

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

Rozpoznávání predátorů strakou obecnou (*Pica pica*)

Bakalářská práce

Jan Špička

Školitel: RNDr. Petr Veselý, Ph.D.

České Budějovice 2020

Špička, J. (2020): Rozpoznávání predátorů strakou obecnou (*Pica pica*) [Predator recognition by Eurasian magpie (*Pica pica*) Bc. Thesis in Czech.] – 33 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

In the presented work, I describe the ability of Eurasian Magpie (*Pica pica*) to recognize predator species differing in the threat they represent. I presented stuffed dummies of northern goshawk (*Accipiter gentilis*, juvenile and adult female), common buzzard (*Buteo buteo*), common raven (*Corvus corax*) and common pheasant (*Phasianus colchicus*) to magpie pairs within the area of České Budějovice. The magpie behaviour was recorded and analysed, to see any dummy species related differences.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č.111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdánému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, dne 9. prosince 2020

Jan Špička

Poděkování:

Rád bych poděkoval svému školiteli Petrovi Veselému za nadstandardní pomoc a nezměrnou trpělivost při tvorbě této bakalářské práce. Dále bych chtěl poděkovat všem, kteří mi pomohli se sběrem dat v terénu, jmenovitě Lucii Hornátové, Elišce Kovářové a Martinu Liškovi. Bez jejich pomoci by rozhodně nebylo možné provést dostatečný počet pokusů. Také děkuji Míše Syrové za kontrolu textu. V neposlední řadě moc děkuji mým rodičům, mé partnerce a přátelům, kteří mě po celou dobu studia podporovali a motivovali k vyšším výkonům.

Obsah

| | |
|---------------------------------------|----|
| 1. Literární rešerše | 1 |
| 1.1 Antipredační chování | 1 |
| 1.1.1 Krypse | 1 |
| 1.1.2 Vigilance | 1 |
| 1.1.3 Únikové chování | 2 |
| 1.1.4 Mobbing | 2 |
| 1.2 Rozpoznávání predátorů | 4 |
| 1.3 Delayed plumage maturation | 6 |
| 2 Cíle práce | 7 |
| 3 Literatura citovaná v rešerši | 8 |
| 4 Manuskript..... | 13 |
| 4.1 Abstract | 13 |
| 4.2 Keywords | 14 |
| 4.3 Introduction..... | 14 |
| 4.4 Material and methods..... | 17 |
| 4.4.1 Study area..... | 17 |
| 4.4.2 Study species | 17 |
| 4.4.3 Predators..... | 18 |
| 4.4.4 Experiment | 18 |
| 4.4.5 Statistical analyses..... | 19 |
| 4.5 Results..... | 21 |
| 4.6 Discussion | 24 |
| 4.7 References | 26 |
| 4.8 Supplementary material | 29 |

1. Literární rešerše

1.1 Antipredační chování

Protože většina živočichů je lovena nějakým predátorem, antipredační chování je nesmírně důležitou součástí jejich života (Curio 1993). Správně prováděné antipredační chování významně zvyšuje fitness každého druhu. Nicméně často se jedná o evoluční interakci mezi kořistí a predátorem, která má formu tzv. závodů ve zbrojení (arms racings – Dawkins & Krebs 1979), kdy predátor reaguje na obranu kořisti, a ta musí následně upravit svou obranu. Z toho důvodu je antipredační chování často velice komplexní a složité. Antipredační strategie živočichů má mnoho úrovní, od snahy nebýt spatřen, přes únikové strategie až po řešení situace, kdy je kořist predátorem napadena (Caro 2005).

1.1.1 Krypse

Již dlouho je známo, že celková barva a vzory na zvířatech často napodobují prostředí, v němž žijí, a tím snižují svoji nápadnost. Tato antipredační strategie je nazývána krypse, či kryptické zbarvení (Poulton 1890). Typické je, že kořist, která nechce být predátorem spatřena, je zbarvena v odstínech zelené, hnědé a šedé, které odpovídají většině přirozených prostředí (Cott 1940). Zároveň jsou barvy často kombinovány do vzorů, které znesnadňují určení obrysů těla kořisti – tzv. disruptivní zbarvení (Cuthill et al. 2005; Stevens & Merilaita 2009). I v případě, že barevný vzor zjevně nenapodobuje prostředí, může v jisté situaci znesnadňovat rozpoznání jeho nositele. Například bílé a černé pruhy, které zblízka působí velmi výrazně, při pohledu z větší dálky rozbjíždí siluetu zvířete, jak ukázali Götmark & Hohlfält (1995) na lejskovi černohlavém (*Ficedula hypoleuca*) a pěnkavě obecné (*Fringilla coelebs*). Nesmíme zapomenout, že barva a vzory na povrchu zvířete neslouží jen ke skrytí před predátorem, musí zastávat ještě funkci termoregulace (Lewis 1949) a mají i roli ve vnitrodruhové komunikaci (Thresher 1977). Někteří autoři se nicméně domnívali, že hlavním účelem zbarvení zvířat je nenápadnost před predátory (Thayer 1918). Různé aspekty kryptického zbarvení zvířat detailně popisuje John A. Endler (1978).

1.1.2 Vigilance

Pokud potenciální kořist spatří predátora z větší vzdálenosti, má šanci se mu klidit z cesty, případně upozornit ostatní jedince na jeho přítomnost. Pojem vigilance často odkazuje na časté zvedání hlavy a pátrání po predátorech během jiné činnosti (často během hledání potravy) (Caro 2005). Tato aktivita však snižuje čas, který je možný věnovat hledání potravy, a proto je výhodné sdružovat se do větších skupin, kde víc očí víc vidí, a proto jedinec nemusí dávat tolík pozor (Cresswell 1994; Roberts 1996). Některé druhy dokonce mají speciálně stanovené role hlídaců, kteří většinu svého času věnují ochraně skupiny, např. surikaty (*Suricata suricatta*) (Santema & Clutton-Brock 2013). Na druhou stranu se ale také může stát, že všichni členové skupiny spoléhají na ty ostatní, a nakonec nikdo nehlídá (Caro 2005).

1.1.3 Únikové chování

Poté, co je kořist odhalena a predátor útočí, je nejčastější reakcí kořisti únik, kde jde čistě o fyzickou zdatnost kořisti a predátora, jejichž podíl rozhoduje o úspěchu útoku (Caro 2005). Existují však i případy, kdy se kořist při útoku predátora chová podivně. Jedním příkladem může být nápadné poskakování při úprku, které předvádí mnozí kopytníci. Bylo navrženo několik vysvětlení tohoto chování. Vesměs se předpokládá, že kořist dává predátorovi (nebo členům hejna) najevo, že je v dobré kondici (Matson et al. 2005). Další zajímavé formy úniku predátoru zahrnují předstírání zranění (např. u bahňáků – Wijesinghe & Dayawansa 1998), thanatóza, tedy předstírání úmrtí (Humphreys & Ruxton 2018) nebo autotomie, tedy odhození postradatelných částí těla (Higham et al. 2013).

1.1.4 Mobbing

V případě, že je únik před predátorem nemožný nebo neefektivní může přijít na řadu mobbing, tedy obtěžování predátora. Mobbing označuje situaci, kdy se potenciální kořist shlukuje kolem predátora, vydává varovné zvuky, a dokonce obtěžuje predátora a útočí na něj (Caro 2005). Nejčastěji mobbuje skupina jedinců, ale může to zkoušet i osamocený jedinec v případě, že predátor ohrožuje hnizdo a žádná pomoc není na blízku. Často vidíme mobbující skupinu složenou z více druhů (Pavey & Smyth 1998), také smysl varovného volání je jasný i dalším druhům a mohou se přidat k mobbingu, nebo zmizet pryč (Hurd 1996).

Pokud hovoříme o aktivním mobbingu, při kterém potenciální kořist provádí nálety na predátora a snaží se ho zasáhnout zobákem nebo drápy do zadní části hlavy (Mo et al. 2016), jedná se o velmi energeticky náročnou a nebezpečnou aktivitu. Z toho důvodu je velmi důležité přesné rozpoznání predátora a správné odhadnutí možných rizik (Altmann 1956).

Velmi intenzivní mobbing provozují ptáci v případě obrany hnizda, které je samo o sobě bezbranné a může spoléhat jen na svou krypsi (Simmons 1955).

Přestože mobbing vypadá jako altruistický akt, nemůže být recipročním altruismem, přestože se mobbující jedinec vystavuje nebezpečí a ostatní z jeho konání profitují, celá situace v přítomnosti predátora je natolik nepřehledná, že altruistický akt nemůže být směrován na konkrétního jedince, a tudíž neexistuje žádná ochrana proti podvodu a zneužívání (Curio 1978).

Byla navržena řada hypotéz pro vysvětlení funkce mobbingu.

1. *Silencing offspring*: Výstražný křik rodičů má utišit mláďata na hnizdech, která jinak svou vokální aktivitou upozorňují predátora na umístění hnizda. Perrins (1965) ukázal, že hnizda sýkory koňadry (*Parus major*) s hlasitějšími mláďaty byla preferována predátory (lasicí hranoštajem,

Mustela erminea; veverkou popelavou, *Sciurus carolinensis* a strakapoudem velkým, *Dendrocopos major*).

2. *Selfish herd effect*: Připojením se ke skupině mobbujících zvířat, jedinec chrání sám sebe, protože je šance, že si predátor vybere někoho jiného z hejna (Hamilton 1971).
3. *Confusion effect*: Mobbující hejno se nepředvídatelně pohybuje kolem predátora a mnoho jeho členů vokalizuje, což znesnadňuje predátorovi zaměření se na konkrétního jedince (Owens & Goss-Custard 1976, Hoogland & Sherman 1976).
4. *The „Move on Hypothesis“*: Časté obtěžování predátora v určité lokalitě ho může odradit od budoucích loveckých pokusů na téžmě místě (Andersson 1976). Curio (1978) předpokládá, že stálí jedinci budou více mobbovat, aby zmenšili šanci, že se predátor vrátí.
5. *Perception advertisement*: Aktivity mobbujících jedinců oznamují predátorovi, že byl odhalen, přišel o moment překvapení a jeho případný útok má malou šanci na úspěch (Smythe 1977; Shalter 1978). Tato hypotéza je podobná té předchozí, v obou případech odchází predátor bez kořisti a příště může zkoušet štěstí na jiném místě (Curio 1978).
6. *Alerting others*: Mobbingové signály informují ostatní, ideálně příbuzné, jedince a dají jim šanci uniknout do bezpečí. To by znamenalo, že se mobbing koná hlavně v přítomnosti příbuzných jedinců. Přestože se nejčastěji vyskytuje v hnízdní sezóně (Curio 1975), zcela běžně k mobbingu dochází po celý rok.
7. *Attract the mightier*: Kořist mobbuje predátora, aby přilákala většího predátora, který by mohl slabšího predátora ulovit. Podle teorie „nepřítel mého nepřítele je můj přítel“. Přímé důkazy funkčnosti této teorie zatím chybí. Vrcholoví predátoři by měli být mobbováni méně, což v mnoha případech není pravda (Curio 1978). Jednou z mála prací, jež ukazuje, že silný predátor není tolík napadán, je právě tato bakalářská práce. Tato interpretace může být zavádějící, protože jestřáb lesní, *Accipiter gentilis* (v roli silného predátora) je stále silně mobbován, jen jiným způsobem.
8. *Cultural transmission hypothesis*: Jedinec se naučí bát se predátora, když vidí, že ho ostatní ptáci obtěžují. Tomuto predátorovi se později vyhýbá, případně ho sám mobbuje (Marler 1956; Galef 1976).
9. *Cultural transmission leading to site avoidance*: Mobbováním stálého predátora se ptáci učí vyhýbat se místu, kde se vyskytuje. Tato hypotéza je v kontrastu s „Move on hypothesis“ (4), kde by se naopak mobbující jedinec měl cítit bezpečněji na místě, odkud predátora již vyhnal.

Mnohokrát bylo potvrzeno, že se ptáci slétají na místo, odkud slyší úzkostlivé volání loveného ptáka a začnou mobbovat predátora (Stefanski & Falls 1972a,b).

10. Aiding a distressed relative: Pták začne mobbovat predátora, který chytil jeho příbuzného (který zatím žije). Je šance, že predátor obrátí svou pozornost na druhého jedince a první dostane šanci uniknout (Cade 1967).

Intenzita mobbingu se zvyšuje se vztřestajícím věkem mláďat, a tedy se vrůstající investicí rodičů (Kruuk 1964; Becker 1984). Na druhou stranu Knight & Temple (1986) nesouhlasí s touto hypotézou a ukázali, že důvodem zvyšování intenzity mobbingu v předchozích studiích je opakované navštěvování hnízd výzkumníky, při kterém jeho obránci ztratí respekt z předkládané atrapy a budou ji mobbovat s vyšší intenzitou. Avšak práce Rytkönen et al. (1990) přímo testovala vliv opakované prezentace atrapy u jednoho hnízda a jejich výsledky naznačují, že opakovaná návštěva hnízda nemá signifikantní vliv na intenzitu mobbingu, zatímco stáří mláďat ano.

Ptáci také řeší dilema, jestli budou bránit své potomky, nebo je radši obětují, zachrání sebe a budou spoléhat na budoucí příležitosti k rozmnožení. Shields (1984) ukázal, že mobbujející hejno vlaštovek obecných (*Hirundo rustica*) se dělí na dvě skupiny. První skupina aktivně útočících ptáků, kteří provádí nálety na predátora a celkově se vyskytují v jeho blízkosti, se skládá z rozmnožujících se jedinců, kteří mají mláďata v hnízdech opodál a bojují o jejich záchranu. Do druhé skupiny patří ptáci, kteří jen krouží ve větší výšce nad predátorem. Tato druhá skupina ptáků se skládá z mladých a nerozmnožujících se ptáků, kteří si predátora prohlížejí a sbírají zkušenosti pro následující sezóny.

Podoba antipredačního chování závisí i na zkušenostech a dovednostech potenciální kořisti. Mladí ptáci zaujmají pasivnější postoj, protože nemají zkušenosti s konkrétním predátorem a také mají veškerý svůj rozmnožovací potenciál před sebou. Lze tedy předpokládat, že budou méně riskovat (Shields 1984).

Röell & Bossema (1982) ukázali, že reakce různých druhů krkavcovitých na vránu černou (*Corvus corone*) se liší i podle způsobu konstrukce hnízd. Straky obecné (*Pica pica*) útočily na vránu nejčastěji, solitérní stračí hnízda jsou vyhledávaným cílem vrány, proto stračí pář spolehá na intenzivní útok. Havrani polní (*Corvus frugilegus*) kroužili nad vránou a hlasitě vokalizovali. Jejich hnízdní kolonie spoléhají na skupinovou obranu hnízd. Kavky (*Corvus monedula*) sedely opodál a jen vzácně varovaly. Jejich hnízda ukrytá v dutinách nejsou vránou ohrožována vůbec (Röell & Bossema 1982).

1.2 Rozpoznávání predátorů

Přesné a rychlé rozpoznání predátora je nutné ke zvolení správné antipredační strategie, která dává kořisti šanci přežít (Curio 2012). Někdy celá řada predátorů představuje podobné nebezpečí a není tedy nutné mezi nimi příliš rozlišovat (Kullberg & Lind 2002). Například velikost úst a vzdálenost očí od sebe jsou

dostatečné znaky pro rozpoznání rybího predátora u ryb (Karplus & Algom 1981, Karplus et al. 1982). Nicméně, pokud jednotliví predátoři představují různě velkou hrozbu, je zapotřebí je přesněji rozpoznávat (McLean & Rhodes 1991).

K rozpoznání predátora živočichové využívají celou řadu znaků. Jelikož řada predátorů patří spolu do stejné taxonomické skupiny (e. g. *Accipitridae*, *Strigidae*, *Falconidae*), často mají mnoho znaků, jako například pařaty, zahnutý zobák a výrazné oči, společných. Využívání těchto „klíčových znaků“ (sensu Lorenz 1939) při rozpoznávání predátorů u ptáků bylo několikrát potvrzeno. Například Curio (1975) předkládal lejskům různě modifikované atrapy dravých ptáků a prokázal mimo jiné význam polohy oka pro úspěšné rozpoznání tůhýka obecného (*Lanius collurio*) a kulíška perlového (*Glaucidium perlatum*) (Curio 1975). Podobně Scaife (1976) testoval reakci kuřat kura domácího (*Gallus gallus* f. *domestica* plemeno Leghorn) na atrapu poštolky obecné (*Falco tinnunculus*) s neupraveným a se zakrytým okem a atrapu kiviho hnědého (*Apteryx mantelli*) se zvýrazněným a s neupraveným okem. Reakci výrazně ovlivnilo právě oko atrapy. Kuřata se přestala bát poštolky se zakrytým okem, a naopak se začala bát kiviho se zvýrazněným okem.

V komplexnější studii Beránková et al. (2014) testovali samostatný efekt zobáku a očí v kontextu zbytku těla. Předkládali atrapy krahujce obecného (*Accipiter nisus*) a holuba domácího (*Columba livia* f. *domestica*) s vyměnitelným zobákem a očima sýkorám koňadrám v kleci. Výměna očí snížila strach z krahujce, avšak nezpůsobila strach z holuba. Naopak výměna zobáku ani nesnížila strach z krahujce (Beránková et al. 2014). Autoři usuzují, že nápadné oko má zásadní význam v rozpoznávání dravých ptáků.

Při rozpoznávání predátorů se ptáci nespolehají jen na klíčové znaky predátorů, ale i na jejich zbarvení. Například tůhýci obecní jsou schopni odlišit poštolkou obecnou od krahujce obecného (Strnad et al. 2012). Tyto dva druhy jsou stejně velké a mají podobnou stavbu těla, zároveň oba mají výrazný zahnutý zobák, pařaty a výrazné oko. Je tedy pravděpodobné, že tůhýci je rozlišují na základě zbarvení opeření (a možná i duhovky). Velký význam zbarvení byl prokázán ve studiích ukazujících, jak kukačky napodobují dravé ptáky, například kukačky rodu *Hierococcyx* a kukačka obecná, *Cuculus canorus* napodobují krahujce rodu *Accipiter* (Thorogood & Davies 2013; Davies & Welbergen 2008; Liang & Møller 2015) a rezavá forma kukačky obecné pravděpodobně napodobuje poštolkou obecnou (Trnka et al. 2015).

Důležitost zbarvení zkoumali také Veselý et al. (2016), kteří předkládali u krmítka různě barevně modifikované atrapy krahujce obecného, které měly zachované ostatní dravčí znaky a tvar těla. Velmi slabá reakce sledovaných sýkor na nejvíce upravenou, fialovo-bílé kostkovanou atrapu naznačila,

že samotná přítomnost zahnutého zobáku a pařátů nestačí a je nutné i přinejmenším realistické zbarvení (Veselý et al. 2016).

1.3 Delayed plumage maturation

Tento pojem volně přeložitelný jako „zpožděné dospívání opeření“ odkazuje na jev, kdy ptákům zůstává juvenilní opeření i během první potenciální rozmnožovací sezóny a může se týkat obou pohlaví. Toto opeření je zpravidla méně nápadné než šat starých sameců a často podobné samici (Hawkins et al. 2012). Tento jev se nezřídka vyskytuje napříč celou ptačí třídou (Hawkins et al. 2012), avšak nejvíce je studován na pěvcích (Rohwer et al. 1980; Lyon & Montgomerie 1986; Doucet et al. 2007).

Výrazně odlišné juvenilní zbarvení se vyskytuje u mnoha skupin živočichů a většinou má za cíl lepší ukrytí mláďat před predátory. Během osmdesátých let 20. století vznikly hlavní hypotézy vzniku a adaptivních funkcí *Delayed plumage maturation* (DPM; Hawkins et al. 2012).

1. *Constrained moult/delayed investment hypothesis*: Investice do nového peří je energeticky nákladná, proto ji pták odkládá na další sezónu (Procter-Gray & Holmes 1981; Rohwer & Butcher 1988). Tato hypotéza zřejmě není aplikovatelná na druhy s větším množstvím subadultních šatů (e. g. albatrosi, racci, orli) (Hawkins et al. 2012). Také je nepravděpodobné, že by tato hypotéza vysvětlovala DPM u mnoha tropických a subtropických druhů, které žijí déle a často získávají dospělé šat později (Stutchbury & Morton 2001). Jistou podporu této hypotézy předložil Chu (1994).
2. *Constrained sexual maturation*: Tato hypotéza může být aplikovatelná na větší druhy ptáků, které mají subadultní opeření po dobu prvních několika let, kdy se zároveň nerozmnožují. Tato strategie bude pravděpodobněji součástí rozmnožovacích strategií než vývojových omezení, jelikož všechny ptačí druhy mají fyziologické předpoklady pro vyvinutí funkčních gonád a rozmnožování během prvního roku života (Hawkins et al. 2012).
3. *Facultative delayed breeding strategy*: Mladí samci v juvenilním opeření mají již funkční gonády. I když nemohou konkurovat plně vybarveným samcům (Hill 1994), mohou však mít malou šanci na reprodukci, pokud se naskytne příležitost (Studd & Robertson 1985, také *breeding threshold hypothesis*). I někteří větší ptáci mohou využívat tuto strategii. Například podíl samic racka atlantického (*Larus atricilla*), které kladou vejce se zvyšuje během prvních tří let jejich života (Dolbeer & Bernhardt 2003). První sezónu mohou mladí ptáci využít k dokonalému zmapování lokality a výběru nejlepšího teritoria, o které budou usilovat v následujících letech (Bruinzeel & van de Pol 2004).

4. *Female-mimicry hypothesis*: Rohwer et al. (1980) představil hypotézu, kdy mladí samci s opeřením podobným samici jsou méně napadáni adultními samci a mají tudíž lepší přístup ke zdrojům potravy a k samicím, které jsou jinak zuřivě bráněny. Takovéto bližší setkávání se samicemi znamená i větší šanci na extra-párové kopulace (Brown 1984). Na podporu této hypotézy existuje jen velmi omezený počet studií a výsledky jsou sporné (Slagsvold & Sætre 1991; Hakkarainen et al. 1993; Vergara & Fargallo 2007).
5. *Cryptic hypothesis*: Juvenilní šat je mnohem více kryptický a zajišťuje nositeli lepší ochranu před predátory (Selander 1965; Rohwer et al. 1980; Foster 1987). Tuto hypotézu testoval Götmark (1993), kdy v atrapovém pokusu krahujec napadal nenápadné samice pěnkav méně často než barevné samce. Naproti tomu, v případě lejsků černohlavých, nápadní samci byli napadáni méně než kryptické samice (Götmark 1993). Dravým ptákům může nenápadnější zbarvení juvenilů naopak usnadnit přístup ke své kořisti. Menq (2013) ve své práci ukázal, že juvenilní opeření luňákovce šedohlavého (*Leptodon cayanensis*) téměř perfektně napodobuje vzhled orla ozdobného (*Spizaetus ornatus*), mnohem nebezpečnějšího predátora. Toto má zajistit mladému luňákovci ochranu před mobbingem.
6. *Status-signaling hypothesis*: Dospělí, plně vybarvení samci jsou méně agresivní vůči mladým samcům v subadultním opeření, kteří čestně signalizují svůj věk a nezkušenosť (Lyon & Montgomerie 1986; Senar 2006). Studie na jiřičce modrolesklé (*Progne subis*) ukázaly, že adultní samec toleruje v okolí svého teritoria mladé subadultní samce a potom se páří s jejich samičkami a je otcem až 50 % mláďat v jejich hnízdech (Morton et al. 1990; Wagner & Morton 1997).

Z literatury obecně vyplývá, že DPM často není výsledkem vývojových omezení, ale spíše součást strategií, jak se vyhnout kompetenci se staršími jedinci. Často vzniká tam, kde je silná konkurence, vysoká naděje na budoucí reprodukci a vysoká cena za prohru v kompetenci. U většiny ptačích druhů jsou mladí samci v subadultním peří vystaveni nižší agresi ze strany adultních samců, než samci v definitivním šatu (Hawkins et al. 2012).

2 Cíle práce

Ve své bakalářské práci jsem otestoval schopnost strak obecných rozpozнат a adekvátně reagovat na jestřába lesního v juvenilním opeření. Jestřáb je nebezpečný predátor, specializovaný na lov ptáků velikosti straky (Toyne 1998). Během prvního roku života je ale zbarven velmi odlišně od dospělých jedinců. To by mohlo být adaptivní ve vztahu ke kořisti, protože toto zbarvení je velice podobné opeření káně lesní – pro větší druhy ptáků neškodného predátora. Straka je inteligentní a sociální pták, u kterého

předpokládáme schopnost rozpoznávání predátorů na vysoké úrovni. Předchozí studie Hralové (2006) a Buitron (1983) ukázaly, že straka reaguje různým způsobem na různé predátory. Cílem této bakalářské práce je tedy zjistit, jestli dokáže rozpoznat dva predátory velmi podobné na pohled, avšak zásadně se lišící svou nebezpečností pro straku.

3 Literatura citovaná v rešerši

- Altmann, S. A. 1956. Avian mobbing behavior and predator recognition. *The Condor* 58: 241-253.
- Andersson, M. 1976. Predation and kleptoparasitism by skuas in a Shetland seabird colony. *Ibis* 118: 208-217.
- Becker, P. H. 1984. Wie richtet eine Flußseeschwalbenkolonie (*Sterna hirundo*) ihr Abwehrverhalten auf den Feinddruck durch Silbermöwen (*Larus argentatus*) ein? *Zeitschrift für Tierpsychologie* 66: 265-288.
- Beránková, J., Veselý, P., Sýkorová, J. & Fuchs, R. 2014. The role of key features in predator recognition by untrained birds. *Animal Cognition* 17: 963-971.
- Brown, C. R. 1984. Light-breasted Purple Martins dominate dark-breasted birds in a roost: implications for female mimicry. *The Auk* 101: 162-164.
- Bruinzeel, L. W. & van de Pol, M. 2004. Site attachment of floaters predicts success in territory acquisition. *Behavioral Ecology* 15: 290-296.
- Buitron, D. 1983. Variability in the responses of black-billed magpies to natural predators. *Behaviour* 87: 209-235.
- Cade, T. J. 1967. Ecological and behavioral aspects of predation by the Northern Shrike. *Living Bird* 6: 43-86.
- Caro, T. 2005. Antipredator defences in birds and mammals. – Univ. of Chicago Press, Chicago
- Chu, P. C. 1994. Historical examination of delayed plumage maturation in the shorebirds (Aves: Charadriiformes). *Evolution* 48: 327-350.
- Cott, H. B. 1940. Adaptive coloration in animals. – Methuen & Co., London
- Cresswell, W. 1994. Flocking is an effective anti-predation strategy in redshanks, *Tringa totanus*. *Animal Behaviour* 47: 433-442.
- Curio, E. 1975. The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: a study of avian visual perception. *Animal Behaviour* 23: 1-115.
- Curio, E. 1978. The adaptive significance of avian mobbing: I. Teleonomic hypotheses and predictions. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 48: 175-183.

- Curio, E. 1993. Proximate and developmental aspects of antipredator behavior. *Advances in the Study of Behavior* 22: 135-238.
- Curio, E. 2012. The ethology of predation (Vol. 7). – Springer-Verlag Berlin Heidelberg
- Cuthill, I. C., Stevens, M., Sheppard, J., Maddocks, T., Párraga, C. A. & Troscianko, T. S. 2005. Disruptive coloration and background pattern matching. *Nature* 434: 72-74.
- Davies, N. B. & Welbergen, J. A. 2008. Cuckoo–hawk mimicry? An experimental test. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275: 1817-1822.
- Dawkins, R. & Krebs, J. R. 1979. Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society. Series B. Biological Sciences* 205: 489-511.
- Dolbeer, R. A. & Bernhardt, G. E. 2003. Age-specific reproduction by female Laughing Gulls (*Larus atricilla*). *The Auk* 120: 531-535.
- Doucet, S. M., McDonald, D. B., Foster, M. S. & Clay, R. P. 2007. Plumage development and molt in Long-tailed Manakins (*Chiroxiphia linearis*): variation according to sex and age. *The Auk* 124: 29-43.
- Endler, J. A. 1978. A predator's view of animal color patterns. *Evolutionary biology*. – Springer
- Foster, M. S. 1987. Delayed maturation, neoteny, and social system differences in two manakins of the genus *Chiroxiphia*. *Evolution* 41: 547-558.
- Galef Jr, B. G. 1976. Social transmission of acquired behavior: a discussion of tradition and social learning in vertebrates. *Advances in the Study of Behavior* 6: 77-100.
- Götmark 1993. Conspicuous coloration in male birds is favoured by predation in some species and disfavoured in others. *Proceedings of the Royal Society. Series B: Biological Sciences*, 253: 143-146.
- Götmark, F. & Hohlfält, A. 1995. Bright male plumage and predation risk in passerine birds: are males easier to detect than females? *Oikos*: 475-484.
- Hakkarainen, H., Korpimäki, E., Huhta, E. & Palokangas, P. 1993. Delayed maturation in plumage colour: evidence for the female-mimicry hypothesis in the kestrel. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33: 247-251.
- Hamilton, W. D. 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31: 295-311.
- Hawkins, G. L., Hill, G. E. & Mercadante, A. 2012. Delayed plumage maturation and delayed reproductive investment in birds. *Biological Reviews* 87: 257-274.
- Higham, T. E., Russell, A. P. & Zani, P. A. 2013. Integrative biology of tail autotomy in lizards. *Physiological and Biochemical Zoology* 86: 603-610.

- Hill, G. E. 1994. Testis mass and subadult plumage in Black-headed Grosbeaks. *The Condor* 96: 626-630.
- Hoogland, J. L. & Sherman, P. W. 1976. Advantages and disadvantages of bank swallow (*Riparia riparia*) coloniality. *Ecological Monographs* 46: 33-58.
- Hralová, S. 2006. Hnízdní biologie straky obecné (*Pica pica*) v urbáním a rurálním prostředí [Breeding biology of the Black-billed Magpie (*Pica pica*) in urban and rural habitat]. Master thesis in Czech.] – 57 p., Charles University, Prague, Czech Republic.
- Humphreys, R. K. & Ruxton, G. D. 2018. A review of thanatosis (death feigning) as an anti-predator behaviour. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 72: 22.
- Hurd, C. R. 1996. Interspecific attraction to the mobbing calls of black-capped chickadees (*Parus atricapillus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38: 287-292.
- Karplus, I. & Algom, D. 1981. Visual cues for predator face recognition by reef fishes. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 55: 343-364.
- Karplus, I., Goren, M., & Algom, D. 1982. A preliminary experimental analysis of predator face recognition by *Chromis caeruleus* (Pisces, Pomacentridae). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 58: 53-65.
- Knight, R. L. & Temple, S. A. 1986. Why does intensity of avian nest defense increase during the nesting cycle? *The Auk* 103: 318-327.
- Kruuk, H. 1964. Predators and anti-predator behaviour of the black-headed gull (*Larus ridibundus* L.). *Behaviour. Supplement*: III-129.
- Kullberg, C. & Lind, J. 2002. An experimental study of predator recognition in great tit fledglings. *Ethology* 108: 429-441.
- Lewis, T. H. 1949. Dark coloration in the reptiles of the Tularosa malpais, New Mexico. *Copeia*. 1949: 181-184.
- Liang, W. & Møller, A. P. 2015. Hawk mimicry in cuckoos and anti-parasitic aggressive behavior of barn swallows in Denmark and China. *Journal of Avian Biology* 46: 216-223.
- Lorenz, K. 1939. Vergleichende verhaltensforschung. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft Zoologischer Anzeiger, Supplement* 12: 69-102.
- Lyon, B. E. & Montgomerie, R. D. 1986. Delayed plumage maturation in passerine birds: reliable signaling by subordinate males? *Evolution* 40: 605-615.
- Marler, P. 1956. The voice of the chaffinch and its function as a language. *Ibis* 98: 231-261.
- Matson, T. K., Goldizen, A. W. & Putland, D. A. 2005. Factors affecting the vigilance and flight behaviour of impalas. *South African Journal of Wildlife Research* 35: 1-11.

- McLean, I.G. & Rhodes, G. 1991. Enemy recognition and response in birds. *Current Ornithology* 8: 173-211.
- Menq, W. 2013. Mimicry in birds of prey and the curious case of Leptodon do Pará. *Aves de Rapina Brasil*. <http://www.avesderapinabrasil.com>.
- Mo, M., Waterhouse, D. R., Hayler, P. & Hayler, A. 2016. Observations of mobbing and other agonistic responses to the Powerful Owl *Ninox strenua*. *Australian Zoologist* 38: 43-51.
- Morton, E. S., Forman, L. & Braun, M. 1990. Extrapair fertilizations and the evolution of colonial breeding in purple martins. *The Auk* 107: 275-283.
- Owens, N. W. & Goss-Custard, J. D. 1976. The adaptive significance of alarm calls given by shorebirds on their winter feeding grounds. *Evolution* 30: 397-398.
- Pavey, C. R., & Smyth, A. K. 1998. Effects of avian mobbing on roost use and diet of powerful owls, *Ninox strenua*. *Animal Behaviour* 55: 313-318.
- Perrins, C. M. 1965. Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major* L. *The Journal of Animal Ecology* 34: 601-647.
- Poulton, E. B. 1890. The colours of animals: their meaning and use, especially considered in the case of insects. D. Appleton. New York.
- Procter-Gray, E. & Holmes, R. T. 1981. Adaptive significance of delayed attainment of plumage in male American Redstarts: tests of two hypotheses. *Evolution* 35: 742-751.
- Roberts, G. 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour* 51: 1077-1086.
- Röell, A. & Bossema, I. 1982. A comparison of nest defence by jackdaws, rooks, magpies and crows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 11: 1-6.
- Rohwer, S. & Butcher, G. S. 1988. Winter versus summer explanations of delayed plumage maturation in temperate passerine birds. *The American Naturalist* 131: 556-572.
- Rohwer, S., Fretwell, S. D. & Niles, D. M. 1980. Delayed maturation in passerine plumages and the deceptive acquisition of resources. *The American Naturalist* 115: 400-437.
- Rytkönen, S., Koivula, K., & Orell, M. 1990. Temporal increase in nest defence intensity of the willow tit (*Parus montanus*): parental investment or methodological artifact? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 283-286.
- Santema, P. & Clutton-Brock, T. 2013. Meerkat helpers increase sentinel behaviour and bipedal vigilance in the presence of pups. *Animal Behaviour* 85: 655-661.
- Scaife, M. 1976. The response to eye-like shapes by birds. I. The effect of context: a predator and a strange bird. *Animal Behaviour* 24: 195-199.

- Selander, R. K. 1965. On mating systems and sexual selection. *The American Naturalist* 99: 129-141.
- Senar, J. 2006. Color displays as intrasexual signals of aggression and dominance. *Bird coloration: function and evolution* 2: 87.
- Shalter, M. D. 1978. Localization of passerine seeet and mobbing calls by goshawks and pygmy owls. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 46: 260-267.
- Shields, W. M. 1984. Barn swallow mobbing: self-defence, collateral kin defence, group defence, or parental care? *Animal Behaviour* 32: 132-148.
- Simmons, K. E. L. 1955. The nature of the predator-reactions of waders towards humans; with special reference to the role of the aggressive-, escape-and brooding-drives. *Behaviour* 8: 130-173.
- Slagsvold, T. & Sætre, G. P. 1991. Evolution of plumage color in male pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*): evidence for female mimicry. *Evolution* 45: 910-917.
- Smythe, N. 1977. The function of mammalian alarm advertising: social signals of pursuit invitation? *The American Naturalist* 111: 191-194.
- Stefanski, R. A. & Falls, J. B. 1972a. A study of distress calls of song, swamp, and white-throated sparrows (Aves: Fringillidae). I. Intraspecific responses and functions. *Canadian Journal of Zoology* 50: 1501-1512.
- Stefanski, R. A. & Falls, J. B. 1972b. A study of distress calls of song, swamp, and white-throated sparrows (Aves: Fringillidae). II. Interspecific responses and properties used in recognition. *Canadian Journal of Zoology* 50: 1513-1525.
- Stevens, M. & Merilaita, S. 2009. Defining disruptive coloration and distinguishing its functions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364: 481-488.
- Strnad, M., Němec, M., Veselý, P. & Fuchs, R. 2012. Red-backed Shrikes (*Lanius collurio*) adjust the mobbing intensity, but not mobbing frequency, by assessing the potential threat to themselves from different predators. *Ornis Fennica* 89: 206-215.
- Studd, M. V. & Robertson, R. J. 1985. Life span, competition, and delayed plumage maturation in male passerines: the breeding threshold hypothesis. *The American Naturalist* 126: 101-115.
- Stutchbury, B.J.M., & Morton, E.S. 2001. Behavioral ecology of tropical birds. San Diego, CA, Academic Press.
- Thayer, G. H. 1918. Concealing-coloration in the animal kingdom: an exposition of the laws of disguise through color and pattern. Macmillan Company. New York.
- Thorogood, R. & Davies, N. B. 2013. Hawk mimicry and the evolution of polymorphic cuckoos. *Chinese Birds* 4: 39-50.

- Thresher, R. E. 1977. Eye ornamentation of Caribbean reef fishes. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 43: 152-158.
- Toyne, E. P. 1998. Breeding season diet of the Goshawk *Accipiter gentilis* in Wales. *Ibis* 140: 569-579.
- Trnka, A., Trnka, M. & Grim, T. 2015. Do rufous common cuckoo females indeed mimic a predator? An experimental test. *Biological Journal of the Linnean Society* 116:134-143.
- Vergara, P. & Fargallo, J. A. 2007. Delayed plumage maturation in Eurasian kestrels: female mimicry, subordination signalling or both? *Animal Behaviour* 74: 1505-1513.
- Veselý, P., Buršíková, M. & Fuchs, R. 2016. Birds at the winter feeder do not recognize an artificially coloured predator. *Ethology* 122: 937-944.
- Wagner, R. H. & Morton, E. S. 1997. Sexual selection for delayed size maturation in a bird exhibiting delayed plumage maturation. *Journal of Avian Biology* 28: 143-149.
- Wijesinghe, M. R. & Dayawansa, P. N. 1998. A new antipredatory behavioural strategy in stilts suggestive of adaptive evolution. *Journal of South Asian Natural History* 3: 193-194.

4 Manuskript

Title: Magpies are able to assess the threat represented by different raptors.

Header: Magpie differentiate between buzzard and juvenile goshawk.

Authors: Špička J., Veselý P., Fuchs R.

Department of Zoology, Faculty of Science, University of South Bohemia in České Budějovice

4.1 Abstract

Multiple raptors show delayed plumage maturation with juveniles being substantially differently coloured than their parents. Here we test the prediction that juvenile northern goshawks (*Accipiter gentilis*) specialized to hunting larger birds and mammals (up to the size of goose or hare) resemble common buzzards (*Buteo buteo*) preying mostly on small rodents (voles predominately). We used Eurasian magpies (*Pica pica*) as a common prey of goshawks to test this prediction. We compared behavioural responses of magpie parents defending their fledged youngs towards stuffed dummies of adult goshawk, juvenile goshawk and buzzard. To be able to assess if this behaviour differs from responses to nest predator and harmless bird, be also presented common raven (*Corvus corax*) and common pheasant (*Phasianus colchicus*) respectively. We showed that juvenile goshawks are commonly attacked and magpies spent lot of time in their close proximity. This response substantially differs from the response to the buzzard, with magpies only rarely

vocalizing and showing very few active defence behaviour (equal as to the pheasant or raven). Adult goshawks, on the other hand, were not attacked, magpies spent most of the time flying around the dummy, vocalizing, but staying further from it. We may conclude that juvenile goshawks are not confused with the buzzard by magpies, moreover, magpies are able to evaluate the lesser threat represented by young and inexperienced goshawks.

4.2 Keywords

Predator recognition; delayed plumage maturation; *Accipiter gentilis*; *Pica pica*

4.3 Introduction

Antipredator behaviour is extremely risky and expensive activity; therefore, its initiators have to accurately assess the threat each intruder represents (Caro 2005). No response to predator leads to loss of offspring or death of an adult, while strong response to non-predator is a waste of time and energy (Caro 2005). Davies & Welbergen (2008) showed that great tits (*Parus major*) and blue tits (*Cyanistes caeruleus*) react equally to presented dummies of Eurasian sparrowhawk (*Accipiter nisus*) and common cuckoo (*Cuculus canorus*), thus they avoid visiting the feeder when a harmless cuckoo is present. Similarly, blue tits and great tits do not perform any antipredator behaviour in reaction to little owl (*Athene noctua*) dummy if they do not co-occur and have not experienced any predation attempt by little owl (Carlson et al. 2017).

Mobbing is the most typical kind of antipredator behaviour observed during the breeding season as well as outside it (Shedd 1982). Passive mobbing includes mainly alarm calls, warning postures (Ash 1970), or the distraction of predator by injury imitation (Barash 1975). On the other hand, active mobbing includes flight over the predator, which may culminate in attacks by swoops without, or with physical contact with predator (Ash 1970; McLean et al. 1986). Since the attacks with contact are mostly aimed at the neck and the head of a predator (Shedd 1982), the active mobbing is a very risky behaviour, which can lead to the injury or even death of the attacking individual (Barash 1975; Curio et al. 1985; Montgomerie & Weatherhead 1988). Contrary to the passive mobbing, active mobbing is more time and energy consuming behaviour (Caro 2005). Finally, it can be very conspicuous, and it may attract the attention of other predators (McLean et al. 1986) or nest parasites (Krama & Krams 2005; Rands 2012).

Particular predators may substantially differ in threat level they represent to various prey species. Strnad et al. (2012) showed that nest defending red-backed shrikes (*Lanius collurio*)

do not hesitate to attack common kestrel (*Falco tinnunculus*) and Eurasian jay (*Garrulus glandarius*) representing a threat to their chicks. On the contrary they are more cautious when the intruder is Eurasian sparrowhawk, which represents serious threat also for the parents (Strnad et al. 2012). Similarly, sparrows (*Passer montanus* and *P. domesticus*) are most intimidated by the sparrowhawk and grey form of the cuckoo, less by the kestrel, and they ignore the rufous form of cuckoo and the collared dove, *Streptopelia decaocto* (Trnka et al. 2015). Similarly, tufted titmice (*Baeolophus bicolor*) are able to distinguish predators varying in their body size, and thus the capacity of capturing them (Courter & Ritchison 2010). They feared the most the eastern screech owl (*Megascops asio*) and sharp-shinned hawk (*Accipiter striatus*), specialized to capturing small passerines, while they showed less fear in the presence of larger Cooper's hawk (*Accipiter cooperi*), great horned owl (*Bubo virginianus*) and red-tailed hawk (*Buteo jamaicensis*). Moreover, they express the predator size and threat level in their alarm calls (Courter & Ritchison 2010).

Necessary precondition to appropriate reaction to various intruders is precise predator recognition. Multiple studies showed the ability to differentiate predators from non-predators (see Fuchs et al. 2019 for review); nevertheless, the ability to recognize particular predators was experimentally confirmed as well. Various predators are often members of the same taxonomic group (e. g. Accipitridae, Strigidae, Falconidae), therefore they have some shared features (hooked beak, talons, conspicuous eyes). The use of these so-called key features (sensu Lorenz 1939) was repeatedly confirmed in experimental studies with birds (Curio 1975; Scaife 1976; Beránková et al. 2014). Nevertheless, the studies mentioned in previous paragraph confirmed the capacity of recognition of very similar raptors or owls differing only in details in colouration. The importance of colour in predator recognition was also suggested by experimental studies (Veselý et al. 2016; Nácarová et al. 2018).

We decided to test the predator recognition by Eurasian magpies (*Pica pica*) because there is already some evidence, that magpies are able to differentiate between several predator species and act accordingly (Hralová 2006). This study showed that magpies perform the most intensive antipredator behaviour in the presence of the tawny owl (*Strix aluco*), while they show almost no mobbing towards the dummy of the beech marten (*Martes foina*). The intensity of magpie reaction to naturally encountered predators during the nest defence also depends on the species

of the predator (Buitron 1983). Magpies usually mob raptors, while they avoid attacking harmless species. Nevertheless, the ability of magpies to distinguish between very similar predators differing in the threat they represent has never been tested before. Moreover, magpies are very social (Cramp & Perrins 1994), which is beneficial for sharing predator experience and fending them off in large groups. Magpie parents care for their offspring for six weeks after fledging and usually stay together until the next spring (Husby 1986) and during this period the whole family is cooperating during antipredator behaviour.

A good opportunity to test magpie responses to similar predators give us the delayed plumage maturation (DPM), which occurs in several raptor species in Europe. This phenomenon describes a situation when juveniles are often coloured very distinctly from adults (Lyon & Montgomerie 1986). There are multiple explanations for DPM. It is generally believed that it is an intraspecific signal mimicking the female or signalling subordinate status of the young individual (Vergara & Fargallo 2007). Nevertheless, in some species it may also be a signal to other species, predators (cryptic colouration) or prey (pretending being harmless).

Northern goshawk (*Accipiter gentilis*) is a specialized predator of birds up to the size of duck or pheasant (Toyne 1998). Juvenile plumage of northern goshawk is very different from the adult plumage (both male and female). It is rather similar to the colouration of equally sized, co-occurring common buzzard (*Buteo buteo*) a specialized predator of small rodents almost harmless to birds (Graham et al. 1995). The adaptive significance of this colouration is questioned. Some juvenile raptors mimic rather more dangerous bird of prey to gain protection from being mobbed by the prey (Menq 2013). Nevertheless, in case of the goshawk, the juvenile colouration resembles a harmless raptor, which may increase the hunting success of the goshawk approaching the prey (Menq 2013).

The differences between juvenile goshawk and buzzard reside mainly in the colour of the iris (goshawk - pale green-grey or green-yellow, buzzard - light grey-brown). Dark vertical streaks on belly and breast are present in both species, but they are more evenly spread on goshawk. Most goshawk individuals have more pronounced light supercilium (Baker 1993). Therefore, there is some possibility to recognize both species, though it is limited. We decided to test the ability of free-ranging magpies to recognize the juvenile goshawk from buzzard in the period of breeding when their chicks fledge, and they form a family flock.

We tested the following hypotheses:

- 1) Magpies consider adult goshawk more threatening than buzzard and they avoid approaching it.
- 2) Magpies consider buzzard as harmless (less threatening than common raven – nest predator and equally threatening as harmless control, pheasant).
- 3) Magpies consider juvenile goshawk equally threatening as buzzard, because they are not able to distinguish them.

4.4 Material and methods

4.4.1 Study area

Field work was conducted at the end of the breeding season (May 25th to June 20th 2019 and 2nd to 8th June 2020) in the area of České Budějovice (Czech republic, GPS: N 48°58'28" E 14°28'28"). České Budějovice is a county town of approximately 100 000 inhabitants. The urban development varies importantly, experiments were conducted mainly at the borders of the panel housing estates, within garden city, but also in the tree draws within fields at the borders of the town.

4.4.2 Study species

Eurasian magpie is a common corvid species inhabiting most of the palearctic region. It forms monogamous pairs building roofed nests preferably on the top of a tree crown (Cramp & Perrins 1994). The preferred trees in our study area are oaks (*Quercus* sp.) and birches (*Betula* sp.) and the mean above ground position of the nest was 8.7 m (SE = 2.57 m, min: 5 m, max: 14 m). Magpies are year-round territorial (Baeyens 1981) with the exception of common roosting during the winter (Møller 1985). They defend their territory and nests not only against other magpies but also other intruders and potential predators. Hralová (2006) showed that intensity of magpie mobbing differs according to presented dummies. The risk index (adapted from Windt & Curio 1986) describing the intensity of the nest defence was the highest in the presence of tawny owl, than decreased towards northern goshawk and the weakest response was towards hooded crow (*Corvus cornix*) and beech marten (Hralová 2006).

4.4.3 Predators

We presented five dummies (see supplement Figure S1) to test the ability of magpies to recognize the predators varying in the threat they represent for magpies: 1) adult female northern goshawk, which represents major threat to adult magpies and their offspring as they comprise up to 8.3 % of goshawk diet in Wales, UK (Toyne 1998), 4.8 % in Galicia, Spain (Rebollo et al. 2017) or 2.1 % in NE Poland (Zawadzka 1998); 2) juvenile female northern goshawk – representing a significant threat, maybe less skilled hunter than the adults, similar appearance as the common buzzard; 3) juvenile common buzzard represents negligible threat to adult magpies, which only rarely occur in buzzard's diet, which contains mostly voles and juvenile Lagomorphs (Graham et al. 1995); 4) adult male common raven (*Corvus corax*) – significant magpie competitor and potential predator of eggs and small chicks, but not adult magpies (Rösner et al. 2005) and 5) adult male common pheasant (*Phasianus colchicus*) representing a familiar but completely irrelevant stimulus for magpies.

All dummies were prepared in upright perching position with wings folded and by the same taxidermist. All dummies were of generally the same size (approx. 50-60 centimetres body length, apart from pheasant with its long tail). We have chosen juvenile goshawk and juvenile buzzard because they are very similar in colouration. Juvenile goshawk possesses conspicuous light-yellow iris, brown upperparts and light brown underparts with dark streaking (sagittally elongated dots). This colouration differs importantly from adult female, which possesses orange-red iris, dark grey upperparts and light grey underparts with transversal undulation (fine dark grey stripes). On the contrary juvenile goshawk resembles juvenile buzzard, possessing light brown iris, dark brown upperparts and brown and white patches on the underparts.

4.4.4 Experiment

The experiment was conducted at the stage when all magpie chicks fledged. The entire family is usually staying several weeks in the surrounding of the nest (within hundreds of meters (Cramp & Perrins 1994)), therefore we observed the responses of parents defending their territory and/or freshly fledged and defenceless chicks. We installed the dummy on the 1.2 m long pole in the vicinity of the magpie nest (10 to 40 meters) in an exposed position so that it is well visible for the free roaming magpies. The dummy was concealed by piece of cloth during transportation and installation. We accompanied the dummy with the playback of magpie alarm call during

the entire trial. The playback was obtained from freely available online database Xeno-canto (Fernand Deroussen, SE France, XC153820; www.xeno-canto.org/153820). The playback was played from a loudspeaker (Mipro MA-202) located 5 m away from the dummy, hidden in the vegetation. The volume of the loudspeaker was set to imitate natural performance of a living magpie. Human observer equipped with video recorder (Canon Legria HFR56) and binocular was present approx. 100 m away from the dummy and recorded the behaviour of magpies within the view. The trial started after the first appearance of a focal magpie and lasted 15 minutes. We focused on the behaviour of the adult magpie pair, which could be differentiated from youngs according to body size and colouration (the fledglings have smaller body size on average, possess patches of bald skin on their heads and their black feathers are far less shiny). We examined several magpie behavioural characteristics: 1) the number of direct physical attacks to the dummy, 2) the number of very close approaches to the dummy (closer than 30 centimetres, though without physical contact with the dummy), 3) number of perches associated with producing alarm calls, 4) number of perches associated with guarding the dummy (looking the dummy direction, often associated with excited behaviour – crouching, tail swaying), 5) total time (in seconds) spent closer than 10 m from the dummy, 6) number of flights over the dummy and 7) total distance flown during the trial (in meters).

4.4.5 Statistical analyses

Firstly, we performed principal component analyses (PCA, Figure 1) visualising all seven recorded behaviours into multi-axes space. Each trial takes a specific position within this space and gets a position on each canonical axis. We visualized particular recorded behaviour responses to assess their mutual correlation, together with their loadings on particular canonical axes. The first canonical axis explained 73.62 % of observed variability in all recorded behaviours. All observed behaviours were loaded with the positive values on the first axis, with highest loadings of the time spent within the distance of 10 meters from the dummy, the number of flyovers and total distance flown. In the negative values of the first canonical axis, there were trials with very low or zero behavioural response to the dummy.

The second canonical axis explained 18.58 % of variability. In positive values it was loaded by the time spent within the distance of 10 meters from the dummy and by the number

of attacks and close approaches (to 30 centimetres) to the dummy. In negative values, the second axis was loaded by the total distance flown and by the number of flyovers.

We also visualised the position of the mean value of trials presenting particular dummies within the space defined by the first two canonical axes. Further, we generated the position of each trial on the first and second canonical axis, which we used as the two response variables in further analyses. The PCA analysis was performed in software CANOCO 5.0 (Lepš & Šmilauer 2014).

To test the effect of the predictor variables on the variability in the scores of the first and second canonical axes, we run two linear mixed-effect models (command lmer, package lme4 in software R 3.6.3) as the scores of both axes showed the gaussian error distribution. The territory (or nest) identity was included as a random factor. We tested the effect of two predictors, the dummy type (five values) and the sequence of the trial within the order of five dummy presentation (coded as categorical predictor). As the behaviour of parents may be also affected by the presence of their fledglings or individuals from other territories, the number of birds present during the trial was added as a covariate. We used forward selection and likelihood ratio test following the gaussian error distribution (F test) to compare particular models. To compare particular value dyads of the categorical predictors (particular dummies namely) we used Tukey HSD posthoc test with Tukey correction for repeated comparisons (command glht in package multcomp in R 3.6.3).

4.5 Results

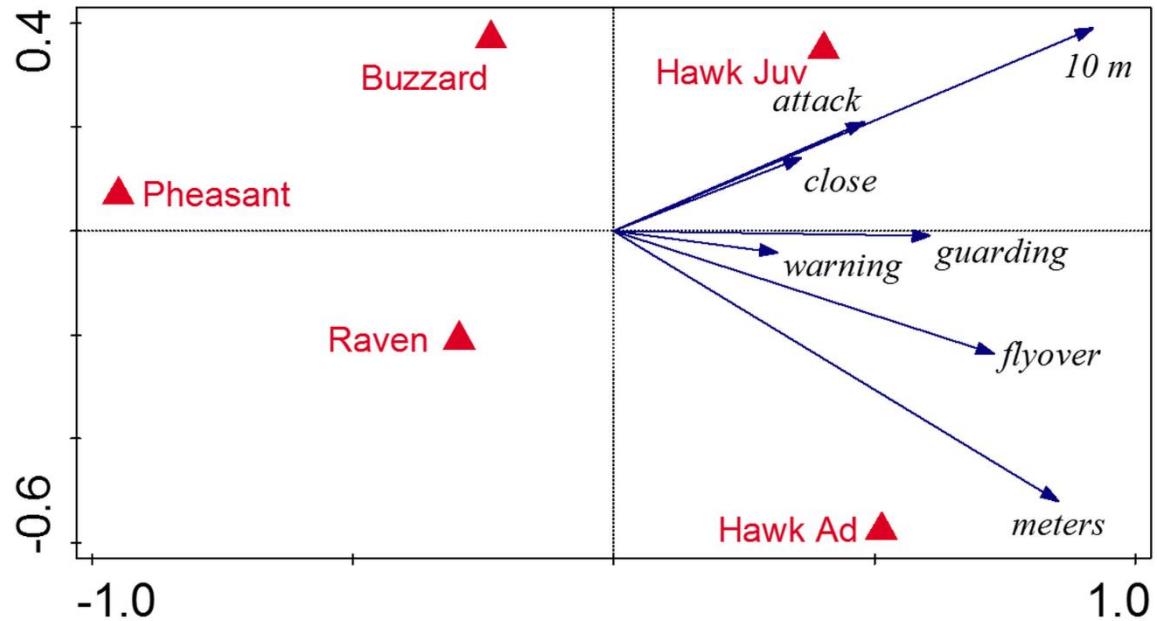


Figure 1: Principal Component Analysis of all recorded behaviour of magpies in the presence of particular dummies. Attack – number of attack with physical contact to the dummy; 10 m – total time spent within the radius of 10 meters from the dummy; close – number of attacks when magpie approached the dummy closer than 0.3 m; guarding – time spent sitting while looking at the dummy, tail swaying, squatting, etc.; warning – number of sits with at least one alarm call; flyover – number of flights over the dummy; meters – total meters flown during the trial.

First canonical axis

The variability in the scores of the first canonical axis was significantly affected by the type of the presented dummy ($F_{4,144} = 6.00$, $P < 0.01$). There was no effect of the trial sequence ($F_{4,144} = 2.06$, $P = 0.09$). Post hoc comparison showed that magpies performed more antipredator behaviour of any type in the presence of adult and juvenile goshawk than in the presence of buzzard, raven and pheasant (Table 1, Figure 2). There was no difference between juvenile and adult goshawk and no difference between raven, buzzard and pheasant (Table 1).

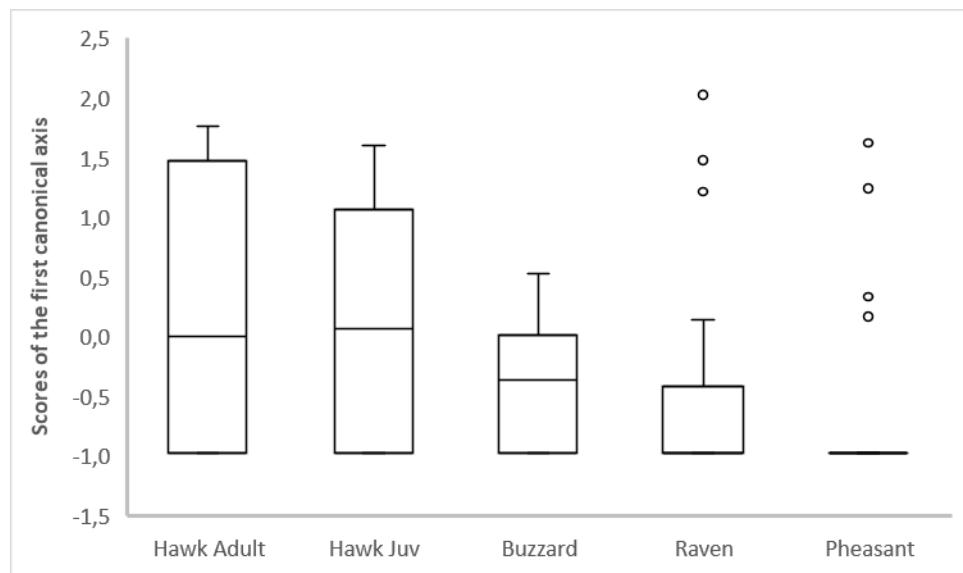


Figure 2: Scores of the first canonical axis obtained in experiments presenting particular dummies. Box represents 75 % quantile, whiskers 95 % quantile, the horizontal line is median, and dots are outliers.

Table 1: Results of pairwise comparison of the scores of the first canonical axis obtained in experiments presenting particular dummies (post-hoc Tukey HSD test: t values blue, P values red, significant differences in bold).

| | Adult goshawk | Juvenile goshawk | Buzzard | Raven | Pheasant |
|------------------|---------------|------------------|--------------|--------------|--------------|
| Adult goshawk | | 0.995 | 0.016 | 0.019 | 0.001 |
| Juvenile goshawk | 0.396 | | 0.025 | 0.016 | 0.005 |
| Buzzard | 2.855 | 2.658 | | 0.291 | 0.100 |
| Raven | 3.116 | 2.720 | 1.462 | | 0.923 |
| Pheasant | 3.940 | 3.544 | 1.886 | 0.824 | |

Second canonical axis

The variability in the scores of the second canonical axis was significantly affected by the type of the presented dummy ($F_{4,144} = 10.43$, $P < 0.01$). There was no effect of the trial sequence ($F_{4,144} = 2.85$, $P = 0.31$). Post hoc comparison showed that magpies approached adult goshawk less than other dummies and hesitated to attack it (Table 2, Figure 3). There was a significant difference between adult goshawk and other dummies, but no difference between buzzard, raven, buzzard and pheasant in the variability of the scores of the second canonical axis (Table 2).

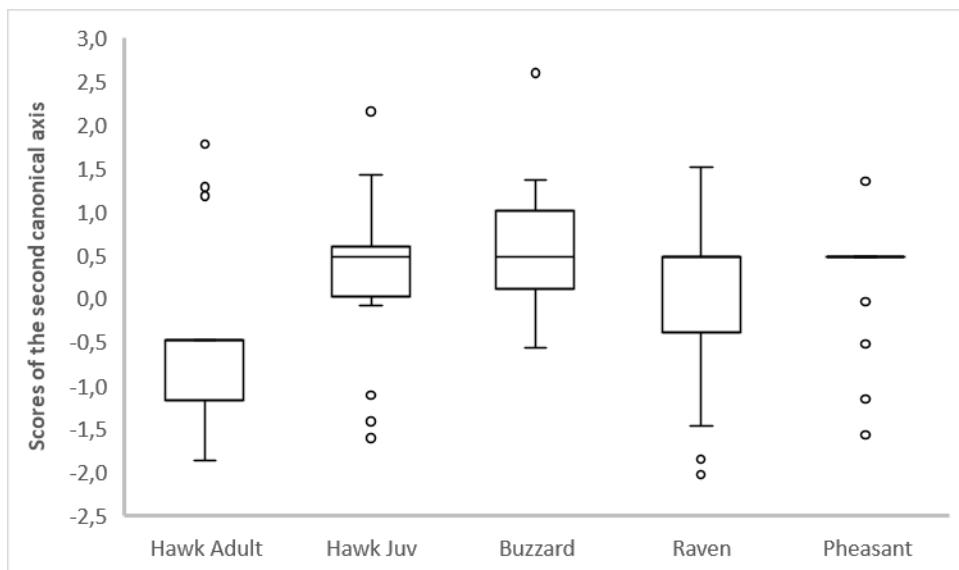


Figure 3: Scores of the second canonical axis obtained in experiments presenting particular dummies. Box represents 75 % quantile, whiskers 95 % quantile, the horizontal line is median, and dots are outliers.

Table 2: Results of pairwise comparison of the scores of the second canonical axis obtained in experiments presenting particular dummies (post-hoc Tukey HSD test: t values blue, P values red, significant differences in bold).

| | Adult goshawk | Juvenile goshawk | Buzzard | Raven | Pheasant |
|------------------|---------------|------------------|---------|-------|----------|
| Adult goshawk | | <0.001 | <0.001 | 0.025 | <0.001 |
| Juvenile goshawk | 4.758 | | 0.675 | 0.844 | 0.994 |
| Buzzard | 6.085 | 1.327 | | 0.135 | 0.409 |
| Raven | 2.734 | 1.024 | 2.352 | | 0.974 |
| Pheasant | 4.339 | 0.419 | 1.746 | 0.605 | |

4.6 Discussion

Principal component analysis of magpie behaviour showed that they perform antipredator behaviour especially against goshawk (juvenile or adult). The reaction to other dummies was significantly weaker and often neutral. These results suggest that magpies are able to distinguish juvenile northern goshawk and common buzzard with certainty. This is in contrary with our premise that juvenile goshawk is indistinguishable from common buzzard for magpies.

The delayed plumage maturation of juvenile goshawks could have been beneficial to confuse their prey and increase their chance of successful hunt as supposed by Menq (2013) on zone-tailed hawk (*Buteo albonotatus*) which resembles innocuous vultures from the genus *Cathartes*. Nevertheless, at least in case of magpies this strategy is not effective. Nevertheless, the second axis of PCA analysis showed significant difference in magpie behaviour against adult and juvenile goshawk. In the presence of adult goshawk magpies stayed further from the dummy, jumped around and they only produced alarm calls. On the contrary, juvenile goshawk was attacked vigorously. Therefore, we can assume, that juvenile plumage of goshawk allows magpies to reveal its poorer hunting dexterity and consider attacking it less risky. It is generally considered that juvenile raptors are less experienced hunters than the adults, and their hunting technique usually develops for longer time (McCann & Kemp 1994; Kitowski 2009). There is also evidence that prey avoids mobbing extremely dangerous predators to avoid harming themselves (Griesser 2009; Strnad et al. 2012; Dutour et al. 2016; Cunha et al. 2017). Nevertheless, evidence that prey has the capacity to evaluate the poorer hunting ability of juvenile predators is missing to date. The DPM thus seemingly does not provide any advantage for juvenile goshawks, given that the potential prey does not mistake juvenile goshawk with harmless buzzard, and moreover do not fear them and attack them vigorously. Therefore, it is possible that adaptive function of DPM in goshawk lies within conspecific communication. It is assumed, that juvenile individuals perform DPM to mimic adult females of their own species to avoid aggression from adult males (Lyon & Montgomerie 1986). Nevertheless, juvenile goshawk plumage is very distinct from adult female plumage, therefore we can deny the mimicking female hypothesis for northern goshawk. The only possible explanation is that juvenile plumage of northern goshawk has cryptic function. There is an evidence that juvenile Accipitrids possess more cryptic colouration to avoid predation by larger predators (Louette 2000). It is questionable if this strategy

applies also for Northern goshawk, as there are only very few predators regularly preying on them (Rutz et al. 2006).

Another potential target of the cryptic colouration may be the prey of the raptor possessing DPM. It has been proposed that juvenile raptors may benefit from being less visible, which compensates for their poorer hunting performance. Anyway, it is probable that the cryptic colouration of juvenile goshawks is not addressed to magpies. Corvids are known for their remarkable cognitive abilities (Taylor 2014). Therefore, they are probably able to recognize fine differences in appearance between variously dangerous raptors. We may propose e.g. pigeons or fowl to perform worse in the recognition of fine details in colouration of raptors (Zorina & Obozova 2012). This may be one of the reasons why these taxa represent most of the goshawk's diet (Toyne 1998).

Our study also showed that raven and buzzard are perceived similarly dangerous by magpies, on both axes of PCA was their reaction comparable to their reaction towards pheasant. Nevertheless, in some trials, magpies did attack raven and buzzard dummies. Especially the reaction on raven is highly variable (see Figure 3). This can be caused by individual experience of predation events by raven. Common raven is mainly a scavenger feeding on dead animals regardless their size. It can also prey upon live animals up to the size of a rabbit, usually on small rodents and bird eggs and chicks on the nest, but only if the amount of available carrion is low (Tome et al. 2009). The population of common raven in Czech Republic is rising recently (Šťastný & Bejček 2008), therefore the ravens occur in new areas, where magpies are not familiar with them. The predation pressure from the raven can therefore differ among particular magpie pairs, which can induce different reaction. Moreover, we conducted our experiments after the chicks fledged. In such situation the raven is no longer a threat to youngs and the parents may differ in their ability to evaluate this threat. The importance of the individual experience with the predator on the antipredator reaction was showed repeatedly (McLean et al. 1999; Kullberg & Lind 2002; Carlson et al. 2017) and can be thus expected in magpies as well.

4.7 References

- Ash, J. 1970. Observations on decreasing population on red-backed shrikes. British Birds 63: 165-205, 225-239.
- Baeyens, G. 1981. The role of the sexes in territory defence in the Magpie (*Pica pica*). Ardea 69: 69-82.
- Baker, K. 1993. Identification guide to European non-passerines. British Trust for Ornithology, Norfolk, United Kingdom.
- Barash, D. P. 1975. Evolutionary aspects of parental behavior: distraction behavior of the alpine accentor. Wilson Bulletin 87: 367-373.
- Beránková, J., Veselý, P., Sýkorová, J. & Fuchs, R. 2014. The role of key features in predator recognition by untrained birds. Animal Cognition 17: 963-971.
- Buitron, D. 1983. Variability in the responses of black-billed magpies to natural predators. Behaviour 87: 209-235.
- Carlson, N. V., Healy, S. D. & Templeton, C. N. 2017. Hoo are you? Tits do not respond to novel predators as threats. Animal Behaviour 128: 79-84.
- Caro, T. 2005. Antipredator defences in birds and mammals. – Univ. of Chicago Press, Chicago
- Courter, J. R. & Ritchison, G. 2010. Alarm calls of tufted titmice convey information about predator size and threat. Behavioral Ecology 21: 936-942.
- Cramp, S. & Perrins, C. M. 1994. Birds of the western Palearctic, vol. 8. – Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S., Perrins, C. M., & Brooks, D. J. 1994. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol. 8. Crows to Finches. – Oxford University Press.
- Cunha, F. C. R. D., Fontenelle, J. C. R. & Griesser, M. 2017. Predation risk drives the expression of mobbing across bird species. Behavioral Ecology 28: 1517-1523.
- Curio, E. 1975. The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: a study of avian visual perception. Animal Behaviour 23: 1-115.
- Curio, E., Regelmann, K. & Zimmermann, U. 1985. Brood defence in the great tit (*Parus major*): the influence of life-history and habitat. Behavioral Ecology and Sociobiology 16: 273-283.
- Davies, N. B. & Welbergen, J. A. 2008. Cuckoo-hawk mimicry? An experimental test. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 275: 1817-1822.
- Dutour, M., Lena, J. P. & Lengagne, T. 2016. Mobbing behaviour varies according to predator dangerousness and occurrence. Animal Behaviour 119: 119-124.

- Fuchs, R., Veselý, P. & Nácarová, J. 2019. Predator Recognition in Birds: The Use of Key Features. Springer, Cham, Switzerland.
- Graham, I. M., Redpath, S. M. & Thirgood, S. J. 1995. The diet and breeding density of Common Buzzards *Buteo buteo* in relation to indices of prey abundance. *Bird Study* 42: 165-173.
- Griesser, M. 2009. Mobbing calls signal predator category in a kin group-living bird species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276: 2887-2892.
- Hralová, S. 2006. Hnízdní biologie straky obecné (*Pica pica*) v urbáním a rurálním prostředí [Breeding biology of the Black-billed Magpie (*Pica pica*) in urban and rural habitat. Master thesis in Czech.] – 57 p., Charles University, Prague, Czech Republic.
- Husby, M. 1986. On the adaptive value of brood reduction in birds: experiments with the magpie *Pica pica*. *The Journal of Animal Ecology* 55: 75-83.
- Kitowski, I. 2009. Social learning of hunting skills in juvenile marsh harriers *Circus aeruginosus*. *Journal of ethology* 27: 327-332.
- Krama, T. & Krams, I. 2005. Cost of mobbing call to breeding pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Behavioural Ecology* 16: 37-40.
- Kullberg, C. & Lind, J. 2002. An experimental study of predator recognition in great tit fledglings. *Ethology* 108: 429-441.
- Lepš, J. & Šmilauer, P. 2003. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge university press, Cambridge, United Kingdom.
- Lorenz, K. 1939. Vergleichende verhaltensforschung. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft Zoologischer Anzeiger*, Supplement 12: 69-102.
- Louette, M. 2000. Evolutionary exposition from plumage pattern in African Accipiter. *Ostrich* 71: 45-50.
- Lyon, B. E. & Montgomerie, R. D. 1986. Delayed plumage maturation in passerine birds: reliable signaling by subordinate males? *Evolution* 40: 605-615.
- McCann, K. I. & Kemp, A. C. 1994. Hunting behaviour of a fledgling Greater Kestrel *Falco rupicoloides* and its mother during the post-fledging period. *Ostrich* 65: 1-6.
- McLean, I. G., Hölzer, C. & Studholme, B. J. 1999. Teaching predator-recognition to a naive bird: implications for management. *Biological Conservation* 87: 123-130.
- McLean, I. G., Smith, J. N. M. & Stewart, K. G. 1986. Mobbing behaviour, nest exposure, and breeding success in the American robin. *Behaviour* 96: 171-186.
- Menq, W. 2013 Mimicry in birds of prey and the curious case of Leptodon do Pará. *Aves de Rapina Brasil*. <http://www.avesderapinabrasil.com>.

- Møller, A.P. 1985. Communal roosting in the Magpie (*Pica pica*). – Journal of Ornithology 126: 405-419.
- Montgomerie, R. D. & Weatherhead, P. J. 1988. Risks and rewards of nest defence by parent birds. The Quarterly Review of Biology 63: 167-187.
- Nácarová, J., Veselý, P., & Fuchs, R. 2018. Effect of the exploratory behaviour on a bird's ability to categorize a predator. Behavioural processes 151: 89-95.
- Rands, S. A. 2012. Mobbing and sitting tight at the nest as methods of avoiding brood parasitism. Interface Focus 2: 217-225.
- Rebollo, S., García-Salgado, G., Pérez-Camacho, L., Martínez-Hesterkamp, S., Navarro A., Fernández-Pereira JM. 2017. Prey preferences and recent changes in diet of a breeding population of the Northern Goshawk *Accipiter gentilis* in Southwestern Europe. Bird Study 64: 464-475.
- Rösner, S., Selva, N., Müller, T., Pugacewicz, E., & Laudet, F. 2005. Raven *Corvus corax* ecology in a primeval temperate forest. Ptaki krukowate Polski [Corvids of Poland]. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, 385-405.
- Rutz, C., Bijlsma, R. G., Marquiss, M. I. C. K. & Kenward, R. E. 2006. Population limitation in the Northern Goshawk in Europe: a review with case studies. Studies in Avian Biology 31: 158.
- Scaife, M. 1976. The response to eye-like shapes by birds. I. The effect of context: a predator and a strange bird. Animal Behaviour 24: 195-199.
- Shedd, D. H. 1982. Seasonal variation and function of mobbing and related antipredator behaviors of the American robin (*Turdus migratorius*). Auk 99: 342-346.
- Šťastný, K. & Bejček, V. 2008 Krkavec velký – rozporuplný zástupce naší ptačí fauny. Svět myslivosti 9(06/08).
- Strnad, M., Němec, M., Veselý, P. & Fuchs, R. 2012. Red-backed Shrikes (*Lanius collurio*) adjust the mobbing intensity, but not mobbing frequency, by assessing the potential threat to themselves from different predators. Ornis Fennica 89: 206-215.
- Taylor, A. H. 2014. Corvid cognition. Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science 5: 361-372.
- Tome, D., Krofel, M. & Mihelic, T. 2009. The diet of the raven *Corvus corax* in south-west Slovenia. In Annales: Series Historia Naturalis 19: 161.
- Toyne, E. P. 1998. Breeding season diet of the Goshawk *Accipiter gentilis* in Wales. Ibis 140: 569-579.
- Trnka, A., Trnka, M. & Grim, T. 2015. Do rufous common cuckoo females indeed mimic a predator? An experimental test. Biological Journal of the Linnean Society 116:134-143.
- Vergara, P. & Fargallo, J. A. 2007. Delayed plumage maturation in Eurasian kestrels: female mimicry, subordination signalling or both? Animal Behaviour 74: 1505-1513.

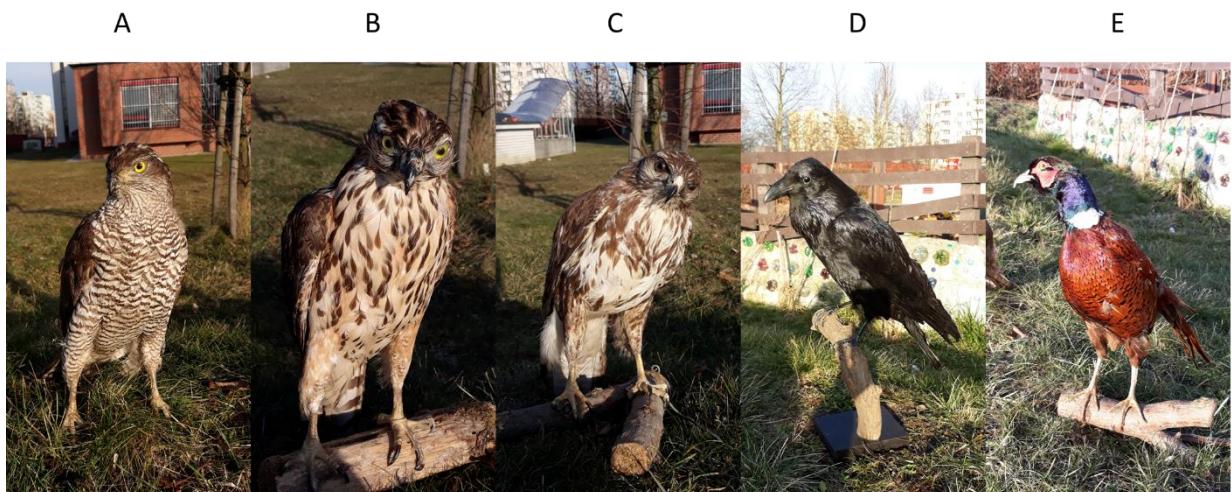
Veselý, P., Buršíková, M. & Fuchs, R. 2016. Birds at the winter feeder do not recognize an artificially coloured predator. Ethology 122: 937-944.

Windt, W. & Curio, E. 1986. Clutch Defence in Great Tit (*Parus major*) Pairs and the Concorde Fallacy. Ethology 72: 236–242.

Zawadzka, D. & Zawadzki, J. 1998. The Goshawk *Accipiter gentilis* in Wigry National Park (NE Poland) – numbers, breeding results, diet composition and prey selection. Acta Ornithologica 33:181-190.

Zorina, Z. A. & Obozova, T. A. 2012. New data on the brain and cognitive abilities of birds. Biology Bulletin 39: 601-617.

4.8 Supplementary material



*Figure S1: Stuffed dummies presented in the experiments. A – adult female of northern goshawk (*Accipiter gentilis*), B – juvenile female of northern goshawk, C – juvenile female of common buzzard (*Buteo buteo*), D – adult male of common raven (*Corvus corax*), E – adult male of common pheasant (*Phasianus colchicus*).*