

## BIOLOGÍA EVOLUCIONARIA

## ¿Especiación de plantas simpátricas en islas?

Procedente de: V. Savolainen *et al.* *Naturaleza* 441, 210–213 (2006)

Los estudios comparativos de poblaciones, en particular con la ayuda de marcadores moleculares, son necesarios para comprender los mecanismos de especiación en archipiélagos oceánicos aislados. Savolainen *et al.* <sup>1</sup> presentar datos comparativos sobre dos especies endémicas del género palmera

*Howea* en la isla Lord Howe, de donde infieren que la especiación fue simpátrica, es decir, la divergencia se había producido en ausencia de aislamiento geográfico. Sin embargo, el paisaje de las islas oceánicas cambia drásticamente con el tiempo, y muchas desaparecen bajo el mar después de 6 millones de años o más, y la isla Lord Howe se encuentra en una etapa muy tardía de su ontogenia. Una explicación alternativa, por lo tanto, es que estas dos especies no evolucionaron *en el lugar* sino que surgieron alopatricamente después de aislarse geográficamente en un momento en que la isla era mucho más grande y más diversa ecológicamente.

Aparte de los mecanismos bien conocidos de poliploidía cromosómica, los ejemplos de especiación simpátrica homoploide en plantas son raros. Savolainen *et al.* <sup>1</sup> Presentan datos interesantes comparativos morfológicos, geográficos, ecológicos y moleculares (AFLP, o polimorfismo de longitud de fragmentos de ADN amplificado) con respecto a las relaciones entre las dos especies de

*Howea* palmeras endémicas de la isla Lord Howe.

Considerando que las distribuciones de los dos taxones ahora se superponen, los autores consideran esto como un buen ejemplo de especiación simpátrica de plantas. La dificultad de esta interpretación es que no tiene en cuenta la isontología y su posible impacto en las dos especies. Simpatizante

La especiación rica en islas, por lo tanto, puede que todavía no se haya demostrado de manera convincente. La isla Lord Howe tiene una geomorfología que sugiere una fuerte erosión y pérdida de superficie, que se correlaciona con su avanzada edad de 6,4 a 6,9 Myr. La datación de secuencias moleculares revela el género *Howea* haber divergido de los progenitores hace 4.5–5.5 Myr, lo que es compatible con la edad de la isla. Con los mismos métodos, se estima que las dos especies tienen entre 0,5 y 1,9 millones de años, momento en el que la isla todavía habría sido mucho más grande que en la actualidad. La pérdida de superficie terrestre es más rápida durante las últimas etapas de la ontogenia insular, cuando el mar cubre las últimas partes de la tierra.

Existen muchos otros ejemplos de especies de plantas simpátricas y estrechamente relacionadas en islas oceánicas. Tal patrón es evidente entre seis especies de *Robinsonia* (Asteraceae) from Masatierra Island en el archipiélago de Juan Fernández en Chile <sup>2</sup>. Mis colegas y yo hemos estimado que esta isla, que tiene unos 4 millones de años <sup>3</sup>, ha perdido hasta el 95% de su superficie original <sup>4</sup>. El patrón que ahora vemos se puede interpretar mejor como refugio, con estas especies agrupadas (simpátricamente) en la pequeña superficie restante. El modo original de especiación habría sido ecogeográfico (alopátrico).

Una hipótesis alternativa sobre el origen de las dos especies endémicas de *Howea* en la isla Lord Howe, por lo tanto, es por especiación alopatrica en diferentes zonas ecológicas (quizás calcarenita), cuando la isla era mucho más joven y mucho más grande. El bajo grado de divergencia AFLP entre las dos especies de

*Howea* no necesariamente aboga por la especiación simpátrica. Los congéneres de las islas suelen mostrar muy poca divergencia genética en las secuencias de ADN y las isoenzimas. <sup>5</sup> La ausencia de encuestas amplias prohíbe las generalizaciones en este punto, pero los datos limitados de AFLP disponibles indican que puede haber ocurrido muy poca divergencia entre

especies estrechamente relacionadas en islas que se han especiado alopatricamente <sup>6</sup>.

Antes de sacar conclusiones apresuradas sobre la especiación simétrica en las islas oceánicas, debemos actuar con cautela y tener en cuenta nuestra mejor estimación del cambio geomórfico y de hábitat de las islas, que en conjunto han tenido un gran impacto en la diversidad genética y de especies. <sup>7</sup>

Tod F. Stuessy

Departamento de Botánica Sistemática y Evolutiva,

Universidad de Viena, 1030 Viena, Austria

correo electrónico: d.stuessy@univie.ac.at

1. Savolainen, V. *et al.* *Naturaleza* 441, 210–213 (2006).
2. Sanders, RW, Stuessy, TF, Marticorena, C. y Silva, OM *Opera Bot.* 92, 195–215 (1987).
3. Stuessy, TF, Folland, KA, Sutter, JF, Sanders, RW & Silva, OM *Ciencias* 225, 49–51 (1984).
4. Rodríguez, R. en *Evolución y especiación de plantas isleñas* (eds Stuessy, TF y Ono, M.) 121–138 (Cambridge Univ. Press, 1998).
5. Crawford, DJ y Stuessy, TF en *Evolución y diversificación de las plantas terrestres* (eds Iwatsuki, K. y Raven, PH) 249–267 (Springer, Tokio, 1997).
6. Parsons, YM & Shaw, KL *Mol. Ecol.* 10, 1765–1772 (2001).
7. Stuessy, TF, Greimler, J. y Dirnböck, T. *Biol. Skrift.* 55, 89–101 (2005).

doi: 10.1038 / nature05216

## BIOLOGÍA EVOLUCIONARIA

Savolainen *et al.* respuesta

En respuesta a: TF Stuessy *Naturaleza* 443, doi10.1038 / nature05216 (2006)

Stuessy <sup>1</sup> cuestiona nuestras conclusiones de especiación simpátrica en un estudio de caso de palmeras en la isla Lord Howe <sup>2</sup> y propone una hipótesis alternativa, según la cual los dos *Howea* las especies evolucionaron alopatricamente cuando la isla era más grande y menos erosionada. Stuessy también sostiene que una baja divergencia genética no necesariamente indica una especiación en la simpatria <sup>1</sup>. Estamos de acuerdo en que es importante no saltar a las conclusiones, pero tenemos buenas estimaciones del tamaño y la historia geológica de la isla Lord Howe en el momento del evento de especiación. <sup>3,4</sup> y ambos son totalmente compatibles con la especiación simpátrica. Stuessy <sup>1</sup> también interpreta los resultados de nuestro

Exploración del genoma de AFLP (polimorfismo de longitud de fragmentos de ADN amplificado): no afirmamos que la divergencia de AFLP baja *per se* es evidencia de la especiación simpátrica, sino que la distribución de estos valores de divergencia genética a través del genoma apoya fuertemente la especiación con flujo de genes que implica una selección disruptiva o divergente <sup>2</sup>.

La evidencia de la batimetría alrededor de la isla indica que su extensión pasada no ha superado los 30 km de largo por 23 km de ancho <sup>3</sup>; hoy la isla tiene aproximadamente 12 km de largo y, en promedio, 1,5 km de ancho. La altura original de la isla se estima en 1.000 m, comparable con 875 m

para Mount Gower hoy <sup>3</sup>. La presencia de una plataforma cortada por las olas distribuida uniformemente alrededor de la isla Lord Howe indica que la erosión ha sido principalmente costera e igual desde todos los lados. En consecuencia, los depósitos de calcarenitos cuaternarios, que crearon presiones de selección ecológica divergentes que condujeron a *Howea* divergencia de especies <sup>2</sup> se han formado uniformemente alrededor de la isla <sup>4</sup>. Estos están tan estrechamente intercalados con rocas volcánicas que la especiación alopatrica se debe al aislamiento ecogeográfico, como propone Stuessy. <sup>1</sup>

es poco realista.

La historia geomorfológica de la isla Lord Howe también debe verse a la luz del sistema de reproducción de *Howea*. Incluso en su mayor extensión, la isla habría sido pequeña en comparación con la capacidad de dispersión genética de estos cruces leñosos polinizados por el viento. De hecho, nuestro análisis de la varianza molecular reveló una estructura de población extremadamente homogénea en ambas palmas, que es compatible

con flujo genético generalizado.<sup>2</sup> Por tanto, es difícil imaginar cómo se habrían formado las barreras geográficas al intercambio de genes en la isla. Las diferencias ecológicas interrelacionadas de ambas especies aún son claramente visibles, es decir, en la fenología y el pH del suelo (ref.2), que son propiedades que son interdependientes en otras plantas.<sup>5</sup>

Nuestro escaneo del genoma de AFLP es consistente con la especiación frente al flujo de genes, lo que implica una selección divergente en un número limitado de genes. La distribución esperada de interespecifica divergencia  $F_{ST}$  para especies que evolucionaron in situ - la patria es diferente de la esperada para especies que divergió con el flujo de genes<sup>6-8</sup>. Es la forma de la distribución de  $F_{ST}$  en el genoma que importa:  $F_{ST}$  se espera que siga una forma de L

distribución para la divergencia simpátrica, como en nuestro estudio de caso.<sup>2</sup> mientras que las diferencias genéticas se acumulan a lo largo de la alopatria del genoma y conducen a una distribución en forma de campana o una distribución ción que está sesgada hacia grandes valores de  $F_{ST}$ . Independientemente de las preocupaciones de Stuessy, la pregunta ahora no es si existe especiación simpátrica, sino cuán común podría ser.<sup>9,10</sup>

**Vincent Savolainen \***, **Christian Lexer \***,  
**Marie-Charlotte Anstett †**, **Ian Hutton ‡**,  
**JJ Clarkson \***, **MV Norup \* §**, **diputado Powell \***,  
**D. Springate \***, **N. Salamin ||**, **William J. Baker \***

\* Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey TW9 3DS, Reino Unido

correo electrónico: v.savolainen@rbgkew.org.uk

† Centro de Ecología Evolutiva y Funcional, UMR 5175, 34293 Montpellier cedex 5, Francia

‡ POBox 157, Isla LordHowe, Nueva Gales del Sur 2898, Australia

§Departamento de Botánica Sistemática, Universidad de Aarhus, 8000Aarhus, Dinamarca

|| Departamento de Ecología y Evolución, Universidad de Lausana, 1015 Lausana, Suiza

1. Stuessy, T. *Naturaleza* **443**, doi: 10.1038 / nature05216 (2006). Savolainen, V. *et al. Naturaleza* **441**, 210-213 (2006). McDougall, yo. *et al. J. Geol. Soc. Austr.* **28**, 155-176 (1981). Brooke, BP *et al. Quat. Sci. Rdo.* **22**, 859-880 (2003). Ollerton, J. *Herencia* **95**, 181-182 (2005). Luikart, G. *et al. Nature Rev. Genet.* **4**, 981-994 (2003). Via
2. S. *Tendencias Ecol. Evol. dieciséis*, 381-390 (2001). Wu, CI *J. Evol. Biol.* **14**, 851-865 (2001). Pennisi, E. *Ciencias* **311**, 1372-1374 (2006).
- 3.
- 4.
- 5.
- 6.
- 7.
- 8.
- 9.
10. Ortiz-Barrientos, D. y Rieseberg, LH *Herencia* **97**, 2-3 (2006).

doi: 10.1038 / nature05217