiens. *Phylogenetic Analysis of Morphological Data*. Smithsonian Institution Press. Washington.
133. Zelditch, M. L., D. L. Swiderski, H. D. Sheets & W. L. Fink. 2004. *Geometric morphometrics for biologists: A primer*. Elsevier Academic. Amsterdam.

Tabla 1. Autores seleccionados y sus criterios para el reconocimiento de homologías y homoplasias. El orden de cada columna no implica correspondencia entre los criterios de cada autor, aunque sí muestran el orden de aplicación.

Patterson, 1982	Similitud	Conjunción	Congruencia
Rieppel, 1988	Correspondencia topográfica	Correspondencia congruente o incongruente	
Wagner, 1989	Conservación	Individualidad	Unicidad
De Pinna, 1991	Homología primaria	Homología secundaria	
Brower & Schwaroch, 1996	Identidad topográfica	Identidad del estado de carácter	Homología
Poe & Wiens, 2000	Trabajo exploratorio	Colección y organización de los datos	Análisis

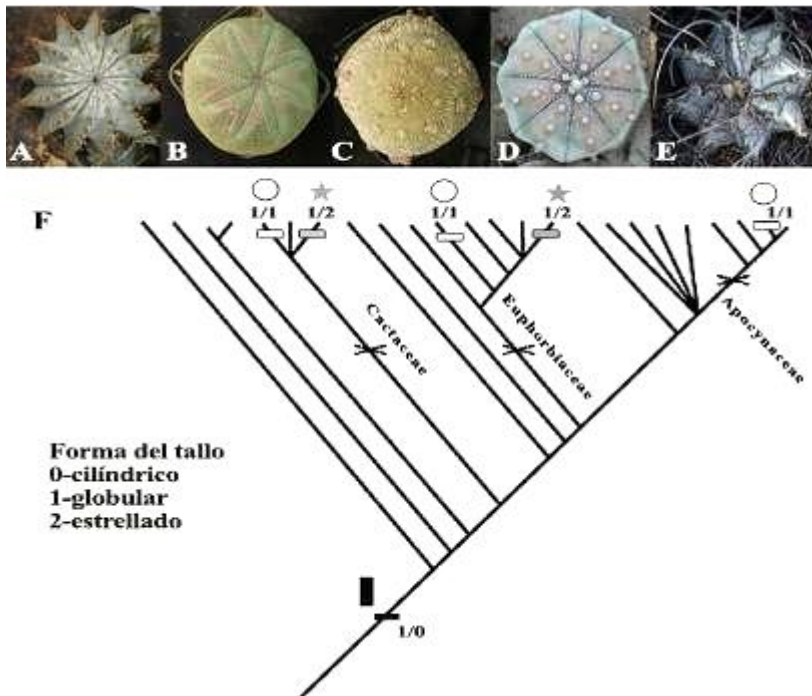


Figura 1. El modelo vegetal de evolución convergente y la incongruencia de las formas suculentas. A-E. Especies de las familias convergentes. Euphorbiaceae: A- *Euphorbia horrida*, B- *E. obesa* Apocynaceae: C- *Pseudolithos migiurtinus*. Cactaceae: D- *Astrophytum asterias*, E- *A. capricorne*. F. Filogenia simplificada, basada en Stevens (2001), donde se observa cómo las formas del tallo globular y estrellado aparecieron de forma independiente.



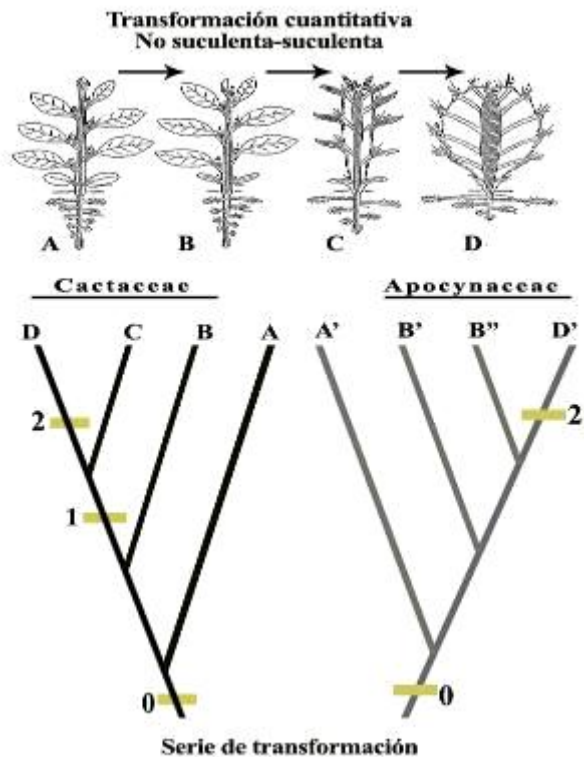


Figura 2. Homología transformacional y convergencia transformacional. A-D. Ilustración de la transformación cuantitativa que ocurrió en algunas de las especies suculentas de Cactaceae (basado en Kaplan, 2001). En la parte de abajo, los cladogramas simplificados de Cactaceae y Apocynaceae muestran la serie de transformación de una serie de caracteres en cada grupo. Células no colapsables (estado 0); Células con paredes delgadas pero no-colapsables (estado 1); células con paredes plegadas y colapsables (estado 2). Aun cuando cada grupo presenta el estado 0 y deriva en el estado 2 en alguno de sus miembros, el proceso de desarrollo es distinto. A y A' son los grupos hermanos de cada grupo (Gelsemiaceae en Apocynaceae y *Anacampseros* en Cactaceae), B, B', B'', C y D, D' corresponden a la serie de transformación en la parte de arriba.

## CAPÍTULO 2

**To converge or not to converge in environmental space. Testing for similar environments between analogous succulent plants of North America and Africa**

Leonardo O. Alvarado-Cardenas; Enrique Martinez-Meyer; Teresa P. Feria; Luis E. Eguiarte; Hector M. Hernandez; Guy Midgley; Mark E. Olson  
**Publicado en Annals of Botany 2013; doi: 10.1093/aob/mct078**

# To converge or not to converge in environmental space: testing for similar environments between analogous succulent plants of North America and Africa

Leonardo O. Alvarado-Cárdenas<sup>1,\*</sup>, Enrique Martínez-Meyer<sup>1</sup>, Teresa P. Feria<sup>2</sup>, Luis E. Eguiarte<sup>3</sup>, Héctor M. Hernández<sup>1</sup>, Guy Midgley<sup>4</sup> and Mark E. Olson<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, CU, AP 70-367, Coyoacán 04510 México DF, Mexico,*

<sup>2</sup>*Department of Biology, University of Texas-Pan American, 1201 W. University Drive, Edinburg, TX 78541, USA,*

<sup>3</sup>*Departamento de Ecología Evolutiva. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, CU, Coyoacán 04510 México DF, Mexico and*

<sup>4</sup>*Climate Change Research Group, Kirstenbosch Research Centre, South African National Biodiversity Institute, PBag x7, Claremont, Cape Town 7735, South Africa*

\* For correspondence. E-mail [leonardo\\_ac@yahoo.com](mailto:leonardo_ac@yahoo.com)

Received: 5 October 2012 Returned for revision: 14 January 2013 Accepted: 20 February 2013

• **Background and Aims** Convergent evolution is invoked to explain similarity between unrelated organisms in similar environments, but most evaluations of convergence analyse similarity of organismal attributes rather than of the environment. This study focuses on the globular succulent plants of the Americas, the cacti, and their counterparts in Africa in the ice-plant, spurge and milkweed families. Though often held up as paragons of convergent morphological evolution, the environmental similarity of these plants has remained largely unexamined from a quantitative perspective.

• **Methods** Five hotspots (centres of high species diversity of globular succulents) were selected, two in Mexico and three in South Africa. Their environments were compared using niche modelling tools, randomization tests of niche similarity and multivariate analyses to test for environmental similarity.

• **Key Results** Although the sites selected have 'similar' but unrelated life forms, almost all our results highlighted more climate differences than similarities between the hotspots. Interprediction of niches within and between continents, a niche equivalence test, and MANOVA results showed significant differences. In contrast, a niche similarity test showed that the comparisons of Cuatrociénegas–Richtersveld, Huizache–Knersvlakte and Huizache–Richtersveld were similar.

• **Conclusions** Differences in rainfall and temperature regimes and the potential effect of edaphic factors may be involved in the differences between the hotspots. In addition, differences in structure, morphology and physiology of the globular succulents may coincide with some of the climatic dissimilarities; i.e. given convergence as the evolution of similar morphologies under similar conditions, then it may be that differing environments diagnose inconspicuous morphological differences. Moreover, although fine-scale differences between sites were found, a coarser perspective shows that these sites are clearly similar as drylands with relatively moderate drought and mild temperatures, illustrating how all studies of convergence must address the issue of how similar two entities must be before they are considered convergent.

**Key words:** Adaptation, convergent evolution, environmental similarity, niche modelling, succulent plants.

## INTRODUCTION

Convergent evolution is a central topic in comparative biology because it is often taken as evidence of adaptation by natural selection (Harvey and Pagel, 1991; Larson and Losos, 1996). Similar attributes in unrelated groups reflect adaptative responses to similar environmental pressures, even though the initial ancestral states were different (Orians and Paine, 1983; Stearns and Hoekstra, 2000; Revell *et al.*, 2007). Convergent evolution has been documented in many cases, including classic examples involving morphological, ecological and behavioral similarities between placental and marsupial 'wolves' (Werdelin, 1986; Wroe *et al.*, 2007), the similar wing shape and size of bats and birds (Norberg, 1981), or the morphological similarity between the cacti of the Americas and spurges and milkweeds of Africa (Peet, 1978; Bennici, 2003). Because the central prediction of convergence

is similar organismal structure and function in similar environmental contexts, it is crucial to evaluate the similarity of the environment just as carefully as organismal similarity.

Most convergence studies have focused on biological attributes as opposed to environmental ones, including morphology (Losos, 1992; Stayton, 2005), community structure (Parsons and Moldenke, 1975; Esler and Rundel, 1999; Melville *et al.*, 2005), physiology (Reich *et al.*, 1997; Meinzer, 2003) and species diversity (Schluter and Ricklefs, 1993). All these studies have provided useful information to understand convergence (Cody and Mooney, 1978; Esler and Rundel, 1999), but because they included only qualitative descriptions of the environment or coarse climatic measurements, they have left untested the crucial assumption of similar environmental pressures.

Newly available climate data allow examination of the environmental aspect of convergence predictions. Convergence

in climatic conditions can be interpreted as overlap in environmental space; in contrast, divergence can be interpreted as different areas in environmental space. These spaces can be estimated from layers of climate variables, reflecting how similar the entities are in their environmental requirements. Environmental information now available (Hijmans *et al.*, 2005) and the tools of geographic information systems (GIS) and species distribution modelling (SDM) make it possible to quantify environmental space for virtually any point on Earth, and to quantify and evaluate their similarities and differences at fine resolution in numerous variables (Kozak *et al.*, 2008; Warren *et al.*, 2008). These tools are able not only to compare climatic factors quantitatively, but they can also help identify environmental factors potentially driving the evolution of a given morphological trait (Kozak *et al.*, 2008), including in a convergent fashion. By finding that dissimilar selective pressures lead to similar morphologies may help reject a hypothesis of convergence (Peet, 1978; Melville *et al.*, 2005).

To test the hypothesis of convergence in environmental requirements quantitatively, we have selected the classic example of apparent convergent evolution between the succulent plants of the American arid regions, the cacti, and their distantly related African analogues, the milkweeds (Apocynaceae), spurges (Euphorbiaceae) and ice-plants (Aizoaceae). This case has illustrated convergent evolution in countless publications for over 100 years (a small selection of examples is presented in Table 1), but quantitative comparisons have been rare and based mainly on morphology rather than environment (Orians and Solbrig, 1977; Felger and Henrickson, 1997; Trager, 1985; Mauseth, 2004). Selection favouring low surface : volume ratios is universally invoked as a potential driving factor in the evolution of succulents. In dry and warm areas, structures with high water storage volume and low surface area across which water can be lost are thought to be favoured (Warming, 1909; Glass and Foster, 1975; Gibson and Nobel, 1986; Mauseth, 2000; Ogburn and Edwards, 2010). The apogee of this tendency is plants that approximate spheres, the shape with maximal volume per unit surface area.

Therefore, to test the hypothesis of climatic convergence, we selected the globular succulents that are found in Cactaceae, Euphorbiaceae and Apocynaceae, which are derived from stems, and those in Aizoaceae, which are derived from leaves (Fig. 1). From different ancestral states unrelated lineages have arrived at similarly globular morphologies under putatively similar selective environments. We selected succulents in general and globular ones in particular as a study system because of a remarkable unanimity in the literature regarding the selective factors behind their evolution. We are aware of no factor other than selection favouring low surface : volume ratios ever having been proposed to explain the spherical bodies of the cacti, ice-plants, spurges and milkweeds, despite their differing anatomical constructions. As a result, the cacti and Old World globular succulents represent an ideal model to test the assumption of environmental similarity implicit in the unchallenged assumption that the globular succulents represent similar responses to similar selection pressures.

We present the first quantitative attempt to evaluate the pervasive assumption of convergence among globular succulent

plants from a bioclimatic perspective. We selected the succulent communities of Cuatrociénegas and El Huizache in the Mexican Chihuahuan Desert, and the Knersvlakte, the Little Karoo and the Richtersveld in the Succulent Karoo, South Africa, because these areas have been singled out as the global hotspots of globular succulent plant diversity (Olson and Dinerstein, 1998; Cowling and Hilton-Taylor, 1999; Hernández *et al.*, 2001; Wyk and Smith, 2001; see Fig. 2). In the terms of the methods used here, our prediction is that areas with high species diversity of putatively similar globular succulents should overlap in environmental space. If similar sets of environmental pressures favour similar growth forms, then the areas of highest diversity of similar globular succulents should diagnose areas of potential climatic similarity. The sites we compared in Mexico and South Africa together support the highest diversity known of globular succulents (Fig. 1). In addition to species diversity, the hotspots are also areas of some of the greatest globular succulent abundance. Although some globular taxa are soil specific (Schmiedel and Jürgens, 1999, 2004), to our knowledge, all hypotheses that have ever been presented to explain the similarity in forms between the succulents of different families on different continents involve the assumption of similar environmental conditions (Table 1; Cowling *et al.*, 1986; Esler *et al.*, 1999; Hernández *et al.*, 2001; Schmiedel *et al.*, 2010). Through our analyses we show how the use of GIS and SDM tools is ideal for detailed evaluation of environmental similarity between globular succulent hotspots in Mexico and southern Africa and discuss reasons for the overlap and lack thereof in our climate data. We conclude with points highlighted by our study that are of relevance to studies of convergence in general.

## MATERIALS AND METHODS

### *Study sites*

To test the often-repeated assumption of environmental similarity between the sites of globular succulent occurrence (Table 1), we selected the main areas perennially singled out as the global hotspots of succulent diversity. We selected these hotspots given that globular succulent species diversity is distributed highly unevenly across the world (Hernández *et al.*, 2001; Wyk and Smith, 2001; Hernández and Gómez-Hinostrosa, 2011), and it seems reasonable to expect that the areas of highest species diversity and abundance of globular succulents should coincide with areas of maximal environmental similarity. Two of these hotspots were in the Chihuahuan Desert, Mexico (MacMahon and Wagner, 1986; Hernández and Bárcenas, 1995; Arriaga *et al.*, 2000; Hernández *et al.*, 2001), and three were in the Succulent Karoo of South Africa (Olson and Dinerstein, 1998; Cowling and Hilton-Taylor, 1999; Wyk and Smith, 2001; Fig. 2; Supplementary Data 1). In Mexico, we selected the two extraordinarily cactus-rich regions known as Cuatrociénegas and El Huizache, both of which in sheer species number far exceed any other similar-sized tracts of the Americas (Desmet and Cowling, 1999; Dinerstein *et al.*, 2000; Hernández *et al.*, 2001). Our delimitation of these areas follows Arriaga *et al.* (2000) and Hernández *et al.* (2001). In South Africa, we

TABLE 1. *List of selected authors citing the example of convergent evolution between American and African succulent plants*

Warming, 1909. See also Glass and Foster, 1975	'The most common and extreme types are Cactaceae in America, <i>Stapelia</i> in South Africa, and species of <i>Euphorbia</i> which occur mainly in Africa. In the various genera there occur a series of shapes whose efficiency has been demonstrated . . . Frequent among such shapes are those like the sphere, prism, or cylinder that combine smallness of surface with largeness of volume.'
Benson, 1969, p. 3. See also Trager, 1985; Wyk and Smith, 2001, p. 61 Jacobsen, 1977, p. 21	'Cactus stems are succulent . . . However, some plants of other families have succulent stems or leaves, and some even have the appearance of cacti. For example, the African succulent spurges ( <i>Euphorbia</i> ) seem almost identical with some cacti.'
Rauh and Kendall, 1984, p. 13. See also Bruyns, 2005	'In the deserts and semideserts of the American continent, the members of the Cactaceae are the outstanding examples of adaptation to the environment. Here we find shrubby species, columnar plants and globular types. Wherever similar conditions prevail in the Old World, it will be noticed that plants from many different families have been compelled to make these modifications.'
Gibson and Nobel, 1986, p. 12. See also Stearns and Hoekstra, 2000, p. 236; Futuyama, 2009, p. 134 Raven <i>et al.</i> , 1986, p. 443	' . . . the growth forms of cacti, indigenous exclusively to the New World, under similar climatic conditions are duplicated as convergents in plant groups of the Old World. This is true not only of the common columnar form but also of the considerably rarer extreme-spherical forms.'
Biesboer and Koukkari, 1992	'In fact, throughout this century evolutionists have commonly cited the similarity of the stem succulent cacti of the Western Hemisphere and the succulent, cactus-like euphorbs of Africa as an example of convergent evolution.'
Ezcurra <i>et al.</i> , 2006, p. 17	'Native cacti . . . occur exclusively in the New World. The comparably fleshy members of the spurge and milkweed families occur mainly in desert regions in Asia and especially Africa, where they play an ecological role similar to that of the New World cacti.'
Mauseth, 2004. See also von Willert <i>et al.</i> , 1992, p. 23	'Chief interest has focused on the many unusual succulent species found in the Old World. Many of these forms have converged morphologically to resemble the Cactaceae. As in the cacti, <i>Euphorbia</i> illustrates almost spherical forms, ridged axes, cylindrical forms, coralline forms, dwarf and arborescent forms and are often well-armed with thorns.'
Eggli and Nyffeler, 2009. See also Hearn, 2009	'The survival strategies of desert plants present some of the most striking cases in nature of evolutionary convergence . . . Such is the case of the succulent cactoid growth form, evolved in Africa from the families Euphorbiaceae, Asclepediaceae and Aizoaceae, and in the Americas from the family Cactaceae.'
Ogburn and Edwards, 2009. See also Ogburn and Edwards, 2010	'Succulent tissues permit certain plants to survive in arid habitats. Examples of plants with stem succulence . . . occur in a number of unrelated families. Among dicots, Cactaceae and Euphorbiaceae are perhaps the most familiar examples, but stem succulence also occurs in Apocynaceae . . .'
Arakaki <i>et al.</i> , 2011	'The 'cactus form', i.e. spiny succulent photosynthetic stems such as those of New World cacti (Cactaceae) and Old World euphorbs (Euphorbiaceae), is the commonly cited textbook example for convergent adaptive evolution''
McGhee, 2011, p. 113–114	'Characteristics such as stem based photosynthesis and a concomitant reduction of leaves, stem succulence, spines, and crassulacean acid metabolism (CAM) photosynthesis are all considered to be adaptations of cacti to water-limited environments (Gibson and Nobel, 1986), a supposition that is supported by the independent acquisition of different combinations of these traits in unrelated lineages that are also drought adapted (e.g. Euphorbiaceae, Agavaceae, Aizoaceae).'
	'Although some 30 plant lineages have been classified as succulent, only a small subset of those are species-rich and ecologically important elements of arid and semiarid ecosystems worldwide. These lineages include the ice-plants . . . , the spurges . . . , the stapeliads . . . and especially the cacti.'
	'Plants of widely differing phylogenetic lineages have repeatedly and convergently evolved succulent stems and leaves . . . such as the Cactaceae (cactuses), Euphorbiaceae (spurges), Aizoaceae (stone plants), and Crassulaceae (jade plants) . . . The most spectacular examples of the convergent evolution of identical morphological structures to prevent dehydration are the desert adapted cactuses of the Western Hemisphere and spurges of the Eastern Hemisphere.'



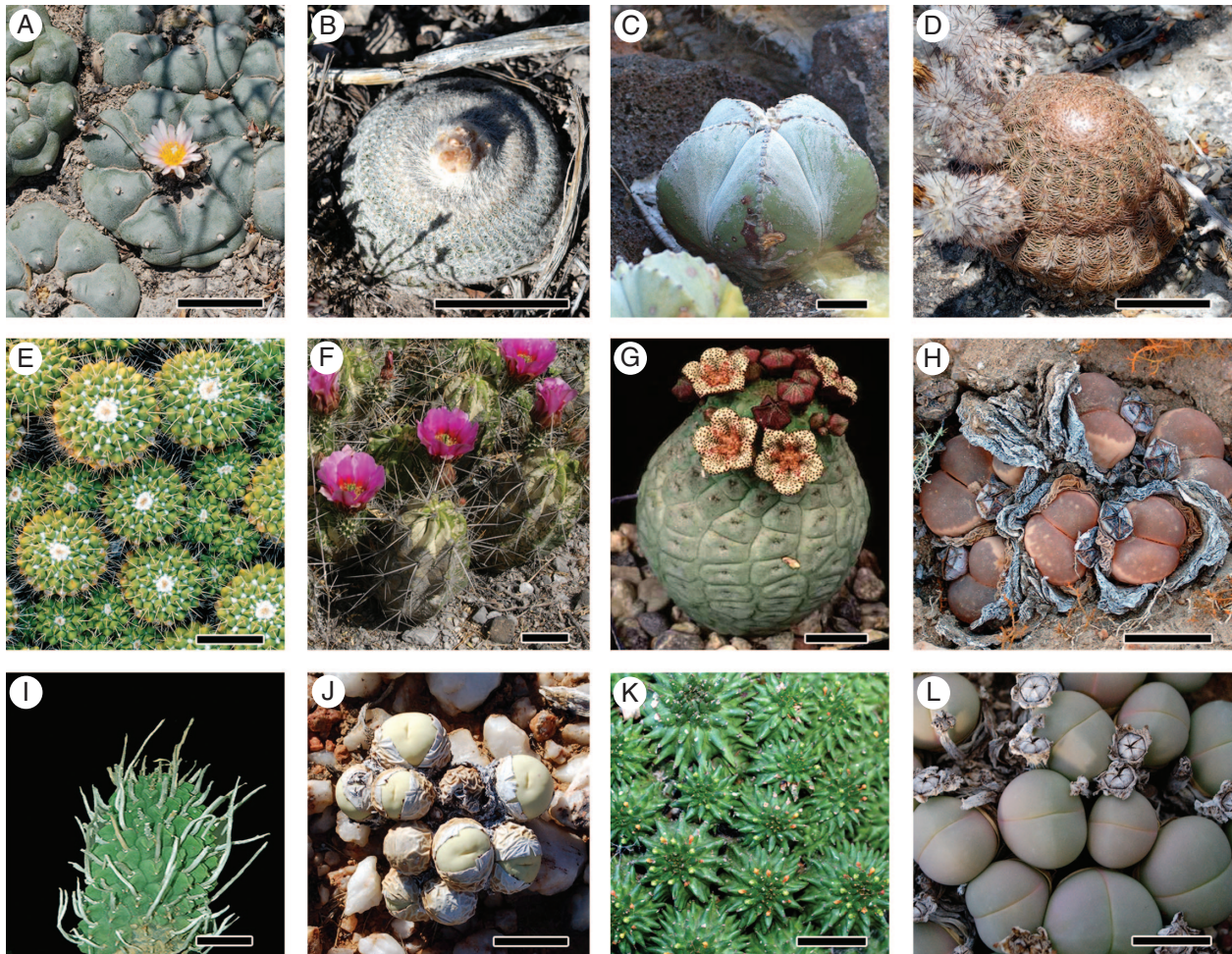


FIG. 1. Succulent globular plants from the sites studied in Mexico and South Africa. (A–F) Mexican plants from El Huizache (A–C) and Cuatrociénegas (D–F): (A) *Lophophora williamsii*; (B) *Epithelantha micromeris*; (C) *Astrophytum myriostigma*; (D) *Echinocereus pectinatus*; (E) *Mammillaria compressa*; and (F) *Echinocactus horizontalonius*. (G–L) South African plants from the Richtersveld (G and H), the Knersvlakte (I and J) and the Little Karoo (K and L): (G) *Larryleachia cactiformis*; (H) *Lithops herrei*; (I) *Euphorbia fasciculata*; (J) *Conophytum calculus*; (K) *Euphorbia susannae*; and (L) *Gibbaeum heathii*. Scale bars = 2 cm. Photographs: (B, F) C. Gómez, (G) J. Trager.

selected the globular succulent hotspots known as the Richtersveld, Knersvlakte and Little Karoo (Cowling *et al.*, 1998; Wyk and Smith, 2001; Schmiedel and Jürgens, 2004) as delimited by the Succulent Karoo Ecosystem Program (Driver *et al.*, 2003). Although the Chihuahuan and Karoo deserts have contrasting rainfall periods, with summer versus winter rainfall, respectively (Hernández and Bárcenas, 1995; Desmet and Cowling, 1999; Wyk and Smith, 2001), their strikingly similar globular succulents (Fig. 1) and high globular species diversity has prompted frequent comparisons with American succulents and claims of convergence (Cowling, 1986; von Willert *et al.*, 1992; Wyk and Smith, 2001).

#### *Environmental variables, species occurrence localities, and species selection*

To characterize the environmental spaces of the globular centres, we used 19 bioclimatic variables (Supplementary Data 2) from WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005), a global set of climate layers generated by interpolation of climate data

from weather stations. The raster grids of the variables employed here had a spatial resolution of 30' (approx. 1 km<sup>2</sup> resolution). We selected this environmental information because, in the literature, the geographic distribution, growth forms, reproduction and establishment of succulent plants are mainly attributed to climatic conditions to an overwhelming degree as compared with other factors such as soils or biological interactions (Cowling, 1986; Nobel *et al.*, 1986; Cody, 1991; von Willert *et al.*, 1992; Cowling and Hilton-Taylor, 1999; Hernández *et al.*, 2001; Schmiedel *et al.*, 2010), and because the fine resolution of these layers allowed a detailed assessment of the environmental characteristics of the globular hotspots.

To extract climatic information, we obtained occurrence localities from the BOL, HTN, MEXU and NGB herbaria (Holmgren *et al.*, 1990) for each globular succulent species in each hotspot, and from fieldwork in the Knersvlakte and Richtersveld, South Africa, and El Huizache, Mexico. We also consulted the Pretoria Computerized Information Systems database of the South African National Biodiversity



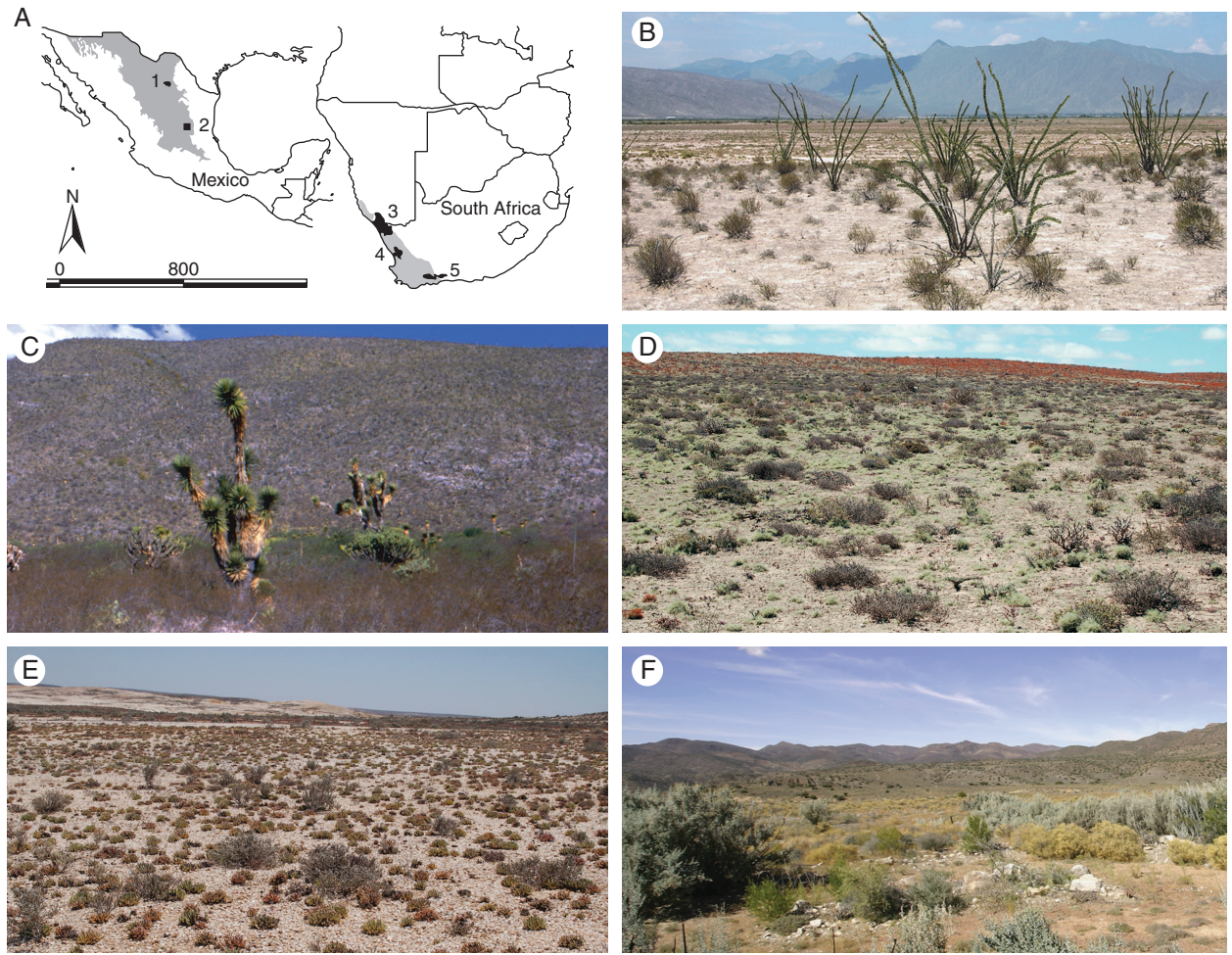


FIG. 2. (A) Selected globular succulent hotspots in Mexico (1, 2) and southern Africa (3–5). (B) Cuatrociénegas, Mexico; (C) El Huizache, Mexico; (D) Richtersveld, southern Africa; (E) Knersvlakte, southern Africa; and (F) Little Karoo, southern Africa. Photographs: (B, C) C. Gómez.

Institute and the Database of Cactus Collections from North and Central America (Hernández and Gómez-Hinostrosa, 2011). We compiled a total of 498 locality records for 89 South African species, and 821 records for 57 Mexican taxa (Supplementary Data 3). To reduce the effects of sampling bias, we removed the localities with similar co-ordinates to obtain unique records, and we ensured that the localities fell mainly in distinct grids of the bioclimatic layers.

We selected the globular succulent species based on the examples illustrated in numerous publications (Table 1). Globular succulents are found in several families, but mainly in Cactaceae, Euphorbiaceae, Apocynaceae and Aizoaceae. Regardless of the construction of the stem or leaf, selection in dry habitats favouring minimal surface area is always invoked in explaining why these species have their spherical shape (Glass and Foster, 1975; Gibson and Nobel, 1986; Mauseth, 2000; McGhee, 2011). These globular groups allowed us to test the expectation that similar globular morphologies should be found in similar selective environments. We selected the species with vegetative structures consisting of succulent organs, which are individually described as globular, semiglobular, spherical or subspherical, those with similarly

wide and tall dimensions, or those wider than tall for extended periods of their life cycle. We identified species as meeting this definition based on taxonomic descriptions, specimen label information and field observations.

#### Modelling algorithm

A hypothesis of convergent evolution assumes that similar environmental pressures should result in similar organismal responses. We built our analyses around this assumption, which implies that the globular succulent hotspots around the world should reflect similar climate conditions. Environmental niche models are typically used to model the potential distribution of a single species, but for our question the appropriate sampling scheme was to use occurrence data for all globular species within each hotspot as the basis for our models.

We built these models using the program MaxEnt v. 3.2.1. (Phillips *et al.*, 2006), which models based on presence records only and samples ‘pseudo-absences’ to calculate the model performance measures, making it appropriate for our study, which included only presence data. We used 70 % of

TABLE 2. The first three axes of the PCA of bioclimatic variables resulting from ArcGIS analysis

PCA1: 10 = mean temperature of warmest quarter, 17 = precipitation of driest quarter
PCA2: 4 = temperature seasonality, 5 = max temperature of warmest month, 8 = mean temperature of wettest quarter
PCA3: 3 = isothermality, 9 = mean temperature of driest quarter, 13 = precipitation of wettest month, 14 = precipitation of driest month, 18 = precipitation of warmest quarter

records as training data and 30 % for testing the model. We constructed the models using the 19 sets of bioclimatic layers, and we also applied a principal component analysis (PCA) to the set of layers in ArcGIS 9.3 (ESRI, 2006). Although the models with the complete dataset were very similar to those generated using the PCA layers, we present results based only on the first three PCA-reduced variables (Table 2) because these reduced layers helped to compensate for possible overparameterization of models caused by multicollinearity. Moreover, we performed the statistical comparisons between sites with only the reduced dataset due to the extensive computational time required in the performance of the tests (see next section). The models generated by the complete dataset are available from the first author. We used default settings for all analyses to measure the degree to which the models differed from random using the AUC, the area under the receiver operating characteristic curve. The AUC scores are interpreted as reflecting the ability of the model to distinguish presence data from background data (Phillips *et al.*, 2006).

#### Tests of environmental similarity

To examine the assumption of environmental similarity between the globular hotspots of Mexico and southern Africa, we first compared the maps resulting from the MaxEnt model outputs from one globular centre against the other hotspots between continents. These comparisons gave us a starting point to evaluate the potential similarity or dissimilarity between the globular succulent centres.

Our following step was to quantify the environmental overlap between sites using the niche equivalence and similarity tests of Warren *et al.* (2008), expressing the results of both tests via Shoener's  $D$  score (Schoener, 1968; Warren *et al.*, 2008), in which similarity is scaled from 0 (no overlap) to 1 (complete overlap). We used ENMTools v.1.3 (Warren *et al.*, 2008, 2010) to implement both tests. Calculating  $D$  requires two key items of information, the modelled distribution area, i.e. preferred climate conditions of globular succulents of one area (say, Cuatrociénegas) and the model distribution of another area (e.g. the Knersvlakte). These models are expressed as probabilities, understood as the probability of finding suitable conditions for globular succulents at any given pixel within the area being examined, given how suitable or not the climate at the given pixel is. For a given site (e.g. Cuatrociénegas), we can therefore compare the probability of finding globular succulents for each pixel given the 'native' model based on the distribution of cacti at

Cuatrociénegas  $px,i$  and compare the probability of finding globular succulents in those same pixels but using the 'foreign' model generated from the succulents occurring at another site, such as the Knersvlakte  $py,i$ . As implemented by ENMTools,  $px,i$  and  $py,i$  are divided by the total number of pixels so that over all  $px,i$  and  $py,i$  both sum to unity. The absolute value of the differences between  $px,i$  and  $py,i$  for a given pixel thus gives an index of how similar the climate is in that pixel with respect to globular succulents and, by summing all of them, we obtain a rough comparison of climate similarity between two sites.

For the equivalence test, we generated two distribution models based on randomizing a pooled occurrence dataset from a pair of sites. This process generates two datasets of the same size as the original ones. For each dataset, ENMTools uses MaxEnt to project the model distribution to each globular centre and, subsequently, it calculates the  $D$  statistic based on the predicted suitability scores for each pixel. We repeated this process 100 times to create a null distribution against which to compare the observed  $D$  scores. The hypothesis of equivalence was rejected when the observed values for  $D$  were significantly lower than the values expected from the critical values of the null distribution datasets (0.01) and was not when the observed values fell within those expected from the null distribution datasets. The preceding test is appealing because it is simple and similar to other comparison tests (e.g. the incongruence length difference test of molecular phylogenetics; Farris *et al.*, 1995) and therefore provides a familiar metric by which to compare datasets. However, unless the exact points where the organisms were found in both sites are very similar climatically, the test will tend to reject the notion that the sites are identical.

The so-called similarity test is somewhat less stringent. The similarity test compares the observed values of  $D$  with those calculated from the niche model generated from the occurrence data at one hotspot with the model generated from points selected at random from within the other hotspot. In this way, we can see whether the climate of one area is statistically indistinguishable with that obtaining in the general area (as opposed to that in the exact points of occurrence) of the other hotspot. There are many possible ways of defining 'similar', and, like the previous one, this test offers a similarity index that is readily understood and is of familiar structure. We sampled at random from within the distribution of the 'other' hotspot by constructing a mask layer based on the minimum training presence value from the model predicting areas of each centre (Table 3), and we delimited the predictions using the biogeographical limits for each hotspot. We repeated this entire procedure 100 times for each site and in two directions, from site A to site B and vice versa. The expected null distribution of  $D$  scores was compared with those from the actual dataset in a two-tailed test. The hypothesis of similarity was rejected when the observed values for  $D$  were significantly lower than the critical values of the null distribution (0.01) and was not when the observed values were higher than expected from the null distribution datasets.

We also tested for significant differences between the areas using a multivariate analysis of variance (MANOVA) to compare the estimates of the mean for each environmental variable in each globular centre. Instead of using information



TABLE 3. *MaxEnt niche modelling results*

Location	Points	AUC test/ training	Minimum training presence: logistic threshold
Knersvlakte	126	0.993/0.994	0.101
Little Karoo	99	0.952/0.942	0.092
Richtersveld	127	0.972/0.970	0.230
Cuatrociénegas	33	0.994/0.994	0.012
El Huizache	126	0.987/0.976	0.027

The points column gives the number of localities used for analyses. The area under the curve (AUC) values are a measure of quality of the models. The minimum training presence shows the values used to construct the mask limits used for the similarity test.

TABLE 4. *The first three axes of the PCA from the climate data extracted for specimen localities directly from the Bioclim layers*

PCA1: 1 = annual mean temperature, 9 = mean temperature of driest quarter, 10 = mean temperature of warmest quarter, 11 = mean temperature of coldest quarter, 12 = annual precipitation, 16 = precipitation of wettest quarter, 19 = precipitation of coldest quarter  
 PCA2: 2 = mean diurnal range, 3 = isothermality, 4 = temperature seasonality, 7 = temperature annual range  
 PCA3: 15 = precipitation seasonality, 13 = precipitation of wettest month

extracted from MaxEnt analyses, we extracted climate data for specimen localities directly from the Bioclim layers. We again conducted a PCA of the set of 19 climatic variables. All subsequent analyses were based on the first three PCA axes only (Table 4). Our data violated normality and homoscedasticity assumptions, so we performed a non-parametric MANOVA on the  $\log_{10}$ -transformed PCA dataset (Anderson, 2001). We performed a series of Kruskal–Wallis tests to assess which PC accounted for the overall difference detected by the non-parametric MANOVA, followed by a Behrens–Fisher *post hoc* test. We used the statistical software R (R Development Core Team, 2009) to perform these analyses.

## RESULTS

### PCA MaxEnt models

The model output for each succulent centre, based on analysis of the first three PCA axes which explained >80 % of the variance, showed AUC values indicating acceptable predictivity (Table 3). To test our hypothesis of environmental convergence between continents, we modelled the Mexican globular sites El Huizache and Cuatrociénegas and then we projected these models to the selected regions of southern Africa (Fig. 3). Our model projection from Cuatrociénegas to the African centres failed to corroborate the environmental similarity with South African hotspots (Fig. 3A, B), falling in the Western Cape region known as the Nama Karoo and extending to southern Namibia and Botswana. Our projection of the El Huizache model to South Africa predicted the southern portions of the Little Karoo and extended to the southern coast of South Africa (Fig. 3C, D), but failed to predict the two other centres.

In turn, we projected the South African models to Mexico (Fig. 4). Here again, model projections from the Richtersveld and Knersvlakte failed to predict the Mexican hotspots, falling instead in small areas of the southern part of the Chihuahuan Desert and Balsas Depression respectively (Fig. 4A–D). The Little Karoo was the only comparison congruent with our main hypothesis of similarity, predicting the southern portion of the Chihuahuan and El Huizache region with striking similarity (Fig. 4E, F).

### Niche equivalence test

The so-called equivalence test (Warren *et al.*, 2008) evaluates the hypothesis that there are no significant environmental differences between the entities compared based on the climate data obtained from the exact points of occurrence of the species studied within each hotspot. The test rejected the null hypothesis of equivalence among the compared sites (Table 5).

### Niche similarity test

The similarity test evaluates whether the model from one area differs significantly from that generated based on a sampling of random points from another hotspot. The sites compared are considered similar only if the *D*-values are higher than the critical values of the null distributions (Warren *et al.*, 2008, 2010). The paired comparisons that were considered similar were Cuatrociénegas–Richtersveld, Huizache–Knersvlakte and Huizache–Richtersveld (Table 6).

### MANOVA

We used a nonparametric MANOVA, Kruskal–Wallis tests and the Behrens–Fisher *post hoc* test as a complement to our modelling approach to evaluate the similarity between globular centres (Table 7). We applied these analyses on the first three PCA axes, which explained the 96 % of the variance (Table 4). The MANOVA results showed that at least one of the five sites differed in their mean environmental properties ( $F = 410.24$ ; d.f. 4,  $P = 0.001$ ), and the Behrens–Fisher *post hoc* tests were significant for all the comparisons ( $P = 0.001$ ), thus rejecting the hypothesis of environmental similarity between hotspots.

## DISCUSSION

Convergent evolution is thought to be driven by similar environmental conditions leading to similar selective pressures, for which there are similar evolutionary responses in unrelated lineages (Orians and Solbrig, 1977; Orians and Paine, 1983; Esler and Rundel, 1999; McGhee, 2011). In the case of the suggested convergence between succulent plants of the American and African drylands (Table 1), we would expect to find similar environmental conditions in the areas where globular plants are most diverse and abundant. Yet, despite their striking morphological similarity (Fig. 1) and their putatively similar environments, we found conspicuous differences in climate between the succulent hotspots of Mexico and South Africa. With some exceptions, our analyses based on

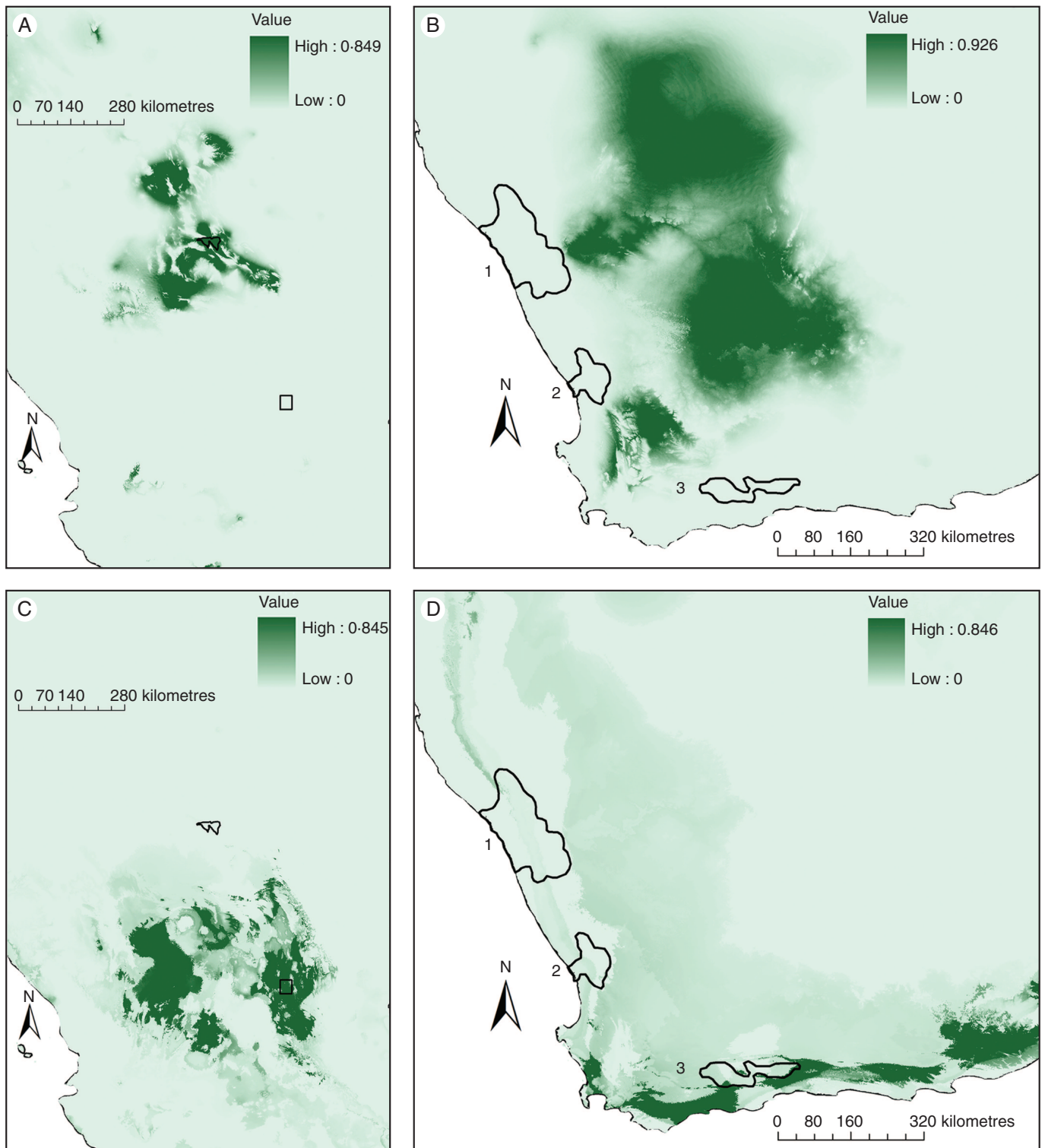


FIG. 3. PCA model building and projection for Cuatrociénegas and El Huizache, Mexico: (A) predictive model for the species of Cuatrociénegas; (B) model projection from Cuatrociénegas, Mexico to southern Africa; (C) predictive model for the species of El Huizache; (D) model projection from El Huizache to southern Africa. Shading indicates levels of model prediction, with scales as shown. Numbers and lines on the map of southern Africa denote (1) Richtersveld, (2) Knersvlakte and (3) Little Karoo.

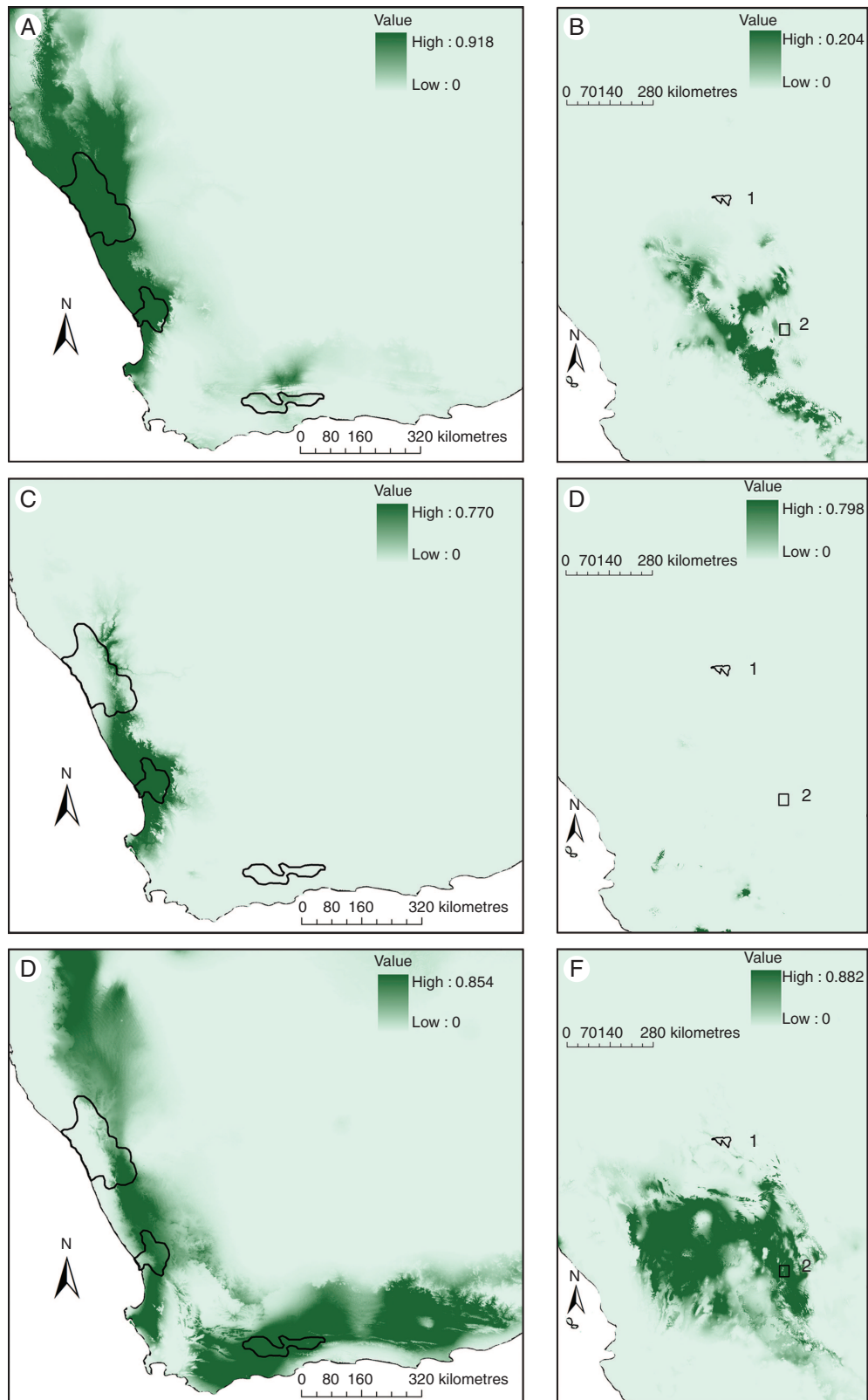


FIG. 4. PCA model building and projection for the Richtersveld, Knersvlakte and Little Karoo, South Africa: (A) predictive model for the species of the Richtersveld; (B) model projection from the Richtersveld to Mexico; (C) predictive model for the species of the Knersvlakte; (D) model projection from the Knersvlakte to Mexico; (E) predictive model for the species of the Little Karoo; (F) model projection from the Little Karoo to Mexico. Shading indicates levels of model prediction, with scales as shown. Numbers on the map of Mexico denote (1) Cuatrociénegas (polygon) and (2) Huizache (square). Areas outlined on the map of southern Africa as is indicated in Fig. 3.



TABLE 5. Tests of niche equivalence

Locations	$n_a/n_b$	Schoener's $D$	$P$ -value
Knersvlakte–Cuatrociénegas	33/102	0.022	0.01
Little Karoo–Cuatrociénegas	33/89	0.028	0.01
Richtersveld–Cuatrociénegas	33/102	0.047	0.01
Knersvlakte–El Huizache	126/102	0.056	0.01
Richtersveld–El Huizache	126/111	0.072	0.01
Little Karoo–El Huizache	126/89	0.355	0.01

All pairs of comparisons between hotspots suggested that they are ecologically distinct ( $P \leq 0.01$ ). The values for  $D$  metrics are given for the PCA sets of layers.  $n_a$  and  $n_b$  values are sample sizes for the first and second hotspot, respectively.

TABLE 6. Tests of niche similarity

Locations	$n_a/n_b$	Schoener's $D$	$P_a$ value	$P_b$ value
Cuatrociénegas–Knersvlakte	33/102	0.022	ns	ns
Cuatrociénegas–Little Karoo	33/89	0.028	$\leq 0.01$ L	$\leq 0.01$ S
Cuatrociénegas–Richtersveld	33/102	0.047	$\leq 0.01$ L	$\leq 0.01$ L
El Huizache–Knersvlakte	126/102	0.056	$\leq 0.01$ L	$\leq 0.01$ L
El Huizache–Richtersveld	126/111	0.072	$\leq 0.01$ L	$\leq 0.01$ L
El Huizache–Little Karoo	126/89	0.355	$\leq 0.01$ S	$\leq 0.01$ L

Results for Schoener's  $D$  metrics are given for the PCA sets of layers for all pairs of comparisons between hotspots.  $n_a$  and  $n_b$  values are sample sizes for the first and second site. Results are given as the measured overlap between the pair followed by assessments of significance ( $P_a$ ,  $P_b$ ), given as Knersvlakte predicting Cuatrociénegas, and vice versa, etc. 'S' overlap values are smaller than the null distribution, which support niche divergence; 'L' overlap values are larger than the null distribution, which indicates niche similarity; 'ns' denotes overlap values falling within the null distribution.

distribution models (Figs 3A–D and 4A–D), niche equivalence and similarity tests (Warren *et al.*, 2008) (Tables 5 and 6) and multivariate analyses (Table 7) suggested that globular succulent centres on different continents are in different areas of environmental space.

These differences can be illustrated by inspecting maps of model projections between continents. When we projected the climate conditions of Cuatrociénegas to southern Africa, they mainly predicted the area of the Nama Karoo, adjacent to the Succulent Karoo (Fig. 3A, B). However, the Nama Karoo is dominated by shrubs and tall stem succulents and grasses with very few globular succulents in comparison with the Succulent Karoo and Cuatrociénegas (Wyk and Smith, 2001; Hartmann, 2004, 2006). Similarly, the model projections from the South African Knersvlakte and Richtersveld did not predict the Mexican hotspots (Fig. 4A–D). Thus, despite the gross morphological similarities between Mexican and South African succulents (Fig. 1), our climate maps suggest that they occur in areas with different climates.

The statistical yardsticks we used highlighted these differences. The hotspots had generally quite different climates based on the equivalence, similarity and MANOVA tests (Tables 5–7). The niche equivalence test essentially mixes

the occurrence data from two hotspots. If the two original datasets are made up of points falling in very similar climates, then the resulting projections will be similar to the originals. With this procedure, all possible pairs of intercontinental comparisons were significantly different from one another (Table 5) despite the apparent morphological similarity of their plant complements (Fig. 1). The similarity test involved comparing the observed climate of one hotspot with that found in another hotspot, as inferred from random points within it. Because it has the potential to include a greater environmental range within the other distribution, the similarity test can be considered less stringent regarding what is to be taken as similar. Accordingly, this test showed Cuatrociénegas to be similar to the Richtersveld, and El Huizache was more similar to the Richtersveld and to the Knersvlakte than we would expect given the null distribution generated (Table 6). The MANOVA results also suggested significant differences in all intercontinental comparisons (Table 7). While the succulent hotspots are no doubt similar in that they are drylands, they differ in major details of their rainfall and temperature regimes and points of similarity were fewer than the differences.

These differences among the tests inevitably raise the question of why, then, these plants look so similar, at least superficially, and why we did not find more climatic coincidence. One possibility is that the climatic variables employed do not include critical limiting factors (e.g. proximity to the ocean, water input in form of fog and dew, soil, biotic interactions, etc.) that may drive the evolution of convergent globular life forms. For example, when we projected the climate conditions of Cuatrociénegas to Africa, they fell mainly in the area of the Nama Karoo, which has tall rather than globular succulents and is adjacent to, rather than within, the globular-rich Succulent Karoo. This discrepancy in areas of prediction may be explained because both Cuatrociénegas and the Nama Karoo have summer rainfall and strong rain shadows (MacMahon and Wagner, 1986; Arriaga *et al.*, 2000; Wyk and Smith, 2001; Fig. 3B). Another factor potentially involved in the differences between hotspots is the presence of azonal habitats such as quartz islands within the Succulent Karoo. Quartz islands are characterized by a dense layer of small quartz pebbles forming patches of variable sizes (Schmiedel and Jürgens, 1999, 2004). The environmental conditions in the quartz islands provide a selective regime abruptly distinct from the surroundings (Desmet and Cowling, 1999; Schmiedel and Jürgens, 1999). The soil affinities of cacti in Mexico are not well understood (McAuliffe, 1994; Bárcenas-Argüello *et al.*, 2010). Some Mexican cacti are clearly soil specialists (e.g. *Geohintonia* and *Aztekium*), but for the most part the Mexican hotspots are on limestone-derived soils of wide occurrence and not edaphic islands (Hernández *et al.*, 2001). Our results coincide with previous suggestions of differences in precipitation regime between the summer rainfall Chihuahuan Desert and the winter rainfall Succulent Karoo (Cowling *et al.*, 1998; Desmet and Cowling, 1999; Esler and Rundel, 1999). The western coast of South Africa contrasts with the American inland deserts due to the reliability of its rainfall and its closeness to the Atlantic Ocean. This proximity mitigates the aridity of the Karoo, moderating its temperature and providing a constant supply of dew (Cowling *et al.*,

TABLE 7. Summary of multivariate analysis of variance and post hoc test

(A) MANOVA						
	<i>F</i> model		d.f.		<i>P</i> -value	
5 hotspots	410.24		4		<0.001	
(B) Kruskal–Wallis rank sum test						
	Kruskal–Wallis chi-squared		d.f.		<i>P</i> -value	
PC1	463.83		4		<0.001	
PC2	330.82		4		<0.001	
PC3	279.76		4		<0.001	
(C) Behrens–Fisher						
	PC1		PC2		PC3	
	Statistic	<i>P</i> -value	Statistic	<i>P</i> -value	Statistic	<i>P</i> -value
Knersvlakte–Huizache	–56347.13	<0.001	–56347.13	<0.001	–37.09	<0.001
Knersvlakte–Cuatrociénegas	–63835.72	<0.001	–3.97	<0.001	–11.30	<0.001
LittleKaroo–Cuatrociénegas	–415.623	<0.001	–74498.32	<0.001	13.77	<0.001
LittleKaroo–Huizache	–80311.89	<0.001	–12.09	<0.001	8.23	<0.001
Richtersveld–Cuatrociénegas	158.87	<0.001	–73314.39	<0.001	–16.34	<0.001
Richtersveld–Huizache	–43.73	<0.001	–17.10	<0.001	–5.58	<0.001

All pairs of comparisons between hotspots suggested that they are ecologically distinct ( $P \leq 0.01$ ).

1998; Desmet, 2007). Thus, through its largely coincident results, our study offers the first quantitative comparison between the climates of the world’s main diversity centres of globular succulents and points to important differences among them.

A possible explanation for the climatic discrepancies we found is that the morphologies considered ‘similar’ in fact are differentiated either structurally or functionally in biologically important ways. While the globular groups we compared are often referred to as morphologically similar (Fig. 1 and Table 1), they are constructed in different ways (Hartmann, 2004; Mauseth, 2004). These differences could allow them to explore different sets of climatic conditions (Noble, 1982, 1989; von Willert *et al.*, 1992). For example, the dominant group in the African hotspots is the ice-plant family (Cowling *et al.*, 1994; Hartmann, 2004, 2006; Cowling *et al.*, 1998), whose globular bodies are made up of leaves, whereas those of cacti are stems. Ice-plant bodies tend to be smaller than cacti, have shorter roots and short life spans, in contrast to the long-lived stems of cacti. Perhaps because of this rather frail construction, the succulent Aizoaceae have lower tolerance to drought and thermal stress than stem succulents like cacti or spurges (Noble, 1982; von Willert *et al.*, 1992; Cowling *et al.*, 1994; Jürgens *et al.*, 1999). The apparently fragile construction of the globular Aizoaceae might represent an adaptation to the benign microclimate of the quartz soils (Desmet and Cowling, 1999; Schmiedel and Jürgens, 1999), to which some of them seem particularly restricted. In the case of stem succulents, their secondary growth, tough epidermal regions, deeper and woodier roots and generally larger stature may give them more marked resistance to drought and heat (Gibson and Nobel, 1986). Thus, despite their overall similarity, in that they are both globular, the morphological features of cacti probably allow them to explore a wider area of environmental space as compared with the

globular Aizoaceae. For example, the mostly globular genus *Mammillaria* is found across a vast range from the south-western USA to northern South America, far larger than the area occupied by globular Aizoaceae. Accordingly, the model projections from cactus hotspots fell in areas drier or wetter than the Aizoaceae hotspots, such as the Nama Karoo or the southern coast of Africa, respectively. Physiologically, these groups also appear to be distinct. The Aizoaceae display significant flexibility of photosynthetic behaviour (Borland *et al.*, 2011), while Cactaceae are obligate CAM plants. In addition, the plants classified as globular might differ when shape is studied quantitatively (Table 1 and Fig. 1). Some plants that are globular at younger developmental stages reach non-globular shapes with age, such *Euphorbia obesa*, perennially cited in comparisons with cacti (Glass and Foster, 1975; Trager, 1985; Gordon, 1997; McGhee, 2011). These differences in forms may translate into a lack of overlap in morphological space, implying that they may occupy different climatic conditions. Thus, the combination of structural, morphological and physiological differences could allow different groups of succulent plants to occupy distinct environments.

A final consideration, and one crucial for all studies of convergence, is the scale of analysis and what is understood by ‘similar’. Our interest was to make comparisons as fine as the available data and tools permit, and this approach pinpointed abundant differences between areas where presumably convergent life forms occur. Coarser level comparisons almost certainly would show similarities rather than differences. Taking a global perspective, the drylands of southern Africa and the Americas are certainly more similar than the prairie, Mediterranean shrublands and tropical woods that surround the succulent hotspots on both continents. Succulent globular plants can explore a wide variety of climatic conditions (Noble, 1982; Gibson and Nobel, 1986; von Willert *et al.*,

1992), but the hotspots of globular plants seem to be drylands that have relatively predictable rainfall and moderate extremes of heat (von Willert *et al.*, 1992; Hernández and Bárcenas, 1995; Hernández *et al.*, 2001), as opposed to the markedly more severe Atacama, Namib or Sahara deserts. From a more global perspective, then, the globular hotspots are certainly similar in many regards.

### Conclusions

Convergent evolution is the appearance of ‘similar’ morphologies under ‘similar’ selection regimes. However, there is no objective definition of ‘similar’ and any definition that we choose obeys the pragmatic considerations of a given study rather than some absolute standard of similarity. Different definitions will often yield differing results, as in the fine scale versus global comparisons discussed above. Such differences can even be found among our results. Whereas the niche equivalence test rejected their identical environment, according to the similarity test, the succulent centres of Cuatrociénegas–Richtersveld, Huizache–Richtersveld and Huizache–Knersvlakte showed similar conditions. Our pragmatic use of ‘similarity’ was to compare climate models between continents with a series of well-known metrics to discover fine-scale differences or similarities. These fine-scale climatic differences can be used to guide further morphological studies of these plants. In particular, the qualitative impression of ‘similar shape’ so frequently invoked in examples of convergence bears re-examination, e.g. via techniques such as geometric morphometrics. Such an approach would allow quantification of shape similarity and allow testing of the hypothesis that species that are closer in shape space should also be closer in niche space.

### SUPPLEMENTARY DATA

Supplementary data are available online at [www.aob.oxfordjournals.org](http://www.aob.oxfordjournals.org) and consist of the following. Data 1: site descriptions. Data 2: list of 19 bioclimatic variables that were analysed. Data 3: species checklist of the different families of succulent plants used in the analyses.

### ACKNOWLEDGEMENTS

This work was supported by CONACyT (grant 48322, L.O.A.C.) through a graduate scholarship, the Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. For L.O.A.-C. this paper is in partial fulfillment of the requirements of the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. In addition, we are grateful for the grants from CONACyT and PAPIIT/DGAPA (nos 132404 and IN228207) and a Huntington Fellowship from The Huntington Library, Art Collections and Botanical Gardens. This work was also supported by a grant from the Research Committee of the Cactus and Succulent Society of America. We thank T. Peterson, J. Rosell and N. Martínez for helpful comments and S. Zamora and J. Rosell for statistical assistance. We thank S. Hammer for generously providing time and access to his collection; J. Trager and S. Lahmeyer at the Huntington Botanical Garden for their kindness and help in the collection of environmental and morphological data; and the staff of

SANBI (South Africa) for their help and access to the PRECIS data base. We thank C. Gómez for his help with the cactus database and C. Gómez and J. Trager for photographs. We appreciate the courtesy of the curators of the herbaria consulted.

### LITERATURE CITED

- Anderson M. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* **26**: 32–46.
- Arakaki M, Christin P-A, Nyffeler R, *et al.* 2011. Contemporaneous and recent radiations of the world’s major succulent plant lineages. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* **108**: 8379–8384.
- Arriaga L, Espinoza JM, Aguilar C, Martínez E, Gómez L, Loa E. 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Escala de trabajo 1:1 000 000. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad.
- Bárcenas-Argüello ML, Gutiérrez-Castorena MC, Terrazas T, López-Mata L. 2010. Rock-soil preferences of three *Cephalocereus* (Cactaceae) species of tropical dry forests. *Soil Science Society of America Journal* **74**: 1374–1382.
- Bennici A. 2003. The convergent evolution in plants. *Rivista Biologia* **96**: 485–490.
- Benson LD. 1969. *The native cacti of California*. Stanford, CA: Stanford University Press.
- Biesboer DD, Koukkari WL. 1992. The taxonomy and biology of leafy spurge. *Leafy Spurge Symposium and Proceedings* **4**: 1–6.
- Borland AM, Barrera-Zambrano VA, Ceusters J, Shorrocks K. 2011. The photosynthetic plasticity of crassulacean acid metabolism: an evolutionary innovation for sustainable productivity in a changing world. *New Phytologist* **191**: 619–633.
- Bruyns PV. 2005. *Stapeliads of southern Africa and Madagascar*, Vol. 1. Hatfield, South Africa: Umdaus Press.
- Cody ML. 1991. Niche theory and plant growth form. *Vegetatio* **97**: 39–55.
- Cody ML, Mooney HA. 1978. Convergence versus nonconvergence in Mediterranean-climate ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **9**: 265–321.
- Cowling RM. 1986. *A description of the Karoo Biome Project*. South African Scientific Programs Report No. **122**, 1–143.
- Cowling RM, Hilton-Taylor C. 1999. Plant biogeography, endemism and diversity. In: Dean WRJ, Milton SJ. eds. *The Karoo: ecological patterns and processes*. Cambridge: Cambridge University Press, 42–56.
- Cowling RM, Esler KJ, Midgley GF, Honig MA. 1994. Plant functional diversity, species diversity and climate in arid and semiarid southern Africa. *Journal of Arid Environments* **27**: 141–148.
- Cowling RM, Rundel PW, Desmet PG, Esler KJ. 1998. Extraordinary high regional-scale plant diversity in southern African arid lands: subcontinental and global comparisons. *Diversity and Distribution* **4**: 27–36.
- Desmet PG. 2007. Namaqualand: a brief overview of the physical and floristic environment. *Journal of Arid Environments* **70**: 570–587.
- Desmet PG, Cowling RM. 1999. The climate of the Karoo – a functional approach. In: Dean WRJ, Milton SJ. eds. *The Karoo: ecological patterns and processes*. Cambridge: Cambridge University Press, 3–16.
- Dinerstein E, Olson D, Atchley J, *et al.* 2000. *Ecoregion-based conservation in the Chihuahuan Desert: a biological assessment and biodiversity vision*. Draft report, 2nd edn. Washington, DC: WWF–CONABIO–The Nature Conservancy–Pronatura Noreste–ITESM.
- Driver A, Desmet PG, Rouget M, Cowling RM, Maze KE. 2003. *Succulent Karoo ecosystem plan. Biodiversity Component Technical Report*. Cape Town, South Africa: Cape Conservation Unit, Botanical Society of South Africa.
- Eggl U, Nyffeler R. 2009. Living under temporarily arid conditions – succulence as an adaptive strategy. *Bradleya* **27**: 13–36.
- Esler KJ, Rundel PW. 1999. Comparative patterns of phenology and growth form diversity in two winter rainfall deserts: the Succulent Karoo and Mojave Desert ecosystems. *Plant Ecology* **142**: 97–104.
- ESRI. 2006. *ArcGIS 9.3*. Environmental Systems Research Institute, Redlands, CA. <http://www.esri.com>.



- Ezcurra E, Mellink E, Wehncke E, et al. 2006.** Natural history and evolution of the world's deserts. In: Ezcurra E. ed. *Global deserts outlook*. Nairobi, Kenya: United Nations Environment Programme (UNEP), 1–26.
- Fain MG, Houde P. 2004.** Parallel radiations in the primary clades of birds. *Evolution* **58**: 2558–2573.
- Farris JS, Källersjö M, Kluge A, Bult C. 1995.** Testing significance of incongruence. *Cladistics* **10**: 315–319.
- Felger R, Henrickson J. 1997.** Convergent adaptive morphology of a Sonoran desert cactus (*Peniocereus striatus*) and an African spurge (*Euphorbia cryptospinosa*). *Haseltonia* **5**: 77–85.
- Futuyma DJ. 2009.** *Evolution*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Gibson A, Nobel P. 1986.** *The cactus primer*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Glass C, Foster R. 1975.** The culture of the cacti and other succulents. *Cactus and Succulent Journal* **48**: 147–154.
- Gordon DR. 1997.** *A history of succulent plants*. Mill Valley, CA: Strawberry Press.
- Hartmann HEK. 2004.** Adaptations and phytogeography in the ice-plant family (Aizoaceae): the interaction of the genetic equipment and ecological parameters. I. One leaf-pair is the plant. *Bradleya* **22**: 21–36.
- Hartmann HEK. 2006.** Adaptations and phytogeography in the ice-plant family (Aizoaceae) the interaction of the genetic equipment and ecological parameters. II. Hide-and-seek: plants sunk in the ground. *Bradleya* **24**: 1–38.
- Harvey PH, Pagel MD. 1991.** *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Hearn DJ. 2009.** Developmental patterns in anatomy are shared among separate evolutionary origins of stem succulent and storage root-bearing growth habits in *Adenia* (Passifloraceae). *American Journal of Botany* **96**: 1941–1956.
- Hernández H, Bárcenas RT. 1995.** Endangered cacti in the Chihuahuan Desert. I. Distribution patterns. *Conservation Biology* **9**: 1176–1188.
- Hernández HM, Gómez-Hinostrosa C. 2011.** *Mapping the cacti of Mexico. Succulent Plant Research*, Vol. 7. Milborne Port, UK: dh Books.
- Hernández H, Gómez-Hinostrosa C, Bárcenas RT. 2001.** Diversity, spatial arrangement, and endemism of Cactaceae in the Huizache area, a hot spot in the Chihuahua desert. *Biodiversity and Conservation* **10**: 1097–1112.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005.** Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**: 1965–1978.
- Holmgren PK, Holmgren NH, Barnett LC. 1990.** *Index Herbariorum*. New York, NY: New York Botanical Garden.
- Jacobsen H. 1977.** *Lexicon of succulent plants*. Poole, UK: Blandford.
- Jürgens N, Gotzmann IH, Cowling RM. 1999.** Remarkable medium-term dynamics of leaf succulent Mesembryanthemaceae shrubs in the winter-rainfall desert of northwestern Namaqualand, South Africa. *Plant Ecology* **142**: 87–96.
- Kozak KH, Graham CH, Wiens JJ. 2008.** Integrating GIS-based environmental data into evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution* **23**: 141–148.
- Larson A, Losos JB. 1996.** Phylogenetic systematics of adaptation. In: Rose MR, Lauder GV. eds. *Adaptation*. San Diego, CA: Academic Press, 187–220.
- Losos JB. 1992.** The evolution of the convergent structure in Caribbean Anolis communities. *Systematic Biology* **41**: 403–420.
- McAuliffe JR. 1994.** Landscape evolution, soil formation and ecological patterns and processes in Sonoran Desert Bajadas. *Ecological Monographs* **64**: 111–148.
- McGhee GR. 2011.** *Convergent evolution: limited forms most beautiful*. Vienna Series in Theoretical Biology. Cambridge, MA: Massachusetts Institute of Technology Press.
- MacMahon J, Wagner FH. 1986.** The Mojave, Sonoran and Chihuahuan Deserts of North America. In: Evenari M, Noy-Meir I, Goodall D. eds. *Hot deserts and arid shrublands. Ecosystems of the world*. Amsterdam: Elsevier, 105–202.
- Mauseth JD. 2000.** Theoretical aspects of surface-to-volume ratios and water-storage capacities of succulent shoots. *American Journal of Botany* **87**: 1107–1115.
- Mauseth JD. 2004.** The structure of photosynthetic succulent stems in plants other than cacti. *International Journal of Plant Science* **165**: 1–9.
- Meinzer FC. 2003.** Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia* **134**: 1–11.
- Melville J, Harmon LJ, Losos JB. 2005.** Intercontinental community convergence of ecology and morphology in desert lizards. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* **27**: 557–563.
- Nobel PS. 1982.** Low temperature tolerance and cold hardening of cacti. *Ecology* **63**: 1650–1656.
- Nobel PS. 1989.** Shoot temperatures and thermal tolerance of succulent species for *Haworthia* and *Lithops*. *Plant, Cell & Environment* **12**: 643–651.
- Nobel PS, Geller GN, Kee SC, Zimmerman AD. 1986.** Temperatures and thermal tolerances for cacti exposed to high temperatures near soil surface. *Plant, Cell & Environment* **9**: 279–287.
- Norberg U. 1981.** Allometry of bat wings and legs and comparison with bird wings. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* **292**: 359–398.
- Ogburn RM, Edwards EJ. 2009.** Anatomical variation in Cactaceae and relatives: trait lability and evolutionary innovation. *American Journal of Botany* **96**: 391–408.
- Ogburn RM, Edwards EJ. 2010.** The ecological water-use strategies of succulent plants. In: Kader JC, Delseny M. eds. *Advances in botanical research*, Vol. 55. Burlington, MA: Academic Press, 179–225.
- Olson DM, Dinerstein E. 1998.** The Global 200: a representation approach to conserving the earth's most biologically valuable ecoregions. *Conservation Biology* **3**: 502–512.
- Orians GH, Paine RT. 1983.** Convergent evolution at the community level. In: Futuyma DJ, Slatkin M. eds. *Coevolution*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 431–458.
- Orians GH, Solbrig OT. 1977.** *Convergent evolution in warm desert*. Stroudsburg, PA: Dowden, Hutchinson & Ross.
- Parsons DU, Moldenke AR. 1975.** Convergence in vegetation structure along analogous climatic gradients in California and Chile. *Ecology* **56**: 950–957.
- Peet RK. 1978.** Ecosystem convergence. *American Naturalist* **112**: 441–459.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. 2006.** Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling* **190**: 231–259.
- R Development Core Team. 2009.** *R: a language and environment for statistical computing*, v.2.9.2. Vienna. <http://www.R-project.org>.
- Rauh W, Kendall H. 1984.** *The wonderful world of succulents*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Raven PH, Evert RF, Eichhorn SE. 1986.** *Biology of plants*. New York, NY: W.H. Freeman.
- Reich P, Walters MB, Ellsworth DS. 1997.** From tropics to Tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* **94**: 13730–13734.
- Revell LJ, Johnson MA, Shulte JAII, Kolbe JJ, Losos J. 2007.** A phylogenetic test for adaptive convergence in rock-dwelling lizards. *Evolution* **61**: 2898–2912.
- Schluter D, Ricklefs RE. 1993.** Convergence and regional component of species diversity. In: Ricklefs RE, Schluter D. eds. *Species diversity in ecological communities*. Chicago, IL: University of Chicago Press, 230–240.
- Schmiedel U, Jürgens N. 1999.** Community structure on unusual habitat islands: quartz-fields in the Succulent Karoo, South Africa. *Plant Ecology* **142**: 57–69.
- Schmiedel U, Jürgens N. 2004.** Habitat ecology of southern African quartz fields: studies on the thermal properties near the ground. *Plant Ecology* **170**: 153–166.
- Schmiedel U, Linke T, Christiaan AR, et al. 2010.** Environmental and socio-economic patterns and processes in the Succulent Karoo: frame conditions for the management of this biodiversity hotspot. In: Hoffman MT, Schmiedel U, Jürgens N. eds. *Biodiversity in southern Africa*. Vol. 3. *Implications for landuse and management*: Göttingen: Klaus Hess Publishers, 109–150.
- Schoener TW. 1968.** The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* **49**: 704–726.
- Stayton T. 2005.** Morphological evolution of the lizard skull: a geometric morphometrics survey. *Journal of Morphology* **263**: 47–59.
- Stearns S, Hoekstra RF. 2000.** *Evolution: an introduction*. Oxford: Oxford University Press.
- Trager J. 1985.** Case of convergences. *Euphorbia Journal* **3**: 77–79.

- Warming E. 1909.** *Oecology of plants: an introduction to the study of plant-communities*. Oxford: Clarendon Press.
- Warren DL, Glor RE, Turelli M. 2008.** Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* **62**: 2868–2883.
- Warren DL, Glor RE, Turelli M. 2010.** ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* **33**: 607–611.
- Werdelin L. 1986.** Comparison of skull shape in marsupial and placental carnivores. *Australian Journal of Zoology* **34**: 109–117.
- von Willert DJ, Eller DJ, Werger BM, Brinckmann MJA, Ihlenfeldt HD. 1992.** *Life strategies of succulents in deserts, with special reference to the Namib Desert*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Wroe S, Clausen PD, McHenry CR, Moreno K, Cunningham E. 2007.** Computer simulation of feeding behaviour in the thylacine and dingo as a novel test for convergence and niche overlap. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* **274**: 2819–2828.
- Wyk AE, Smith GF. 2001.** *Regions of floristic endemism in southern Africa: a review with emphasis on succulents*. Hatfield, South Africa: Umdaus Press.



## **Electronic Supplementary Material.**

### **To converge or not to converge in environmental space. Testing for similar environments between analogous succulent plants of North America and Africa**

Leonardo O. Alvarado-Cárdenas<sup>1, 2</sup>, Enrique Martínez-Meyer<sup>1</sup>, Patricia Feria<sup>3</sup>, Luis E. Eguiarte<sup>4</sup>, Héctor M. Hernández<sup>1</sup>, Guy Midgley<sup>5</sup>, and Mark E. Olson<sup>1</sup>

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, CU, AP 70-367, Coyoacán 04510 México D.F., Mexico. E-mail: <sup>2</sup>*leonardo\_ac@yahoo.com*

<sup>3</sup>Department of Biology, University of Texas-Pan American, 1201 W. University Drive, Edinburg, Texas 78541, USA.

<sup>4</sup>Departamento de Ecología Evolutiva. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, CU, Coyoacán 04510 México DF, Mexico.

<sup>5</sup>Climate Change Research Group, Kirstenbosch Research Centre, South African National Biodiversity Institute, PBag x7, Claremont, Cape Town 7735, South Africa.

Supplement 1. Descriptive physical characteristics of the study sites

Supplement 2. Table S1. A total of 19 bioclimatic variables were analyzed in this paper.

Supplement 3 Species checklist of the different families of succulent plants used in the analyses

## Supplement 1. Descriptive physical characteristics of the study sites

*Mexico.* The region “El Huizache” is one of the most species diverse sites for Cactaceae in America (Hernández *et al.*, 2001). It lies in the southern portion of the Chihuahuan Desert, and is located in the municipality of Guadalcázar in the northern part of the state of San Luis Potosí, Mexico (22° 30'-23° 00' N, 100° 00'-100° 30' W). The area is a lowland plain with mountain systems of different sizes. Rainfall is concentrated in summer, and the annual average is 300 mm in lowland plains, increasing with the altitude to 800 mm at the highest points. Average mean temperature varies from 18 to 22° C (MacMahon and Wagner, 1986; Arriaga *et al.*, 2000; Hernández *et al.*, 2001).

Cuatrociénegas is another point of high diversity of globular cacti (Hernández and Bárcenas, 1995; Arriaga *et al.*, 2000; Dinerstein *et al.*, 2000). The region is an intermontane valley in the Sierra Madre Oriental at the eastern edge of the Chihuahuan Desert in the Mexican state of Coahuila (26° 42'-27° 00' N, 101° 52'-102° 25' W). The valley is bordered by limestone mountains, and is bisected by the Sierra San Marcos and Pinos. The valley receives <200 mm of precipitation per year, mainly between May and October. Though it receives little rain, the valley has abundant subterranean water, which emerges at the surface in numerous small pools. Temperatures varies from 18 and 22°C, with a extreme exceeding 44°C in the summer, and falling to below 0°C during the winter (MacMahon and Wagner, 1986; Arriaga *et al.*, 2000; Dinerstein *et al.*, 2000).

*South Africa.* The Great Richtersveld is located in the arid north-west of South Africa. This area belongs to the Namaqualand-Namib domain (Wyk and Smith, 2001; Desmet, 2007). The Richterseld is in a flat sandy plain to steep mountains of volcanic rock, and the lushness of the Orange River. This region has winter-rainfall, with temperatures 12-17° C along the coast and inland temperatures around 32° C, in summer reaching >50° C (Wyk and Smith, 2001; Desmet, 2007). Rain is rare event, with an average of 68 mm per year.

The region of Knersvlakte represents one of the richest areas of dwarf succulent plant diversity in the world (Cowling *et al.*, 1998; Wyk and Smith, 2001; Schmiedel, and Jürgens, 1999). It is situated in the northwestern part of Western Cape Province of South Africa (30°45'–31°40' S, 18°15'–19°00' E), and belongs to the domain of Namaqualand (Schmiedel, and Jürgens, 1999; Desmet, 2007). It is a broad plain bounded by the Oliphant River to the South, the Rocky Hills of Namaqualand to the North, the Sandveld and granite hills of the Spektakel (the Hardveld) to the West, and the Bokkeveld Mountains to the East. The Knersvlakte is a predominantly winter-rainfall desert region. The climate of the region is mild with light frost in winter. Rainfall is low, about 100-175 mm, and occurs mainly in winter (May-September), but the fog is an additional source. The mean annual temperature is about 20°C with an extreme about 46°C (Wyk and Smith, 2001; Desmet, 2007).

The Little Karoo is an intermontane valley with high succulent plant species richness (Wyk and Smith, 2001; Schmiedel, and Jürgens, 1999). It is located in the southwest of the South Africa (33°25'–55°00' S, 20°10'–22°30' E), and belongs to the Southern Karoo Domain. The valley is bounded by a mountain belt and is divided in the western region and eastern region by the mountains of Sandberg and Rooiberg. The winters are mild and without severe frost, and the summers are hot and dry. The Little Karoo receives an annual rainfall between 125-300 mm, with a mean annual temperature of 18°C. Annual rainfall of 15-55 mm in the Orange River Valley and greater of the mountains (Wyk and Smith, 2001).

---

Supplement 2.

Table S1. A total of 19 bioclimatic variables were analyzed in this paper.

---

Bio 1 = Annual Mean Temperature

Bio 2 = Mean Diurnal Range Temperature

Bio 3 = Isothermality

Bio 4 = Temperature Seasonality

Bio 5 = Max. Temperature of Warmest Month

Bio 6 = Min. Temperature of Coldest Month

Bio 7 = Temperature Annual Range

Bio 8 = Mean Temperature of Wettest Quarter

Bio 9 = Mean Temperature of Driest Quarter

Bio 10 = Mean Temperature of Warmest Quarter

Bio 11 = Mean Temperature of Coldest Quarter

Bio 12 = Annual Precipitation

Bio 13 = Precipitation of Wettest Month

Bio 14 = Precipitation of Driest Month

Bio 15 = Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)

Bio 16 = Precipitation of Wettest Quarter

Bio 17 = Precipitation of Driest Quarter

Bio 18 = Precipitation of Warmest Quarter

Bio 19 = Precipitation of Coldest Quarter

---

Supplement 3. Species check list of the different families of succulent plants used in the analyses

**Aizoaceae**

*Argyroderma crateriforme* (L. Bolus) N. E. Br.  
*Argyroderma congregatum* L. Bolus  
*Argyroderma delaetii* C. A. Maass  
*Argyroderma pearsonii* (N. E. Br.) Schwantes  
*Argyroderma subalbum* (N. E. Br.) N. E. Br.  
*Argyroderma theartii* van Jaarsv.  
*Conophytum auriflorum* Tischer  
*Conophytum bilobum* (Marloth) N. E. Br.  
*Conophytum blandum* L. Bolus  
*Conophytum breve* N. E. Br.  
*Conophytum calculus* (Berger) N. E. Br.  
*Conophytum cubicum* Pavelka  
*Conophytum ectypum* N. E. Br.  
*Conophytum ernstii* S. A. Hammer  
*Conophytum flavum* N. E. Br.  
*Conophytum fraternum* (N. E. Br.) N. E. Br.  
*Conophytum frutescens* Schwantes  
*Conophytum gratum* (N. E. Br.) N. E. Br.  
*Conophytum herreanthus* S. A. Hammer  
*Conophytum joubertii* Lavis  
*Conophytum lithopsoides* L. Bolus  
*Conophytum loescheanum* Tischer  
*Conophytum longum* N. E. Br.  
*Conophytum meyeri* N. E. Br.  
*Conophytum minimum* (Haw.) N. E. Br.  
*Conophytum minusculum* (N. E. Br.) N. E. Br.  
*Conophytum minutum* (Haw.) N. E. Br.  
*Conophytum obcordellum* (Haw.) N. E. Br.  
*Conophytum obscurum* N. E. Br.  
*Conophytum pageae* (N. E. Br.) N. E. Br.  
*Conophytum pellucidum* Schwantes  
*Conophytum quaesitum* (N. E. Br.) N. E. Br.  
*Conophytum regale* Lavis  
*Conophytum ricardianum* Losch & Tischler  
*Conophytum saxetanum* (N. E. Br.) N. E. Br.  
*Conophytum schlechteri* Schwantes  
*Conophytum stephanii* Schwantes  
*Conophytum stevens-jonesianum* L. Bolus  
*Conophytum subfenestratum* Schwantes  
*Conophytum tantillum* N. E. Br.

*Conophytum truncatum* (Thunb) N. E. Br.  
*Conophytum uviforme* (Haw.) N. E. Br.  
*Conophytum velutinum* Schwantes  
*Conophytum wettsteinii* (Berger) N. E. Br.  
*Diplosoma luckhoffii* (L. Bolus) Schwantes  
*Gibbaeum album* N. E. Br.  
*Gibbaeum angulipes* (L. Bolus) N. E. Br.  
*Gibbaeum dispar* N. E. Br.  
*Gibbaeum geminum* N. E. Br.  
*Gibbaeum gibbosum* (Haw.) N. E. Br.  
*Gibbaeum heathii* (N. E. Br.) L. Bolus  
*Gibbaeum hortenseae* (N. E. Br.) Thiede & Klak  
*Gibbaeum nebrownii* Tischler  
*Gibbaeum pachypodium* (Kensit) L. Bolus  
*Gibbaeum petrense* (N.E.Br.) Tischler  
*Gibbaeum pilosulum* (N. E. Br.) N. E. Br.  
*Gibbaeum pubescens* (Haw.) N. E. Br.  
*Gibbaeum pubescens* subsp. *shandii* (N. E. Br.) Glen  
*Gibbaeum velutinum* (L. Bolus) Schwantes  
*Lithops marmorata* N. E. Br.  
*Lithops meyeri* L. Bolus  
*Lithops olivacea* L. Bolus

**Apocynaceae**

*Duvalia caespitosa* Haw.  
*Duvalia elegans* (Masson) Haw.  
*Duvalia parviflora* N. E. Br.  
*Duvaliaranthus x albostriatus* Bruyns  
*Gonolobus luteus* (Masson) Druce  
*Hoodia alstonii* (N. E. Br.) Plowes  
*Hoodia gordonii* (Sweet) ex Decne  
*Hoodia pilifera* (L. f.) Plowes  
*Huernia clavigera* (Jacq.) Haw.  
*Huernia humilis* Haw.  
*Huernia pillansii* N. E. Br.  
*Huernia praestans* N. E. Br.  
*Larryleachia cactiformis* (Hook.) Plowes  
*Larryleachia dinteri* (A. Berger) Plowes  
*Larryleachia perlata* (Dinter) Plowes  
*Stisseria geminata* (Masson) Kuntze  
*Quaqua pillansii* (N. E. Br.) Bruyns

**Cactaceae**

*Ariocarpus bravoanus* H. M. Hern. & E. F. Anderson  
*Ariocarpus fissuratus* (Engelm.) K. Schum.

*Ariocarpus kotschoubeyanus* (Lem.) K. Schum.  
*Ariocarpus retusus* Scheidw.  
*Astrophytum capricorne* (A. Dietr.) Britton & Rose  
*Astrophytum myriostigma* Lem.  
*Coryphantha delicada* L. Bremer  
*Coryphantha georgii* Boed.  
*Coryphantha glanduligera* (Otto & A.Dietr.) Lem.  
*Coryphantha macromeris* (Engelm.) Britton & Rose  
*Coryphantha odorata* Boed.  
*Coryphantha poselgeriana* (D.Dietr.) Britton & Rose  
*Coryphantha pseudoechinus* Boed.  
*Coryphantha pulleineana* (Backeb.) Glass  
*Coryphantha werdermannii* Boed.  
*Coryphantha wohlschlagerei* Holzeis  
*Echinocactus horizionthalonius* Lem.  
*Echinocereus cinerascens* (DC.) Lem.  
*Echinocereus enneacanthus* Engelm.  
*Echinocereus enneacanthus* subsp. *brevispinus* (W.O.Moore) N.P.Taylor  
*Echinocereus pectinatus* (Scheidw.) Engelm.  
*Echinocereus pectinatus* var. *wenigeri* L.D.Benson  
*Echinocereus stramineus* (Engelm.) F.Seitz  
*Echinomastus mariposensis* Hester  
*Epithelantha micromeris* (Engelm.) F.A.C.Weber ex Britton & Rose  
*Ferocactus echidne* (DC.) Britton & Rose  
*Ferocactus histrix* (DC.) G.E.Linds.  
*Ferocactus pilosus* (Galeotti ex Salm-Dyck) Werderm.  
*Ferocactus recurvus* (Mill.) Borg  
*Lophophora williamsii* (Lem. ex Salm-Dyck) J.M. Coult.  
*Mammillaria albicoma* Boed.  
*Mammillaria aureilanata* Backeb.  
*Mammillaria compressa* DC.  
*Mammillaria formosa* Galeotti ex Scheidw.

*Mammillaria formosa* subsp. *microthele* (Muehlenpf.) D|.R. Hunt  
*Mammillaria geminispina* Haw.  
*Mammillaria heyderi* Muehlenpf.  
*Mammillaria lasiacantha* Engelm.  
*Mammillaria magnimamma* Haw.  
*Mammillaria pottsii* Scheer ex Salm-Dyck  
*Mammillaria prolifera* (Mill.) Haw.  
*Mammillaria schiedeana* Ehrenb. ex Schltdl.  
*Mammillaria sphaerica* A. Dietr.  
*Mammillaria surculosa* Boed  
*Mammillaria uncinata* Zucc. ex Pfeiff.  
*Mammilloidia candida* (Scheidw.) Buxb.  
*Neolloydia conoidea* (DC.) Britton & Rose  
*Sclerocactus uncinatus* Galeotti ex Pfeiff.  
*Thelocactus bicolor* (Galeotti) Britton & Rose  
*Thelocactus conothelos* (Regel & Klein) F.M. Knuth  
*Thelocactus hexaedrophorus* (Lem.) Britton & Rose  
*Thelocactus tulensis* (Poselger) Britton & Rose  
*Turbinacarpus beguinii* (N.P. Taylor) Mosco & Zanovello  
*Turbinacarpus pseudopectinatus* (Backeb.) Glass & R.A. Foster  
*Turbinacarpus saueri* (Boed.) John & Riha subsp. *knuthianus* (Boed.) Lüthy  
*Turbinacarpus schmiedickeanus* (Boed.) Buxb. & Backeb.  
*Turbinacarpus viereckii* (Werderm.) John & Riha

### **Euphorbiaceae**

*Euphorbia fasciculata* Thunb.  
*Euphorbia heptagona* L.  
*Euphorbia mammillaris* L.  
*Euphorbia melanohydrata* Nel  
*Euphorbia pillansii* N. E. Br.  
*Euphorbia pseudoglobosa* Marloth  
*Euphorbia schoenlandii* Pax.  
*Euphorbia susannae* Marloth  
*Euphorbia tuberculata* Jacq.  
*Euphorbia tuberculatoides* N. E. Br.

### CAPÍTULO 3

#### EXPLORACIÓN DEL MORFOESPACIO SUCULENTO. CONVERGENCIA MORFOLÓGICA ENTRE ESPECIES SUCULENTAS GLOBULARES DE AMÉRICA Y ÁFRICA.

Leonardo O. Alvarado-Cárdenas\*<sup>1</sup>, Luis E. Eguiarte<sup>2</sup>, Angélica Cervantes<sup>1</sup>, Laura Trejo<sup>1</sup> y Mark E. Olson<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Apartado Postal 70-233, 04510, México, D.F. México. \*Correspondencia: *leonardo\_ac@yahoo.com*

<sup>2</sup>Departamento de Ecología Evolutiva. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, CU, Coyoacán 04510 México DF, Mexico.

#### RESUMEN

La convergencia evolutiva es un fenómeno central en la biología. Sin embargo, muchas de las propuestas de convergencia son apreciaciones cualitativas de los atributos comparados. Para evaluar cuantitativamente el atributo de la forma, aplicamos morfometría geométrica en uno de los ejemplos clásicos de convergencia, el de la similitud entre suculentas globulares de Cactaceae de América y sus análogos en África de las familias Aizoaceae, Apocynaceae y Euphorbiaceae. Incluimos a las especies de *Astrophytum asterias* y *A. myriostigma* (Cactaceae), *Conophytum calculus* (Aizoaceae), *Euphorbia meloformis*, *E. obesa* y *E. valida* (Euphorbiaceae) y *Pseudolithos migiurtinus* y *P. cubiformis* (Apocynaceae) para evaluar su forma en las vistas apicales y laterales usando el método de contornos y semimarcas. También incluimos una forma esférica que permitió observar que tanto se acercan las suculentas globulares a formas óptimas de superficie/volumen. Nuestros resultados de la vista apical proyectaron un morfoespacio donde se pueden sugerir cuatro conjuntos principales, los cuales corresponden a *A. asterias*-*C. calculus*-*E. obesa*-*P. migiurtinus* que forma el conjunto de mayor traslape, le sigue el grupo de *E. meloformis*-*E. valida*, seguidos de *A. myriostigma* y *P. cubiformis*. Los resultados del análisis de la vista longitudinal muestran una nube de puntos en donde las especies presentan un gradiente de variación que va de una forma comprimida hacia la forma elíptica a ovoide. Cuando se incluye el círculo en ambas comparaciones (apical/longitudinal), nuestros resultados mostraron que las especies globulares están apartadas de la forma circular en el eje 1, pero al comparar el eje 2 éstas y el círculo se separan de aquellas con formas distintas. El presente trabajo permite sugerir que la convergencia dista mucho de ser una cuestión de todo o nada, ajustándose más a un gradiente donde la similitud puede ser total o parcial. La aplicación de morfometría geométrica ha corroborado la similitud

en las suculentas globulares, así como una fuerte asociación entre la forma y el ambiente. Asimismo, se resalta el potencial papel de la selección natural actuando en diferentes etapas del desarrollo o dimensiones (transversal o longitudinal) del organismo a configuraciones óptimas de relación superficie/volumen.

## **INTRODUCCIÓN.**

La convergencia evolutiva es definida como la observación repetida de atributos similares en ambientes semejantes entre organismos no relacionados (Stayton, 2006; Revell et al., 2007). Este fenómeno ha brindado evidencias cualitativas para inferir adaptación, proceso en el que se asume que la selección natural conduce a los organismos a resultados similares ante presiones ambientales semejantes (Gould, 2002). La hipótesis de convergencia es un argumento central en la biología, que se ha empleado para explicar la presencia de, por ejemplo, cuerpos fusiformes en animales acuáticos: peces, ictiosauros, cetáceos, pinnípedos, etc. También se ha usado para explicar la semejanza en formas y comportamientos entre mamíferos marsupiales y placentarios, así como la similitud morfológica entre los cactus de América y sus análogos en otros grupos presentes en África. En la literatura se han sugerido eventos de convergencia en casi todos los organismos (Schluter, 1986; Losos, 1992; Stephens & Wiens, 2004; McGhee, 2011). Sin embargo, muchas de las propuestas de convergencia son apreciaciones cualitativas de los atributos comparados, careciendo de evaluaciones cuantitativas de si los caracteres supuestamente convergentes se parecen.

En numerosos trabajos comparativos, la delimitación de los atributos morfológicos para estudios evolutivos suele realizarse con base en una apreciación cualitativa que suele ser arbitraria y que varía de acuerdo con el observador (Hawkins, 2000; Olson, 2005). Por ejemplo, la suculencia en las plantas, la forma de los organismos o la forma de sus partes son considerados atributos difíciles de definir (Eggl & Niffler, 2009; Zeldich et al., 2004). Los intentos por someter a evaluaciones cuantitativas los atributos morfológicos, y en particular la forma, han derivado en metodologías formales que hacen posible tales comparaciones. Entre las herramientas que permiten la evaluación cuantitativa de la forma están los análisis de Fourier (Haines & Crampton, 2000), los análisis de fractales, la morfometría geométrica (Bookstein, 1991; Mitteroecker & Gunz, 2009), entre otros (Rohlf, 2000; Mitteroecker & Gunz, 2009). En el caso la morfometría geométrica, ésta ha resultado una herramienta muy

poderosa para cuantificar la forma. Originalmente planteada por D'Arcy W. Thompson (1917) para explicar con base en física, mecánica y geometría la serie de cambios en la forma que ocurría entre los organismos, ahora es una herramienta versátil que permite explorar y comparar gráfica y cuantitativamente cómo se distribuyen las formas en un espacio empírico o morfoespacio (Bookstein, 1991; Zeldich et al., 2004). Asimismo, el uso de esta metodología en la evaluación de hipótesis de convergencia ha resultado muy útil para corroborar o rechazar estas hipótesis (Stayton, 2006; Sakamoto & Ruta, 2012), ya que se puede traducir en que las formas supuestamente convergentes deberán ocupar un área muy cercana o traslaparse en el morfoespacio, mientras que si no lo son, las formas deberán ocupar áreas diferentes y distantes en el espacio.

Para el desarrollo de una evaluación cuantitativa de las formas convergentes, usando morfometría geométrica, hemos seleccionado como modelo de estudio uno de los ejemplos de convergencia más reiterados de la biología, el de la similitud entre las formas suculentas de especies de Cactáceas de América y sus análogos en África de las familias Aizoaceae, Apocynaceae y Euphorbiaceae (Fig. 1). Si bien es cierto que numerosos autores citan a las plantas suculentas de estos grupos como el modelo paradigmático de la evolución convergente (Peet, 1978; Gibson & Nobel, 1986; Raven et al., 1986; Felger y Henrickson, 1997; Bennici, 2003; Mauseth, 2004), nunca se ha evaluado de manera cuantitativa la supuesta convergencia morfológica entre ellas.

De todo el conjunto de formas explorado por las plantas suculentas, seleccionamos a las formas globosas, porque si bien constituyen un caso de estudio bien conocido, este ha permanecido ajeno a una evaluación morfométrica. Se ha sugerido que las suculentas globulares representan una de las formas más eficientes de enfrentar las condiciones de aridez, ya que por acción de la selección natural se favorecen aquellas formas que se acercan a una forma esférica que maximiza el almacenamiento de agua con la menor superficie para la transpiración (Gibson & Nobel, 1986). Algunos autores (von Willert et al., 1992; Alvarado-Cárdenas et al., 2013) mencionan que las plantas globulares pueden ocupar distintas condiciones climáticas, pero que pueden convergir en zonas áridas en la que las temperaturas no son extremas y la humedad es relativamente predecible. También señalan que las diferentes condiciones climáticas en las que crecen estas plantas podrían sugerir diferencias en la forma de las plantas globulares. Por consiguiente, este proyecto será el primero en someter a prueba



el supuesto de que las plantas suculentas globulares de América y África son equivalentes morfológicamente, por lo que deberían ocupar la misma área en un morfoespacio, basado en morfometría geométrica.

Nuestro trabajo empleó como modelo de estudio a especies suculentas globulares pertenecientes a los géneros *Astrophytum* (Cactaceae), *Conophytum* (Aizoaceae), *Euphorbia* (Euphorbiaceae) y *Pseudolithos* (Apocynaceae). Seleccionamos dichas especies porque pertenecen a familias distantes filogenéticamente (Stevens, 2001) y representan los grupos invocados como ejemplo clásico de convergencia de formas globulares o esféricas del reino vegetal (Fig. 2, Tabla 1). La evaluación cuantitativa de las formas supuestamente globulares, aplicando morfometría geométrica, permitió cuantificar la similitud o divergencia morfológica para decidir el grado de traslape en el morfoespacio entre estas plantas. Asimismo, evaluamos la medida en la cual las especies globulares se acercan a la relación óptima de superficie/volumen, para ello incluiremos en el análisis una forma esférica. Este análisis integral de las formas entre las especies y su acercamiento a la mejor relación de superficie/volumen, proporcionando una primera evaluación cuantitativa a uno de los ejemplos clásicos de convergencia.

## **MATERIALES Y MÉTODOS.**

### *Grupo de estudio.*

Para someter a prueba la hipótesis de que las suculentas globulares de América y África ocupan un área muy cercana en el morfoespacio, nuestro muestreo incluyó ocho especies de cuatro familias diferentes: *Astrophytum asterias* (Zucc.) Lem. y *A. myriostigma* Lem. (Cactaceae), *Conophytum calculus* N.E. Br. (Aizoaceae), *Euphorbia obesa* Hook. f., *E. meloformis* Aiton y *E. valida* N.E. Br. (Euphorbiaceae) y *Pseudolithos cubiformis* (P.R.O. Bally) P.R.O. Bally y *P. migiurtinus* (Chiov.) P.R.O. Bally (Apocynaceae). Seleccionamos estas especies porque incluyen los grupos mencionados como el ejemplo típico de convergencia entre plantas globulares suculentas (Fig. 2), y debido a que se han citado en la bibliografía como formas esféricas o globulares (Bally et al., 1975; Glass & Foster, 1975; Rauh, 1984; Trager, 1985; Bravo & Sánchez-Mejorada, 1991). Asimismo, estas especies ofrecen un gradiente de variación en la forma globular presentando costillas o diferencias en las vistas transversales o longitudinales, lo que permitió construir un morfoespacio más amplio y representativo de las diferencias o similitudes en la forma.

Para realizar la comparación cuantitativa de la forma tridimensional de las suculentas globulares, capturamos digitalmente las vistas apicales (o transversal) y laterales (o longitudinal) de las plantas. Estas dos vistas permitieron cubrir de manera complementaria la configuración tridimensional de los organismos. El número total de individuos empleados para la vista apical fue de 377 y para la vista longitudinal fue de 384 (Tabla 2). Las imágenes que empleamos para el análisis morfométrico corresponden a plantas vivas. Fotografiamos algunas de los especímenes directamente en el campo, mientras que otros fueron capturados empleando especímenes de jardines botánicos e invernaderos (Tabla 2). La visita a estas instituciones fue indispensable, ya que algunas de las especies tienen poblaciones con muy pocos individuos, o son de difícil acceso (Bally et al., 1975; Wyk & Smith, 2001), como por ejemplo *Euphorbia obesa*, *E. meloformis* y *Pseudolithos cubiformis*. Los individuos que fotografiamos en los invernaderos o jardines botánicos fueron aquellos que presentaban las medidas longitudinales referidas en la literatura, y se excluyeron aquellos que presentaban deformaciones o cambios muy marcados en su forma. Los individuos seleccionados para el análisis fueron aquellos que presentaban dimensiones iguales o mayores a la media. Consideramos que estos individuos han alcanzado ya una forma más estable que los individuos más jóvenes.

#### *Análisis morfométrico.*

La morfometría geométrica es una herramienta que permite extraer y cuantificar la información de la forma, separando el efecto del tamaño o escala, de la posición y de la traslación (Bookstein, 1991; Zelditch et al., 2004, Mitteroecker & Gunz, 2009). Para realizar un análisis morfométrico se requiere de la aplicación de marcas (“landmarks”) que son puntos colocados en sitios de importancia biológica que están presentes en todos los organismos observados y que permiten la comparación de estructuras presumiblemente homólogas. No obstante, los organismos vivos presentan frecuentemente estructuras o atributos en los que no es posible colocar marcas de forma regular e inequívoca. Estos atributos pueden ser curvos o rectos y pueden aportar información relevante sobre la forma. En nuestro caso, los grupos seleccionados presentan formas curvas y representan taxones análogos cuya estructura globular se deriva de tallos (Apocynaceae, Cactaceae y Euphorbiaceae) u hojas (Aizoaceae), por lo que el uso de marcas o puntos homólogos no es posible para estas comparaciones morfométricas.

Para poder desarrollar nuestro análisis seleccionamos la metodología de contornos (“outlines”). El método de contornos emplea un tipo especial de marca llamado “semimarcas”

(“semilandmarks”), que permite poner puntos o marcas en zonas donde no se pueden identificar zonas de marcaje (Bookstein, 1997; Zelditch et al., 2004; Sheets, 2006), como es el caso de las formas globulares. Las semimarcas son también puntos que recobran la forma, pero apoyados en gradillas o líneas equidistantes que se colocan digitalmente sobre el objeto. Las semimarcas se colocan tratando de obtener una buena cobertura del contorno del objeto de estudio, entre más puntos se seleccionen para describir la forma de una estructura mejor será la comparación. Estos puntos sirven como estimadores de la forma de la curva, constituyendo variables sobre los que se pueden aplicar análisis comparativos (Zelditch et al., 2004; Sheets, 2006) y tienen la ventaja de no estar restringidas, necesariamente, a cuestiones de homología, como lo están las marcas o landmarks (Sheets, 2006). La aplicación de semimarcas sobre nuestras especies de estudio permitió desarrollar el análisis de la hipótesis de la convergencia en forma, además de mostrar gráficamente cómo se distribuyen en el morfoespacio las especies globulares.

Previo al análisis morfométrico de las imágenes, estas fueron homogenizadas y retocadas en un programa de edición de imágenes. Después usamos los programas pertenecientes a la serie “Integrated Morphometrics Programs software series, version 6a” (Sheets, 2001), los cuales hacen posible digitalizar las semimarcas y el análisis morfométrico. Empleamos el programa MakeFan6g para crear guías en intervalos equidistantes sobre las imágenes para capturar el contorno. Seleccionamos 50 líneas en forma radial para poder capturar el contorno de la vista apical y un total de 60 líneas radiales para la vista lateral (Fig. 3A). Después utilizamos el programa TpsDig 2.16 (Rohlf, 2010) para colocar y digitalizar los puntos en las zonas de intersección entre las líneas radiales y el borde del contorno de la imagen (Fig. 3B). Los archivos creados en este programa son posteriormente sometidos a un análisis generalizado de Procrustes, el cual remueve las diferencias presentes en todos los individuos que pueden ser debidas a posición, rotación o escala (Fig. 3C). Desarrollamos este paso con la herramienta CoordGen6f (Sheets, 2001). Después sometimos las configuraciones de puntos provistas por el análisis procrustes a un tratamiento de los puntos (Fig. 3D). Finalmente empleamos el programa de SemiLand6 (Sheets, 2001) para señalar las semimarcas previo al análisis multivariado. Esto es necesario por que las semimarcas, a diferencia de las marcas, se consideran como indicadores con menor peso y deben ser señaladas para restar su influencia dentro del análisis, así como para minimizar la energía de inflexión entre los puntos.

Analizamos los datos siguiendo dos estrategias. En la primera comparamos todas las especies para observar qué áreas del morfoespacio ocupan y en qué grado se traslapan. La siguiente estrategia incluimos, además de las formas de las especies muestreadas, un círculo que representara la forma esférica, la cual se ha mencionado como la forma que presentan las especies seleccionadas (Tabla 1). Esta comparación permitió evaluar qué tan cerca se encuentran las especies globulares de traslaparse en un área de relación ideal de superficie/volumen. Evaluamos las configuraciones de puntos generadas con ambas estrategias usando un análisis de variables canónicas (CVA por sus siglas en inglés). Este análisis permite aumentar las diferencias entre los grupos y reducir las diferencias dentro de los grupos mediante un reescalamiento de los valores de cada una de las matrices (Fig. 3E-F). Aplicamos el CVA usando el programa CVA Gen6m (Sheets, 2001), el cual permitió realizar previamente un análisis de componentes principales y utilizar los valores que más explican la varianza de los datos. Estos análisis permitieron observar las diferencias de las formas apicales y longitudinales de las especies analizadas, y fueron la primera evaluación sobre la forma globular en plantas suculentas consideradas como potencialmente convergentes.

## **Resultados**

### *Análisis morfométrico de la vista apical o transversal.*

Para el análisis de CVA, usamos los primeros 20 ejes resultantes de un análisis de componentes principales que explican el 51% de la varianza. El CVA resultó en cinco ejes canónicos significativamente distintos (Tabla 3). El CVA generó un morfoespacio donde se pueden sugerir cuatro conjuntos principales de las ocho especies consideradas, aunque todos ellos exhibieron traslapamientos parciales (Fig. 4). Los conjuntos observados corresponden a *Astrophytum asterias*-*Conophytum calculus*-*Euphorbia obesa*-*Pseudolithos migiurtinus* (ACEP) que forma el conjunto con mayor traslape, le sigue el grupo de *Euphorbia meloformis*-*E. valida* (EE), seguida de *Astrophytum myriostigma* (AM) y *Pseudolithos cubiformis* (PC). El eje canónico 1 o CV1 separó a ACEP y EE de AM y PC, mientras que el CV2 separó a ACEP y AM de EE y CP. La separación de cada uno de estos grupos es observada también por las gradillas de deformación asociadas a cada uno de los ejes. Cada una de las gradillas muestra que las diferencias entre las agrupaciones mencionadas con respecto a la configuración consenso se deben a la marcada deformación generada por la presencia de costillas (Fig. 4).

Los agrupamientos observados en las gráficas correspondieron con la clasificación asignada por el análisis de CVA (Tabla 4), en la cual observamos que algunos individuos del conjunto ACEP fueron asignados a las diferentes especies que conforman la agrupación, sugiriendo que convergen hacia la forma globular. Las especies de ACEP presentan costillas poco pronunciadas o carecen de ellas, por lo que se distinguen del resto de los grupos con cuatro (PC), cinco (AM) u ocho costillas (EE) muy pronunciadas. A su vez, los grupos EE, AM y PC se separaron por la presencia y el número de costillas en cada una de estas especies, lo que les da una configuración de la forma distinta del resto de especies incluidas.

En el caso de la comparación entre la vista transversal y el círculo, las especies globulares están claramente apartadas de la forma circular (Fig 5). El número de variables canónicas significativamente distintas fueron cinco (Tabla 3). Los valores de clasificación de los distintos individuos mostraron muchas similitudes con el análisis anterior (Tabla 4). No obstante, el CV1 reveló que las especies seleccionadas están muy alejadas de la forma esférica o circular (Fig. 5). El CV2 agrupó a las especies seleccionadas de manera muy similar al análisis sin el círculo. En el CV2, el grupo ACEP y el círculo se separan de AM, EE y PC, que no presentan una forma globular. Al comparar el CV2 contra CV3, observamos que los miembros del ACEP y el círculo se traslapan en áreas muy cercanas y nuevamente se separan del resto de los grupos. Las gradillas de deformación asociadas al CV2 mostraron que las deformaciones generadas por las costillas nuevamente separan a las formas estrelladas de las globulares.

#### *Análisis morfométrico de la vista lateral o longitudinal.*

Los resultados del análisis de la vista longitudinal mostraron una distribución diferente a lo observado en la vista transversal. Realizamos el análisis de CVA utilizando los primeros 20 ejes de un PCA que explicaron el 53% por ciento de la varianza. El CVA identificó dos variables significativamente distintas (Tabla 5). El morfoespacio resultante mostró una nube de puntos en la que las especies tuvieron un mayor traslape que en el análisis anterior y en el que fue menos clara la separación de grupos (Fig. 6), patrón que correspondió a los valores de clasificación (Tabla 6). El CV1 mostró un gradiente de variación que va de una forma comprimida u oblada, hacia el eje positivo y después tiende a ocupar la forma elíptica a ovoide hacia el eje negativo. Las especies de formas mayormente comprimidas son *Astrophytum asterias*, *A. myriostigma*, *Euphorbia meloformis* y *Pseudolithos cubiformis*. Mientras que las

especies de *E. obesa*, *E. valida*, *Conophytum calculus* y *P. migiurtinus* ocupan áreas correspondientes a formas más alargadas o elípticas. Los valores de clasificación corroboraron este traslape entre las diferentes especies.

Cuando incluimos el círculo en la comparación de las vistas longitudinales, nuestros resultados nuevamente mostraron que las especies supuestamente globulares están apartadas de la forma circular (Fig. 7). El CVA identificó tres variables significativamente distintas (Tabla 5) y los valores de clasificación de los individuos de cada especie mostraron muchas similitudes con el análisis sin el círculo (Tabla 6). No obstante, la distribución en el morfoespacio reveló que en el CV1 las especies están muy alejadas de la forma esférica o circular (Fig. 7). Al comparar el CV2, la distribución de la forma fue la misma que el análisis anterior, pero el contraste con la forma circular nos permitió sugerir cuatro grupos. En la parte superior positiva, las especies fueron de una forma oblada, a una forma relativamente circular en la parte central de la gráfica. En los valores negativos del morfoespacio se presentaron las formas más alargada o elípticas, hasta obtener una forma ovoide. El grupo de especies que presentó un patrón que fue de las formas comprimidas al circular fueron *A. asterias*, *A. myriostigma*, *E. meloformis* y *P. cubiformis*. Las especies que ocuparon un área de una forma circular a una elíptica fueron *E. obesa*, *E. valida* y *C. calculus*. En última instancia, *E. obesa* y *P. migiurtinus* ocuparon la parte más extrema de la distribución, presentando una forma ovada.

## **Discusión**

Las plantas suculentas representan el referente por excelencia de organismos que están adaptados a las zonas áridas y con una diversa morfología (Eggl & Niffler, 2009; Ogburn & Edwards, 2010). Entre las variantes morfológicas descritas para las suculentas, las plantas globulares ofrecen un modelo de estudio ideal. La forma globular se ha sugerido como la mejor relación entre la menor superficie para transpiración y el mayor volumen de almacenamiento de agua (Gibson & Nobel, 1986). Además, ha sido uno de los ejemplos clásicos de convergencia evolutiva desde hace más de 100 años (Tabla 1). No obstante, la evaluación cuantitativa de si las plantas globulares ocupan áreas similares en el morfoespacio no se había realizado hasta ahora. Los resultados de nuestros análisis morfométricos corroboran, al menos en parte, la similitud de estas plantas, y ofrece una primera aproximación respecto a su supuesta optimalidad en la relación de superficie/volumen cuando las comparamos contra una esfera.

La evaluación morfométrica, aplicando un análisis de variables canónicas, ofrece una evaluación cuantitativa de las similitudes y diferencias en las formas. Este análisis corroboró parcialmente la apreciación cualitativa de similitud morfológica entre las plantas globulares. Sin embargo, nuestros resultados también mostraron que las suculentas globulares tienen diferentes agrupaciones cuando se comparan la forma apical contra su complemento lateral. En la vista transversal o apical pudimos reconocer cuatro grupos, de los cuales tres separaron a las especies con formas estrelladas por la presencia de costillas pronunciadas, de aquellas que convergen en un área por su contorno circular con y sin costillas (Figs. 4). En la vista longitudinal, se observó una nube de puntos que sugirió un mayor traslapamiento de la forma entre las especies comparadas. Aunque este traslapamiento puede traducirse como una convergencia parcial entre las especies globulares, sugerimos un gradiente morfológico que va de formas comprimidas u obladas a aquellas con formas más alargadas, como elípticas u ovadas (Figs. 6).

En el análisis de las vistas apicales se observan dos grupos, el de forma globular y el de forma estrellada. Éstas últimas se separan entre sí de acuerdo al tamaño y número de las costillas que presentan (Fig. 2, 4), lo que sugiere que no sólo ocupan distintas áreas del morfoespacio, sino que también cambia la relación de superficie-volumen, así como las estrategias para compensar los cambios en la superficie. En el caso de las formas globulares, las especies de *Astrophytum asterias* y *Euphorbia obesa* tienen costillas que podrían hacer pensar que deberían haberse agrupado con las especies ubicadas en otras áreas del morfoespacio. Sin embargo, las costillas que presentan son de tamaño muy pequeño que no modifican el contorno circular en la vista transversal, por lo que se traslaparon con las especies carentes de costillas, como *Conophytum calculus* y *Pseudolithos migiurtinus* (Fig. 4). Este resultado apoya lo sugerido por muchos autores sobre la similitud morfológica de estas especies, principalmente entre *A. asterias* y *E. obesa* (Tabla 1) que se han empleado recurrentemente para ilustrar la convergencia evolutiva de plantas globulares, así como un ejemplo de menores proporciones de superficie/volumen. Aunque estas especies ocuparon la misma área en la forma transversal, la forma longitudinal presentó una distribución distinta. Por un lado, *A. asterias* presenta una forma longitudinal principalmente oblata o comprimida, aunque algunos individuos alcanzan formas relativamente circulares (Fig. 6) y comparte el espacio con *A. myriostigma*, *E. meloformis* y *P. cubiformis*. Por otro lado, *E. obesa* presentó

una distribución que ocupó áreas mucho mayores del morfoespacio, con formas relativamente circulares a elípticas y ovadas, y algunos individuos ocuparon la forma oblada. En el espacio ocupado por *E. obesa* se traslapó con *C. calculus*, *E. valida* y *P. migiurtinus*.

La forma principalmente oblada de *A. asterias* podría deberse a que esta planta crece parcialmente enterrada en áreas rocosas con poca vegetación (Bravo & Sánchez-Mejorada, 1991). Esta forma de crecimiento le permitiría exponer solo la parte apical y mantener oculta la superficie lateral, reduciendo la pérdida de humedad por transpiración y sobrecalentamiento (Eller & Ruess, 1982; Turner & Picker, 1993). Estas mismas condiciones se presentan en *P. cubiformis* y *Conophytum calculus*, así como en otras cactáceas y aizoáceas, que crecen principalmente en zonas rocosas y con poca vegetación (Bally et al., 1975; Schmiedel & Jürgens, 1999; Lavranos, 2006). La forma comprimida y los reducidos tamaños se han asociado con zonas rocosas (Martorell & Patiño, 2006; Peters et al., 2008). Aparentemente estas características le permiten a las plantas crecer cubiertas y protegidas por las rocas, que funcionarían como “nodrizas” y proporcionan un ambiente sombreado, más húmedo y con menor insolación (Nobel et al., 1992; Schmiedel & Jürgens, 1999; Martorell & Patiño, 2006; Peters et al., 2008).

En el caso de *E. obesa*, fue una especie que cubre un área del morfoespacio mayor, y que está separada de *A. asterias* por contar con formas que van de la circular a la elíptica y ovada. *Euphorbia obesa* no crece enterrada y se encuentra en ambientes con mayor cobertura vegetal (White et al., 1941). Se ha observado que el tipo de vegetación o de elementos nodriza podría ser un factor relevante en la selección del tamaño y forma de algunas plantas suculentas (Nobel, 1980; Gibson & Nobel, 1986; Martorell & Patiño, 2006; Peters et al., 2008). Esta relación es congruente con lo encontrado en este trabajo, pues tanto *E. obesa* como *E. valida* están asociadas a zonas con vegetación arbustiva, lo que les permitiría no sólo alcanzar tallas mayores sino, también, desarrollar formas diversas en ambientes favorables de temperatura y humedad bajo la cubierta de las plantas nodrizas.

*Conophytum calculus* compartió con *E. obesa* las mismas áreas del morfoespacio transversal y longitudinal (Figs. 4, 6), lo que sugiere una convergencia morfológica total que no había sido señalada anteriormente. No obstante, ambas especies contrastan en otros aspectos de su morfología y en los ambientes en los que crecen. *Conophytum calculus* es una especie con hojas suculentas y con una talla inferior a tres centímetros, mientras que *E. obesa* u otra de



las especies con tallos suculentos tienden a alcanzar dimensiones mayores de 10 cm. Por otro lado, mientras que *E. obesa* crece en zonas con cobertura vegetal, *Conophytum calculus* crece en islas de cuarzo del Karoo Suculento de Sudáfrica (Schmiedel & Jürgens, 1999, 2004), que son zonas con condiciones edáficas poco apropiadas para muchas plantas, por lo que carecen de vegetación arbustiva y están completamente expuestas a la radiación solar y a precipitaciones esporádicas de invierno (Schmiedel & Jurguens, 1999, 2004). No obstante, la superficie reflejante del cuarzo permite un ambiente de menor temperatura y evaporación de agua, análogo a un sitio con cobertura vegetal, así como de protección para suculentas pequeñas por estar rodeada de cuarzos del mismo tamaño. Este ejemplo de similitud morfológica sugiere que una misma forma podría explorar diferentes escenarios ambientales, pero caracterizadas por una constante de déficit hídrico, el cual podría actuar como presión selectiva que favorecería relaciones bajas de superficie/volumen para una menor pérdida de agua.

En el caso de *A. myriostigma*, *E. meloformis*, *E. valida* y *P. cubiformis*, el análisis de la vista transversal las separó de las anteriores por la presencia y número de costillas muy pronunciadas (Fig. 4), lo que les da una forma estrellada; además, la forma y tamaño de las costillas generalmente es irregular dentro del mismo individuo, por lo que esto acentúa las diferencias entre las especies y la variabilidad de la forma dentro de las mismas. La presencia de costillas o proyecciones cónicas es un atributo relativamente común en las suculentas (Gibson & Nobel, 1986; Mauseth, 2004). Las costillas confieren mayor resistencia a los tallos de las suculentas para tolerar presiones de soporte mecánico (Altesor & Ezcurra, 2003), así como de los cambios cíclicos en el volumen de agua (Gibson & Nobel, 1986; Mauseth, 2000, 2004), pero también, la presencia de costillas muy pronunciadas genera un aumento en la superficie de las plantas (Gibson & Nobel, 1986; Mauseth, 2000). Asimismo, estas diferencias en su morfología reflejan diferentes estrategias que permiten compensar el aumento de superficie y reducción del volumen. Se ha sugerido que especies con costillas pronunciadas presentan mayor pubescencia o estructuras como espinas que reflejan la mayor radiación solar y reducen la temperatura (Gibson & Nobel, 1986). Este tipo de estrategia podría verse reflejado en el caso de *A. myriostigma*, que casi siempre tiene una fina pubescencia blanca cubriendo toda la superficie de la planta, lo que proporcionaría una cubierta protectora adicional ante la intensa radiación en las laderas de roca caliza donde crece. Otras características podrían verse

en las especies de *Euphorbia meloformis* y *E. valida* que tienen inflorescencias persistentes, las cuales se han sugerido como estructuras de camuflaje con la vegetación circundante (Marx, 1988) y, probablemente, también actúen como estructuras de sombreado.

La comparación de especies con costillas también se ha sugerido como convergente en el caso de *A. myriostigma* y *E. meloformis* (White et al., 1941). No obstante, nuestros resultados sugirieron que dichas especies están apartadas en el morfoespacio, mostrando una diferencia en el número de costillas (cinco en *A. myriostigma* y ocho en *E. meloformis*, Fig. 2, 4, 5), aunque en la forma del contorno lateral se traslapan al presentar una forma comprimida u oblata (Fig. 6, 7). Este resultado apoya la sugerencia de Trager (1982), quien menciona la similitud parcial en la vista transversal y la falta de similitud entre estas dos especies por el número de costillas, así como la presencia de numerosos tallos adventicios en *E. meloformis*. En el caso de *E. meloformis* y *E. valida*, estas dos especies ocuparon un área muy similar en su vista apical (Fig. 4). Ambas especies se han considerado como muy cercanamente relacionadas (White et al., 1941; Court, 1981) e incluso se ha subordinado a *E. valida* como subespecie de *E. meloformis* (Rowley, 1998). No obstante, Ritz et al. (2003) sugirieron que, si bien pertenecen al mismo clado de la subsección *Meleuphorbia*, ambas especies deben ser consideradas como distintas. En nuestro trabajo se corroboró parcialmente la similitud morfológica sugerida para estos taxones, la cual podría deberse a que ambas especies comparten un ancestro común y crecen en la parte sur-sureste del Great Karoo (White et al., 1941; Marx, 1988; Ritz et al., 2003), bajo condiciones ambientales similares. No obstante, las formas de ambas especies en su vista longitudinal ocuparon áreas distintas en morfoespacio (Fig. 6). *Euphorbia meloformis* presenta una morfología de oblata a circular, y en el campo llega a encontrarse semienterrada (Marx, 1988), como en el caso de *A. asterias*. Mientras que *E. valida* presenta una forma de globular a elipsoide, y tiene dimensiones mucho mayores que *E. meloformis*, lo que corrobora las observaciones de White et al. (1941) y Court (1981), quienes describen las mismas diferencias morfológicas.

Las especies de *Pseudolithos* representan, junto con las especies de *Lithops* y de *Ariocarpus*, otro extraordinario ejemplo de “rocas vivientes” (living rocks o stoneplants) por el gran parecido de estas plantas con las rocas de su entorno. Las especies de *Pseudolithos* se han señalado como plantas de forma esférica bien adaptadas a las condiciones de aridez del cuerno de África (Bally et al., 1975). No obstante, nuestros resultados sugirieron que las especies

seleccionadas muestran una clara diferenciación, tanto en su forma apical como longitudinal. *Pseudolithos cubiformis* presenta, como su nombre lo indica, una forma apical cuadrada y una forma longitudinal de oblada a elíptica (Figs. 4, 6). Por su parte, *P. migiurtinus* tiene una forma apical circular y una longitudinal ovada (Figs. 4, 6). Ambas especies crecen en lugares rocosos y, ocasionalmente, en zonas de matorrales (Vitezslav, 1997; Lavranos, 2006). Esta asociación podría proporcionarle protección ante la insolación como en el caso de otras suculentas, permitiéndoles explorar y desarrollar formas cuboides u ovadas que aumenten la superficie de fotosíntesis. Además, la presencia de esas costillas incipientes en *P. cubiformis* podría funcionar como disipadores de calor, pero es un efecto que falta evaluar en esta especie.

#### *Esferas óptimas o sólo bonitas y gorditas*

La mayoría de las citas referentes a la convergencia en plantas globulares menciona que estas plantas representan el mejor ejemplo de la menor superficie para la transpiración y el mayor volumen para almacenamiento de agua (Bally et al., 1975; Gibson & Nobel, 1986). Nuestra aproximación de optimalidad, en las que fueron comparadas las vistas transversal y longitudinal de las plantas globulares contra una estructura circular, sugirió que estas plantas no están ocupando el área del “morfoespacio óptimo” que correspondería a la forma esférica (Figs. 5, 7). Sin embargo, aún cuando las plantas globulares no ocupan la misma área que la esfera, algunas se acercan a zonas donde podrían alcanzar relaciones de superficie/volumen similares a los de una esfera. Esta forma parcialmente esferoidal de las suculentas en su plano transversal, y en algunos casos en su plano longitudinal, les permitiría mantener las relaciones de menor superficie y mayor volumen de agua en alguna parte de su desarrollo, como se ha observado en plántulas de algunos cactus (Gibson & Nobel, 1986). Así, la selección natural podría estar favoreciendo que estas plantas se aproximen a una forma esferoidal, en alguno de sus planos transversal y/o longitudinal, que les permitiría almacenar nutrientes y agua para continuar su desarrollo hasta alcanzar otras formas, como la elíptica u ovada, así como el mantener radios bajos de superficie/volumen a lo largo de su ciclo de vida.

#### *Consideraciones finales*

La convergencia evolutiva es la presencia de atributos similares en ambientes similares entre organismos no relacionados. El presente trabajo evidenció que el estudio de la convergencia dista mucho de ser una cuestión de blanco y negro, ajustándose más a un gradiente donde la

similitud puede ser total o parcial, como se ha señalado en otros estudios de convergencia (Melville et al., 2005; Stayton, 2006, Alvarado-Cárdenas et al., 2013).

En el caso de las plantas suculentas, la aplicación de morfometría geométrica y de análisis canónicos arrojó una inesperada corroboración de la similitud entre las suculentas globulares, así como una fuerte asociación entre la forma y el ambiente en organismos suculentos y del potencial papel de la selección natural actuando en todo el desarrollo y evolución de las plantas suculentas. En este contexto, el estudio de la forma en plantas suculentas globulares sugiere que, aún cuando estos organismos derivados de tallos (*Euphorbia*, *Astrophytum* y *Pseudolithos*) u hojas (*Conophytum*) sean estructuralmente distintos (Hartmann, 2004 Mauseth, 2004), pueden ocupar zonas muy similares en el morfoespacio. En este sentido, la selección natural podría favorecer el acercamiento en diferentes etapas del desarrollo o dimensiones (transversal o longitudinal) de los organismos a configuraciones óptimas de relación superficie/volumen.

Este trabajo apoya la fuerte asociación que tiene la forma de las plantas suculentas con su entorno. Las relaciones forma-ambiente de las suculentas globulares podrían mantenerlas, por un lado, restringidas a áreas del morfoespacio y a condiciones climáticas particulares, o por otra parte, permitirles explorar diferentes configuraciones de la forma, al igual que una mayor gradiente de condiciones climáticas.

Nuestra aproximación al fenómeno de convergencia morfológica, en el cual empleamos morfometría geométrica y semimarcas, mostró resultados consistentes con lo observado por otros trabajos acerca de las similitudes observadas en estos grupos y sus asociaciones con el ambiente. Asimismo, reafirma la utilidad de estas herramientas en la evaluación de supuestos de convergencia. El análisis simultáneo de la forma y de los factores ambientales que podrían estar operando en la selección de formas similares es un aspecto que aún falta por desarrollar en el estudio de la similitud en las plantas suculentas.

#### **AGRADECIMIENTOS**

Este trabajo fue financiado por CONACyT (48322, L.O.A.C.) a través de una beca del Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. Además, agradecemos los apoyos de proyectos de CONACyT y PAPIIT/DGAPA (números de proyectos 132404 y IN228207) y las becas y apoyos financieros proporcionados por el Huntington Fellowship from The Huntington Library, Art Collections, and Botanical Gardens, el Research Committee of the Cactus and Succulent Society of America y IdeaWild. Agradecemos a S. Hammer por proporcionarnos acceso a su colección de Aizoaceae. A J. Trager y S. Lahmeyer en el jardín botánico

Huntington, por su amabilidad y ayuda en la colecta de la información morfológica, y al personal del SANBI (Sudáfrica) por su ayuda y facilidades para la colecta de datos morfométricos. Agradecemos a C. Gómez por su ayuda con la base de datos de cactus. Agradecemos la cortesía de los curadores y al personal responsable de los herbarios, jardines botánicos e invernaderos consultados.

## BIBLIOGRAFÍA

1. Altesor A. & E Ezcurra. 2003. Functional morphology and evolution of stem succulence in cacti. *Journal of Arid Environments*. 53: 557-56.
2. Bally PRO, FK Horwood and JJ Lavranos. 1975. A monograph of the genera *Pseudolithos* and *Whitesloanea*. *Nation. Cact. Succ. J.* 30(4): 88-93.
3. Bennici, A. 2003. The convergent evolution in plants. *Rivista Biol.* 485-490.
4. Bookstein FL. 1991. Morphometric tools for landmark data. Cambridge. Univ. Press, Cambridge, U.K.
5. Bookstein FL. 1997. Landmark methods for forms without landmarks: Morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis*, 1(3):225-243.
6. Bossuyt F & MC Milinkovitch. 2000. Convergent adaptative radiations in Madagascar and Asian ranid frogs reveal covariation between larval and adult traits. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 6585-6590.
7. Bravo HH, H Sánchez-Mejorada. 1991. Las Cactáceas de México. Universidad Nacional Autónoma de México. México. V 2. 404p.
8. Court D. 1981. Succulent Flora of Southern Africa. A. A. Balkema. Rotterdam. 224.
9. D'Arcy W.T. 1917. On Growth and Form. Dover reimpresso de 1942 2ª ed. (1ª ed., 1917)
10. Eggli U & R Nyffeler. 2009. Living under temporarily arid conditions – succulence as an adaptive strategy. *Bradleya* 27: 13-36.
11. Eller BM & B Ruess. 1982. Water relations of *Lithops* plants embedded into the soil and exposed to free air. *Physiologia Plantarum*, 55: 329–334.
12. Felger R. & J Henrickson 1997 Convergent adaptive morphology of a Sonoran desert cactus (*Peniocereus striatus*) and an African spurge (*Euphorbia cryptospinosa*). *Haseltonia* 5:77–85.
13. Gibson AC. & PS Nobel. 1986. The Cactus Primer. Harvard University Press. USA.
14. Glass C & R Foster. 1975. The culture of the cacti and other succulents. *Cactus & Succ. J. (U.S.)*. 47: 147-154.
15. Gordon DR. 1997. History of succulent plants. Strawberry Press 409p
16. Gould, S. J. 2002. The structure of evolutionary theory. Harvard University Press, Cambridge.
17. Haines J & JS Crampton, 2000. Improvements to the method of Fourier Shape Analysis as applied in morphometric studies. *Palaeontology* 43: 765-783.
18. Hartmann HEK. 2004. Adaptations and phytogeography in the Ice-Plant family (Aizoaceae) - the interaction of the genetic equipment and ecological parameters. I. One leaf-pair is the plant. *Bradleya* 22: 21-36.
19. Hawkins JA. 2000. A survey of primary homology assessment: different botanists perceive and define characters in different ways. In R.W. Scotland & R.T. Pennington, eds. *Homology & Systematics: coding characters for phylogenetic analysis: 22--53*. Taylor & Francis, London.

20. Hernández H, C Gómez-Hinostrosa, & RT Bárcenas. 2001. Diversity, spatial arrangement, and endemism of Cactaceae in the Huizache area, a hot spot in the Chihuahua desert. *Biodiversity and Conservation* 10: 1097-1112.
21. Jacobsen H. 1977. *Lexicon of succulent plants*. Poole, United Kingdom: Blandford.
22. Lavranos J. 2006. *Pseudolithos*. In Thulin M. (ed.). Flora of Somalia. Royal Botanical Garden Kew, Vol 3. 180-183.
23. Losos JB. 1992. The evolution of the convergent structure in Caribbean *Anolis* communities. *Syst. Biol.* 41: 403-420.
24. Martorell C & P Patiño. 2006. Globose cacti (*Mammillaria*) living on cliffs avoid high temperatures in a hot dryland of Southern Mexico. *Journal of Arid Environments* 67: 541-552.
25. Marx G. 1988 *Euphorbia meloformis* Aiton and *Euphorbia valida* N.E.Brown: some observations in habitat. *Euphorbia J.* 5. 94-103
26. Mauseth J.D. 2000. Theoretical Aspects of Surface-to-Volume Ratios and Water-Storage Capacities of Succulent Shoots. *Amer. J. Bot.* 87: 1107-1115
27. Mauseth J.D. 2004. The structure of photosynthetic succulent stems. In plants other than cacti. *Int. J. Plant Sci.* 165:1-9.
28. McGhee GR. 2011. *Convergent Evolution: Limited Forms Most Beautiful*. Cambridge, Massachusetts: Massachusetts Institute of Technology Press.
29. Melville J, LJ Harmon & JB Losos. 2005. Intercontinental community convergence of ecology and morphology in desert lizards. *Procc. Royal Soc. B.* 273: 557-563.
30. Mitteroecker P & P Gunz, 2009. Advances in Geometric Morphometrics. *Evol Biol* 36: 235-247
31. Nobel PS. 1980. Interception of Photosynthetically Active Radiation by Cacti of Different Morphology. *Oecologia*, 45: 160-166
32. Nobel PS. 1982. Low temperature tolerance and cold hardening of cacti. *Ecology* 63: 1650-1656.
33. Nobel PS, PM Miller & A Graham. 1992. Influence of rock on soil temperature, soil water potential, and rooting patterns for desert succulents. *Oecologia* 92: 90-96.
34. Ogburn RM & Edwards EJ. 2010. The Ecological Water-Use Strategies of Succulent Plants. In Kader JC, Delseny M, eds. *Advances in Botanical Research*, Vol. 55, Burlington: Academic Press, 179-225.
35. Olson ME. 2005. Typology, homology, and homoplasy in comparative wood anatomy *IAWA J.* 26 (4): 507-522.
36. Peet RK. 1978. Ecosystem convergence. *Amer. Nat.* 112: 441-459.
37. Peters EM, C Martorell & E Ezcurra. 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 72 (2008) 593-601
38. Rauh. 1984. *The Wonderful World of Succulents*. Random House Value Publishing.
39. Raven PH, RF Evert, & SE Eichhorn. 1986. *Biology of plants*. W.H. Freeman. New York.
40. Reiss KZ. 2001. Using phylogenies to study convergence: The case of the ant-eating mammals. *Amer. Zool.* 41: 507-525.
41. Revell LJ, MA Johnson, JA Shulte II, JJ Kolbe & J Losos. 2007. A phylogenetic test for adaptative convergence in rock-dwelling lizards. *Evolution* 1-15
42. Richtsmeier JT, VB Deleon, & SR Lele. 2002. The Promise of Geometric Morphometrics. *Yearbook of Physical Anthropology* 45:63-91.

43. Ritz CM, NFA Zimmermann & FH Hellwig. 2003. Phylogeny of subsect. *Meleuphorbia* (A. Berger) Pax & Hoffm. (*Euphorbia* L.) reflects the climatic regime in South Africa. *Plant Syst. Evol.* 241: 245–259
44. Rohlf FJ. 2000. Statistical power comparisons among alternative morphometric methods. *American Journal of Physical Anthropology*, 111(4), 463–478.
45. Rohlf FJ. 2010. TpsDIG version 2.16. Department of Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook, State University of New York.
46. Rowley GD. 1998. *Euphorbia meloformis* and *E. obesa* with two newly-assigned subspecies. *Euphorbiaceae Study Group Bulletin* 12: 93–98.
47. Sakamoto M & M Ruta. 2012. Convergence and Divergence in the Evolution of Cat Skulls: Temporal and Spatial Patterns of Morphological Diversity. *PLoS ONE* 7(7): e39752. doi:10.1371/journal.pone.0039752
48. Schluter D. 1986. Test for similarity and convergence of finch communities. *Ecology* 67: 1073-1083.
49. Schmiedel U & N Jürgens. 1999. Community structure on unusual habitat islands: quartz-fields in the Succulent Karoo, South Africa. *Plant Ecology* 142: 57–69.
50. Schmiedel U & N Jürgens. 2004. Habitat ecology of southern African quartz fields: studies on the thermal properties near the ground. *Plant Ecology* 170: 153–166.
51. Sheets, H. D, K. M Covino, J. M. Panasiewicz & S. R. Morris. 2006. Comparison of geometric morphometric outline methods in the discrimination of age-related differences in feather shape. *Frontiers Zoo.* 3:1-15.
52. Sheets, H. D. 2001. IMP software series. Buffalo, New York, Canisius College.
53. Stayton CT. 2006. Testing hypotheses of convergence with multivariate data: Morphological and functional convergence among herbivorous lizards. *Evolution* 60: 824–841
54. Wroe S & N Milne. 2007. Convergence and remarkably consistent constraint in the evolution of carnivore skull shape. *Evolution* 61-5: 1251–1260
55. Stevens PF. 2001 en adelante. Angiosperm Phylogeny Website Versión 9, Junio 2008 y actualizado desde entonces. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> Fecha de acceso: 1 de abril de 2013.
56. Stockwell DBR & Noble IR. (1992). Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of data analysis. *Math. Comput. Simul.* 33: 385-390.
57. Trager J. 1985. Case of convergences. *Euphorbia J.* 3: 77-79.
58. Turner JS & Picker MD. 1993. Thermal ecology of an embedded dwarf succulent from South Africa (*Lithops* spp: Mesembryanthemaceae). *Journal of Arid Environments* 24: 361-385.
59. Vitezslav V. 1997. Observation on two species of Pseudolithos in habitat cultivation. *British Cactus Succulent Journal* 15: 209-212
60. von Willert DJ, Eller DJ, Werger BM, Brinckmann MJA, Ihlenfeldt HD. 1992. *Life strategies of succulents in deserts, with special reference to the Namib Desert.* Cambridge: Cambridge University Press.
61. Warming E. 1909. *Oecology of plants: an introduction to the study of plant-communities.* Oxford: Clarendon Press.
62. White A, RA Dyer & BL Sloane. 1941. The Succulent Euphorbieae (Southern Africa). Abbey Garden Press, Pasadena (California)

63. Wyk AE & Smith GF. 2001. Regions of floristic endemism in southern Africa a review with emphasis on succulents. Hatfield, South Africa: Umdaus.
64. Zelditch ML, DL Swiderski, HD Sheets & WL Fink. 2004. Geometric morphometrics for biologists: A primer. Elsevier Academia. Ámsterdam.

---

Tabla 1. Lista selecta de autores que mencionan el ejemplo clásico de convergencia entre plantas globulares o que han mencionado que las especies tienen formas esféricas.

---

Warming, 1909.	“The most common and extreme types are Cactaceae in America, <i>Stapelia</i> in South Africa, and species of <i>Euphorbia</i> which occur mainly in Africa. In the various genera there occur a series of shapes whose efficiency has been demonstrated... Frequent among such shapes are those like the sphere, prism, or cylinder that combine smallness of surface with largeness of volume.”
Bally et al., 1975.	“The three plant here described (refiriéndose a <i>White-sloanea crassa</i> , <i>Pseudolithos migiurtinus</i> and <i>P. cubiformis</i> ) are amongst the rarest of the rare Somaliland Stapeliads. On the face of it, their scarcity is surprising, for by virtue of their compact and near spherical shape, they would appear to be well adapted to survive the rigorous climatic conditions of the country”
Glass & Foster, 1975.	“and those of us who made it beyond Math 1 to geometry or calculus might appreciate the magnificent economy in the ratio of mass or volume to surface area of a globular succulent ..., say, than an <i>Astrophytum asterias</i> or a <i>Euphorbia obesa!</i> ”
Jacobsen, 1977, p. 21.	“In deserts and semideserts of the American continent, the members of the Cactaceae are the outstanding examples of adaptation to the environment. Here we find shrubby species, columnar plants and globular types. Wherever similar conditions prevail in the Old World, it will be noticed that plants from many different families have been compelled to make these modifications.”
Gibson & Nobel, 1981, p 69	“One of the chief benefits of a globular growth form is that there is a great volume of water stored per unit of transpiring surface”
Rauh & Kendall, 1984. p 13.	“...the growth forms of cacti, indigenous exclusively to the New World...are duplicated as convergents in plants groups of the Old World. This is true not only for the common columnar form but also of the considerably rare extreme-spherical forms. The spherical form of the sea urchin cactus ( <i>Astrophytum asterias</i> ) is repeated convergently in the South African <i>Euphorbia obesa</i> and <i>E. symmetrica</i> ”
Biesboer & Koukkari, 1992.	“Chief interest has focused on the many unusual succulent species found in the Old World. Many of these forms have converged morphologically to resemble the Cactaceae. As in the cacti, <i>Euphorbia</i> illustrates almost spherical forms, ridged axes, cylindrical forms, coralline forms, dwarf and arborescent forms and are often well-armed with thorns.”
Vitezslav, 1997	“the genus <i>Pseudolithos</i> ... is a group of plants that have managed to perfectly adapt to the inhospitable conditions in the Horn of Africa, by reduction of the leafless plant into a miniature spherical or cylindrical bodies”

---



Tabla 2. Relación de especies y número de individuos empleados para realizar los análisis morfométrico de las vistas apicales y longitudinales.

Especies	Vista apical	Vista longitudinal	Fuente
<i>Astrophytum asterias</i>	53	61	Campo
<i>Astrophytum myriostigma</i>	46	39	Campo
<i>Conophytum calculus</i>	70	68	Campo/ Invernadero
<i>Euphorbia meloformis</i>	29	35	Invernadero
<i>Euphorbia obesa</i>	84	118	Invernadero
<i>Euphorbia valida</i>	16	15	Invernadero
<i>Pseudolithos migiurtinus</i>	28	20	Invernadero
<i>Pseudolithos cubiformis</i>	51	28	Invernadero
<b>Total</b>	<b>377</b>	<b>384</b>	

Tabla 3. Ejes del CVA significativamente distintos para el análisis la vista apical con y sin el círculo

<i>Análisis de la vista apical sin el círculo</i>			
Axis 1	Lambda= 0.0614	chisq=1010.3619	df=140 p< 0.001
Axis 2	Lambda= 0.1688	chisq=644.0405	df=114 p<0.001
Axis 3	Lambda= 0.4006	chisq=331.1174	df=90 p<0.001
Axis 4	Lambda= 0.7279	chisq=114.9764	df=68 p<0.001
Axis 5	Lambda= 0.8262	chisq=69.1037	df=48 p<0.05
<i>Análisis de la vista apical con el círculo</i>			
Axis 1	Lambda= 0.0111	chisq=1901.2514	df=160 p<0.001
Axis 2	Lambda= 0.1285	chisq=866.7399	df=133 p<0.001
Axis 3	Lambda= 0.2822	chisq=534.4763	df=108 p<0.001
Axis 4	Lambda= 0.5389	chisq=261.2130	df=85 p<0.001
Axis 5	Lambda= 0.7735	chisq=108.5215	df=64 p<0.001

Tabla.4. Clasificación resultante del análisis de CVA para la vista apical con y sin el círculo. Los valores de agrupación del CVA están en las columnas. Relación de especies 1- *Astrophytum asterias*, 2- *A. mygiurtinus*, 3- *Conophytum calculus*, 4- *Euphorbia meloformis*, 5- *E. obesa*, 6- *E.valida*, 7- *Pseudolithos cubiformis*, 8- *P. miyiurtinus*, 9- Círculo.

Clasificación de la vista apical sin el círculo									Clasificación de la vista apical con el círculo									
<b>0</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>
<b>1</b>	<b>36</b>	0	4	1	7	1	0	4	<b>1</b>	<b>26</b>	2	9	0	5	1	1	9	0
<b>2</b>	0	<b>40</b>	1	0	0	1	1	3	<b>2</b>	0	<b>34</b>	1	0	4	1	0	6	1
<b>3</b>	7	0	<b>29</b>	0	15	5	4	10	<b>3</b>	8	3	<b>35</b>	0	4	9	7	4	0
<b>4</b>	0	0	0	<b>19</b>	0	8	0	2	<b>4</b>	1	1	0	<b>21</b>	1	5	0	0	0
<b>5</b>	17	1	13	1	<b>37</b>	5	1	9	<b>5</b>	21	4	17	4	<b>23</b>	7	3	5	0
<b>6</b>	0	0	1	7	0	<b>7</b>	0	1	<b>6</b>	0	0	1	7	2	<b>5</b>	1	0	0
<b>7</b>	0	0	0	0	2	0	<b>23</b>	3	<b>7</b>	0	1	2	0	0	0	<b>24</b>	1	0
<b>8</b>	8	1	14	0	6	1	3	<b>18</b>	<b>8</b>	18	4	10	1	6	1	4	<b>7</b>	0
									<b>9</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	<b>60</b>

Tabla 5. Ejes del CVA significativamente distintos para el análisis la vista longitudinal con y sin el círculo.

*Análisis de la vista longitudinal sin el círculo*

Axis 1 Lambda= 0.3360 chisq=402.4705 df=140 p<0.001

Axis 2 Lambda= 0.6510 chisq=158.4125 df=114 p<0.001

*Análisis de la vista longitudinal con el círculo*

Axis 1 Lambda= 0.0737 chisq=1125.1126 df=160 p<0.001

Axis 2 Lambda= 0.3805 chisq=416.9614 df=133 p<0.001

Axis 3 Lambda= 0.6976 chisq=155.3870 df=108 p=0.001

Tabla 6. Clasificación resultante del análisis de CVA para la vista longitudinal con y sin el círculo. Los valores de agrupación del CVA están en las columnas. Relación de especies 1- *Astrophytum asterias*, 2- *A. mygiurtinus*, 3- *Conophytum calculus*, 4- *Euphorbia meloformis*, 5- *E. obesa*, 6- *E. valida*, 7- *Pseudolithos cubiformis*, 8- *P. mihiurtinus*, 9- Círculo.

Clasificación de la vista longitudinal sin el círculo									Clasificación de la vista longitudinal con el círculo									
0	1	2	3	4	5	6	7	8	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<b>1</b>	<b>43</b>	11	0	5	0	0	2	0	<b>1</b>	<b>42</b>	4	0	7	0	0	8	0	0
<b>2</b>	6	<b>23</b>	0	3	1	5	0	1	<b>2</b>	7	<b>10</b>	2	5	1	5	8	0	1
<b>3</b>	6	10	<b>6</b>	1	11	15	7	12	<b>3</b>	5	3	<b>19</b>	6	10	7	8	10	0
<b>4</b>	12	12	1	<b>3</b>	2	3	1	1	<b>4</b>	12	6	0	<b>6</b>	0	3	7	1	0
<b>5</b>	12	14	12	14	<b>15</b>	17	9	25	<b>5</b>	11	10	21	15	<b>11</b>	17	7	26	0
<b>6</b>	0	6	1	1	1	<b>3</b>	0	3	<b>6</b>	0	1	1	3	1	<b>2</b>	4	3	0
<b>7</b>	5	4	0	1	4	2	<b>3</b>	1	<b>7</b>	3	2	3	1	2	4	<b>5</b>	0	0
<b>8</b>	0	0	0	1	0	1	0	<b>26</b>	<b>8</b>	0	0	0	1	0	1	0	<b>26</b>	1
									<b>9</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	<b>62</b>

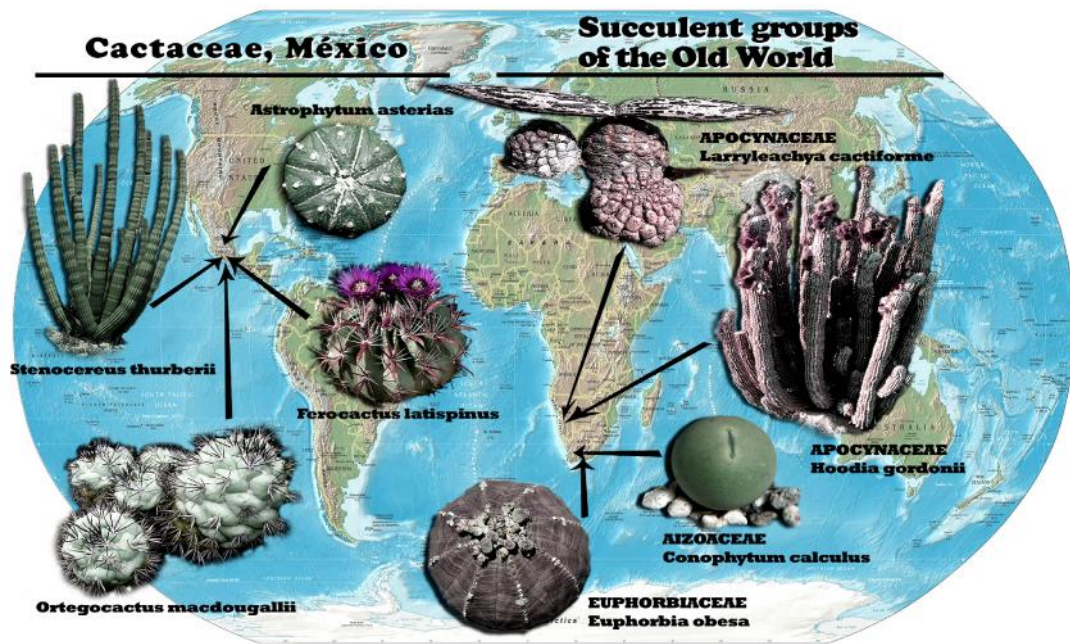


Figura 1. El ejemplo típico de convergencia evolutiva entre plantas suculentas de las familias Cactaceae de América y Aizoaceae, Apocynaceae y Euphorbiaceae de África.



Figura 2. Especies seleccionadas para el análisis morfométrico. A-B. *Astrophytum asterias*. C-D. *A. myriostigma*. E-F. *Conophytum calculus*. G-H. *Euphorbia meloformis*. I-J. *E. obesa*. K-L. *E. valida*. M-N *Pseudolithos cubiformis*. O-P. *P. migiurtinus*.



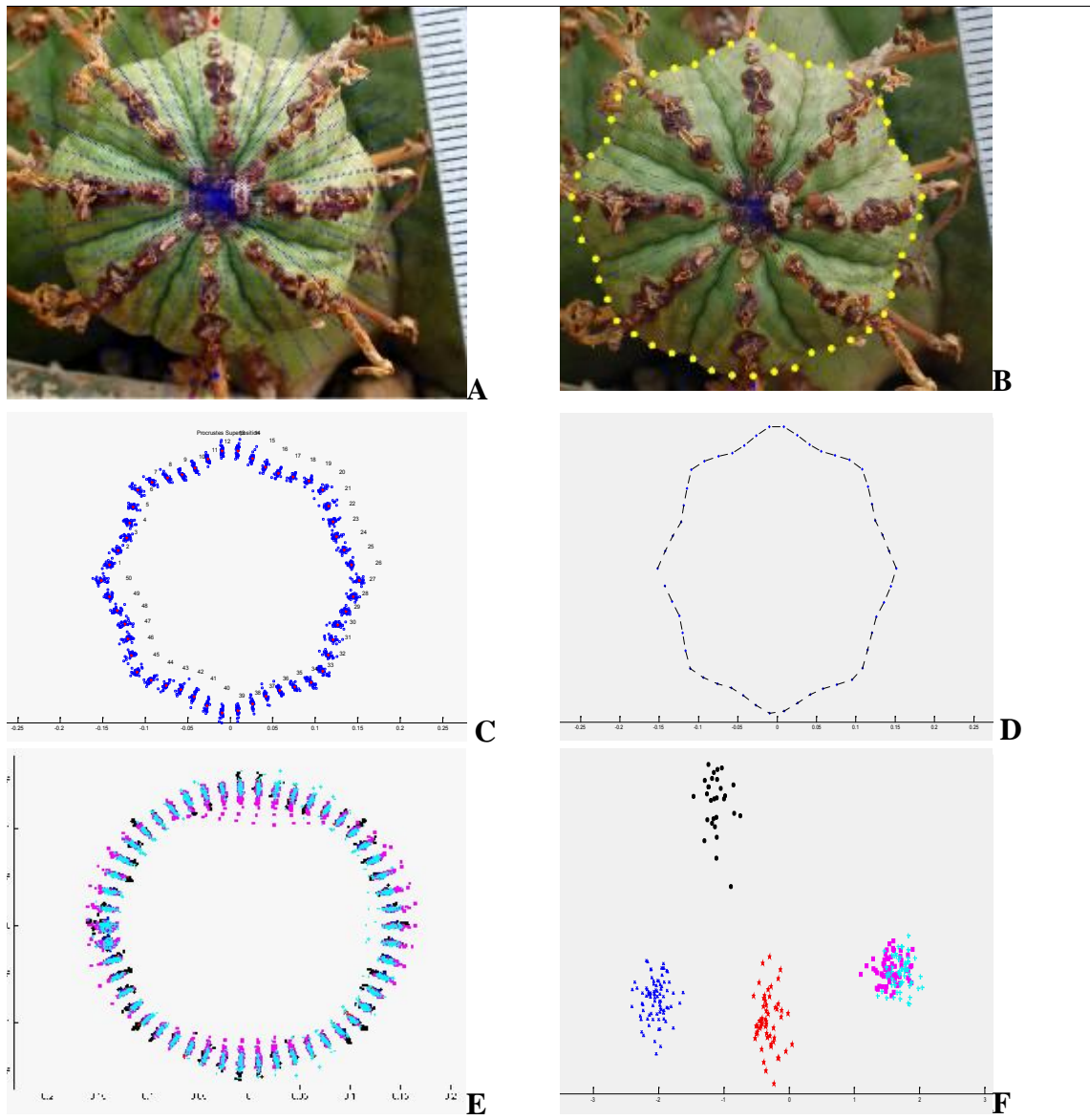


Figura 3. Serie de pasos para el análisis de morfometría geométrica. A- Abanico generado con MakeFan6g, B- Marcas generadas con TpsDig, C- Coordenadas generadas con CoordGen6f, D- Semimarcas señaladas en SemiLand6, E-F- Análisis de variables canónicas empleando CVAGen6m.

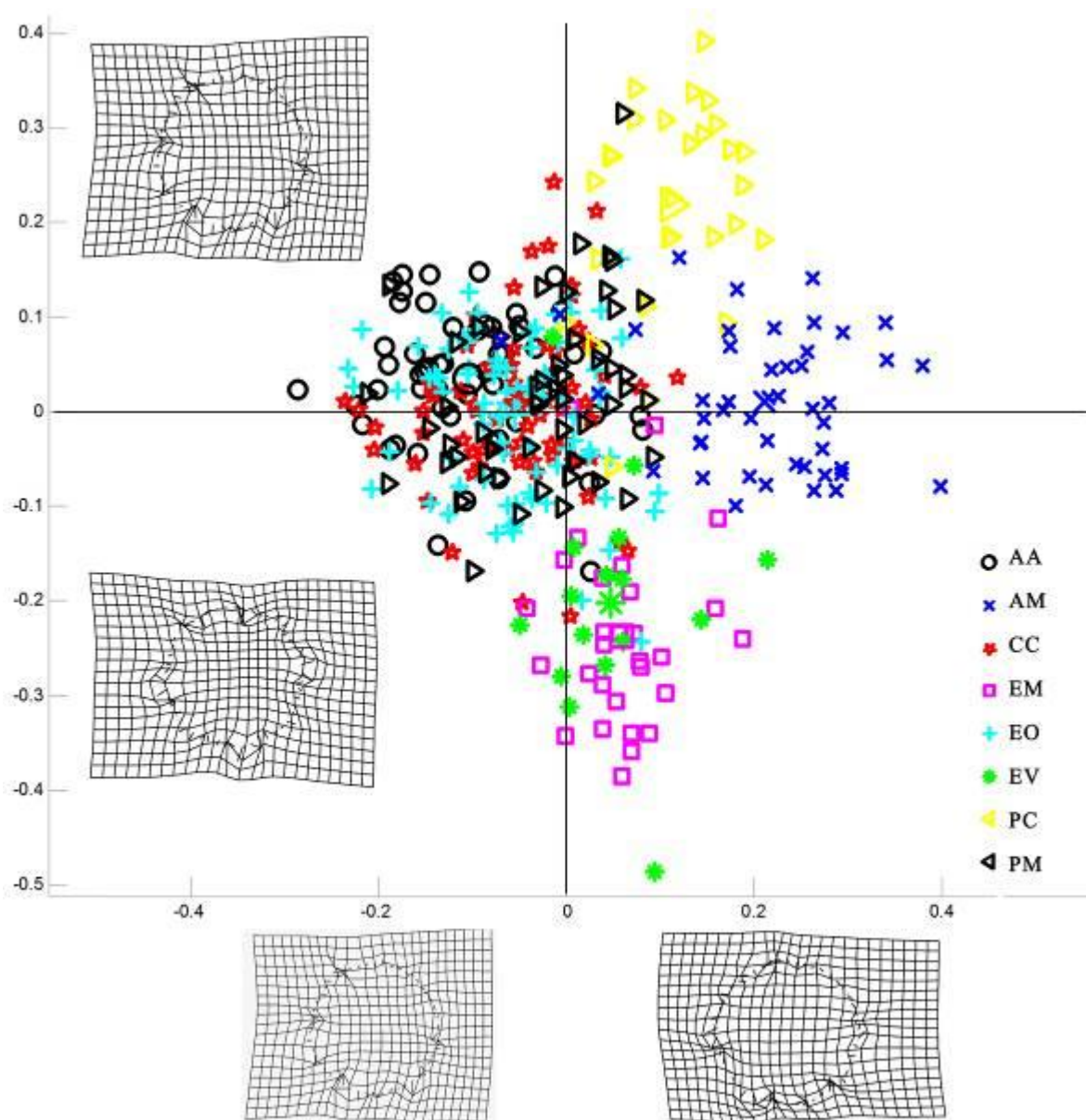


Figura 4. Morfoespacio de la vista apical y gradillas de deformación generadas por el CVA. A- Morfoespacio con la distribución de las cinco especies incluidas. Gradillas de deformación asociadas al CV1 y CV2. *Astrophytum asterias*= círculo negro AA, *A. myriostigma*= equis azul AM, *Conophytum calculus*= cruz azul CC, *Euphorbia meloformis*= cuadro morado EM, *E. obesa*= estrella roja EO, *E. valida*= asterisco verde EV, *Pseudolithos cubiformis*= triángulo amarillo PC, *P. migiurtinus*= triángulo negro PM.

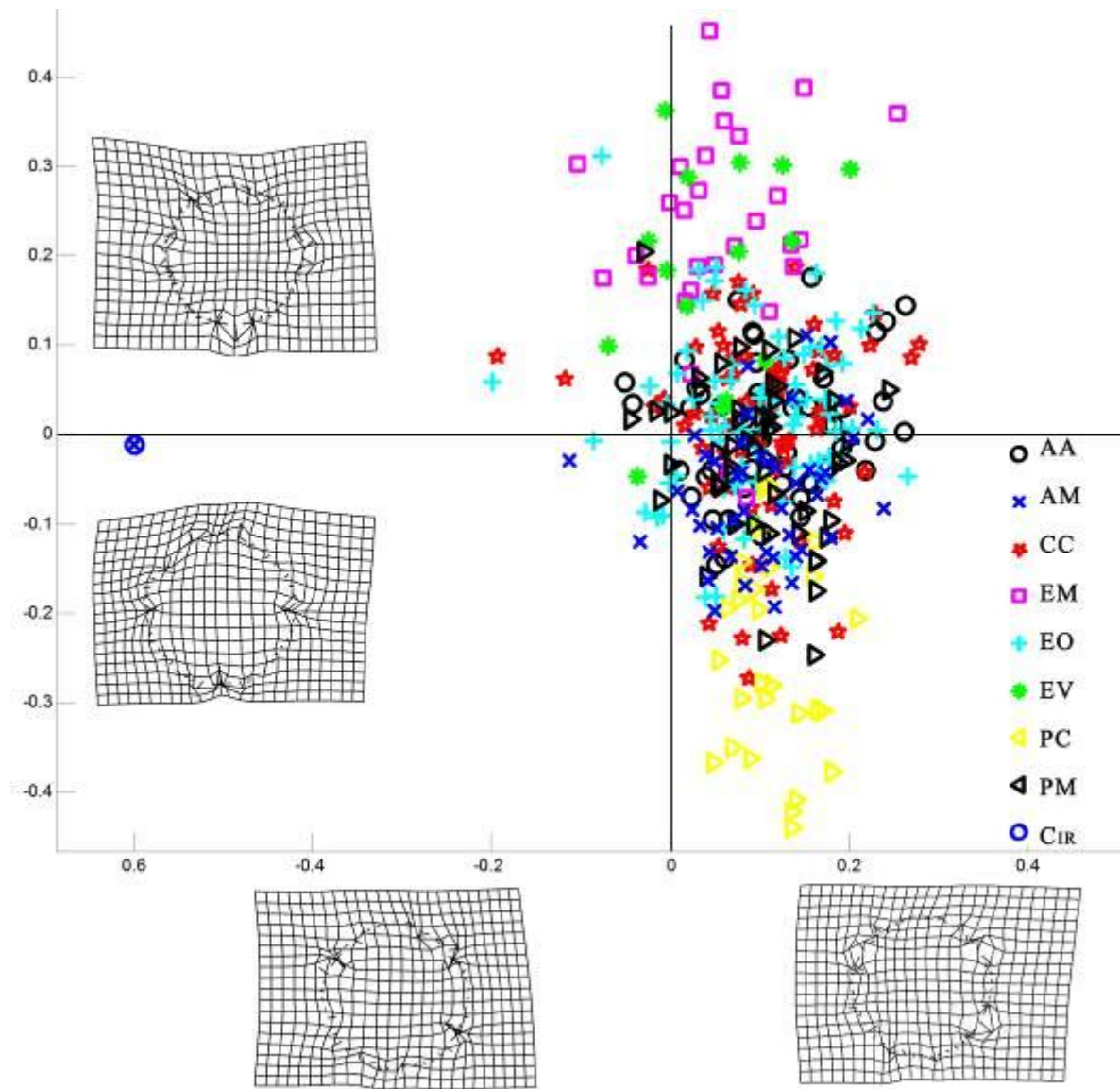


Figura 5. Morfoespacio de la vista apical y el círculo generado por el CVA. A- Morfoespacio con la distribución de las cinco especies incluidas. Gradillas de deformación asociadas al CV1 y CV2. *Astrophytum asterias*= círculo negro AA, *A. myriostigma*= equis azul AM, *Conophytum calculus*= cruz azul CC, *Euphorbia meloformis*= cuadro morado EM, *E. obesa*= estrella roja EO, *E. valida*= asterisco verde EV, *Pseudolithos cubiformis*= triángulo amarillo PC, *P. migiurtinus*= triángulo negro PM, Esfera= círculo azul CIR.



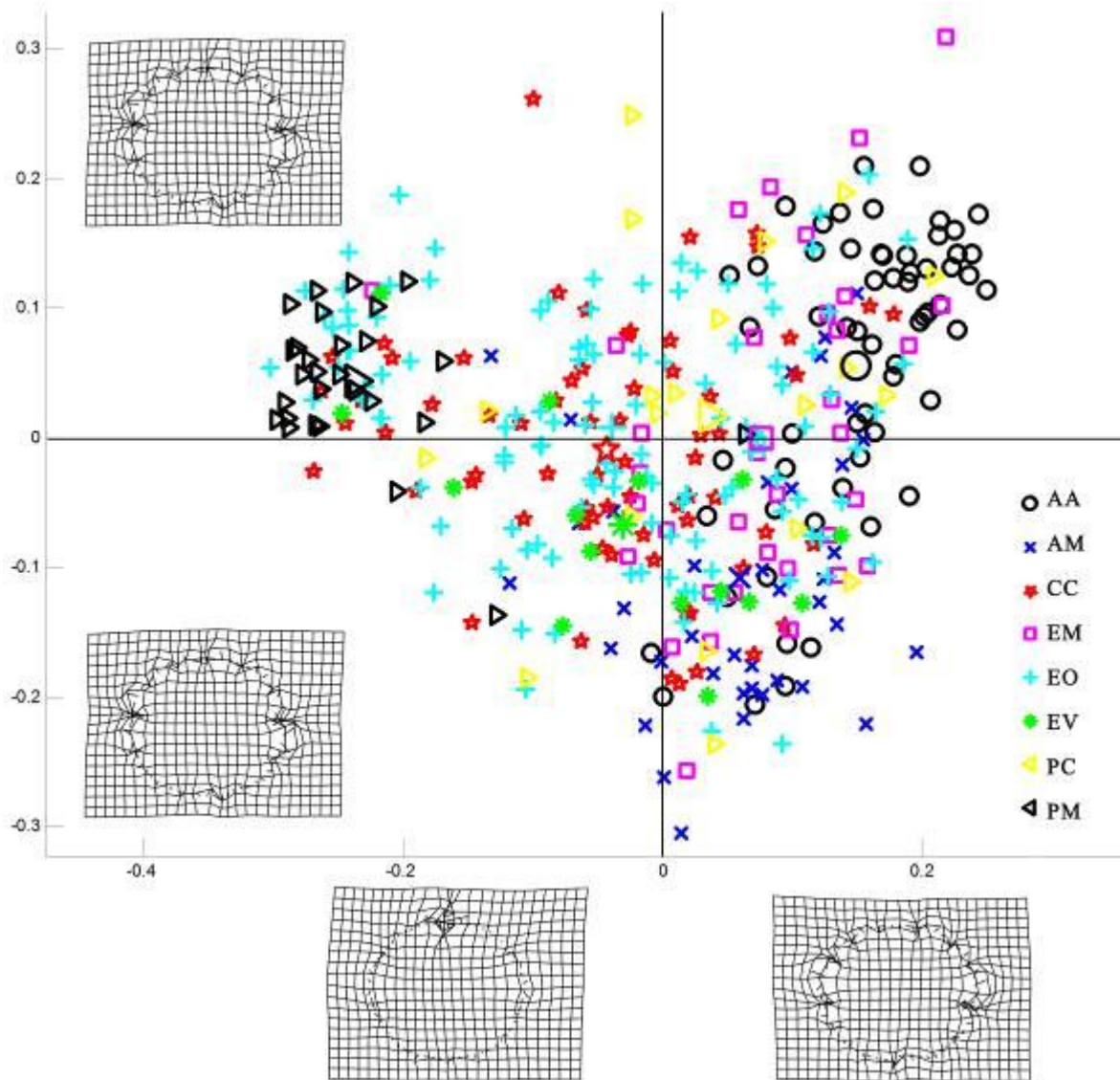


Figura 6. Morfoespacio de la vista longitudinal generado por el CVA. A- Morfoespacio con la distribución de las ocho especies incluidas. Gradillas de deformación asociadas al CV1 y CV2. *Astrophytum asterias*= círculo negro AA, *A. myriostigma*= equis azul AM, *Conophytum calculus*= cruz azul CC, *Euphorbia meloformis*= cuadro morado EM, *E. obesa*= estrella roja EO, *E. valida*= asterisco verde EV, *Pseudolithos cubiformis*= triángulo amarillo PC, *P. migiurtinus*= triángulo negro PM.

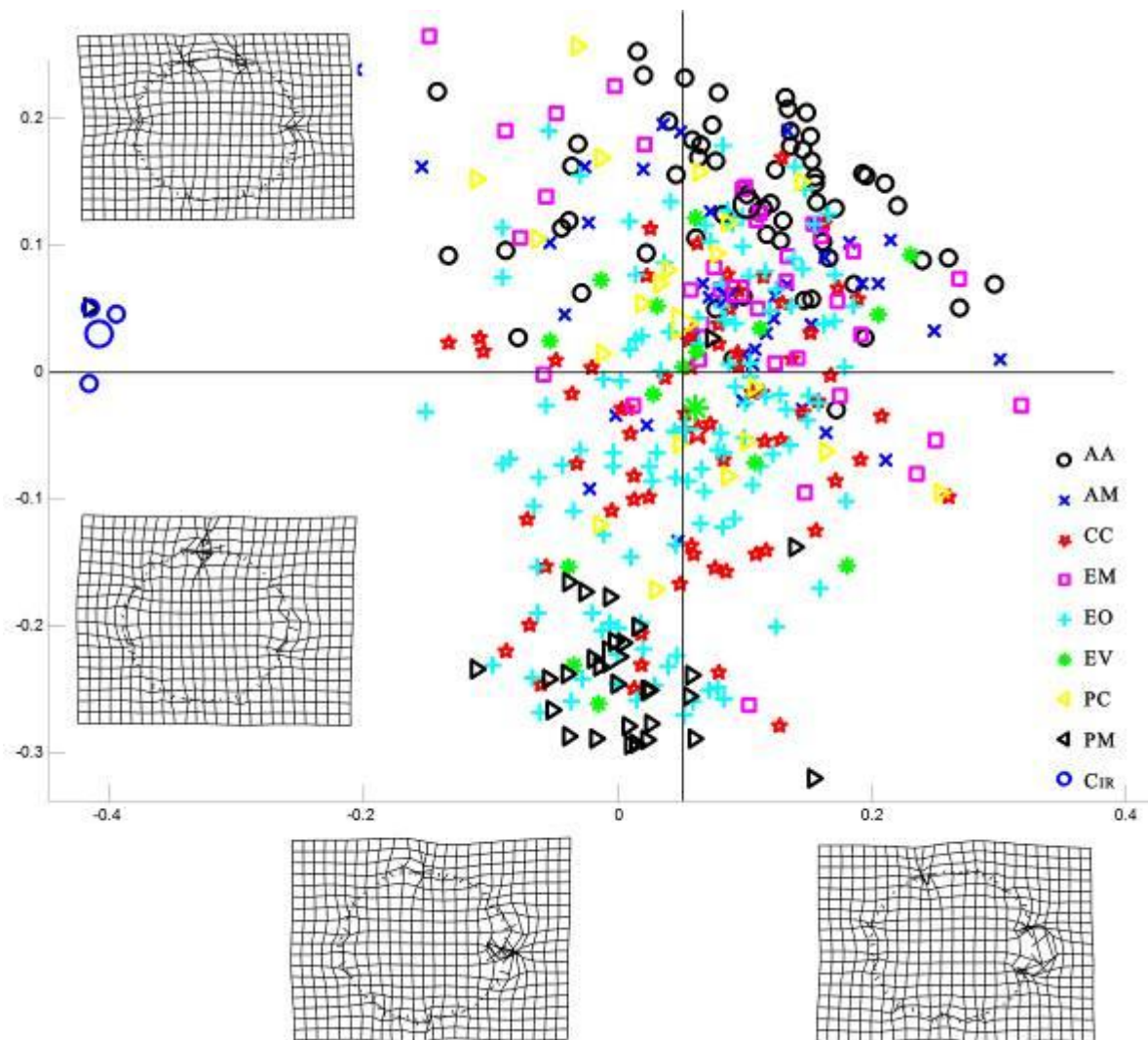


Figura 7. Morfoespacio de la vista longitudinal y el círculo generadas por el CVA. A- Morfoespacio con la distribución de las cinco especies incluidas. Gradillas de deformación asociadas al CV1 y CV2. *Astrophytum asterias*= círculo negro AA, *A. myriostigma*= equis azul AM, *Conophytum calculus*= cruz azul CC, *Euphorbia meloformis*= cuadro morado EM, *E. obesa*= estrella roja EO, *E. valida*= asterisco verde EV, *Pseudolithos cubiformis*= triángulo amarillo PC, *P. migiurtinus*= triángulo negro PM, Esfera= círculo azul CIR.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

El fenómeno de convergencia evolutiva ha sido señalado desde las observaciones de los griegos (Barahona & Ochoa, 2009). Desde entonces, las hipótesis de convergencia han jugado un papel central en muchos de los campos de la biología. Por ejemplo, en la sistemática, donde el reconocimiento de homologías y homoplasias ha permitido el mejoramiento de los esquemas de clasificación, así como en los estudios adaptativos en donde la convergencia representa una de las evidencias que sugiere eventos de adaptación, el cual se fundamenta en la idea de que las características similares en organismos no emparentados son el resultado de las presiones en ambientes similares en otros lugares del mundo. Como se ha mencionado en toda esta tesis, el fenómeno de convergencia se ha sugerido para una gran cantidad de ejemplos. No obstante, la evaluación de dichos ejemplos ha sido pocas veces cuantitativa.

Esta tesis representa un acercamiento para resolver esta falta de evaluación cuantitativa en los componentes del ambiente y la forma en uno de los ejemplos clásicos de convergencia, el de las plantas suculentas globulares de América y África. Nuestro trabajo pone a prueba el fenómeno de convergencia, proponiendo la aplicación de diferentes herramientas cuantitativas, lo que permite una evaluación fina del aspecto climático a diferentes escalas de análisis, así como de la supuesta similitud morfológica.

Nuestros resultados sugieren que los centros de alta diversidad de suculentas globulares de América (Cuatro Ciénegas y El Huizache) y África (Knersvlakte, Little Karoo y Richtersveld) no están ocupando los mismos requerimientos ambientales. Al utilizar las herramientas de sistemas de información geográfica, modelado de la distribución de especies y los diferentes análisis estadísticos, observamos más diferencias que similitudes. Estos resultados corroboran en parte las diferencias señaladas en trabajos previos (Cowling *et al.*, 1998; Desmet and Cowling, 1999; Esler and Rundel, 1999), los cuales muestran que los centros de diversidad de suculentas globulares en la costa oeste de Sudáfrica y el desierto chihuahuense presentan diferencias en sus patrones de precipitación, con lluvias en invierno contra lluvias en verano respectivamente.

Aunque estas diferencias reflejan que los centros de diversidad globular en América y África están bajo condiciones climáticas distintas, lo cual podría también estar señalando que las especies globulares también divergen en su morfología. No obstante, al reducir las

condiciones del análisis, nuestros resultados revelan similitudes entre diferentes centros (Cuatrociénegas presenta similitud con Richtersveld, mientras que El Huizache presentó similitud ambiental con Richtersveld y Knersvlakte). Estos resultados sugieren que dependiendo de la escala de análisis que realicemos, las evaluaciones podrían resultar distintas. Aunque, como algunos autores han mencionado, las plantas globulares pueden ocupar distintas condiciones ambientales, tal parece que las zonas donde son favorecidas estas formas globulares caen en áreas de temperaturas no extremas y una disponibilidad de precipitación predecible.

Aún falta mucho por explorar en este aspecto de las condiciones climáticas que podrían estar influyendo en la selección de formas globulares en las zonas áridas de todo el mundo. Se han realizado avances que han mostrado la fuerte relación que tienen algunas especies de suculentas con las condiciones climáticas y los componentes bióticos y abióticos de los ambientes donde crecen (Gibson & Nobel, 1986; Schmiedel & Jurguens, 1999; Martorell & Patiño, 2006; Peters et al., 2008). Una evaluación global de las condiciones climáticas donde crecen las especies suculentas globulares podría arrojar más información de los requerimientos climáticos que podría estar jugando un papel en la evolución de formas globulares, así como saber cuáles son las condiciones más extremas que pueden explorar los grupos suculentos.

Otro componente importante en el estudio de la convergencia y quizá uno de los más evaluados es el estudio de los atributos de los organismos, como lo es la forma de las estructuras. En las plantas suculentas, el estudio de la forma se ha abordado en algunos grupos columnares o cilíndricos (Felger & Henrickson, 1997; Talley et al., 2001). No obstante, las formas globulares han permanecido ajenas ante las distintas herramientas cuantitativas, aunque se ha sugerido que las suculentas globulares representan una de las formas más eficientes de enfrentar las condiciones de aridez, ya que por acción de la selección natural se favorece aquellas formas que se acercan a una forma esférica que maximiza el almacenamiento de agua con la menor superficie para la transpiración (Gibson & Nobel, 1986). Nuestro proyecto evaluó la hipótesis de que las plantas suculentas globulares de América y África son equivalentes morfológicos, por lo que deberían ocupar áreas similares en un morfoespacio empírico.

Nuestros resultados revelaron más similitudes que diferencias con respecto a la forma. Aunque hay contrastes en las comparaciones apicales y longitudinales, es decir, algunas de las especies en sus formas apicales no se traslapan en su forma longitudinal, se corrobora la similitud morfológica de estos grupos, así como un acercamiento de estos grupos a formas de relación óptimas de los cocientes entre superficie/volumen.

Asimismo, se sugiere una fuerte asociación entre la forma de las plantas suculentas y el ambiente, así como el papel potencial de la selección natural actuando en todo el desarrollo de las plantas suculentas. En este contexto, nuestros resultados sugieren que la forma en plantas suculentas globulares pueden ocupar zonas muy similares en el morfoespacio, aún cuando estos organismos derivados de tallos u hojas sean estructuralmente distintos (Hartmann, 2004 Mauseth, 2004). Este traslape en el morfoespacio podría sugerir que la selección natural estaría favoreciendo el acercamiento en diferentes etapas del desarrollo o dimensiones (transversal o longitudinal) del organismos a configuraciones óptimas de relación superficie/volumen.

Entre los aspectos que hacen falta por evaluar en la forma de los grupos globulares, es qué tanto en las primeras etapas del desarrollo estas plantas se acercan o alejan de sus equivalentes morfológicos, y si en alguna de estas etapas se aproximan más a una esfera o no. Algunas observaciones se han realizado enfocadas en la parte inicial del desarrollo de plantas columnares y barriliformes (Rosas et al., 2012), en relación a los cambios anatómicos que ocurren al someter a estrés hídrico a plántulas de las dos especies estudiadas. También es necesario incluir grupos con formas contrastantes, como columnares y barriliformes, que permitan observar si estos grupos están restringidos a un espacio distinto de otras formas o se integran como un continuo morfológico, así como observar cuáles son las áreas del espacio que no ocupan las suculentas. Como una observación final, son necesarios estudios que evalúen de forma simultánea el espacio morfológico y ambiental en el que caen las diferentes formas de las suculentas, no sólo las globulares. Esta aproximación permitirá poner a prueba de manera integral la hipótesis de convergencia de que la similitud observada en las plantas suculentas debe corresponder en una similitud del régimen ambiental. Asimismo, la integración de la filogenia y los métodos comparativos permitirá poner a prueba si existe o no un efecto filogenético en las especies involucradas en el análisis.

Como conclusión, aunque nuestra aproximación al estudio de la convergencia evolutiva está enfocada en las plantas suculentas globulares, la aplicación de las diferentes herramientas para cuantificar la similitud de los organismos, en sus requerimientos ambientales o en su morfología, se podría utilizar para cualquier modelo biológico. El planteamiento de nuestro trabajo permite sugerir que la evaluación de la convergencia debe de hacer claro la escala a la que se evalúa. Bajo los parámetros de escala fina, podemos señalar que las especies globulares no crecen en los mismos ambientes, ni tienen formas idénticas o esféricas, pero bajo el enfoque de escala gruesa, estas reflejan muchas similitudes tanto en las condiciones ambientales que exploran, como en tener formas parecidas entre sí y cercanas a relaciones óptimas.

## Literatura citada en la Introducción, Discusión y Conclusiones Generales.

1. Ackerly, D.D. 2004. Adaptation, niche conservatism, and convergence: Comparative studies of leaf evolution in the California chaparral. *Amer. Nat.* 163: 654-671.
2. Barahona A. & C. Ochoa. 2009. Forma versus Función. Historia de la homología y la analogía. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Facultad de Ciencias, México D.F. México. 218p.
3. Bennici, A. 2003. The convergent evolution in plants. *Rivista Biol.* 485-490.
4. Biesboer D.D. & W.L. Koukkari. 1992. The taxonomy and biology of leafy spurge. *Leafy Spurge Symposium and Proceedings.* 4: 1-6.
5. Bruyns P.V. 2005. Stapeliads of southern Africa and Madagascar, Volumen 1. South Africa: Umdaus Press.
6. Cody, M.L. & H.A. Mooney. 1978. Convergence and nonconvergence in Mediterranean-climate ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 265-321.
7. Cowling R.M, P.W. Rundel, P.G. Desmet, & K.J. Esler. 1998. Extraordinary High Regional-Scale Plant Diversity in Southern African Arid Lands: Subcontinental and Global Comparisons. *Diversity and Distribution* 4: 27-36.
8. Delevoryas, T. 1979. Diversificación Vegetal. Serie de Biología Moderna. CECSA. MÉXICO.
9. Desmet P.G. & R.M. Cowling. 1999. The climate of the Karoo—a functional approach. In Dean WRJ, Milton SJ, eds. *The Karoo: ecological patterns and processes.* 1st edition. Cambridge: Cambridge University Press, 3-16.
10. Eggli U. & R., Nyffeler. 2009. Living under temporarily arid conditions – succulence as an adaptive strategy. *Bradleya* 27: 13-36.
11. Esler K.J. & P.W. Rundel. 1999. Comparative patterns of phenology and growth form diversity in two winter rainfall: The Succulent Karoo and Mojave Desert ecosystems. *Plant Ecology* 142: 97-104.
12. Felger, R. & J. Henrickson 1997 Convergent adaptive morphology of a Sonoran desert cactus (*Peniocereus striatus*) and an African spurge (*Euphorbia cryptospinosa*). *Haseltonia* 5:77–85.
13. Futuyma DJ. 2009. *Evolution.* Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
14. Gibson, A.C. & P.S. Nobel. 1986. The Cactus Primer. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. USA.
15. Givnish, T., T.M. Evans, J.C. Pires & K.J. Sytsma. 1999. Polyphyly and convergent morphology evolution in Commelinales and Commelinidae: Evidence from rbcL sequence data. *Mol. Phylogenetic Evo.* 12: 360-385.
16. Hartmann HEK. 2004. Adaptations and phytogeography in the Ice-Plant family (Aizoaceae) - the interaction of the genetic equipment and ecological parameters. I. One leaf-pair is the plant. *Bradleya* 22: 21-36.
17. Hernández H., C., Gómez-Hinostrosa & R.T. Bárcenas. 2001. Diversity, spatial arrangement, and endemism of Cactaceae in the Huizache area, a hot spot in the Chihuahua desert. *Biodiversity and Conservation* 10: 1097-1112.
18. Hernández, H. 2006. La vida en los desiertos mexicanos. Colección La Ciencia para Todos. FCE, SEP, CAB. México.
19. Jacobsen H. 1977. Lexicon of succulent plants. Poole, United Kingdom: Blandford.
20. Losos, J.B. 1992. The evolution of the convergent structure in Caribbean *Anolis* communities. *Syst. Biol.* 41: 403-420.

21. Losos, J.B. 2001. Evolution: A lizard's tale. *Scientific American* 64-69.
22. Martorell C. & P. Patiño. 2006. Globose cacti (*Mammillaria*) living on cliffs avoid high temperatures in a hot dryland of Southern Mexico. *Journal of Arid Environments* 67: 541-552.
23. Mauseth J.D. 2004. The structure of photosynthetic succulent stems. In plants other than cacti. *Int. J. Plant Sci.* 165:1-9.
24. McGhee GR. 2011. Convergent Evolution: Limited Forms Most Beautiful. Cambridge, Melville, J., L.J. Harmon & J.B. Losos. 2005. Intercontinental community convergence of ecology and morphology in desert lizards. *Procc. Royal Soc. B.* 273: 557-563.
25. Mora C, Tittensor DP, Adl S, Simpson AGB, Worm B (2011) How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLoS Biol* 9(8): e1001127.
26. Negrisol, E., S. Maestro, M. Incarbone, I. Moro, L. Dalla, P.A. Brody & C. Andreoli. 2004. Morphological convergent characterizes the evolution of Xanthophyceae (Heterokontophyta): Evidence from nuclear SSU rDNA and plastidial rbcL genes. *Mol. Phylogenetics Evo.* 33: 156-170
27. Orians, G.H. & R.T. Paine. 1983. *Convergent Evolution at the Community Level*. In Futuyma DJ, Slatkin M. Sunderland, eds. *Coevolution*. 1st edition. Massachusetts: Sinauer associates, 431-458.
28. Orians, G.H. & O.T. Solbrig. 1977. *Convergent Evolution in Warm Desert*. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. Pennsylvania. USA.
29. Parsons, D.U. & A.R. Moldenke. 1975. Convergence in vegetation structure along analogous climatic gradients in California and Chile. *Ecology* 56: 950-957.
30. Patterson, T. & T.J. Givnish. 2002. Phylogeny, concerted convergence, and phylogenetic niche conservatism in the core Liliales: insights from *rbcL* and *ndhF* sequence data. *Evolution* 56: 233- 252.
31. Peet, R.K. 1978. Ecosystem convergence. *Amer. Nat.* 112: 441-459.
32. Peters E.M., C. Martorell, & E. Ezcurra. 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 72 (2008) 593-601
33. Rauh W. & H. Kendall 1984. *The Wonderful World of Succulents*. Washington: Smithsonian Institution Press.
34. Revell, L.J., M. A. Johnson, J.A. Shulte II, J.J. Kolbe, & J. Losos. 2007. A phylogenetic test for adaptative convergence in rock-dwelling lizards. *Evolution* 1-15
35. Rosas U., R. W. Zhou, G. Castill & M. Collazo-Ortega. 2012. Developmental Reaction Norms for Water Stressed Seedlings of Succulent Cacti. *PLoS ONE* 7(3): e33936.
36. Schluter, D. & R.E. Ricklefs. 1993. Convergence and regional component of species diversity. In: R.E. Ricklefs & D. Schluter. *Species Diversity in Ecological Communities*. 230-240.
37. Schmiedel U. & N. Jürgens. 1999. Community structure on unusual habitat islands: quartz-fields in the Succulent Karoo, South Africa. *Plant Ecol* 142: 57-69.
38. Stayton T. 2006. Morphological evolution of the lizard skull: a geometric morphometrics survey. *Journal of Morphology* 263: 47-59.
39. Talley S., G. Iaccarino, G. Mungal & N.N. Mansour. 2001. An experimental and computational investigation of flow past cacti. Center for Turbulence Research. Annual Research Briefs 2001. 51-63.
40. Uno, G., R. Storey & R. Moore. 2001. *Principles of Botany*. McGraw Hill. USA



41. Warming E. 1909. *Oecology of plants: an introduction to the study of plant-communities*. Oxford: Clarendon Press.
42. Wyk AE, Smith GF. 2001. Regions of floristic endemism in southern Africa a review with emphasis on succulents. Hatfield, South Africa: Umdaus.
43. Zelditch, M.L., D.L. Swiderski, H.D. Sheets & W.L. Fink. 2004. Geometric morphometrics for biologists: A primer. Elsevier Academia. Amsterdam.