



CHAPTER 4

SUBSPECIES ORIGINATION AND EXTINCTION IN BIRDS

ALBERT B. PHILLIMORE¹

*Natural Environment Research Council Centre for Population Biology and Division of Biology,
Imperial College London, Silwood Park Campus, Ascot, Berkshire, SL5 7PY, United Kingdom*

ABSTRACT.—Avian taxonomists have traditionally used subspecies to describe geographic variation in morphology, plumage, and song. A complementary evolutionary perspective is that subspecies are incipient species, representing the first stages of speciation. Here, I review the evidence that subspecies may capture early stages of the speciation process and consider what we have learned about factors that drive subspecies diversification. I apply variants on the birth–death model to species age and subspecies richness data from 1,100 bird species. Clade-wide estimates of species diversification rates correlate positively with subspecies origination (hereafter “subspeciation”) rates but not subspecies richness; thus, the evidence for heritable factors promoting speciation and subspeciation is equivocal. Subspeciation rates are higher among insular than among continental species, although this result is highly sensitive to the definition of insularity. *A posteriori* simulations based on the maximum-likelihood constant-rate birth–death parameter estimates reveal model inadequacy. One possible explanation for such model inadequacy is non-homogeneity in diversification rate through time, and I find support for a model that invokes an exponential decline in subspeciation rates through time, with differing rates in continental and insular species. Finally, I discuss some alternative models of subspecies origination and how they might be assessed using population genetic information and geographic range maps.

Key words: birth–death, diversity-dependent, phylogenetic, speciation, subspecies.

Origen y Extinción de las Subespecies de Aves

RESUMEN.—Los taxónomos de aves tradicionalmente han utilizado a las subespecies para describir la variación geográfica en morfología, plumajes y cantos. Una perspectiva evolutiva complementaria es que las subespecies son especies incipientes, por lo cual representan las primeras etapas de la especiación. En este trabajo reviso la evidencia que indica que las subespecies podrían capturar las primeras etapas del proceso de especiación y considero lo que hemos aprendido acerca de los factores que impulsan la diversificación de las subespecies. Aplico variantes del modelo de nacimiento y muerte para analizar datos sobre la edad de las especies y sobre la riqueza de subespecies en 1100 especies de aves. Los estimados de las tasas de diversificación a través de los clados se correlacionan positivamente con la tasa de origen de las subespecies (“subespeciación”), pero no con la riqueza de subespecies. Por lo tanto, la evidencia de que existen factores heredables que promueven la especiación y la subespeciación es equívoca. Las tasas de subespeciación son mayores en especies insulares que en especies continentales, aunque este resultado es altamente sensible a la definición de insularidad. Simulaciones *a posteriori* basadas en los estimados de máxima verosimilitud de parámetros de nacimiento y muerte constante indican que el modelo es inadecuado. Una posible explicación para esto es la existencia de heterogeneidad temporal en la tasa de diversificación. Encontré evidencia a favor de un modelo que involucra una disminución exponencial en las tasas de subespeciación en el

¹E-mail: albert.phillimore@imperial.ac.uk