

Vogelwarte 47, 2009: 119 – 123
© DO-G, IFV, MPG 2009

Schwanzwippen bei Vögeln – ein Überblick

Christoph Randler

Randler C 2009: Tail flicking in birds. *Vogelwarte* 47: 119-123.

Tail movements such as wagging, flicking or pumping are reported from many bird species but their adaptive functions remain poorly understood. Different hypothesis have been explicated, e.g. signalling quality to sexual partners, quality advertisement, serving as an alarm signal, as a signal of submission, signalling to a predator that it has been spotted, signaling quality to a predator or signaling inpalatability. Further it may serve to flush prey and it may support the vocal communication especially in habitats with much noise. Locomotory functions have also been proposed. However, most of these suggestion remain poorly tested. Here, I present some evidence that tail flicking serves as a signal to a potential ambushing predator, rather than an alarm signal to conspecifics or as a signal of submission, but further studies should be encouraged to examine this behaviour in detail. Especially, hypotheses dealing with communication within a pair and locomotory functions of tail movements seem promising.

✉ CR: PH Heidelberg, INF 561-2, D-69120 Heidelberg, E-Mail: randler@ph-heidelberg.de

1. Einleitung

Bei vielen Vogelarten können auffällige Schwanzbewegungen beobachtet werden, beispielsweise ein Schwanzwippen wie bei der Bachstelze *Motacilla alba*, ein Schwanzzucken oft verbunden mit einem Knicksen wie beim Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros* oder ein Schwanzdrehen wie bei manchen Würgerarten (Laniidae). Obwohl diese Schwanzbewegungen so offensichtlich sind und sie bei vielen Arten sogar in den herkömmlichen Bestimmungsbüchern als Merkmal aufgezählt werden, ist über ihre Funktion insgesamt recht wenig bekannt. Oft wird jedoch von Schwanzbewegungen in einem sexuellen Kontext berichtet (z. B. Fitzpatrick 1998, 1999). Andererseits sind viele dieser Schwanzbewegungen auch außerhalb der Brutsaison vorhanden und sollten deshalb, wenn sie allein in einem sexuellen Kontext stehen sollten, nicht zu dieser Zeit auftreten. Wenn man davon ausgeht, dass jedes Verhalten eine Funktion hat, dann sollte also auch das Schwanzwippen adaptiv erklärt werden können (Spitznagel 1996; Randler 2006, 2007). Bezüglich des Schwanzwippens gibt es verschiedene Hypothesen, die im Folgenden ausführlich vorgestellt werden sollen und damit auch einen Literaturüberblick ergeben. Im Folgenden wird als Schwanzwippen eine ruckartige Bewegung des Schwanzes von oben nach unten und wieder zurück, bzw. vice versa definiert.

2. Methoden

Grundlage dieser Übersichtsarbeit ist ein gründliches Studium der verfügbaren Quellen, die mithilfe von Scopus, Web of Science, Zoological Record, SORA und OWL gefunden wurden. Ergänzt wurde dies durch eigene Beobachtungen und Studien.

3. Schwanzwippen – ein Überblick über die Hypothesen

3.1 Schwanzwippen als ein sexuelles Signal

Hypothese 1: Schwanzwippen als sexuelles Signal an einen Geschlechtspartner

Wippen wurde teilweise als sexuelles Signal an einen Geschlechtspartner interpretiert (Fitzpatrick 1998), bzw. als ein zusätzliches sexuelles Signal zum Gesang (Hashmi 1988). Dann jedoch sollte ein solches Signal alters- und geschlechtsspezifisch sein (Spitznagel 1996) und vor allem im Laufe des Jahres variieren. Außerdem sollte Schwanzwippen bei Männchen häufiger auftreten, da sie sich Weibchen präsentieren und diese wiederum ihren Geschlechtspartner auswählen. Da dieses Verhalten auch außerhalb der Brutzeit auftritt, sollte es zumindest in der Brutzeit bedeutend häufiger gezeigt werden und Jungvögel im Herbst beispielsweise sollten es kaum zeigen (mit Ausnahme von Arten, die bereits im Herbst als Jungvögel Territorien besetzen, was aber bei Bachstelze und Teichhuhn *Gallinula chloropus* nicht der Fall ist). Allerdings wippen bereits flügge Bachstelzen und Teichhühner fleißig mit dem Schwanz. In einem anderen Zusammenhang untersuchten Pfeifer et al. (2001) Schwanzlängen bei Stelzen und diese Autoren schlossen sexuelle Selektion als Faktor in der Evolution von Schwanzlängen bei Motacillidae aus, hauptsächlich weil es keinen Sexualdimorphismus in der Schwanzlänge gibt. Adulte und juvenile Bachstelzen unterschieden sich nicht in ihrer Wipprate, weder während des Fressens noch während des Putzens (Randler 2006). Außerdem wird Schwanzwippen bei Bachstelzen häufiger, wenn die Vögel alleine sind, was eher auf ein Signal deutet, das nicht an Artgenossen gerichtet ist.

Hypothese 2: Anzeigen der eigenen Qualität (“quality advertisement”) an einen Geschlechtspartner

Ganz im Gegensatz zur weiter unten genannten Studie in Australien fanden Alvarez et al. (2006) beim europäischen Teichhuhn heraus, dass Tiere, die sich in einer besonders guten körperlichen Verfassung/Kondition befanden, deutlich häufiger mit dem Schwanz wippten, was sich sowohl als ein Signal an potenzielle Geschlechtspartner als auch an Prädatoren interpretieren lässt (Hypothese 6). Dies widerspricht vollkommen der Studie von Ryan et al. (1996), bei der gerade die Individuen häufiger wippten, die eine schlechtere Kondition aufwiesen. Bei Alvarez et al. (2006) wippten Weibchen häufiger als Männchen (siehe Hypothese 1) und das Wippen reflektierte einerseits die Wachsamkeit (siehe Hypothese 6), andererseits waren Blutparameter wie Hämatokrit und das Albumin/Globulin-Verhältnis positiv mit der Wipprate korreliert. Leider fand diese Studie in einer Zeit statt (Januar/Februar), in der sowohl sexuelle Signale als Interpretation gültig sein können als auch Signale, die an einen Prädatoren gerichtet sein können. Solche Studien sollten also bevorzugt weit außerhalb der Balz- und Brutzeit stattfinden, oder eben explizit genau zu dieser Zeit.

3.2 Hypothese 3: Schwanzwippen als ein Unterwerfungssignal (Craig 1982)

Nach dieser Hypothese (3) kann man das Schwanzwippen entweder als Unterwerfungssignal („signal of submission“) bzw. als Signalisieren eines niederen Sozialstatus interpretieren. Beim Papuateichhuhn *Gallinula tenebrosa* kann man den Sozial- bzw. Dominanzstatus anhand der Länge, Breite und Färbung des Stirnschildes einstufen. Individuen mit einem ausgeprägten Stirnschild sind somit dominanter als Individuen mit einem wenig ausgeprägten Schild – oft, manchmal sogar ausschließlich, besitzen diesjährige Jungvögel nur ein schwach ausgeprägtes Stirnschild. Dies wurde am Papuateichhuhn in Australien untersucht. In der Tat wippten Individuen mit einem schwach ausgeprägten Stirnschild deutlich häufiger mit dem Schwanz als Individuen mit einem deutlich ausgeprägten Schild (Ryan et al. 1996). Unterstützt wird diese Hypothese auch dadurch, dass Individuen mit einem ausgeprägten Stirnschild tatsächlich eher zum Kämpfen neigten als andere Individuen. Dies wurde durch Experimente mit Modellen bestätigt (Crowley & Magrath 2004). In der Tat wippten juvenile Teichhühner mit relativ schwach ausgeprägtem Stirnschild deutlich häufiger mit dem Schwanz als adulte (Ryan et al. 1996). Randler (2007) fand jedoch bei seinen Studien keinen solchen Effekt, allerdings war seine Stichprobe größer als die von Ryan et al. (1996), und er untersuchte deutlich mehr Habitate. Bei Bachstelzen gab es ebenfalls keine Unterschiede in der Wipprate zwischen adulten und juvenilen Vögeln (Randler 2006), obwohl beide Altersgruppen im Spätsommer

(August/September) gut voneinander zu unterscheiden sind. In der Regel sind Altvögel dominant, was bei Bachstelzen auch durch das schwarze Brustschild signalisiert wird. Ebenfalls wippten Bachstelzen und Teichhühner häufiger mit dem Schwanz, wenn sie alleine und nicht in einer Gruppe waren (Randler 2006, 2007). Ein weiterer Test dieser Hypothese kann über die Distanz zum nächsten Nachbarn erfolgen. Wenn Wippen mit der Sicherheit eines Individuums assoziiert ist, dann sollte die Wipprate sinken, je näher es sich am nächsten Nachbarn befindet. Wenn Wippen als ein Unterwerfungssignal gedeutet wird, dann sollte die Wipprate zumindest bei einem der beiden Individuen ansteigen, da ja in der Regel nicht beide denselben Sozialstatus haben. Bei Teichhühnern korrelierte jedoch die Wipprate positiv mit der Nachbardistanz, d. h. je weiter weg der nächste Nachbar war, desto höher war die Wipprate. Dies deutet darauf hin, dass das Wippen eher nicht als Unterwerfungssignal zu deuten ist.

3.3 Schwanzwippen als Signal im Kontext von Prädation

Hypothese 4: Alarmsignal für Artgenossen

Eine weitere Hypothese besagt, dass Schwanzwippen als ein Alarmsignal an Artgenossen gerichtet ist (Alvarez 1993), d. h. dass ein auftauchender Prädatoren zu einer höheren Wipprate führt und dass dadurch die Artgenossen ohne Alarmrufe gewarnt werden. Wenn dem so ist, müsste Schwanzwippen bei Einzelindividuen nicht auftreten, da dann Artgenossen abwesend sind. Ebenso sollte es nicht auftreten, wenn sich einzelne Individuen in einem heterospezifischen Schwarm befinden. Wenn keine Prädatoren anwesend sind, sollte es auch keinerlei Schwanzwippen geben, da dann auch die Gefahr nicht kommuniziert werden muss. Allerdings zeigten fast alle bisherigen Studien, dass das Schwanzwippen auch bei Einzelindividuen auftrat und dann sogar besonders häufig war, oft gekoppelt mit einer hohen Wachsamkeitsrate.

Hypothese 5: Signal an einen offensichtlichen Prädatoren

Schwanzwippen wurde auch als Signal an einen Prädatoren interpretiert. Dabei signalisiert das Individuum quasi, dass es den Prädatoren bereits entdeckt hat und dass sich ein Angriff nicht lohnt (Woodland et al. 1980; Alvarez 1993; Alvarez et al. 2006; Murphy 2006, 2007; Randler 2006, 2007). Manche Studien zeigten, dass sich die Wipprate erhöhte, wenn ein Prädatoren präsent war oder sich annäherte (Woodland et al. 1980; Alvarez 1993). Beim Purpurhuhn *Porphyrio porphyrio* war die Wipprate deutlich höher, wenn sich ein Prädatoren, in diesem Fall ein Mensch, annäherte. Je näher sich dieser Mensch beim Vogel befand, desto stärker wippten die einzelnen Individuen (Woodland et al. 1980). Bei Teichhühnern stieg die Wipprate, wenn eine Rohrweihe *Cir-*

cus aeruginosus vorbei flog (Alvarez 1993). Deshalb wurde dieses Verhalten als Signal an einen Prädator interpretiert (Alvarez 1993). Andererseits wurde diese Hypothese mehrfach kritisiert. Da fast jede Beute vor einem sich annähernden Prädator flieht, zeigen Rallen beispielsweise immer ihre Steuerfedern und richten diese zum Prädator hin aus (Craig 1982; Caro et al. 2005). Darüber hinaus muss, um zu beweisen, dass es sich um ein Signal handelt, auch die Reaktion des potenziellen Prädators beachtet werden. Hierzu gibt es bislang keine experimentellen Studien zum Wippverhalten, und Ruxton et al. (2004) fanden überhaupt nur eine einzige Studie, die das Verhalten eines Prädators mit berücksichtigte, nämlich bei Feldlerchen *Alauda arvensis* (Cresswell 1994). Wurden Feldlerchen von einem Merlin *Falco columbaris* verfolgt, so begannen manche von ihnen zu singen. Dieser Gesang, so interpretierte es Cresswell (1994), zeigt dem Verfolger, dass das Individuum in einer Top-Kondition ist und der Prädator keine Chance hat, es zu ergreifen. Tatsächlich ließen Merline öfter von der Verfolgung ab, wenn die Lerchen sangen und wenn sie besonders lange sangen. Bei Teichhühnern zeigten Playback-Experimente, dass die Wipprate signifikant zunahm, wenn Prädatorrufe vorgespielt wurden (Habicht *Accipiter gentilis*, Sperber *Accipiter nisus*, Wanderfalke *Falco peregrinus*), während sie signifikant abnahm, wenn Teichhühnrufe präsentiert wurden. Bei Playbacks von Blesshuhn *Fulica atra* und Buchfink *Fringilla coelebs* reagierten die Teichhühner nicht (Randler 2007). Ähnliche Ergebnisse zeigten sich auch bei der Liebestaube *Zenaida aurita* (Griffin et al. 2005), auch hier nahm die Schwanzwipprate bei Prädator-Playbacks zu.

Hypothese 6: Allgemeines Signal der Wachsamkeit an einen versteckten Prädator

Die obige Hypothese 5 kann auch dahin gehend interpretiert werden, dass das Schwanzwippen an einen potenziellen, versteckten Prädator gerichtet ist, quasi als ein Dauersignal gesendet wird. Dieses Signal reflektiert dann hauptsächlich die Wachsamkeit und Aufmerksamkeit oder Kondition eines Individuums. Obwohl der Prädator nicht sichtbar ist, wird die Wachsamkeit kontinuierlich signalisiert (Hasson 1991; Spitznagel 1996). Dies erscheint sinnvoll, da viele Vogelarten durch Überraschungsjäger wie z. B. Sperber gefährdet sind. Wenn ein Individuum erst dann mit dem Signalisieren von Wachsamkeit beginnt, wenn der Überraschungsjäger erscheint, kann dies aufgrund der kurzen Zeit nicht mehr ausreichen. Wenn dem so ist, sollten alle Variablen des Feindverhaltens, die mit der Wachsamkeit korrelieren, gleichzeitig auch mit dem Schwanzwippen korrelieren (Ryan et al. 1996). Dazu gehören beispielsweise die Gruppengröße und der Randeffect (Randler 2005a, b). Beim Teichhuhn zeigte sich in der Tat ein Zusammenhang zwischen Wipprate und Aufmerken. Ebenso

waren beide Parameter negativ mit der Trupfgröße korreliert (Alvarez 1993). In großen Gruppen fühlten sich die Teichhühner sicherer und senkten deshalb ihre Aufmerksamkeitsrate und damit einhergehend auch die Wipprate (Randler 2007). Ebenso war bei Individuen, die sich am Rand einer Gruppe befanden und deshalb stärker gefährdet waren, die Wipprate höher als bei Individuen im Zentrum der Gruppe. Je näher sich Teichhühner bei einem schützenden Versteck befanden (Gebüsch und Schilf in Wassernähe), desto seltener wippten sie mit dem Schwanz (Alvarez 1993).

Bei Bachstelzen wippten Einzelindividuen ebenfalls häufiger mit dem Schwanz. Weiter zeigten Bachstelzen durch ihre Wipprate ihre Aufmerksamkeit an. Es bestand eine positive Korrelation zwischen Schanzwippen und vertikalen Scans, bei denen der Kopf gehoben wurde, und ebenso zwischen Wippen und Scans, bei denen der Kopf horizontal bewegt wurde. Während des Putzens gab es ebenfalls eine positive Beziehung zwischen Wipprate und Rechts-Links-Scans, allerdings nicht zwischen Wipprate und Scans, bei denen der Kopf gehoben wurde. Diese Daten zeigen klar an, dass bei Bachstelze und Teichhuhn die Wipprate ein Indikator der Wachsamkeit ist. Allerdings muss auch die Reaktion des Prädators berücksichtigt werden, um zu beweisen, dass es sich hierbei um ein Signal an einen Prädator handelt. Meines Wissens gibt es bislang keine solche Studie bei Vogelarten. Allgemein zu diesen Studie passt jedoch das Modell von Vega-Redondo & Hasson (1993): Diese Autoren vermuten, dass es sich nicht um das Kommunizieren der Entdeckung eines Prädators handelt (Hypothese 5), sondern eher darum, dass ein Individuum mit hoher Qualität dem potenziellen Prädator signalisiert, dass es schwer zu fangen ist.

Hypothese 7: Signal der Ungenießbarkeit

Schwanzwippen könnte einem Prädator auch anzeigen, dass es sich um eine ungenießbare oder schlecht schmeckende Vogelart handelt. Allerdings gibt es für diese "unprofitable prey-hypothesis" kaum vernünftige empirische Belege (Götmark 1999). In einer Studie, die auch mit Bachstelzenmodellen durchgeführt wurden, wurden diese Modelle ebenso häufig angegriffen wie die anderer Vogelarten (Götmark & Unger 1994). Allerdings ist dabei zu bemerken, dass die ausgestopften Präparate in der Studie von Götmark & Unger (1994) natürlich nicht mit dem Schwanz wippten. Dieser experimentelle Test steht noch aus, d. h. man müsste wippende und nicht-wippende Modelle als Vergleich anbieten.

3.4 Andere Funktionen des Schwanzwippens

Hypothese 8: Wippen als optisches Signal in geräuschbelasteten Biotopen

Besonders Vogelarten, die in der Nähe von Wasser leben, sollen Schwanzwippen zeigen (Ern 1989). Dies

deutet daraufhin, dass es als Kommunikationssignal verwendet wird, da eine akustische Kommunikation in der Nähe rauschenden Wassers schwierig ist. Ern (1989) führte diese These aus und gab einige Hinweise hierzu. Wenn dem so ist, sollten die Signale an Artgenossen oder Paarpartner gerichtet sein und von beiden Geschlechtern und Jungvögeln gezeigt werden, was tatsächlich der Fall ist (vergl. Hypothese 1). Diese Hypothese ist generell schwierig zu prüfen, es könnte aber in einer vergleichenden Studie geschehen. Manche Vogelarten signalisieren ihren Aufenthaltsort bzw. Ortswechsel durch Rufe. Schwarzspechte *Dryocopus martius* lassen nach einem Ortswechsel oft einen „Sitzruf“ hören. Solche Rufe dienen dem Paarzusammenhalt und signalisieren dem Partner den neuen Aufenthaltsort. Ein solches Signal ist auch beim Wippen denkbar, quasi als optisches Pendant zum Rufen.

Hypothese 9: Schwanzwippen, um Beute aufzustöbern („prey flushing hypothesis“)

Diese Hypothese wurde von einer Reihe von Autoren propagiert und sehr ausführlich von Jablonski (1996) untersucht. Durch Schwanzbewegungen ist es möglich, dass Insekten, die gut getarnt sitzen, aufgeschreckt werden und dadurch erst gejagt werden können. Dies scheint der Fall zu sein bei der Spottdrossel *Mimus polyglottus* (Hailman 1960), beim Schnäpperwäldersänger *Setophaga ruticilla* (Robinson & Holmes 1982) und beim Gartenfächerschwanz *Rhizophaga leucopygia* (Jackson & Elgar 1993). Cramp (1988) schlug deshalb vor, dass es sich bei der Bachstelze um ein ähnliches Verhalten handelt. Bei Gartenfächerschwänzen fanden Jackson & Elgar (1993) heraus, dass diese nur dann mit dem Schwanz wippen, wenn sie auf der Nahrungssuche waren, nicht jedoch, wenn sie auf einem Ast ruhten. In diesem Falle sollten sich juvenile und adulte Vögel nicht unbedingt in ihrer Schwanzwipprate unterscheiden (siehe Hypothese 1,3). Ebenso sollten Vögel während des Putzens keine Wippbewegungen durchführen, da während dieser Zeit keine Jagd erfolgt. Bei der Bachstelze hingegen wippen auch Vögel während des Putzens mit dem Schwanz, und es gab keinen Unterschied in der Wipprate zwischen sich putzenden und Nahrung suchenden Individuen (Randler 2006). Wenn Schwanzwippen mit dem Aufscheuchen von Insekten assoziiert ist, dann sollte eine positive Korrelation zwischen Wipprate und Pickrate bestehen. Das Gegenteil war jedoch bei Bachstelzen der Fall. So ist davon auszugehen, dass das Wippen zumindest bei der Bachstelze nicht dem Aufscheuchen von Insekten dient.

Hypothese 10: Schwanzwippen erfüllt eine lokomotorische Funktion

Diese Hypothese wurde bislang kaum getestet. So könnte es sein, dass beispielsweise Stelzen, die in einem Habitat leben, das schwierig zu begehen ist (Wasser,

feuchte Bereiche) den Schwanz für Ausgleichsbewegungen nutzen. Dies könnte experimentell überprüft werden, indem Bachstelzen mit teilweise gestutzten Schwänzen über einen Parcours laufen müssen. Manchmal wird auch vermutet, dass es sich um eine Art „Aufwärmen“ vor Bewegungen handelt (Fluchtintention), wie beim Hausrotschwanz oder der Wasseramsel das Knicksen. Allerdings gibt es auch hierfür keine Belege.

4. Schlussfolgerung

Sexuelle Funktionen und Unterwerfung erscheinen in diesem Zusammenhang eher unwahrscheinlich. Inwieweit die Hypothese 2 (quality advertisement) mit der Interpretation vereinbar scheint, wäre noch zu testen. Da die Parameter des Feindverhaltens (Aufmerken) mit dem Wippen korreliert sind und alle Faktoren (Gruppengröße, Nachbardistanz, ...) ebenfalls mit Aufmerksamkeitsrate und Wipprate korreliert sind, deutet dies darauf hin, dass tatsächlich ein Zusammenhang zwischen Wippen und Prädation besteht. Eine Kommunikation zwischen Räuber und Beute sollte so optimiert sein, dass beide profitieren (Hasson 1991). Deshalb müssen solche Signale klar, einfach und deutlich sein (Hasson 1991). Ferner kann das Wippen ein Signal über die Körperkondition sein, d. h. dem Prädator signalisieren, dass es sich um ein wachstames Individuum handelt, das schnell entkommen kann (Spitznagel 1996). Schwierig zu trennen ist auch, ob das Signal alleine an einen Prädator gerichtet ist, oder ob nicht auch Artgenossen davon profitieren, d. h. inwieweit sie diese Information mitverwerten. Dies wäre nur durch weitere Experimente zu prüfen. Um die Hypothese der lokomotorischen Funktion zu prüfen, sind Experimente nötig.

Dieser Überblick zeigt, dass es noch eine Reihe an Erfolg versprechenden Hypothesen gibt, die am besten durch Experimente und quantitative, komparative Studien zu bearbeiten wären. Hypothesen und Diskussion gehen teilweise davon aus, dass das Schwanzwippen bei allen Vogelgruppen einem einheitlichen Zwecke dient. Schwanzwippen kann auch völlig unabhängig in den unterschiedlichen Gruppen entstanden sein und völlig unterschiedliche Funktionen erfüllen, z. B. in Anpassung an unterschiedliche Lebensräume und Lebensweisen oder als Konsequenz unterschiedlichen Körperbaus. In diesem Zusammenhang sei nochmals betont, dass es keinerlei publizierte Hypothesen hierzu gibt, sodass eine weitere Diskussion etwas spekulativ wäre.

Dank. Dank geht besonders an Prof. Dr. Hans Winkler und Dr. Marc Förschler für vielerlei Anregungen.

5. Zusammenfassung

Schwanzwippen ist bei einer Reihe von Vogelarten ein sehr auffälliges Verhalten, dennoch ist die Funktion dieses Verhal-

tens bislang wenig geklärt. In dieser Arbeit werden verschiedene Hypothesen vorgestellt und diskutiert. Dabei erscheinen Hypothesen am überzeugendsten, die dieses Verhalten in einem Räuber-Beute-Kontext platzieren. Wippen signalisiert die Wachsamkeit eines Individuums an einen potenziellen Beutegreifer. Mögliche weitere Interpretationen sind Alarm-signale oder Kommunikation innerhalb eines Paares, sowie eine lokomotorische Funktion. Die letzten drei Hypothesen wurden bislang allerdings noch nicht experimentell getestet oder durch Beobachtungen bestätigt.

6. Literatur

- Alvarez F 1993: Alertness signalling in two rail species. *Anim. Behav.* 46: 1229-1231.
- Alvarez F, Sánchez C & Angulo S 2006: Relationships between tail-flicking, morphology, and body condition in Moorhens. *J. Field Ornithol.* 77: 1-6.
- Caro T 2005: Anti-predator defence in mammals and birds. Chicago University Press Chicago.
- Craig JL 1982: On the evidence for a "pursuit deterrent" function of alarm signals of swampphen. *Am. Nat.* 119: 753-755.
- Cramp S 1988: The birds of the western Palearctic. Vol. V. Oxford.
- Cresswell W 1994: Song as a pursuit-deterrent signal, and its occurrence relative to other anti-predation behaviours of Skylark (*Alauda arvensis*) on attack by Merlins (*Falco columbaris*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 34: 217-223.
- Crowley CE & Magrath RD 2004: Shields of offence: signalling competitive ability in the Dusky Moorhen, *Gallinula tenebrosa*. *Aust. J. Zool.* 52: 463-474.
- Ern H 1989: Konvergente Verhaltensmuster bei bachbewohnenden Vogelarten. *Ökol. Vögel* 11: 201-207.
- Fitzpatrick S 1998: Birds' tails as signalling devices: markings, shape, length, and feather quality. *Am. Nat.* 151: 157-173.
- Fitzpatrick S 1999: Tail length in birds in relation to tail shape, general flight ecology and sexual selection. *J. Evol. Biol.* 12: 49-60.
- Götmark F 1999: The importance of non-reproductive functions of bird coloration, especially anti-predator adaptations. *Proc. 22nd Int. Ornithol. Congr.* 1706-1718.
- Götmark F & Unger U 1994: Are conspicuous birds unprofitable prey? Field experiments with hawks and stuffed prey species. *Auk* 111: 251-262.
- Griffin AS, Savani RS, Hausmanis K & Lefebvre L 2005: Mixed-species aggregations: zenaida doves, *Zenaida aurita*, respond to the alarm calls of Carib Grackles, *Quiscalus lugubris*. *Anim. Behav.* 70: 507-515.
- Hailman JP 1960: A field study of the Mockingbird's wingflashing behavior and its association with foraging. *Wilson Bull.* 72: 346-357.
- Hashmi D 1988: Zur möglichen Konvergenz wippender Körperbewegungen bei Vögel. *J. Ornithol.* 129: 463-466.
- Hasson O 1991: Pursuit-deterrent signals: communication between prey and predator. *Trends Ecol. Evol.* 10: 325-329.
- Jablonski P 1996: Dark habitats and bright birds: warblers may use wing patches to flush prey. *Oikos* 75: 350-352.
- Jackson J & Elgar MA 1993: The foraging behaviour of the Willie Wagtail *Rhipidura leucophrys*. *Emu* 93: 284-286.
- Murphy TG 2006: Predator-elicited visual signal: why the Turquoise-browed Motmot wag-displays its racketed tail. *Behav. Ecol.* 17: 547-553.
- Murphy TG 2007: Dishonest 'preemptive' pursuit-deterrent signal or misfired signal? Why the Turquoise-browed Motmot wag-displays its tail before feeding nestlings. *Anim. Behav.* 73: 965-970.
- Pfeifer R, Stadler J Brandl R 2001. Die Schwanzlänge bei Stelzen *Motacilla*: Beziehungen zu Körpergröße, Lebensraum und Verhalten. *Ornithol. Anz.* 40: 173-181.
- Randler C 2005a: Vigilance during preening in Coots *Fulica atra*. *Ethology* 111: 169-178.
- Randler C 2005b: Coots *Fulica atra* reduce their vigilance under increased competition. *Behav. Proc.* 68: 173-178.
- Randler C 2006: Is tail wagging in White Wagtails, *Motacilla alba*, an honest signal of vigilance? *Anim. Behav.* 71: 1089-1093.
- Randler C 2007: Observational and experimental evidence for the function of tail flicking in Eurasian Moorhen *Gallinula chloropus*. *Ethology* 113: 629-639.
- Robinson SK & Holmes RT 1982: Foraging behavior of forest birds: the relationship among search tactics, diet, and habitat structure. *Ecology* 63: 1918-1931
- Ruxton GD, Sherratt TN & Speed MP 2004: Avoiding attack. Oxford University Press, Oxford.
- Ryan DA, Bawden KM, Bermingham KT & Elgar MA 1996: Scanning and tail flicking in the Australian Dusky Moorhen (*Gallinula tenebrosa*). *Auk* 113: 499-501.
- Spitznagel A. 1996: Why Dippers dip – on the adaptive significance of fitness-signalling and predator-pursuit deterring movements in birds. *Zool. Anz.* 235: 89-99.
- Vega-Redondo F & Hasson O 1993: A game-theoretic model of predator-prey signalling. *J. Theor. Biol.* 162: 309-319.
- Woodland DJ, Jaafar Z & Knight ML 1980: The "pursuit deterrent" function of alarm signals. *Am. Nat.* 115: 748-753.