

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



Bc. Ondřej Fišer

Význam obličeje a velikosti těla v rozpoznávání predátorů netrénovanými ptáky

The role of the face and the body size in predators' recognition by untrained birds

Diplomová práce

Školitel: doc. RNDr. Roman Fuchs, CSc.

Praha, 2021

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 10. srpna 2021

Bc. Ondřej Fišer

Poděkování

Hluboce děkuji mému školiteli Romanu Fuchsovi za cenné rady, připomínky, zkušenosti, ale hlavně za jeho nekonečnou trpělivost a vstřícnost. Dále velmi děkuji Míše Syrové za všechny terénní tipy a triky, skvělou organizaci při sběru dat a neustálou psychickou podporu, Petru Veselému za cenné připomínky k manuskriptu a pomoc při statistickém zpracování, Kátě Antonové za klid a pohodu, které pravidelně rozdávala, Ladce, Martě, Ádě, Kubovi za pomoc v terénu, Janě a Alešovi za nejlepší terénní základny pod sluncem. Také moc děkuji Štěpánovi, že vytrvale obětuje svůj prázdninový čas ťuhýkům a poslouchá má moudra do života. Velké díky patří mé rodině, která ve mě vždy věřila. V neposlední řadě děkuji Zuzan, ona ví, za co.

Mám vás rád, ťuhýci!

Abstrakt

Obličej hraje mimořádně významnou roli v lidské komunikaci. Umožňuje individuální rozpoznání člověka a přináší o něm i další informace, například sociální nebo emoční. Lidská psychologie ukázala, že rozpoznání obličejů využívá specifický kognitivní proces nazvaný holistické vnímání. V posledních desetiletích se ukazuje, že hraje významnou roli i v komunikaci zvířat. Role obličeje u ptáků však byla dosud studována jen okrajově. V první části své diplomové práce jsem testoval, zda změna uniformní konfigurace ptačího obličeje (oči nahoře, pod nimi zobák) ovlivní schopnost ťuhýka obecného (*Lanius collurio*) rozpoznat potenciálního ptačího predátora. Vzhledem k nepříznivým podmínkám v obou hnízdních sezónách, kdy probíhaly experimenty, nelze z výsledků vyvozovat jednoznačnější závěry. Ty pouze naznačují, že ťuhýk změny konfigurace vnímá.

Podstatnou vlastností všech predátorů je jejich velikost, která ovlivňuje mimo jiné i schopnost kořisti se jim bránit. Několik studií již nepřekvapivě zjistilo, že ptáci různě velké druhy predátorů rozlišují. V druhé části své diplomové práce jsem vyhodnotil experimenty, v nichž byly ťuhýkovi obecnému předloženy atrapy dvou druhů predátorů s modifikovanou velikostí (zmenšené vrány a zvětšené sojky). Ťuhýk na zvětšené sojky reagoval s nižší agresivitou, zatímco na zmenšené vrány agresivita vzrostla nepatrně. Je tedy zřejmé, že ťuhýk velikost predátora vnímá jako samostatný parametr a reaguje na něj.

Klíčová slova: rozpoznávání obličejů, holistické vnímání, ťuhýk obecný, rozpoznávání predátorů, netrénovaní ptáci, velikost predátora

Abstract

The face plays an extremely important role in human communication. It enables individual recognition and provides other information about the person, such as social or emotional information. Human psychology has shown that face recognition uses a specific cognitive process called holistic processing. In recent decades, it has been shown to play an important role in animal communication as well. In the first part of my thesis, I tested whether changing the uniform configuration of a bird's face would affect the ability of the red-backed shrike (*Lanius collurio*) to recognize a potential predator. Due to unfavourable conditions in both breeding seasons when the experiments were conducted, no firm conclusions can be drawn from the results. They only suggest that the shrike perceives the configuration changes.

An essential characteristic of all predators is their size, which affects the ability of prey to defend themselves. Several studies have already found that birds discriminate between different predators of different sizes. In the second part of my thesis, I evaluated experiments in which shrikes were exposed to dummies of two predator species with modified size. The shrikes responded with less aggression to the enlarged jays, whereas aggression increased only slightly to the shrunken crows. Thus, it is clear that the shrike perceives predator size as a separate parameter and responds to it.

Key words: face recognition, holistic processing, red-backed shrike, predator recognition, untrained birds, predator's size

Obsah

1 Úvod.....	1
2 Literární přehled.....	2
2.1 Holistické vnímání	2
2.2 Holistické vnímání u zvířat	4
3 Cíle práce	10
4 Metody	11
4.1 Lokalita a materiál.....	11
4.2 Testované druhy a modelový organismus	11
4.3 Prezentované stimuly	12
4.4 Experimentální design.....	13
4.5 Vyhodnocení experimentu.....	13
4.6 Statistická analýza	14
5 Výsledky	15
5.1 Nálety bez kontaktu.....	16
5.2 Přelety nad atrapou.....	17
5.3 Hlídní.....	18
5.4 Mnohorozměrné analýzy	20
6 Diskuse.....	24
7 Závěr	27
8 Seznam použité literatury.....	28
Manuscript	39
The importance of size in predator recognition by untrained birds.....	39
Introduction	39
Methods.....	42
Study area and material	42
Study species	42
Experimental design	43
Recorded behaviour and statistical analyses.....	43
Results	44
All attacks – Crows	44
Attacks with contact – Crows.....	45
All attacks – Jays.....	47
Attacks with contact – Jays	47
Discussion	49
References	51

1 Úvod

Zvířata rozpoznávají, tj. diskriminují a kategorizují, ve svém okolí nejrůznější objekty (Shettleworth, 2010). Patří mezi ně i jiní živočichové. Jedná se o příslušníky stejného druhu (Hepper, 1986), kořist (Curio, 1976) a v neposlední řadě i potenciální predátory (Griffin, 2004). Rozpoznávání predátorů je pro zvíře zcela klíčovou schopností, díky které dovede podstatně zvýšit naději na své přežití (Lima a Dill, 1990). Studium rozpoznávání predátorů přináší dva okruhy otázek. V prvním se ptáme, nakolik a jak přesně jsou je živočichové schopni rozpoznat. Druhý se snaží zjistit, jaká vodítka k tomu používají (Fuchs, Veselý, & Nácarová, 2019).

Schopnost rozpoznat predátory byla poměrně intenzivně zkoumána u nejrůznějších skupin živočichů: bezobratlých (např. Alcaraz a Arce, 2017), ryb (např. Goiran a Shine, 2020), obojživelníků (např. Relyea, 2003), savců (např. Bleicher et al., 2016) a v neposlední řadě ptáků (např. Carlson et al., 2017a). Tyto a další studie ukazují, že zvířata dovedou k rozpoznání predátora využívat chemická (např. Rolla et al., 2019), akustická (např. Yu et al., 2020), a vizuální vodítka (např. Carlson et al., 2017b). Detailnímu studiu rozpoznávacího procesu se však nevěnují.

Studie na ptácích pracují převážně s vizuálním rozpoznáváním, přestože ptáci mohou využívat také akustická (např. Yu et al., 2020) a dokonce pachová (např. Amo et al., 2011) vodítka. Díky svému vynikajícímu zraku ptáci dovedou vnímat na objektech drobnější detaily než člověk (Stemmler et al., 2018).

Již od dob vzniku etologie se předpokládá, že ptáci rozpoznávají predátory na základě přítomnosti tzv. klíčových znaků (pro přehled Fuchs et al., 2019). Jejich význam dokládají i současné manipulační experimenty. Sýkory koňadry (*Parus major*) (Beránková, Veselý, Sýkorová, & Fuchs, 2014) ani ťuhýci obecní (*Lanius collurio*) (Němec, Kučerová, Veselý, & Fuchs, 2021) nerozpoznali predátory, jejichž zobák, oči a pařáty (potenciální klíčové znaky) byly zaměněny za zobák, oči a pařáty neškodných druhů. Při rozpoznávání však ptáci využívají i další vodítka. Charakteristické prvky zbarvení, které umožňují rozlišit jednotlivé druhy (Veselý, Buršíková, & Fuchs, 2016), lze považovat za svého druhu klíčové znaky. Schopnost rozpoznat predátora však ovlivňuje i textura povrchu předkládané atrapy predátora (Němec et al., 2015) nebo uspořádání jednotlivých částí těla (Nováková, Veselý, & Fuchs, 2017, 2020).

Zadaným tématem mé diplomové práce bylo testování významu konfigurace obličeje pro rozpoznání ptačího predátora t'uhým obecným. Z důvodů nepříznivých klimatických podmínek v obou sezónách, kdy probíhaly experimenty, byl shromážděný materiál málo kvalitní. Využil jsem proto pro rozšíření, a především zvýšení atraktivity předložené diplomové práce i dosud nezpracované starší experimenty věnované testování významu velikosti ptačího predátora na stejném modelovém druhu. Vyhodnotil jsem terénní záznamy a získané výsledky zpracoval ve formě manuskriptu.

2 Literární přehled

2.1 Holistické vnímání

Studie na člověku (pro přehled Tanaka a Gordon 2011), ale i na zvířatech, především holubech (pro přehled Soto a Wasserman 2014) ukázaly, že vnímání objektů může být buď komponentové nebo konfigurační. Objekty mohou být rozpoznány buď dle přítomnosti dílčích komponentů nebo dle jejich prostorového uspořádání tvořící konfiguraci (McKone a Robbins, 2011). U člověka však bylo prokázáno, že užívá i odlišný způsob, který byl nazván vnímání holistické (Tanaka a Gordon, 2011). Pokud vnímáme komponenty objektu i jejich konfiguraci vzájemně rovnocenně jako ucelený komplex, pak vnímáme objekt holisticky. Pokud se jedna z těchto informací pozmění, dojde ke zhoršení holistického vnímání a následně ke zhoršení rozpoznání (Tanaka a Gordon, 2011; Tanaka a Simonyi, 2016).

Studium holistického vnímání je pevně spojeno se studiem individuálního rozpoznávání obličejů. Pokud chceme obličej správně rozpoznat, musíme ho během krátké doby velmi podrobně zanalyzovat. To umožňuje jeho holistické vnímání. Pomocí holistického vnímání okolní obličej rozpoznáme rychle a spolehlivě (Tanaka a Gordon, 2011). Obličej má tři hlavní uniformní komponenty: oči, nos, ústa. Tyto komponenty spolu tvoří základní (oči nad nosem, ústa pod nosem), opět uniformní konfiguraci (Maurer, Le Grand, & Mondloch, 2002). Současně se ale jednotlivé komponenty a jejich konkrétní konfigurace individuálně velmi liší. V holistickém vnímání tuto individuální konfigurační a komponentovou informaci integrujeme (Tanaka a Gordon, 2011; Tanaka a Simonyi, 2016).

Specifičnost holistického vnímání byla již doložena i neurofyziologicky (např. Dekowska et al. 2008), nicméně první doklady se opíraly o behaviorální experimenty. Samotné holistické vnímání bylo testováno pomocí několika behaviorálních úloh. Nejstarší z nich, inverzní úloha, porovnává rozpoznávání lidského obličeje v klasickém vzpřímeném zobrazení a v invertované podobě. Vlivem tzv. inverzního efektu dojde k narušení vnímání konfigurace, zhoršení holistického vnímání invertovaného obličeje a schopnost jeho rozpoznání se zhorší (Murphy, Gray, & Cook, 2020; Yin, 1969). Projevem inverzního efektu je i tzv. „Thatcher“ efekt, nazvaný tak proto, že byl poprvé popsán na upravené fotografii Margaret Thatcherové (Thompson, 1980). Na obličejí byly převráceny oči, nos a ústa, takže obličej působil groteskně. Pokud byl však takto upravený obličej celý invertován, jeho grotesknost zmizela. Působením inverzního efektu zároveň došlo k mírnému zhoršení přesného vnímání komponentů, takže jejich záměna za jiné byla hůře rozeznatelná (Psalta, Young, Thompson, & Andrews, 2014).

Jako doklad pro vnímání lidského obličeje coby celku sloužila dále tzv. „part-whole“ úloha. Pokud byly oči konkrétního obličeje vyjmuty a rozlišovány lidmi mimo obličej v izolaci, bylo toto rozpoznání méně přesné než v kontextu celého obličeje (Tanaka a Farah, 1993; Zhang et al., 2017).

Posledním dokladem holistického vnímání obličeje je úloha kompozitní. Testovaná osoba se naučí rozpoznat samostatnou polovinu obličeje. Následně je jí předložen obličej složený ze dvou různých polovin (kompozitů). Naučená polovina je mnohem snadněji a rychleji rozeznatelná, pokud jsou poloviny od sebe částečně odděleny, než když jsou neodděleny. Toto neplatí, pokud se celý kompozit převrátí. Rozpoznání poloviny po inverzi je snadnější, protože dojde k částečné ztrátě konfigurace a testovaná osoba se zaměří hlavně na komponenty (McKone a Yovel, 2009; Richler a Gauthier, 2014; Young et al., 1987).

Původně se předpokládalo, že člověk uplatňuje holistické vnímání pouze při rozpoznávání lidských obličejů, neboť se jedná o mimořádně náročný kognitivní proces (McKone a Robbins, 2011). Obličej slouží nejen k individuálnímu rozpoznání osoby, ale poskytuje i mnoho dalších informací (Bruce a Young, 2012). Nicméně studie, které tento předpoklad testovaly, ukázaly, že možnost vidět dané části objektu v rámci celku zlepšila rozpoznání např. u buněčných organel (Tanaka a Gauthier, 1997), lidských postav (Seitz, 2002), počítačově namodelovaných figurek (Ashworth et al., 2008; Gauthier a Tarr, 1997) či aut (Rezlescu, Susilo, Chapman, & Caramazza, 2017). Zdá se, že je možné vnímat objekty celistvě, pokud splňují tři základní podmínky: 1) individuální rozlišitelnost; 2) kanonickou orientaci; 3) současnou komplexitu a uniformitu (Rezlescu, Susilo, Chapman, et al., 2017; Rezlescu, Susilo, Wilmer, & Caramazza, 2017). Ukazuje se také, že čtvrtou podmínkou pro holistické vnímání

objektů může být vlastní intenzivní zkušenost. Pokud pokusné osoby měly zkušenosti s auty, rukopisy nebo s plemeny psů, tak se u obrázků s těmito objekty objevil inverzní efekt (Bruyer a Crispeels, 1992; Curby et al., 2009, 2019; Diamond a Carey, 1986; Rezlescu et al., 2017a). V současné době se dokonce jeví pravděpodobné, že zcela neznámé objekty, které mají charakter celku, mohou indukovat holistické vnímání (Curby a Moerel, 2019; Curby et al., 2019).

2.2 Holistické vnímání u zvířat

Původně se předpokládalo, že je holistické vnímání výlučnou schopností člověka, jejíž vznik byl podmíněn jeho složitými sociálními vztahy, které vyžadují rychlé individuální rozpoznání (McKone a Robbins, 2011). Samotný obličej v kontextu lidské percepce obsahuje velké množství informací např. individuální, emoční, strukturální apod. (Bruce a Young, 1986), ale také např. o sexualitě, atraktivitě (Zebrowitz, 2011). Přesto stejně jako byla vyvrácena představa, že se holistické vnímání omezuje na rozpoznávání obličejů, objevují se v posledních 20 letech více či méně přesvědčivé doklady toho, že holistické vnímání používají i zvířata (Avarguès-Weber et al., 2018; Burke a Sulikowski, 2013; Lansade et al., 2020). Výzkum se ubíral dvěma směry.

2.2.1 Úlohy převzaté z lidské psychologie

První směr aplikoval na zvířata behaviorální experimenty používané u člověka, zvláště pak inverzní úlohu. Soustředil se z pochopitelných důvodů především na primáty. Inverzní efekt byl u primátů nalezen např. u šimpanzů učenlivých (*Pan troglodytes*) (Tomonaga, 1999, 2007; Tomonaga a Imura, 2015) nebo makaků rhesus (*Macaca mulatta*) (Tomonaga, 1994), ale některým studiím se ho prokázat nepodařilo (pro přehled Parr 2011). Také u orangutanů sumaterských (*Pongo abelli*) inverzní efekt nalezen nebyl (Marsh a MacDonald, 2008).

Shrnující metaanalýza (Griffin, 2020) se zaměřila právě na inverzní efekt u primátů, který můžeme považovat za jeden z dokladů holistického vnímání obličejů. Z celkových 84 prací o rozpoznávání obličejů u primátů jen pouze 16 odpovídalo kritériím pro metaanalýzu. Po vyhodnocení velikosti všech statistických efektů autor tvrdí, že u primátů je něco jako inverzní efekt přítomno. Invertování obličejů zhoršilo úspěšnost rozpoznávání více než invertování jiných objektů, také velikost celkového efektu byla pro obličej větší ($b = 0,31$).

Jenže tento výsledek nevyšel statisticky signifikantně ($p = 0,06$). Příčinou může být dle autora např. velká metodologická různorodost a nízké počty testovaných jedinců. Autor také zdůrazňuje, že výsledky získané z behaviorálních studií na primátech chovaných v zajetí nelze zcela zobecňovat na divoce žijící populace (Griffin, 2020).

Na stejném principu založený „Thatcher“ efekt byl nalezen u šimpanzů (Weldon, Taubert, Smith, & Parr, 2013), makaků rhesus (Adachi, Chou, & Hampton, 2009; Dahl, Logothetis, Bühlhoff, & Wallraven, 2010) a kotulů veverovitých (*Saimiri sciureus*) (Nakata a Osada, 2012). U paviánů guinejských (*Papio papio*) tento efekt nalezen nebyl. Paviáni nebyli schopni úspěšně rozeznat „zthatcherovaný“ obličej od normálního (Parron a Fagot, 2008).

Inverze obličejů zhoršila také vzájemné rozeznání ovcí domácích (*Ovis aries*) (Kendrick, Atkins, Hinton, Heavens, & Keverne, 1996), ale nepřevrácené lidské obličejů, které byly však různě natočeny, ovce rozpoznaly celkem bez problému (Knolle, Goncalves, & Jennifer Morton, 2017). Inverzní efekt byl nalezen u psů domácích (*Canis lupus familiaris*). Byl však přítomný u všech třech kategorií stimulů (lidské obličejů, psí obličejů, jiné objekty), což může ukazovat na vnímání, které není specifické pro obličejů (Racca et al., 2010). Inverzní efekt byl překvapivě objeven také u ryby medaky japonské (*Oryzias latipes*). Tato ryba rozpoznala jiné jedince podle pachu, ale i podle obličejů. Po umístění ryby do jiné nádržky, než se vyskytoval rozpoznávaný jedinec (ztráta pachové stopy), mělo rozpoznání dle obličejů stále vysokou úspěšnost. Pokud byl obličej pomalován, ryba stále velmi úspěšně rozlišovala mezi jedinci. Když došlo k inverzi těchto obličejů, rozpoznání se zhoršilo, na rozdíl od převrácení kontrolních objektů (Wang a Takeuchi, 2017). Naopak vosík (*Polistes fuscatus*) neměl s inverzí při rozpoznávání jedinců stejného druhu žádný problém. Je možné, že potkávat invertovaného druhu není pro vosíky nijak neobvyklé, takže u něj něco jako inverzní efekt přítomné není (Tibbetts, Den Uyl, Dwortz, & McLean, 2019).

Testování inverzního efektu se nevyhnulo ani ptákům. Prvně byl testován u andulky vlnkované (*Melopsittacus undulatus*). Andulka rozpoznala obličej svých druhů mnohem lépe v normální pozici oproti inverzi (Brown a Dooling, 1993). Když byl podobný experiment s inverzí proveden o rok později na holubech domácích (*Columba livia*), inverzní efekt nalezen nebyl (Phelps a Roberts, 1994). Autoři předložili holubům obrázky opičích obličejů, jejichž rozpoznání se po inverzi nezhoršilo. To se opakovalo i po předložení stimulů s holubími obličejů, které opět holubi rozpoznali stejně dobře v inverzi i mimo ni. Tyto stimuly ani samotnou metodiku však autoři ve studii detailně nepopsali. Inverzní efekt také nebyl přítomný ani v pokusech s vránou obecnou (*Corvus corone*). Rozpoznání obličejů vrány bylo sice inverzí

zhoršené, ale tento samý výsledek byl zjištěn i při invertování kontrolního stimulu (část domu) (Brecht, Wagener, Ostojic, Clayton, & Nieder, 2017).

Srovnání a interpretaci jednotlivých studií ztěžuje odlišná metodika inverzních experimentů. Některé studie porovnávají pouze obličej v normální poloze a v inverzi (např. Brown a Dooling 1993; Tomonaga 1994; Weiss et al. 2000). Jiné studie pracují s tím, že inverzní efekt lze potvrdit pouze pokud je přítomné porovnání obličejů s kontrolním stimulem (např. Yin 1969; Tomonaga 1999; Rossion 2008; Wang a Takeuchi 2017).

Úloha nazvaná „part-whole“ byla testována u včel medonosných (*Apis mellifera*) a vos obecných (*Vespa vulgaris*). Části lidského obličejce umístěné v izolaci rozpoznaly hůře, než když tyto části byly přítomné v obličejí, přestože nemají pro tuto schopnost jasné ekologické uplatnění (Avarguès-Weber et al., 2018). Podobný design experimentu byl testován také na vosicích druhu *Polistes fuscatus* a *Polistes dominula* (Tibbetts, Pardo-Sanchez, Ramirez-Matias, & Avarguès-Weber, 2021). Výsledky ukázaly, že úspěšnější rozpoznávání dílčích komponentů obličejů jedinců stejného druhu v kontextu celého obličejce oproti komponentům předkládaným izolovaně bylo prokázáno jen u vosíků druhu *P. fuscatus*. Proto autoři tvrdí, že holistické vnímání vzniká u konkrétních druhů živočichů selekcí vyvolanou potřebou rozpoznávání okolních objektů, takže se jedná o druhově specifickou adaptaci. Překvapivé je zjištění, že „part-whole“ úloha nefungovala při rozpoznávání jedinců jiného druhu, což odporuje výsledkům předešlé studie na vosách a včelách (Avarguès-Weber et al., 2018; Tibbetts et al., 2021). Holubi domácí ve studii Patton et al. (2010) reagovali na obrázky samic dvořením. Byl jim předložen kompletní samičí obličej a pak jeho dílčí komponenty v izolaci. Reakce na izolované dílčí komponenty byla mnohem nižší, takže možnost vidět obličej jako celek reakci zintenzivnila.

Kompozitní úloha byla testována pouze na šimpanzích, chápanech středoamerických (*Ateles geoffroyi*) a makacích rhesus. Šimpanzi měli velký problém rozpoznat složené kompozity, ale přítomnost kompozitního efektu se statisticky neprokázala (Parr, Heintz, & Akamagwuna, 2006). Makaci rhesus spojené kompozity složené z různých obličejů makaků rozpoznali hůře než oddělené (Dahl, Logothetis, & Hoffman, 2007). Navíc pomocí „eye-trackeru“ autoři zjistili, že u spojeného kompozitu makaci většinu času pozorovali oblast očí, i když došlo k záměně spodní poloviny kompozitu. Naopak u oddělených kompozitů intenzivněji zkoumali spodní polovinu obličejce. To dle autorů potvrzuje holistické vnímání celistvého obličejce, neboť oblast očí je pro tento typ vnímání nejdůležitější (Dahl et al., 2007). Chápani také rozpoznávali oddělené poloviny obličejce jedinců stejného druhu lépe, než když byl kompozit celistvý (Taubert a Parr, 2009). V té samé studii makaci rhesus tento efekt vykázali

pouze u šimpanzích obličejů, zatímco u chápanů šimpanzí obličej takto vnímány nebyly. Nicméně je třeba dodat, že obličej makaků v této studii nebyly předloženy (Taubert a Parr, 2009).

2.2.2 Další behaviorální úlohy

Druhý směr výzkumu se soustředil na význam obličej v rozpoznávání vlastního druhu, ale i jiných živočichů včetně člověka. Část studií testovala i schopnost individuálního rozpoznávání vlastního druhu. Některé tyto studie zahrnovaly manipulace s komponenty nebo konfigurací obličej, avšak odlišné od již zmíněných behaviorálních úloh. Nejbližší náš příbuzný šimpanz učenlivý dovede vnímat změny v komponentech i v konfiguraci obličejů (Parr, 2011; Parr et al., 2006; Tomonaga a Imura, 2015). Orangutani sumaterští známé jedince rozpoznávali mnohem hůře, pokud došlo k odstranění očí nebo jejich úpravě (Marsh a MacDonald, 2008). Táž studie také doložila, že orangutani vnímají více komponentů najednou. Pokud došlo k jedné minoritní změně na obličej, rozpoznání bylo stále poměrně spolehlivé. Dalšími kandidáty se jeví chápani středoameričtí, kteří mají kvůli rychle se měnící sociální dynamice uvnitř tlup individuální rozpoznávání na vysoké úrovni (Amici, Aureli, & Call, 2008; Parr, 2011). U makaků rhesus nejsou výsledky behaviorálních studií nejsou tak přesvědčivé jako u šimpanzů. Nicméně výsledky studií naznačují, že makakové rhesus vnímají komponentové i konfigurační změny obličej (Adachi et al., 2009; Parr, 2011; Parr et al., 2008; Rossion a Taubert, 2019). Totéž platí i pro makaky japonské (*Maccaca fuscata*) (Sugita, 2008). V recentním review (Rossion a Taubert, 2019) autoři shrnují, že nehumánní primáti nedosáhnou takové přesnosti v individuálním rozpoznávání jako lidé. Jedním z hlavních důvodů může být to, že lidé jsou vystavováni v mnohem větší míře jiným cizím obličejům, než je tomu tak u ostatních primátů. Přesto je obličej pro primáty velmi důležitým zdrojem informací v sociálních interakcích.

Z dalších savců ovce domácí vnímá a preferuje obličej přednostně před geometrickými tvary či jinými objekty. Je pravděpodobné, že to umožňuje soužití ovcí v sociálním uskupení (Kendrick et al., 1996; Knolle et al., 2017). Vzájemné rozpoznání podle obličej (i různě natočeného) v rámci neanonymního stáda bylo nalezeno také u tura domácího (*Bos taurus*) (Coulon, Deputte, Heyman, & Baudoin, 2009). Psi domácí rozpoznávají obličej jiných psů nebo lidí (Mongillo, Scandurra, Kramer, & Marinelli, 2017; Racca et al., 2010; Somppi, Törnqvist, Hänninen, Krause, & Vainio, 2014). Nejvíce času tráví psi pozorováním očí, což

potvrzuje důležitost tohoto komponentu i u jiných zvířat než jen primátů (Leopold a Rhodes, 2010; Somppi et al., 2014). Dalším savcem, který nejspíš dovede rozpoznávat lidské obličej, je kůň domácí (*Equus caballus*). Pokud byla lidská hlava jinak zbarvená či měla zakryté vlasy nebo oči, kůň stále rozpoznával obličej velmi úspěšně (Lansade et al., 2020). Autoři se domnívají, že to může sloužit jako doklad pro holistické vnímání, neboť i při zakrytí/změně určité části hlavy kůň osobu stále rozpoznával. To je ovšem dokladem nejasností, které panují u vědců ohledně tohoto fenoménu.

Také ptačí obličej se u různých jedinců téhož druhu liší v dílčích charakteristikách. Dokládá to morfologická studie, která ukázala, že se obličej vrány hrubozobé (*Corvus macrorhynchos*) liší v 26 znacích (vzdálenost zobáku od očí, velikost očí, velikost zobáku apod.) (Kondo a Izawa, 2014). Nejstarší práce se ovšem soustředily na rozpoznávání druhů, a nikoliv jedinců téhož druhu. Již v roce 1969 vyšla studie (Candland, 1969), která naznačovala, že si kur domácí (*Gallus gallus f. domestica*) všimá na okolních jedincích hlavně obličej. Samotná citlivost ptáků na změny v obličejí byla poprvé zjištěna u lejsků černohlavých (*Ficedula hypoleuca*). Pokud autor změnil na obličejí predátora oči, lejskova antipredační odpověď se výrazně snížila (E. Curio, 1975). Také když byly zakryty oči poštolky obecné (*Falco tinnunculus*), kur domácí se poštolce víceméně přestal vyhýbat (Scaife, 1976). V úvodu již zmíněná studie Beránkové et al. (2014) modifikovala zobák a oči v obličejí atrapy krahujce obecného (*Accipiter nisus*) a sledovala reakci sýkory koňadry na takto pozměněného predátora. Sýkora projevovala stresové chování s menší intenzitou, když byly krahující oči nahrazeny holubími. Pokud byl ale na dravčím obličejí umístěn holubí zobák, sýkory se pořád velmi bály. To může opět naznačovat, že oči jsou velmi důležitý komponent pro rozpoznání predátora (Beránková et al., 2014). Podobně ůhýk obecný nerozpoznal jako nebezpečného predátora modifikovanou poštolku obecnou. Pokud byly na ní nahrazeny klíčové znaky (pařáty, zobák, oči) za holubí, ůhýk na ni intenzivně neútočil (Němec et al., 2021).

Rozpoznání jedinců vlastního druhu podle obličejí bylo velmi úspěšné u andulky vlnkované (Brown a Dooling, 1992; Trillmich, 1976). Pokud tyto obličejí byly různě zamíchány, takže neměly zachovanou uniformní konfiguraci komponentů, rozpoznání se zhoršilo (Brown a Dooling, 1993). Citlivost na změny komponentů nebo jejich konfigurace v obličejí či jiného stimulu byla také objevena u holubů domácích (Berg, Ward, Dai, Arantes, & Grace, 2014; Kirkpatrick-Steger, Wasserman, & Biederman, 1996, 1998; Matsukawa, Inoue, & Jitsumori, 2004; Patton et al., 2010; Wasserman, Kirkpatrick-Steger, Van Hamme, & Biederman, 1993). Autoři těchto studií často zmiňují problematiku způsobu vnímání obličejí (globální vs. lokální) a přiklánějí se k tomu, že holubi vnímají obličejí spíše globálně (Berg et

al., 2014; Kirkpatrick-Steger et al., 1998). Marzluff et al. (2010) využili toho, že ve městě žijící vrány americké (*Corvus brachyrhynchos*) pokřikují na osoby, které je dříve chytaly a kroužkovaly. Tyto osoby nosily dobře rozpoznatelné obličejové masky a vrány je dle těchto masek úspěšně rozpoznávaly. Pokud taková osoba měla na sobě převrácenou masku, vrány na ni opět reagovaly stejně intenzivně.

Dalším chováním umožňujícím studium role obličeje v rozpoznávání jedinců vlastního druhu netrénovanými zvířaty je dvoření. Samičky křepelek japonských (*Coturnix japonica*) nebyly samci dostatečně rozpoznány, aby následovalo dvoření, pokud jim byl zakryt obličej (Domjan a Nash, 1988). Velmi zajímavá je podobná studie (Shimizu, 1998), kdy autoři holubům pouštěli videozáznam holubích samic a sledovali, kdy se budou holubí samci dvořit. Namlouvání probíhalo málo intenzivně, pokud bylo viditelné jen samičí tělo. Když byla přítomná samotná hlava samice, namlouvání bylo mnohem intenzivnější, nejintenzivnější ovšem bylo při přítomnosti kompletní samice. Studie Patton et al. (2010) manipulovala s dílčími prvky obličeje holubí samice. Zcela prázdný obličej bez znaků byl pro samce nejméně zajímavý. Překvapivé je, že odstranění zobáku redukovalo dvoření mnohem více než odstranění očí. Autoři se domnívají, že zobák je při dvoření z nějakého neznámého důvodu důležitější než oči. V případě, že byla změněna konfigurace samičího obličeje, reakce holubího samce se nijak nezměnila (Patton et al., 2010). V další studii (Rosa-Salva, Mayer, & Vallortigara, 2019) čerstvě narozená kuřata preferovala k následování samici, která neměla zakrytý obličej, což ukazuje na jeho důležitost při imprintingu konspecifiků vylíhlými mláďaty (Rosa-Salva et al., 2019).

Ptáci tedy dovedou individuálně rozpoznávat jedince svého druhu (Brecht a Nieder, 2020). Obličej by v tomto kognitivním procesu mohl hrát důležitou roli (Burke a Sulikowski, 2013; Leopold a Rhodes, 2010). V obličejí nejspíš vnímají při individuálním rozpoznávání změny v komponentech i v jeho konfiguraci. Je ale stále nejisté, jestli při rozpoznávání obličejů používají holistické vnímání. (Clark a Colombo, 2020; Soto a Wasserman, 2014).

Dalším zvířetem schopným rozpoznat lidský obličej je ryba stříkoun (*Toxotes chatareus*) (Newport, Wallis, Reshitnyk, & Siebeck, 2016) a to i tehdy, je-li obličej různě rotován podél vertikální osy (Newport, Wallis, & Siebeck, 2018). Poměrně překvapivě také vosy obecné a včely medonosné dovedly rozpoznat lidský obličej. Autoři tvrdí, že velikost mozku či počet neuronů v procesu rozpoznávání nehraje velkou roli (Avarguès-Weber et al., 2018). Několik prací ukazuje, že bezobratlí dokážou rozpoznat i obličej konspecifických jedinců. Soliterní rak ničivý (*Cherax destructor*) rozpoznával individuálně své konkurenty dle jejich obličejů (Van der Velden, Zheng, Patullo, & Macmillan, 2008). Vosík druhu *Polistes*

fuscatus individuálně rozlišoval mezi jedinci stejného druhu, ale i blízcí příbuzného vosíka *Polistes metricus* (Sheehan a Tibbetts, 2011). Když byly z obličeje odstraněny tykadla nebo změněná konfigurace obličeje, rozpoznání se zhoršilo. Vosíci tedy vnímají konfiguraci i komponenty obličeje (Sheehan a Tibbetts, 2011). V kontextu výsledků této studie a recentně provedené „part-whole“ úlohy (Tibbetts et al., 2021) lze seriózně předpokládat, že vosíci druhu *P. fuscatus* dovedou vnímat obličeje holisticky.

3 Cíle práce

V rozpoznávání predátorů je nepochybně významným faktorem jeho rychlost. Jen rychlé rozpoznání predátora může umožnit jedinci úspěšný únik a přežívání (Lima a Dill, 1990). Tomu by nepochybně přispělo, kdyby ptáci predátora vnímali holisticky, neboť jednou z vlastností holistického vnímání je vysoká rychlost rozpoznání (Tanaka a Simonyi, 2016).

Není ovšem nezbytně nutné, aby byl holisticky vnímaný jenom obličej (McKone a Robbins, 2011). Veškeré předchozí studie buď přímo zaměřené na prokázání holistického vnímání u zvířat, nebo se jej alespoň více či méně dotýkající (pro přehled Leopold a Rhodes, 2010; Parr, 2011; Burke a Sulikowski, 2013; Brecht a Nieder, 2020), se ovšem na obličej soustředily. Proto se jí zabývám ve své diplomové práci i já.

Již celá řada studií ukázala (pro přehled Fuchs et al., 2019), že ptáci reagují na záměnu komponentů obličeje predátora, tedy především zobáku a očí. Ve své diplomové práci jsem se zaměřil na změnu konfigurace těchto komponentů. Provedl jsem terénní experimenty s ťuhýkem obecným a modifikovanou poštolkou obecnou.

Testoval jsem tyto hypotézy:

1. Ťuhýk obecný bude méně agresivní vůči poštolce obecné bez komponentů v obličejí.
2. Ťuhýk bude méně agresivní vůči poštolce obecné se změněnou konfigurací komponentů v obličejí.

4 Metody

4.1 Lokalita a materiál

Experimenty byly prováděny během dvou hnízdních sezón (2019, 2020) v Doupovských horách, Karlovarský kraj (GPS souřadnice 50°9'4.269"N, 13°2'42.224"E). Hnízda byla hledána v otevřených prostorách luk a pastvin studované lokality a poté byl v blízkosti hnízda proveden pokus. Prohledávána byla zejména trnitá křoví hlohu obecného (*Crataegus laevigata*), trnky obecné (*Prunus spinosa*) a růže šípkové (*Rosa canina*). Do pokusu bylo zahrnuto 27 hnízd.

4.2 Testované druhy a modelový organismus

4.2.1 Ťuhýk obecný (*Lanius collurio*)

Pták z čeledi ťuhýkovitých (*Laniidae*) patřící do nadčeledi *Corvoidea*. Čeleď ťuhýkovití by měla být sesterskou linií čeledi krkavcovití (*Corvidae*) (Oliveros et al., 2019). Ťuhýk obecný je schopen ulovit relativně velkou kořist a je také známý pro svou velkou agresivitu při obraně hnízda (Tryjanowski a Goławski, 2004). Dovede rozpoznávat predátory a intenzivně na ně útočit (Němec a Fuchs, 2014; Němec et al., 2021; Nováková et al., 2020; Strnad et al., 2012; Strnadová et al., 2018; Syrová et al., 2016). Hnízdí hlavně v trnitých keřích na loukách a pastvinách ve střední části západního palearktu. Zimuje převážně v jižní a jihovýchodní Africe (Tryjanowski a Sparks, 2001). Je to monogamní a teritoriální pták. Na stavbě hnízda se podílejí obě pohlaví. Samice klade 3-7 vajec a inkubace trvá 14 dní. Mláďata krmí oba rodiče a hnízdo opouštějí zhruba po 14 dnech (Olsson, 1995). Ťuhýkova potrava je nejčastěji složena z bezobratlých (hmyz, pavouci) a malých obratlovců (ptáci, plazi, drobní savci). K lovu malých obratlovců se nejčastěji uchyluje při deštivých a chladných dnech (Piotr Tryjanowski, Karg, & Karg, 2003). Potravu také někdy před příchodem deště napichuje na trny a uschovává ji zejména pro samici, která inkubuje a pečuje o mláďata (A. Golawski, Mroz, & Golawska, 2020). Hnízda ťuhýka jsou relativně snadno naležitelná a trpí proto dosti vysokou predací vajíček i mláďat (Goławski a Mitrus, 2008; Roos a Pärt, 2004).

4.2.2 Poštolka obecná (*Falco tinnunculus*)

Pták z čeledi sokolovití (*Falconidae*) patřící do řádu sokoli (*Falconiformes*) (Prum et al., 2015). Tento u nás hojný dravec loví zejména drobné savce, někdy ale i menší ptáky a větší hmyz (Korpiamaki, 1986). Ťuhýk obecný je s tímto dravcem velmi dobře obeznámen a agresivně na něho útočí (Němec et al., 2021; Nováková et al., 2020; Strnad et al., 2012). Útočení na poštolku je mnohem intenzivnější, pokud ťuhýk pečuje o mláďata v hnízdě, než když se stará o vajíčka (Strnadová et al., 2018). Považuje ji tedy pravděpodobně za ohrožení vylétajících mláďat.

4.2.3 Hrdlička divoká (*Streptopelia turtur*)

Jako kontrolní stimul byla použita hrdlička divoká, která patří do čeledi holubovití (*Columbidae*) a řádu měkkozobí (*Columbiformes*) (Prum et al., 2015). Ve vztahu k ťuhýkovi je zcela neutrálním druhem, který s ním sdílí biotop, tedy otevřenou krajinu s rozptýlenými dřevinami.

4.3 Prezentované stimuly

Rozpoznávání predátora (poštolky obecné) bylo testováno pomocí antipredačního chování ťuhýka obecného při obraně hnízd s mláďaty. Abych popsal neovlivněné chování konkrétního páru ťuhýků, tak jsem před prezentací atrap poštolek provedl dva pokusy. Jeden byl bez jakéhokoliv stimulu a druhý s plyšovou hrdličkou divokou (obr. 1). Plyšová 3D atrapa sedící poštolky obecné (obr. 2) byla předložena v několika variantách s různými modifikacemi v konfiguraci obličeje: normal (poštolka beze změn, obr. 3); invert (oči prohozeny se zobákem obr. 4); spider (zkrácená vzdálenost očí mezi sebou obr. 5); inline (oči v jedné vertikální linii se zobákem mezi nimi obr. 6); empty (obličej bez očí a zobáku obr. 7). Čtyři varianty poštolek s modifikovaným obličejem byly prezentovány v znáhodněném pořadí. Poštolka bez modifikací byla předkládána vždy jako poslední, aby se zamezilo tzv. „primingu“ (Němec et al. 2015). Každý hnízdní pár absolvoval všech 6 variant atrap během jednoho dne.



Obrázek 1: atrapa hrdličky divoké



Obrázek 2: atrapa poštolky obecné



Obrázek 3: normal



Obrázek 4: invert



Obrázek 5: spider



Obrázek 6: inline



Obrázek 7: empty

4.4 Experimentální design

Po nalezení hnízda ůhýka obecného došlo k zaznamenání jeho polohy a stavu. Experiment byl proveden, když byla v hnízdě živá a alespoň 3 dny stará mláďata. V dálce zhruba 50 metrů od hnízda byl umístěn stativ s videokamerou. Všechny videozáznamy byly komentovány pozorovatelem přítomným u videokamery. Jeden metr od hnízda byla umístěna tyč pro atrapu a natočena prázdná kontrola bez stimulu. Vždy před začátkem dílčího experimentu byla atrapa zakryta neprůhledným textilem a instalována na tyč, aby se hlavou dívala do hnízda. Odhalením atrapy byl zahájen experiment, který trval 20 minut od první reakce ůhýka na atrapu. Pokud se ůhýk objevil se zpožděním, byl experiment prodloužen, aby dosáhl délky 20 minut čistého času, tedy času, kdy mohli ůhýci reagovat. Mezi jednotlivými atrapami byla hnízdícímu páru poskytnuta minimálně hodinová pauza pro nakrmení mláďat a zklidnění.

4.5 Vyhodnocení experimentu

Záznamy z videokamery byly vloženy do programu BORIS (Friard a Gamba, 2016) a analyzovány. Byly zaznamenávány následující prvky chování: přelety nad atrapou a přelety mimo atrapu; nálety s fyzickým kontaktem a nálety bez fyzického kontaktu; lov; krmení

mláďat; sed v klidu = nezájem, sed s prvky vzrušení (cvakání zobákem, mávání ocasem) = hlídání atrapy; akustické varování. Vybrané prvky chování byly upřesněny vzdáleností od atrapy (sedy) nebo výškou nad atrapou (přelety a nálety) stanovenou v metrech. Dále bylo zaznamenáno sledované pohlaví, pořadí atrapy a číslo hnízda.

4.6 Statistická analýza

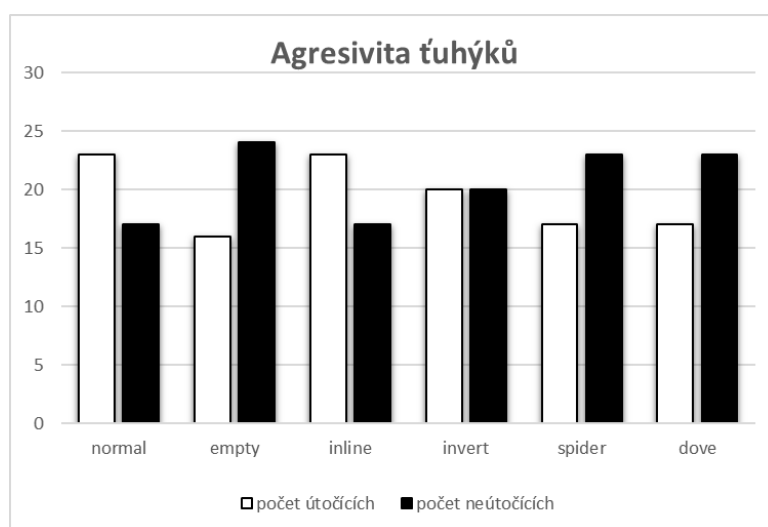
Data byla před analýzou logaritmicky transformována. Analýza byla provedena v programu R (R Core Team, 2020) a Canoco (ter Braak J. F. a Šmilauer, 2002). Každý hnízdící pár byl testován se všemi 6 variantami atrapy, takže tato závislá data byla analyzována pomocí smíšených lineárních modelů (LMM) pomocí funkce „lmer“ (R balíček lme4). Hnízdo vstupovalo do analýzy jako náhodný faktor. Jako vysvětlovaná proměnná vstupoval do analýzy behaviorální projev (tab. 1) a jako vysvětlující proměnné byly testovány: typ atrapy, pohlaví a pořadí. Vysvětlující proměnné byly do modelu přidávány postupně pomocí „stepwise forward selection“ a nově vytvořený model byl pomocí „Likelihood ratio“ testu porovnán. Po dosažení hladiny průkaznosti ($p < 0,05$) byl proveden Tukey HSD post-hoc test s Tukeyho korekcí pro opakovaná porovnání hladin kategoriálních proměnných. Pro analýzu celkové variability chování byly použity PCA a RDA analýzy v programu Canoco.

Tabulka 1: Seznam behaviorálních projevů

typ chování	modifikátor
nálet	s kontaktem
	bez kontaktu
přelet	nad atrapou
	mimo atrapu
varování	
sed	s nezájmem
	s hlídáním
krmení	
lov	
doba hlídání	do 5 m
	do 10 m
	do 50 m
počet hlídání	do 5 m
	do 10 m
	do 50 m

5 Výsledky

V obou hnízdních sezónách tůhýci projevovali velmi nízkou agresivitu. Celkem 7 z 27 testovaných párů nezaútočilo ani na jednu atrapu ze 6. Ze zbylých 20 párů více než polovina (124 ze 240) jedinců nezaútočila ani jednou na některou atrapu v sérii (obr. 8).



Obrázek 8: Absolutní počet jedinců útočících alespoň jednou a vůbec neútočících na jednotlivé atrapy

Většinu testovaných typů chování předložená atrapa neovlivnila. Průkazný efekt byl zjištěn pouze u náletů bez kontaktu, přeletů nad atrapou a hlídání atrapy (tab. 2).

Tabulka 2: Vliv atrapy na jednotlivé typy chování (Df = 5)

chování	Chisq	Pr(>Chisq)
nálety bez kontaktu	11.581	0.041
nálety s kontaktem	2.226	0.817
přelety mimo	8.752	0.119
přelety nad	13.217	0.021
nezájem	4.362	0.499
hlídání	12.945	0.024
lov	7.026	0.219
krmení	2.264	0.812

5.1 Nálety bez kontaktu

Na nálety bez kontaktu měl průkazný efekt typ atrapy a pohlaví (tab. 3).

Tabulka 3: Vliv jednotlivých faktorů na nálety bez kontaktu

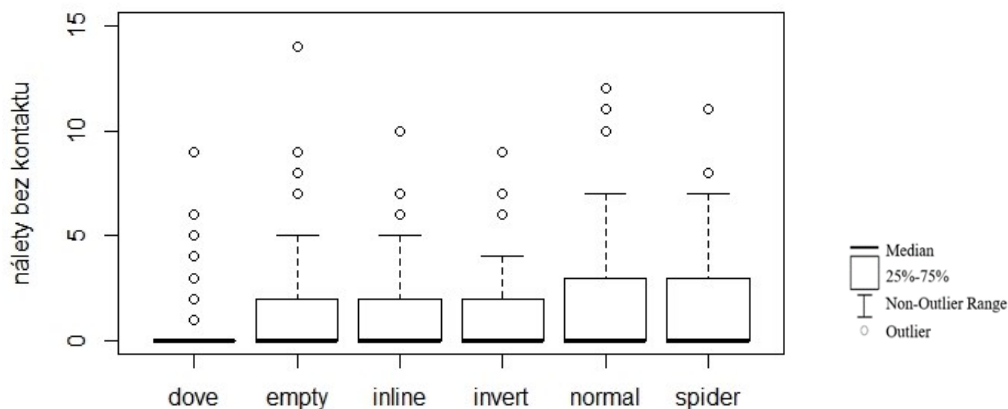
	AIC	BIC	logLik	deviance	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
atrapa	1163.9	1194.1	-573.94	1147.9	11.581	5	0.041
pohlaví	1154.5	1188.6	-568.27	1136.5	11.346	1	0.001
pořadí	1163.3	1216.2	-567.65	1135.3	1.2402	5	0.941

AIC – Akaikeho informační kritérium, BIC – Bayesiánské informační kritérium, Df – stupně volnosti

Post hoc testy ukazují, že v případě náletů bez kontaktu byl efekt atrapy průkazný jen u dvojice normal-dove (tab. 4). Ťuhýci častěji útočili na nemodifikovanou poštolku (obr. 9).

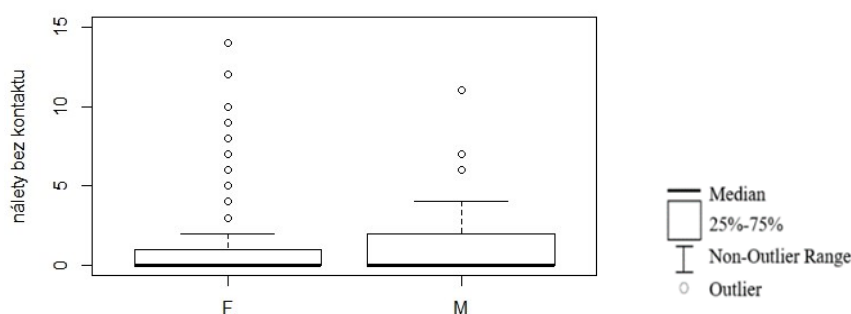
Tabulka 4: Statistické rozdíly v počtu náletů bez kontaktu v přítomnosti jednotlivých atrap (nad diagonálou jsou hodnoty testové statistiky (z), pod diagonálou jsou dosažené hladiny významnosti (p))

	normal	empty	invert	inline	spider	dove
normal		1.877	0.822	0.673	-1.545	3.062
empty	0.416		1.055	1.205	0.332	1.185
invert	0.964	0.899		-0.149	-0.723	2.240
inline	0.985	0.835	1.000		-0.873	2.390
spider	0.635	1.000	0.979	0.953		1.517
dove	0.027	0.844	0.219	0.160	0.653	



Obrázek 9: Počet náletů bez kontaktu na jednotlivé atrapy

Samec častěji útočil na atrapu bez kontaktu než samice (obr. 10).



Obrázek 10: Počet náletů bez kontaktu dle pohlaví

5.2 Přelety nad atrapou

Na přelety nad atrapou měly průkazný vliv jen typ atrapy a pořadí (tab. 5). Faktor pořadí v následném post hoc testu nevyšel signifikantně ani u jedné ze srovnávaných dvojic.

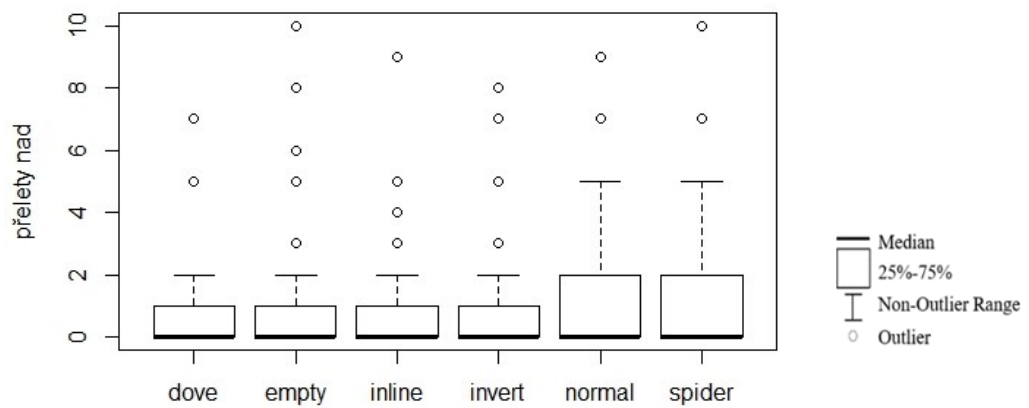
Tabulka 5: Vliv jednotlivých faktorů na přelety nad atrapou

	AIC	BIC	logLik	deviance	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
atrapa	1121.8	1152.1	-552.93	1105.8	13.217	5	0.02143
pohlaví	1120.2	1154.2	-551.11	1102.2	3.6371	1	0.057
pořadí	1118.7	1171.6	-545.33	1090.7	11.55	5	0.042

Post hoc testy ukazují, že u přeletů nad atrapou byl efekt průkazný opět u dvojice normal-dove a hranici průkaznosti se blížil i u dvojice normal-empty (tab. 6). Ťuhýci v obou případech častěji přelétali nad nemodifikovanou poštolkou (obr. 11).

Tabulka 6: Statistické rozdíly v přeletech nad jednotlivými atrapami (nad diagonálou jsou hodnoty testové statistiky (z), pod diagonálou jsou dosažené hladiny významnosti (p))

	normal	empty	invert	inline	spider	dove
normal		2.764	0.940	1.506	-0.897	2.956
empty	0.063		1.823	1.258	1.867	0.193
invert	0.936	0.451		0.565	0.044	2.016
inline	0.661	0.808	0.993		0.609	1.451
spider	0.947	0.423	1.000	0.990		2.060
dove	0.037	1.000	0.333	0.696	0.309	



Obrázek 11: Počet přeletů nad jednotlivými atrapami

5.3 Hlídání

Hlídání ovlivnil typ atrapy a pohlaví (tab. 7).

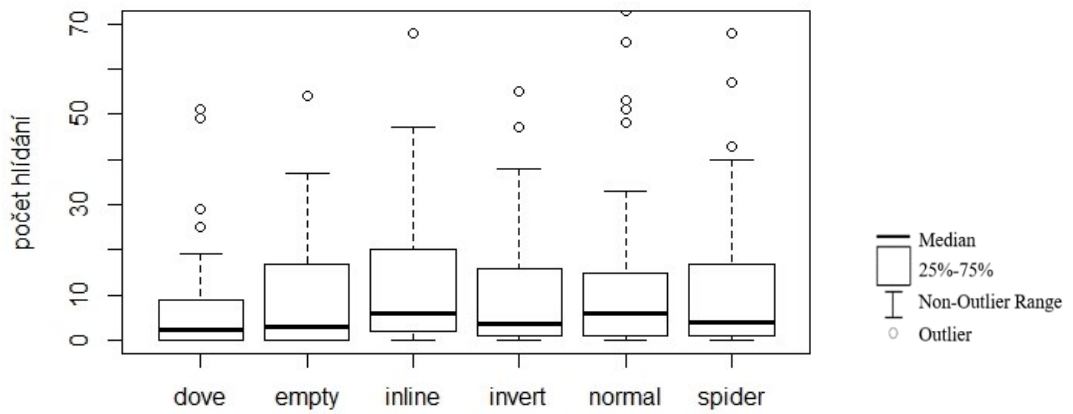
Tabulka 7: Vliv jednotlivých faktorů na hlídání

	AIC	BIC	logLik	deviance	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
atrapa	1278.2	1308.5	-631.11	1262.2	12.945	5	0.024
pohlaví	1275.7	1309.7	-628.83	1257.7	4.5449	1	0.033
pořadí	1283.8	1336.7	-627.88	1255.8	1.9027	5	0.862

Post hoc testy ukázaly, že efekt atrapy byl průkazný pouze u dvojice inline-dove (tab. 8).
 Tuhýci častěji hlídali modifikovanou atrapu poštolky než atrapu hrdličky (obr. 12).

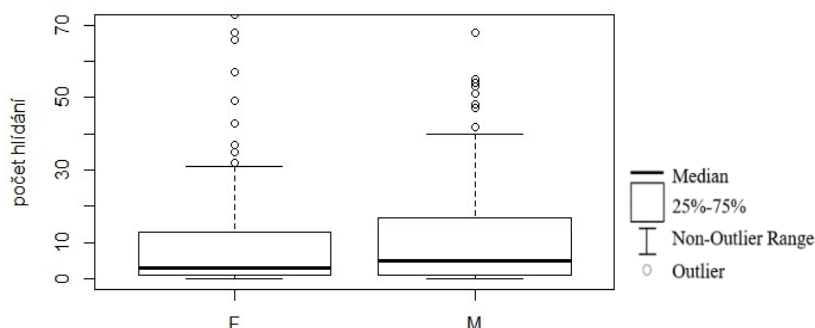
Tabulka 8: Statistické rozdíly mezi atrapami při hlídání (nad diagonálou jsou hodnoty testové statistiky (z), pod diagonálou jsou dosažené hladiny významnosti (p))

	normal	empty	invert	inline	spider	dove
normal		1.465	0.749	-0.598	0.185	2.426
empty	0.687		0.715	2.611	1.649	0.961
invert	0.976	0.980		-1.347	0.934	1.677
inline	0.991	0.307	0.758		-0.413	3.024
spider	1.000	0.566	0.938	0.999		2.611
dove	0.147	0.930	0.547	0.030	0.095	



Obrázek 12: Počet hlídání jednotlivých atrap

Samec opět hlídal atrapu častěji než samice (obr. 13).



Obrázek 13: Počet hlídání atrapy dle pohlaví

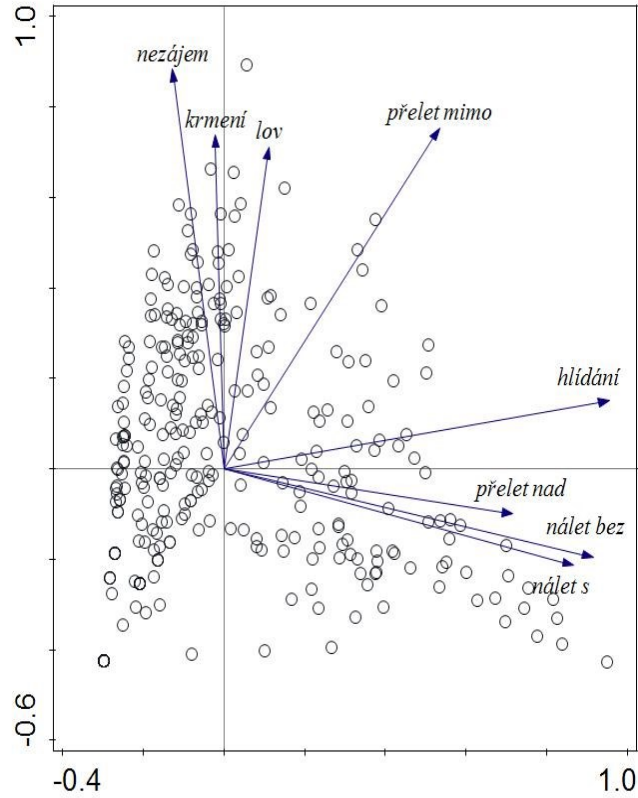
5.4 Mnohorozměrné analýzy

Analýza hlavních komponent (PCA) ukazuje, že s první osou pozitivně korelují aktivity, které lze považovat za součást antipredačního chování (obr. 14). Žádná ze sledovaných aktivit s první osou nekoreluje negativně. S druhou osou korelují pozitivně aktivity, které ukazují na absenci antipredačního chování (obr. 14). Negativně s druhou osou opět žádný ze sledovaných prvků chování nekoreluje. Přelety mimo atrapy jsou částečně korelovány s oběma osami a vyskytují se tedy v rámci obou typů chování (obr. 14). První osa vysvětlila celkem 60,21 % variability a druhá 20,02 %.

Efekt atrapy na skóry jednotlivých ptáků na první i druhé ose byly testovány pomocí GLMM, hnízdo jako náhodný faktor (tab. 9).

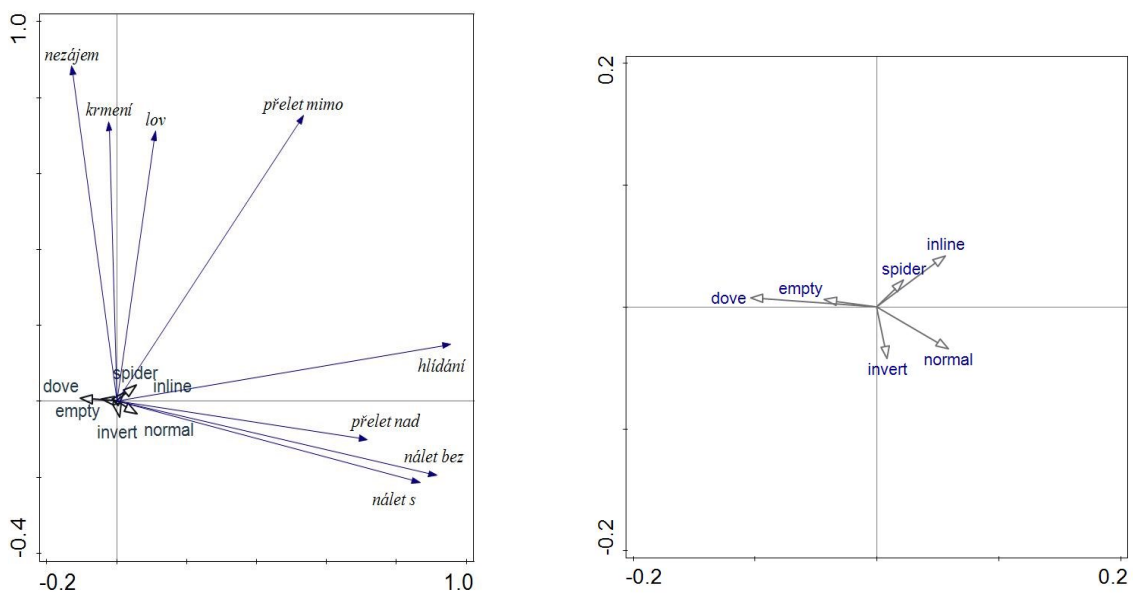
Tabulka 9: Vliv faktoru atrapy na skóry os PCA

	AIC	BIC	logLik	deviance	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
osa 1	667.1	697.34	-325.55	651.1	15.57	5	0.008
osa 2	874.68	904.93	-429.34	858.68	1.9996	5	0.8492



Obrázek 14: PCA jednotlivých prvků chování spolu se zobrazením testovaných jedinců

Dodatečně pasivně vložené atrapy ukazují (obr. 15), že jejich efekt je velmi slabý.



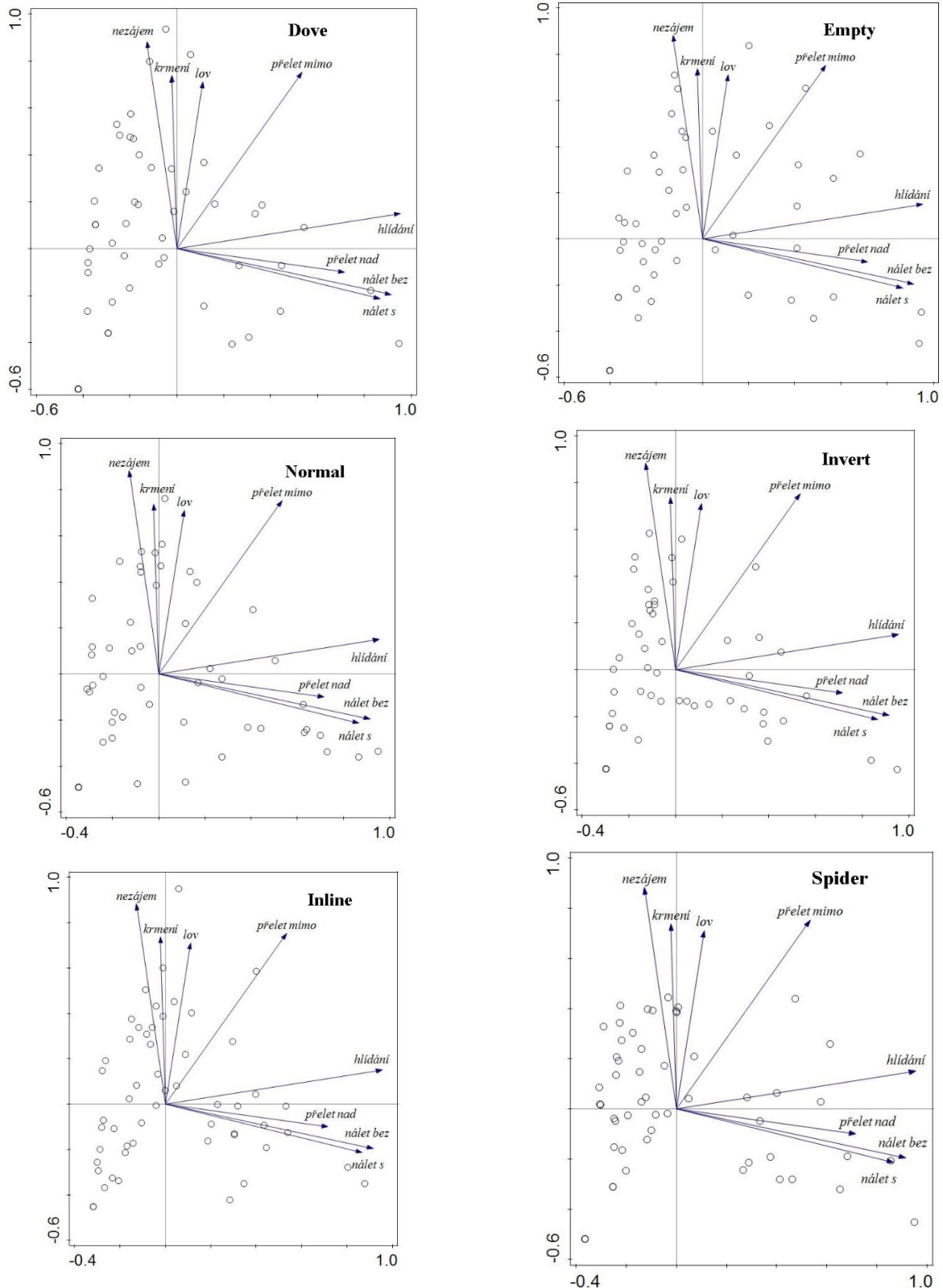
Obrázek 15: PCA jednotlivých prvků chování spolu s atrapami jako doplňkovými daty

Dle post hoc testů vyšla průkazná odlišnost atrapy normal od dove a inline od dove (tab. 10).

V přítomnosti všech atrap převažují jedinci v levé části osy, tedy ti, kteří neprojevovali žádné známky antipredačního chování (obr. 16). Nicméně první osa odděluje atrapy dove a empty (bez komponent v obličejí) od ostatních atrap poštolek a druhá osa atrapy spider a inline od atrap invert a normal (nemodifikovaná poštolka). Rozdílná prostorová přítomnost testovaných jedinců dle předkládané atrapy jen potvrzuje vliv na behaviorální projev, byť bez jakékoliv statistické podpory (obr. 16).

Tabulka 10: Statistické rozdíly mezi atrapami v rámci skóre první osy PCA (nad diagonálou jsou hodnoty testové statistiky (z), pod diagonálou jsou dosažené hladiny významnosti (p))

	normal	empty	invert	inline	spider	dove
normal		2.030	1.000	0.052	-0.733	3.239
empty	0.325		1.030	1.977	1.297	1.209
invert	0.918	0.908		-0.948	0.267	2.239
inline	1.000	0.355	0.934		-0.681	3.187
spider	0.978	0.787	1.000	0.984		2.506
dove	0.015	0.833	0.220	0.018	0.122	



Obrázek 16: Soubor jednotlivých atrap a rozdílné přítomnosti testovaných jedinců u dominantních typů chování (PCA)

Pro testování efektu atrapy na celkové chování ůhůků byla využita i redundanční analýza (RDA). Nicméně výsledky tento efekt neprokázaly (Monte Carlo permutační test, $F = 0,9$, $p = 0,538$). První osa vysvětluje pouze 1,18 % variability a druhá 0,15 %.

6 Diskuse

Nulovou verzi první hypotézy se falzifikovat nepodařilo. Ťuhýci se vůči atrapě bez komponentů obličejce nechovali méně agresivně než vůči nemodifikované atrapě. Výsledky průkazně doložily jen to, že nad nemodifikovanou atrapou poštolky ťuhýk častěji přeletuje, a také na ní častěji útočí ve srovnání s atrapou hrdličky divoké, tedy, že v ní rozpoznává predátora. Totéž potvrdila i analýza, do níž vstoupily první dvě osy mnohorozměrné analýzy celkového chování ťuhýků. Dále se k nemodifikované atrapě jen přidala, z atrap se změněnou konfigurací obličejce, modifikace inline. Ani nulovou verzi druhé hypotézy se nepodařilo falzifikovat. Behaviorální odpověď na atrapy poštolky se změněnou konfigurací obličejce se nelišila od reakce na nemodifikovanou poštolku. Dokladem toho, že tyto modifikace ťuhýci vnímají odlišně, je pouze to, že na rozdíl od nemodifikované atrapy poštolky na ně neútočili přelety a nálety častěji než na atrapu hrdličky. Naopak ale ťuhýci ve srovnání s hrdličkou častěji hlídali nejvíce modifikovanou atrapu inline. To může naznačovat, že ťuhýci vnímali podivnost této atrapy a váhali nad jednoznačnou reakcí (útok vs. nezájem).

Skromné výsledky mé diplomové práce jsou důsledkem slabé reakce testovaných ptáků. Jak ukazuje mnohorozměrná analýza jejich chování pomocí PCA, více jak polovina jedinců byla zcela neagresivních, a tedy na předložené atrapy víceméně nereagovala. Buď se v blízkosti hnízda po většinu pokusu vůbec nezdržovala (levý dolní kvadrant) nebo se věnovala lovu a krmení mládřat (levý horní kvadrant). Sníženou agresivitu lze pravděpodobně vysvětlit velmi deštivou hnízdní sezónou 2020 (nejdeštivější červen v ČR od roku 1961). Déšť a nízká teplota mohla způsobit nedostatečnou potravní nabídku, ale i větší ohrožení hnízd predátory. Golawski a Golawska (2019) uvádí, že v deštivějším počasí se někteří predátoři přeorientují na hledání a následnou predaci ptačích hnízd, protože se rapidně snižuje nabídka hmyzu, například pro straku obecnou (*Pica pica*) nebo sojku obecnou (*Garrulus glandarius*). Je tedy možné, že ťuhýk obecný pod tlakem nízké potravní nabídky a také vyššího rizika predace (Golawski a Golawska, 2019) omezuje náklady na aktivní obranu, i když je před něj postavena atrapa predátora. V mém experimentu ťuhýci většinu času upřednostňovali právě lov a krmení mládřat před obranou hnízda. Intenzivnější hledání potravy při blížícím se dešti také zmiňuje Golawski et al. (2020).

Výsledky analýzy chování pomocí PCA naznačují, bohužel opravdu jen naznačují, že mé předpoklady o významu konfigurace obličejce pro rozpoznávání predátorů nejsou zcela chybné. Ukazují, že lze ptáky rozdělit do tří skupin: a) antipredačně se chovající; b) bez známek vzrušení krmící a lovící; c) neaktivní, přesněji nezdržující se v blízkosti hnízda. Lze předpokládat, že

antipredační skupina, považuje atrapy za potenciální nebezpečí, potravnímu chování se věnující skupina nikoliv. Třetí skupina se pravděpodobně mohla věnovat lovu mimo obzor pozorovatele, nelze ovšem ani vyloučit, že se jednalo o specifickou formu antipredačního chování, snahu neupozornit na hnízdo, kterou u ťuhýků na stejné lokalitě doložila studie Syrová et al. (2016). Porovnáme-li chování ptáků v přítomnosti jednotlivých atrap, u všech nalezneme všechny tři skupiny. U atrap neškodné hrdličky divoké a poštolky bez komponentů v obličejí nicméně zcela dominují jedinci věnující se krmení a lovu, nebo jedinci neaktivní. Další dvojici tvoří atrapy normal a invert. U nich se nejčastěji, byť stále menšinově, setkáme s projevy aktivního antipredačního chování, tedy přelety nad atrapou a nálety. Nejméně jednoznačné je chování vůči nejvíce modifikovaným atrapám inline a spider, jednotliví ptáci je tedy nevnímají shodně. Nicméně relativně častější, než u ostatních atrap jsou u nich projevy pasivního antipredačního chování, tedy přelety mimo a hlídání. Tento výsledek je ve shodě s jednorozměrnou analýzou hlídání, která ukazuje, že atrapa inline je jako jediná více hlídána než hrdlička divoká. Veškeré výše popsané rozdíly v chování jednotlivých zvířat nicméně nejsou průkazné, protože nejvíc ptáků bylo neaktivních nebo velmi málo aktivních. Například 7 hnízd z celkových 27 neprojevovalo žádnou útočnou reakci ani na jednu předloženou atrapu.

Celkové výsledky tedy pouze naznačují, že modifikované atrapy vzbuzují pozornost, což by znamenalo, že na konfiguraci obličejí záleží. Odlišné reakce na nemodifikovaný obličej spolu s pouze převráceným obličejem oproti obličejí s očima a zobákem v řadě či očima blízko u sebe mohou znamenat, že ťuhýk obecný je citlivý na konfiguraci obličejí dravce. Nízká reakce na atrapu empty není ovšem překvapivá, neboť obličej neobsahuje vůbec žádné klíčové znaky typické právě pro dravce, jejichž význam pro rozpoznávání byl opakovaně prokázán (Beránková et al., 2014; Fuchs et al., 2019; Němec et al., 2021). Odlišení poštolky od hrdličky divoké v přeletech nad atrapou a náletech na nemodifikovanou atrapu jen potvrzuje opakovaně prokázanou schopnost ťuhýka odlišit dravce od neškodných ptáků (Němec a Fuchs, 2014; Němec et al., 2021; Nováková et al., 2020; Syrová et al., 2016).

Vliv konfigurace na rozpoznávání dravců jejich potenciální ptačí kořisti nikdo dosud nestudoval, ale několik studií se zabývalo ptačím vnímáním konfigurace při rozpoznávání jedinců stejného druhu. Patton et al. (2010) testoval vnímání konfigurace holuby domácími pomocí projevu sledování dvoření se samičímu obličejí. Studie ukázala, že samci se více dvoří obličejí, kde jsou přítomné oči a zobák samice. Pokud však byla změněna konfigurace samičího obličejí, samci své chování v podstatě nezměnili. To odporuje mnou pozorovaným trendům, kdy na inline a spider atrapu se ťuhýci chovali jinak než na normal a invert atrapu. Může to být způsobeno odlišnou motivací testovaných ptáků. Již pionýrské práce ekologie ukazovali, že

vysoce sexuálně motivovaní samci jsou ochotni dvoření směřovat k velmi málo „vhodným“ objektům (Domjan, Huber-McDonald, & Holloway, 1992; Köksal et al., 2004).

Naopak horší rozpoznání jedinců stejného druhu se změněnou konfigurací bylo zjištěno u andulek vlnkovaných (Brown a Dooling, 1993). Obličej andulky se zamíchanou konfigurací byl hůře rozpoznán než obličej nezměněný. Tento výsledek je v souladu s mnou pozorovanými trendy, kdy antipredační odpověď byla odlišná, pokud se změnila konfigurace obličeje dravce. Podobné zhoršené rozpoznání při změně konfigurace obličeje ukázala také studie provedená na vosících druhu *Polistes fuscatus* (Sheehan a Tibbetts, 2011). Vosíci se hůře učili rozpoznávat obličej jedinců stejného druhu, pokud byla konfigurace obličeje změněna. Souběžně s mým výzkumem na ťuhýcích probíhaly obdobné voliérové experimenty na sýkorách (Antonová, Veselý, & Fuchs, 2020). Ukázaly, že sýkory koňadry reagují na modifikované atrapy krahujce ve variantách inline a invert intenzivnějším varováním než na nemodifikovanou atrapu krahujce. To lze interpretovat obdobně jako hlídání v případě ťuhýků, tedy jako projev nejistoty při hodnocení předložených „monster“.

Další zajímavá studie (Nováková et al., 2020) se zabývala konfigurací nikoliv jen obličeje, ale celého těla dravce. Autoři prezentovali poštolku obecnou s hlavou v normální pozici, s hlavou v pozici uprostřed těla a v pozici zcela vespod namísto nohou poštolky. Zatímco na nemodifikovanou atrapu ťuhýci obecní často útočili, reagovali na poštolky s přesunout hlavou v podstatě neagresivně a většinu času je pouze hlídali. Tato studie svými výsledky ukazuje, že ťuhýk obecný je citlivý na konfigurační změny v tělním plánu podobně jako v mém experimentu na konfigurační změny v obličeji. Podobná studie (Nováková et al., 2017) naopak zjistila, že obdobné změny polohy hlavy na atrapě krahujce nezvýšily ochotu sýkor v jejich přítomnosti navštívit krmítko. Považovaly je tedy za stejně nebezpečné jako nemodifikovanou atrapu krahujce (Nováková et al., 2017). Obrana hnízda a návštěva krmítka představují odlišné situace, což může vést k odlišné ochotě riskovat při nich střet s predátorem. Lze se domnívat, že také sýkory vnímaly změny v konfiguraci tělního plánu, nicméně i v modifikovaných atrapách predátora rozpoznaly. Pokud ale nebyly vyhladovělé, reagovaly na ně stejně obezřetně jako na nemodifikovanou atrapu. Rozdílné výsledky studií na ťuhýkovi a sýkorách dobře ukazují na úskalí číhající při interpretaci antipredačních behaviorálních experimentů, kdy nevyvrácení nulové hypotézy nemusí být důvodem pro zavržení hypotézy alternativní. To asi bohužel platí i pro moji diplomovou práci.

7 Závěr

1. Z důvodu nepříznivých podmínek v hnízdních sezónách a z toho vyplývající nekvality dat nelze z výsledků vyvozovat jednoznačné závěry. Ptáci reagovali velmi slabě a s nízkou agresivitou.
2. Ani jednu z testovaných hypotéz se nepodařilo podpořit.
3. S přihlédnutím k mnohorozměrným analýzám výsledky pouze naznačují, že ťuhák obecný na změny konfigurace v obličejí predátora reaguje a vnímá je.
4. Do budoucna by bylo vhodné experiment zopakovat, případně zvětšit testovaný vzorek, aby výsledky ukázaly, zda ťuhák obecný reaguje odlišně na různé konfigurační modifikace v obličejí predátora při obraně svého hnízda.

8 Seznam použité literatury

- Adachi, I., Chou, D. P., & Hampton, R. R. (2009). Thatcher Effect in Monkeys Demonstrates Conservation of Face Perception across Primates. *Current Biology*, *19*(15), 1270–1273. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.05.067>
- Alcaraz, G., & Arce, E. (2017). Predator discrimination in the hermit crab *Calcinus californiensis*: tight for shell breakers, loose for shell peelers. *Oikos*, *126*(9), 1299–1307. <https://doi.org/10.1111/oik.03742>
- Amici, F., Aureli, F., & Call, J. (2008). Fission-Fusion Dynamics, Behavioral Flexibility, and Inhibitory Control in Primates. *Current Biology*, *18*(18), 1415–1419. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.08.020>
- Amo, L., Visser, M. E., & Oers, K. van. (2011). Smelling Out Predators is Innate in Birds. *Ardea*, *99*(2), 177–184. <https://doi.org/10.5253/078.099.0207>
- Antonová, K., Veselý, P., & Fuchs, R. (2020). Holistické vnímání predátorů u ptáků na příkladu sýkory koňadry (*Parus major*) a krahujce obecného (*Accipiter nisus*), preliminární výsledky. In S. Rádlová (Ed.), *Proceedings of the 47th Conference of Czech and Slovak ethological society* (p. 27). online: Czech and Slovak ethological society.
- Ashworth, A. R. S., Vuong, Q. C., Rossion, B., & Tarr, M. J. (2008). Recognizing rotated faces and Greebles: What properties drive the face inversion effect? *Visual Cognition*, *16*(6), 754–784. <https://doi.org/10.1080/13506280701381741>
- Avarguès-Weber, A., D'Amato, D., Metzler, M., Finke, V., Baracchi, D., & Dyer, A. G. (2018). Does Holistic Processing Require a Large Brain? Insights From Honeybees and Wasps in Fine Visual Recognition Tasks. *Frontiers in Psychology*, *9*. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.01313>
- Beránková, J., Veselý, P., Sýkorová, J., & Fuchs, R. (2014). The role of key features in predator recognition by untrained birds. *Animal Cognition*, *17*(4), 963–971. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0728-1>
- Berg, M. E., Ward, M. D., Dai, Z., Arantes, J., & Grace, R. C. (2014). Comparing performance of humans and pigeons in rule-based visual categorization tasks. *Learning and Motivation*, *45*(1), 44–58. <https://doi.org/10.1016/j.lmot.2013.11.001>
- Bleicher, S. S., Brown, J. S., Embar, K., & Kotler, B. P. (2016). Novel predator recognition by Allenby's gerbil (*Gerbillus andersoni allenbyi*): do gerbils learn to respond to a snake that can “see” in the dark? *Israel Journal of Ecology and Evolution*, *62*(3–4), 178–185. <https://doi.org/10.1080/15659801.2016.1176614>
- Brecht, K. F., & Nieder, A. (2020). Parting self from others: Individual and self-recognition in birds. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *116*(September), 99–108. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.06.012>
- Brecht, K. F., Wagener, L., Ostojić, L., Clayton, N. S., & Nieder, A. (2017). Comparing the face inversion effect in crows and humans. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, *203*(12), 1017–1027.

<https://doi.org/10.1007/s00359-017-1211-7>

- Brown, S. D., & Dooling, R. J. (1992). Perception of conspecific faces by budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): I. Natural faces. *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C. : 1983)*, *106*(3), 203–216. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.106.3.203>
- Brown, S. D., & Dooling, R. J. (1993). Perception of conspecific faces by budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): II. Synthetic models. *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C. : 1983)*, *107*(1), 48–60. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.107.1.48>
- Bruce, V., & Young, A. W. (2012). Recognising faces. In *Face Perception* (pp. 253–313). New York: Psychology Press.
- Bruce, Vicki, & Young, A. A. W. (1986). Understanding face recognition. *British Journal of Psychology*, *77*(3), 305–327. <https://doi.org/10.1111/j.2044-8295.1986.tb02199.x>
- Bruyer, R., & Crispeels, G. (1992). Expertise in person recognition. *Bulletin of the Psychonomic Society*, *30*(6), 501–504. <https://doi.org/10.3758/BF03334112>
- Burke, D., & Sulikowski, D. (2013). The evolution of holistic processing of faces. *Frontiers in Psychology*, *4*(JAN), 1–10. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00011>
- Candland, D. K. (1969). Discriminability of facial regions used by the domestic chicken in maintaining the social dominance order. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *69*(2), 281–285. <https://doi.org/10.1037/h0028246>
- Carlson, N. V., Healy, S. D., & Templeton, C. N. (2017a). A comparative study of how British tits encode predator threat in their mobbing calls. *Animal Behaviour*, *125*, 77–92. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.01.011>
- Carlson, N. V., Healy, S. D., & Templeton, C. N. (2017b). Hoo are you? Tits do not respond to novel predators as threats. *Animal Behaviour*, *128*, 79–84. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.04.006>
- Clark, W. J., & Colombo, M. (2020). The functional architecture, receptive field characteristics, and representation of objects in the visual network of the pigeon brain. *Progress in Neurobiology*, *195*(November 2019), 101781. <https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2020.101781>
- Coulon, M., Deputte, B. L., Heyman, Y., & Baudoin, C. (2009). Individual recognition in domestic cattle (*Bos taurus*): Evidence from 2D-images of heads from different breeds. *PLoS ONE*, *4*(2), e4441. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004441>
- Curby, K. M., Glazek, K., & Gauthier, I. (2009). A Visual Short-Term Memory Advantage for Objects of Expertise. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *35*(1), 94–107. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.35.1.94>
- Curby, K. M., Huang, M., & Moerel, D. (2019). Multiple paths to holistic processing: Holistic processing of Gestalt stimuli do not overlap with holistic face processing in the same manner as do objects of expertise. *Attention, Perception, and Psychophysics*, *81*(3), 716–726. <https://doi.org/10.3758/s13414-018-01643-x>
- Curby, K. M., & Moerel, D. (2019). Behind the face of holistic perception: Holistic

- processing of Gestalt stimuli and faces recruit overlapping perceptual mechanisms. *Attention, Perception, & Psychophysics*. <https://doi.org/10.3758/s13414-019-01749-w>
- Curio, E. (1975). The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: A study of avian visual perception. *Animal Behaviour*, 23(PART 1). [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(75\)90056-1](https://doi.org/10.1016/0003-3472(75)90056-1)
- Curio, Eberhard. (1976). Prey Recognition. In *The Ethology of Predation* (pp. 85–112). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-81028-2_4
- Dahl, C. D., Logothetis, N. K., Bühlhoff, H. H., & Wallraven, C. (2010). The Thatcher illusion in humans and monkeys. In *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 277, pp. 2973–2981). <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0438>
- Dahl, C. D., Logothetis, N. K., & Hoffman, K. L. (2007). Individuation and holistic processing of faces in rhesus monkeys. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1622), 2069–2076. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0477>
- Dekowska, M., Kuniecki, M., & Jaśkowski, P. (2008). Facing facts: Neuronal mechanisms of face perception. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 68(2), 229–252. <https://doi.org/6827> [pii]
- Diamond, R., & Carey, S. (1986). Why Faces Are and Are Not Special. An Effect of Expertise. *Journal of Experimental Psychology: General*, 115(2), 107–117. <https://doi.org/10.1037/0096-3445.115.2.107>
- Domjan, M., Huber-McDonald, M., & Holloway, K. S. (1992). Conditioning copulatory behavior to an artificial object: Efficacy of stimulus fading. *Animal Learning & Behavior*, 20(4), 350–362. <https://doi.org/10.3758/BF03197958>
- Domjan, M., & Nash, S. (1988). Stimulus control of social behaviour in male Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. *Animal Behaviour*, 36(4), 1006–1015. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80060-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80060-5)
- Friard, O., & Gamba, M. (2016). BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(11), 1325–1330. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12584>
- Fuchs, R., Veselý, P., & Nácarová, J. (2019). Predator Recognition in Birds: The Use of Key Features. *Springer Briefs in Animal Sciences*, Springer, Cham, Switzerland
- Gauthier, I., & Tarr, M. J. (1997). Becoming a “Greeble” expert: Exploring mechanisms for face recognition. *Vision Research*, 37(12), 1673–1682. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(96\)00286-6](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(96)00286-6)
- Goiran, C., & Shine, R. (2020). The ability of damselfish to distinguish between dangerous and harmless sea snakes. *Scientific Reports*, 10(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58258-2>
- Gołowski, A., & Mitrus, C. (2008). What is more important: Nest-site concealment or aggressive behaviour? A case study of the red-backed shrike, *Lanius collurio*. *Folia Zoologica*, 57(4), 403–410.
- Golowski, A., Mroz, E., & Golawska, S. (2020). The function of food storing in shrikes: the

- importance of larders for the condition of females and during inclement weather. *European Zoological Journal*, 87(1), 282–293.
<https://doi.org/10.1080/24750263.2020.1769208>
- Golawski, Artur, & Golawska, S. (2019). Weather and predation pressure: The case of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 65(4), 371–379. <https://doi.org/10.17109/AZH.65.4.371.2019>
- Griffin, A. S. (2004). Social learning about predators: A review and prospectus. *Learning and Behavior*. Psychonomic Society Inc. <https://doi.org/10.3758/bf03196014>
- Griffin, J. W. (2020). Quantifying the face inversion effect in nonhuman primates: a phylogenetic meta-analysis. *Animal Cognition*, 23(2), 237–249.
<https://doi.org/10.1007/s10071-019-01340-8>
- Hepper, P. G. (1986). Kin recognition: functions and mechanisms. A review. *Biological Reviews - Cambridge Philosophical Society*, 61(1), 63–93.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1986.tb00427.x>
- Kendrick, K. M., Atkins, K., Hinton, M. R., Heavens, P., & Keverne, B. (1996). Are faces special for sheep? Evidence from facial and object discrimination learning tests showing effects of inversion and social familiarity. *Behavioural Processes*, 38(1), 19–35.
[https://doi.org/10.1016/0376-6357\(96\)00006-X](https://doi.org/10.1016/0376-6357(96)00006-X)
- Kirkpatrick-Steger, K., Wasserman, E. A., & Biederman, I. (1996). Effects of spatial rearrangement of object components on picture recognition in pigeons. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 65(2), 465–475.
<https://doi.org/10.1901/jeab.1996.65-465>
- Kirkpatrick-Steger, K., Wasserman, E. A., & Biederman, I. (1998). Effects of geon deletion, scrambling, and movement on picture recognition in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 24(1), 34–46. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.24.1.34>
- Knolle, F., Goncalves, R. P., & Jennifer Morton, A. (2017). Sheep recognize familiar and unfamiliar human faces from two-dimensional images. *Royal Society Open Science*, 4(11). <https://doi.org/10.1098/rsos.171228>
- Köksal, F., Domjan, M., Kurt, A., Sertel, Ö., Örüng, S., Bowers, R., & Kumru, G. (2004). An animal model of fetishism. *Behaviour Research and Therapy*, 42(12), 1421–1434.
<https://doi.org/10.1016/j.brat.2003.10.001>
- Kondo, N., & Izawa, E. (2014). Individual differences in facial configuration in large-billed crows. *Acta Ethologica*, 17(1), 37–45. <https://doi.org/10.1007/s10211-013-0156-2>
- Korpimäki, E. (1986). Diet variation, hunting habitat and reproductive output of the kestrel *Falco tinnunculus* in the light of the optimal diet theory. *Ornis Fennica*, 63, 84–90.
- Lansade, L., Colson, V., Parias, C., Reigner, F., Bertin, A., & Calandreau, L. (2020). Human Face Recognition in Horses: Data in Favor of a Holistic Process. *Frontiers in Psychology*, 11(September), 1–7. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.575808>
- Leopold, D. A., & Rhodes, G. (2010). A Comparative view of face perception. *Journal of Comparative Psychology*, 124(3), 233–251. <https://doi.org/10.1037/a0019460>

- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619–640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Marsh, H. L., & MacDonald, S. E. (2008). The use of perceptual features in categorization by orangutans (*Pongo abelli*). *Animal Cognition*, 11(4), 569–585. <https://doi.org/10.1007/s10071-008-0148-1>
- Marzluff, J. M., Walls, J., Cornell, H. N., Withey, J. C., & Craig, D. P. (2010). Lasting recognition of threatening people by wild American crows. *Animal Behaviour*, 79(3), 699–707. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.12.022>
- Matsukawa, A., Inoue, S., & Jitsumori, M. (2004). Pigeon's recognition of cartoons: Effects of fragmentation, scrambling, and deletion of elements. *Behavioural Processes*, 65(1), 25–34. [https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(03\)00147-5](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(03)00147-5)
- Maurer, D., Le Grand, R., & Mondloch, C. J. (2002). The many faces of configural processing. *Trends in Cognitive Sciences*, 6(6), 255–260. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(02\)01903-4](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(02)01903-4)
- McKone, E., & Robbins, R. (2011). Are faces special? In A. Calder, G. Rhodes, J. V Haxby, & M. H. Johnson (Eds.), *The Oxford handbook of face perception* (pp. 149–176). New York: Oxford University Press.
- McKone, Elinor, & Yovel, G. (2009). Why does picture-plane inversion sometimes dissociate perception of features and spacing in faces, and sometimes not? toward a new theory of holistic processing. *Psychonomic Bulletin and Review*, 16(5), 778–797. <https://doi.org/10.3758/PBR.16.5.778>
- Mongillo, P., Scandurra, A., Kramer, R. S. S., & Marinelli, L. (2017). Recognition of human faces by dogs (*Canis familiaris*) requires visibility of head contour. *Animal Cognition*, 20(5), 881–890. <https://doi.org/10.1007/s10071-017-1108-4>
- Murphy, J., Gray, K. L. H., & Cook, R. (2020). Inverted faces benefit from whole-face processing. *Cognition*, 194(May 2019), 104105. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2019.104105>
- Nakata, R., & Osada, Y. (2012). The Thatcher illusion in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Animal Cognition*, 15(4), 517–523. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0479-9>
- Němec, M., & Fuchs, R. (2014). Nest defense of the red-backed shrike *Lanius collurio* against five corvid species. *Acta Ethologica*, 17(3), 149–154. <https://doi.org/10.1007/s10211-013-0175-z>
- Němec, M., Kučerová, T., Veselý, P., & Fuchs, R. (2021). A kestrel without hooked beak and talons is not a kestrel for the red-backed shrike (*Lanius collurio*). *Animal Cognition*, 1–12. <https://doi.org/10.1007/s10071-020-01450-8>
- Němec, M., Syrová, M., Dokoupilová, L., Veselý, P., Šmilauer, P., Landová, E., ... Fuchs, R. (2015). Surface texture and priming play important roles in predator recognition by the red-backed shrike in field experiments. *Animal Cognition*, 18(1), 259–268. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0796-2>
- Newport, C., Wallis, G., Reshitnyk, Y., & Siebeck, U. E. (2016). Discrimination of human

- faces by archerfish (*Toxotes chatareus*). *Scientific Reports*, 6(1), 1–7.
<https://doi.org/10.1038/srep27523>
- Newport, C., Wallis, G., & Siebeck, U. E. (2018). Object recognition in fish: accurate discrimination across novel views of an unfamiliar object category (human faces). *Animal Behaviour*, 145, 39–49. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.09.002>
- Nováková, N., Veselý, P., & Fuchs, R. (2017). Object categorization by wild ranging birds—Winter feeder experiments. *Behavioural Processes*, 143(August), 7–12.
<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.08.002>
- Nováková, N., Veselý, P., & Fuchs, R. (2020). Object categorization by wild-ranging birds in nest defence. *Animal Cognition*, 23(1), 203–213. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01329-3>
- Oliveros, C. H., Field, D. J., Ksepka, D. T., Keith Barker, F., Aleixo, A., Andersen, M. J., ... Faircloth, B. C. (2019). Earth history and the passerine superradiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(16), 7916–7925.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1813206116>
- Olsson, V. (1995). The red-backed shrike *Lanius collurio* in southeastern Sweden: habitat and territory. *Ornis Svecica*, 5(1), 31–41. <https://doi.org/10.34080/os.v5.22999>
- Parr, L. A. (2011). The evolution of face processing in primates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0358>
- Parr, L. A., Heintz, M., & Akamagwuna, U. (2006). Three studies on configural face processing by chimpanzees. *Brain and Cognition*, 62(1), 30–42.
<https://doi.org/10.1016/j.bandc.2006.03.006>
- Parr, L. A., Heintz, M., & Pradhan, G. (2008). Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*) Lack Expertise in Face Processing. *Journal of Comparative Psychology*, 122(4), 390–402.
<https://doi.org/10.1037/0735-7036.122.4.390>
- Parron, C., & Fagot, J. (2008). Baboons (*Papio papio*) spontaneously process the first-order but not second-order configural properties of faces. *American Journal of Primatology*, 70(5), 415–422. <https://doi.org/10.1002/ajp.20503>
- Patton, T. B., Szafranski, G., & Shimizu, T. (2010). Male pigeons react differentially to altered facial features of female pigeons. *Behaviour*, 147(5–6), 757–773.
<https://doi.org/10.1163/000579510X491090>
- Phelps, M. T., & Roberts, W. A. (1994). Memory for pictures of upright and inverted primate faces in humans (*Homo sapiens*), squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*), and pigeons (*Columba livia*). *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C. : 1983)*, 108(2), 114–125. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.108.2.114>
- Prum, R. O., Berv, J. S., Dornburg, A., Field, D. J., Townsend, J. P., Lemmon, E. M., & Lemmon, A. R. (2015). A comprehensive phylogeny of birds (*Aves*) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature*, 526(7574), 569–573.
<https://doi.org/10.1038/nature15697>
- Psalta, L., Young, A. W., Thompson, P., & Andrews, T. J. (2014). Orientation-sensitivity to facial features explains the Thatcher illusion. *Journal of Vision*, 14(12), 9–9.

<https://doi.org/10.1167/14.12.9>

- R Core Team. (2020). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- Racca, A., Amadei, E., Ligout, S., Guo, K., Meints, K., & Mills, D. (2010). Discrimination of human and dog faces and inversion responses in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition*, *13*(3), 525–533. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0303-3>
- Relyea R, & Relyea, R. A. (2003). How prey respond to combined predators: A review and an empirical test. *Ecology*, *84*(7), 1827–1839. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1827:HPRTCP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1827:HPRTCP]2.0.CO;2)
- Rezlescu, C., Susilo, T., Chapman, A., & Caramazza, A. (2017). Large inversion effects are not specific to faces and do not vary with object expertise. *Journal of Vision*, *17*(10), 250. <https://doi.org/10.1167/17.10.250>
- Rezlescu, C., Susilo, T., Wilmer, J. B., & Caramazza, A. (2017). The inversion, part-whole, and composite effects reflect distinct perceptual mechanisms with varied relationships to face recognition. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *43*(12), 1961–1973. <https://doi.org/10.1037/xhp0000400>
- Richler, J. J., & Gauthier, I. (2014). A Meta-Analysis and Review of Holistic Face Processing. *Psychological Bulletin*, *140*(5), 1281–1302. <https://doi.org/10.1037/a0037004.A>
- Rolla, M., Consuegra, S., & de Leaniz, C. G. (2019). Predator recognition and anti-predatory behaviour in a recent aquatic invader, the killer shrimp (*Dikerogammarus villosus*). *Aquatic Invasions*, *15*(3), 482–496. <https://doi.org/10.1101/636100>
- Roos, S., & Pärt, T. (2004). Nest predators affect spatial dynamics of breeding red-backed shrikes (*Lanius collurio*). *Journal of Animal Ecology*, *73*(1), 117–127. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2004.00786.x>
- Rosa-Salva, O., Mayer, U., & Vallortigara, G. (2019). Unlearned visual preferences for the head region in domestic chicks. *PLOS ONE*, *14*(9), e0222079. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222079>
- Rossion, B. (2008). Picture-plane inversion leads to qualitative changes of face perception. *Acta Psychologica*, *128*(2), 274–289. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2008.02.003>
- Rossion, B., & Taubert, J. (2019). What can we learn about human individual face recognition from experimental studies in monkeys? *Vision Research*, *157*, 142–158. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2018.03.012>
- 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*(1), 195–199. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(76\)80115-7](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(76)80115-7)
- Seitz, K. (2002). Parts and wholes in person recognition: Developmental trends. *Journal of Experimental Child Psychology*, *82*(4), 367–381. [https://doi.org/10.1016/S0022-0965\(02\)00106-6](https://doi.org/10.1016/S0022-0965(02)00106-6)
- Sheehan, M. J., & Tibbetts, E. A. (2011). Specialized face learning is associated with

- individual recognition in paper wasps. *Science*, 334(6060), 1272–1275.
<https://doi.org/10.1126/science.1211334>
- Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, evolution, and behavior*. Oxford: Oxford University Press.
- Shimizu, T. (1998). Conspecific recognition in pigeons (*Columba livia*) using dynamic video images. *Behaviour*, 135(1), 43–53. <https://doi.org/10.1163/156853998793066429>
- Somppi, S., Törnqvist, H., Hänninen, L., Krause, C. M., & Vainio, O. (2014). How dogs scan familiar and inverted faces: An eye movement study. *Animal Cognition*, 17(3), 793–803. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0713-0>
- Soto, F. A., & Wasserman, E. A. (2014). Mechanisms of object recognition: what we have learned from pigeons. *Frontiers in Neural Circuits*, 8(October), 1–22. <https://doi.org/10.3389/fncir.2014.00122>
- Stemmler, T., Nikolay, P., Nüttgens, A., Skorupa, J., Orłowski, J., & Wagner, H. (2018). Size discrimination in barn owls as compared to humans. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 204(3), 305–318. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1241-1>
- 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(3), 206–215.
- Strnadová, I., Němec, M., Strnad, M., Veselý, P., & Fuchs, R. (2018). The nest defence by the red-backed shrike *Lanius collurio* – support for the vulnerability hypothesis. *Journal of Avian Biology*, 49(5). <https://doi.org/10.1111/jav.01726>
- Sugita, Y. (2008). Face perception in monkeys reared with no exposure to faces. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(1), 394–398. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706079105>
- Syrová, M., Němec, M., Veselý, P., Landová, E., & Fuchs, R. (2016). Facing a clever predator demands clever responses - Red-backed shrikes (*Lanius collurio*) vs. eurasian magpies (*Pica pica*). *PLoS ONE*, 11(7), 1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159432>
- Tanaka, J., & Gauthier, I. (1997). *Expertise in Object and Face Recognition. Psychology of Learning and Motivation - Advances in Research and Theory* (Vol. 36). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0079-7421\(08\)60282-0](https://doi.org/10.1016/S0079-7421(08)60282-0)
- Tanaka, J. W., & Farah, M. J. (1993). Parts and Wholes in Face Recognition. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, 46(2), 225–245. <https://doi.org/10.1080/14640749308401045>
- Tanaka, J. W., & Gordon, I. (2011). Features, configuration, and holistic face processing. In A. J. Calder, G. Rhodes, M. H. Johnson, & J. V. Haxby (Eds.), *The Oxford handbook of face perception* (pp. 177–194). New York: Oxford University Press.
- Tanaka, J. W., & Simonyi, D. (2016). The “parts and wholes” of face recognition: A review of the literature. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 69(10), 1876–1889. <https://doi.org/10.1080/17470218.2016.1146780>

- Taubert, J., & Parr, L. A. (2009). Visual expertise does not predict the composite effect across species: A comparison between spider (*Ateles geoffroyi*) and rhesus (*Macaca mulatta*) monkeys. *Brain and Cognition*, *71*(3), 187–195. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2009.09.002>
- ter Braak J. F., C., & Šmilauer, P. (2002). Canoco reference manual and CanoDraw for Windows user's guide, 500.
- Thompson, P. (1980). Margaret Thatcher: A new illusion. *Perception*, *9*(4), 483–484.
- Tibbetts, E. A., Den Uyl, J., Dwortz, M., & McLean, C. (2019). The development and evolution of specialized face learning in paper wasps. *Animal Behaviour*, *147*, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.10.016>
- Tibbetts, E. A., Pardo-Sanchez, J., Ramirez-Matias, J., & Avarguès-Weber, A. (2021). Individual recognition is associated with holistic face processing in *Polistes* paper wasps in a species-specific way. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *288*(1943). <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.3010>
- Tomonaga, M. (1994). How laboratory-raised Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) perceive rotated photographs of monkeys: Evidence for an inversion effect in face perception. *Primates*, *35*(2), 155–165. <https://doi.org/10.1007/BF02382051>
- Tomonaga, M. (1999). Inversion effect in perception of human faces in a chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Primates*, *40*(3), 417–438. <https://doi.org/10.1007/BF02557579>
- Tomonaga, M. (2007). Visual search for orientation of faces by a chimpanzee (*Pan troglodytes*): Face-specific upright superiority and the role of facial configural properties. *Primates*, *48*(1), 1–12. <https://doi.org/10.1007/s10329-006-0011-4>
- Tomonaga, M., & Imura, T. (2015). Efficient search for a face by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Scientific Reports*, *5*, 1–12. <https://doi.org/10.1038/srep11437>
- Trillmich, F. (1976). Learning Experiments on Individual Recognition in Budgerigars *Melopsittacus undulatus*. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, *41*(4), 372–395. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1976.tb00948.x>
- Tryjanowski, P., & Sparks, T. H. (2001). Is the detection of the first arrival date of migrating birds influenced by population size? A case study of the red-backed shrike *Lanius collurio*. *International Journal of Biometeorology*, *45*(4), 217–219. <https://doi.org/10.1007/s00484-001-0112-0>
- Tryjanowski, Piotr, & Goławski, A. (2004). Sex differences in nest defence by the red-backed shrike *Lanius collurio*: Effects of offspring age, brood size, and stage of breeding season. *Journal of Ethology*, *22*(1), 13–16. <https://doi.org/10.1007/s10164-003-0096-9>
- Tryjanowski, Piotr, Karg, M. K., & Karg, J. (2003). Diet composition and prey choice by the red-backed shrike *Lanius collurio* in western Poland. *Belgian Journal of Zoology*, *133*(July), 157–162.
- Van der Velden, J., Zheng, Y., Patullo, B. W., & Macmillan, D. L. (2008). Crayfish recognize the faces of fight opponents. *PLoS ONE*, *3*(2). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001695>

- Veselý, P., Buršíková, M., & Fuchs, R. (2016). Birds at the Winter Feeder do not Recognize an Artificially Coloured Predator. *Ethology*, *122*(12), 937–944. <https://doi.org/10.1111/eth.12565>
- Wang, M. Y., & Takeuchi, H. (2017). Individual recognition and the ‘face inversion effect’ in medaka fish (*Oryzias latipes*). *ELife*, *6*. <https://doi.org/10.7554/eLife.24728>
- Wasserman, E. A., Kirkpatrick-Steger, K., Van Hamme, L. J., & Biederman, I. (1993). Pigeons Are Sensitive to the Spatial Organization of Complex Visual Stimuli. *Psychological Science*, *4*(5), 336–341. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.1993.tb00575.x>
- Weiss, D. J., Kralik, J. D., & Hauser, M. D. (2000). Face processing in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Animal Cognition*, *3*(4), 191–205. <https://doi.org/10.1007/s100710000076>
- Weldon, K. B., Taubert, J., Smith, C. L., & Parr, L. A. (2013). How the Thatcher illusion reveals evolutionary differences in the face processing of primates. *Animal Cognition*, *16*(5), 691–700. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0604-4>
- Yin, R. K. (1969). Looking at upide-down faces. *Journal of Experimental Psychology*, *81*(1), 141–145. <https://doi.org/10.1037/h0027474>
- Young, A. W., Hellawell, D., & Hay, D. C. (1987). Configurational information in face processing. *Perception*, *16*(November), 747–759. <https://doi.org/10.1068/p160747n>
- Yu, J., E, M., Sun, W., Liang, W., Wang, H., & Møller, A. P. (2020). Differently sized cuckoos pose different threats to hosts. *Current Zoology*, *66*(3), 247–253. <https://doi.org/10.1093/cz/zoz049>
- Zebrowitz, L. A. (2011). Ecological and Social Approaches to Face Perception. In A. Calder, G. Rhodes, M. Johnson, & J. V Haxby (Eds.), *The Oxford handbook of face perception* (pp. 57–76). New York: Oxford University Press.
- Zhang, H., Sun, Y., & Zhao, L. (2017). Face Context Influences Local Part Processing: An ERP Study. *Perception*, *46*(9), 1090–1104. <https://doi.org/10.1177/0301006617691293>

Manuscript

The importance of size in predator recognition by untrained birds

Ondřej Fišer, Petr Veselý, Michaela Syrová, Michal Němec, Kateřina Kopecká, Eliška Perlová, Roman Fuchs

An integral characteristic of all predators is their size, which affects, among other things, their food preferences, and the ability of their prey to defend themselves. Several studies have already found, unsurprisingly, that birds discriminate between and respond to predators of different sizes. In our experiments, we exposed red-backed shrikes to size-modified dummies of the same predator species (shrunken carrion crows and enlarged Eurasian jays). The red-backed shrike usually aggressively attacks the unmodified jay, whereas it remains passive towards the unmodified crow. In our experiments, the shrike responded to the enlarged jay with less aggression, indicating that it assessed aggression towards the jay as ineffective. Aggression increased only slightly to the shrunken crow. Thus, the reason why the shrike does not attack the unmodified crow is probably not its size, but it is an alternative antipredatory strategy, the analogue of which has already been proven in the Eurasian magpie. However, experiments with the jay demonstrate for the first time that the shrike perceives predator size as a separate parameter and responds exclusively to it by changing its behaviour.

Introduction

Recognition (discrimination and categorization) allows animals effective reactions to other organisms or other relevant objects (Shettleworth, 2010). Among other organisms, animals can recognize conspecifics (Hepper, 1986), prey (Eberhard Curio, 1976), and, last but not least, predators (A. S. Griffin, 2004). Predator recognition has a pivotal role in almost any aspect of animal life. Animal ability to distinguish predators and determine the threat they pose is the

main contribution to survival alongside to searching for food (Lima & Dill, 1990). Thus, it is not surprising that the ability to recognize a predator was confirmed in many previous studies in fishes (e.g., Chivers and Smith, 1993; Fischer et al., 2017; Goiran and Shine, 2020), amphibians' tadpoles (e.g., Relyea, 2003), mammals (e.g., Swaisgood et al., 1999; Bleicher et al., 2019), but also invertebrates (e.g., Binz et al., 2014; Alcaraz and Arce, 2017).

Birds were repeatedly shown to be able to visually distinguish not only predators from harmless animals and individual guilds (e.g., nest predators from adult predators), but also individual species differing in danger (e.g., kestrel from sparrowhawk) to the tested birds (see Fuchs et al., 2019 for review). This ability raises the question of what are the cues that birds use in recognition. However, since the experiments conducted by the founders of ethology, it has been assumed that birds recognize predators based on the presence of so-called key features (Fuchs et al., 2019).

The significance of key features has been studied, for example, in great tits (*Parus major*) (Beránková et al., 2014) or red-backed shrikes (*Lanius collurio*) (Němec et al., 2021). In both cases, key features played an important role and were important for overall predator recognition. However, birds also use other cues in recognition. Distinctive elements of colouration, which allow the distinction between species (Beránková et al., 2014; Veselý et al., 2016), can be considered as key features of a kind. Furthermore, the ability to recognise a predator is also influenced by the surface texture of the presented predator dummy (Němec et al., 2015) or the arrangement of individual body parts (Nováková et al., 2020).

Another characteristic of a predator is its size (Fuchs et al., 2019). The size of a predator is undoubtedly important for potential prey. Large predators are more dangerous for large birds, while small predators are a greater threat to small birds (Templeton, Greene, & Davis, 2005). Thus, the size informs the prey about the intensity of the approaching threat (Palleroni, Hauser, & Marler, 2005). Several studies show that birds respond differently to predators of different sizes. Tits can perceive predator's (Courter & Ritchison, 2010; Soard & Ritchison, 2009; Templeton et al., 2005) and nest parasite's (Yu et al., 2020) size. Wild Carolina chickadee (*Poecile carolinensis*), tufted titmice (*Baeolophus bicolor*), and captive black-capped chickadee (*Poecile atricapilla*) react distinctively to stuffed dummies of raptors of various sizes in the sense of different alarm call intensity. Similarly, the green-backed tit (*Parus monticolus*) responded more intensely to the smaller Asian emerald cuckoo (*Chrysococcyx maculatus*) than to the larger common cuckoo (*Cuculus canorus*). Similarly, Palleroni et al. (2005) showed that chickens (*Gallus gallus domesticus*) respond differently to differently sized predators from the family *Accipitridae*.

All these studies used different species of predators distinct not only in size but in colouration as well. Thus, birds could recognize individual predator's species by their colouration. This ability has already been repeatedly demonstrated in birds (Strnad et al., 2012; Tvardíková & Fuchs, 2012; Veselý et al., 2016). Beránková et al. (2015) tested the reaction of great tits to the Eurasian sparrowhawk (*Accipiter nissus*) with normal and reduced size in a cage experiment. The tits reacted similarly to both variants of the sparrowhawk. The authors explain this by the specific conditions of the cage experiment because the tits did not have any comparison to the predator's size, thus the colouration played the main role. In another recent study, Antonová et al. (2021) observed the reaction of passerines to the normal and diminished sparrowhawk dummies that were presented near winter feeders. Birds were less afraid of the smaller dummy of the sparrowhawk than the large one. In this study, results were completely different from the previous one (Beránková et al., 2015), which was conducted under laboratory conditions. Antonová et al. (2021) explain this discrepancy by the fact that under field conditions, birds can compare the size of the dummy with surrounding objects from any distance. It can therefore be assumed that the predator's size is an important factor in recognition, at least in winter feeder conditions.

Tits respond passively to predators. In the winter feeder experiments, tits reduce their attendance and in the cage experiments, tits try to flee or hide. Red-backed shrikes react rather aggressive via active mobbing in the context of nest defence (Gotzman, 1967; Piotr Tryjanowski & Goławski, 2004). The predator's size could play a completely different role within this species. Němec and Fuchs (2014) studied the reaction of red-backed shrike to various corvid species, which are potential predators of its nests. Their results revealed that red-backed shrike attacks the Eurasian jay (*Garullus glandarius*) extremely aggressively but behaves passively towards the carrion crow (*Corvus corone*). Both of these species pose a similar threat to its nestlings and eggs (Schaefer, 2004). Němec and Fuchs (2014) explain this distinction by the different size posed by these two predators. The crow is larger (515 g) than the jay (170 g). Even in this case, however, it cannot be excluded that the birds reacted differently to different species and not only to differently sized representatives of the same species. In our study, we tested the reactions of the red-backed shrike to the dummies of jay and crow both with normal and modified size.

We decided to decrease the size of the crow and increase the size of the jay. We observed the reaction to the normal crow or diminished one, and to the normal or enlarged jay. We tested two hypotheses: (1) the aggressiveness of shrikes towards enlarged jay dummies declines, (2) the aggressiveness of shrikes towards diminished crow dummies rises.

Methods

Study area and material

The experiment was conducted during three breeding seasons (2011-2013) in the Doupov mountains, western Bohemia, Czech Republic (GPS: 50°9'4.269"N, 13°2'42.224"E). The nests of red-backed shrikes were searched for in thorny shrubs in scattered vegetation within meadows and pastures of the study site. The experiment was conducted near the nests containing chicks of age 3 to 16 days. Altogether 38 nests were included in this study.

Study species

Red-backed shrike is a small songbird species known for its pronounced aggressiveness when defending their nests (Piotr Tryjanowski & Goławski, 2004). It shows the ability to recognize predators differing in the potential threat and shrikes attack, those, which can be chased away from their nests (Němec & Fuchs, 2014; Nováková et al., 2020; Strnad et al., 2012; Syrová et al., 2016). It nests mainly in thorny shrubs in meadows in the central part of the western Palearctic (P. Tryjanowski & Sparks, 2001). It is a monogamous and territorial bird (Olsson, 1995). Its nests suffer from frequent natural predation (Söderström, 2001).

The carrion crow and the Eurasian jay were used as predators presented at the nests of red-backed shrikes. These predators are a major threat to eggs and hatchlings of several passerine species (Söderström, 2001; Weidinger, 2009). We presented these two species in two forms. Dummies testing the effect of the body size were prepared of textile, stuffed with cotton, and painted with acrylic colours. Němec et al. (2015) justified the use of these dummies when simulating predator presence near shrike nests. Crow as well as jay dummies were presented in three body size categories. Crow was prepared in natural body length of 40 cm (**crowC**), and with body length reduced by 25 % (30 cm) (**crowB**) and 50 % (20 cm) (**crowA**). Jay was prepared in natural body length of 30 cm (**jayA**) and with the body length enlarged by 25 % (37 cm) (**jayB**) and 50 % (45 cm) (**jayC**).

Besides the textile dummies, we used three stuffed dummies as baseline stimuli: domestic pigeon (*Columba livia f. domestica*), carrion crow and Eurasian jay.

Experimental design

After the discovery of the nest of the red-backed shrike, the site was recorded and regularly checked. When there were live hatchlings at least 3 days old in the nest, the experiment was conducted. A tripod with a video camera was placed at approximately 50 meters from the nest, where the human observer with binocular commenting the bird behaviour was also situated. A pole was placed one meter from the nest and the dummy covered with opaque fabric was brought to it and installed on the pole. All dummies were presented in an upright position with their wings folded with head directed to the nest. The experiment started after first of the parents revealed the dummy and appeared within the view of the human observer. The experiment lasted 20 min from the first reaction of the shrike to the dummy. If the shrike appeared with a delay, the experiment was extended to reach a net time of 20 minutes. Between each dummy presentation, the nesting pair was given a minimum of one hour to feed the young and calm down. All dummies were presented in a row within one day.

We presented the dummies with two sets of shrikes, one set was presented with jay dummies (three textile jays, stuffed jay, and stuffed pigeon), the other with crow dummies (three textile crows, stuffed crow, and stuffed pigeon). There were 22 nests in the jay set and 16 nests in the crow set. We decided not to present the entire set of nine dummies to each shrike pair, as this approach would be too much time demanding, disturbing the birds for at least two days. Dummies in one set were presented in randomized order.

Recorded behaviour and statistical analyses

We recorded two behaviours of the shrike parents towards the presented dummies. The number of attacks performed by each parent towards the dummy describes a flight over the dummy, when the bird decreases the height of the flight towards the dummy. The second recorded behaviour was the number of attacks with physical contact with the dummy. It was recorded always when the shrike hit the dummy by its bill (less frequently by its legs).

Both these data were log transformed to get the normal distribution of the residuals. All analyses were performed in R environment (R Core Team, 2020). As each breeding pair was tested with 5 treatments, we explained the variability in both recorded behaviour responses using mixed-effect linear models (LMM, command `lmer` in package `lme4`) with the nest identity entering the analysis as a random factor. We explained the response variability with the

following predictors: dummy type, parent sex, age of the chicks in the nest, and the order of the particular trial. These factors were added to the model sequentially using "stepwise forward selection" and the particular models were compared using the Likelihood ratio test (Chi square). For significant categorical predictors, we conducted Tukey HSD post-hoc test with Tukey correction for repeated measures (command glht in package multcomp).

Results

All attacks – Crows

The dummy type and sex significantly affected the number of all attacks in the crow experiment (Table 1). Post hoc test showed that effect of sequence was not significant.

Table 1: Effects of predictor variables in particular models (LMM, Likelihood ratio test)
Significant effects in bold.

Experiment	Response	Predictor	AIC	BIC	Chisq	Df	P value
crow	all attacks	dummy	513.43	534.6	21.153	4	0.000
		sex	510.66	534.85	4.774	1	0.029
		sequence	511.46	547.74	6.3485	3	0.096
	contact	dummy	469.52	490.69	20.777	4	0.000
		sex	470.23	-227.12	1.2884	1	0.256
		sequence	467.1	503.38	10.224	3	0.017
jay	all attacks	dummy	924.41	948.17	27.771	4	0.000
		sex	915.74	942.89	10.674	1	0.001
		sequence	910.7	951.42	8.4139	3	0.038
	contact	dummy	902.53	926.28	24.82	4	0.000
		sex	897.06	924.21	7.4695	1	0.006
		sequence	892.56	933.28	9.6281	3	0.022

AIC - Akaike's Information Criteria, BIC - Bayesian Information Criteria, Df – Degrees of freedom

Post hoc comparison of the attack rate towards all dummies showed that the pigeon dummy was attacked significantly more often than the crow dummy with the exception of the smallest crow (Table 2, Fig. 1).

Table 2: Post hoc comparison (Tukey HSD) of the number of all attacks towards particular dummies in the crow experiment (z values in upper right part of the table, p values in the lower left part). Significant differences in bold.

	crowA	crowB	crowC	crowStuffed	pigeon
crowA		-1.059	-1.373	-1.031	-2.621
crowB	0.828		-0.314	0.018	-3.690
crowC	0.645	0.998		0.329	-4.008
crowStuffed	0.841	1.000	0.997		-3.680
pigeon	0.067	0.002	< 0.001	0.002	

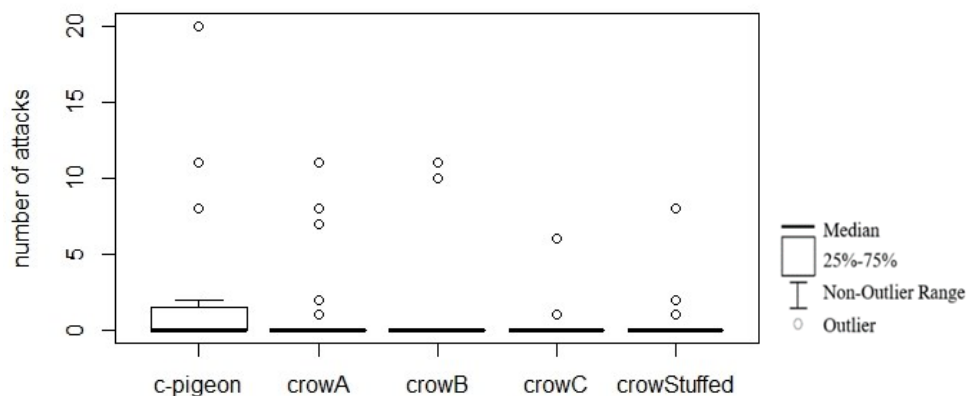


Figure 1: Number of all attacks performed towards the dummies in the crow experiment

Attacks with contact – Crows

The dummy type and sequence of trials significantly affected the number of attacks with contact in the crow experiment (Table 1). Post hoc test showed that effect of sequence was not significant.

Post hoc comparisons showed that the pigeon dummy was attacked with contact significantly more often than all crow dummies (Table 3, Fig. 2).

Table 3: Post hoc comparison (Tukey HSD) of the number of all attacks towards particular dummies in the crow experiment (z values in upper right part of the table, p values in the lower left part). Significant differences in bold.

	crowA	crowB	crowC	crowStuffed	pigeon
crowA		-0.317	-0.998	-1.423	-2.731
crowB	0.998		-0.681	-1.109	-3.052
crowC	0.857	0.961		-0.434	-3.740
crowStuffed	0.613	0.802	0.993		-4.191
pigeon	0.049	0.019	0.002	< 0.001	

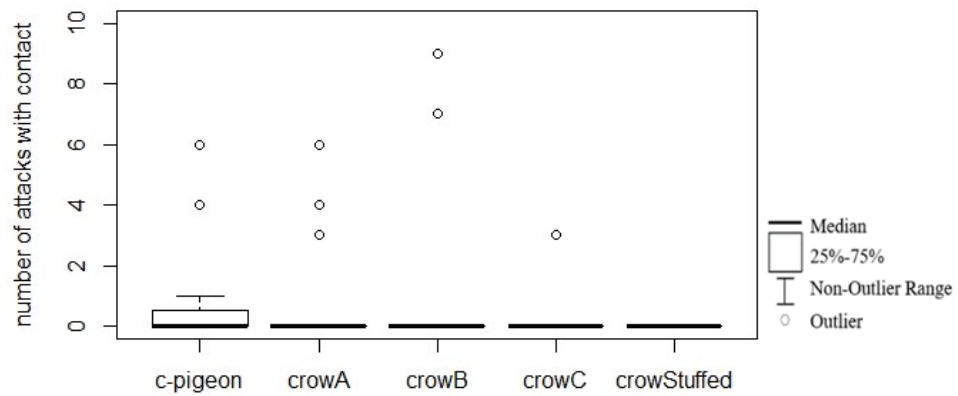


Figure 2: Number of attacks with contact performed towards the dummies in the crow experiment

All attacks – Jays

All three factors significantly affected the number of attacks in the jay experiment (Table 1). Post hoc test showed that effect of sequence was not significant.

Post hoc comparisons showed that the pigeon dummy was attacked significantly less often than all jay dummies except for the biggest jayC (Table 4, Fig 3). Moreover, the biggest jayC was attacked significantly less often than the stuffed jay (Table 4, Fig 3).

Table 4: Post hoc comparison (Tukey HSD) of the number of all attacks towards particular dummies in the crow experiment (z values in upper right part of the table, p values in the lower left part). Significant differences in bold.

	jayA	jayB	jayC	jayStuffed	pigeon
jayA		0.985	-2.234	0.683	3.581
jayB	0.862		-2.719	-0.302	4.566
jayC	0.083	0.051		2.917	1.847
jayStuffed	0.960	0.998	0.011		4.264
pigeon	0.003	0.001	0.347	0.001	

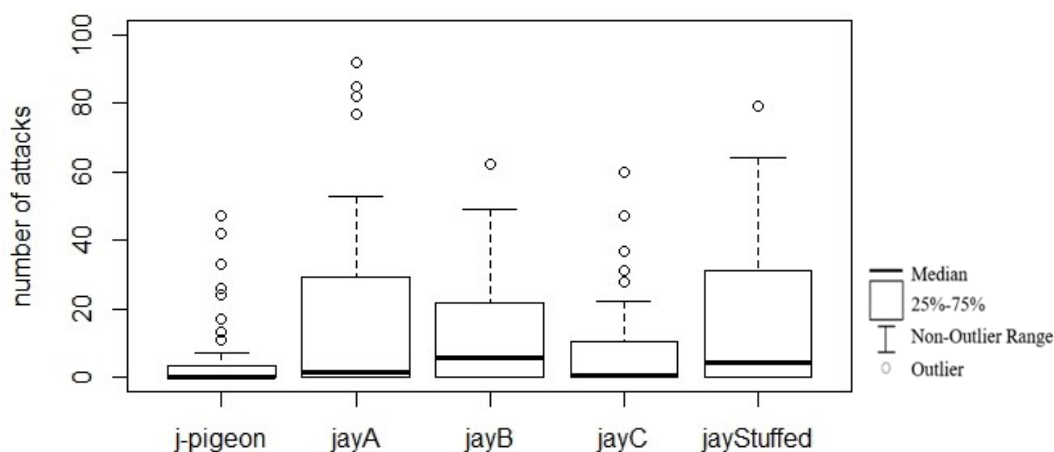


Figure 3: Number of all attacks performed towards the dummies in the jay experiment

Attacks with contact – Jays

All three factors significantly affected the number of attacks with contact in the jay experiment (Table 1). Post hoc test showed that the effect of the sequence was not significant.

Post hoc comparisons showed that the pigeon dummy was attacked significantly less often than all jay dummies except for the biggest jayC (Table 5, Fig 4). Moreover, the biggest jayC was attacked significantly less often than the stuffed jay and than the appropriately sized jayA (Table 5, Fig 4).

Table 5: Post hoc comparison (Tukey HSD) of the number of all attacks towards particular dummies in the crow experiment (z values in upper right part of the table, p values in the lower left part). Significant differences in bold.

	jayA	jayB	jayC	jayStuffed	pigeon
jayA		0.353	-2.776	0.790	3.313
jayB	0.997		-2.629	0.438	3.666
jayC	0.015	0.065		3.067	1.037
jayStuffed	0.934	0.992	0.018		4.104
pigeon	0.008	0.002	0.838	< 0.001	

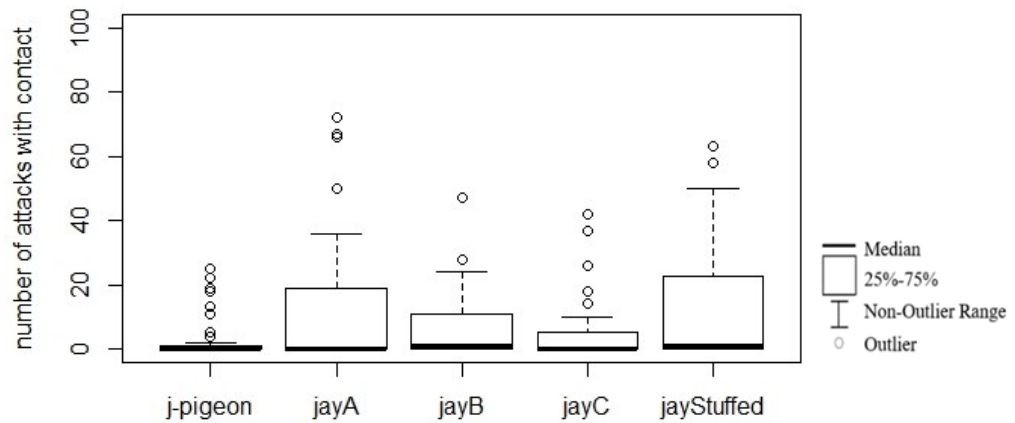


Figure 4: Number of attacks with contact performed towards the dummies in the jay experiment

Discussion

Our results support the first hypothesis. The intensity of attacks on the enlarged jays decreased. The decrease was not significant for the medium-sized dummy, but it was for the largest dummy. Shrikes did not attack it more than the pigeon dummy and less than the normal-sized dummy (in the case of total number of attacks, the difference was only marginally significant) and the stuffed jay. The second hypothesis is not supported by the results. The only indication of increased attack intensity on the shrunken crow is provided by comparison with attack intensity on the pigeon. The normal- and medium-sized dummy shrikes attacked less than the pigeon dummy, and in the case of the smallest dummy crow, the difference was only marginally significant for the total number of attacks.

The decline in the intensity of attacks on enlarged jays can be explained in two ways. Either the shrikes did not recognize the largest jay, or they evaluated the attack on the large jay as ineffective or dangerous. In our opinion, the second possibility is correct, but we are unable to prove it. Shrikes intensively warned in the presence of the largest dummy, but the design of the experiment did not allow the warnings to be quantitatively evaluated. Also, a twofold explanation is offered for the almost complete absence of attacks against the crow dummies. Either the shrikes do not consider the crow to be a threat, or they do not consider active mobbing to be an effective form of defense against the crow. Our results support the second explanation. Apart from the total number of attacks on the smallest dummy, shrikes attacked crows less than they attacked the pigeon dummy. This would argue that they chose an alternative tactic, not drawing the predator's attention to the vicinity of the nest. That shrikes use this tactic against some corvids was proved by Syrová et al. (2016). The authors proposed the hypothesis that the shrike's active defense could attract the predator's attention and endanger the nestlings (Syrová et al., 2016). This would explain the slight increase in overall attack intensity against the smallest crow dummy caused by a few birds that did not seem to recognize the crow in the dummy. That the shrikes know about the danger of crows was confirmed by Roos and Pärt (2004), shrikes try not to build their nests near crows' nests and avoid them.

Several previous studies have demonstrated that the size of the predator is an important factor in predator recognition (Courter & Ritchison, 2010; Palleroni et al., 2005; Soard & Ritchison, 2009; Templeton et al., 2005; Yu et al., 2020). Birds (apart from Palleroni et al., 2005, who worked with hens, this involved tits) discriminated between predators of different sizes (in all studies these were birds of prey) and chose an appropriate form of

antipredator behaviour towards them. However, all the above studies tested responses to different species of raptors differing in size, which the experimental birds may have been familiar with. Our study is the first to show in experiments with dummy jays that birds are able to perceive the different sizes of different individuals of the same predator species and respond appropriately. Size is therefore a cue in its own nature.

Similar experiments have been conducted so far only by Beránková et al. (2015) and Antonová et al. (2021). Both of them worked with tits and shrunken sparrowhawk dummies. In the study by Beránková et al. (2015), great tits reacted similarly fearfully in a cage experiment to normal and shrunken dummy sparrowhawks. According to the authors, this may have been due to specific laboratory conditions that left the birds in an unfamiliar environment without size comparisons to the dummy.

In the most recent study by Antonová et al. (2021) the fear reaction of the tits completely disappeared to the reduced dummy of the Eurasian sparrowhawk. The authors explain this by the lowered attention that tits pay to small birds, as they cannot encounter any such small real birds of prey at the feeder. In contrast, the choice of antipredator behaviour is very carefully considered by the shrike, as it is an energy-intensive activity and, moreover, risky for both defending parents and offspring. That shrikes evaluate situations more carefully than tits is evidenced by the study of Nováková et al. (2017, 2020). While tits did not respond to a violation of the sparrowhawk body plan in a feeder experiment, the shrikes did in an experiment arranged identically to the one by Nováková et al. (2017).

To summarize, our study showed that shrike perceives predator size as a separate parameter and responds appropriately to it, but also takes into account predator species. Further research should be conducted to investigate the bird perception of predators' size along with the perception of the size of food or other neutral objects for comparison under field conditions.

References

- Alcaraz, G., & Arce, E. (2017). Predator discrimination in the hermit crab *Calcinus californiensis*: tight for shell breakers, loose for shell peelers. *Oikos*, *126*(9), 1299–1307. <https://doi.org/10.1111/oik.03742>
- Antonová, K., Veselý, P., & Fuchs, R. (2021). Untrained birds' ability to recognise predators with changed body size and colouration in a field experiment. *BMC Ecology and Evolution*, *21*(1), 74. <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01807-8>
- Beránková, J., Veselý, P., & Fuchs, R. (2015). The role of body size in predator recognition by untrained birds. *Behavioural Processes*, *120*, 128–134. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.09.015>
- Beránková, J., Veselý, P., Sýkorová, J., & Fuchs, R. (2014). The role of key features in predator recognition by untrained birds. *Animal Cognition*, *17*(4), 963–971. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0728-1>
- Binz, H., Bucher, R., Entling, M. H., & Menzel, F. (2014). Knowing the Risk: Crickets Distinguish between Spider Predators of Different Size and Commonness. *Ethology*, *120*(1), 99–110. <https://doi.org/10.1111/eth.12183>
- Bleicher, S. S., Kotler, B. P., & Brown, J. S. (2019). Comparing plasticity of response to perceived risk in the textbook example of convergent evolution of desert rodents and their predators; a manipulative study employing the landscape of fear. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, *13*(March), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2019.00058>
- Chivers, D. P., & Smith, R. J. F. (1993). The role of olfaction in chemosensory-based predator recognition in the fathead minnow, *Pimephales promelas*. *Journal of Chemical Ecology*, *19*(4), 623–633. <https://doi.org/10.1007/BF00984997>
- Courter, J. R., & Ritchison, G. (2010). Alarm calls of tufted titmice convey information about predator size and threat. *Behavioral Ecology*, *21*(5), 936–942. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq086>
- Curio, E. (1976). Prey Recognition. In *The Ethology of Predation* (pp. 85–112). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-81028-2_4
- Fischer, S., Oberhammer, E., Cunha-Saraiva, F., Gerber, N., & Taborsky, B. (2017). Smell or vision? The use of different sensory modalities in predator discrimination. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *71*(10), 143. <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2371-8>
- Fuchs, R., Veselý, P., & Nácárová, J. (2019). Predator Recognition in Birds: The Use of Key Features. *Springer Briefs in Animal Sciences*, Springer, Cham, Switzerland
- Goiran, C., & Shine, R. (2020). The ability of damselfish to distinguish between dangerous and harmless sea snakes. *Scientific Reports*, *10*(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58258-2>
- Gotzman, J. (1967). Remarks on Ethnology of the Red-backed Shrike, *Lanius Collurio* L.- Nest Defence and Nest Desertion. *Acta Ornithologica*, (10), 83–96.
- Griffin, A. S. (2004). Social learning about predators: A review and prospectus. *Learning and Behavior*. Psychonomic Society Inc. <https://doi.org/10.3758/bf03196014>

- Hepper, P. G. (1986). Kin recognition: functions and mechanisms. A review. *Biological Reviews - Cambridge Philosophical Society*, 61(1), 63–93. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1986.tb00427.x>
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619–640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Němec, M., & Fuchs, R. (2014). Nest defense of the red-backed shrike *Lanius collurio* against five corvid species. *Acta Ethologica*, 17(3), 149–154. <https://doi.org/10.1007/s10211-013-0175-z>
- Němec, M., Kučerová, T., Veselý, P., & Fuchs, R. (2021). A kestrel without hooked beak and talons is not a kestrel for the red-backed shrike (*Lanius collurio*). *Animal Cognition*, 1–12. <https://doi.org/10.1007/s10071-020-01450-8>
- Němec, M., Syrová, M., Dokoupilová, L., Veselý, P., Šmilauer, P., Landová, E., ... Fuchs, R. (2015). Surface texture and priming play important roles in predator recognition by the red-backed shrike in field experiments. *Animal Cognition*, 18(1), 259–268. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0796-2>
- Nováková, N., Veselý, P., & Fuchs, R. (2017). Object categorization by wild ranging birds—Winter feeder experiments. *Behavioural Processes*, 143(August), 7–12. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.08.002>
- Nováková, N., Veselý, P., & Fuchs, R. (2020). Object categorization by wild-ranging birds in nest defence. *Animal Cognition*, 23(1), 203–213. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01329-3>
- Olsson, V. (1995). The red-backed shrike *Lanius collurio* in southeastern Sweden: habitat and territory. *Ornis Svecica*, 5(1), 31–41. <https://doi.org/10.34080/os.v5.22999>
- Palleroni, A., Hauser, M., & Marler, P. (2005). Do responses of galliform birds vary adaptively with predator size? *Animal Cognition*, 8(3), 200–210. <https://doi.org/10.1007/s10071-004-0250-y>
- R Core Team. (2020). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- Relyea R, & Relyea, R. A. (2003). How prey respond to combined predators: A review and an empirical test. *Ecology*, 84(7), 1827–1839. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1827:HPRTCP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1827:HPRTCP]2.0.CO;2)
- Roos, S., & Pärt, T. (2004). Nest predators affect spatial dynamics of breeding red-backed shrikes (*Lanius collurio*). *Journal of Animal Ecology*, 73(1), 117–127. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2004.00786.x>
- Schaefer, T. (2004). Video monitoring of shrub-nests reveals nest predators. *Bird Study*, 51(2), 170–177. <https://doi.org/10.1080/00063650409461349>
- Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, evolution, and behavior*. Oxford: Oxford University Press.
- Soard, C. M., & Ritchison, G. (2009). “Chick-a-dee” calls of Carolina chickadees convey information about degree of threat posed by avian predators. *Animal Behaviour*, 78(6), 1447–1453. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.09.026>

- Söderström, B. (2001). Seasonal change in Red-backed Shrike *Lanius collurio* territory quality - The role of nest predation. *Ibis*, *143*(3), 561–571. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.2001.tb04883.x>
- 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*(3), 206–215.
- Swaisgood, R. R., Owings, D. H., & Rowe, M. P. (1999). Conflict and assessment in a predator-prey system: Ground squirrels versus rattlesnakes. *Animal Behaviour*, *57*(5), 1033–1044. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.1069>
- Syrová, M., Němec, M., Veselý, P., Landová, E., & Fuchs, R. (2016). Facing a clever predator demands clever responses - Red-backed shrikes (*Lanius collurio*) vs. eurasian magpies (*Pica pica*). *PLoS ONE*, *11*(7), 1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159432>
- Templeton, C. N., Greene, E., & Davis, K. (2005). Behavior: Allometry of alarm calls: Black-capped chickadees encode information about predator size. *Science*, *308*(5730), 1934–1937. <https://doi.org/10.1126/science.1108841>
- Tryjanowski, P., & Sparks, T. H. (2001). Is the detection of the first arrival date of migrating birds influenced by population size? A case study of the red-backed shrike *Lanius collurio*. *International Journal of Biometeorology*, *45*(4), 217–219. <https://doi.org/10.1007/s00484-001-0112-0>
- Tryjanowski, Piotr, & Goławski, A. (2004). Sex differences in nest defence by the red-backed shrike *Lanius collurio*: Effects of offspring age, brood size, and stage of breeding season. *Journal of Ethology*, *22*(1), 13–16. <https://doi.org/10.1007/s10164-003-0096-9>
- Tvardíková, K., & Fuchs, R. (2012). Tits recognize the potential dangers of predators and harmless birds in feeder experiments. *Journal of Ethology*, *30*(1), 157–165. <https://doi.org/10.1007/s10164-011-0310-0>
- Veselý, P., Buršíková, M., & Fuchs, R. (2016). Birds at the Winter Feeder do not Recognize an Artificially Coloured Predator. *Ethology*, *122*(12), 937–944. <https://doi.org/10.1111/eth.12565>
- Weidinger, K. (2009). Nest predators of woodland open-nesting songbirds in central Europe. *Ibis*, *151*(2), 352–360. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2009.00907.x>
- Yu, J., E, M., Sun, W., Liang, W., Wang, H., & Møller, A. P. (2020). Differently sized cuckoos pose different threats to hosts. *Current Zoology*, *66*(3), 247–253. <https://doi.org/10.1093/cz/zoz049>