

LETRAS

Especiación simpátrica en palmeras en una isla oceánica

Vincent Savolainen ¹, Marie-Charlotte Anstett ², Christian Lexer ¹, Ian Hutton ³, James J. Clarkson ¹,
María V. Norup ^{1,4}, Martyn P. Powell ¹, David Springate ¹, Nicolás Salamin ⁵ y William J. Baker ¹

El origen de la diversidad de especies ha desafiado a los biólogos durante más de dos siglos. La especiación alopátrica, la divergencia de especies resultante del aislamiento geográfico, está bien documentada. ¹ Sin embargo, la especiación simpátrica, la divergencia sin aislamiento geográfico, es muy controvertida. ² Las afirmaciones de especiación simpátrica deben demostrar simpatía de especies, relaciones entre hermanas, aislamiento reproductivo y que una fase alopátrica anterior es muy poco probable. ¹ Aquí proporcionamos un apoyo claro para la especiación simpátrica en un estudio de caso de dos especies de palmeras (Arecaceae) en una isla oceánica. Un gran árbol filogenético fechado muestra que las dos especies de *Howea*, endémicas de la remota isla Lord Howe, son taxones hermanos y divergieron entre sí mucho después de que se formara la isla hace 6,9 millones de años. ³ Durante el trabajo de campo, encontramos una disyunción sustancial en el tiempo de floración que se correlaciona con la preferencia del suelo. Además, una exploración del genoma ^{4,5} indica que pocos loci genéticos son más divergentes entre las dos especies de lo esperado bajo neutralidad, un hallazgo consistente con los modelos de especiación simpátrica que involucran una selección disruptiva / divergente. ² Este estudio de caso de especiación simpátrica en plantas ofrece una oportunidad para perfeccionar los modelos teóricos sobre el origen de las especies y un nuevo impulso para explorar supuestos ejemplos de plantas y animales en islas oceánicas.

La especiación, la división de poblaciones en unidades evolutivamente independientes, implica separación genética y diferenciación fenotípica. La divergencia genética que sigue al aislamiento geográfico da lugar a la especiación alopátrica: "el fundamento conceptual es simplemente que, dado el tiempo suficiente, la especiación es una consecuencia inevitable de la evolución de las poblaciones en alopatría". ⁶ Numerosos ejemplos empíricos apoyan este escenario indiscutible. ¹ Sin embargo, en teoría, las poblaciones pueden aislarse genéticamente sin separación geográfica, lo que da como resultado una especiación simpátrica, un modelo mucho más polémico. La especiación simpátrica se define más estrictamente como el surgimiento de dos especies de una población en la que el apareamiento ha sido aleatorio con respecto al lugar de nacimiento de los compañeros de apareamiento. ²

Los modelos matemáticos han demostrado que la especiación simpátrica es posible ^{2,7-10} pero se han documentado muy pocos ejemplos en la naturaleza ^{11,12}. Los peces ciclidos parecen haber irradiado con simpatía en los lagos de cráteres africanos. Los análisis filogenéticos moleculares muestran que las especies de peces en cada lago comparten un ancestro común, con la selección sexual y la ecología posiblemente impulsando la especiación. ¹³ En segundo lugar, las razas de gusanos de la manzana y del espinoso se han desplazado a diferentes huéspedes en simpatía y difieren en el comportamiento reproductivo y el tiempo de reproducción. ¹⁴ En tercer lugar, un estudio genético de aves indigo africanas, que son parásitos de cría específicos del hospedador, mostró que podrían haberse especiado recientemente de manera simpátrica después de la colonización de nuevos hospederos. ¹⁵ Todos estos ejemplos proceden de taxones animales con distribuciones geográficas continentales relativamente grandes. Esto deja la puerta abierta a la controversia, dado que los casos verdaderamente convincentes de especiación simpátrica deben involucrar historias biogeográficas y filogenéticas que hacen muy improbable la existencia de una fase alopátrica. ¹ Por esta razón,

nos centramos en un par de especies de plantas confinado a una isla oceánica remota.

La isla Lord Howe (Fig. 1a) es una pequeña isla subtropical de menos de 12 km ², situado a 580 km de la costa este de Australia. La isla se formó por actividad volcánica hace 6,4 a 6,9 millones de años (Myr). ³

La isla Lord Howe es el miembro más al sur de una cadena de 1.000 km de nueve volcanes submarinos a lo largo de Lord Howe Rise. El eslabón más cercano de la cadena de islas Lord Howe es Elizabeth Reef, 160 km al norte; este monte submarino era una isla hace 10,2 millones de años. ³ Isla Lord Howe



Figura 1 | Lord Howe Island y sus palmeras endémicas. una, La isla Lord Howe es un sitio Patrimonio de la Humanidad y una reserva permanente de parque ahora protege el 70% de la isla. Las aguas que rodean la isla Lord Howe están protegidas como un parque marino, que también alberga el arrecife de coral más austral del mundo. La isla está habitada por aproximadamente 300 residentes y menos del 20% de la vegetación ha sido alterada. segundo, La kentia o palma de paja, *Howea forsteriana*, se caracteriza por múltiples espigas en cada inflorescencia y tiene hojas rectas con hojas caídas. C, La palma rizada *H. belmoreana*,

tiene una sola espiga en cada inflorescencia y hojas recurvadas con hojuelas ascendentes.

¹ Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey TW9 3DS, Reino Unido. ² Centro de Ecología Evolutiva y Funcional, UMR 5175, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, Francia. ³ PO Box 157, Lord Howe Island, Nueva Gales del Sur 2898, Australia. ⁴ Departamento de Botánica Sistemática, Universidad de Aarhus, DK-8000 Aarhus C, Dinamarca. ⁵ Departamento de Ecología y Evolución, Universidad de Lausana, CH-1015 Lausana, Suiza.

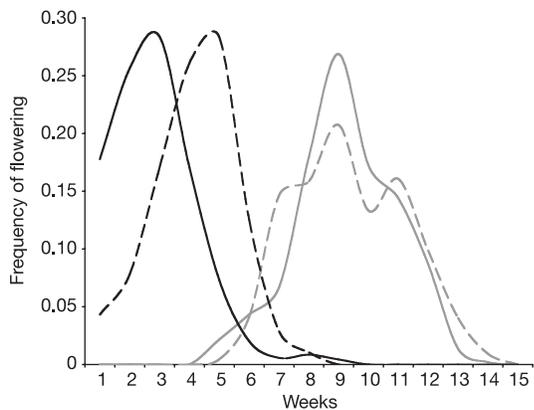


Figura 2 | Fenología de floración para cada *Howea* especie. *H. belmoreana* se muestra en gris (norte ¼ 198), *H. forsteriana* en negro (norte ¼ 177), con fases masculina (línea continua) y femenina (línea punteada) (ver Métodos). Los tiempos de floración de las dos especies están fuertemente desplazados. Además, ambas especies son significativamente diferente en su índice de sincronía sexual (SI; $F_{1,222} = 27.26$, $PAG = 10^{-2.4}$). El SI no es significativamente diferente de cero (norte ¼ 132, $t = -0.30$ semanas (t-prueba), $PAG = 0.18$) y no difiere entre los sitios de *H. belmoreana* ($F_{8,131} = 1.54$, $PAG = 0.15$), mientras que *H. forsteriana* es fuertemente protándros (media SI ¼ 1,3 semanas, norte ¼ 92, $t = 6.75$, $PAG = 10^{-2.4}$) y ahí hay diferencias significativas entre sitios ($F_{8,83} = 1.96$, $PAG = 0.0619$).

si mismo se ha erosionado rápidamente y será inundado dentro de 200.000 años. Aparte de Ball's Pyramid, un precipicio marino a 23 km al sureste de la isla Lord Howe que solo alberga una vida vegetal limitada, no hay islas cercanas y Australia es la masa terrestre más cercana. Sin embargo, la flora vascular autóctona de la isla de Lord Howe tiene mayores afinidades con Nueva Zelanda y Nueva Caledonia que con Australia. De sus 241 especies de plantas, casi la mitad son endémicas y la fauna terrestre de la isla muestra niveles similares de endemismo. La isla Lord Howe representa una ubicación ideal para estudiar la especiación simpátrica porque ha estado aislada durante mucho tiempo, tiene una edad conocida y es tan pequeña que el aislamiento geográfico en la isla no puede ocurrir de manera realista.³

La familia de las palmeras está representada en la isla Lord Howe por cuatro especies en tres géneros estrictamente endémicos. Las dos especies de *Howea*, *H. belmoreana* y *H. forsteriana*, son extremadamente abundantes y se encuentran en más del 70% de la vegetación de la isla. *Howea forsteriana*, la palma de kentia, es una de las plantas de interior más comercializadas en el mundo y vale más de 7 millones por año solo en la industria hortícola holandesa. Las dos especies de *Howea* muestran diferencias morfológicas notables y su estatus taxonómico es indiscutible¹⁷ (Figura 1b, c). Ocurren por simpatría en numerosos lugares de la isla Lord Howe, y sin embargo, los híbridos putativos solo se han informado raras veces¹⁸. Nuestro minucioso trabajo de campo identificó solo cinco especímenes

con morfologías intermedias. También hemos confirmado que ambas especies son diploides (2n = 2x = 32) utilizando técnicas citológicas convencionales, excluyendo así la especiación poliploide.¹⁹

Hemos producido el árbol filogenético basado en ADN más completo para la subfamilia más grande de palmeras (Arecoideae), que comprende 132 taxones, incluidos los 67 géneros de las Areceae indopacíficas.²⁰ Estos datos apoyan firmemente la monofilia de *Howea* y una relación hermana con el género australiano monotípico *Laccospadix*. Al corregir la heterogeneidad de la tasa molecular entre los linajes, hemos fechado este árbol utilizando cuatro puntos de calibración simultáneamente, todos independientes de la isla Lord Howe. Usando dos métodos diferentes de datación molecular^{21,22}, estimamos la división entre *Howea* y

Laccospadix tener entre 4.57 y 5.53 años de edad, y que los dos *Howea* las especies divergieron hace 1,92 ± 0,53 millones de años (suavizado de velocidad no paramétrico (NPRS); Tabla 1) o hace menos de 1 millón de años (bayesiano; Tabla 1), mucho después de que se formara la isla Lord Howe. Otras fechas en el árbol también son consistentes con la historia geológica, incluidos los nodos de raíz de los otros dos géneros de palmas endémicas de la isla Lord Howe, *Hedyoscepe* y

Lepidorrhachis, y el nodo raíz de *Carpoxydon*, que es más joven que la edad de Vanuatu²³ en las que es endémica (Tabla 1).

Durante el trabajo de campo, monitoreamos tanto *Howea* especies durante la temporada de floración. Los datos fenológicos indican que las especies están aisladas reproductivamente, con *H. forsteriana* floreciendo antes

H. belmoreana. El pico de floración de cada especie está separado por aproximadamente seis semanas y tiene una superposición limitada (Fig. 2). *Howea forsteriana* es protándros a nivel de población, con la floración masculina alcanzando su punto máximo dos semanas antes de la receptividad femenina, mientras que

H. belmoreana es sincrónico (Fig. 2). En particular, cuando *H. forsteriana* ocurre en sustratos volcánicos en lugar de calcáreos, no se observa maduración asincrónica (información complementaria; $t = 0.49$ (t-prueba), norte ¼ 12, $PAG = 0.63$). Por tanto, las diferencias en el tiempo de floración parecen estar directamente influenciadas por los cambios fisiológicos inducidos por el sustrato. También encontramos que *Howea* es polinizada por el viento, un síndrome raro en las palmas (contrariamente a la creencia popular), y los experimentos de exclusión completa demostraron la ausencia de apomixis en ambas especies.

Las distribuciones de *H. forsteriana* y *H. belmoreana* también dependen del pH del suelo (Fig. 3). *Howea belmoreana* está restringido a suelos neutros y ácidos, mientras que *H. forsteriana* prefiere calcarenita, una formación sedimentaria básica reciente que domina las partes bajas de la isla.³ Se observa el mismo patrón tanto para adultos como para jóvenes ($r = 0.79$, norte ¼ 22 sitios, $PAG = 10^{-2.4}$ para *H. forsteriana*; $r = 0.69$, norte ¼ 43, $PAG = 10^{-2.4}$ para *H. belmoreana*). A pesar de esta preferencia, ambas especies se encuentran simpátricamente en 11 de los 55 cuadrantes que contienen palmas (ver Métodos).

De acuerdo con la especiación simpátrica, la divergencia genética (F_{ST}) dentro del genoma, estimado usando 274 polimorfismos amplificados loci de polimorfismo de longitud de fragmento (AFLP), sigue una distribución en forma de L, con la mayoría de los loci mostrando baja F_{ST} y solo un pequeño número

Cuadro 1 | Edades de los nodos de las raíces (en Myr) calculadas a partir de árboles filogenéticos moleculares

Taxa	Número de nodo *	Distribución	Edad del nodo ^ sd (NPRS)	Edad del nodo ^ sd (bayesiano)
Acanthophoenix / Tectiphiala	1	Mascareñas †	7,61 ^ 1,70	6,52 ^ 1,10
Dictyosperma (palma de huracán)	2	Mascareñas ‡	7,75 ^ 1,83	6,60 ^ 1,22
Hyophorbe palma de la botella)	3	Mascareñas ‡	7,75 ^ 0,02	7,45 ^ 0,38
Palmas	4	Extendido§	88,93 ^ 9,38	85,73 ^ 2,20
Carpoxydon	5	Vanuatu k	7,07 ^ 2,05	11,98 ^ 5,36
Hedyoscepe gran palma de montaña)	6	LHI	6,66 ^ 2,45	8,24 ^ 4,30
Lepidorrhachis (pequeña palmera de montaña)	7	LHI	7,77 ^ 3,07	4,62 ^ 3,28
Howea	8	LHI	4,57 ^ 1,45	5,53 ^ 2,89
Howea belmoreana palma rizada) / Howea forsteriana (palma de kentia) dividida	9	LHI	1,92 ^ 0,53	1,00 {

LHI, Isla Lord Howe.

* Los nodos 1 a 4 son puntos de calibración. Consulte también la información complementaria. † Acanthofénix ocurre en La Réunion (2Myr) y Mauricio (7.8Myr); Tectiphiala ocurre solo en Mauricio. ‡ Dictyosperma y Hyophorbe ocurren en La Réunion, Mauricio y Rodrigues. §

k Fósil de Santonian, Sabalites magothiensis, 83,5 años (ref.30).

{ la edad de Vanuatu es discutida en los artículos citados, aunque se discute la cifra exacta. Por lo tanto, no usamos este punto como calibración; se proporciona aquí solo con fines comparativos. Edad por debajo del nivel de detección de 1-Myr en el cálculo

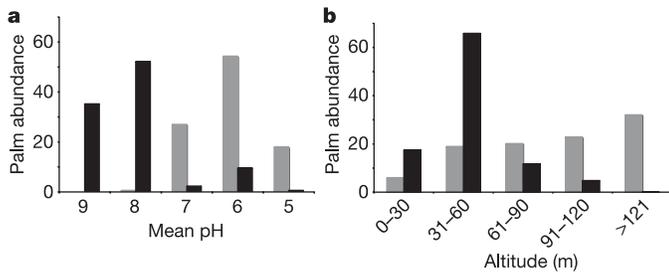


Figura 3 | Distribución de *H. forsteriana* y *H. balmoreana* según el pH medio del suelo y la elevación. Número de palmeras; *H. forsteriana* se muestra en negro (norte $\frac{1}{4}$ 1.677) y *H. balmoreana* en gris (norte $\frac{1}{4}$ 4.542).

a, b, Distribución según el pH medio del suelo (una) en cada cuadrante y elevación (segundo). *Howea forsteriana* se encuentra en sitios a menor altura (PAG, 3 £ 10^{2.4}) y pH del suelo más alto (PAG, 10^{2.4}) que *H. balmoreana*, y se limita en gran medida a la calcarenita. Sin embargo, ambas especies coexisten en una amplia gama de elevaciones y pH del suelo.

de loci que muestran altos niveles de divergencia (Fig. 4). En consecuencia, el mediana de F_{ST} es mucho más baja que la media (mediana 0,131; media 0,307 \pm 0,020). En la cola superior de la distribución, sólo cuatro de estos loci AFLP difieren más fuertemente entre las dos especies de lo esperado bajo neutralidad^{5,24} (Figura 4). Esta firma de divergencia de especies es completamente diferente a la de la especiación alopatrica, para la cual se espera que las diferencias genéticas se acumulen en todo el genoma.²⁵ Los cuatro loci fueron los únicos marcadores que se fijaron en las dos especies (PAG, 0,95; Fig. 4), resultando en un nivel de significancia de todo el experimento para el rechazo de la hipótesis nula de neutralidad de PAG, 10^{2.5}: estos loci son los que tienen más probabilidades de estar vinculados a genes sujetos a selección divergente durante la especiación simpátrica.

Por lo tanto, nuestros datos filogenéticos, ecológicos y genómicos son consistentes con el siguiente escenario. El antepasado de *Howea* llegó a la isla Lord Howe, probablemente desde Australia, hace entre 4,5 y 5,5 millones de años. Más recientemente, *H. forsteriana* divergió de su especie hermana (un antepasado de *H. balmoreana*) colonizando depósitos extensos de calcarenita de tierras bajas. Calcarenita data del Pleistoceno medio²⁶.

que corresponde bien a la edad de la división entre los dos *Howea* especies recuperadas de los relojes moleculares (Tabla 1). La ausencia de protandria en *H. forsteriana* en suelos menos básicos indica que la notable diferencia de tiempo de floración puede haber surgido como una respuesta fisiológica a un nuevo sustrato, introduciendo así un sesgo en el apareamiento aleatorio y la especiación inicial. Sin embargo, a pesar de sus sorprendentes preferencias edáficas, es muy poco probable que las dos especies hayan estado realmente aisladas espacialmente entre sí, dado que la isla Lord Howe es tan pequeña, que los sustratos volcánicos y de calcarenita están muy interdigitados, que ambas especies coexisten en, 20% de su rango de distribución moderno y que ambos son polinizados por el viento. El papel de otras islas en Lord Howe Rise no es relevante para el evento de especiación porque todas se erosionaron mucho antes de la *Howea*

las especies divergieron unas de otras. Es igualmente poco probable que el papel de las masas de tierra más cercanas, Australia, Nueva Caledonia y Nueva Zelanda, esté involucrado en la especiación de *Howea*, tan extensa exploración de la palmera del Indo-Pacífico ha demostrado que *Howea* es estrictamente endémica de la isla Lord Howe.

Los modelos actuales de especiación simpátrica invocan un 'rasgo mágico' que está sujeto a una selección disruptiva y controla el no apareamiento aleatorio, o un desequilibrio de ligamiento entre los genes que controlan el apareamiento assortativo y los que confieren una adaptación novedosa^{2,7,9,27}. No sabemos qué modelo es más probable en el caso de *Howea*.

Los cambios en el tiempo de floración pueden haber surgido como una respuesta plástica al estrés exógeno en la calcarenita. En este escenario, los cambios hereditarios en el tiempo de floración pueden haber sido inducidos después de que se completó el evento de especiación. Alternativamente, la especiación puede haber sido facilitada por el desequilibrio de ligamiento entre los genes que controlan la adaptación a la calcarenita y los que controlan el tiempo de floración. Ambos rasgos difieren

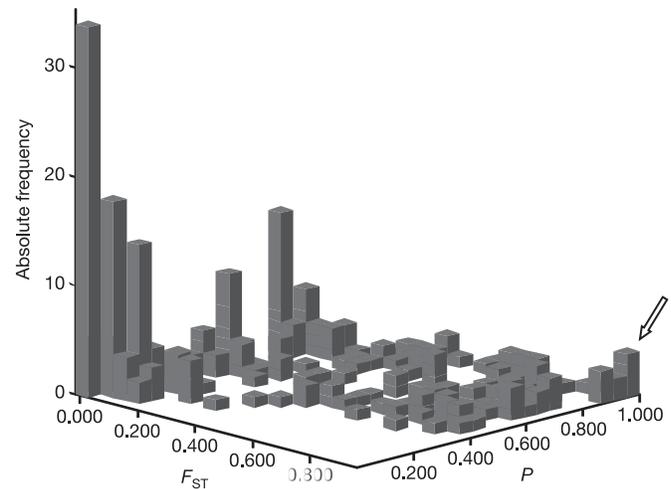


Figura 4 | Exploración del genoma AFLP para la diferenciación de especies en *H. balmoreana* y *H. forsteriana*. El histograma muestra la distribución de frecuencia de estimaciones de divergencia genética interespecífica (F_{ST}) para 274 loci AFLP. Las frecuencias están en el eje vertical; F_{ST} y la probabilidad de desviación de la hipótesis nula de neutralidad²⁴ están en los ejes horizontales. En la cola superior de la F_{ST} distribución, cuatro loci que se apartan de las expectativas neutrales en el nivel de 0,95 se indican con una flecha. Estos cuatro loci tienen probabilidades iguales ya que los cuatro se fijan en las dos especies.

entre las dos palmas (Figs. 2, 3). En cualquier caso, nuestros datos son consistentes con modelos de especiación simpátrica que involucran una selección disruptiva / divergente en un número limitado de genes.^{2,7,9} (Figura 4). Los datos también indican que los fondos genéticos de estas especies polinizadas por el viento son extremadamente homogéneos, con solo el 5% de varianza molecular entre las localidades muestreadas para cada especie (análisis de varianza molecular, AMOVA). Por lo tanto, el apareamiento dentro de la población homogénea ancestral que dio lugar a las dos especies de *Howea* fue de hecho aleatorio con respecto al lugar de nacimiento de los compañeros de apareamiento, una característica que distingue la especiación simpátrica de otros modos de divergencia de especies.²

MÉTODOS

Análisis filogenéticos y datación. Hemos secuenciado dos regiones nucleares de baja copia (intrón 4 de fosforibulocinasa e intrón 23 de la subunidad 2 de la ARN polimerasa II) para Arecoideae, con muestreo completo a nivel de género para Areceae²⁰

utilizando reacción en cadena de la polimerasa (PCR) y secuenciación automática de ADN (2464 nucleótidos para cada uno de 132 taxones). Una búsqueda inicial usando la máxima parsimonia y 1,000 adiciones de taxón aleatorias y bisección-reconexión de árboles como se implementó en PAUP²⁸ produjo 2.955 árboles más parsimoniosos. Usando ModelTest identificamos HKY85 β G como modelo adecuado de evolución del ADN y salvó uno de los árboles más parsimoniosos con longitudes de rama probables. Después de una prueba de razón de verosimilitud, se rechazó un reloj molecular constante (2 LnL c β 20406.36912; 2 LnL c β 20574.10734; PAG, 0,0001). Por lo tanto, usamos métodos de suavizado de tasa no paramétrico (r8s; ref. 21) y métodos de datación bayesianos (DivTime²²) para generar un árbol ultramétrico, calibrado usando cuatro puntos de calibración simultáneamente. Los nodos raíz de tres linajes independientes endémicos de las Islas Mascareñas del Océano Índico (*Acanthophoenix* / *Tectiphiala*, *Dictyosperma* y *Hyophorbe*) estaban obligados a no tener más de 7,8 millones de años (ref. 29). El fósil de palma más antiguo conocido, *Sabalites magothiensis* del santoniano, proporcionó una edad mínima para la raíz del árbol de 83,5 millones de años (ref. 30). Las desviaciones estándar se calcularon volviendo a aplicar el procedimiento a 100 matrices de ADN bootstrap²¹.

Ecología del hábitat. Setenta y ocho cuadrantes no superpuestos (20 £ 20 m), se generaron aleatoriamente utilizando un sistema de información geográfica (SIG). Dentro de cada cuadrante, registramos el número total de adultos y juveniles de cada *Howea* especies, y la elevación y el pH del suelo. Los juveniles se definieron como individuos que carecen de tallo aéreo. Se recolectaron muestras de suelo en tres lugares en cada cuadrante desde una profundidad de 20 cm por debajo de la superficie del suelo. El pH de cada muestra se midió usando kits de prueba de pH de suelo Inoculo (EnviroEquip Pty). Las diferencias de pH y elevación entre especies se probaron con un Student's t- prueba.

Fenología. Para determinar la fenología de *Howea*, nueve sitios de cada especie

distribuidos por la isla fueron visitados semanalmente (septiembre-diciembre de 2003). Dentro de cada sitio, se seleccionaron de 20 a 25 especímenes reproductivos. Las fls en flor de *Howea* son monoicas y longevas, con un retraso de un año entre la antesis masculina y femenina, y más de un año hasta la maduración del fruto. Por lo tanto, cada fl en flor persiste durante cuatro estaciones, alcanzando la antesis masculina en la temporada 1, la antesis femenina en la temporada 2 y con frutos que maduran durante las temporadas 3 y 4, y cada palmera individual produce fls en flor funcionalmente masculinas, femeninas y fructíferas simultáneamente. Para cada muestra de palma y en cada visita, se contó el número de fls en flor de las fases masculina, femenina y fructífera (A, pre-antesis; B, antesis; C, post-antesis). Se definió un índice de sincronía (SI) a nivel de planta como el tiempo entre la primera semana de la fase masculina B y la primera semana de la fase femenina B. Se utilizó un análisis de varianza (ANOVA) para probar las diferencias en el SI entre especies y sitios. Del estudiante t- Se utilizaron pruebas para determinar si el SI era significativamente diferente de cero para cada especie.

Polinización. Las espigas de flores cercanas a la antesis de la hembra se sometieron a tres tratamientos: (1) exclusión de polen de insectos y de viento (usando una bolsa de papel), (2) exclusión de solo insectos (usando una bolsa de tela de malla fina) y (3) abierto polinización. Se contó el número de yemas femeninas en cada espiga. Las fls en flor se trataron mucho antes de la antesis y las bolsas se retiraron una semana después del final de la antesis para evitar un efecto perjudicial sobre la maduración del fruto. Seis semanas después del final de la antesis femenina, se contó el número de frutos en desarrollo en cada espiga. Los datos se analizaron utilizando pares t- pruebas.

Exploración del genoma. Los fragmentos de AFLP se generaron a partir de ADN total usando un kit de mapeo de plantas AFLP (Applied Biosystems). Se probó la variabilidad de un total de 48 pares de cebadores antes de seleccionar los pares B13, G7 e Y1 (consulte el protocolo del fabricante). Las bandas se puntuaron manualmente utilizando Genotyper 2.0. Estimamos

F_{ST} valores para 274 bandas AFLP que coincidieron con nuestros criterios de polimorfismo (información complementaria) y los compararon con expectativas neutrales

a partir de simulaciones basadas en el promedio observado F_{ST} entre las dos especies. Se realizaron simulaciones por computadora y cálculo de niveles de significancia.

con el software Dfdist de Beaumont, que utiliza el método de Beaumont y Nichols²⁴ adaptado a marcadores dominantes. Las simulaciones iniciales indicaron que

Los resultados se mantuvieron sólidos en una amplia gama de tamaños de población efectivos (n_e) y tasas de mutación (μ), como ya se informó en la ref. 24, y las últimas carreras fueron

realizado con 50.000 realizaciones asumiendo $n_e = 1/4 \times 50.000$ y $\mu = 1 \times 10^{-2}$.

Los loci atípicos se identificaron en un procedimiento de dos pasos en el que los loci fueron seleccionados en base a una primera ronda de simulaciones, el promedio F_{ST} se recalculó sin ellos, y una segunda ronda de simulaciones basadas en el

promedio ajustado F_{ST} se utilizó para identificar valores atípicos sujetos a selección direccional.

La forma del F_{ST} La distribución se describió comparando la mediana con la media.

Recibido el 23 de noviembre de 2005; aceptado el 4 de enero de 2006. Publicado en Internet el 8 de febrero de 2006.

- Coyne, JA y Orr, HA Especiación (Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 2004).
- Gavrilets, S. Modelos de especiación: ¿qué hemos aprendido en 40 años? *Evolución* 57, 2197–2215 (2003).
- McDougall, I., Embleton, BJJ & Stone, DB Origen y evolución de la isla Lord Howe, suroeste del Océano Pacífico. *J. Geol. Soc. Aust.* 28, 155–176 (1981). Luikart, G., England, P., Tallon, D., Jordan, S. &
- Taberlet, P. El poder y la promesa de la genómica de poblaciones: desde la genotipificación hasta la tipificación del genoma. *Nature Rev. Genet.* 4, 981–994 (2003).
- Beaumont, M. Adaptación y especiación: ¿qué puede F_{ST} ¿Dinos? *Tendencias Ecol. Evol.* 20, 435–440 (2005).
- Turelli, M., Barton, NH & Coyne, JA Teoría y especiación. *Tendencias Ecol. Evol.* dieciséis, 330–343 (2001).
- Dieckmann, U. y Doebeli, M. Sobre el origen de las especies por especiación simpátrica. *Naturaleza* 400, 354–357 (1999).
- Higashi, M., Takimoto, G. y Yamamura, N. Especiación simpátrica por selección sexual. *Naturaleza* 402, 523–526 (1999).
- Kondrashov, AS & Kondrashov, FA Interacciones entre rasgos cuantitativos en el curso de la especiación simpátrica. *Naturaleza* 400, 351–353 (1999).

- Tregenza, T. y Butlin, RK Especiación sin aislamiento. *Naturaleza* 400, 311–312 (1999).
- Filchak, KE, Roethele, JB & Feder, JL Selección natural y divergencia simpátrica en el gusano de la manzana *Rhagoletis pomonella*. *Naturaleza* 407, 739–742 (2000).
- Schliwien, Reino Unido, Tautz, D. & Pääbo, S. Especiación simpátrica sugerida por ciclidos de lago de cráter. *Naturaleza* 368, 629–632 (1994).
- Meyer, A., Kocher, TD, Basasibwaki, KP & Wilson, ACW Origen monofilético de los peces ciclidos del lago Victoria sugerido por secuencias de ADN mitocondrial. *Naturaleza* 347, 550–553 (1990).
- Bush, GL Especiación simpátrica en animales. vino nuevo en botellas viejas. *Tendencias Ecol. Evol.* 9, 285–288 (1994).
- Sorenson, MD, Sefc, KM & Payne, RB Especiación por cambio de hospedador en aves de cría indigo. *Naturaleza* 424, 928–931 (2003). Pickard, J. Vegetación de la isla Lord Howe. *Cunninghamia* 1, 133–265 (1983).
- dieciséis Bailey, LH *Howea* en cultivo - las palmas centinela. *Gentes Herbarum* 4, 189–198 (1939).
- Oliver, WRB La vegetación y la flora de la isla Lord Howe. *Trans. Proc. NZ Inst.* 49, 94–161 (1917).
- Otto, SP y Whitton, J. Incidencia y evolución de poliploides. *Annu. Rev. Genet.* 34, 401–437 (2000).
- Dransfield, J. et al. Una nueva clasificación filogenética de la familia de las palmeras, *Arecaceae*. *Kew Bull.* (en la prensa).
- Sanderson, MJ Un enfoque no paramétrico para estimar tiempos de divergencia en ausencia de constancia de velocidad. *Mol. Biol. Evol.* 14, 1218–1231 (1997). Kishino, H., Thorne, JL & Bruno, WJ Rendimiento de un método de estimación del tiempo de divergencia bajo un modelo probabilístico de evolución de la tasa. *Mol. Biol. Evol.* 18, 352–361 (2001).
- Burrett, C., Duhig, N., Berry, R. y Varne, R. Terrenos continentales de Asia y el suroeste del Pacífico derivados de Gondwana, y su importancia biogeográfica. *Aust. Syst. Larva del moscardón.* 4, 13–24 (1991).
- Beaumont, M. y Nichols, R. Evaluación de loci para su uso en el análisis genético de la estructura de la población. *Proc. R. Soc. Lond.* segundo 263, 1619–1626 (1996). Vía, S. Especiación simpátrica en animales: el patito feo crece. *Tendencias Ecol. Evol.* dieciséis, 381–390 (2001).
- Brooke, BR, Woodroffe, CD, Murray-Wallace, CV, Heijnen, H. & Jones, BG Estratigrafía de calcarenita cuaternaria en la isla Lord Howe, sur del Océano Pacífico y el registro de deposición costera de carbonatos. *Quat. Sci. Rdo.* 22, 859–880 (2003).
- Doebeli, M., Dieckmann, U., Metz, J. y Tautz, D. Lo que también hemos aprendido: la especiación adaptativa es teóricamente plausible. *Evolución* 59, 691–695 (2005). Swofford, DL PAUP * 4.0: Análisis filogenético con parsimonia (* y otros métodos) (Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 2001). Vaughan, RE & Wiehe, PO Estudios sobre la vegetación de Mauricio 1: un estudio preliminar de las comunidades de plantas. *J. Ecol.* 25, 289–343 (1937). Berry, EW Una palmera del Cretácico medio. *Torreya* 5, 30–33 (1905).
- 30.

Información suplementaria está vinculado a la versión en línea del documento en www.nature.com/nature.

Agradecimientos Agradecemos a la Junta de la Isla Lord Howe, L. Wilson, T. Wilson, J. Smith y el Servicio de Vida Silvestre y Parques Nacionales de Nueva Gales del Sur por facilitar esta investigación; E. Brown y B. Conn por el apoyo logístico; T. Wilmot, R. Cowan, L. Llédó, I. Gallego y L. Hanson por su ayuda en la investigación; C. Lewis, J. Roncal, M. Thomas y M. Beaumont por compartir datos y software; J. Dowe, Flecker Botanic Garden y Royal Botanic Gardens, Sydney por proporcionar material; J. Moat para asistencia GIS; J. Dransfield, J.-C. Pintaud, S. Gavrilets, M. Chase, T. Barraclough y L. Rieseberg para discusiones; y el Royal Botanic Gardens, Kew, la Asociación de Biodiversidad BAT, la Comisión Europea y el Leverhulme Trust para la financiación.

Información del autor Las secuencias de ADN se han depositado en EBI con los números de acceso AF453329 – AF453381, AY348907 – AY348944, AY543096 – AY5443156, AJ830020 – AJ831373, AJ971821 – AJ971841 (ver información complementaria). La información sobre reimpressiones y permisos está disponible en npg.nature.com/reprintsandpermissions. Los autores declaran no tener intereses económicos en competencia. La correspondencia y las solicitudes de materiales deben dirigirse a VS (v.savolainen@kew.org).