

Predatie door vogels en zoogdieren op een grote zwerm Spreeuwen *Sturnus vulgaris* bij een slaapplaats in riet

Kees Schreven

Leven in een zwerm soortgenoten heeft voor een individu verschillende voordelen. Hij heeft bijvoorbeeld een kleinere kans om door een predator gegrepen te worden, omdat een groep een predator eerder opmerkt dan een enkel individu (Cresswell 1994a, maar dat is niet altijd zo, zie Roberts 1996); omdat een groep een predator kan verwarren tijdens zijn aanval (Landeau & Terborgh 1986); en omdat de individuen in een groep elkaar dekking geven tegen een predator (Hamilton 1971). Daarnaast heeft een individu een grotere kans om beter voedsel te vergaren, aangezien hij profiteert van de informatie die groepsgenoten over het gebied vergaren en doorgeven (Clark & Mangel 1984, Templeton & Giraldeau 1995), en omdat hij met een groep makkelijker een (geconcentreerde) goede voedselbron kan veroveren (Bijlsma & ten Seldam 2013). Ook zijn er in een groep altijd wel een paar groepsgenoten die alert zijn voor predatoren, waardoor een individu zijn eigen oplettendheid omlaag kan schroeven, en zo dus meer tijd voor foerageren overhoudt (Beauchamp 1998). Aan de andere kant kan er binnen een groep ook competitie om voedsel ontstaan (Sansom *et al.* 2008).

Spreeuwen *Sturnus vulgaris* staan erom bekend dat ze in Europa kunnen overwinteren in enorme zwermen, van wel honderdduizenden individuen, en dat ze als zwerm wonderbaarlijke luchtshows weggeven (Gallacher 1978, Procaccini *et al.* 2011). Deze groepen hebben vaak een of enkele vaste slaapplaatsen waar ze elke avond terugkeren. Zo'n slaapplaats kan zich bevinden in bijvoorbeeld dichte struwelen, rietlanden, boomkruinen of op hoge masten. Zo'n plek heeft in de schemering een grote aantrekkingskracht op predatoren, omdat er hoge concentraties prooivogels op deze voorspelbare plek en tijd verschijnen.

Ondanks de aantrekkingskracht op predatoren, is de kans dat een bepaalde vogel wordt gepakt vaak het kleinst in de grootste zwermen (Cresswell 1994a), maar ook binnen een zwerm kan deze individuele pakkans variëren. Individuen die zwaarder of groter zijn, zijn minder wendbaar en worden daardoor vaker gepakt (zie Witter *et al.* 1994, hoewel dit verschil bij wegvlochtende vogels minder duidelijk is, zie Veasey *et al.* 1998). Aan de andere kant vond Bijlsma (1998) dat roofvogels onder pas uitgevlogen Spreeuwen juist de kleine individuen selecteren (op basis van tarsuslengte), omdat deze waarschijnlijk gelijkstonden aan de nestdotjes en bij uitvliegen een slechtere lichamelijke conditie hadden. Ook individuen die op nadelige plekken in de groep verblijven (aan de randen of het dichtst bij de predator) zijn vaker de klos (Cresswell 1994b). Of deze selectie verschilt tussen verschillende soorten predatoren, is minder bekend maar zeker interessant. Pakken zoogdieren ("grondpredatoren") en roofvogels ("luchtpredatoren") hetzelfde type beesten uit een groep? Selecteren ze allebei de randbeesten en de minst wendbare? De verwachting is dat zoogdieren, die een groep op een slaapplaats alleen aan de rand kunnen benaderen, meer zijn aangewezen op randbeesten dan roofvogels, die in de lucht een zwerm verder kunnen binnendringen.

Een aanname hierbij is dat zoogdieren niet op precies de goede plek liggen te wachten, want de precieze slaappleats varieert per dag. Roofvogels pakken naar verwachting juist de minst wendbare individuen, die geïsoleerd raken van hun zwerm, terwijl dit bij zoogdieren geen rol speelt.

Bij Spreeuwen hangt de positie van een individu binnen een groep af van zijn geslacht en in mindere mate van zijn leeftijd. Mannetjes zijn dominant over vrouwtjes (Feare & Inglis 1979). Adulte mannetjes nemen daardoor duidelijk een centralere plek in op een slaappleats dan jonge vrouwtjes, die meer aan de buitenkant zitten (Summers *et al.* 1987). Of dit ook zo is binnen een zwerm in de lucht, is niet bekend. Daarnaast zijn spreeuwenmannetjes 3% groter en zwaarder dan spreeuvenvrouwtjes, maar de overlap is groot (Glutz von Blotzheim & Bauer 1993). Een verschil in wendbaarheid is vermoedelijk dus maar klein tussen de geslachten, maar wellicht groter tussen de leeftijden als vliegervaring hierbij een belangrijke rol speelt.

De mogelijk verschillende selectie die roofvogels en zoogdieren uitvoeren op een zwerm zou je bij Spreeuwen dus terug moeten kunnen zien in een verschillende leeftijds- en geslachtverdeling van de prooien. Naar verwachting is het aandeel vrouwen dus hoger onder prooien van zoogdieren dan onder prooien van roofvogels, omdat vrouwen aan de rand verblijven. Een verschil in leeftijdsverdeling is moeilijk te voorspellen, omdat zowel zoogdieren als roofvogels in verhoogde mate jonge Spreeuwen zouden pakken (ze bevinden zich aan de rand, maar zijn misschien ook minder wendbaar).

Antwoorden op zulke vragen geven meer inzicht in de kosten en baten op individueel niveau, van een bepaalde slaappleats die door de gehele zwerm wordt gekozen. Misschien slapen mannetjes het liefste in riet (bijvoorbeeld omdat het daar windluw en warm is), maar gaat dit ten koste van de vrouwtjes aan de rand van de groep. Vrouwtjes slapen misschien liever hoger boven de grond (waar grondpredatoren niet kunnen toeslaan) en nemen de afkoeling door wind dan op de koop toe.

Ik probeer een tip van de sluier op te lichten aan de hand van de geslachts- en leeftijdsverhoudingen onder prooien van roofvogels en zoogdieren, verzameld bij een grote spreeuwenslaappleats in een rietland in het Lauwersmeer.

De slaappleats

De spreeuwenslaappleats bevond zich bij Kollumeroord, aan de Slikweg, tegen het Dokkumer Djip, aan de zuidkant van het Lauwersmeer, Friesland (53.324 N, 6.180 E, Figuur 1). Dit is een vrij nat rietveld van ongeveer 7 ha, omgeven en doorkruist door een pad op een dijkje. Aan de noordrand staat een bos, aan de zuidrand staan enkele losse bomen en een klein bosje, waardoor het rietland deels in de luwte ligt.

Volgens de fotograaf Jan Bosch heeft de spreeuwenzwerm er ongeveer zes weken gezeten, van begin januari tot eind februari. De zwerm werd soms ook 4 km oostelijker gezien, bij het rietland tussen het Middelgat en Rechteind, waar een alternatieve slaappleats was. Daarna, tot half maart, was de zwerm waarschijnlijk opgegaan in de iets grotere zwerm bij het Jaap Deensgat, 6.5 km noordoostelijker (www.waarneming.nl, Lazarov & Elting 2016). Zulke grote groepen zitten er volgens Jan Bosch normali-

ter alleen in het najaar. Dat ze er nu in het voorjaar zaten, houdt waarschijnlijk verband met de uitzonderlijk zachte winter.

Deze plek werd vier keer door ons bezocht. Op 22 februari 2016 was de zonsondergang om 17:57 uur en zaten de Spreeuwen (een groep van ruwweg 70.000-100.000) bij onze aankomst al op hun slaapplaats, plekken A en B (Figuur 1). Ze werden van 18:30 tot 19:10 uur bekeken. Met zwaar druisend vleugelgeluid schoof de zwerm langzaam door het riet, kleine groepen vlogen laag heen en weer, en vanaf 19:05 uur was de zwerm grotendeels bedaard, kalm en zacht kwetterend.

Op 24 februari 2016 was de zonsondergang om 18:01 uur en waren we eerder in het gebied aanwezig. Om 17:55-18:00 uur vlogen er ongeveer 42.000 Spreeuwen in een langgerekte zwerm over richting oost. Enkele minuten later kwamen er meer terug, zo'n 55.000-60.000, die in een platte zwerm boven het rietland bleven vliegen. Van 18:20 tot 18:35 uur vielen telkens enkele duizenden vogels uit de zwerm in op plek C, elke keer dat de zwerm erboven zwenkte, tot na ongeveer 15-20 keer de hele zwerm in het riet op plek C zat. Om 18:40 uur verlieten wij het gebied terwijl de zwerm iets meer richting west druiste, en kleine compacte groepjes weer loskwamen en laag boven het riet heen en weer vlogen.



Figuur 1. Kaart van het rietland bij het Kollumeroord. Spreeuwenslaapplaatsen werden vastgesteld op de plekken A-F (niet precies op schaal), vernoemd in de tekst. Een cirkel geeft de vindlocatie van een gepredeerde Spreeuw aan. *Map of the reedbed at Kollumeroord. Locations A-F (not exactly to scale) indicate Starling roosts, referred to in the text. A circle represents the finding spot of a depredated Starling. (Satellite image © Google Maps).*

Op 3 maart 2016 (zonsondergang om 18:16 uur) werden van 17:00 tot 18:30 uur geen Spreeuwen meer gezien. De oude slaapplaatsen bij A, B en C waren nog wel herkenbaar aan open plekken van ruwweg 200-300 m² omgeknakte rietstengels, zoals ook op de plekken D, E en F (Foto 1).

Op 23 april 2016 werd niks nieuws gezien, behalve dat de plekken A-F groter leken dan voorheen, maar dit kan door de wind zijn veroorzaakt.



Foto 1. Een slaapplek van de spreeuwenzwerm bleef na gebruik herkenbaar aan omgeknakt riet over een oppervlakte van ruwweg 200-300 m², hier op locatie A (Foto: Kees Schreven). *A roosting site of the Starling flock could be recognised by 200-300 m² of broken reed, here at location A.*

Aanwezige predatoren

Op 22 februari 2016 werden Sperwer *Accipiter nisus*, Havik *A. gentilis* en een grondpredator bij de zwerm waargenomen. De Sperwer was bij onze aankomst om 18:30 uur op plek A aan het jagen, laag boven het riet dicht bij een boom vliegend. Later vloog hij met prooi (waarschijnlijk een Spreeuw) weg richting noordwest. De Havik vloog met een volle krop om ongeveer 18:45 uur op uit het riet naast plek A, en had vermoedelijk ook een Spreeuw verschalkt. Om 18:55 en 19:00 uur klonken er op plek B krijsende alarmkreten van een Spreeuw. Waarschijnlijk was hier een grondpredator bezig. Hierop week de zwerm uiteen, zodat zichtbaar werd waar het roofdier zich moet hebben bevonden. Dit was in nat rietland.

Op 24 februari 2016 werden Buizerd *Buteo buteo*, Sperwer, Havik en Velduil *Asio flammeus* rondom de slaapplek gezien. Ook was er weer een aanwijzing voor een grondpredator. De twee Buizerds jaagden niet op de Spreeuwen en vlogen alleen bij het bos in de omgeving. De Sperwer was met één mannetje en minstens één vrouwtje aanwezig. Om 18:10 uur vloog een vrouwtje twee keer dicht bij de zwerm in de lucht, maar viel niet aan en de zwerm bleef kalm. Om ongeveer 18:20 uur jaagde er een Sperwer (vermoedelijk vrouw) op de zwerm hoog in de lucht, tegelijk met een Havik. De zwerm reageerde met hevige dynamiek door zich te verdichten, te verdonkeren en te splitsen, en door donkere golven door de zwerm heen te laten glijden (zie ook Procaccini *et al.* 2011). Rond dat moment vloog een sperwermannetje laag over het

riet op plek C het bos in, om een paar minuten later terug te keren en enkele keren laag boven het riet rondom struiken te jagen, waar al een deel van de zwerm zat. Tegelijkertijd jaagde er een Havik (vermoedelijk 2e kalenderjaar, 2kj) op plek C, laag boven het riet heen en weer vliegend. Deze vloog om ongeveer 18:30 uur strak weg richting west, met onbekend succes. De grondpredator was actief om ongeveer 18:25 uur, toen een Spreeuw laag in het riet enkele krijssende kreten slaakte. Hierop vloog een deel van de groep weer op uit het riet. Op plek A en B vloog om 18:45 uur een Velduil boven het riet richting west, maar deze werd niet bij de spreuwenzwerm op plek C gezien. Het was opvallend dat er zo veel aanvallen tegelijk plaatsvonden, en het leek er zelfs op dat de ene predator al dan niet bedoeld gebruik maakte van de verwarring en chaos die de andere had veroorzaakt.

De grondpredator is niet zelf waargenomen. Volgens www.waarneming.nl komen Vos *Vulpes vulpes*, Otter *Lutra lutra*, Boommarter *Martes martes*, Steenmarter *Martes fiona*, Bunzing *Mustela putorius*, Hermelijn *Mustela erminea*, en Wezel *Mustela nivalis* binnen enkele kilometers van het gebied voor. Het vraatbeeld en de vijf gevonden drollen passen het beste op een grote martersoort. Aangezien Bunzingen nauwelijks vogels vreten en Steenmarters niet zwemmen, is Boommarter het meest waarschijnlijk (pers. med. Gerard Müskens).

Op 3 maart 2016 werden Havik (om 17:00 uur, in het bosje aan de zuidkant), Buizerd (om 17:40 uur in een boom bij plek A), en een mannetje Blauwe Kiekendief *Circus cyaneus* (om 18:10 uur opvliegend uit het riet tegenover plek E) gezien, maar niet jagend. Op 23 april 2016 werden geen roofvogels gezien.

De prooiresten

Het ligt voor de hand dat de prooiresten van meer predatoren afkomstig zijn dan die we zelf hadden waargenomen. Op 22 februari 2016 was het al te donker om prooiresten te kunnen zien. Op 24 februari 2016 werden voor zonsondergang prooien verzameld op het hele pad behalve op de segmenten in de zuidoost- en noordwesthoek. Er werden resten gevonden van zeven Spreeuwen en een Houtsnip *Scolopax rusticola* (2kj). Op 3 maart 2016 werd het hele pad bekeken, wat in totaal resten van 28 Spreeuwen en een vrouwtje Wilde Eend *Anas platyrhynchos* opleverde. Op 23 april 2016 leverde het hele pad alleen oude resten van één Spreeuw op. Van deze 36 Spreeuwen waren in totaal de veren van 16 individuen geplukt door een roofvogel (veren met intacte schacht en spoel) en van 20 afgebeten door een zoogdier (veren gebroken, en vaak ook een op de pols afgebeten handvleugel). Opvallend was dat één geplukt spreeuwenvrouwtje een witte staartpen had (Foto 2).

De spreeuwenresten werden op leeftijd en geslacht gebracht aan de hand van Svensson (1992) en de online identificatieatlas van de vogels van Aragon (Blasco-Zumeta & Heinze 2016). Diagnostische kenmerken voor het geslacht zijn iris- en ondersnavelkleur, maar deze waren bij de prooiresten niet voorhanden (slechts twee snavels). De prooiresten bestonden uit vleugel-, staart- en lichaamsveren, en enkele poten. Hierdoor konden alleen kleedkenmerken gebruikt worden, die als indicatief moeten worden beschouwd, en die alleen meer zekerheid geven als ze gecombineerd

worden (Kessel 1951, Svensson 1992). Deze kenmerken betreffen de witte stippen op kop en keel (groter en meer bij vrouwen), de flankveren (spitse toppen met kleine, gespleten witte stippen bij adulte man; ronde toppen met ronde stippen bij 2kj vrouw; adulte vrouw en 2kj man intermediair), de ondervleugeldekveren (donker centrum bij adulte man, licht bij 2kj vrouw), en de glans van het verenkleed (meest bij adulte man, minst bij 2kj vrouw, adulte vrouw en 2kj man intermediair). Daarnaast werden aan de hand van foto's in Blasco-Zumeta & Heinze (2016) deze kenmerken aangehouden: gehele verenkleed (vrouwen bruiner, mannen zwarter), stuit- en rugveren (vrouwen valer en bruiner, minder scherpe kleurgrens van bruine top naar het glanzende deel), en armpennen en handpendekveren (vrouwen bredere en zachter begrensde zomen). Voor verdere leeftijdsbepaling (naast bovengenoemde kenmerken die ook op leeftijd ingaan) werd gekeken naar de staartveren. Adulten hebben een duidelijke subterminale band op de middelste staartpen (glanzend bij mannen), die bij 2kj vogels afwezig is. Ook de vorm van de middelste staartpen kan aanwijzingen geven: rond bij 2kj vogels, spits bij adulten, maar hier is overlap. De zoom om de top van de buitenste staartpen is bij adulten onderbroken door een donkere punt, bij 2kj vogels niet, maar ook hier is overlap.



Figuur 2. Eén door een roofvogel geplukt spreuwenvrouwje had een witte staartpen (Foto: Kees Schreven). *One female Starling, plucked by a raptor, had a white tail feather.*

Alle 36 prooiersten werden door mij tweemaal bekeken in verschillende volgorde, zonder parate kennis van mijn eerdere leeftijds- en geslachtsbepaling van dezelfde prooi of een overzicht van de totaal getelde aantallen per leeftijd en geslacht. Als de twee bepalingen voor een prooi (deels) verschilden, bekeek ik de prooi later nog een keer voor opheldering (n=17). Als dit geen uitsluitsel gaf, werd de onzekere informatie weggelaten (n=10).

Van 15 Spreeuwen kon zowel het geslacht als de leeftijd worden bepaald, van 16 alleen het geslacht, en van vijf bleven zowel geslacht als leeftijd onbekend. Over het totaal werden bijna gelijke aantallen 2kj en adult gevonden (acht resp. zeven, Tabel 1). Dit zien we terug in zowel de roofvogelprooien (twee 2kj tegen twee adult) als de zoogdierprooien (zes 2kj tegen vijf adult). Over het totaal werden er meer mannetjes dan vrouwtjes gevonden (21 tegen 10, binomiale toets, $p=0.035$). Dit mannenoverschot was groter bij de prooien van zoogdieren (13 tegen vijf) dan bij de prooien van roofvogels (acht tegen vijf), maar dat verschil was niet significant (binomiaal GLM, $z=0.88$, $p=0.5$). Helaas waren de aantallen te klein om geslachten en leeftijden verder opgesplitst te kunnen vergelijken tussen de predatoren.

Tabel 1. Aantallen gevonden Spreeuwen, gepredeerd door roofvogels en zoogdieren, opgesplitst naar prooileeftijd en -geslacht, voor zover bekend. *Counts of Starlings predated by raptors and mammals, split to prey age and sex, as far as could be determined.*

Geslacht Sex	Leeftijd Age	Prooi gepakt door Prey taken by	
		Roofvogel Raptor	Zoogdier Mammal
Man male	Adult	1	4
	2e kalenderjaar 2nd calendar year	2	4
	Onbekend unknown	5	5
Vrouw female	Adult	1	1
	2e kalenderjaar 2nd calendar year	0	2
	Onbekend unknown	4	2
Onbekend unknown		3	2
Totaal Total		16	20

Selectieverschillen tussen predatoren?

De gevonden prooiresten zijn natuurlijk maar een deel van alle gegrepen prooien. Waarschijnlijk lag een deel nog in het riet, en was een ander deel door roofvogels meegenomen naar elders. De verhouding van de aantallen prooien gegrepen door zoogdieren en roofvogels op het pad is vermoedelijk niet representatief voor alle gegrepen prooien. Een aanname is dat de leeftijds- en geslachtssamenstelling van deze prooien op het pad wél representatief is.

De samenstelling van de zwerm is helaas onbekend, dus de relatieve predatiekans van man en vrouw, jong en oud, kan niet bepaald worden. Het is in ieder geval opvallend dat er meer mannen dan vrouwen gegrepen waren (68% van het totaal aantal gesekste). Aangezien vrouwen juist een hogere pakkans zouden hebben (ze zitten immers aan de rand van de groep), bestond de zwerm vermoedelijk vooral uit mannen, wat ook in eerdere studies werd gevonden (Davis 1959).

Theoretisch is het mogelijk dat dit mannenoverschot door mijn identificatie komt: misschien heb ik sommige vrouwtjes onterecht mannetjes genoemd. De identificatie is niet eenvoudig, maar door zo veel mogelijk kleedkenmerken te combineren heb ik geprobeerd tot een robuuste bepaling te komen. Verder heb ik met de gevolgde proce-

dure geprobeerd om zo objectief mogelijk te blijven en mij zo min mogelijk te laten leiden door de eerder vastgestelde identificaties.

Het mannenoverschot zat vooral in de prooien van zoogdieren (72%, tegen 62% bij prooien van roofvogels), en dit was juist tegengesteld aan de verwachting. Dit kan een aanwijzing zijn dat zoogdieren niet zo strikt aan de rand van een groep toeslaan als ik dacht. Misschien zwemmen of kruipen ze eerst ongemerkt onder de Spreeuwen in het riet door om vervolgens in het midden van de groep toe te slaan. Misschien geeft dat ze uiteindelijk een hoger vangsucces. Daarnaast is het mogelijk dat een zwerm in de lucht meer gestructureerd is op geslacht dan in het riet (bijv. omdat het veroveren van een centrale plek door mannetjes makkelijker is).

Dit verschil in de geslachtsverdelingen was niet significant. Duidelijke verschillen in selectie door roofvogels en zoogdieren op een spreeuwenslaapplaats lijken vooralsnog dus niet aanwezig. Maar de steekproeven waren vrij laag, dus om sterke uitspraken te doen zijn er allereerst meer gegevens nodig. Daarom zullen er, indien mogelijk, ook volgende winter weer prooiresten worden verzameld.

Dank

Hartelijke dank aan Rolf Storms, Fransje van Weerden, Tom Versluijs en Robin Mills voor aanvullende observaties van roofvogels en Spreeuwen en voor het meezoeken naar prooiresten. Dank aan Gerard Müskens voor de determinatie van de drollen, Ruben Smit voor de tip over de plek, Jan Bosch voor de extra informatie over de zwerm, en Charlotte Hemelrijk voor commentaar op een eerdere versie.

Summary

Schreven K.H.T. 2016. Predation by raptors and mammals on a large flock of Common Starlings *Sturnus vulgaris* at a night roost in a reedbed. *De Takkeling* 24: 102-110.

In late February 2016, a flock of 55.000-100.000 Starlings was observed roosting in a reedbed near Kollumeroord, Lauwersmeer, northern Netherlands (53.324 N, 6.180 E). The flock showed up just before sunset and was under attack from sunset until at least one hour after sunset by several Sparrowhawks *Accipiter nisus* and Goshawks *A. gentilis*, and by mammals (presumably Pine Marten *Martes martes*). Remains of depredated Starlings were collected and sexed, aged and categorized as taken by a raptor (feathers plucked, intact) or a mammal (feathers bitten off, torn). In total 36 preys were found, which showed similar proportions of second calendar-year birds and adults, both in raptor and mammal preys. Most prey items were male (68%) and this bias was mostly found in preys of mammals (72% male), but the difference with preys of raptors (62% male) was not significant. These data suggest that raptors (“aerial predators”) and mammals (“ground predators”) do not differ much in the age- and sex-specific selection pressures that they impose on a Starling flock roosting in a reedbed. However, the sample was quite small and more prey items are planned to be collected to further explore a possible conflict between the individual and the flock as a whole when choosing a roost site.

Literatuur

- Beauchamp G. 1998. The effect of group size on mean food intake rate in birds. *Biological Reviews* 73: 449-472.
- Bijlsma R.G. 1998. Hoe selectief bejagen Haviken *Accipiter gentilis* en Buizerds *Buteo buteo* de hongerige hordes? *Limosa* 71: 121-123.
- Bijlsma R.G. & ten Seldam H. 2013. Impact of focal food bonanzas on breeding Ravens *Corvus corax*. *Ardea* 101: 55-59.
- Clark C.W. & Mangel M. 1984. Foraging and flocking strategies: information in an uncertain environment. *American Naturalist* 123: 626-641.
- Cresswell W. 1994a. Flocking is an effective anti-predation strategy in Redshanks *Tringa totanus*. *Animal Behaviour* 47: 433-442.
- Cresswell W. 1994b. Age-dependent choice of Redshank (*Tringa totanus*) feeding location: profitability or risk? *Journal of Animal Ecology* 63: 589-600.
- Davis D.E. 1959. The sex and age structure of roosting Starlings. *Ecology* 40: 136-139.
- Feare C.J. & Inglis I.R. 1979. The effects of reduction of feeding space on the behaviour of captive Starlings *Sturnus vulgaris*. *Ornis Scandinavica* 10: 42-47.
- Gallacher H. 1978. De Spreeuw. Dieren Dichterbij deel 5. Het Spectrum, Utrecht.
- Glutz von Blotzheim U.N. & Bauer K.M. 1993. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Band 13/Teil 3. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Hamilton W.D. 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31: 295-311.
- Kessel B. 1951. Criteria for sexing and ageing European Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Bird-Banding* 22: 16-23.
- Landeau L. & Terborgh J. 1986. Oddity and the 'confusion effect' in predation. *Animal Behaviour* 34: 1372-1380.
- Procaccini A., Orlandi A., Cavagna A., Giardina I., Zoratto F., Santucci D., Chiarotti F., Hemelrijk C.K., Alleva E., Parisi G. & Carere C. 2011. Propagating waves in Starling *Sturnus vulgaris* flocks under predation. *Animal Behaviour* 82: 759-765.
- Roberts G. 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour* 51: 1077-1086.
- Sansom A., Cresswell W., Minderman J. & Lind J. 2008. Vigilance benefits and competition costs in groups: do individual Redshanks gain an overall foraging benefit? *Animal Behaviour* 75: 1869 – 1875.
- Svensson L. 1992. Identification Guide to European Passerines: 276-279. Märstatryck, Stockholm.
- Summers R.W., Westlake G.E. & Feare C.J. 1987. Differences in the ages, sexes and physiological condition of Starlings *Sturnus vulgaris* at the centre and periphery of roosts. *Ibis* 129: 96-102.
- Templeton J.J. & Giraldeau L.-A. 1995. Patch assessment in foraging flocks of European starlings: evidence for the use of public information. *Behavioural Ecology* 6: 65-72.
- Veasey J.S., Metcalfe N.B. & Houston D.C. 1998. A reassessment of the effect of body mass upon flight speed and predation risk in birds. *Animal Behaviour* 56: 883–889.
- Witter M.S., Cuthill I.C. & Bonser R.H.C. 1994. Experimental investigations of mass-dependent predation risk in the European starling, *Sturnus vulgaris*. *Animal Behaviour* 48: 201-222.

Websites

- Blasco-Zumeta J. & Heinze G.-M. 2016. Identification Atlas of Birds of Aragon. Ibercaja Obra Social, Aula en Red. <http://aulaenred.ibercaja.es/contenidos-didacticos/identification-atlas-birds-aragon/>
- Lazarov T. & Elting W. 2016. Fotoserie: De spreeuwendans in Lauwersoog. Dagblad van het Noorden, 19-03-2016. <http://www.dvhn.nl/groningen/Fotoserie-De-spreeuwendans-in-Lauwersoog-21208860.html>

Adres: Esdoornlaan 688, 9741 MH, Groningen, kees_schreven@hotmail.com