

**DE GROTE OVERSTEEK:
MIGRATIE VAN LANDVOGELS OVER ZEE**

Renate A. Wesselingh

D462

**DE GROTE OVERSTEEK:
MIGRATIE VAN LANDVOGELS OVER ZEE**

Renate A. Wesselingh

juli 1989
skriptie dieroecologie
Rijksuniversiteit Groningen

begeleiding:
Prof. Dr. R.H. Drent

Rijksuniversiteit Groningen
Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN

Inhoud

Inleiding	1
Het voorkomen van lange trek over zee bij niet-zeevogels	2
Westelijke Atlantische Oceaan	2
Oostelijke Atlantische Oceaan	3
Indische Oceaan	5
Stille Oceaan	5
De capaciteiten van de vogels	8
Energie in theorie	8
Energie in de praktijk	8
Vliegsnelheid	9
Invloed van wind	11
Vlieghoogte	11
Vetlading	11
Waterbalans	12
Oriëntatie	12
Maximale vliegafstand	12
Trekomstandigheden en aanpassingen	16
Wind	16
Verschillen tussen zee en land	18
Overige aanpassingen	19
Konklusies	21
Referenties	22

Inleiding

Lange tijd is algemeen aangenomen dat het oversteken van grote wateroppervlakken voorbehouden was aan waadvogels. De echte landvogels, met name de kleine soorten, zouden afgeschrikt worden door de zee (voor hen een onbekende, vijandige, gevaarlijke omgeving (Gruys-Casimir 1965)) en daarom in grote getale langs de kust trekken, die als 'Leitlinie' werkte. Alleen bij zee-engten of een sterke knik in de kustlijn zou er overgestoken worden. De trek van bijvoorbeeld de Groenlandse tapuit *Oenanthe oenanthe leucorrhoa*, die van Groenland naar Groot-Brittannië en mogelijk zelfs direkt naar Spanje vliegt, was wel bekend, maar er werd geringe aandacht aan geschonken (Moreau 1972). Landvogels die vanaf schepen of op eilanden ver uit de kust werden gezien werden beschouwd als incidentele dwaalgasten, die door slecht weer van de kust weggevoerd waren (Cornwallis 1956). De manier waarop vogeltrek werd waargenomen droeg aan dit beeld bij: de observaties vonden plaats vanaf de grond, meestal met verrekijkers. De vogels die aan de kust op de grond aangetroffen werden waren dikwijls uitgeput, en daar dit de enige exemplaren van een bepaalde soort waren die waargenomen werden was de konklusie dat de soort niet in staat was om zonder schade de zee over te steken. Rond 1950 werd duidelijk dat vogels ook zonder één reactie op de kustlijn de zee opvlogen. Deze trek vond plaats op grotere hoogte (>1 km) dan de trek langs de kust en was daardoor steeds onopgemerkt gebleven. Het gebruik van radar voor vogeltrekonderzoek, vanaf 1960, bracht daar verandering in. Nu konden de bewegingen van trekvogels tot tien kilometer hoogte en in een straal van vele tientallen kilometers rond de waarnemingspost bestudeerd worden. Tevens kwam er een schat aan informatie over vliegrichting en -snelheid beschikbaar. Een nadeel van de radar is dat de vogels slechts grofweg op type gedetermineerd kunnen worden: klein en relatief langzaam zijn zangvogels, groter en sneller zijn watervogels. Harde bewijzen dat een bepaalde vogelsoort inderdaad van een trekroute over zee gebruik maakt zijn dan ook voor slechts enkele soorten geleverd, de trekkende eilandbewoners uitgezonderd. De tendens om zangvogels boven zee als onaangepaste, niet succesvolle individuen te beschouwen (zonder de capaciteiten van de vogels en de voor- en nadelen van de tocht over zee erbij te betrekken) heeft dan ook nog lang voortgeduurd (Murray 1976, Able 1977, Ralph 1978).

In deze skriptie heb ik geprobeerd de tot op heden bekende gevallen van zeetrek door niet-zeevogels te verzamelen. Ik zal aandacht besteden aan de capaciteiten van de vogels, met name de energie-uitgaven tijdens het vliegen en de daarmee samenhangende, maximaal haalbare vliegafstand, en deze vergelijken met de eisen voor een geslaagde overtocht. De omstandigheden tijdens de tocht en de aanpassingen van de trekvogels daaraan zullen ter sprake komen. Tenslotte zal ik de voor- en nadelen van de tocht over zee ten opzichte van de trek over land bespreken.

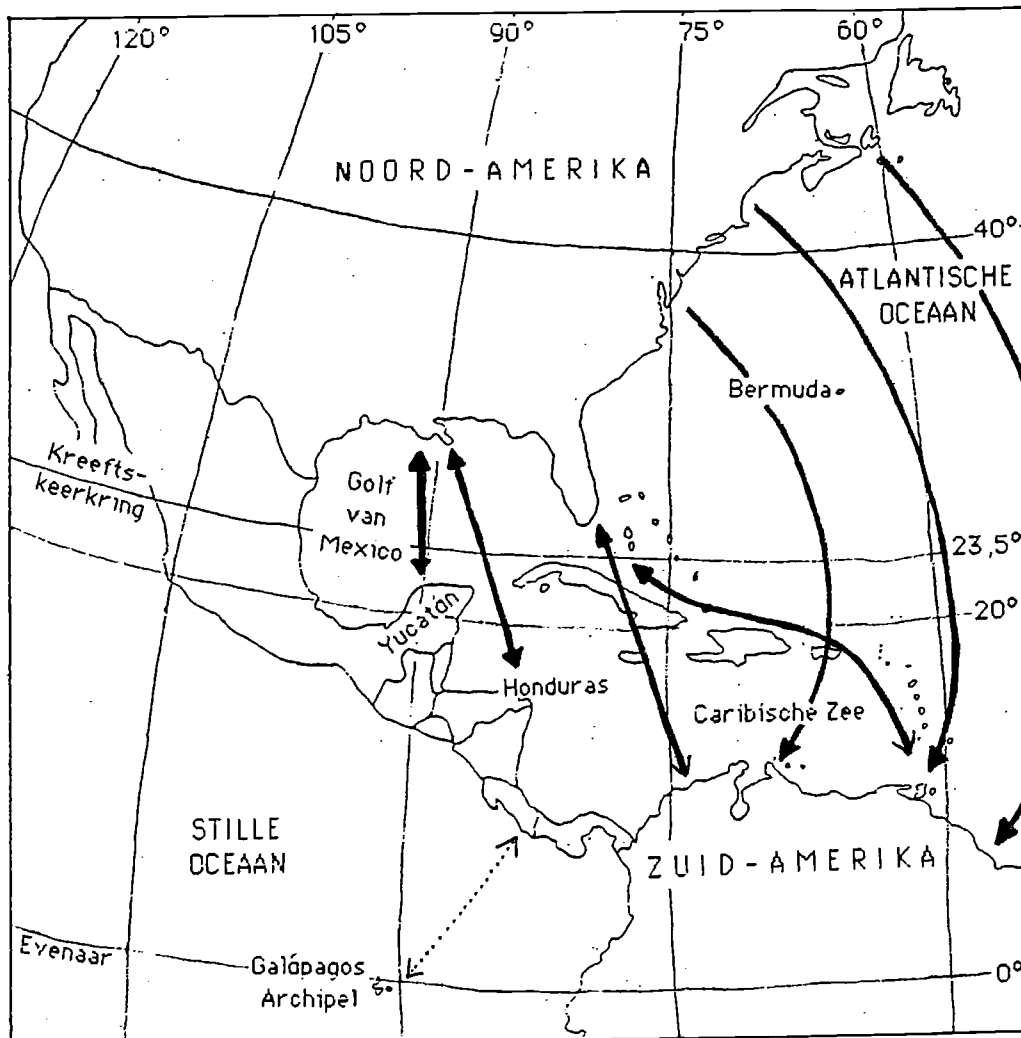
Het voorkomen van lange trek over zee bij niet-zeevogels

Lack (1959) maakte een overzicht van de toen bekende gevallen van trek over zee door zangvogels. Deze vormen een groot deel van de hieronder gemelde routes, aangevuld met gegevens uit recentere literatuur. Het betreft niet uitsluitend zangvogels, al ligt daar wel de nadruk op.

Westelijke Atlantische Oceaan (Figuur 1)

Golf van Mexico

Grote aantallen kleine zangvogels steken zowel in voor- als najaar de Golf van Mexico over (Lack 1959). De migratie vindt plaats in een breed front, de af te leggen afstanden over zee variëren daardoor van 1020 km (Yucatán-schiereiland naar Louisiana) tot 1650 km (Honduras naar Louisiana) (Moore & Kerlinger 1987).



Figuur 1. De vliegroutes over de westelijke Atlantische Oceaan, van Noord- naar Zuid-Amerika.

De Westindische eilanden

Van deze route naar Zuid-Amerika wordt voornamelijk op de voorjaarsstrek gebruik gemaakt (Richardson 1974). De aantallen in het najaar zijn veel minder hoog (Lack 1959, Richardson 1976, Williams *et al.* 1977). De afstand Golfstaten-Westindische eilanden is 800 km, een directe vlucht naar Zuid-Amerika is 1600 km (Lack 1959). Het lijkt erop dat de vogels in het voorjaar tussenstops maken op de eilanden (Richardson 1974).

De Atlantische Oceaan

Vanaf de oostkust van Noord-Amerika, van ruwweg 45° N tot 35° N, vetrekken zeer vele vogels, zowel zangvogels als andere soorten, in het najaar voor een non-stop vlucht naar het vasteland van Zuid-Amerika (Drury & Keith 1962, Hilditch *et al.* 1973, Richardson 1976, McClintock *et al.* 1978, Williams & Williams 1978, Larkin *et al.* 1979, Richardson 1979, Stoddard *et al.* 1983, Williams 1985). In het voorjaar wordt de route nauwelijks gebruikt (Richardson 1974). De afstand hangt af van vertrek- en aankomstpunt, maar bedraagt tenminste 3000 km (Williams & Williams 1978, Stoddard *et al.* 1983).

Zuid-Amerika

De Galápagoseilanden worden door een aantal waadvogels uit Noord-Amerika als overwinteringsgebied gebruikt (Harris 1973). Onder de vogels die in kleine aantallen op de eilanden te zien zijn zijn o.a. een drietal zwaluwsoorten en de bobolink *Dolichonyx oryzivorus*, een middelgrote zangvogel uit de Verenigde Staten. De Galápagos Archipel ligt zo'n 1000 km uit de kust van Ecuador. Een grotere afstand zou afgelegd moeten worden als de vogels vanuit Midden-Amerika direct naar de Galápagoseilanden zouden vliegen.

Oostelijke Atlantische Oceaan (Figuur 2)

Groenland

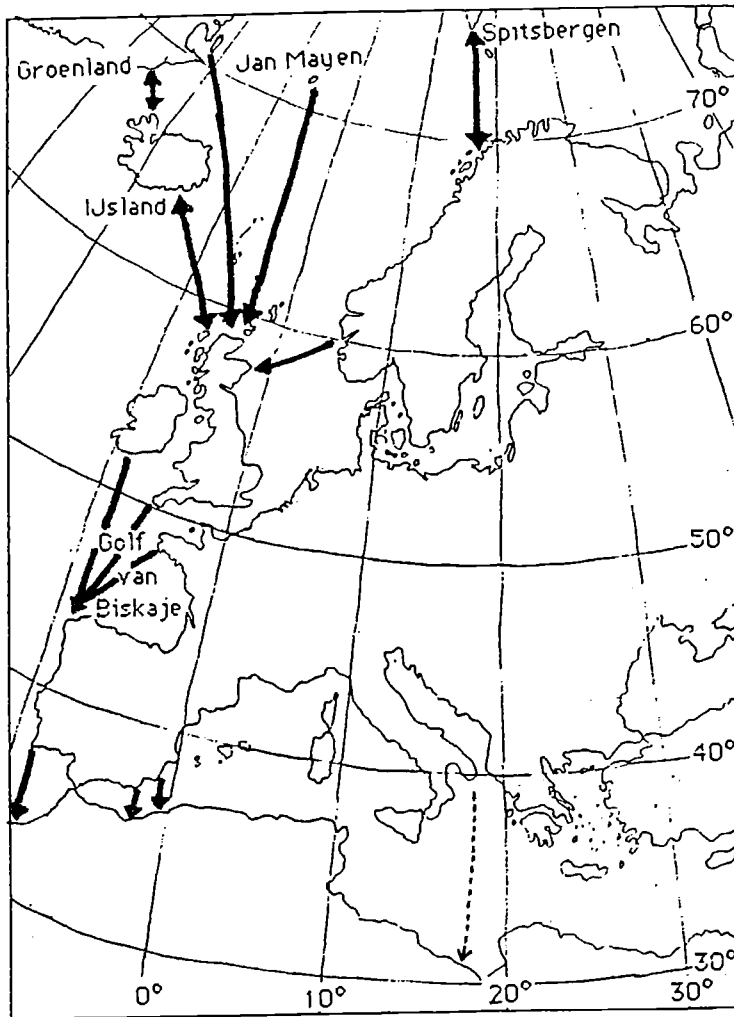
Een aantal waadvogels, maar ook een zangvogel als de Groenlandse tapuit *Oenanthe oenanthe leucorrhoa* steken de Atlantische Oceaan over naar Groot-Brittannië (Cornwallis 1956, Lack 1959, Lee 1963, Moreau 1972), een afstand van 2250 km. Mogelijk wordt zelfs in één keer doorgevlogen naar Spanje, 3200 km in totaal.

IJsland

De tocht van IJsland naar Schotland is 800 km en wordt afgelegd door zangvogels als de koperwiek *Turdus iliacus coburni*, de graspieper *Anthus pratensis* en de witte kwikstaart *Motacilla alba alba* (Lack 1959, Lee 1963).

Naar en van Noorwegen

De sneeuwgorz *Plectrophenax nivalis* vliegt 650 km van Spitsbergen naar Noorwegen, en mogelijk ook van Jan Mayen naar Schotland, 1450 km (Lack 1959). Diverse zangvogels (Buurma 1987) vliegen van Noorwegen naar Schotland, tenminste 750 km.



Figuur 2. De vliegroutes over de oostelijke Atlantische Oceaan, langs de kusten van West-Europa en Noord-Afrika.

Golf van Biscaye

Lack (1959) noemt de veldleeuwerik *Alauda arvensis* en de graspieper *Anthus pratensis* als voorbeelden van vogels die de golf van Biscaye oversteken in plaats van langs de kust van Frankrijk en Spanje te trekken. De afstand van Bretagne naar NW-Spanje is ongeveer 480 km. Ook vanaf Land's End, Engeland en vanaf de zuidkust van Ierland wordt direct naar Spanje gevlogen, afstanden van resp. 730 en 950 km (Lack 1959).

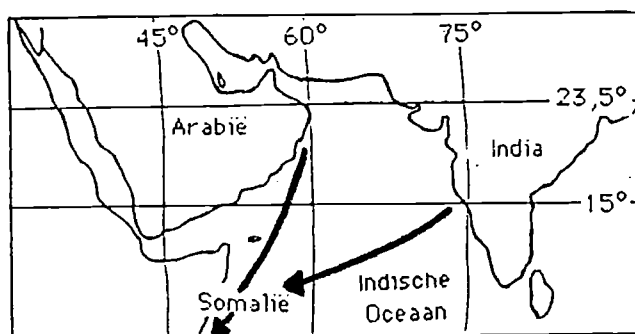
Middellandse Zee

Moreau (1972) meende dat zangvogels op vele plaatsen de Middellandse zee oversteken, ongeacht de breedte (meer dan 1000 km van de hiel van Italië naar Libië). Echter, de vliegrichtingen van vogels boven het Europese continent zijn zuidoostelijk of zuidwestelijk, nooit zuidelijk (Lack 1959). Dit wijst erop dat niet alleen zweefvliegers zich bij Gibraltar en de Bosporus concentreren, maar ook de zangvogels dit doen (Hilgerloh 1989), zij het over een breder front dan de zweefers. Zo wordt er van Kaap St. Vincent in Portugal naar Marokko gevlogen, 480 km over de Atlantische Oceaan (Lack 1959, Moreau 1972). Als er geschikte voedselplaatsen zijn in NW-

Afrika (Bairlein 1988) worden de passages van de Middellandse Zee en de Sahara niet gekombineerd tot één lange vlucht.

Indische Oceaan (Figuur 3)

Lack (1959) noemt een route van ZO-Arabië naar Z-Somalië over de oceaan van zo'n 1300 km, waarvan het alternatief een vlucht over de woestijn is. Lack (1959) en Moreau (1972) noemen een directe route van W-India naar oostelijk Afrika, uitgevoerd door twee soorten koekoeken, een bijeneter en een valk. Lack noemt een afstand van 2600 km, Moreau zelfs 4000 km!



Figuur 3. De vliegroutes over de Indische Oceaan van India naar oostelijk Afrika.

Stille Oceaan (Figuur 4)

Noord-Amerika

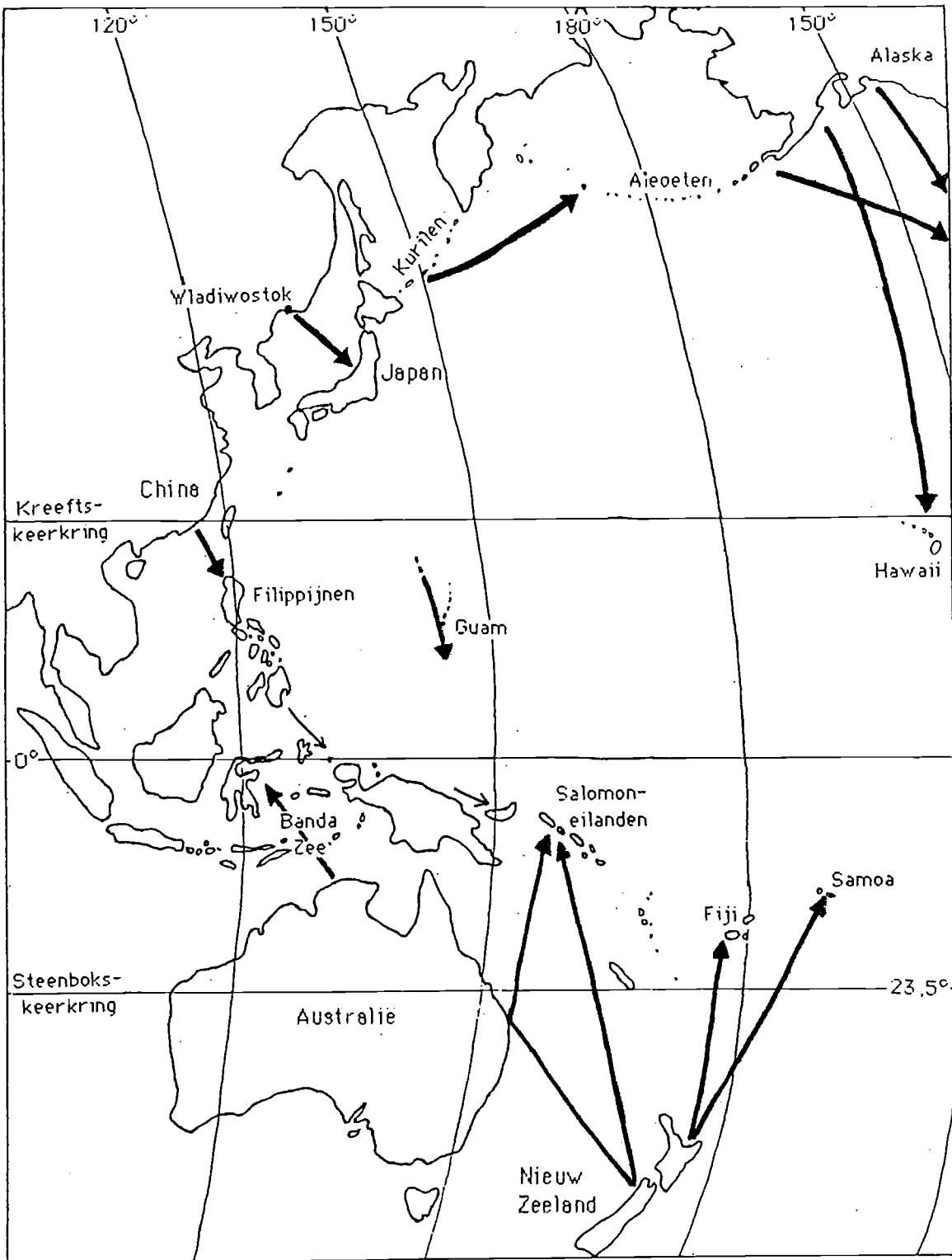
Lack (1959) zegt dat er geen bewijzen zijn voor regelmatige zangvogeltrek over het noord-oostelijke deel van de Stille Oceaan, maar noemt het aantreffen van vier soorten op enige honderden mijlen (1 mijl = 1609 m) uit de kust ter hoogte van Victoria (48° N), vermoedelijk afkomstig van de Aleoeten of uit Alaska. Van *Numenius tahitiensis*, een wulpen-soort die in Alaska broedt, neemt men aan dat deze een directe vlucht van Alaska naar Hawaii maakt, 3800 km (Handel & Dau 1988). Vele soorten waadvogels, vaak eerstejaars vogels, overwinteren op eilanden in de Stille Oceaan, tot in Nieuw-Zeeland toe (Johnson 1973, Williams *et al.* 1986).

Aleoeten

Tove (1988) vond dat de westelijke Aleoeten regelmatig door Oostaziatische trekvogels bezocht worden. Zowel eenden en waadvogels als grote en kleine zangvogels werden gezien. Hij berekende dat ze afkomstig waren van de zuidelijke Kurilen, 1600 tot 2000 km verwijderd van Attu.

Het Aziatische continent

Lack (1959) noemt de volgende etappes: Wladiwostok-Japan, 800 km afgelegd door lijsters, en China-Filippijnen, 650 km, door een klauwier *Lanius* sp., de blauwe rotslijster *Monticola solitarius* en drie kwikstaartsoorten *Motacilla* spp.. Het aantal overwinteraars op de eilanden in ZO-Azië die van het continent afkomstig zijn neemt sterk af met de afstand tot het continent (Lack 1959). Twee gierzwaluwsoorten overwinteren in Australië.



Figuur 4. De vliegroutes over de Stille Oceaan, tussen het Aziatische en Amerikaanse kontinent en de eilanden.

Australië en de eilanden

Zestien Australische broedvogelsoorten, waaronder drie zangvogels en zes koekoeken, vliegen over de Banda Zee, een afstand van tenminste 950 km (Lack 1959). Boven Guam (13° N), 3000 km uit de kust van China, werden alleen waadvogels waargenomen (Williams & Williams 1988). Een kleine koekoek uit Nieuw-Zeeland overwintert op de Salomoneilanden. Met een tussenstop in Australië zou het dier resp. 1930 en 1530 km over zee moeten vliegen, in een directe vlucht 2900 km. Een grote koekoeksoort vliegt 3050 km van Nieuw-Zeeland naar Fiji en Samoa.

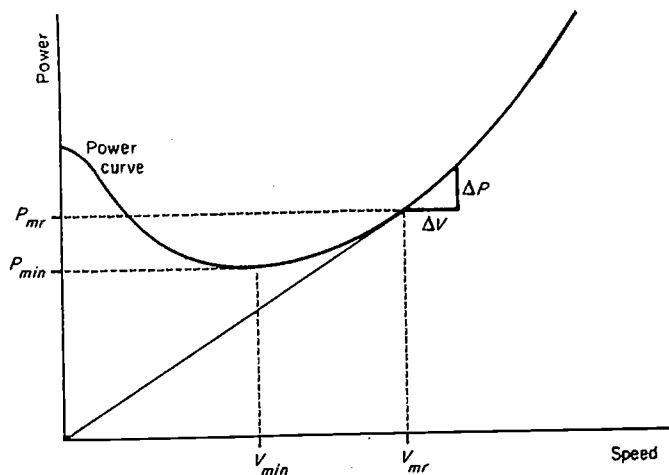
Samenvattend kan gesteld worden dat afstanden van 1500 km en meer over zee niet ongewoon zijn. Zelfs afstanden van boven de 3000 km zijn voor kleine zangvogels haalbaar. Meer dan 3500 km wordt alleen door waadvogels afgelegd, en de 4000 km van Moreau (1972) lijkt in dit verband aan de hoge kant.

Kunnen dergelijke afstanden nu zonder meer door alle vogels gevlogen worden, of zijn er speciale omstandigheden of aanpassingen vereist om de overtocht mogelijk te maken? Om die vraag te beantwoorden moeten de energetische capaciteiten, met name de maximaal haalbare vliegafstand beschouwd worden. De volgende paragraaf bekijkt de theoretische en werkelijke prestaties van vogels wat betreft energieverbruik, snelheid en maximale afstand ten opzichte van lichaamsgewicht en morfologie.

De capaciteiten van de vogels

Energie in theorie

De eerste pogingen om de energieuitgaven van vogels tijdens het vliegen vast te bepalen waren gebaseerd op aerodynamische theorieën (Pennycuik 1969). De vlieggkosten hangen af van de vliegsnelheid: de energie die nodig is om het lichaam zwevend te houden is hoog bij lage snelheden en neemt af met de snelheid. Bij hogere snelheden neemt de luchtweerstand van de vleugels en het lichaam toe, waardoor de curve vlieggkosten-vliegsnelheid een U-vorm heeft (Fig 5).



Figuur 5. Het verband tussen de vliegsnelheid en de vliegengergie. Zie de tekst voor uitleg. (naar Fig. 4B in Pennycuik (1969).

Hieruit zijn twee belangrijke snelheden af te lezen: V_{mp} , de minimum power speed, de snelheid waarbij het energieverbruik per tijdseenheid minimaal is, en de V_{mr} , de maximum range speed, de snelheid waarbij het energieverbruik per afgelegde meter het laagst is. V_{mr} is het punt waarop een raaklijn vanuit de oorsprong de curve raakt. Hier is $P : V$ het laagst. De V_{mr} wordt beschouwd als de optimale snelheid voor trekvogels.

Zowel de snelheid als de vlieggkosten nemen toe met het gewicht van de vogel. Pennycuik (1969) vond dat in theorie V_{mr} evenredig is met $M^{1/6}$ en P_{mr} , de benodigde mechanische energie bij V_{mr} , evenredig is met $M^{7/6}$. Dit betekent dat bij gelijke morfologie en vetpercentage de maximaal te vliegen afstand onafhankelijk zou zijn van het gewicht van de vogel.

Energie in de praktijk

Meer recent zijn vergelijkingen opgesteld op basis van waarnemingen (Masman & Klaassen 1987, Castro & Myers 1988). De exponent van M , de massa van de vogel, is bij beiden aanzienlijk verschillend van $7/6$:

$$\begin{aligned}
 E &= 17.360 \times M^{1.013} \times b_w^{-4.236} \times s_w^{1.926} && \text{(Masman \& Klaassen 1987)} \\
 E &= 18.69 \times M^{1.763} \times b_w^{-2.275} && \text{(Castro \& Myers 1988)} \\
 E &= 0.880 \times M^{1.464} \times l_w^{-1.614} && \text{(Castro \& Myers 1988)}
 \end{aligned}$$

waarin

- E = vliegekosten (J/s)
- M = lichaamsgewicht (g)
- b_w = spanwijdte (cm)
- s_w = vleugeloppervlak (cm²)
- l_w = vleugellengte (cm)

Bij Pennycuick wordt bij een verdubbeling van het gewicht de uitgegeven energie $2^{7/6}$ ofwel 2.24 maal zo hoog. Bij verdubbeling van het gewicht en gelijkblijvende loading (M/s_w) en aspect ratio (b_w^2/s_w) wordt s_w 2x en b_w en l_w $\sqrt{2}$ x zo groot. De vliegekosten die uit de drie formules volgen zijn dan resp. 1.54, 1.77 en 1.58 keer zo groot, beduidend lager dan 2.24. Rayner (1979) stelde de theoretische modellen van Greenewalt (1962) bij, maar ook daar bleef de exponent van M hoog: voor het zangvogeltype 1.08, voor het shorebird- en het eendtype 1.10. Deze geven bij een verdubbeling van het gewicht resp. 2.11 en 2.14 maal zo hoge vliegekosten, dichter bij Pennycuick dan bij de metingen.

Een deel van de verschillen kan verklaard worden uit de grote variatie in meetmethoden en omstandigheden tussen de gegevens die in de empirische vergelijkingen gebruikt zijn. Zo leken de vliegekosten die in windtunnelexperimenten bepaald waren systematisch hoger uit te vallen dan bij de andere experimenten die Masman & Klaassen (1987) in hun vergelijking gebruikten. Zij lieten de windtunnelexperimenten dan ook weg uit hun vergelijking, terwijl dezelfde gegevens door Castro & Myers (1988) wel gebruikt zijn. Bovendien is niet duidelijk of de vogels met V_{mr} gevlogen hebben. Vaak is de vliegsnelheid niet eens bekend. Alle snelheden tussen V_{mp} en V_{mr} zullen lagere vliegekosten geven dan V_{mr} .

De belangrijkste bron van verschil is echter de wijze van benadering. Pennycuick (1969) ging voorbij aan de grote variatie in vormen en vliegwijzen. Greenewalt (1962) en Rayner (1979) kwamen er iets dichterbij door drie vogeltypen te onderscheiden. Tucker (1973), die het model van Pennycuick verbeterde, stelde vast dat de schattingen beter werden wanneer de spanwijdte in de berekeningen betrokken werd. Masman & Klaassen (1987) en Castro & Myers (1988) tenslotte passen de morfologische verschillen toe in hun vergelijkingen, maar hun onderlinge verschillen (bij Castro & Myers ontbreekt het vleugeloppervlak in de vergelijkingen omdat deze in de stepwise regression geen significante verklaring voor de gevonden variatie leverde, terwijl Masman & Klaassen deze wel gebruiken. Toch overlappen de gebruikte gegevens elkaar voor een groot deel) wijzen erop dat een deel van de variatie nog steeds niet verklaard is. Een uniformere manier om de vliegekosten te bepalen zou een deel van die variatie kunnen elimineren.

Vliegsnelheid: theorie en praktijk

Behalve Pennycuick (1969) geven ook Tucker (1973) en Rayner (1979) vergelijkingen voor de relatie van V_{mr} met het lichaamsgewicht. De exponenten van M van Rayner variëren van 0.01 (eendtype) tot 0.14 (zangvogeltype). Tucker geeft 0.20 en 0.21, afhankelijk van de spanwijdte. Zoals al eerder vermeld maken de recente, empirische vergelijkingen nauwelijks of geen melding van bereikte vliegsnelheden tijdens de bepaling van de vliegekosten. Om de theoretische waarden te kunnen vergelijken met werkelijk gerealiseerde vliegsnelheden heb ik met radar

Tabel 1. Radar waarnemingen van vliegsnelheden van diverse typen trekvogels en vliegsnelheden die in de literatuur in berekeningen gebruikt worden.
P = passerines, W = waadvogels; S = klein, M = middelgroot, L = groot.

vogeltype	snelheid (km/h)	opmerkingen	bron
waarnemingen			
P	< 20	gedesoriënteerd, geen zeetrekkers	Williams & Williams (1978)
P	< 22	halen het niet (26-43% van vogels)	Larkin et al. (1979)
MP	37		Lee (1963)
P	47		Williams (1985)
P	< 56		Williams et al. (1977)
P	< 60		McClintock et al. (1978)
LP	55-65		Lee (1963)
LP of SW	35-55		Hilditch et al. (1973)
SP-LW	29-65	boven de Alpen	Bloch & Bruderer (1982)
W	37-46		Richardson (1974)
W	60		Williams & Williams (1988)
W	72		Williams (1985)
W	74±17		Richardson (1979)
W?	> 74		Williams et al. (1977)
W-D	43	vlak voor landing	Williams et al. (1986)
aannames			
SP	36		Moore & Kerlinger (1987)
P	36		Lee (1963)
P	35-45	in litt.: 30-50	Stoddard et al. (1983)
(S)P	37-50	aanname voor grondsnelheid	Drury & Keith (1962)
P	40-44		Tove (1988)
LW	56		Piersma (1987)
W	60	in litt.: 60-100	Stoddard et al. (1983)
W	62-66		Tove (1988)
W	80	aanname voor grondsnelheid	Dick et al. (1987)

Tabel 2. Theoretische vliegsnelheden (in km/h) van vogels met verschillende gewichten en aerodynamische karakteristieken. Zie de tekst voor de gebruikte formules.

gewicht (g)	10	20	40	80	100	200	500	1000
Rayner (1979)								
zangvogeltype	16.3	18.0	19.8	21.8				
waadvogeltype			31.1	32.4	32.9	34.3	36.2	
eendtype						60.6	61.2	61.6
Tucker (1973)								
normale spanwijdte	20.9	24.0	27.6	31.7	33.2	38.1	45.8	52.6
20% groter	17.9	20.7	24.0	27.8	29.1	33.6	40.8	47.2
20% kleiner	23.9	27.5	31.6	36.3	37.9	43.6	52.3	60.1

waargenomen snelheden van trekkende vogels verzameld (Tabel 1). De radarwaarnemers delen de vogels in in een aantal typen en groottes. Deze indeling heb ik ook aangehouden bij de berekeningen volgens Rayner en Tucker (Tabel 2).

De door Rayner (1979) gebruikte formules zijn : zangvogeltype : $V_{mr} = 11.81 \times M^{0.14}$ (km/h), waadvogeltype : $V_{mr} = 24.95 \times M^{0.06}$, eendtype : $V_{mr} = 57.52 \times M^{0.01}$. Tucker (1973) gebruikt voor normale spanwijdte : $V_{mr} = 13.20 \times M^{0.20}$, voor vogels met een 20% grotere spanwijdte : $V_{mr} = 11.06 \times M^{0.21}$ en voor een 20% kleinere spanwijdte : $V_{mr} = 15.10 \times M^{0.06}$. Hierbij is de normale spanwijdte : $b_w = 11 \times M^{1/3}$.

Bij vergelijking van de twee tabellen valt het enorme verschil tussen theorie en waarneming op. De waargenomen snelheden zijn aanzienlijk hoger dan de theoretische schattingen. Er is zelfs nauwelijks sprake van enige overlap in de ranges. Snelheden die door o.a. Williams & Williams (1978) en Larkin *et al.* (1979) genoemd worden als snelheden van niet succesvolle individuen, resp. 20 en 22 km/h, vormen voor kleine en middelgrote zangvogels (10-40 gram) in theorie de bovengrens van mogelijke V_{mr} 's.

Vliegen de vogels nu echt met snelheden van soms tweemaal V_{mr} , of zitten de theoretische schattingen er zo ver naast? Er kan m.i. aangenomen worden dat de werkelijke snelheid van de vogels niet veel zal afwijken van wat de optimale (*i.e.* V_{mr}) vliegsnelheid is, en dat in dit geval de theorie dus niet aansluit bij de praktijk.

Invlloed van wind

Langzame vliegers ondervinden relatief meer effect van de wind, zowel vertraging en versnelling door wind tegen en wind mee als afwijking van de koers (drift) door zijwinden. Dit is gemakkelijk in te zien als men de snelheid en de richting van een vogel als vectoren bij elkaar zet.

Vlieghoogte

De afnemende dichtheid van de lucht maakt dat V_{mr} toeneemt met toenemende vlieghoogte. De maximale afstand wordt er niet mee vergroot, maar de totale vliegtijd is wel korter (Pennycuick 1969). De maximale vlieghoogte wordt bepaald door de O_2 -behoefte. Afname van gewicht en daarmee van de vlieggkosten maakt dat er in de loop van de vlucht steeds hoger gevlogen kan worden : 'cruise climb' (Pennycuick 1978). Dit maakt dat het verlies aan snelheid door het afnemende gewicht enigszins gecompenseerd kan worden. Ter illustratie : op 3500 m hoogte is de V_{mr} 20% hoger dan op zeenivo (Pennycuick 1969). Kerlinger en Moore (1989) merken echter op dat de kosten van het genereren van lift in dunne lucht hoger zijn en zo het voordeel van snelheidsverhoging weer teniet kunnen doen.

Vetlading

Voor vogels tot zo'n 750 gram is het nog mogelijk om het lichaamsgewicht door vetopslag te verdubbelen en toch met V_{mr} te vliegen (Pennycuick 1969). Boven 750 gram neemt het maximale percentage vet af tot bij een lichaamsgewicht van ongeveer 6 kg, waarbij vliegen met V_{mr} met extra gewicht niet meer mogelijk zou zijn. Bij een lichaamsgewicht van rond 12 kg zou door het toevoegen van extra gewicht helemaal niet meer gevlogen kunnen worden (er bestaat overigens gerede twijfel bij deze getallen : zie Rayner 1988).

Waargenomen maximale vetpercentages (vaak op basis van verschillen tussen hoogste en laagste

gewicht ooit voor een soort gemeten) voor zangvogels variëren van 25% voor korte-afstand-trekkers tot 57% en 64% voor lange-afstand-trekkers (Lack 1959, Drury & Keith 1962). Ook grotere vogels, zoals bv. de wulp *Numenius arquata* (500-1010 g voor mannetjes, 700-1360 g voor vrouwtjes), kunnen vetpercentages van rond 50% hebben (Cramp & Simmons 1983).

Waterbalans

Vogels lijken onderweg geen behoefte aan water te hebben. Torre-Bueno (1978) vond dat een spreeuw in een windtunnel per uur 0.85 g vet verbrandde en dat daarbij 0.91 g metabool water vrijkwam. Bij temperaturen tussen 0 en 10°C is de verdamping in evenwicht met de productie van metabool water. Daarboven begint de vogel door 'evaporative cooling' vocht te verliezen. Vogels die uitgeput op schepen landden hadden geen interesse voor water, alleen voor voedsel (McClintock *et al.* 1978). Het lijkt er zelfs op dat trekvogels, bij gebrek aan voedsel voor voldoende vetopslag, het watergehalte van hun lichaam verlagen (Fogden 1972). Dit resulteert namelijk in een lager vetvrij gewicht en dus een hoger vetpercentage, waardoor met een kleinere absolute hoeveelheid vet de trekafstand toch overbrugd kan worden. De noodzaak om bij lage temperaturen te vliegen is dan natuurlijk nog groter, omdat de marge boven het stadium van gevaarlijke uitdroging maar smal is. Zo'n lagere temperatuur kan bereikt worden door hoger te gaan vliegen: met 1000 meter stijgen daalt de temperatuur gemiddeld 6.5°C (Torre-Bueno 1978).

Oriëntatie

De mechanismen van oriëntatie zijn een onderwerp op zich, en ik wil me dan ook beperken tot het noemen van de wat waarschijnlijk de belangrijkste manier van oriënteren van trekvogels is. Dit is het magnetisch kompas. Dit werkt niet met de polariteit van het aardmagnetisch veld zoals ons kompas, maar met de hoek die de veldlijnen t.o.v. het aardoppervlak maken (Wiltschko & Wiltschko 1988). Boven de magnetische equator is deze hoek nul, en daar wordt gebruik gemaakt van de sterrenhemel (Beason 1987).

De effecten van wind, met name de winddrift, kunnen gekompenseerd worden wanneer de afwijking ten opzichte van de vliegrichting (doorgaans een kompasrichting) bekend is. Boven land kan dit aan de hand van 'landmarks' gebeuren (Bingman *et al.* 1982). Of dit 's nachts en boven onbewoonde en dus onverlichte gebieden ook gebeurt is niet duidelijk. Volwassen vogels kunnen ook nog 'goal orientation' toepassen, het bijstellen van de vliegrichting aan herkenningstekens in de omgeving, meestal in de buurt van het broed- of overwinteringsgebied (Wiltschko & Wiltschko 1988). Eerstejaars vogels hebben deze mogelijkheid niet, wanneer zij hun eerste trekvlucht maken.

Maximale vliegafstand

Uit de energieuitgaven en de vliegsnelheid is in principe de maximale afstand die non-stop gevlogen kan worden te berekenen. Echter, voor zowel de vlieggkosten als de snelheid bestaat niet één getal, maar een reeks van berekeningswijzen die zeer verschillende resultaten geven. De energieuitgaven bepalen hoe lang er gevlogen kan worden met een gegeven vetlading. Hiervoor heb ik de empirische vergelijkingen van Masman & Klaassen (1987) en van Castro & Myers (1988) losgelaten op een aantal theoretische en bestaande vogels. De theoretische vogels hebben

Tabel 3. Maximale vliegtijden en maximaal mogelijke vliegafstanden van bestaande vogels en modelvogels, berekend aan de hand van het vetvrije lichaamsgewicht M, de spanwijdte b, het vleugeloppervlak s en de vleugellengte l. De maximale vliegtijden zijn berekend volgens de formules van Masman en Klaassen (M&K, 1987), en Castro en Myers (C&M, 1988). C&M(b) is op basis van de spanwijdte, C&M(l) op basis van de vleugellengte. Onder P staan maximale afstanden berekend volgens Pennycuik (1975). De bronnen voor de kenmerken van de vogels zijn, behalve M&K en C&M: Lack (L, 1959), Cramp & Simmons (C&S, 1982), Piersma (P, 1987) en Cramp (C, 1988).

soort	bron	M (g)	b (cm)	s (cm ²)	l (cm)	vet %	vliegtijd (h)		snelheid (km/h)	maximale afstand (km)			P	
							M&K	C&M(b)		M&K	C&M(b)	C&M(l)		
model naar Rayner (1988)		10	19	56.7	-	50	45.5	43.5	-	29-36	1320-1640	1260-1570	-	2650
idem		20	24.9	93.5	-	50	55	48	-	29-36	1600-1980	1390-1730	-	2980
idem		40	32.8	154.3	-	50	66.5	52.5	-	35-45	2330-2990	1840-2360	-	3250
idem		80	43.1	254.4	-	50	79.5	57.5	-	35-45	2780-3580	2010-2590	-	3530
idem		100	47	298.9	-	50	84.5	59.5	-	35-65	2960-5490	2080-3870	-	3580
idem		200	61.8	493.1	-	50	102	65.5	-	60-75	6120-7650	3930-4910	-	3840
idem		500	88.7	955.5	-	50	130	74	-	60-75	7800-9750	4440-5550	-	4100
<i>Dendroica striata</i>	M&K	10	22.7	75	-	50	57	66	-	29-36	1650-2050	1910-2380	-	3050
<i>Dendroica striata</i>	M&K	10	22.7	75	-	57	69.5	76	-	29-36	2020-2500	2200-2740	-	3540
<i>Dendroica striata</i>	C&M	10	-	126.6	7.4	57	-	-	75	29-36	-	-	2180-2700	-
<i>Oenanthe o. oenanthe</i>	C	18	±27	-	9.8	50	-	62.5	76.5	35-45	-	2190-2810	2680-3440	3470
<i>Oenanthe o. leucorrhoa</i>	C&M	20	±30	125	10.5	50	69	73	81.5	35-45	2420-3110	2560-3290	2850-3670	3370
<i>Oenanthe o. leucorrhoa</i>	C&M,L	20	±30	125	10.5	53	75	78	88	35-45	2630-3380	2730-3510	3080-3960	3790
<i>Turdus iliacus iliacus</i>	C	47	±33	-	11.6	50	-	47	64	35-65	-	1650-3060	2240-4160	3110
<i>Turdus iliacus coburni</i>	C	50	±34.5	-	12.3	50	-	50	68.5	35-65	-	1750-3250	2400-4450	3310
<i>Limosa lapponica</i>	C&S,P	220	±71	-	21	50	-	83.5	82	60-75	-	5010-6260	4920-6150	4250

gemiddelde spanwijdtes en vleugeloppervlakken, berekend met formules van Rayner (1988): $b_w = 7.662 \times M^{0.394}$, $s_w = 10.754 \times M^{0.722}$. Omdat vooral kleine vogels relatief zeer veel vet (tot 64% van het totale lichaamsgewicht) meedragen is de invloed van gewichtafname tijdens de vlucht op de vliegkosten aanzienlijk. Ik heb de vliegkosten dan ook per half uur vliegen opnieuw berekend aan de hand van het nieuwe gewicht (Tabel 3). Hiervoor ben ik uitgegaan van 39.5 kJ/g vet (Castro & Myers 1988). Ik heb me wat betreft de bestaande vogels beperkt tot drie zangvogelsoorten waarvan bekend is dat ze lange afstanden over zee afleggen: *Dendroica striata* (Blackpoll Warbler of sparrezanger) vliegt >3000 km over de westelijke Atlantische Oceaan (zie het vorige hoofdstuk p. 3). De twee ondersoorten *Oenanthe oenanthe leucorrhoa* en *Turdus iliacus coburni* zijn bewoners van resp. Groenland en IJsland. Ze zijn iets groter dan de ondersoorten van het vasteland van Europa (*O.a. oenanthe* en *T.i. iliacus*), die erboven staan. Ter vergelijking is één waadvogel toegevoegd.

De in de literatuur genoemde, maximale vliegtijden lopen nogal uiteen. Voor zangvogels: 24-36 uur met 42% vet (Lack 1959), 82-108 uur met 57% vet (Drury & Keith 1962), 100 uur (Stoddard *et al.* 1983). De berekeningen in tabel 3 komen niet hoger dan 76 uur voor kleine zangvogels en 88 uur voor de grotere zangvogels, met 43.5 uur als laagste getal.

Ook voor de snelheden bestaat er een verband met lichaamsgewicht: de optimale snelheid van een vogel daalt naarmate het lichaamsgewicht tijdens de vlucht afneemt (Pennycuick 1969, 1975, 1978). Omdat echter de theorie en de praktijk wat betreft V_{mr} zo ver uiteenlopen is geen betrouwbare formule voor de relatie lichaamsgewicht- V_{mr} beschikbaar. Daarom zijn alleen de laagste en de hoogste waargenomen snelheden voor het betreffende vogeltype gebruikt om de maximale afstand te berekenen aan de hand van de vliegkosten. De gevonden maximale afstanden staan achteraan in tabel 3. Ter vergelijking heb ik de maximale afstanden ook berekend volgens Pennycuick (1975), een verbeterde versie van Pennycuick (1969).

Bij de modelvogels komt de berekening volgens M&K steeds het hoogst uit, waarbij de verschillen met C&M bij zwaardere vogels enorm groot worden. Er zit dan een faktor 1.8 tussen. Bij de echte vogels zijn de getallen volgens C&M juist weer iets hoger, maar de verschillen zijn niet zo groot. De berekeningen aan de hand van de vleugellengte lijken consequent iets grotere uitkomsten te geven dan die met de spanwijdte. De getallen voor de maximale afstand die uit het model van Pennycuick (1975) volgen zijn bij lage gewichten veel hoger dan de maximale afstanden uit de empirische formules. Met toenemend gewicht worden de verschillen kleiner, en bij de zwaardere vogels zijn de getallen volgens Pennycuick weer veel lager. Het kruispunt ligt ongeveer bij een vetvrij lichaamsgewicht van 100 gram. Al met al is de variatie in de verkregen getallen voor de maximaal haalbare vliegafstand enorm, en bovendien sterk afhankelijk van de gekozen vliegsnelheid.

Hoewel *Dendroica striata* met langere vleugels dan de modelvogel met hetzelfde gewicht aanzienlijk verder komt, is bij een maximum snelheid van 36 km/h 2750 km de maximaal haalbare afstand. Pas bij een snelheid van 40 km/h zou de maximale afstand boven 3000 km uitkomen. Ook de grotere vogels dienen zeker met maximale snelheid te vliegen om meer dan 3000 km af te leggen. Dit betekent dat er onderweg absoluut geen tegenwind mag zijn, en waarschijnlijk is de aanwezigheid van iets wind mee een vereiste voor het slagen van de overtocht. Vogels met een lichaamsgewicht van boven 100 g hebben een ruimere marge wat

betreft snelheid, en dus windkracht en -richting die onderweg op mogen treden. Gezien de enorme spreiding in de verkregen maximale afstanden kan ik geen harde uitspraken doen over het al dan niet in staat zijn van een vogel om een bepaalde afstand non-stop af te leggen. Maar het lijkt aannemelijk dat, wil een redelijk deel van de trekkende vogels de lange tocht volbrengen, de omstandigheden toch mee zullen moeten werken. Dit geldt met name voor kleine vogels, die relatief meer door de wind beïnvloed worden, en op lange afstanden. In het volgende hoofdstuk zal ik de omstandigheden tijdens de overtocht en de strategieën van vogels ten aanzien van de keuze van vertrektijdstip, vliegroute en vlieghoogte bespreken.

Trekomstandigheden en aanpassingen

Wind

Windsystemen

Verreweg de belangrijkste weersfactor die de vogeltrek kan beïnvloeden is de wind. Slecht weer zoals zware neerslag en storm hebben grote effecten op de overleving van de vogels (Richardson 1978), maar dit zijn geen permanent aanwezige factoren. De aarde kent een aantal zones waarin gedurende grote delen van het jaar de windkracht en vooral de windrichting zeer konstant en dus voorspelbaar is (Barry & Chorley 1982). Deze winden ontstaan doordat er een permanent stelsel van hogedrukzones boven de keerkringen is, geflankeerd door lage druk boven de evenaar en de polen. De belangrijkste windsystemen zijn :

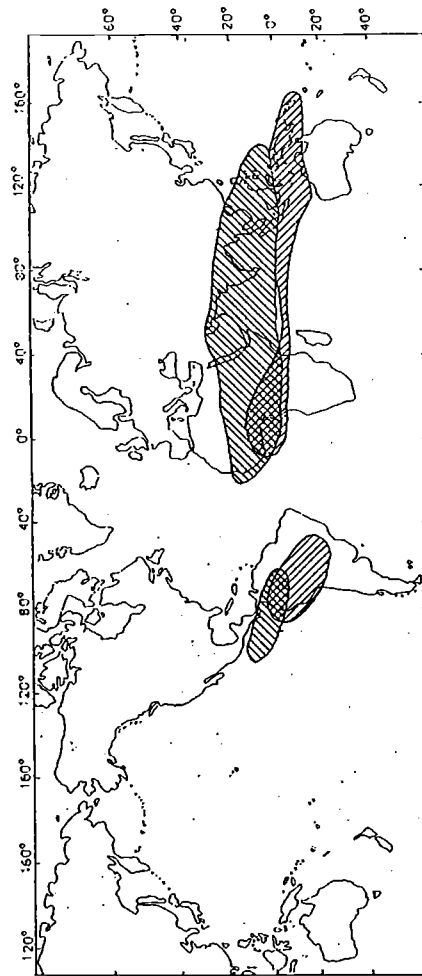
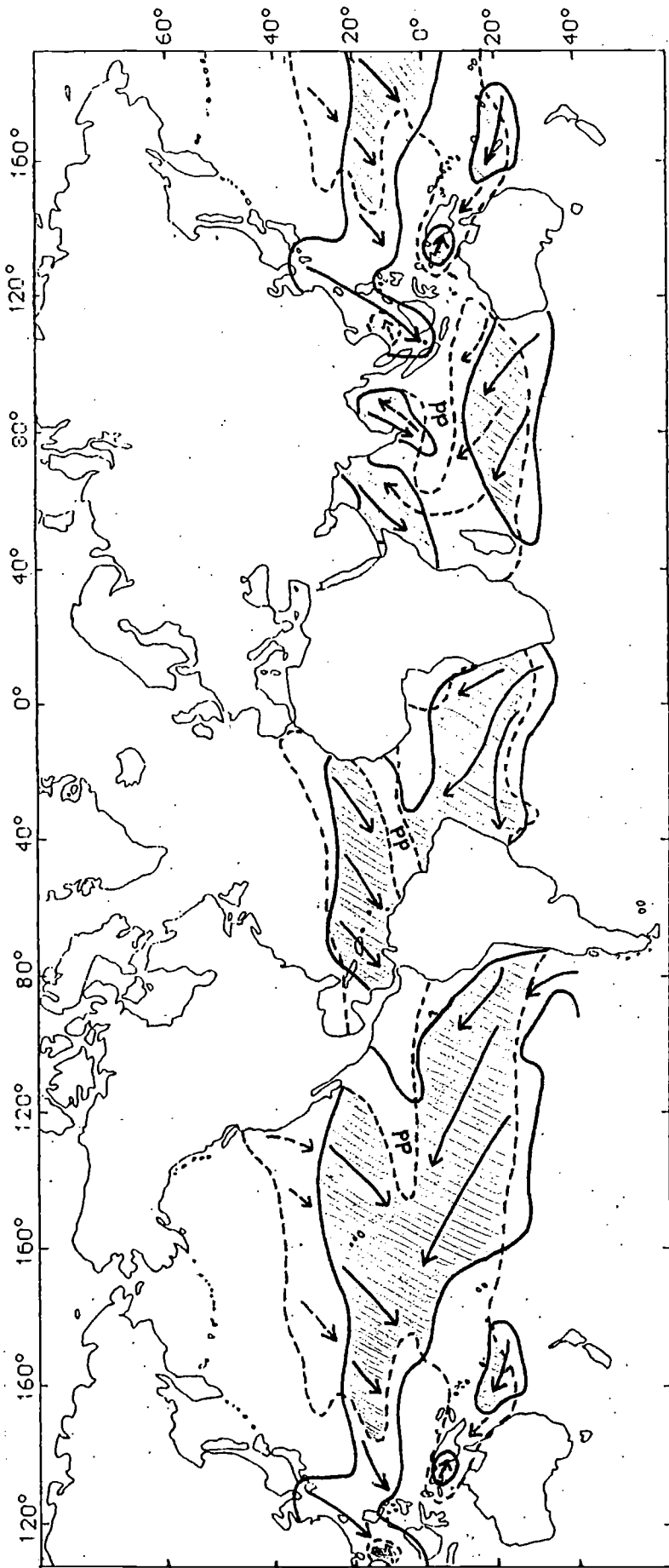
- de passaatwinden. Waaiend van de subtropen naar de evenaar. Windrichting op het noordelijk halfrond (NH) NO-0, op het zuidelijk halfrond (ZH) ZO-0. Het sterkst in het winterhalfjaar (Fig. 6);
- de 'mid-latitude westerlies'. Vanaf de subtropen naar het noorden. Veel variabelere in richting en intensiteit dan de passaatwinden. Gemiddelde richting op het NH ZW-WZW, op het ZH NW-WNW. Op het ZH veel uitgesprokener door het ontbreken van grote landmassa's. Het sterkst tussen 40° en 60° zuiderbreedte;
- de 'equatorial westerlies'. Tussen de twee passaatwindzones, voornamelijk boven continentale gebieden. Niet het gehele jaar door : rond juli noordelijk van de evenaar, in januari zuidelijk ervan (Fig. 7);
- de 'doldrums'. Zones van zwakke, variabele winden die ontstaan in de zomer, wanneer de passaatwinden het zwakst zijn (Fig. 6).

Hoogte en wind

Luchtstromingen vlak boven land of zee ondervinden wrijving en zijn daardoor trager. Deze invloed reikt tot ongeveer 500 à 1000 meter hoogte, daarboven is de wind vrij van wrijvingsinvloeden, de zgn. geostrofische wind. De windsnelheid aan het oppervlak bedraagt gemiddeld 40% van de geostrofische windsnelheid (Alerstam & Petterson 1977). Door de afname van de luchtdichtheid nemen ook boven 1000 m de windsnelheden toe met de hoogte. Bovendien zijn de windrichtingen van 'hoge' winden konstanter (Barry & Chorley 1982).

Gebruik van wind

Wanneer de windsystemen met de zeetrekpatronen vergeleken worden wordt duidelijk dat deze op veel plaatsen samenvallen. Het best beschreven is het gebruik van de passaatwinden door vogels die over de westelijke Atlantische Oceaan naar Zuid-Amerika vliegen (Hilditch *et al.* 1973, Richardson 1976, Williams & Williams 1978, Stoddard *et al.* 1983, Williams 1985). Er wordt bovendien op vrij grote hoogte gevlogen, hetgeen zowel vermindering van 'evaporative cooling' (Lee 1963 : 'dawn ascent', Larkin *et al.* 1979) en/of 'cruise-climb' kan zijn, als het kiezen van gunstiger windsterkten en windrichtingen (Richardson 1976, Piersma 1987). Gauthreaux en Able (1970) meenden dat zangvogels alleen met de wind mee zouden vliegen, zonder zich te oriënteren of voor afwijkingen in de route te corrigeren. Dit blijkt vaak niet het geval. De vogels boven de westelijke Atlantische Oceaan hebben nooit precies wind mee, maar



Figuur 6. De passaatwindsystemen. De lijnen (— januari, --- juli) omsluiten de gebieden waar in 50 % van de tijd de wind uit de passaatrichting waait. Pijlen geven de windrichting aan. In het gearceerde gebied is de passaatwind het gehele jaar aanwezig. dd = doldrums. (naar Barry & Chorley 1982)

Figuur 7. De 'equatorial westerlies'. // = januari, /// = juli. (naar Barry & Chorley 1982)

vliegen in een vaste kompasrichting zuidwaarts. Haardoor drijven ze tijdens het eerste deel van de tocht door de overwegend westelijke winden naar het oosten af. In het tweede deel van de tocht wordt deze afwijking weer teniet gedaan door de oostelijke passaatwinden. De route beschrijft dus een boog (Stoddard *et al.* 1983).

De trekvogels over de Indische Oceaan maken gebruik van de NO moessonwind in het najaar (Moreau 1972). Of dezelfde route ook in het voorjaar gebruikt wordt om weer naar India terug te keren is mij niet bekend, al lijkt het er in figuur 6 op dat dit wel mogelijk is door een omkering van de windrichting.

Verschillen tussen zee en land

Temperatuur en wind

Door de bufferwerking van het zeewater verschillen de oppervlaktetemperaturen door het jaar heen slechts maximaal 2°C, in tegenstelling tot het land, waar 45°C verschil geen uitzondering is. De luchttemperaturen boven zee liggen doorgaans een kleine graad (0,8°C) onder die van het wateroppervlak (Barry & Chorley 1982). Deze konstante temperaturen zorgen ervoor dat luchtstromingen meestal regelmatig verlopen dan boven land, doordat turbulenties ontbreken. De geringere wrijving van het wateroppervlak maakt dat de wind boven zee vaak sterker is (Alerstam & Petterson 1977).

Rustmogelijkheden

Met voldoende vetreserves zal een vogel geen behoefte aan rust hebben. Alleen slecht weer kan dan een onderbreking van de trektocht noodzakelijk maken. Dit is op zee, afgezien van schepen of eilanden, voor landvogels niet mogelijk. Rusten tijdens een landtrektocht is ook niet altijd zonder risico: het slechte weer dat tot landen dwong, of ongunstige omstandigheden ter plaatse (bv. woestijn) maken dikwijls nog slachtoffers (Richardson 1978). Toch lijken kleine zangvogels bij het oversteken van de Sahara steeds 's nachts te vliegen en overdag in de schaduw te rusten (Biebach *et al.* 1986), vermoedelijk om uitdroging door 'evaporative cooling' te voorkomen.

Voedsel

Op zee kan geen noodstop gemaakt worden wanneer een vogel door z'n vetreserves heen is. Toch bestaat er voor insektenetende vogels, in het bijzonder diegenen die hun voedsel vliegend bemachtigen (zwaluwen, vliegenvangers), de mogelijkheid om op zee nog iets te vangen. Migratie van insekten vindt plaats voornamelijk bij afluende winden, waarbij de insekten tot zo'n 500 km uit de kust te vinden zijn (Farrow 1984). Deze voedselbron lijkt echter weinig gebruikt te worden (McClintock *et al.* 1978), mogelijk door de lage dichtheden waarin de insekten voorkomen.

Niet-insekteneters, waadvogels en zoetwatervogels zijn voor bijtanken afhankelijk van land met het voor hen geschikte voedselbiotoop. Als dit onderweg niet aanwezig is (en dit geldt zowel bij routes over land als bv. langs eilanden) dan moet er vóór vertrek voor een voldoende vetopslag gezorgd worden.

Predatie

Omdat de meeste roofvogels niet over grote zeeoppervlakten trekken is de invloed van roofvogelpredatie op zee te verwaarlozen ten opzichte van die boven land. Er worden wel eens roofvogels boven open zee waargenomen, zoals de visarend *Pandion haliaetus*, de slechtvalk *Falco peregrinus* en het smelleken *Falco columbarius* (De Vries 1966, Kerlinger *et al.* 1983). De eerste vormt echter geen bedreiging voor trekvogels en de anderen (niet toevallig luchtjagers) komen slechts in zeer lage aantallen voor. Daarentegen is de predatiedruk op pleisterplaatsen (Page & Whitacre 1975) en op verzamelpunten langs trekroutes van grote roofvogels als Falsterbo en Gibraltar aanzienlijk. De drang om te eten maakt dat de trekvogels minder alert zijn op predatoren (Lindström & Alerstam 1986).

Oriëntatie

Het ontbreken van 'landmarks' onderscheidt de zee van het land. Daar landmarks vaak benut worden bij het corrigeren van winddrift werd aangenomen dat dit boven zee onmogelijk zou zijn. De golfrichting en het golfpatroon (Alerstam & Petterson 1976, Larkin 1980) lijken echter voldoende aanwijzingen over de windrichting en de windkracht te geven om in elk geval een gedeeltelijke compensatie voor drift te kunnen bewerkstelligen (Alerstam 1975). Een andere strategie is het achterwege laten van compensatie tot weer boven land gevlogen wordt (Williams 1985, Hilgerloh 1989). Lack (1959) konkludeerde dat er geen aanwijzingen waren dat de manieren van navigatie boven zee verschilden van die boven land.

Overige aanpassingen

Vliegen bij nacht

De voordelen van 's nachts vliegen lijken veel op die van boven zee vliegen. Kerlinger en Moore (1989) noemen de volgende punten :

- lagere temperaturen in combinatie met hogere luchtvochtigheid zorgen voor koeling door konvektie en verhinderen waterverlies. Bovendien kost het opwekken van lift minder in dichtere lucht;
- de wind is minder sterk en minder variabel van richting;
- er zijn geen verticale luchtstromingen door thermiek, zodat de vliegrichting en de vliegsnelheid niet telkens bijgesteld hoeven te worden, wat energie kost.

De meeste trekvogels vliegen dan ook 's nachts, met uitzondering van de grote vogels die op de thermiek zweven (Kerlinger & Moore 1989).

Het weer en de timing van de trek

Er is al veel geschreven over de samenhang tussen de sterkte van de vogeltrek en de weersgesteldheid (Lack 1959, Lee 1963). De betrouwbaarste correlaties zijn verkregen met multivariate analyses (Nisbet & Drury 1968, Richardson 1978). Deze wezen uit dat de trek maximaal is bij mooi weer, gunstige windrichting en bijbehorende temperatuur, luchtdruk en luchtvochtigheid (Richardson 1978). Vogels die langs de kust trekken vliegen bij aanlandige wind (Nisbet & Drury 1968, Richardson 1978), maar het omgekeerde kan ook het geval zijn :

er wordt langs de kust gevlogen omdat de wind aanlandig is (Alerstam & Petterson 1977). Niet alle vogels laten zich door ongunstig weer van trek weerhouden: doortrekkers in ongeschikte gebieden (Richardson 1978) en vogels op routes waar vrijwel nooit gunstige winden zijn, zoals IJsland-Schotland (Lee 1963) zijn veel minder geneigd te wachten. Neerslag heeft een sterk negatieve invloed op de trekintensiteit, waarbij vogels boven zee zullen proberen om terug te gaan naar de kust (Lack 1959).

Een sterk bewijs van deze timing is het vertrek van de Noordamerikaanse kust voor de trek over de westelijke Atlantische Oceaan. De vogels wachten tot er een koudefront gepasseerd is, waarachter zowel weer als wind gunstig zijn, en blijven achter het front tot bij Bermuda, waar de invloedssfeer van de passaatwinden begint. Zonder deze fronten zouden de vogels Zuid-Amerika waarschijnlijk niet eens kunnen bereiken (Williams & Williams 1978, Richardson 1979, Stoddard *et al.* 1983).

Konklusies

Het maken van trektochten over zee door landvogels blijkt zeker geen zeldzaam verschijnsel te zijn. Rond alle continenten vindt deze trek in meer of mindere mate plaats. De plaatsen van voorkomen zijn vaak gekoppeld aan het bestaan van vaste, en dus voorspelbare windsystemen. Over het energieverbruik en de vliegsnelheid van de verschillende vogeltypen zijn nog vele vragen onbeantwoord, en dit maakt het doorgronden van de trekstrategieën moeilijk. Een goede methode om de vliegstrategie van individuele vogels te bestuderen is radiotelemetrie (Kerlinger & Moore 1989). Studies die hier gebruik van maken zullen mogelijk meer inzicht kunnen verschaffen over de wijze waarop de trekvogels gebruik maken van de gunstige omstandigheden en ongunstige situaties vermijden. Dit type onderzoek, gekoppeld aan metingen aan metabolisme en vliegsnelheid, zou een vollediger beeld van de trek over zee kunnen geven dan we nu hebben.

Referenties

- ABLE, K.P., 1977. The orientation of passerine nocturnal migrants following offshore drift. *Auk* 94 : 320-330.
- ALERSTAM, T., 1975. Crane *Grus grus* migration over sea and land. *Ibis* 117 : 489-495.
- ALERSTAM, T. & S.-G.PETTERSON, 1976. Do birds use waves for orientation when migrating across the sea ? *Nature* 259 : 205-207.
- ALERSTAM, T. & S.-G.PETTERSON, 1977. Why do migrating birds fly along coastlines ? *J. Theor. Biol.* 65 : 699-712.
- BAIRLEIN, F., 1988. Herbstlicher Durchzug, Körpergewichte und Fettdeposition von Zugvögeln in einem Rastgebiet in Nordalgerien. *Vogelwarte* 34(4) : 237-248.
- BARRY, R.G. & R.J.CHORLEY, 1982. *Atmosphere, weather and climate*, 4th edition, Methuen, London.
- BEASON, R.C., 1987. Interaction of visual and non-visual cues during migratory orientation by the Bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*). *J. Ornithol.* 128(3) : 317-324.
- BIEBACH, H., W.FRIEDRICH & G.HEINE, 1986. Interaction of bodymass, fat, foraging and stopover period in trans-Saharan migrating passerine birds. *Oecologia (Berlin)* 69 : 370-379.
- BINGMAN, V.P., K.P.ABLE & P.KERLINGER, 1982. Wind drift, compensation and the use of landmarks by nocturnal bird migrants. *Anim. Behav.* 30(1) : 49-53.
- BLOCH, R. & B.BRUDERER, 1982. The air speed of migrating birds and its relationship to the wind. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11 : 19-24.
- BUURMA, L.S., 1987. Patronen van hoge vogeltrek boven het Noordzeegebied in oktober. *Limosa* 60(2) : 63-74.
- CASTRO, G. & J.P.MYERS, 1988. A statistical method to estimate the cost of flight in birds. *J. Field Ornithol.* 59(4) : 369-380.
- CORNWALLIS, R.K., 1956. Autumn migration on the east coast of Britain in relation to weather. *Ardea* 44 : 224-231.
- CRAMP, S. (ed), 1988. *The birds of the Western Palearctic, Volume 5: Tyrant flycatchers to thrushes*. Oxford University Press, Oxford.
- CRAMP, S. & K.E.L.SIMMONS (eds), 1982. *The birds of the Western Palearctic, Volume 3: Waders to gulls*. Oxford University Press, Oxford.
- DICK, W.J.A., T.PIERSMA & P.PROKOSCH, 1987. Spring migration of the Siberian Knots *Calidris canutus canutus* : results of a co-operative Wader Study Group project. *Ornis. Scand.* 18 : 5-16.

- DRURY, W.H. & J.A.KEITH, 1962. Radar studies of songbird migration in coastal New England. *Ibis* 104(4) : 449-489.
- EVANS, P.R., 1966. An approach to the analysis of visible migration and a comparison with radar observations. *Ardea* 54 : 14-44.
- FARROW, R.A., 1984. Detection of transoceanic migration of insects to a remote island in the Coral Sea, Willis Island. *Aust. J. Ecol.* 9 : 213-272.
- FOGDEN, M.P.L., 1972. Premigratory dehydration in the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* and water as a factor limiting migratory range. *Ibis* 114 : 548-552.
- GAUTHREAU, S.A. Jr. & K.P.ABLE, 1970. Wind and the direction of nocturnal songbird migration. *Nature* 228 : 476-477.
- GRUYS-CASIMIR, E.M., 1965. On the influence of environmental factors on the autumn migration of chaffinch and starling : a field study. *Arch. Néerl. Zool.* 16(2) : 175-279.
- HANDEL, C.M. & C.P.DAU, 1988. Seasonal occurrence of migrant Whimbrels and Bristle-thighed Curlews on the Yukon-Kuskokwim Delta, Alaska. *Condor* 90(4) : 782-790.
- HARRIS, M.P., 1973. The Galápagos avifauna. *Condor* 75 : 265-278.
- HILDITCH, C.D.M., T.C.WILLIAMS & I.C.T.NISBET, 1973. Autumnal bird migration over Antigua, W.I.. *Bird-Banding* 44 : 171-179.
- HILGERLOH, G., 1989. Autumn migration of trans-Saharan migrating passerines in the Straits of Gibraltar. *Auk* 106 : 233-239.
- HUSSELL, D.J.T. & A.B.LAMBERT, 1980. New estimates of weight loss in birds during nocturnal migration. *Auk* 97 : 547-558.
- JOHNSON, O.W., 1973. Reproductive condition and other features of shorebirds resident at Eniwetok Atoll during the boreal summer. *Condor* 75 : 336-343.
- KERLINGER, P. & F.R.MOORE, 1989. Atmospheric structure and avian migration, pp 109-142 in : *Current Ornithology*, Vol. 6 (ed. D.M.Power), Plenum Press, New York.
- KERLINGER, P., J.D.CHERRY & K.D.POWERS, 1983. Records of migrant hawks from the North Atlantic Ocean. *Auk* 100 : 488-490.
- LACK, D., 1959. Migration across the sea. *Ibis* 101 : 374-399.
- LARKIN, R.P., 1980. Transoceanic bird migration : evidence for detection of wind direction. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6 : 229-232.
- LARKIN, R.P., D.R.GRIFFIN, J.R.TORRE-BUENO & J.M.TEAL, 1979. Radar observations of bird migration over the Western North Atlantic Ocean. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4 : 225-264.
- LEE, S.L.B., 1963. Migration in the Outer Hebrides studied by radar. *Ibis* 105 : 493-515.

- LINDSTRÖM, Å. & T. ALERSTAM, 1986. The adaptive significance of reoriented migration of chaffinches *Fringilla coelebs* and bramblings *F. montifringilla* during autumn in southern Sweden. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19(6) : 417-424.
- MASMAN, D. & M. KLAASSEN, 1987. Energy expenditure during free flight in trained and free-living Eurasian Kestrels (*Falco tinnunculus*). *Auk* 104 : 603-616.
- MCCLINTOCK, C.P., T.C. WILLIAMS & J.M. TEAL, 1978. Autumnal bird migration observed from ships in the western North Atlantic Ocean. *Bird-Banding* 49(3) : 262-277.
- MOREAU, R.E., 1972. *The Palearctic-African bird migration systems*, Academic Press, London.
- MOORE, F. & P. KERLINGER, 1987. Stopover and fat deposition by North American wood-warblers (Parulinae) following spring migration over the Gulf of Mexico. *Oecologia* 74(1) : 47-54.
- MURRAY, B.G., 1976. The return to the mainland of some nocturnal passerine migrants over the sea. *Bird-Banding* 47 : 345-359.
- NISBET, I.C.T. & W.H. DRURY, JR., 1968. Short-term effects of weather on bird migration : a field study using multivariate statistics. *Anim. Behav.* 16 : 496-530.
- OWEN, M. & J.M. BLACK, 1989. Factors affecting the survival of barnacle geese on migration from the breeding grounds. *J. Anim. Ecol.* 58(2) : 603-617.
- PAGE, G. & D.F. WHITACRE, 1975. Raptor predation on wintering shorebirds. *Condor* 77 : 73-83.
- PENNYCUICK, C.J., 1969. The mechanics of bird migration. *Ibis* 111 : 525-556.
- PENNYCUICK, C.J., 1975. Mechanics of flight. pp 1-75 in : *Avian Biology*, Vol. 5 (ed. D.S. Farner, J.R. King & K.C. Parkes), Academic Press, New York.
- PENNYCUICK, C.J., 1978. Fifteen testable predictions about bird flight. *Oikos* 30 : 165-176.
- PIERSMA, T., 1987. Hink, stap of sprong ? Reisbeperkingen van arctische steltlopers door voedselzoeken, vetopbouw en vliegsnelheid. *Limosa* 60(4) : 185-194.
- RALPH, C.J., 1978. Disorientation and possible fate of young passerine migrants. *Bird-Banding* 49(3) : 237-247.
- RAYNER, J.M.V., 1979. A new approach to animal flight mechanics. *J. Exp. Biol.* 80 : 17-54.
- RAYNER, J.M.V., 1988. Form and function in avian flight. pp 1-66 in : *Current Ornithology*, Vol. 5 (ed. R.F. Johnston), Plenum Press, New York.
- RICHARDSON, W.J., 1974. Spring migration over Puerto Rico and the western Atlantic : a radar study. *Ibis* 116 : 172-193.
- RICHARDSON, W.J., 1976. Autumn migration over Puerto Rico and the western Atlantic : a radar study. *Ibis* 118(3) : 309-332.

- RICHARDSON, W.J., 1978. Timing and amount of bird migration in relation to weather : a review. *Oikos* 30 : 224-272.
- RICHARDSON, W.J., 1979. Southeastward shorebird migration over Nova Scotia and New Brunswick in autumn : a radar study. *Can. J. Zool.* 57(1) : 107-124.
- STODDARD, P.K., J.E.MARSDEN & T.C.WILLIAMS, 1983. Computer simulation of autumnal bird migration over the western North Atlantic. *Anim. Behav.* 31(1) : 173-180.
- TORRE-BUENO, J.R., 1976. Temperature regulation and heat dissipation during flight in birds. *J. Exp. Biol.* 65(2) : 471-482.
- TORRE-BUENO, J.R., 1978. Evaporative cooling and water balance during flight in birds. *J. Exp. Biol.* 75 : 231-236.
- TOVE, M.H., 1988. Observations of Asiatic migrants in the western Aleutians. *J. Field Ornithol.* 59(2) : 101-109.
- TUCKER, V.A., 1973. Bird metabolism during flight : evaluation of a theory. *J. Exp. Biol.* 58 : 689-709.
- VRIES, T. DE, 1966. Osprey (*Pandion haliaetus*) in western Atlantic Ocean. *Ardea* 54 : 91.
- WILLIAMS, T.C., 1985. Autumnal bird migration over the Windward Caribbean Islands. *Auk* 102 : 163-166.
- WILLIAMS, T.C., P.BERKELEY & V.HARRIS, 1977. Autumnal bird migration over Miami studied by radar : a possible test of the wind drift hypothesis. *Bird-Banding* 48(1) : 1-10.
- WILLIAMS, T.C. & J.M.WILLIAMS, 1978. An oceanic mass migration of land birds. *Sci. Am.* 239(4) : 138-145.
- WILLIAMS, T.C. & J.M.WILLIAMS, 1988. Radar and visual observations of autumnal (southward) shorebird migration on Guam. *Auk* 105(3) : 460-466.
- WILLIAMS, T.C., J.M.WILLIAMS & P.D.KLOECKNER, 1986. Airspeed and heading of autumnal migrants over Hawaii. *Auk* 103 : 634-635.
- WILTSCHKO, W. & R.WILTSCHKO, 1988. Magnetic orientation in birds. pp 67-121 in : *Current Ornithology*, Vol. 5 (ed. R.F. Johnston), Plenum Press, New York.