

Van kompas tot GPS

Oriëntatie en navigatie door trekvogels

Hoewel trekvogels tijdens hun epische reizen aan immer veranderlijke weersomstandigheden worden blootgesteld, slagen ze er elk jaar weer in terug te keren naar hun individuele broed- en overwinteringsgebieden. Daarmee gaat het oriëntatie- en navigatievermogen van vogels dat van de mens ver te boven. Dit fascinerende gedrag is dan ook al heel lang het onderwerp van heel wat wetenschappelijke belangstelling en onderzoek. Dankzij een vruchtbaar samenspel van klassiek experimenteel onderzoek, steeds slimmere zendertechnologie en computersimulaties bloeit het oriëntatie- en navigatieonderzoek in de 21ste eeuw als nooit tevoren. Dit artikel maakt je wegwijs in de meest recente ontwikkelingen en inzichten in dit spannende onderzoeksveld.

Dit artikel is een herwerking van Vansteelant (2019), oorspronkelijk gepubliceerd in het Engels in BTO News, het ledenmagazine van de British Trust for Ornithology.

» Wouter Vansteelant



» Brandgans *Branta leucopsis*. 17 februari 2020. De Horde, Lopik (NL) (Foto: Arjan Boele)

Inleiding

Van de kleinste zangvogels tot de grootste roofvogels, miljarden vogels over heel de wereld trekken jaarlijks de seizoenen achterna, en stellen daarbij een ongelooflijk accuraat navigatievermogen ten toon. Of het nu over de Nachtzwaluw *Caprimulgus europaeus* gaat die in mei vanuit Congo weerkeert naar de Kalmthoutse Heide, de Bruine Kiekendief *Circus aeruginosus* die in het najaar vanuit de West-Vlaamse Moeren naar de Senegalese kust trekt, of de Kleine Rietgans *Anser brachyrhynchus* die na een winter in de Uitkerkse Polders weer

naar Spitsbergen vliegt; uit ring- en zendergegevens is het welbekend dat de meeste trekvogels elk jaar opnieuw dezelfde broeden en overwinteringsgebieden opzoeken (Alerstam 1990, Newton 2008, Cresswell 2014). Uit experimenteel onderzoek is ook al lang bekend dat trekvogels een aangeboren vermogen hebben om zich op basis van het aardmagnetisch veld, de zon of de sterren te oriënteren (d.w.z. het vermogen om vliegrichting te bepalen); een biologisch 'kompas' dus (Perdeck 1958, Berthold et al. 2003, Åkesson & Hedenström 2007, Wiltschko & Wiltschko 2015). We tastten echter in

het duister over waar en wanneer vogels die verschillende oriëntatiestrategieën aanwenden in de vrije natuur. Bovendien tonen experimenten aan dat normaal gesproken alleen volwassen en ervaren individuen in staat zijn te corrigeren voor verplaatsingen tot ver buiten hun normale verspreidingsgebied. Daartoe hebben vogels niet alleen een kompas, maar een heus navigatievermogen nodig (d.w.z. het vermogen te bepalen waar je je bevindt t.o.v. je bestemming), oftewel een biologisch 'Global Positioning System'. Hoe die vogel-GPS precies werkt is nog steeds een groot vraagstuk in de biologie (Thorup & Holland 2009). Gelukkig bieden zendertechnologie en andere innovatieve onderzoekstechnieken anno 2019 steeds meer kansen om dit fascinerende gedrag beter te begrijpen (Wikelski et al. 2007, Thorup et al. 2010, Bridge et al. 2011).

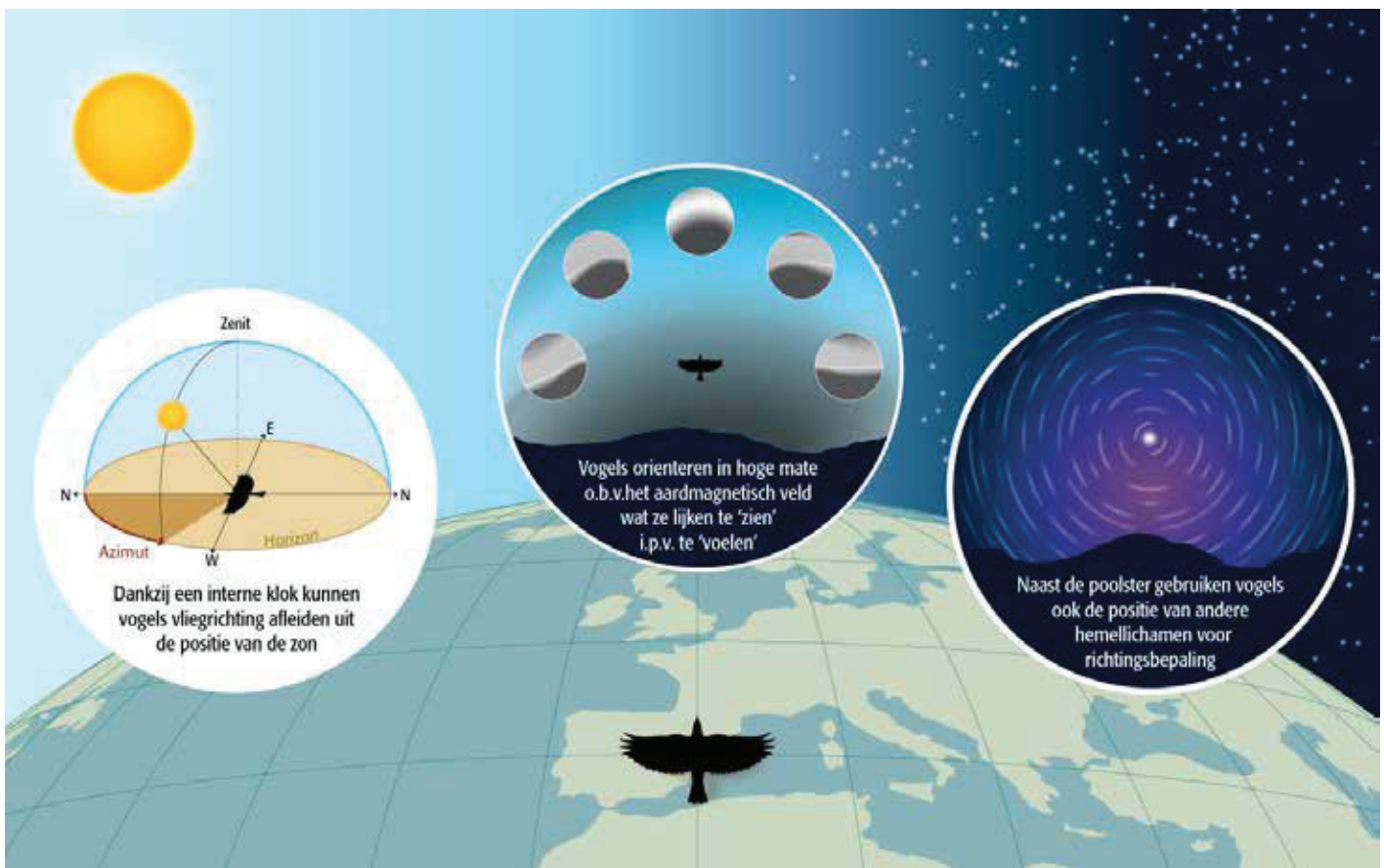
Het vogelkompas: een kwestie van instinct

Hoewel de termen oriëntatie en navigatie soms inwisselbaar worden gebruikt, bedoel ik oriëntatie in de strikte zin als het vermogen van een vogel om zijn vliegrichting te bepalen. Dit vermogen lijkt bij zowat alle trekvogels (en ook veel andere dieren) een aangeboren instinct te zijn. Met name de zon, de sterrenhemel en het aardmagnetisch veld spelen daarbij een belangrijke rol (Alerstam 1990, Newton 2008). Het zogenaamde zon-en-klok kompas functioneert op basis van de veranderende positie van de zon langs de horizon (het zogenaamde azimut, Figuur1). Dankzij een interne klok kunnen vogels het azimut vertalen naar een 'kompasrichting'. Het sterrenkompas is daarentegen niet afhankelijk van een interne klok, omdat het centrum van rotatie in de sterrenhemel altijd poolwaarts wijst (Foster et al. 2018). In het noordelijk halfrond wijst de poolster altijd het noorden aan, maar in het zuidelijk halfrond bestaat een dergelijk onveranderlijk baken niet: het befaamde Zuiderkruis verandert immers wel van positie doorheen de nacht. Uit experimenten in planetaria blijkt dan ook dat vogels zich niet zo zeer oriënteren op

één welbepaalde ster of constellatie, maar meerdere sterrenbeelden gebruiken om het rotatiecentrum van de sterrenhemel, en zo de noord- of zuidrichting te bepalen (Figuur1).

In tegenstelling tot het magnetisch kompas waarmee bijv. de scouts op oriëntatieloop gaan, werkt het magnetisch kompas van vogels niet op basis van magnetische declinatie (de horizontale hoek tussen magnetisch en geografisch noorden). Het magnetisch vogelkompas werkt namelijk op basis van de inclinatie (de verticale hoek) tussen het aardmagnetisch veld en het aardoppervlak. Dat blijkt onder meer uit kooi-experimenten waarin onderzoekers de vliegrichting van vogels konden bijsturen door de magnetische inclinatie waaraan vogels werden blootgesteld te manipuleren. Dat lukt echter het best in een gecontroleerde omgeving, waarin vogels alleen maar op magnetisme kunnen vertrouwen. Dat wil zeggen: als de vogel tegelijkertijd toegang heeft tot een natuurlijke zon of sterrenhemel enerzijds, en een gemanipuleerd magnetisch veld anderzijds, dan lijken ze eerder af te gaan op hun zon- of sterrenkompas. Het is daarentegen wel mogelijk om vogels in de war te brengen door hen bloot te stellen aan een artificiële sterrenhemel (bijv. in een planetarium), zonder daarbij het aardmagnetisch veld te manipuleren. Diverse onderzoekers hebben dan ook geopperd dat magnetisme slechts van secundair belang is voor oriëntatie, aanvullend op het zon-en-klok of sterrenkompas. Dit laat niet onverlet dat met name nachttrekkende zangvogels sterk reageren op magnetische informatie. En dat is natuurlijk niet voor niets, want wat te beginnen als de sterrenhemel door een dik wolkenpak wordt versluierd?

Hoewel het voor ons mensen nog relatief gemakkelijk is een voorstelling te maken van het zon- of sterrenkompas, is het veel moeilijker in te beelden hoe vogels het aardmagnetisch veld eigenlijk waarnemen. Aanvankelijk werd gedacht dat zij het magnetisch veld kunnen 'voelen' met behulp van celstructuren met hoge con-



】 Figuur 1. Trekvogels hebben een aangeboren vermogen om zich op basis van de zon, de sterren, en het aardmagnetisch veld te oriënteren. (illustratie door Nigel Hawtin)
 Figure 1. Migrant birds have an innate capacity to determine their travel direction based on the sun, stars and geomagnetic field (illustration by Nigel Hawtin).

centraties aan magnetiet of ferromagnetische mineralen, zoals in de bovensnavel van duiven werden aangetroffen (Shcherbakov & Winklhofer 1999). Het is inderdaad aangetoond dat dergelijke structuren gebruikt worden voor magneto-perceptie. Maar omdat vogels zich na manipulatie van het zenuwsignaal uit deze structuren nog steeds goed kunnen oriënteren is het niet meer zo evident dat deze vorm van magneto-perceptie van belang is voor oriëntatie (Zapka et al. 2009). Een meer recente en veelbelovende theorie is dat vogels het aardmagnetisch veld niet 'voelen', maar dat ze het kunnen 'zien'. Deze theorie is gebaseerd op de verbazingwekkende ontdekking van magneto-sensitieve cryptochromen in de lichtreceptoren in de ogen van vogels (Ritz et al. 2000, Mouritsen et al. 2004), waarvan sommige vooral tijdens de trekperiode worden aangemaakt (Nießner et al. 2016). Deze reageren op de richting en kracht van aardmagnetische straling, maar alleen in combinatie met licht, wat suggereert dat deze vorm van magneto-perceptie sterk gekoppeld is aan het visuele systeem (Liedvogel et al. 2007, Stapput et al. 2010). Sommige onderzoekers hebben daarom geopperd dat vogels het aardmagnetisch veld als een soort transparante film bovenop het landschap percipiëren (Figuur 1).

Van theorie naar de echte wereld

Om te bepalen welke van de kompas oriëntatiestrategieën door vogels worden aangewend in de echte wereld kunnen we trekroutes van gezenderde vogels vergelijken met theoretische simulaties. Dat is onder meer onderzocht door Susanne Åkesson en Giuseppe Bianco van de Universiteit van Lund (Zweden). Zij testten vier hypothetische kompas oriëntatiestrategieën met real-life tracking data van diverse zangvogels en steltlopers (Åkesson & Bianco 2017). De dataset omvatte enkele van 's werelds langste vogelmigraties, waaronder de trans-Aziatische trek van Tapuiten *Oenanthe oenanthe* tussen Alaska en Oost-Afrika. Åkesson en Bianco konden maar liefst twee derde van deze migraties met redelijke nauwkeurigheid simuleren aan de hand van een eenvoudig 'magnetoclinisch' kompas. In het geval van de Tapuiten kon de gehele najaarsroute en voorjaarsroute gesimuleerd worden met slechts een enkele switch in trekrichting (een zogeheten Zugknick) in Centraal-Azië, wat ook hun belangrijkste stop-over gebied is in beide seizoenen. Deze en vergelijkbare studies (zie ook Alerstam 2005, Muheim et al. 2018) geven dan ook aan hoe de complexe en diverse trekpatronen die we waarnemen in de vrije natuur tot stand kunnen komen dankzij relatief eenvoudige oriëntatiecapaciteiten, waarvan we ook nog eens langs experimen-



▶ Tapuit *Oenanthe oenanthe*. 28/08/2018. Maatheide, Lommel (L) (Foto: Eddy Vaes). Tapuiten die in Alaska broeden migreren naar Oost-Afrika via een trans-Aziatische route die op basis van eenvoudige oriëntatie-regels door computermodellen gesimuleerd kan worden.

Northern Wheatear Oenanthe oenanthe. 28 August 2018. Maatheide, Lommel (L) (Photo: Eddy Vaes). Wheatears breeding in Alaska migrate to Eastern Africa via a trans-Asiatic route that can be simulated by computer models using very simple orientation rules.



▶ Kolganzen *Anser albifrons*. 06/10/2016. Voorhaven Brussel. (Foto: Maurice Segers). Zon en sterren zijn nuttige bakens voor oriëntatie en navigatie, maar als die door wolken worden versluierd kunnen vogels nog steeds navigeren op het aardmagnetisch veld of andere omgevingsfactoren.

Greater White-fronted Geese Anser albifrons. 6 October 2016. Voorhaven Brussels. (Photo: Maurice Segers). Sun and stars are useful beacons for orientation and navigation, but may not be visible under dense cloud cover. In such cases birds can still use geo-magnetic and other cues for navigation.

tele weg weten dat veel soorten er instinctief toe in staat zijn. Dat gezegd zijnde komt elke oriëntatiestrategie met voor- en nadelen, waardoor ze niet overal ter wereld gebruikt kunnen worden.

Flexibele oriëntatie

In bepaalde delen van de wereld is oriëntatie op basis van de zon, sterren of het aardmagnetisch veld knap lastig (Åkesson & Hedenström 2007, Åkesson & Bianco 2017). Zo blijkt het zeer moeilijk om de trekroutes van Arctische broedvogels in het noordpoolgebied accuraat te voorspellen op basis van eender welk eerder genoemd kompas (Gudmundsson & Alerstam 1998, Muheim et al. 2003). Oriëntatie op basis van magnetische inclinatie lijkt dan weer onmogelijk te zijn in het quasi-horizontale aardmagnetisch veld nabij de magnetische evenaar. Hoogstwaarschijnlijk integreren lange-afstandstrekkingen meerdere oriëntatiestrategieën om met deze veranderlijke omstandigheden om te gaan. Zo hebben kooi-experimenten met Bosrietzangers *Acrocephalus palustris* nabij de magnetische evenaar aangetoond dat deze nachttrekkingen daar vooral afgaan op de sterren, terwijl ze in Europa wel sterk reageren op magnetische informatie (Cochran et al. 2004). Eveneens bij de magnetische evenaar is vastgesteld dat gezenderde Eleonora's Valken *Falco elonora* op weg van de Canarische Eilanden naar Madagaskar bij ochtendstond tot meerdere kilometers steil omhoogvliegen, in actieve vlucht (Bouten W., ongepubliceerde data). Na even op grote hoogte te zijn geweest glijden ze weer naar beneden, om vervolgens op thermiek in de juiste richting verder te trekken. Dergelijke klimvluchten kosten veel energie, wat doet vermoeden dat dit gedrag ook een groot voordeel oplevert. Het gegeven dat ze dit gedrag alleen vertonen rond de magnetische evenaar doet daarbij vermoeden dat het inderdaad om een navigatiestrategie gaat, ook al is het precieze mechanisme nog niet ontfaeld.

Van kompas tot GPS: een kwestie van ervaring

Dankzij zenderonderzoek weten we ondertussen dat trekvogels aan 'eenvoudige' genetische instructies genoeg kunnen hebben om specifieke migraties te maken. Daarbij valt bijvoorbeeld te denken aan Nachtzwaluwen en Koekoeken *Cuculus canorus* die zelfstandig de weg naar Congo en Angola weten te vinden (Vega et al. 2016, Evens et al. 2017) of jonge Eleonora's Valken die vanuit hun kolonies in de Middellandse Zee dwars over Afrika naar Madagaskar reizen (Gschweng et al. 2008). Voor sommige soorten lijken de trekroutes



» Wespendif *Pernis apivorus* juveniel. 09/09/2019. Hobokense Polder (A) (Foto: Maarten Mortier). Uit recent zenderonderzoek blijkt dat jonge Wespendifen meerdere jaren ervaring nodig hebben om veilige routes te leren en hun trekprestaties te verfijnen, willen ze tot broeden komen.

Honey Buzzard Pernis apivorus juvenile. 9 September 2019. Hobokense Polder (A) (Photo: Maarten Mortier). Tracking studies have revealed that young Honey Buzzards need several years of experience to learn safe migration routes and to optimize their migration performance in order to be able to breed.

zelfs de historische kolonisatieroutes van hun voorouders te volgen. Die hypothese is in Europa vooral van toepassing op het beperkte aantal soorten dat via een oostelijke route naar Afrika trekt, zoals de Grauwe Klauwier *Lanius collurio* (Tøttrup et al. 2017). Zelfs klauwieren die op het Iberisch schiereiland broeden, maken eerst een grotendeels oostwaartse vlucht naar Zuidoost-Europa, om daar een tussenstop te maken alvorens verder te reizen naar Zuidoost Afrika, waarvandaan ze dan in het voorjaar via een omweg langs de Hoorn van Afrika terugkeren naar Europa (Tøttrup et al. 2012). Computersimulaties suggereren nochtans dat het voor veel klauwieren voordeliger zou zijn om directere routes te gebruiken, wat doet vermoeden dat deze soort eigenlijk vasthoudt aan een suboptimale strategie. Maar ook al kunnen we aan de hand van relatief eenvoudige, aangeboren kompasvermogens deze en heel wat andere spectaculaire migraties simuleren, trekvogels hebben aan 'richtingsgevoel' niet genoeg om vanuit onbekend terrein, bijv. nadat een vogel door sterke wind uit koers is geblazen, de weg terug naar huis te vinden (maar zie uitzonderingen in Thorup et al. (2011).

Of het nu over langlevende roofvogels gaat, of over zangvogels met een gemiddelde levensduur van enkele jaren, het zijn meestal alleen volwassen, ervaren individuen die na een grote verplaatsing tot ver buiten hun gebruikelijke verspreidingsgebied de weg naar huis weten te vinden (Perdeck 1958, Thorup et al. 2003). Bovendien gebruiken volwassen vogels vaak complexere routes dan de jonge, onervaren individuen die alleen op richtingsgevoel kunnen afgaan. Zo reizen volwassen Bruine Kiekendieven en Wespendifen *Pernis apivorus* in het voorjaar via een strategische omweg vanuit West-Afrika naar Europa, waarbij ze handig gebruik maken van voorspelbare rugwinden die langs een kortere route niet beschikbaar zouden zijn (Klaassen et al. 2010, Vansteelant et al. 2017b). Nog indrukwekkender is dat adulte Wespendifen die in Finland werden bezonderd in staat bleken om, soms na meerdere jaren gevolgd te zijn, van hun gebruikelijke flyway (bijv. via de Oostelijke Middellandse Zee) over te schakelen naar een hen compleet onbekende route (bijv. via Italië en Tunesië). Om dergelijke prestaties te leveren hebben vogels een soort interne kaart of GPS nodig. In andere woorden: het vermogen van een individu om te weten waar die zich bevindt op de wereld, en in het bijzonder waar die zich bevindt ten opzichte van zijn of haar bestemming (Thorup & Holland 2009).

In het geval van de Wespendif is het tevens duidelijk dat hun interne GPS niet aangeboren is (Hake et al. 2003). Zo vliegen juveniele Wespendifen zelden via de strategische 'bottlenecks' waarlangs de volwassen vogels de Middellandse Zee of Zwarte Zee omzeilen (Vansteelant et al. 2019). De onervaren jonge vogels lijken ook niet te compenseren voor zijwind, waardoor de locatie waar ze terecht komen in tropisch Afrika grotendeels wordt bepaald door de windomstandigheden die ze tegenkwamen onderweg (Thorup et al. 2003, Vansteelant et al. 2017a). Het individuele overwinteringsgebied waar ze jaarlijks naar terugkeren is dus niet genetisch vastgelegd, maar wordt vooral door toeval bepaald. Vervolgens kan het wel vijf tot zeven jaar duren vooraleer een Wespendif voldoende efficiënt leert te migreren om een broedterritorium te veroveren (Byholm P., ongepubliceerde data). Een dergelijk lang leerproces lijkt bovendien geen uitzondering te zijn onder langlevende vogelsoorten. Zwarte Wouwen *Milvus migrans* (Sergio et al. 2014), Yelkouanpijlstormvogels *Puffinus yelkouan* (Campioni et al. 2019) en de Grote Albatros *Diomedea exulans* (Carravieri et al. 2017) hebben allemaal meerdere jaren levenservaring nodig om hun migratie- en foerageerpatronen te optimaliseren.

Het belang van levenservaring voor navigatie wordt wellicht het best geïllustreerd door zogenaamde verplaatsingsexperimenten. Onderzoekers hebben in de loop der tijd broedende albatrossen, ooievaars, roofvogels, pinguïns en zelfs zangvogels tot honderden of duizenden kilometers buiten hun verspreidingsgebied verplaatst, waarna die vogels binnen enkele dagen of weken terugkeerden naar hun nest (Thorup et al. 2003, 2011, Åkesson et al. 2005). Het beroemdste verplaatsingsexperiment is misschien wel de klassieke studie van Albert Christiaan Perdeck die in 1957 tijdens de najaars-trek duizenden geringde Spreeuwen *Sturnus vulgaris* van Nederland naar Zwitserland verplaatste (Perdeck 1958). Alleen volwassen Spreeuwen wisten vanuit het onbekende terrein in Zwitserland de weg naar hun gebruikelijke overwinteringsgebieden (met name in Noord-Frankrijk) te vinden. Jonge vogels hielden vanuit Zwitserland echter dezelfde kompasrichting aan als jonge vogels die vanuit Nederland vertrokken, waardoor zij vooral in Zuid-Frankrijk en Noord-



» Spreeuwen *Sturnus vulgaris*. 18/09/2019. Anderstad, Lier (A) (Foto: Sonja Van Loock). Spreeuwen trekken graag in groep. Toch bleken volwassen Spreeuwen die door de Nederlandse ornitholoog Perdeck (1957) werden verplaatst van Nederland naar Zwitserland hun gedrag niet aan te passen door de lokale spreeuwen te volgen. Integendeel, ze vlogen trouw terug naar hun gebruikelijke overwinteringsgebieden. *Starlings Sturnus vulgaris. 18 September 2019. Anderstad, Lier (A) (Photo: Sonja Van Loock). Starlings form large flocks on migration and during winter. Yet when adult Starlings were translocated from the Netherlands to Switzerland by the Dutch ornithologist Perdeck (1957), they did not join the local Starlings, but instead flew back to their normal wintering areas in NW France.*



■ **Koekoek *Cuculus canorus* adult. 27/04/2013. Rotterdam (NI)** (Foto: Raymond De Smet). De Koekoek wordt als een ideaal studie-organisme gezien voor onderzoek aan aangeboren navigatievermogens bij trekvogels. Jonge Koekoeken worden immers grootgebracht door surrogaatouders van andere soorten, en dienen na uitvliegen zelf de weg naar Congo en Angola te vinden.

Common Cuckoo Cuculus canorus adult. 27 April 2013. Rotterdam (NI) (Foto: Raymond De Smet). The Common Cuckoo is considered an ideal study species for researching innate navigation abilities in migrant birds. After all, young Cuckoos are raised by surrogate parents of other species, and must find their own way to the Congo and Angola.

Spanje terecht kwamen. Soortgelijke verplaatsingsexperimenten worden nu ook op kleinere schaal herhaald met behulp van zender-technologie. Zo hebben Deense onderzoekers volwassen Koekoeken voorafgaand aan de najaarstrek verplaatst van Denemarken naar Spanje (Willemoes et al. 2015). Deense Koekoeken trekken normaal gezien niet via het Iberisch schiereiland naar Afrika, maar via Italië of de Balkan. De meeste koekoeken reageerden zoals je zou verwachten volgens de klassieke spreuwenstudie van Perdeck (1957). Zij slaagden er immers in om vanuit Spanje direct, en dus via een hen onbekende route, naar hun normale overwinteringsgebied in Congo en Angola te vliegen. Er was echter ook een exemplaar dat eerst helemaal terug naar Denemarken vloog, en nog een andere Koekoek vloog vanuit Spanje naar een traditioneel stop-over gebied in de Balkan, om pas vanuit die hen bekende terreinen de normale route te hernemen. Waarom de Koekoeken zo uiteenlopend reageerden op het verplaatsingsexperiment is een vraagstuk waar wetenschappers zich de komende jaren de hersens over mogen breken. Maar het mag duidelijk zijn dat de Koekoeken stuk voor stuk afgingen op gebieden die ze eerder in hun leven hadden leren kennen.

Een wereld vol gradiënten

Zoals wij mensen eender welke locatie ter wereld kunnen uitdrukken in breedte- en lengtegraden, zo ook moeten vogels hun positie op minimaal twee assen kunnen bepalen om te weten waar ze zich bevinden op aarde, of beter gezegd waar ze zich bevinden ten opzichte van hun vertrouwde gebieden of bestemmingen. Laat ons als voorbeeld een volwassen Koekoek nemen uit het hierboven genoemde experiment (Willemoes et al. 2015). De onfortuinlijke Koekoek in kwestie heeft nooit eerder de omgeving van Zuid-Spanje ervaren, maar is wel bekend met de natuurlijke gradiënten in omgevingsomstandigheden binnen zijn of haar gebruikelijke migratiecorridor (bijv. de sterkte en de richting van aardmagnetische straling). Door die aangeleerde gradiënten te extrapoleren zou de experimenteel verplaatste Koekoek, althans theoretisch, kunnen bepalen aan welke kant, en op welke afstand, hij zich van zijn gebruikelijke verspreidingsgebied bevindt (Thorup & Holland 2009).

Het idee dat de interne GPS van vogels werkt op basis van aangeleerde gradiënten in omgevingsomstandigheden zou netjes verklaren waarom levenservaring zo belangrijk is voor accurate navigatie. Een aangeleerde 'gradiëntenkaart' biedt ook een elegante verkla-

ring voor het vermogen van jongvolwassen trekvogels om de weg terug naar hun geboortegebied te vinden, ongeacht waar ze tijdens hun eerste migratie door toevallige windomstandigheden naartoe werden geblazen (Vansteelant et al. 2017a). Bovendien weten we dat vogels terugkeren naar het gebied waar ze zijn opgegroeid, en niet naar het gebied of de populatie waar ze uit het ei kwamen. Het afgelopen decennium werden bijvoorbeeld tientallen nestjonge Schreeuwarenden *Clanga pomarina* uit Litouwen en Polen naar Duitsland gehaald, om de slinkende arendenpopulatie van Brandenburg aan te sterken (Meyburg et al. 2008, 2017). Dergelijke projecten zijn natuurlijk alleen maar zinvol als de verplaatste individuen zich na hun eerste migraties in het doelgebied vestigen als broedvogel. Het feit dat ze dat inderdaad doen is een heel duidelijke indicatie dat hun interne GPS gedurende de eerste levensmaanden gekalibreerd werd op basis van lokale omgevingsomstandigheden, en vormt een sterk bewijs tegen de notie dat individuele en populatie-specifieke broedlocaties genetisch vastgelegd zouden zijn.

Het lengtegradenprobleem

Navigeren in de noord-zuid richting is betrekkelijk eenvoudig op basis van de positie van de zon en de sterkte en inclinatie van het aardmagnetisch veld. Het bepalen van lengtegraad (oost-west positie) is echter een veel lastiger probleem, waar ook de mens vele eeuwen het hoofd over heeft gebroken. Theoretisch gezien zouden vogels op basis van hun interne klok en het azimut van bepaalde hemellichamen hun lengtegraad kunnen bepalen. Er is echter weinig overtuigend bewijs dat ze dat ook zo doen, temeer omdat er maar weinig experimenten zijn opgezet om dit goed te testen. De andere meest waarschijnlijke indicator van lengtegraad is magnetische declinatie (de horizontale hoek tussen het magnetische en geografische noorden), maar tot voor kort was er geen bewijs dat vogels naast inclinatie effectief gebruik maken van magnetische declinatie. Enkele jaren terug slaagde een Russisch onderzoeksteam er toch in om het magnetisch veld in een experiment met Kleine Karekieten *Acrocephalus scirpaceus* zodanig te manipuleren dat ze virtueel verplaatst werden van het onderzoeksstation in Rybachy naar Schotland (Chernetsov et al. 2017). Dat wil zeggen: de vogels werden in Rusland blootgesteld aan de magnetische declinatie die karakteristiek is voor een locatie in Schotland. Volwassen karekieten reageerden hierop door hun trekrichting aan te passen alsof ze vanuit Schotland naar hun normale overwinterings-



► **Kleine Karekiet *Acrocephalus scirpaceus*. 27/05/2017. Zuidelijk eiland, Wintam (A)** (Foto: Luc Meert). Slechts enkele jaren terug werd ontdekt dat ervaren, volwassen karekieten gebruik maken van magnetische declinatie om te bepalen op welke lengtegraad ze zich bevinden.

Reed Warbler Acrocephalus scirpaceus. 27 May 2017. Zuidelijk eiland, Wintam (A) (Photo: Luc Meert). Just a few years ago, it was discovered that experienced, adult Reed Warblers can use magnetic declination to determine at what longitude they are situated.

gebied zouden vliegen; een respons die zeer doet denken aan de reactie van de adulte Spreeuwen uit het historische experiment van Perdeck (1958) en het recente verplaatsingsexperiment met gezenderde Koekoeken (Willemoes et al. 2015). Jonge Kleine Karekieten daarentegen raakten helemaal in de war en vlogen alle kanten op. Dit is het eerste onderzoek dat overtuigend heeft aangetoond dat ervaren vogels naast magnetische inclinatie (voor oriëntatie) waarschijnlijk ook gebruik maken van magnetische declinatie (voor navigatie). Hoe zij magnetische declinatie percipiëren is vooralsnog onbekend. Maar door het samenspel tussen klassieke experimenten, zenderonderzoek en simulaties komen we wel steeds dichterbij een coherent, biologisch model voor het ervaringsafhankelijke navigatievermogen van trekvogels.

Navigeren op geur en geluid

Tot dusver concentreerde dit artikel zich op de welbekende rol van de zon, de sterren en het aardmagnetisch veld voor oriëntatie en navigatie bij trekvogels. Op het gebruik van andere vormen van visuele informatie, zoals de polarisatie van zonlicht voor oriëntatie en het gebruik van landschappelijke herkenningspunten, ga ik hier niet dieper in. Laat het volstaan om te zeggen dat we de meest opvallende prestaties van landvogels wellicht kunnen verklaren door een combinatie van globale navigatie op basis van zon, sterren en het aardmagnetisch veld, en regionale tot lokale navigatie op basis van landschappelijke herkenningspunten (waaronder ook nachtelijk oplichtende waterpartijen) alsook op basis van anomalieën (lokale afwijkingen) in het aardmagnetisch veld en het zwaartekrachtsveld die vogels als herkenningspunten zouden kunnen gebruiken (Wiltschko et al. 2009, Blaser et al. 2014). Deze mechanismen volstaan echter niet om het navigatievermogen van alle vogels te verklaren. Met name het vermogen van zeevogels om boven de open oceaan voedselrijke wateren te vinden, en daarna met uiterste precisie terug te keren naar hun geïsoleerde broedkolonies, lijkt moeilijk te verklaren aan de hand van grofmazige navigatie op basis van visuele en magnetische informatie. Bovendien is proefondervindelijk vastgesteld dat albatrossen en pijlstormvogels zelfs met een magneet op de kop prima in staat zijn te navigeren boven de open oceaan (Bonadonna et al. 2005, Pollonara et al. 2015).

Om dit te kunnen verklaren moeten we wederom aan de beperkingen van onze eigen zintuiglijke waarneming proberen te ontsnappen, en ons de wereld vanuit vogelperspectief proberen voor te stellen. Vanuit dergelijk creatief denken ontstond reeds 50 jaar geleden het idee dat vogels wel eens zouden kunnen navigeren op basis van geursporen in de atmosfeer (Papi 1990). Een idee dat aanvankelijk vergezocht leek, maar wel een elegante verklaring kon bieden voor de navigatiekunsten van zeevogels. Zowel een stevige planktonbloei (waar de prooi-soorten van zeevogels op afkomen) als een met zeevogelguano bedekt eiland geven immers een karakteristieke geur vrij, die vervolgens door voorspelbare windpatronen als een relatief stabiele geurpluim wordt verspreid boven de open oceaan (Papi 1990, Nevitt 2008, Reynolds et al. 2015). Overtuigend bewijs voor zogeheten 'olfactorische navigatie' door zeevogels werd uiteindelijk geleverd door experimenten met o.a. Kuhl's Pijlstormvogels *Calonectris borealis* en Kleine Mantelmeeuwen *Larus fuscus*. Daaruit bleek namelijk dat het navigatievermogen van pijlstormvogels en meeuwen niet werd aangetast door magnetische verstoringen, maar wel danig werd verstoord als hun geurzenuw werd doorgeknijpt, of als hun geurvermogen door een chemische behandeling tijdelijk werd verstoord (Gagliardo et al. 2013, Pollonara et al. 2015, Wikelski et al. 2015). Een logische vervolgvraag is of geuren dan ook door landvogels gebruikt worden voor navigatie. Sterker nog, het idee van olfactorische navigatie werd oorspronkelijk geopperd op basis van homing-experimenten met postduiven (Papi 1990) en we weten dat een aantal landvogels hun geurvermogen aanwenden om voedsel te zoeken (denk aan gieren en condors op het Amerikaanse continent). De terrestrische omgeving is echter veel heterogener dan de mariene. Geursporen boven land zijn daardoor waarschijnlijk vooral bruikbaar voor lokale of regionale navigatie in tegenstelling tot de lange-afstandsnavigatie bij zeevogels. (DeBose & Nevitt 2008, Gagliardo 2013).

Naast zicht en reuk wordt zelfs gehoor geopperd als een potentieel navigatie-instrument (Hagstrum 2000). Zo kunnen vogels tot op grote afstand infrasonische geluiden waarnemen die worden gegenereerd door het breken van golven op kusten en kliffen. Er zijn zelfs aanwijzingen dat rond de eeuwwisseling een aantal wedstrijdvluchten met duiven door infrasonische schokgolven van het Concorde vliegtuig werden verstoord (Hagstrum 2000). We staan nog maar aan het prille begin van het onderzoek naar 'auditieve navigatie' bij



► **Kleine Mantelmeeuwen *Larus fuscus*. 08/09/2019. Fexhe-Le-Haut-Clocher (Lg)** (Foto: Charly Farinelle). Van zeevogels als meeuwen is ondertussen aangetoond dat ze navigeren op basis van geur boven open zee. Zouden geurpluimen er ook toe bijdragen dat meeuwen zo snel reageren op landbouwactiviteiten?

Lesser Black-backed Gulls Larus fuscus. 8 September 2019. Fexhe-Le-Haut-Clocher (Lg) (Foto: Charly Farinelle). Seabirds like gulls are now well established to depend on their sense of smell for navigating over open sea. Could it be that odour plumes also help gulls to respond so quickly to farming activities like plowing?

vogels. Eén ding weten we echter wel: nauwkeurige navigatie is van levensbelang en we mogen dan ook verwachten dat vogels al hun zintuigen aanwenden om die complexe taak tot een goed einde te brengen.

De vlucht vooruit

We hebben nog een lange weg te gaan om de (niet zelden tegenstrijdige) inzichten uit kooi-experimenten, zenderonderzoek, fysiologie en andere onderzoeksterreinen met elkaar te harmoniseren. De voortgang in dit onderzoeksveld wordt onder meer bemoeilijkt door het feit dat de meeste experimentele studies werken met kleine zangvogels, terwijl zenderonderzoek tot voor kort noodzakelijkerwijs vaak op grotere soorten werd verricht. Ondanks die beperkingen zijn we de afgelopen decennia duidelijk een heel eind opgeschoten in het verklaren van het navigatievermogen van (trek) vogels. Dat zullen we ook blijven doen naarmate nieuwe technologie ons in staat stelt om meer soorten in het lab alsook in de vrije natuur te onderzoeken. Maar het mag evenzo duidelijk zijn dat we onderweg vaak meer nieuwe vragen tegenkomen dan antwoorden, zoals dat goed onderzoek betaamt. Dus ook al mogen we de komende jaren nog veel nieuwe en spannende ontdekkingen verwachten; we zullen ons nog lange tijd over de opzienbarende navigatiekunst van trekvogels mogen verbazen en verwonderen.

Samenvatting – Summary – Résumé

In de afgelopen decennia werd door een samenspel van diverse onderzoekstechnieken een breed scala aan oriëntatie- en navigatiestrategieën vastgesteld bij vogels. In dit artikel worden de resultaten hiervan toegelicht en gekaderd.

Kompasoriëntatie is een aangeboren talent waarbij vogels zich baseren op zon, sterrenhemel en de verticale invalshoek (inclinatie) van het aardmagnetisch veld. Niet alle trekssystemen kunnen echter op basis van dit soort 'simpel' gedrag verklaard worden. Met name volwassen vogels tonen zich vaak veel beter in staat dan jonge vogels om doelgericht te navigeren, waarbij ze trouw gebruik maken van vaak erg specifieke routes en rust- en foerageergebieden. Dit geeft aan dat levenservaring cruciaal is voor dergelijke doelgerichte navigatie, en het lijkt er sterk op dat ze daarbij gebruik maken van geografische gradiënten in omgevingsvariabelen. Zo zijn bijvoorbeeld alleen volwassen Kleine Karekieten in staat om hun breedtegraad (west-oost positie) te bepalen aan de hand van de horizontale invalshoek (declinatie) van het aardmagnetisch veld. Verder kunnen niet enkel landschappelijke bakens, maar ook geurpluimen en misschien ook infrasonen geluiden gebruikt worden voor navigatie. Kortom, we weten steeds meer over de manieren waarop vogels aan richtingsbepaling (oriëntatie) en plaatsbepaling (navigatie) doen, maar er zijn nog veel vraagtekens en er worden nog steeds nieuwe facetten van dit fascinerende gedrag blootgelegd.

From compass to GPS. Orientation and navigation in migrant birds.
Over the past decades a variety of research techniques have revealed an astounding diversity of orientation and navigation strategies in migrant birds. This article attempts to give a comprehensive overview of recent developments in this exciting field of research.

Most birds possess innate compass orientation abilities, allowing them to estimate their travel direction based on the sun, stars and the (inclination of) the earth's magnetic field. However, not all migratory systems can adequately be explained based on such basic compass mechanisms. For example, adult birds often display much more advanced navigation strategies than inexperienced young birds, using often very specific migration routes and staging or foraging areas year after year. This indicates that individual life experience is key in shaping birds' navigational abilities. Most evidence to date suggests that this is because

Dankwoord

Mijn dank gaat uit naar Faye Vogely en Viola Ross-Smith voor de uitnodiging om de oorspronkelijke Engelstalige versie van dit artikel te schrijven voor BTO News, alsook hun toestemming om het stuk voor *Natuur.oriolus* te reproducen in de Nederlandse taal. Dank ook aan Marieke Berkvens voor haar taalkundige revisie van dit manuscript, en aan Jan van Diermen, aan wiens arendsoog geen drogredenering noch waanidee kan ontsnappen. Illustrator Nigel Hawtin ontwierp Figuur 1 en stelde deze gratis beschikbaar voor dit artikel.

Wouter Vansteelant

Estación Biológica de Doñana (EBD, CSIC), Sevilla, Spanje & Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteemdynamiek (IBED), Universiteit van Amsterdam, Nederland.

Correspondentie: wouter.vansteelant@ebd.csic.es,
w.m.g.vansteelant@uva.nl

*birds must familiarise themselves with environmental gradients at a global scale, before they can use this information for accurate navigation. A good example of this are Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus*, in which only adults are capable of determining their longitudinal position based on the (declination of) the earth's magnetic field. In addition, besides geographical way points, birds may also learn to use odour plumes and infrasounds for navigation.*

In short, we are rapidly discovering various mechanisms through which birds are able to orient and navigate across the globe, but there are still many questions regarding what species use these various strategies, and under what conditions.

De la boussole au GPS. Orientation et navigation par les oiseaux migrants

Au cours des dernières décennies, une combinaison de diverses techniques de recherche a été utilisée pour déterminer un large éventail de stratégies d'orientation et de navigation pour les oiseaux. Les résultats sont expliqués dans cet article.

*L'orientation à la boussole est un talent inné. Les oiseaux s'orientent sur le soleil, le ciel étoilé et l'inclinaison du champ magnétique terrestre. Cependant, tous les systèmes migratoires ne peuvent pas être expliqués sur base de ce type de comportement "simple". Les oiseaux adultes en particulier se révèlent souvent beaucoup plus aptes que les jeunes à naviguer de manière ciblée, en utilisant fidèlement des itinéraires et des aires de repos et de ravitaillement souvent très spécifiques. Cela indique que l'expérience de vie est cruciale pour une telle navigation ciblée. Il semble évident que les oiseaux recourent à l'utilisation de gradients géographiques dans les variables environnementales. Seuls les Rousserolles effarvates *Acrocephalus scirpaceus* adultes, par exemple, sont capables de déterminer leur latitude (position ouest-est) sur base de la déclinaison du champ magnétique terrestre. De plus, non seulement des balises panoramiques, mais aussi des odeurs et peut-être aussi des sons infrasones peuvent être utilisés pour la navigation.*

En bref, nous en savons de plus en plus sur la façon dont les oiseaux déterminent la direction (l'orientation) et le positionnement (la navigation), mais il existe encore de nombreux points d'interrogation et de nouvelles facettes de ce comportement fascinant sont encore à découvrir.

Referenties

- Åkesson S & Bianco G. 2017. Route simulations, compass mechanisms and long-distance migration flights in birds. *J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sensory, Neural, Behav. Physiol.* 203:475–490
- Åkesson S & Hedenström A. 2007. How migrants get there: migratory performance and orientation. *Bioscience* 57:123–133
- Åkesson S, Morin J, Muheim R & Ottosson U. 2005. Dramatic orientation shift of white-crowned sparrows displaced across longitudes in the high arctic. *Curr Biol* 15: 1591–1597.
- Alerstam T. 2005. The geometry of bird migration routes: a review of theoretical simulation studies. *Proc. Conf. Anim. Navig.* 1–10
- Alerstam T. 1990. *Bird migration*. Cambridge University Press, Cambridge
- Berthold P, Gwinner E & Sonnenschein E. 2003. *Avian migration*. Springer-Verlag
- Blaser N, Guskov SI, Entin VA, Wolfer DP, Kanevskiy VA & Lipp HP. 2014. Gravity anomalies without geomagnetic disturbances interfere with pigeon homing - A GPS tracking study. *J Exp Biol* 217: 4057–4067.
- Bonadonna F, Bajzak C, Benhamou S, Igloi K, Jouventin P, Lipp HP & Dell’Omo G. 2005. Orientation in the wandering albatross: Interfering with magnetic perception does not affect orientation performance. *Proc R Soc B Biol Sci* 272: 489–495.
- Bridge ES, Thorup K, Bowlin MS, Chilson PB, Diehl RH, Fléron RW, Hartl P, Kays R, Kelly JF, Robinson WD & Wikelski M. 2011. Technology on the move: recent and forthcoming innovations for tracking migratory birds. *Am Inst Biol Sci* 61: 689–698.
- Campioni L, Dias MP, Granadeiro JP & Catry P. 2019. An ontogenetic perspective on migratory strategy of a long-lived pelagic seabird: Timings and destinations change progressively during maturation. *J Anim Ecol* doi: 10.1111/1365-2656.13044.
- Carravieri A, Weimerskirch H, Bustamante P & Chérel Y. 2017. Progressive ontogenetic niche shift over the prolonged immaturity period of wandering albatrosses. *R Soc Open Sci* 4: 171039.
- Chernetsov N, Pakhomov A, Kobylkov D, Kishkinev D, Holland RA & Mouritsen H. 2017. Migratory Eurasian Reed Warblers Can Use Magnetic Declination to Solve the Longitude Problem. *Curr Biol* 27: 2647–2651.
- Cochran WW, Mouritsen H & Wikelski M. 2004. Migrating songbirds recalibrate their magnetic compass daily from twilight cues. *Science* 304: 405–408.
- Cresswell W. 2014. Migratory connectivity of Palaearctic-African migratory birds and their responses to environmental change: The serial residency hypothesis. *Ibis (Lond. 1859)*. 156:493–510
- DeBose JL & Nevitt GA. 2008. The use of odors at different spatial scales: Comparing birds with fish. *J Chem Ecol* 34: 867–881.
- Evens R, Beenaerts N, Witters N & Artois T. 2017. Repeated migration of a juvenile European Nightjar *Caprimulgus europaeus*. *J Ornithol* 158: 881–886.
- Foster JJ, Smolka J, Nilsson DE & Dacke M. 2018. How animals follow the stars. *Proc R Soc B Biol Sci* 285: 10.1098/rspb.2017.2322.
- Gagliardo A. 2013. Forty years of olfactory navigation in birds. *J Exp Biol* 216: 2165–2171.
- Gagliardo A, Bried J, Lambardi P, Luschi P, Wikelski M & Bonadonna F. 2013. Oceanic navigation in Cory’s shearwaters: Evidence for a crucial role of olfactory cues for homing after displacement. *J Exp Biol* 216: 2798–2805.
- Gschwend M, Kalko EK V, Querner U, Fiedler W & Berthold P. 2008. All across Africa: highly individual migration routes of Eleonora’s falcon. *Proc R Soc B-Biological Sci* 275: 2887–2896.
- Gudmundsson GA & Alerstam T. 1998. Why is there no transpolar bird migration? *J Avian Biol* 29: 93–96.
- Hagstrum JT. 2000. Infrasound and the avian navigational map. *J Exp Biol* 203: 1103–1111.
- Hake M, Kjellen N & Alerstam T. 2003. Age-dependent migration strategy in honey buzzards *Pernis apivorus* tracked by satellite. *Oikos* 103: 385–396.
- Klaassen RHG, Strandberg R, Hake M, Olofsson P, Tøttrup AP & Alerstam T. 2010. Loop migration in adult Marsh Harriers *Circus aeruginosus*, as revealed by satellite telemetry. *J Avian Biol* 41: 200–207.
- Liedvogel M, Maeda K, Henbest K, Schleicher E, Simon T, Timmel CR, Hore PJ & Mouritsen H. 2007. Chemical magnetoreception: Bird cryptochrome 1a is excited by blue light and forms long-lived radical-pairs. *PLoS One* 2: e1106.
- Meyburg B-U, Bergmanis U, Langgemach T, Graszynski K, Hinz A, Börner I, Meyburg C & Vansteelant WMG. 2017. Orientation of native versus translocated juvenile lesser spotted eagles (*Clanga pomarina*) on the first autumn migration. *J Exp Biol* 220: 2765–2776.
- Meyburg B-U, Graszynski K, Langgemach T, Sömmer P & Bergmanis U. 2008. Cainism, nestling management in Germany in 2004–2007 and satellite tracking of juveniles in the Lesser Spotted Eagle (*Aquila pomarina*). *Slovak Raptor J* 2: 53–72.
- Mouritsen H, Janssen-Bienhold U, Liedvogel M, Feenders G, Stalleicken J, Dirks P & Weiler R. 2004. Cryptochromes and neuronal-activity markers colocalize in the retina of migratory birds during magnetic orientation. *Proc Natl Acad Sci U S A* 101: 14294–9.
- Muheim R, Åkesson S & Alerstam T. 2003. Compass orientation and possible migration routes of passerine birds at high arctic latitudes. *Oikos* 103: 341–349.
- Muheim R, Schmaljohann H & Alerstam T. 2018. Feasibility of sun and magnetic compass mechanisms in avian long-distance migration. *Mov Ecol* 6: 8.
- Nevitt GA. 2008. Sensory ecology on the high seas: The odor world of the procellariiform seabirds. *J Exp Biol* 211: 1706–1713.
- Newton I. 2008. *Migration ecology of birds*. Academic Press, London
- Nießner C, Gross JC, Denzau S, Peichl L, Fleissner G, Wiltshcko W & Wiltshcko R. 2016. Seasonally changing cryptochrome 1b expression in the retinal ganglion cells of a migrating passerine bird. *PLoS One* 11: e0150377.
- Papi F. 1990. Olfactory navigation in birds. *Experientia* 46: 352–363.
- Perdeck AC. 1958. Two types of orientation in migrating starlings, *Sturnus vulgaris*, and chaffinches, *Fringilla coelebs*, as revealed by displacement experiments. *Ardea* 46: 1–37.
- Pollonara E, Luschi P, Guilford T, Wikelski M, Bonadonna F & Gagliardo A. 2015. Olfaction and topography, but not magnetic cues, control navigation in a pelagic seabird: Displacements with shearwaters in the Mediterranean Sea. *Sci Rep* 5: 16486.
- Reynolds AM, Cecere JG, Paiva VH, Ramos JA & Focardi S. 2015. Pelagic seabird flight patterns are consistent with a reliance on olfactory maps for oceanic navigation. *Proc R Soc B Biol Sci* 282: 20150468.
- Ritz T, Adem S & Schulten K. 2000. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds. *Biophys J* 78: 707–718.
- Sergio F, Tanferna A, De Stephanis R, López Jiménez L, Blas J, Tavecchia G, Preatoni D & Hiraldo F. 2014. Individual improvements and selective mortality shape lifelong migratory performance. *Nature* 515: 410–413.
- Shcherbakov VP & Winklhofer M. 1999. The osmotic magnetometer: A new model for magnetite-based magnetoreceptors in animals. *Eur Biophys J* 28: 380–392.
- Stapput K, Güntürkün O, Hoffmann KP, Wiltshcko R & Wiltshcko W. 2010. Magnetoreception of directional information in birds requires nondegraded vision. *Curr Biol* 20: 1259–62.
- Thorup K, Alerstam T, Hake M & Kjellen N. 2003. Bird orientation: compensation for wind drift in migrating raptors is age dependent. *Proc R Soc B Biol Sci* 270: S8–S11.
- Thorup K & Holland RA. 2009. The bird GPS - long-range navigation in migrants. *J Exp Biol* 212: 3597–3604.
- Thorup K, Holland RA, Tøttrup AP & Wikelski M. 2010. Understanding the migratory orientation program of birds: Extending laboratory studies to study free-flying migrants in a natural setting. In: *Integrative and Comparative Biology*. pp 315–322
- Thorup K, Ortvad TE, Rabol J, Holland RA, Tøttrup AP & Wikelski M. 2011. Juvenile songbirds compensate for displacement to oceanic islands during autumn migration. *PLoS One* 6: e17903–e17903.
- Tøttrup AP, Klaassen RHG, Strandberg R, Thorup K, Kristensen MW, Jørgensen PS, Fox J, Afanasyev V, Rahbek C & Alerstam T. 2012. The annual cycle of a trans-equatorial Eurasian-African passerine migrant: different spatio-temporal strategies for autumn and spring migration. *Proc Biol Sci* 279: 1008–16.
- Tøttrup AP, Pedersen L, Onrubia A, Klaassen RHG & Thorup K. 2017. Migration of red-backed shrikes from the Iberian Peninsula: optimal or sub-optimal detour? *J Avian Biol* 48: 149–154.
- Vansteelant WMG, Kekkonen J & Byholm P. 2017a. Wind conditions and geography shape the first outbound migration of juvenile honey buzzards and their distribution across sub-Saharan Africa. *Proc R Soc B Biol Sci* 284: 20170387.
- Vansteelant WMG, Shamoun-Baranes J, van Diermen J, van Manen W & Bouten W. 2017b. Seasonal detours by soaring migrants shaped by wind regimes along the East Atlantic Flyway. *J Anim Ecol* 86: 179–191.
- Vansteelant WMG, Wehrmann J, Engelen D, Jansen J, Verhelst B, Benjumea R, Cavallès S, Kaasiku T, Hoekstra B & de Boer F. 2019. Accounting for differential migration strategies between age groups to monitor raptor population dynamics in the eastern Black Sea flyway. *Ibis (Lond 1859)* 10.1111/ibi.12773.
- Vega ML, Willemoes M, Thomson RL, Tolvanen J, Rutilla J, Samaš P, Strandberg R, Grim T, Fossey F, Stokke BG & Thorup K. 2016. First-Time Migration in Juvenile Common Cuckoos Documented by Satellite Tracking. *PLoS One* 11: 1–11.
- Wikelski M, Arriero E, Gagliardo A, et al. 2015. True navigation in migrating gulls requires intact olfactory nerves. *Sci Rep* 5: 17061.
- Wikelski M, Kays RW, Kasdin NJ, Thorup K, Smith JA & Swenson GW. 2007. Going wild: what a global small-animal tracking system could do for experimental biologists. *J Exp Biol* 210: 181–186.
- Willemoes M, Blas J, Wikelski M & Thorup K. 2015. Flexible navigation response in common cuckoos *Cuculus canorus* displaced experimentally during migration. *Sci Rep* 5: 16402.
- Wiltshcko R, Schiffner I & Wiltshcko W. 2009. A strong magnetic anomaly affects pigeon navigation. *J Exp Biol* 212: 2983–2990.
- Wiltshcko R & Wiltshcko W. 2015. Avian navigation: A combination of innate and learned mechanisms. *Adv Study Behav* 47: 229–310.
- Zapka M, Heyers D, Hein CM, Engels S, Schneider NL, Hans J, Weiler S, Dreyer D, Kishkinev D, Wild JM & Mouritsen H. 2009. Visual but not trigeminal mediation of magnetic compass information in a migratory bird. *Nature* 461: 1274–1277.