

Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie

Charles University, Faculty of Science

Department of Zoology

Doktorský studijní program: Zoologie

Doctoral study programme: Zoology

Autoreferát disertační práce

Summary of the Doctoral thesis



Macroecology and macroevolution of birdsong

Makroekologie a makroevoluce ptačího zpěvu

Mgr. Peter Mikula

Školitel/Supervisor: prof. Tomáš Albrecht, Ph.D.

Prague 2020

Abstrakt

Ptačí zpěv je jedním z nejužasnějších zvuků v přírodě, který významným způsobem ovlivnil naše chápání procesu evoluce od jeho formulace v devatenáctém století. Přes intenzivní vědecký zájem za posledních více než 100 let je naše chápání ekologie a evoluce ptačího zpěvu na velkých prostorových a fylogenetických škálách značně neúplné. Odpověď na mnohé základné otázky by mohla přinést globální syntéza zahrnující velkou část světové diverzity ptáků a kombinující mezioborový přístup. V předložené disertační práci jsem proto spolu se svými spolupracovníky prozkoumal vzory v makroekologii a makroevoluci zpěvu pěvců (Řád: Passeriformes), které představují nejdiverzifikovanější a nejvíc rozšířený ptačí řád současnosti. Zvláštní pozornost jsme věnovali trojici klíčových zpěvných fenoménů: (1) komplexitě zpěvu, (2) výšce (frekvenci) zpěvu a (3) přítomnosti samičího zpěvu. Abychom vyplnili některé důležité mezery v našem současném poznání, využívali jsme v rámci řešení tohoto projektu "velká data" z volně dostupných databází založených na bázi občanské vědy a ostatních otevřených zdrojů. Tato data byla následně analyzována pomocí kombinace fylogenetických komparativních a prostorových makroekologických analýz.

Od publikace Darwinova průkopnického díla jsou komplexní zpěvy obecně považovány za výsledek sexuální selekce. Vytvořili jsme jednoduchou ale spolehlivou metriku zpěvné komplexity a použili ji k exploraci globální diverzity v komplexitě zpěvu napříč 4 939 druhy pěvců. Zjistili jsme, že komplexita zpěvu u skupiny zpěvných (Oscines), kteří se učí zpěvu, a křikavých (Suboscines) s vrozeným zpěvem byla asociovaná s několika life-history, sociálními a environmentálními indikátory pohlavního výběru v prostorových analýzách. Tyto efekty se ale většinou vytratily, když jsme vzali do úvahy prostorově nenáhodnou distribuci pěvčích linií a ve fylogenetických komparativních modelech, kde komplexita zpěvu u zpěvných ale ne u křikavých pozitivně korelovala jenom s mírou jejich habitatového generalizmu. To indikuje, že přinejmenším u zpěvných pěvců mohla být komplexita zpěvu skutečně formována pohlavním výběrem, možná prostřednictvím environmentálně poháněných procesů. Velká část její variability ale zůstává nevysvětlena (**Kapitola 1**). Následně jsme prozkoumali vztah mezi široce akceptovanými a biologicky relevantními metrikami zpěvné komplexity, jako velikostí slabikového repertoáru a počtem typů slabik na zpěv, a několika novými metrikami, které byly odvozeny pomocí technik strojového učení. Tyto nové metriky by mohly, pokud by spolehlivě zachycovaly zpěvnou komplexitu, významně zvýšit efektivitu sběru komparativních zpěvných dat. Zjistili jsme ovšem, že tradiční a nové metriky spolu vůbec nekorelují (**Kapitola 2**).

Pěvci používají zpěv hlavně k dálkové komunikaci s jedinci stejného druhu. V dalším kroku jsme proto prozkoumali globální diverzitu ve výšce zpěvu, faktoru významně ovlivňujícím kvalitu přenosu zpěvu, napříč 5 085 druhy pěvců. Velikost těla zřejmě představuje silné omezení ve vztahu k produkované výšce zpěvu a výška zpěvu by mohla také být pod sexuální selekcí. Navíc hustota habitatu byla dřívějšími studiemi navržena jako možné vysvětlení variace ve výšce zpěvu. Zjistili jsme, že výška zpěvu byla negativně asociovaná s velikostí těla a sexuálním dimorfizmem v tělesné velikosti, zatímco hustota habitatu měla slabě pozitivní anebo žádný efekt na výšku zpěvu (**Kapitola 3**).

Nakonec jsme otestovali vliv několika klíčových sociálních a environmentálních faktorů na distribuci samičího zpěvu napříč 269 druhy pěvců Jižní Afriky a Lesotha. Zjistili jsme, že druhy, kde samice zpívají samostatně, obhajují svoje teritoria jenom sezónně, zatímco duetující druhy obhajují teritoria celoročně. To indikuje, že samičí sólo zpěv a duety mohou být dvě odlišné zpěvné kategorie asociované s odlišnými druhy teritoriality (**Kapitola 4**).

Abstract

Birdsong is one of the most astounding natural sounds which profoundly shaped our evolutionary thinking since the 19th century. Despite a strong interest in birdsong for over 100 years, our understanding of birdsong ecology and evolution over large spatial and phylogenetic scales is still very fragmentary. Answering many basic questions requires a global synthesis covering vast diversity of extant bird species and adoption of multidisciplinary approaches. In presented dissertation thesis, my co-workers and I have explored important patterns in macroecology and macroevolution of song in passerines (Order: Passeriformes), the most diverse and widespread bird order. We have focused on three key song phenomena: (1) song complexity, (2) song frequency and (3) the presence of song in female birds. We have exploited birdsong “big data” available on public citizen science databases and other open sources in order to fill several important gaps in the current knowledge. These data were analysed by a combination of phylogenetically-informed cross-species analyses and spatial macroecological approaches.

Since the publication of Darwin's seminal work, elaborated songs are generally agreed to be the result of sexual selection. We developed a simple but reliable song complexity metric to explore a global diversity in song complexity across 4,939 passerine species. Our analyses revealed that song complexity in Oscines, a clade with learned songs, and Suboscines with innate songs, is associated with several life-history, social and environmental indices of sexual selection in assemblage-based analyses. However, these effects largely disappeared when we accounted for spatially non-random distribution of passerine clades across assemblages or in a phylogenetic cross-species analyses. Song complexity in Oscines, but not Suboscines, positively correlated only with habitat generalism in cross-species models. We conclude that, at least in Oscines, song complexity might indeed be shaped by sexual selection, possibly via environmentally-driven processes, but large proportion of its variation remains unexplained (**Chapter 1**). We then explored associations between widely accepted and biologically relevant song complexity metrics, such as syllable repertoire size and the number of syllable types per song, and several novel metrics derived by machine learning techniques. Those novel metrics, if reliably capturing song complexity, could significantly increase the efficiency of comparative data collection on song complexity; unfortunately, we found no inter-correlation between these two types of metrics (**Chapter 2**).

Passerines use their songs mainly for long-distance communication with conspecifics. In the next step, we therefore explored global diversity in peak song frequency, a signal parameter that greatly affects song propagation, with the use of 5,085 passerine species. Body size is expected to constrain song

frequency and frequency may also be sexually selected. Moreover, habitat density, through the habitat-specific patterns of signal degradation, have been proposed to explain the variation in song frequency. We found that song frequency was negatively associated with body mass and sexual size dichromatism, while habitat density had weakly positive or no effect on peak song frequency (**Chapter 3**).

Finally, we tested an effect of several social and environmental traits on the distribution of female song across 269 songbird species of South Africa and Lesotho. We found that, in species in which females produce solo songs, seasonal territoriality was predominant, whereas duetting species defended their territories mainly year-round. This indicates that female solo song and duetting could be distinct song categories associated with different levels of territoriality (**Chapter 4**).

1. Úvod

Ptačí zpěv je pozoruhodně variabilní napříč ptačími liniemi a je jedním z prominentních modelových znaků ve studiu zvířecích ornamentů (Catchpole 1987, Catchpole & Slater 2008). Zpěv plní významnou roli v rozpoznávání druhů a slouží jako významná pre-kopulační reprodukční bariéra spojená se speciací a diverzifikací linií (Seddon 2005, Mason *et al.* 2017, Cooney *et al.* 2018). Sexuální selekce skrz samičí výběr a kompetici mezi samci byla dlouho považována za hlavní selekční sílu v evoluci samčích ornamentů, včetně komplexity zpěvu (Searcy & Andersson 1986, Catchpole 1987). Dosavadní přístup v ptačí bioakustice, zaměřený převážně na výzkum jednotlivých čeledí nebo malých podmnožin globální avifauny a testující pouze jednu nebo několik málo konkrétních hypotéz, spolu s neexistencí jednotné definice „komplexity zpěvu“, stále brání v hlubším pochopení evoluce tohoto znaku na velkých taxonomických a prostorových škálách. Recentní studie navíc zdokumentovaly, že i samice mnohých druhů ptáků zpívají ze stejných důvodů jako samci. Faktory generující velkoškálovou variaci v samičím zpěvu zůstávají zejména v případech, kdy samice zpívají sólo, do značné míry neprozkoumány.

Zpěv ptáků primárně slouží k dálkové akustické komunikaci. Jako takový musí na velké vzdálenosti přesně přenášet informace od producenta k příjemci. Akustické signály šířené přírodním prostředím podléhají degradaci spojené s fyzickou strukturou prostředí a charakteristikami akustického signálu, včetně výšky zpěvu (Wiley & Richards 1982, Brumm & Naguib 2009). Akusticko-adaptační hypotéza (Morton 1975) předpovídá konvergentní vývoj ve struktuře akustických signálů šířených podobnými typy prostředí, a naopak jejich divergenci v různých prostředích. Tato hypotéza například předpokládá, že druhy, které obývají lesnaté stanoviště, by měly vydávat akustické signály položené níž než druhy z otevřených oblastí; publikované studie ale přinesly protichůdné empirické důkazy pro tyto předpovědi napříč živočichy (Ey & Fischer 2009). Výška akustických signálů silně negativně koreluje s velikostí těla živočichů prostřednictvím jejího alometrickému vztahu s velikostí hlasového aparátu. Tento vztah se zdá být obecným pravidlem v bioakustice, je přítomný u ptáků i jiných skupin živočichů (McClatchie *et al.* 1996, Fitch & Hauser 2002, Gillooly & Ophir 2010). Další studie odhalily, že evoluce výšky zpěvu by mohla být ovlivněna sexuální selekcí (Hall *et al.* 2013, Geberzahn & Aubin 2014). Podobně jako v případě komplexity zpěvu jsou i studie

zaměřující se na studium vztahu výšky zpěvu a výše zmíněných faktorů omezeny na malé podmnožiny současné diverzity pěvců. Většina globální diverzity ve výšce zpěvu pěvců tak zůstává nevysvětlena.

V této disertační práci jsem studoval makroekologii a makroevoluci zpěvu u pěvců (řád Passeriformes), největší současné radiaci ptačí (~60% všech druhů). Zaměřil jsem se na trojici klíčových zpěvných fenoménů: (1) komplexitu zpěvu, (2) výšku (frekvenci) zpěvu a (3) přítomnost zpěvu u samic pěvců.

2. Cíle práce

1. Provést velkoškálovou exploraci komplexity pěvčího zpěvu a otestovat její vztah s různými life-history, sociálními a environmentálními indikátory síly sexuální selekce. Analyzovat vztahy mezi tradičními metrikami zpěvné komplexity a některými novými metrikami odvozenými technikami strojového učení.
3. Prozkoumat velkoškálovou variabilitu ve výšce zpěvu pěvců a otestovat základní hypotézy pokoušející se vysvětlit variabilitu v tomto znaku.
4. Otestovat efekt klíčových behaviorálních a environmentálních znaků na velkoškálovou distribuci samičího sólo zpěvu a duetů u pěvců.

3. Materiál a metodika

Pro velkoškálová porovnání jsem využíval tzv. velká data dostupná z databází projektů občanské vědy a dalších volně přístupných zdrojů. Data pro analýzy komplexity a výšky zpěvu byla získána z nahrávek dostupných ve dvou velkých databázích ptačího zpěvu: xeno-canto (www.xeno-canto.org) a Macaulay Library (www.macaulaylibrary.org). Komplexita zpěvu byla určena jako počet různých typů elementů v rámci 50 elementového úseku nahrávky. Element byl definován jako nejmenší souvislá struktura na sonogramu, oddělená od ostatních souvislých struktur nejméně 10 milisekundovou pauzou. Komplexita zpěvu byla zpracována pomocí spektrogramů v softwaru Avisoft SASLab Lite. Výška zpěvu byla charakterizována jako tzv. frekvence v

maximální hlasitosti. Výška zpěvu byla měřena pomocí softwaru Raven Pro 1.4.

Data pro validaci nových metrik komplexity zpěvu odvozených technikami strojového učení (standardní odchylka frekvence, mezikvartilové rozmezí frekvence, Renyiho entropie, Shannonova entropie, temporální entropie, spektrotemporální entropie, celková entropie) proti široce používaným metrikám komplexity zpěvu (velikost slabikového repertoáru a slabiková diverzita) byla získána z publikovaných zdrojů. Data o distribuci samičího zpěvu pěvců Jižní Afriky a Lesotha byla také získána primárně z dat shromážděných pro předchozí rozsáhlá srovnání, přičemž další relevantní údaje byly získány z jiných literárních zdrojů, např. příruček. Z publikovaných zdrojů byly získány veškeré údaje o life-history, sociálních a environmentálních znacích, distribuci druhů a fylogenezi zkoumaných pěvců.

Vztahy mezi zpěvnými znaky a dalšími znaky ptáků byly modelovány pomocí fylogeneticky informovaných komparativních analýz. V případě komplexity zpěvu jsme použili také nejmodernější prostorové makroekologické přístupy.

4. Výsledky a diskuse

Data o komplexitě zpěvu jsme shromáždili pro 4 939 druhů pěvců. Naše analýzy odhalily, že komplexita zpěvu u zpěvných pěvců (Oscines) s naučeným zpěvem a křikavých (Suboscines) s vrozeným zpěvem byla asociovaná s několika life-history, sociálními a environmentálními indikátory síly sexuální selekce v prostorových analýzách. Zjistili jsme však, že tyto efekty do značné míry vymizely po zohlednění prostorově nenáhodné distribuce pěvčích linií napříč společenstvími nebo ve fylogenetických komparativních analýzách. V komparativních modelech byla komplexita zpěvu u zpěvných, nikoli však u křikavých, pozitivně korelována pouze s habitatovým generalizmem. Je zajímavé, že široce používané indikátory síly sexuální selekce nevysvětlovaly mezidruhové rozdíly v komplexitě zpěvu pěvců. Nenašli jsme také žádnou souvislost mezi komplexitou zpěvu a zbarvením samčího opěření, což naznačuje, že tyto dvě signální modalitty se u pěvců vyvíjely nezávisle. Zpěvní pěvci tolerující heterogenní prostředí jsou obecně rozšíření a lokálně abundantní (Gaston *et al.* 2000), což může vést k silnější konkurenci mezi

jedinci (Tobias & Seddon 2009). Je možné, že život v heterogenním prostředí vede k přímé pozitivní selekci na elaborovanost zpěvu nebo kooptované selekci na komplexitu zpěvu a kognitivní a inovační schopnosti druhů potřebných pro život v proměnlivém prostředí (Botero *et al.* 2009, Sayol *et al.* 2016). **Závěrem konstatujeme, že přinejmenším v případě skupiny zpěvných pěvců, mohla být komplexita zpěvu formována sexuální selekcí, pravděpodobně prostřednictvím environmentálně poháněných procesů. Velká část variability v komplexitě zpěvu pěvců ale zůstává stále nevysvětlená.**

Nezjistili jsme žádnou asociaci mezi tradičně používanými metrikami komplexity zpěvu (např. velikost slabikového repertoáru) a několika novými metrikami komplexity zpěvu odvozenými technikami strojového učení. Biologický význam mnohých nových metrik komplexity zpěvu tak zůstává nejasný. **Absence asociace mezi tradičními a novými metrikami také naznačuje, že nové metriky by měly být rutinně srovnávány s tradičními metrikami, aby mohly být interpretovány v kontextu bohaté historie behaviorálního výzkumu ptačího zpěvu.**

Data pro výšku zpěvu jsme shromáždili pro 5 085 druhů pěvců. Zjistili jsme, že výška zpěvu silně negativně korelovala s velikostí těla pěvců a do menší míry také se sexuálním dimorfismem ve velikosti těla. Na rozdíl od toho jsme nenašli žádnou nebo jen slabou empirickou podporu pro vliv habitatu na výšku zpěvu ve směru predikovaném akusticko-adaptační hypotézou. Toto zjištění silně naznačuje, že velikost těla díky svému vlivu na délku vokálního traktu představuje silný morfologický limit pro produkci vokalizací nízkých frekvencí (Rodríguez *et al.* 2015). Naše zjištění, že druhy, kde jsou samci větší než samice, zpívají s nižší frekvencí naznačuje, že sexuální selekce mohla ovlivnit evoluci výšky zpěvu (Greig *et al.* 2013, Hall *et al.* 2013). Nízkofrekvenční zpěvy tudíž mohou poskytovat čestný signál o konkurenceschopnosti ptáků u mnoha druhů pěvců, zejména při interakcích mezi samci (Christie *et al.* 2004, Seddon *et al.* 2004, Price *et al.* 2006). **Celkově naše studie přináší silné důkazy pro to, že velké rozdíly ve výšce zpěvu pěvců pravděpodobně odráží přírodní a sexuální výběr na velikost těla, spíše než habitat okupovaný druhy.**

Nakonec jsme zjistili, že jihoafrické druhy pěvců, kde samice zpívají sólo, vykazovaly vyšší úroveň teritoriality než druhy, kde samice nezpívají vůbec, ale současně nižší úroveň teritoriality než duetující druhy. Jak druhy se

samičím sólo zpěvem, tak duetující druhy vytvářeli hlavně dlouhodobé sociální svazky. První skupina ale obhájí svá území hlavně sezónně, zatímco druhá skupina je převážně celoročně teritoriální. Kooperativní hnízdění a produktivita prostředí nebyly asociované s distribucí samičího sólo zpěvu a duetů. To je v souladu s předchozími předpoklady, že skutečná hodnota teritoria a ochota ptáků ho bránit je hlavním hnacím motorem evoluce samičího sólo zpěvu a duetů u pěvců (Tobias *et al.* 2016). **Naše výsledky naznačují, že samičí sólo zpěv a duety pravděpodobně představují odlišné kategorie zpěvu, které jsou spojené s různými úrovněmi teritoriality.**

5. Závěr

Tato studie poskytuje empirický důkaz, že evoluce komplexity zpěvu pěvců, zejména u skupiny zpěvních, by mohla být poháněna sexuální selekcí. Avšak místo široce používaných life-history a sociálních indikátorů pohlavního výběru byla komplexita zpěvu asociovaná s environmentálními indikátory, především habitatovým generalizmem. Nejistili jsme žádnou vzájemnou korelaci mezi tradičně používanými metrikami komplexity zpěvu, jako např. velikosti slabikového repertoáru, a některými novými metrikami odvozenými pomocí strojového učení. Pokrok v makroekologickém a srovnávacím výzkumu bude úzce spojen s vývojem nových nástrojů, jakým je umělá inteligence, které nám umožní účinně, smysluplně a přesně zachytit variabilitu v cílových znacích na velkých geografických a taxonomických škálách. Je však žádoucí ověřovat výstupy těchto nových přístupů proti dříve používaným metrikám a umístit je do kontextu předchozího výzkumu. Dále jsme zjistili, že globální diverzita ve výšce zpěvu pěvců je do značné míry vysvětlena spíše tělesnou hmotností druhů než typem prostředí. Naše výsledky také naznačují, že se mohla vyvíjet působením pohlavního výběru. Nakonec jsme zjistili, že přítomnost samičího zpěvu u jihoafrických ptáků byla asociována hlavně se sociálními faktory, jako je teritorialita a sociální vazby. Jak duetující druhy, tak druhy se samičím sólo zpěvem vytvářejí hlavně dlouhodobé sociální vazby, ale duetující druhy jsou převážně celoročně teritoriální, zatímco samičí sólo zpěv převládal u sezónně teritoriálních druhů.

6. Použitá literatura

- Botero, C.A., Boogert, N.J., Vehrencamp, S.L. & Lovette, I.J.** 2009. Climatic patterns predict the elaboration of song displays in mockingbirds. *Curr. Biol.* **19**: 1151–1155.
- Brumm, H. & Naguib, M.** 2009. Environmental acoustics and the evolution of bird song. *Adv. Study Behav.* **40**: 1–33.
- Catchpole, C.K.** 1987. Bird song, sexual selection and female choice. *Trends Ecol. Evol.* **2**: 94–97.
- Catchpole, C.K. & Slater, P.J.B.** 2008. *Bird song: biological themes and variations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Christie, P.J., Mennill, D.J. & Ratcliffe, L.M.** 2004. Pitch shifts and song structure indicate male quality in the dawn chorus of black-capped chickadees. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **55**: 341–348.
- Cooney, C.R., MacGregor, H.E.A., Seddon, N. & Tobias, J.A.** 2018. Multi-modal signal evolution in birds: re-examining a standard proxy for sexual selection. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **285**: 20181557.
- Ey, E. & Fischer, J.** 2009. The “acoustic adaptation hypothesis” – a review of the evidence from birds, anurans and mammals. *Bioacoustics* **19**: 21–48.
- Fitch, W.T. & Hauser, M.D.** 2002. Unpacking “honesty”: vertebrate vocal production and the evolution of acoustic signals. In: *Acoustic communication*. (A. M. Simmons, R. R. Fay, & A. N. Popper, eds), pp. 65–137. Springer, New York.
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M., Greenwood, J.J.D., Gregory, R.D., Quinn, R.M. & Lawton, J.H.** 2000. Abundance-occupancy relationships. *J. Appl. Ecol.* **37**: 39–59.
- Geberzahn, N. & Aubin, T.** 2014. How a songbird with a continuous singing style modulates its song when territorially challenged. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **68**: 1–12.
- Gillooly, J.F. & Ophir, A.G.** 2010. The energetic basis of acoustic communication. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **277**: 1325–1331.
- Greig, E.I., Price, J.J. & Pruett-Jones, S.** 2013. Song evolution in Maluridae: influences of natural and sexual selection on acoustic structure. *Emu* **113**: 270–281.
- Hall, M.L., Kingma, S.A. & Peters, A.** 2013. Male songbird indicates body size with low-pitched advertising songs. *PLoS One* **8**: e56717.
- Mason, N.A., Burns, K.J., Tobias, J.A., Claramunt, S., Seddon, N. & Derryberry, E.P.** 2017. Song evolution, speciation, and vocal learning in passerine birds. *Evolution (N. Y.)* **71**: 786–796.
- McClatchie, S., Alsop, J. & Coombs, R.F.** 1996. A re-evaluation of relationships between fish size, acoustic frequency, and target strength. *ICES J. Mar. Sci.* **53**: 780–791.

- Morton, E.S.** 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *Am. Nat.* **109**: 17–34.
- Price, J.J., Earnshaw, S.M. & Webster, M.S.** 2006. Montezuma oropendolas modify a component of song constrained by body size during vocal contests. *Anim. Behav.* **71**: 799–807.
- Rodríguez, R.L., Araya-Salas, M., Gray, D.A., Reichert, M.S., Symes, L.B., Wilkins, M.R., Safran, R.J. & Höbel, G.** 2015. How acoustic signals scale with individual body size: common trends across diverse taxa. *Behav. Ecol.* **26**: 168–177.
- Sayol, F., Maspons, J., Lapedra, O., Iwaniuk, A.N., Székely, T. & Sol, D.** 2016. Environmental variation and the evolution of large brains in birds. *Nat. Commun.* **7**: 13971.
- Searcy, W.A. & Andersson, M.** 1986. Sexual selection and the evolution of song. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **17**: 507–533.
- Seddon, N.** 2005. Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in neotropical suboscine birds. *Evolution (N. Y.)* **59**: 200–215.
- Seddon, N., Amos, W., Mulder, R.A. & Tobias, J.A.** 2004. Male heterozygosity predicts territory size, song structure and reproductive success in a cooperatively breeding bird. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **271**: 1823–1829.
- Tobias, J.A. & Seddon, N.** 2009. Sexual selection and ecological generalism are correlated in antbirds. *J. Evol. Biol.* **22**: 623–636.
- Tobias, J.A., Sheard, C., Seddon, N., Meade, A., Cotton, A.J. & Nakagawa, S.** 2016. Territoriality, social bonds, and the evolution of communal signaling in birds. *Front. Ecol. Evol.* **4**: 74.
- Wiley, H.R. & Richards, D.G.** 1982. Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. In: *Acoustic Communication in Birds* (D. E. Kroodsma & E. H. Miller, eds), pp. 131–181. Academic Press, New York.

1. Introduction

Birdsong is remarkably variable across avian lineages and is one of the prominent model traits in the study of animal ornamentation (Catchpole 1987, Catchpole & Slater 2008). Song plays an important role in species recognition, serving as an important pre-copulatory reproductive barrier that could drive speciation and lineage diversification (Seddon 2005, Mason *et al.* 2017, Cooney *et al.* 2018). Sexual selection, via female choice and male–male competition, has long been considered a major selective force in the evolution of male ornaments, including birdsong complexity (Searcy & Andersson 1986, Catchpole 1987). The approach adopted in avian bioacoustics so far, focusing mostly on single families or small subsets of global avifauna, testing only single or few particular hypotheses, together with the absence of a unified definition of ‘song complexity’, still challenges our understanding of evolution of song complexity over broader taxonomical and spatial scales. Moreover, recent studies have documented that also females of many bird species produce songs and they sing for similar reasons as males. However, factors generating large-scale variation in female song, particularly in a case when female sing solo, remain largely unexplored.

Song is primarily used for a long-distance acoustic communication in birds and, as such, must transmit information accurately from the producer to the receiver over long distances. Acoustic signals transmitted through the natural environment are subject to degradation linked to the physical structure of the environment and characteristics of acoustic signals such as song frequency (Wiley & Richards 1982, Brumm & Naguib 2009). The acoustic adaptation hypothesis (Morton 1975) predicts convergent evolution in the structure of acoustic signals transmitted through similar types of acoustic landscapes and its divergence in different acoustic environments. For instance, species inhabiting closed habitats are predicted to produce lower-frequency acoustic signals than species from open areas but published works have uncovered conflicting empirical evidence for these predictions across animals (Ey & Fischer 2009). Frequency of acoustic signals is strongly negatively related to body size of animals through its allometric relationship with the size of vocal apparatus; this association seems to be a general rule in bioacoustics, being prevalent among birds and other animals (McClatchie *et al.* 1996, Fitch & Hauser 2002, Gillooly & Ophir 2010). Other studies revealed that song

frequency evolution might be affected by sexual selection (Hall *et al.* 2013, Geberzahn & Aubin 2014). Similarly to song complexity, studies on the association between song frequency and the aforementioned factors were restricted to small subsets of extant passerine diversity, leaving most of the global diversity in song frequency unexplained.

In this dissertation thesis, I studied macroecology and macroevolution of song in passerines (Order: Passeriformes), the largest avian radiation (~60% of all birds). I have focused on three key song phenomena: (1) song complexity, (2) song frequency, and (3) the presence of song in female birds.

2. Aims of the study

1. To perform a large-scale exploration of variation in song complexity of passerines and test its association with various life-history, social and environmental indices of sexual selection. To analyse association between traditional song complexity metrics and several novel metrics derived by machine learning techniques.
3. To explore a large-scale variability in song frequency of passerines and test basic hypotheses proposed to explain a variation in this trait.
4. To evaluate the effect of key behavioural and environmental traits on the large-scale distribution of female solo song and duetting in passerines.

3. Material and methods

To obtain enough data for large-scale comparisons, I exploited ‘big data’ available on public citizen science project databases and other open sources. Regarding song complexity and frequency, data were collected from recordings available at two large databases of bird vocalization: xeno-canto (www.xeno-canto.org) and Macaulay Library (www.macaulaylibrary.org). Song complexity was estimated as the number of different element types within 50 element frame. The element was defined as the smallest continuous structure on a sonogram, separated from other continuous structures by at least 10 milliseconds. Song complexity was estimated using spectrograms in the

software Avisoft SASLab Lite. Song frequency was characterized as the peak frequency (i.e. the frequency of maximum power). Song frequency was measured using the Raven Pro 1.4 software.

Data on validation of novel song complexity metrics derived by machine learning techniques (standard deviation of frequency, inter-quartile range of frequency, Renyi entropy, Shannon entropy, temporal entropy, spectrotemporal entropy, total entropy) against widely used song complexity metrics (syllable repertoire size and syllable diversity) were collected from published sources. Similarly, data on the distribution of female song in passerines of South Africa and Lesotho were primarily obtained from data compiled for previous large-scale assessments, with further relevant data taken from other literature sources, such as handbooks. All life-history, social and environmental traits, data on species distribution, and bird phylogeny were collected from published resources.

Association between song traits and other avian traits were modelled using phylogenetically informed cross-species analyses. In the case of song complexity and frequency, we used also state-of-the-art spatial macroecological approaches.

4. Results and discussion

We collected song complexity scores for 4,939 species of passerines. Our analyses revealed that song complexity in Oscines, a song learning clade, and Suboscines, a clade with innate songs, was associated with several life-history, social and environmental indices of sexual selection in spatial assemblage analyses. We, however, found that these effects largely disappeared after accounting for spatially non-random distribution of passerine clades across assemblages or in phylogenetic cross-species analyses. In cross-species models, song complexity in Oscines, but not Suboscines, was positively correlated only with habitat generalism. Interestingly, widely used indices of the strength of sexual selection did not explain interspecific variation in passerine song complexity. We also found no association between song complexity and male plumage colouration, indicating that these two signalling modalities evolved independently in passerines. Oscine species that tolerate heterogeneous environments are generally widespread and locally abundant (Gaston *et al.*

2000) which may, in turn, lead to stronger competition for mates (Tobias & Seddon 2009). We also speculate that life in heterogeneous environments may produce a direct positive selection on song elaboration or a co-opted selection on song elaboration and cognitive skills and innovation abilities required for living in variable environments (Botero *et al.* 2009, Sayol *et al.* 2016). **We conclude that, at least in a case of Oscines, song complexity might be shaped by sexual selection, possibly via environmentally-linked processes, but a large proportion of its variability remains unexplained.**

We revealed no association between traditionally-used song complexity metrics such as syllable repertoire size and several novel song complexity metrics derived by machine learning techniques. This finding indicates that the biological relevance of several novel song complexity metrics remains unclear. **The lack of association between traditional and novel metrics indicates that novel metrics should be routinely validated against traditional metrics to allow their interpretation in the context of the rich history of behavioural research on the avian song.**

We collected song frequency data for 5,085 species of passerines. We found that song frequency was strongly negatively correlated with body size and weaker also to male-biased sexual size dimorphism. In contrast, we found no or only weak empirical support for the habitat-dependency of song frequency in direction predicted by acoustic adaptation hypothesis. This evidence strongly indicates that body size, through its effects on vocal tract length, imposes a strong morphological limit on the production of vocalizations of certain frequencies (Rodríguez *et al.* 2015). Finding that species, where males are larger than females, produce lower-frequency songs suggests that sexual selection may have influenced the evolution of song frequency (Greig *et al.* 2013, Hall *et al.* 2013). Low-frequency songs may provide an honest signal on the competitive ability of males mainly during male–male interactions in many species of passerines (Christie *et al.* 2004, Seddon *et al.* 2004, Price *et al.* 2006). **Altogether, our study brings solid evidence that the large-scale variability in song frequency of passerines likely reflects natural and sexual selection that underlie evolutionary shifts in body size, rather than habitat occupied by species.**

We found that South African songbird species where females produce only solo songs exhibited higher levels of territoriality than species where

females do not sing but, simultaneously, lower levels than duetting species. Both species with female solo song and duetting establish mainly long-term social bonds, but the former group defends their territories mainly seasonally while the latter group is mainly year-round territorial. Cooperative breeding and environmental productivity were not associated with the distribution of female solo song and duetting. This is consistent with previous suggestion that the actual value of territory and a bird's willingness to defend it is the primary driver of the evolution of female solo song and duetting in songbirds (Tobias *et al.* 2016). **Our results indicate that female solo song and duetting are likely to be distinct song categories associated with different levels of territoriality.**

5. Conclusions

The present study provides empirical evidence that the evolution of song complexity in passerines, particularly Oscines, might be driven by sexual selection. However, instead of widely used life-history and social indices of sexual selection, song complexity was associated with environmental indices, particularly with habitat generalism. We found no inter-correlation between traditionally used song complexity metrics, such as syllable repertoire size, and novel metrics derived from machine learning. The progress in macroecological and comparative research will be tightly linked to the development of new tools, such as artificial intelligence, that enable us to effectively, meaningfully and accurately capture variability in the target trait over large geographic and taxonomic scales. However, it is desirable to validate the outputs of these novel approaches against previously used data to place them within the context of previous research. Further, we found that global variability in song frequency of passerines is largely explained by body mass of species rather than habitat type. Our results also indicate that song frequency may also be sexually selected. Finally, the presence of female song in South African passerines was associated mainly with social factors, such as territoriality and social bonds. Both species with duetting and female solo song establish mainly long-term social bonds, but duetting species are mainly year-round territorial while female solo song predominated in seasonally territorial species.

6. References

- Botero, C.A., Boogert, N.J., Vehrencamp, S.L. & Lovette, I.J.** 2009. Climatic patterns predict the elaboration of song displays in mockingbirds. *Curr. Biol.* **19**: 1151–1155.
- Brumm, H. & Naguib, M.** 2009. Environmental acoustics and the evolution of bird song. *Adv. Study Behav.* **40**: 1–33.
- Catchpole, C.K.** 1987. Bird song, sexual selection and female choice. *Trends Ecol. Evol.* **2**: 94–97.
- Catchpole, C.K. & Slater, P.J.B.** 2008. *Bird song: biological themes and variations*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Christie, P.J., Mennill, D.J. & Ratcliffe, L.M.** 2004. Pitch shifts and song structure indicate male quality in the dawn chorus of black-capped chickadees. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **55**: 341–348.
- Cooney, C.R., MacGregor, H.E.A., Seddon, N. & Tobias, J.A.** 2018. Multi-modal signal evolution in birds: re-examining a standard proxy for sexual selection. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **285**: 20181557.
- Ey, E. & Fischer, J.** 2009. The “acoustic adaptation hypothesis” – a review of the evidence from birds, anurans and mammals. *Bioacoustics* **19**: 21–48.
- Fitch, W.T. & Hauser, M.D.** 2002. Unpacking “honesty”: vertebrate vocal production and the evolution of acoustic signals. In: *Acoustic communication*. (A. M. Simmons, R. R. Fay, & A. N. Popper, eds), pp. 65–137. Springer, New York.
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M., Greenwood, J.J.D., Gregory, R.D., Quinn, R.M. & Lawton, J.H.** 2000. Abundance-occupancy relationships. *J. Appl. Ecol.* **37**: 39–59.
- Geberzahn, N. & Aubin, T.** 2014. How a songbird with a continuous singing style modulates its song when territorially challenged. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **68**: 1–12.
- Gillooly, J.F. & Ophir, A.G.** 2010. The energetic basis of acoustic communication. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **277**: 1325–1331.
- Greig, E.I., Price, J.J. & Pruett-Jones, S.** 2013. Song evolution in Maluridae: influences of natural and sexual selection on acoustic structure. *Emu* **113**: 270–281.
- Hall, M.L., Kingma, S.A. & Peters, A.** 2013. Male songbird indicates body size with low-pitched advertising songs. *PLoS One* **8**: e56717.
- Mason, N.A., Burns, K.J., Tobias, J.A., Claramunt, S., Seddon, N. & Derryberry, E.P.** 2017. Song evolution, speciation, and vocal learning in passerine birds. *Evolution (N. Y.)* **71**: 786–796.
- McClatchie, S., Alsop, J. & Coombs, R.F.** 1996. A re-evaluation of relationships between fish size, acoustic frequency, and target strength. *ICES J. Mar. Sci.* **53**: 780–791.

- Morton, E.S.** 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *Am. Nat.* **109**: 17–34.
- Price, J.J., Earnshaw, S.M. & Webster, M.S.** 2006. Montezuma oropendolas modify a component of song constrained by body size during vocal contests. *Anim. Behav.* **71**: 799–807.
- Rodríguez, R.L., Araya-Salas, M., Gray, D.A., Reichert, M.S., Symes, L.B., Wilkins, M.R., Safran, R.J. & Höbel, G.** 2015. How acoustic signals scale with individual body size: common trends across diverse taxa. *Behav. Ecol.* **26**: 168–177.
- Sayol, F., Maspons, J., Lapedra, O., Iwaniuk, A.N., Székely, T. & Sol, D.** 2016. Environmental variation and the evolution of large brains in birds. *Nat. Commun.* **7**: 13971.
- Searcy, W.A. & Andersson, M.** 1986. Sexual selection and the evolution of song. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **17**: 507–533.
- Seddon, N.** 2005. Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in neotropical suboscine birds. *Evolution (N. Y.)* **59**: 200–215.
- Seddon, N., Amos, W., Mulder, R.A. & Tobias, J.A.** 2004. Male heterozygosity predicts territory size, song structure and reproductive success in a cooperatively breeding bird. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **271**: 1823–1829.
- Tobias, J.A. & Seddon, N.** 2009. Sexual selection and ecological generalism are correlated in antbirds. *J. Evol. Biol.* **22**: 623–636.
- Tobias, J.A., Sheard, C., Seddon, N., Meade, A., Cotton, A.J. & Nakagawa, S.** 2016. Territoriality, social bonds, and the evolution of communal signaling in birds. *Front. Ecol. Evol.* **4**: 74.
- Wiley, H.R. & Richards, D.G.** 1982. Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. In: *Acoustic Communication in Birds* (D. E. Kroodsma & E. H. Miller, eds), pp. 131–181. Academic Press, New York.

Curriculum vitae

Phone number +420 722 649 588
E-mail petomikula158@gmail.com
Date of Birth 12 December 1990
Place of Birth Bardejov, Czechoslovakia

EDUCATION

2015–present **Ph.D. degree programme**
Charles University, Faculty of Science, Department of Zoology
Thesis: *Macroecology and macroevolution of birdsong*
Supervisor: prof. Tomáš Albrecht, Ph.D.

2013–2015 **Master's degree programme**
Charles University, Faculty of Science, Department of Zoology
Thesis: *Environment and avian song: case of South African birds*
Supervisor: prof. Tomáš Albrecht, Ph.D.

2010–2013 **Bachelor's degree programme**
Charles University, Faculty of Science, General Biology
Thesis: *Acoustic and visual signalization in birds: identification of key components and their role in sexual selection*
Supervisor: prof. Tomáš Albrecht, Ph.D.

EMPLOYMENT

2019–present **Technical Staff:** Institute of Vertebrate Biology, Czech Academy of Sciences

2016–2018 **Technical Staff:** Department of Ecology, Faculty of Science, Charles University

RESEARCH EXPERIENCE

2019 (3–4) Max Planck Institute for Ornithology in Seewiesen, Germany (Supervisor: prof. Bart Kempenaers, Ph.D.). Four-week internship focused on macroecology and macroevolution of birdsong.

2018 (9–12) Max Planck Institute for Ornithology in Seewiesen, Germany (Supervisor: prof. Bart Kempenaers, Ph.D.). Twelve-week internship focused on macroecology and macroevolution of birdsong.

REVIEWING & COMMUNITY SERVICE

Reviewer for **Biological Conservation, Urban Forestry and Urban Greening, Current Zoology, Ethology, Ecology & Evolution, Bird Study, Mammalia, Ardea, Biologia, Ostrich, European Journal of Ecology, Journal of Natural History, Journal of Bat Research & Conservation** and **Tichodroma**. Editor of **European Journal of Ecology** (2018–present).

AWARDS

- 2019 Award for the best student first-author publication. Meeting of the Czech and Slovak Ethological Society, Bratislava (Slovakia)
- 2015 Award for the best student poster. Meeting of the Czech Ecological Society (CSPE), České Budějovice (Czech Republic)

PUBLICATIONS

19 publications in ISI-indexed peer-reviewed journals catalogued by the Web of Science (11 first-authored, 4 second-authored, 1 first- and sole-authored, 1 last-authored) (WoS: 138 citations, h-index = 8; Google Scholar: 289 citations, h-index = 10; accessed on 30 June 2020).

1. **Mikula, P.**, Tószögyová, A., Hořák, D., Petrusková, T., Storch, D. & Albrecht, T. 2020. Female solo song and duetting are associated with different territoriality in songbirds. *Behavioral Ecology* 31: 322–329.
2. Tryjanowski, P., Kosicki, J., Hromada, M. & **Mikula, P.** 2019. The emergence of tolerance of human disturbance in Neotropical birds. *Journal of Tropical Ecology* 36: 1–5.
3. **Mikula, P.**, Nelson, E., Tryjanowski, P. & Albrecht, T. 2019. Antipredator behaviour of old-world tropical lizard, common agama *Agama agama*, in an urban environment. *Amphibia-Reptilia* 40: 389–393.
4. **Mikula, P.**, Petrusková, T. & Albrecht, T. 2018. Song complexity – no correlation between standard deviation of frequency and traditionally used song complexity metrics in passerines: a comment on Pearse et al. (2018). *Evolution* 72: 2832–2835.
5. Morelli, F., **Mikula, P.**, Benedetti, Y., Bussièrè, R. & Tryjanowski, P. 2018. Cemeteries support avian diversity likewise urban parks in European cities: Assessing taxonomic, evolutionary and functional diversity. *Urban Forestry & Urban Greening* 36: 90–99.
6. **Mikula, P.**, Díaz, M., Albrecht, T., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M.-L., Kroitero, G., Møller, A.P., Tryjanowski, P., Yosef, R. &

- Hromada, M. 2018. Adjusting risk taking to the annual cycle of long-distance migratory animals. *Scientific Reports* 8: 13989.
7. **Mikula, P.**, Díaz, M., Möller, A. P., Albrecht, T., Tryjanowski, P. & Hromada, M. 2018. Migratory and resident waders differ in risk taking on the wintering grounds. *Behavioural Processes* 157: 309–314.
 8. **Mikula, P.**, Csanády, A. & Hromada, M. 2018. A critical evaluation of the exotic bird collection of the Šariš Museum in Bardejov, Slovakia. *ZooKeys* 776: 105–118.
 9. Morelli, F., **Mikula, P.**, Benedetti, Y., Bussiére, R., Jerzak, L. & Tryjanowski, P. 2018. Escape behaviour of birds in urban parks and cemeteries across Europe: evidence of behavioural adaptation to human activity. *Science of the Total Environment* 631: 803–810.
 10. **Mikula, P.**, Hadrava, J., Albrecht, T. & Tryjanowski, P. 2018. Large-scale assessment of commensalistic–mutualistic associations between African birds and herbivorous mammals using internet photos. *PeerJ* 6: e4520.
 11. **Mikula, P.**, Šaffa, G. Nelson, E. & Tryjanowski, P. 2018. Risk perception of vervet monkeys *Chlorocebus pygerythrus* to humans in urban and rural environments. *Behavioural Processes* 147: 21–27.
 12. Tryjanowski, P., Morelli, F., **Mikula, P.**, Krištín, A., Indykiewicz, P., Grzywaczewski, G. & Jerzak, L. 2017. Bird diversity in urban green space: A large-scale analysis of differences between parks and cemeteries in Central Europe. *Urban Forestry & Urban Greening* 27: 264–271.
 13. Dylewski, Ł., **Mikula, P.**, Tryjanowski, P., Morelli, F. & Yosef, R. 2017. Social media and scientific research are complementary – YouTube and shrikes as a case study. *The Science of Nature* 104: 48.
 14. **Mikula, P.**, Morelli, F., Lučan, R., Darryl, J. & Tryjanowski, P. 2016. Bats as prey of diurnal birds: a global perspective. *Mammal Review* 46: 160–174.
 15. Klimovičová, M., **Mikula, P.**, Njoki, A. & Hromada, M. 2014. A review of quill mites (Acari: Syringophilidae) parasitising on Kenyan birds. *Zootaxa* 3857: 571–580.
 16. **Mikula, P.**, Hromada, M., Albrecht, T. & Tryjanowski, P. 2014. Nest site selection and breeding success of three thrush species coexisting in an urban environment. *Acta Ornithologica* 49: 83–92.
 17. **Mikula, P.** 2014. Pedestrian density influences flight distances of urban birds. *Ardea* 102: 53–60.
 18. Hubka, V., Čmoková, A., Skořepová, M., **Mikula, P.** & Kolařík, M. 2014. *Trichophyton onychocolum* sp. nov. associated with human onychomycosis. *Medical Mycology* 52: 285–292.

19. **Mikula, P.**, Hromada, M. & Tryjanowski, P. 2013. Bats and swifts as food of the European Kestrel (*Falco tinnunculus*) in a small town, in Slovakia. *Ornis Fennica* 90: 178–185.

POPULARIZATION OF SCIENCE

2012–2020	Vesmír (131 contributions)
2019	Vanellus (1 contribution)
2012	Vtáky (1 contribution)

MEMBERSHIP

2015–present	Česká Společnost pro Ekologii (ČSPE)
2019–present	Society for Conservation Biology
2019–present	Skupina pro výzkum a ochranu bahňáků v ČR (SVOB)