

Sichern beim Blesshuhn *Fulica atra* – ein Vergleich zwischen Fressen und Putzen

Christoph Randler

Randler C: Vigilance during feeding and preening in coots *Fulica atra*. Vogelwarte 43: 189–193.

During both feeding and preening, coots *Fulica atra* regularly interrupt their activities to visually scan their environment. This behaviour is considered to be used for detecting predators. Animals in groups lower their individual vigilance since they benefit from other animals' vigilance ('many-eyes-hypothesis'), from the 'dilution-effect', or because they compete for a limited amount of scarce resources. When competition for scarce resources should at least partially contribute to the decline in vigilance during an increase in group size, then preening coots should show a higher vigilance, given a constant flock size and a constant nearest neighbour distance. Data were collected during three winter seasons. I recorded the number of scans during one minute of foraging on land and during preening. Scans were defined every time when the focal bird interrupted its actual activity to look up. I regressed nearest neighbour distance and flock size either within a 10 m or 20 m radius against vigilance. Afterwards, I found a higher vigilance rate in preening coots supporting the competition hypothesis. However, other effects may have contributed to these result, e.g. different body postures or a reduced visibility during preening.

CR: PH Ludwigsburg, Reuteallee 46, D-71634 Ludwigsburg; E-Mail: randler@ph-ludwigsburg.de

1. Einleitung

Sowohl während des Fressens als auch während des Putzens unterbrechen Vögel ihre jeweilige Aktivität um zu sichern ('vigilance'). Während dieser kurzen Unterbrechungen wird das Umfeld nach Prädatoren abgesucht (Lima 1995, Beauchamp 2003). Dieses Verhalten wird auch von Blesshühnern *Fulica atra* gezeigt. Sichern wird von vielerlei Variablen determiniert. Ein Hauptfaktor ist die Gruppengröße: Je mehr Individuen sich in einer Gruppe befinden, desto niedriger ist die Sicherungsrate des einzelnen Individuums (Elgar 1989, Roberts 1996, Treves 2000). Dafür werden verschiedene Erklärungen geboten: 1) Zum einen können Vögel von der Aufmerksamkeit und dem Sicherungsverhalten ihrer Artgenossen profitieren, da viele Augen einen herannahenden Prädatoren eher erkennen als wenige ('many-eyes-hypothesis'; Pulliam 1973). Dies konnte beispielsweise an Emus experimentell gezeigt werden (Boland 2003). 2) Der Verdünnungseffekt besagt, dass die Wahrscheinlichkeit, Opfer eines Beutegreifers zu werden, in größeren Gruppen geringer ist als in kleineren, sofern dieser Beutegreifer jeweils nur ein Tier erbeutet ('dilution-effect'; Beispiel: Cresswell 1994). Allerdings werden größere Gruppen häufiger angegriffen als kleinere (Cresswell 1994). 3) Im Gegensatz dazu besagt eine dritte Hypothese, dass Vögel in größeren Gruppen stärker um begrenzte Nahrungsressourcen konkurrieren als in kleineren Gruppen und sich deshalb der trade-off zwischen Fressen und Sichern mit steigender Gruppengröße zunehmend hin zum Fressen verschiebt (Konkurrenzhypothese; Beauchamp 2003).

Abgesehen von der Gruppengröße wurden viele weitere Faktoren noch berücksichtigt: Der Positionseffekt (Lazarus 2003) besagt, dass Tiere am Rande einer Gruppe eher gefährdet sind als Tiere im Inneren. Dies gilt allerdings nicht für Angriffe von Greifvögeln, die in der Thermik kreisen, da sie ja direkt mitten in eine Gruppe hinabstoßen können. Allerdings finden Angriffe auf Blesshühner eher durch Überraschungsjäger, wie den Habicht *Accipiter gentilis* statt. Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen zeigen, dass Männchen vieler Vogelarten mehr Sichern als Weibchen (Lendrem 1983, Randler 2004). Dies wird zum einen mit der höheren Auffälligkeit des Gefieders, zum anderen aber auch mit einer Art Bewacherfunktion (Vermeidung von Seitensprüngen) erklärt (Diskussion in Guillemain et al. 2003).

Neuerdings stehen die bekannten Effekte bezüglich der Gruppengröße wieder auf dem Prüfstand (Beauchamp 2003, Randler 2005a, Rolando et al. 2001). Möglicherweise scheint nicht die schiere Gruppengröße, sondern vielmehr die Distanz zum nächsten Nachbarn (Pöysä 1994, Rolando et al. 2001) oder gar die Gruppendichte, d.h. die Zahl der Vögel innerhalb eines bestimmten Radius, für einen Rückgang des Sicherns beim Individuum verantwortlich zu sein (Fernandez-Juricic et al. 2004).

Speziell beim Blesshuhn konnten bereits einige Ergebnisse das Sicherungsverhalten betreffend gewonnen werden. Der Einfluss der Gruppengröße blieb auch während des Putzens bestehen (Randler 2005b), aller-

dings sind sowohl die Gruppendichte innerhalb eines 10m Radius, die Dichte innerhalb des 20m Radius und die Nachbardistanz wichtige statistische Prädiktoren. Ebenso konnte gezeigt werden, dass die Sicherungsrate des Individuums sinkt, wenn die Konkurrenz um Futter erhöht wird und die Gruppengröße gleich bleibt (Randler 2005a).

Untersuchungen bezüglich dieses trade-offs gibt es im Hinblick auf die Nahrungssuche in großer Zahl (siehe Überblicksarbeiten von Beauchamp 2003, Treves 2000, Elgar 1989, Roberts 1996), während putzende Individuen nur sehr selten beobachtet wurden (Redpath 1988, Randler 2005b), ebenso wenig wie trinkende (Burger 1992) und schlafende Vögel (e.g. Gauthier-Clerc et al. 1994, 1998, 2000, 2002). All jenen Studien ist gemeinsam, dass sie die Konkurrenzhypothese ausschließen, da Vögel während dieser Aktivitäten (Putzen, Schlafen, Trinken) nicht um Futter konkurrieren können.

Bislang wurde jedoch kaum dieselbe Vogelart während unterschiedlicher Tätigkeiten untersucht (Ausnahme: Alpenstrandläufer *Calidris alpina*; Redpath 1988). Sollte die Konkurrenz um vorhandene Ressourcen tatsächlich zumindest teilweise für den Rückgang der individuellen Sicherungsrate mit zunehmender Gruppengröße verantwortlich sein, dann sollten putzende Blesshühner eine höhere Sicherungsrate im Vergleich zu fressenden zeigen, wenn statistisch für die Gruppengröße und die Nachbardistanz kontrolliert wird.

2. Material und Methoden

Das Blesshuhn eignet sich besonders für diese Art von Untersuchungen, da es eine monomorphe Art ist, d.h. Unterschiede im Gefieder zwischen Weibchen und Männchen sind eher gering. Bei Arten mit starkem Gefiederdimorphismus bestehen oft erhebliche Unterschiede in der Sicherungsrate, da die Männchen oft auffälliger gefärbt sind (Guillemain et al. 2003). Ebenso gibt es Unterschiede, wenn Jungvögel auffallend im Gefieder abweichen.

Daten zum Sicherungsverhalten wurden jeweils in der Wintersaison 2002/2003, 2003/2004 und 2004/2005 erhoben. Dabei wurden zwei verschiedene Habitats untersucht: 1.) Ehmetsklänge (8.55/49.09, 227 m üNN) und 2.) Breitenauer See (9.23/49.08, 230 m üNN). Beide Habitats sind künstliche Baggerseen mit flach ansteigenden Ufern, die im Sommerhalbjahr als Badeseen genutzt werden. Im Winterhalbjahr ist der Besucheransturm deutlich reduziert, obwohl regelmäßig Störungen durch Spaziergänger mit Hunden beobachtet wurden. Es wurde jeweils ein solcher Beobachtungsplatz gewählt, von dem aus herannahende Störungen schnell erkannt wurden. Beobachtungen, bei denen Greifvögel überflogen oder Spaziergänger vorbeiliefen, wurden nicht gewertet.

Der Positions- oder Randeffect beeinflusst die Sicherungsrate signifikant (Lazarus 2003, Randler 2005b). Deshalb

wurden die äußeren 10% einer jeden Gruppe als Tiere am Rand definiert und nicht in die Untersuchung mit eingeschlossen, um diese Variable unter Kontrolle zu halten. Ebenso wurden alle Einzeltiere in der Untersuchung nicht verwendet, da zwar einzelne Blesshühner angetroffen wurden, die sich putzten, aber seltener welche, die allein an Land fraßen (Randler 2005a). Außerdem können einzeln an Land fressende Blesshühner schwerlich um Nahrung konkurrieren, wenn Artgenossen abwesend sind.

Als Sichern definierte ich jede Bewegung, bei der das Blesshuhn seine bisherige Tätigkeit (Putzen, Fressen) unterbrach und den Kopf samt Schnabel in eine Position brachte, die nahezu parallel zur Horizontlinie oder darüber lag, oder bei der Hals gestreckt wurde. Ich erhob diese Sicherungsrate für jedes Individuum über einen Zeitraum von einer Minute. Normalerweise sind diese 'scans' sehr kurz, oft nur 0,5 s. Nach Cresswell et al. (2003) ist hauptsächlich das Muster des Sicherns (also die Zahl der 'scans') für die rechtzeitige Erkennung von Feinden wichtig, nicht die Dauer dieser Phasen. Selbstverständlich wurden diese Beobachtungen aus einer Entfernung gemacht, die keinen sichtbaren Einfluss auf das Sichern hatte.

Die Gruppengröße wurde sowohl im 10 m Radius als auch im 20 m Radius erfasst und die Distanz zum nächsten Nachbarn wurde in „Blesshuhnängen“ geschätzt, dies entspricht etwa 24,5 cm (gemessen an vier präparierten Modellen in der Pädagogischen Hochschule Ludwigsburg).

Die Daten wurden zur Normalisierung logarithmisch transformiert. Bezüglich der Nachbardistanz wurde die Konstante 1 addiert, da die Nachbardistanz manchmal geringer als 1 war und somit negative Werte durch die log-Transformation vermieden werden konnten. Die Daten waren weitgehend ähnlich auf die verschiedenen Tätigkeiten und Habitats verteilt (Ehmetsklänge: Putzen: n = 36; Fressen: n = 21; Breitenauer See: Putzen: n = 26; Fressen: n = 23; Gesamt n = 106; $\chi^2_1 = 1,106$; p = 0,293; ns).

3. Ergebnisse

Gruppengröße und Nachbardistanz besaßen einen signifikanten Einfluss auf die Sicherungsrate. Dies galt sowohl, wenn die Gruppengröße innerhalb des 10 m Radius als auch des 20 m Radius gemessen wurde (Tabelle 1). Dabei korrelierte die Gruppengröße negativ und die Nachbardistanz positiv mit der Sicherungsrate, d.h. je größer die Gruppe war, desto seltener sicherte das einzelne Individuum und je weiter der nächste Nachbar entfernt war, desto eher stieg die Sicherungsrate an. Um

Tab. 1: Einfluss von Gruppengröße und Nachbardistanz auf die Sicherungsrate beim Blesshuhn. – Influence of groups size and nearest neighbour distance on coot vigilance (scans/min). Group size measured either within a 10 m or a 20 m radius.

Modell 1	Parameter	Stand. Coeff.	t	Sig.
F = 10,52	Nachbardistanz (log)	0,17	1,76	0,081
Korrigiertes R ² = 153	Gruppengröße (10 m Radius; log)	-0,31	-3,27	0,001
Modell 2				
F = 6,86	Nachbardistanz (log)	0,24	2,54	0,012
R ² = 0,100	Gruppengröße (20 m Radius; log)	-0,19	-2,04	0,043

diese Effekte unter Kontrolle zu halten, wurden jeweils die standardisierten Residuen der Sicherungsrate/min aus einer Regression von 1) Nachbardistanz und Gruppengröße im 10 m Radius und 2) Nachbardistanz und Gruppengröße im 20 m Radius (beides jeweils gegenüber der Sicherungsrate) benutzt.

Bei einem einfachen Vergleich zwischen Putzen und Fressen (Tabelle 2) wird deutlich, dass Blesshühner beim Putzen öfter sichern als beim Fressen. Allerdings waren die Gruppen beim Fressen ebenfalls signifikant größer. Bezüglich der Nachbardistanz gab es keine Unterschiede. Bei einem Vergleich der standardisierten Residuen schwächt sich dieser Unterschied zwar etwas ab, bleibt aber signifikant (Abbildung 1). Dies bedeutet, dass Blesshühner während des Putzens tatsächlich häufiger sichern als beim Fressen, auch wenn für die Gruppengröße und die Nachbardistanz statistisch kontrolliert wurde. Zwischen den beiden Habitaten bestanden keine Unterschiede (Tabelle 2).

4. Diskussion

Diese Studie fand einen Einfluss der Gruppengröße und der Distanz zum nächsten Nachbarn auf die Sicherungsrate beim Blesshuhn. Dies wurde für das Blesshuhn bereits während des Fressens und während des Sicherns nachgewiesen (Randler 2005a,b) und entspricht somit weitgehend den bisherigen Ergebnissen (Elgar 1989, Robert 1996, Treves 2000). Interessant ist jedoch besonders der Unterschied in der Sicherungsrate zwischen Fressen und Putzen. Da putzende Blesshühner häufiger sichern, könnte dies ein Hinweis auf die dritte Hypothese (Konkurrenzhypothese, s. Einleitung) sein. Es ist anzunehmen, dass Blesshühner während des Fressens seltener sichern, um so mehr Zeit für die Nahrungsaufnahme verwenden zu können.

Allerdings können die Ergebnisse durch verschiedene Dinge überlagert werden:

1) Distanz zum Ufer: Blesshühner putzten sich im Regelfall innerhalb des Gewässers maximal einen Meter von der Uferlinie entfernt, während sich fressende Blesshühner bis zu 30 Meter von der Wasserlinie entfernten. Diese größere Entfernung stellt eine bedeutend riskantere Situation dar, da die Situati-

Tab. 2: Vergleich verschiedener Parameter bezüglich der Sicherungsrate (n = 106). Daten wurden logarithmisch transformiert. – Comparison of different parameters concerning vigilance rate (n = 106). Data were log transformed.

	Aktivität	n	Mittelwert	Stdf.	t	p
Gruppengröße 10 m Radius	Putzen	62	0,91	0,03	-5,30	<0,001
	Fressen	44	1,18	0,03		
Gruppengröße 20 m Radius	Putzen	62	1,09	0,03	-4,29	<0,001
	Fressen	44	1,30	0,03		
Nächster Nachbardistanz	Putzen	62	0,44	0,02	0,67	0,5
	Fressen	44	0,41	0,02		
Sicherungsrate/min	Putzen	62	1,01	0,02	4,92	<0,001
	Fressen	44	0,83	0,03		
Residuum (Gruppe 10 m Radius, Nachbardistanz)	Putzen	62	0,25	0,12	3,25	0,001
	Fressen	44	-0,35	0,13		
Residuum (Gruppe 20 m Radius, Nachbardistanz)	Putzen	62	0,30	0,11	4,01	<0,001
	Fressen	44	-0,42	0,13		
Vergleich der Habitate						
Residuum (Gruppe 10 m Radius, Nachbardistanz)						
Breitenauer See		49	0,02	0,16	0,19	0,8
Ehmetsklinge		57	-0,01	0,10		
Residuum (Gruppe 20 m Radius, Nachbardistanz)						
Breitenauer See		49	-0,04	0,16	-0,42	0,6
Ehmetsklinge		57	0,03	0,10		

on im Wasser für Blesshühner sicherer ist. Generell flüchten Blesshühner beim Auftauchen einer Gefahr (Greifvogel, Hund, Spaziergänger) ins Wasser, selbst wenn ein Seeadler Blesshühner angreift, flüchten sie nie ans Land. Blesshühner sollten deshalb in Ufernähe nochmals eine deutlich geringere Sicherungsrate zeigen, da sie sich näher an einem schützenden Platz befinden. Das Gegenteil war allerdings der Fall (höhere Sicherungsrate beim Putzen im Wasser). Dies unterstützt die Konkurrenzhypothese weiter: Während des Fressens an Land herrscht Konkurrenz, was zu einem Absinken der Sicherungsrate führt (Randler 2005a), obwohl die Situation aufgrund der Entfernung zum Wasser als an sich gefährlicher eingestuft werden muss.

2) Möglicherweise spielt die Gruppengeometrie eine Rolle (Bekoff 1995). Während des Putzens stehen Blesshühner meist in einer bevorzugten Wassertiefe und reihen sich deshalb nebeneinander auf. Während des Fressens dagegen ordnen sich Blesshühner entweder in einer Reihe oder kreisförmig an. Dies hatte zumindest bei Körnerfressern auf Futterbrettern einen Einfluss auf die Sicherungsrate (Bekoff 1995) dahingehend, dass Vögel in einer Reihe häufiger sicherten als in einer kreisförmigen Anordnung. Dieser Einfluss wird jedoch beim Blesshuhn in der vorliegenden Studie als gering betrachtet.

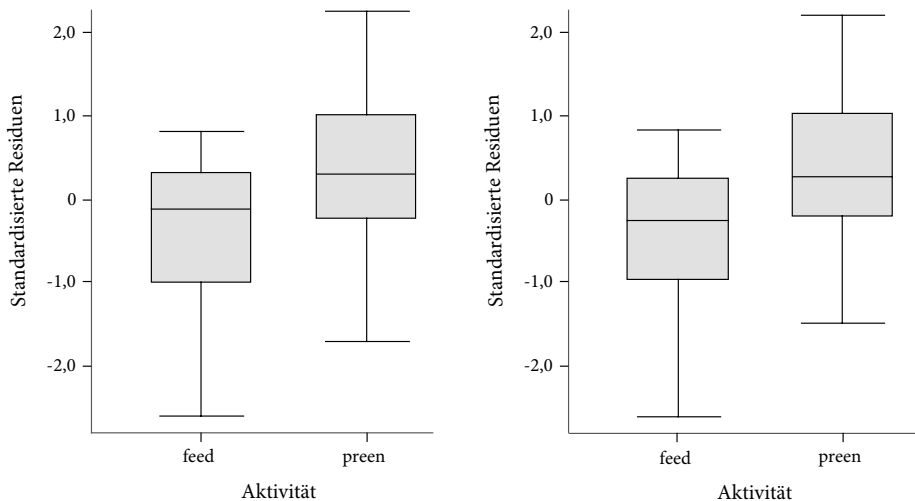


Abb. 1: Vergleich der Sicherungsrate zwischen Fressen und Putzen. A) Residuen (Gruppe 10 m Radius, Nachbardistanz) B) Residuen (Gruppe 20 m Radius, Nachbardistanz). Comparison of residualised scanning rates. A) Residuals from flock size within a 10 m radius and nearest neighbour distance, B) residuals from flock size within a 20 m radius and nearest neighbour distance.

- 3) Neuere Studien zeigten, dass es Vögeln auch während des Fressens in einer Position mit gesenktem Kopf möglich ist, einen herannahenden Feind zu entdecken, wengleich dies einige Zeit später erfolgt als in einer Position mit erhobenem Kopf (Lima & Bednekoff 1999). Außerdem argumentierten Metcalfe (1984) und Redpath (1988), dass Tiere während des Putzens teilweise ihre Sicht verdecken, z. B. durch den eigenen Körper oder durch Federn. Die Sicht eines Vogels, der sich am Bauch putzt, mag stärker eingeschränkt sein als die Sicht eines fressenden Vogels. Deshalb sollten putzende Vögel häufiger sichern. Diese „eingeschränkte-Sicht“-Hypothese macht Sinn, wenn durch die Körperhaltung tatsächlich große Teile des visuellen Feldes verdeckt sind, beispielsweise beim Putzen der Bauchfedern. Allerdings ist auch während des Fressens an Land die Sicht eingeschränkt, besonders, wenn die geringe Nachbardistanz dazu führt, dass Artgenossen ebenfalls die Sicht verdecken können.

Redpath (1988) fand beim Alpenstrandläufer ebenfalls eine höhere Sicherungsrate bei putzenden Individuen als bei fressenden. Dies deutet daraufhin, dass der Effekt der Gruppengröße tatsächlich durch die Konkurrenz um Nahrung beeinflusst wird (mit den obigen Einschränkungen). Er bevorzugte bei der Interpretation allerdings die „eingeschränkte-Sicht“-Hypothese. (Dies mag auch daran liegen, dass die Verfechter der Konkurrenzhypothese diese erst einige Jahre später publizierten.)

Weitere Studien, besonders an einer Reihe weiterer Vogelarten, aber auch an Säugetieren (Quenette 1990), wären in dieser Hinsicht sehr nützlich, besonders auch um die verschiedenen Erklärungen bezüglich des Rück-

gangs der Sicherungsrate mit zunehmender Gruppengröße gegeneinander zu testen.

Bei Christoph Völm bedanke ich mich für die Durchsicht einer ersten Fassung, bei den Gutachtern Bernd Leisler und Christiane Quaisser für die konstruktiven Kommentare, die halfen das Manuskript zu verbessern. Teilweise erfuhr meine Arbeit finanzielle Unterstützung durch das Bundesministerium für Bildung und Forschung (BMBF; Kennwort PH Ludwigsburg; JP Randler).

5. Zusammenfassung

Während des Fressens als auch während des Putzens unterbrechen Blesshühner ihre jeweilige Aktivität um zu sichern ('vigilance'). Je größer eine Gruppe ist, desto niedriger

ist die Sicherungsrate des einzelnen Individuums. Dafür werden verschiedene Erklärungen geboten: 1) Vögel können von der Aufmerksamkeit ihrer Artgenossen profitieren, da viele Augen einen herannahenden Prädator eher entdecken, 2) der Verdünnungseffekt besagt, dass die Wahrscheinlichkeit, Opfer eines Beutegreifers zu werden, in größeren Gruppen geringer ist als in kleineren oder, 3) Vögel konkurrieren in größeren Gruppen stärker um begrenzte Nahrungsressourcen (Konkurrenzhypothese). Sollte die Konkurrenz um vorhandene Ressourcen tatsächlich zumindest teilweise für den Rückgang der individuellen Sicherungsrate mit zunehmender Gruppengröße verantwortlich sein, dann sollten putzende Blesshühner eine höhere Sicherungsrate zeigen. Daten zum Sicherungsverhalten wurden in drei Wintern erhoben. Gruppengröße und Nachbardistanz besaßen einen signifikanten Einfluss auf die Sicherungsrate. Dabei korrelierte die Gruppengröße negativ und die Nachbardistanz positiv mit der Sicherungsrate. Um diese Effekte unter Kontrolle zu halten, wurden jeweils die standardisierten Residuen der Sicherungsrate berechnet. Der Unterschied in der Sicherungsrate zwischen Fressen und Putzen war signifikant. Dies bedeutet, dass Blesshühner während des Putzens tatsächlich häufiger sichern als beim Fressen.

Dies könnte ein Beleg für die Konkurrenzhypothese sein. Allerdings können diese Ergebnisse durch verschiedene Aspekte überlagert werden, wie z.B. die Distanz zum Ufer, eine eingeschränkte Sicht während des Putzens oder die Gruppengeometrie.

6. Literatur

- Beauchamp G 2003: Group-size effects on vigilance: a search for mechanisms. *Behav. Process.* 63: 111-121.
 Bekoff M 1995: Vigilance, flock size, and flock geometry: Information gathering by evening grosbeaks (Aves, Fringillidae). *Ethology* 99: 150-161.

- Boland CRJ 2003: An experimental test of predator detection rates using groups of free-living emus. *Ethology* 109: 209-222.
- Burger J 1992: Drinking, vigilance, and group size in White-tipped Doves and Common Doves in Costa Rica. *Wilson Bull.* 104: 357-359.
- Cresswell W 1994: Flocking is an effective anti-predation strategy in redshanks, *Tringa totanus*. *Anim. Behav.* 47: 433-442.
- Cresswell W, Quinn JL, Whittingham MJ, Butler S 2003: Good foragers can also be good at detecting predators. *Proceedings of the Royal Society London B*, 270, 1069-1076.
- Elgar MA 1989: Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biol. Rev.* 64: 13-33.
- Fernández-Juricic E, Erichsen JT, Kacelnik A 2004: Visual perception and social foraging in birds. *TREE* 19, 25-31.
- Gauthier-Clerc M, Tamisier A, Cezilly F 1994: Sleeping and vigilance in the white-faced whistling-duck. *Wilson Bull.* 106: 759-762.
- Gauthier-Clerc M, Tamisier A, Cezilly F 1998: Sleep-vigilance trade-off in Green-winged Teal (*Anas crecca crecca*). *Can. J. Zool.* 76: 1-5.
- Gauthier-Clerc M, Tamisier A, Cezilly F 2000: Sleep-vigilance trade-off in Gadwall during the winter period. *Condor* 102: 307-313.
- Gauthier-Clerc M, Tamisier A, Cezilly F 2002: Vigilance while sleeping in the breeding Common Pochard *Aythya ferina* according to sex and age. *Bird Study* 49: 300-303.
- Guillemain M, Caldow RWG, Hodder KH, Goss-Custard JD 2003: Increased vigilance of paired males in sexually dimorphic species: distinguishing between alternative explanations in wintering Eurasian wigeon. *Behav. Ecol.* 14: 724-729.
- Lazarus J 2003: Vigilance and group size: early studies, the edge effect, secondary defences, the double advantage trade-off and the future. *Behav. Proc.* 63: 129-131.
- Lendrem DW 1983: Sleeping and vigilance in birds. I. Field observations of the mallard (*Anas platyrhynchos*). *Anim. Behav.* 31: 532-538.
- Lima SL 1995: Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect. *Anim. Behav.* 49: 11-20.
- Lima SL & Bednekoff PA 1999: Back to the basics of anti-predatory vigilance: can nonvigilant animals detect attack? *Anim. Behav.* 58: 537-543.
- Metcalfe NB 1984: The effects of habitat on the vigilance of shorebirds: is visibility important? *Anim. Behav.* 32: 981-985.
- Pöysä H 1994: Group foraging, distance to cover and vigilance in the teal, *Anas crecca*. *Anim. Behav.* 48: 921-928.
- Pulliam HR 1973: On the advantages of flocking. *J. Theoret. Biol.* 38: 419-422.
- Quenette, PY 1990: Functions of vigilance behaviour in mammals: a review. *Acta Oecol.* 11: 801-818.
- Randler C 2003: Vigilance in urban Swan Geese and their hybrids. *Waterbirds* 26: 257-260.
- Randler C 2004: Vigilance of mallards in the presence of greylag geese. *J. Field Ornithol.* 75: 404-408.
- Randler C 2005a: Coots *Fulica atra* reduce their vigilance under increased competition. *Behav. Proc.* 68: 173-178.
- Randler C 2005b: Vigilance during preening in Coots *Fulica atra*. *Ethology* 111: 169-178.
- Redpath S 1988: Vigilance levels in preening Dunlin *Calidris alpina*. *Ibis* 130: 555-557.
- Roberts G 1996: Why individual vigilance declines as group size increases. *Anim. Behav.* 51: 1077-1086.
- Rolando A, Caldoni R, de Sanctis A, Laiolo P 2001: Vigilance and neighbour distance in foraging flocks of red-billed choughs, *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. *J. Zool.* 253: 225-232.
- Treves A 2000: Theory and method in studies of vigilance and aggregation. *Anim. Behav.* 60: 711-722.