

University of Groningen

On the behaviour and ecology of the Black-tailed Godwit

Verhoeven, Mo; Loonstra, Jelle

DOI:
[10.33612/diss.147165577](https://doi.org/10.33612/diss.147165577)

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version
Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:
2020

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):
Verhoeven, M., & Loonstra, J. (2020). *On the behaviour and ecology of the Black-tailed Godwit*. University of Groningen. <https://doi.org/10.33612/diss.147165577>

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

References

- A**
- Able K.P. 2000. The concepts and terminology of bird navigation. *J. Avian Biol.* 32: 174–183.
- Åkesson S. 2003. Avian long-distance navigation: experiments with migratory birds. In: Berthold, P., Gwinner E. & Sonnenschein E. (eds.), *Avian migration*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 471–492.
- Åkesson S. & Hedenström A. 2007. How migrants get there: migratory performance and orientation. *Bioscience* 57: 123–133.
- Alerstam T. 1979. Wind as selective agent in bird migration. *Ornis Scand.* 10: 76–93.
- Alerstam T. 1990. *Bird migration*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Alerstam T., Hedenström A. & Åkesson S. 2003. Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos* 103: 247–260.
- Alerstam T., Hake M. & Kjellen N. 2006. Temporal and spatial patterns of repeated migratory journeys by ospreys. *Anim. Behav.* 71: 555–566.
- Alerstam T. 2006. Conflicting evidence about long-distance animal navigation. *Science* 313: 791–794.
- Alerstam T., Hedenström A. & Åkesson S. 2013. Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos* 103: 247–260.
- Aloni I., Markman S. & Ziv Y. 2017. February precipitation in the wintering grounds of the lesser whitethroat, *Sylvia curruca*: is it a cue for migration onset? *R. Soc. Open Sci.* 4: 160755.
- Alonso-Alvarez C. 2006. Manipulation of primary sex-ratio: an updated review. *Avian and Poult. Biol. Rev.* 17: 1–20.
- Alves J.A., Gunarsson T.G., Hayhow D.B., Appleton G.F., Potts P.M., Sutherland W. J. & Gill J.A. 2013. Costs, benefits, and fitness consequences of different migratory strategies. *Ecology* 94: 11–17.
- Alves J.A. & Lourenço P.M. 2014. Estimating flight ranges to unravel migratory strategies: spring migration of continental Black-tailed Godwits. *Bird Conserv. Int.* 24: 214–222.
- Amrhein V., Scaar B., Baumann M., Minéry N., Binnert J.P. & Korner-Nievergelt F. 2012. Estimating adult sex ratios from bird mist netting data. *Meth. Ecol. Evol.* 3: 713–720.
- Anders A.D., Dearborn D.C., Faaborg J. & Thompson III, F.R. 1997. Juvenile survival in a population of Neotropical migrant birds. *Cons. Biol.* 11: 698–707.
- Anders A.D. & Marshall M.R. 2005. Increasing the accuracy of productivity and survival estimates in assessing landbird population status. *Cons. Biol.* 19: 66–74.
- Anderson D.J., Reeve J., Gomez J.E.M., Weathers W.W., Hutson S., Cunningham H.V. & Bird D.M. 1993. Sexual size dimorphism and food requirements of nestling birds. *Can. J. Zool.* 71: 2541–2545.
- Arnold T.W. 2010. Uniformative parameters and model selection using Akaike's information criterion. *J. Wildl. Manag.* 74: 1175–1178.
- Arnold T.W., Roche E.A., Devries J.H. & Howerter D.W. 2012. Costs of reproduction in breeding female Mallards: predation risk during incubation drives annual mortality. *Avian Conserv. Ecol.* 7:1.
- Ashmole M. 1962. Migration of European thrushes: a comparative study based on ringing recoveries. *Ibis* 104: 522–559.
- Aurbach A., Schmid B., Liechti F., Chokani N. & Abhari N.R. 2018. Complex behavior in complex terrain – Modeling bird migration in a high resolution wind field across mountainous terrain to simulate observed patterns. *J. Theor. Biol.* 454: 126–138.
- B**
- Badyaev A.V., Whittingham L.A. & Hill G.E. 2001. The evolution of sexual size dimorphism in the house finch. III. Developmental basis. *Evolution* 55: 176–189.
- Badyaev A.V. 2002. Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends Ecol. Evol.* 17: 369–378.
- Bairlein F. 2001. Results of bird ringing in the study of migration routes. *Ardea* 89: 7–19.
- Bairlein F. 2003. The study of bird migrations – some future perspectives. *Bird Study* 50: 243–253.
- Bairlein F., Norris D.R., Nagel R., Bulte M., Voigt C.C., Fox J.W., Hussell D.J.T. & Schmaljohann H. 2011. Cross-hemisphere migration of a 25 g songbird. *Biol. Lett.* 8: 20111223.
- Baker A.J., Gonzalez P.M., Piersma T., Niles L.J., de Lima Serrano do Nascimento I., Atkinson P.W., Clark N.A., Minton C.D.T., Peck M.K. & Aarts G. 2004. Rapid population decline in red knots: fitness consequences of decreased refuelling rates and late arrival in Delaware Bay. *Proc. R. Soc. B.* 271: 875–882.
- Baker R.R. 1978. *The evolutionary ecology of animal migration*. Hodder and Stoughton, London.
- Barton K. 2016. *MuMIn: Multi-Model Inference*. R Package Version 1.15.6. Available online at: <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bates D., Machler M., Bolker B. & Walker S. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J.Stat. Soft.* 67: 1–48.
- Bateson P. 2000. Taking the stink out of instinct. In: Rose, H. and Rose, S. (eds.), *Alas, poor Darwin*. Cape, London, pp. 157–173.
- Bauer S. & Hoye B.J. 2014. Migratory animals couple biodiversity and ecosystem functioning worldwide. *Science* 344: 1242552.
- Becker W.A. 1984. *Manual of Quantitative Genetics*. Academic Enterprises, Pulmann.
- Beintema A.J., Beintema-Hietbrink R.J. & Müskens G.J.D.M. 1985. A shift in timing of breeding in meadow birds. *Ardea* 73: 83–89.
- Beintema A.J. & Drost N. 1986. The migration of the Black-tailed Godwit. *Gerfaut* 76: 37–62.

- Beintema A.J. & Visser G.H. 1989. Growth parameters in chicks of Charadriiform birds. *Ardea* 77: 169–180.
- Beintema A.J. 1991. Breeding Ecology of meadow birds (*Charadriiformes*); Implications for conservation and management. PhD-thesis, University of Groningen, Groningen.
- Beintema A.J. 1994. Condition indices for wader chicks derived from bodyweight and bill-length. *Bird Study* 41: 68–75.
- Beintema A., Moedt O. & Ellinger D. 1995. Ecologische Atlas van de Nederlandse Weidevogels. Schuyt & Co, Haarlem
- Beintema A.J. 2015. De Italian Connection. In: Beintema A.J. (ed.) *De Grutto*. Atlas-Contact, Amsterdam, pp. 183–203.
- Bemmelen van R., Moe B., Hanssen S.A., Schmidt N.M., Hansen J., Lang J., Sittler B., Bollache L., Tulp I., Klaassen R. & Gilg O. 2017. Flexibility in otherwise consistent non-breeding movements of a long-distance migratory seabird, the long-tailed skua. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 578: 197–211.
- Benito M.M. & Gonzales-Solis J. 2007. Sex ratio, sex-specific chick mortality and sexual size dimorphism in birds. *J. Evol. Biol.* 20: 1522–1530.
- Bennetts R.E., Dreitz V.J., Kitchens W.M., Hines J.E. & Nichols J.D. 1999 Annual survival of snail kites in Florida: radio telemetry versus capture-resighting data. *Auk* 116: 435–447.
- Berdahl A.M., Kao, A.B., Flack A., Westley P.A.H., Codling E.A., Couzin I.D., Dell A.I. & Biro D. 2018. Collectiv animal navigation and migratory culture: from theoretical models to empirical evidence. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 373: 20170009.
- Berthold P. 1973. Relationships between migratory restlessness and migration distance in six *Sylvia* species. *Ibis* 115: 594–599.
- Berthold P. 1978. Concept of endogenous control of migration in warblers. In: Schmidt, K. Koenig & Keeton, W. T. (eds.), *Animal Migration, Navigation, and Homing*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 275–282.
- Berthold P. & Querner U. 1981. Genetic basis of migratory behavior in European warblers. *Science* 212: 77–79.
- Berthold P. 1988. In: Ouellet, H. (eds.), *Acta XIX Congress International Ornithology*. University of Ottawa Press, Ottawa, p. 215.
- Berthold P. 1990. Spatiotemporal programs and genetics of orientation. *Experientia*. 46: 363–371.
- Berthold P. 1991. Spatiotemporal programmes and genetics of orientation. In: Berthold, P. (eds.), *Orientation in Birds*. Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 86–105
- Berthold P. & Terrill S.B. 1991. Recent advances in studies of bird migration. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 22: 357–378.
- Berthold P., Helbig A.J., Mohr G. & Querner U. 1992. Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. *Nature* 360: 668–670.
- Berthold P. 1993. *Bird migration. A general survey*. Oxford University Press, Oxford.
- Berthold P. 1996. *Control of bird migration*. – Chapman and Hall, London
- Berthold P. 1999. A comprehensive theory for the evolution, control and adaptability of avian migration. *Ostrich* 70: 1–11.
- Berthold P. 2001. *Bird migration. A general survey*, Second edition. Oxford University Press, Oxford.
- Berthold P., Van Den Bossche W., Jakubiec Z., Kaatz C., Kaatz M. & Querner U. 2002. Long-term satellite tracking sheds light upon variable migration strategies of white storks (*Ciconia ciconia*). *J. Ornithol.* 143: 489–495.
- Bessa-Gomes C., Legendre S. & Clobert J. 2004. Allee effects, mating systems and the extinction risk in populations with two sexes. *Ecol. Lett.* 7: 802–812.
- Bety J., Giroux J.F. & Gauthier G. 2004. Individual variation in timing of migration: causes and reproductive consequences in greater snow geese (*Anser caerulescens atlanticus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 57: 1–8.
- Bingman V. P. & Chen K. 2006. Mechanisms of animal global navigation: comparative perspectives and enduring challenges. *Ethol. Ecol. Evol.* 17: 295–318.
- Blackburn E., & Cresswell W. 2015. High winter site fidelity in a long-distance migrant: Implications for wintering ecology and survival estimates. *J. Ornithol.* 157: 93–108.
- Blanckenhorn W.U. 2005. Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology* 111: 977–1016.
- Blomqvist D., Johansson O.C. & Götmark F. 1997. Parental quality and egg size affect chick survival in a precocial bird, the lapwing *Vanellus vanellus*. *Oecologia* 110: 18–24.
- Boles L.C. & Lohmann K.J. 2003. True navigation and magnetic maps in spiny lobsters. *Nature* 421: 60–63.
- Botero C.A., Weissing F.J., Wright J. & Rubenstein D.R. 2015. Evolutionary tipping points in the capacity to adapt to environmental change. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 112: 184–189.
- Both C., Bouwhuis S., Lessells C. M. & Visser M. E. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441: 81–83.
- Both C. 2007. Comment on “Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds.” *Science* 315: 598.
- Both C., Bijlsma R.G. & Ouweland J. 2016. Repeatability in spring arrival dates in pied flycatchers varies among years and sexes. *Ardea* 104: 3–21.
- Bouten W., Baaij E.W., Shamoun-Baranes J. & Camphuysen C.J. 2013. A flexible GPS tracking system for studying bird behaviour at multiple scales. *J. Ornithol.* 154: 571–580.
- Bowlin M.S., Bisson I.-A., Shamoun-Baranes J., Reichard J.D., Sapir N. & Marra, P.P. 2010. Grand challenges in migration biology. *Integr. Comp. Biol.* 50, 261–279.
- Boyd J.D. & Brightsmith D.J. 2013. Error properties of Argos satellite telemetry locations using least squares and Kalman filtering. *PLoS ONE* 8:e63051.
- Bridge E., Thorup K., Bowlin M.S., Chilson P.B., Diehl R.H., Fléron R.W., Hartl P., Kays R., Kelly J.F., Robinson R.D. & Wikelski M. 2011. Technology on the move: Recent and forthcoming innovations for tracking migratory birds. *BioScience* 61: 689–698.
- Briedis M., Hahn S., Gustafsson L., Henshaw I., Träff J., Král M. & Adamík P. 2016. Breeding latitude leads to different temporal but not spatial organization of the annual cycle in a long-distance migrant. *J. Avian Biol.* 47: 743–748.
- Briedis M., Hahn, S. & Adamík P. 2017. Cold spell en route delays spring arrival and decreases apparent survival in a long-distance migratory songbird. *BMC Ecol.* 17: 11.
- Brower L. 1996. Monarch butterfly orientation: missing pieces of a magnificent puzzle. *J. Exp. Biol.* 199: 93–103.
- Brunn B. 1980. The Greenland wheatear (*Oenanthe oenanthe leucorhoa*) in North America. *Am. Birds* 34: 310–312.
- Buker J.B. & Winkelman J.E. 1987. Eerste resultaten van een onderzoek naar de broedbiologie en het terreingebruik van de grutto in relatie tot het graslandbeheer. COAL-publikatie nummer 32 (DBL-publikatie nummer 12), Directie Beheer Landbouwgronden, Utrecht, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.

- Bulla M., Valcu M., Dokter A.M., Dondua A.G., Kosztolányi A., Rutten A.L., Helm B., Sandercock B.K., Casler B., Ens B.J., Spiegel C.S., Hassell C.J., Küpper C., Minton C., Burgas D., Lank D.B., Payer D.C., Loktionov E.Y., Nol E., Kwon E., Smith F., Gates H.R., Vitnerová H., Prüter H., Johnson J.A., St Clair J.J.H., Lamarre J.F., Rausch J., Reneerkens J., Conklin J.R., Burger J., Liebezeit J., Bêty J., Coleman J.T., Figuerola J., Hooijmeijer J.C.E.W., Alves J.A., Smith J.A.M., Weidinger K., Koivula K., Gosbell K., Exo K.M., Niles L., Koloski L., McKinnon L., Praus L., Klaassen M., Giroux M.A., Sládeček M., Boldenow M.L., Goldstein M.I., Šálek M., Senner N.R., Rönkä N., Lecomte N., Gilg O., Vincze O., Johnson O.W., Smith P.A., Woodard P.F., Tomkovich P.S., Battley P.F., Bentzen R., Lanctot R.B., Porter R., Saalfeld S.T., Freeman S., Brown S.C., Yezerinac S., Székely T., Montalvo T., Piersma T., Loverti V., Pakanen V.M., Tijssen W. & Kempenaers B. 2016. Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. *Nature* 540: 109–113.
- Burnham K. & Anderson D. 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach, 2nd edn. Springer-Verlag, Berlin.
- Burton R. 1992. Bird migration. Aurum Press, London.
- C**
- Chan Y.-C., Tibbitts T.L., Lok T., Hassell C.J., Peng H.-B., Ma Z., Zhang Z. & Piersma T. 2019. Filling knowledge gaps in a threatened shorebird flyway through satellite tracking. *J. Appl. Ecol.* 56: 2305–2315.
- Chapman B.B., Bronmark C., Nilsson J. & Hansson L. 2011. The ecology and evolution of partial migration. *Oikos* 120, 1764–1775.
- Chernetsov N., Berthold P. & Querner U. 2004. Migratory orientation of first-year white storks (*Ciconia ciconia*): inherited information and social interactions. *J. Exp. Biol.* 207: 937–943.
- Chernetsov N., Kishkinev D. & Mouritsen H. 2008. A long-distance avian migrant compensates for longitudinal displacement during spring migration. *Curr. Biol.* 18: 188–190.
- Chernetsov N., Pakhomov A., Kobylkov D., Kishkinev D. & Mouritsen H. 2017. Migratory Eurasian reed warblers can use magnetic declination to solve the longitude problem. *Curr. Biol.* 27: 2647–2651.
- Chou C.C., Iwasa Y. & Nakazawa T. 2016. Incorporating an ontogenetic perspective into evolutionary theory of sexual size dimorphism. *Evolution* 70: 369–384.
- Christians J.K. 2002. Avian egg size: Variation within species and inflexibility within individuals. *Biol. Rev.* 77: 1–26.
- Clout M.N., Elliott G.P. & Robertson B.C. 2002. Effects of supplementary feeding on the offspring sex ratio of kakapo: a dilemma for the conservation of a polygynous parrot. *Biol. Conserv.* 107: 13–18.
- Clutton-Brock T. & Sheldon B.C. 2010. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *TREE* 25: 562–573.
- Cohen E.B. & Satterfield D.A. 2020. ‘Changing on a spectacle’: co-occurring animal migrations and interspecific interactions. *Ecography in press*.
- Conklin J.R., Battley P.F., Potter M.A. & Fox J.W. 2010. Breeding latitude drives individual schedules in a trans-hemispheric migrant bird. *Nat. Commun.* 1: 67.
- Conklin J.R., Battley P.F. & Potter M.A. 2013. Absolute consistency: Individual versus population variation in annual-cycle schedules of a long-distance migrant bird. *PLoS ONE* 8: e54535.
- Conklin J.R., Senner N.R., Battley P.F. & Piersma T. 2017. Extreme migration and the individual quality spectrum. *J. Avian Biol.* 48: 19–36.
- Cordero P.J., Griffith S.C., Aparicio J.M. & Parkin D.T. 2010. Sexual dimorphism in house sparrow eggs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48: 353–357.
- Cormack R.M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika*. 51: 429–438.
- Cox R.M. & John-Alder H.B. 2007. Growing apart together: the development of contrasting sexual size dimorphisms in sympatric *Sceloporus* lizards. *Herpetologica* 63: 245–257.
- Cramp S. & Simmons K.E.L. (Eds) 1983. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Volume III Waders to Gulls. Oxford University Press, Oxford.
- Crick H.Q.P., Dudley C., Glue D.E. & Thomson D.L. 1997. UK birds are laying eggs earlier. *Nature* 388: 526.
- Cresswell W. 2014. Migratory connectivity of Palaearctic-African migratory birds and their responses to environmental change: the serial residency hypothesis. *Ibis* 156: 493–510.
- Cresswell W. 2018. The continuing lack of ornithological research capacity in almost all of West Africa. *Ostrich* 89: 123–129.
- D**
- Darwin C. 1871. The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. London: John Murray.
- Davies J.C., Rockwell R.F. & Cooke. F. 1988. Body-size variation and fitness components in Lesser Snow Geese (*Chen caerulescens caerulescens*). *Auk* 105: 639–648.
- Day E. & Kokko H. 2015. Relaxed selection when you least expect it: why declining bird populations might fail to respond to phenological mismatches. *Oikos* 124: 62–68.
- Dee D.P., Uppala S.M., Simmons A.J., Berrisford P., Poli P., Kobayashi S., Andrea U., Balmaseda M.A., Balsamo G., Bauer P., Bechtold P., Beljaars A.C.M., van de Berg L., Bidlot J., Bormann N., Delsol C., Dias M.P., Granadeiro J.P., Phillips R.A., Alonso H. & Catry P. 2010. Breaking the routine: individual Cory’s Shearwaters shift winter destinations between hemispheres and across ocean basins. *Proc. R. Soc. B* 278: 1786–1793.
- Bont de A. 1945. Cas de polygamie chez la Barge à queue noire. *Gerfaut* 35: 65–67.
- Desante D.E. 1983. Annual variability in the abundance of migrant land-birds on southeast Farallon Island, California. *The Auk* 100: 826–852.
- Deutschlander M.E., Phillips J.B. & Munro U. 2012. Age-dependent orientation to magnetically-simulated geographic displacements in migratory Australian silvereyes (*Zosterops l. lateralis*). *Wilson J. Ornithol.* 124: 467–477.
- Dick W.J.A., Piersma T. & Prokosch P. 1987. Spring migration of the Siberian Knots *Calidris canutus canutus*: results of a cooperative Wader Study Group project. *Orn. Scand.* 18: 5–16.
- Dietrich-Bischoff V., Schmol T., Winkel W. & Lubjuhn T. 2008. Variation in the magnitude of sexual size dimorphism in nestling Coal Tits (*Parus ater*). *J. Ornithol.* 149: 565–577.

- Dijk van A.J. 1980. Observations on the moult of the Black-tailed Godwit *Limosa limosa*. *Limosa* 53: 49–57.
- Dijkstra E.W. 1959. A note on two problems in connexion with graphs. *Numer. Math.* 1: 269–271.
- Dijkstra C., Riedstra B., Dekker A., Goerlich V.C., Daan S. & Groothuis T.G.G. 2010. An adaptive annual rhythm in the sex of first pigeon eggs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 64: 1393–1402.
- Dinsmore S.J., White G.C. & Knopf F.L. 2002. Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecol.* 83: 3476–3488.
- Dittmann T. & Hötter H. 2001. Intraspecific variation in the egg size of the pied avocet. *Waterbirds* 24: 83–88.
- Doherty P., White G. & Burnham K. 2012. Comparison of model building and selection strategies. *J. Ornithol.* 152: 317–323.
- Donald P. 2007. Adult sex ratios in wild bird populations. *Ibis* 149: 671–692.
- Douglas D.C., Weinzierl R., Davidson S.C., Kays R., Wikelski M. & Bohrer S. 2012. Moderating Argos location errors in animal tracking. *Methods. Ecol. Evol.* 3: 999–1007.
- Dragani R., Fuentes M., Geer A.J., Haimberger L., Healy S.B., Hersbach H., Hólm E.V., Isaksen L., Kållberg P., Köhler M., Matricardi M., McNally A.P., Monge-Sanz B.M., Morcrette J.-J., Park B.-K., Peubey C., de Rosnay P., Tavolato C., Thépaut J.-N. & Vitart F. 2011. The ERA-Interim reanalysis: configuration and performance of the data assimilation system. *Q. J. R. Meteorol. Soc.* 137: 553–597.
- Drent R.H., Both C., Green M., Madsen J. & Piersma T. 2003. Pay-offs and penalties of competing migratory schedules. *Oikos* 103: 274–292.
- Drent R.H., Fox A.D. & Stahl J. 2006. Travelling to breed. *J. Ornithol.* 147: 122–134.
- Drost R. 1938. Über den einfluß von verfrachtungen zur herbstzugzeit auf den Sperber, *Accipiter nisus* (L.). Proceedings of the 9th International Ornithological Congress, Rouen, pp. 503–521.
- Drost J. 1962. The migrations of birds. Heinemann, London.
- E**
- Eberhart-Phillips L.J., Küpper C., Miller T.E.X., Cruz-López M., Maher K.H., dos Remedios N., Stoffel M.A., Hoffman J.I., Krüger O. & Székely T. 2017. Sex-specific early survival drives adult sex ratio bias in snowy plovers and impacts mating system and population growth. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 114: E5474–E5481.
- Eberhart-Phillips L.J., Küpper C., Carmona-Isunza M.C., Vincze O., Zefania S., Cruz-López M., Kosztolanyi A., Miller T.E.X., Barta A., Cuthill I.C., Burke T., Székely T., Hoffman J.I. & Krüger O. 2018. Demographic causes of adult sex ratio variation and their consequences for parental cooperation. *Nat. Commun.* 9: 1651.
- Eggeman S.L., Hebblewhite M., Bohm H., Whittington J. & Merrill E. H. 2016. Behavioural flexibility in migratory behaviour in a long-lived large herbivore. *J. Anim. Ecol.* 85: 785–797.
- Eiby Y.A., Wilmer J.W. & Booth D.T. 2008. Temperature-dependent sex-biased embryo mortality in a bird. *Proc. Royal Soc. B.* 275: 2703–2706.
- Eichhorn G., Drent R.H., Stahl J., Leito A. & Alerstam T. 2009. Skipping the Baltic: the emergence of a dichotomy of alternative spring migration strategies in Russian Barnacle Geese. *J. Anim. Ecol.* 78: 63–72.
- Eising C.M., Visser G.H., Müller W. & Groothuis T.G.G. 2003. Steroids for free? No metabolic costs of elevated maternal androgen levels in the Black-headed Gull. *J. Exp. Biol.* 206: 3211–3218.
- Elkins N. 1983. Weather and bird behaviour. Poyser, Calton, UK.
- Emlen S.T. 1967. Migratory orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. Part II: Mechanism of celestial orientation. *Auk* 84: 463–489.
- Emlen S.T. 1972. The ontogenetic development of orientation capabilities. In: Galler, S. R. (eds.), *Animal Orientation and Navigation*. U.S. Govt. Print. Off., Washington D.C., pp. 191–210.
- Emlen S.T. 1975. Migration: orientation and navigation. In: Farner, D. S., King, J. R. and Parkes, K. C. (eds.), *Avian biology*, Vol. V. Academic Press, New York, pp. 129–219.
- Emlen S.T. 1997. When mothers prefer daughters over sons. *Trends Ecol. Evol.* 12: 291–292.
- Ens B.J., Piersma T., Wolff W.J. & Zwarts L. 1990. Homeward bound: problems waders face when migrating from the Banc d'Arguin, Mauritania, to their northern breeding grounds in spring. *Ardea* 78: 1–16.
- Erni B., Liechti F. & Bruderer B. 2005. The role of wind in passerine autumn migration between Europe and Africa. *Behav. Ecol.* 16: 732–740.
- Evan A.T., Flamant C., Gaetanit M. & Guichard F. 2016. The past, present and future of African dust. *Nature* 531: 493–495.
- F**
- Faber R. 2016. Drie dagen met Wolvega in L'Albufera (Valencia) [Blog post]. Retrieved from <https://volg.keningfanegreide.nl/drie-dagen-met-wolvega-in-lalbufera-valencia/>
- Fairbairn D.J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 659–687.
- Finch T., Butler S.J., Franco A.M.A. & Cresswell W. 2017. Low migratory connectivity is common in long-distance migrant birds. *J. Anim. Ecol.* 86: 662–673.
- Fisher R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford University Press. Oxford.
- Flack A., Pettit B., Freeman R., Guilford T. & Biro D. 2012. What are leaders made of? The role of experience in determining leader-follower relations in Homing Pigeons. *Anim. Behav.* 83: 703–709.
- Flack A., Fiedler W., Blas J., Pokrovsky I., Kaatz M., Mitropolsky M. & Wikelski M. 2016. Costs of migratory decisions: A comparison across eight white stork populations. *Science Adv.* 2: 1.
- Flack A., Nagy M., Fiedler W., Couzin I. & Wikelski M. 2018. From local collective behavior to global migratory patterns in white storks. *Science* 360: 911–914.
- Fox A.D., Glahder C.M. & Walsh A.J. 2003. Spring migration routes and timing of Greenland White-fronted Geese – results from satellite telemetry. *Oikos* 103: 415–425.
- Fox J. & Weisberg S. 2019. An (R) companion to applied regression, third edition. Sage, Thousand Oaks CA.
- Fraser K.C., Shave A., de Greef E., Siegrist J. & Garroway C.J. 2019. Individual Variability in Migration Timing Can Explain Long-Term, Population-Level Advances in a Songbird. *Front. Ecol. Evol.* 7: 324.
- Fudickar A.M., Wikelski M. & Partecke J. 2012. Tracking migratory songbirds: accuracy of light-level loggers (geolocators) in forest habitats. *Methods Ecol. Evol.* 3: 47–52.

- G
 Gangoso L., López-López P., Grande J.M., Mellone U., Limiñana R., Urios V. & Ferrer M. 2013. Ecological specialization to fluctuating resources prevents long-distance migratory raptors from becoming sedentary on islands. *PLoS ONE* 8:e61615.
- Gaspar P., Georges J.Y., Fossette S., Lenoble A., Ferraroli S. & Le Maho Y. 2006. Marine animal behaviour: Neglecting ocean currents can lead us up the wrong track. *Proc. R. Soc. B* 273: 2697–2702.
- Gates H.R., Lanctot R.B. & Powell A.N. 2013. High re-nesting rates in Arctic-breeding Dunlin (*Calidris alpina*): a clutch-removal experiment. *Auk* 130: 372–380.
- Gerritsen G.J., Faber R. & Pinchuk P.V. 2015. Belarusian-breeding Black-tailed Godwit seen on the east coast of Spain during northward migration 2014. *Wader Study Group Bull.* 121: 201–202.
- Geyr von Schweppenburg H. 1933. Zur Theory der Leitlinie. *Ardea* 22: 83–92.
- Gienapp P., Reed T.E. & Visser M.E. 2014. Why climate change will invariably alter selection pressures on phenology. *Proc. R. Soc. B* 281: 1793.
- Gilbert S.F. & Epel D. 2009. Ecological developmental biology. Integrating epigenetics, medicine, and evolution. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Gill J.A., Langston R.H.W., Alves J.A., Atkinson P.W., Bocher P., Vieira N.C., Crockford N.J., Gélinaud G., Groen N., Gunnarsson T.G., Hayhow B., Hooijmeijer J., Kentie R., Kleijn D., Lourenço P.M., Masero J.A., Meunier F., Potts P.M., Roodbergen M., Schekkerman H., Schröder J., Wymenga E. & Piersma T. 2007. Contrasting trends in two black-tailed godwit populations: a review of causes and recommendations. *Wader Study Group Bull.* 114: 43–50.
- Gill J.A., Alves J.A., Sutherland W.J., Appleton G.F., Potts P.M. & Gunnarsson T.G. 2014. Why is timing of bird migration advancing when individuals are not? *Proc. Biol. Sci.* 281: 20132161.
- Gill J.A., Alves J.A. & Gunnarsson T.G. 2019. Mechanisms driving phenological and range change in migratory species. *Phil. Trans. R. Soc. B* 374: 20180047.
- Gill R.E. Jr., Tibbitts T.L., Douglas D.C., Handel C.M., Mulcahy D.M., Gottschalck J.C., Warnock N., McCaffery B.J., Battley P.F. & Piersma T. 2009. Extreme endurance flights by land-birds crossing the Pacific Ocean: ecological corridor rather than barrier? *Proc. R. Soc. B* 276: 447–457.
- Gill R.E. Jr, Douglas D.C., Handel C.M., Tibbitts T.L., Hufford G. & Piersma T. 2014. Hemispheric-scale wind selection facilitates bar-tailed godwits circum-migration of the Pacific. *Anim. Behav.* 90: 117–130.
- van Gils J.A., Lisovski S., Lok T., Meissner W., Ożarowska A., de Fouw J., Rakhimberdiev E., Soloviev M.Y., Piersma T. & Klaassen M. 2016. Body shrinkage due to Arctic warming reduces red knot fitness in tropical wintering range. *Science* 352: 819–821.
- Götmark F. 1992. The effects of investigator disturbance on nesting birds. *Curr. Ornithol.* 9: 63–104.
- Gottlieb G. 1976. Conceptions of prenatal development: Behavioral embryology. *Psychol. Rev.* 83: 215–234.
- Gottlieb G. 2002. Individual development and evolution. The genesis of novel behaviour. Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, N.J.
- Gould J.L. & Gould C.G. 2012. *Nature's Compass: The Mystery of Animal Navigation*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Grayson K.L., Mitchell N.J., Monks J.M., Keall S.N., Wilson J.N. & Nelson N.J. 2014. Sex ratio bias and extinction risk in an isolated population of Tuatara (*Sphenodon punctatus*). *PLoS One* 9: e94214.
- Greig E.I., Wood E.M. & Bonter D.N. 2017. Winter range expansion of a hummingbird is associated with urbanization and supplementary feeding. *Proc. R. Soc. B* 284: 20170256.
- Griffin D.R. 1940. Homing experiments with Leach's petrels. *Auk* 47: 61–74.
- Griffin D.R. 1952. Bird navigation. *Biol. Rev.* 27: 359–400.
- Griffith S.C., Lyon B.E. & Montgomerie R. 2004. Quasi-parasitism in birds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 56: 191–200.
- Groen N.M., Kentie R., de Goeij P., Verheijen B., Hooijmeijer J.C.E.W. & Piersma T. 2012. A modern landscape ecology of Black-tailed Godwits: habitat selection in southwest Friesland, The Netherlands. *Ardea* 100: 19–28.
- Grueber C.E., Nakagawa S., Laws R.J. & Jamieson I.G. 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *J. Evol. Biol.* 24: 699–711.
- Guilford T., Freeman R., Boyle D., Dean B., Kirk H., Phillips R. & Perrins C. 2011. A dispersive migration in the Atlantic puffin and its implications for migratory navigation. *PLoS One*. 2011: 6.
- Gwinner E. 1967. Circannuale Periodik der Mauser und der Zugunruhe bei einem Vogel. *Naturwissenschaften* 54: 447.
- Gwinner E. 1968a. Circannuale Periodik als Grundlage des jahreszeitlichen Funktionswandels bei Zugvögeln. Untersuchungen am Fitis (*Phylloscopus trochilus*) und am Waldlaubsänger (*Phylloscopus sibilatrix*). *J. Ornithol.* 109: 70–95.
- Gwinner E. 1968b. Artspezifische Muster der Zugunruhe bei Laubsängern und ihre mögliche Bedeutung für die Beendigung des Zuges im Winterquartier. *Z. Tierpsychol.* 25: 843–853.
- Gwinner E. 1974. Endogenous temporal control of migratory restless ness in Warblers. *Naturwissenschaften* 61: 405.
- Gwinner E. 1975. Circadian and circannual rhythms in birds. In: Farner, D. S. and King, J. R. (eds.), *Avian Biology*. Vol. 5, Academic Press, New York, pp. 110–115.
- Gwinner E. 1977. Circannual rhythms in bird migration. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8: 381–405.
- Gwinner E. & Wiltshko W. 1978. Endogenously controlled changes in migratory direction of the garden warbler, *Sylvia borin*. *J. Comp. Physiol.* 125: 267–273.
- Gwinner E. & Wiltshko W. 1980. Circannual changes in migratory orientation of the Garden Warbler, *Sylvia borin*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 73–78.
- Gwinner E. 1986. Circannual rhythms in the control of avian migrations. *Adv. Study Behav.* 16: 191–228.
- Gwinner E. 1989. Einfluß der Photoperiode auf das circannuale System des Halsbandschnäppers (*Ficedula albicollis*) und des Trauerschnäppers (*F. hypoleuca*). *J. Ornithol.* 130: 1–13.
- Gwinner E. 1996. Circadian and circannual programmes in avian migration. *J. Exp. Biol.* 199: 39–48.
- H
 Hadfield J.D., Heap E.A., Bayer F., Mittell E.A. & Crouch N. 2013. Disentangling genetic and prenatal sources of familial resemblance across ontogeny in a wild passerine. *Evolution* 67: 2701–2713.

- Hake M., Kjellen N. & Alerstam T. 2003. Age-dependent migration strategy in honey buzzards *Pernis apivorus* tracked by satellite. *Oikos* 103: 385–396.
- Halekoh U. & Højsgaard S. 2014. A Kenward-Roger approximation and parametric bootstrap methods for tests in linear mixed models – the R package pbkrtest. *J. Stat. Soft.* 59: 1–32.
- Hamilton W.J. 1962. Bobolink migratory pathways and their experimental analysis under night skies. *Auk* 79: 208–233.
- Hamilton W.J. 1962. Evidence concerning the function of nocturnal call notes of migratory birds. *Condor* 64: 390–401.
- Hamilton W.D. 1967. Extraordinary sex ratios. A sex-ratio theory for sex linkage and inbreeding has new implications in cytogenetics and entomology. *Science* 156: 477–488.
- Harrison X.A., Tregenza T., Inger R., Colhoun K., Dawson D.A., Gudmundsson G.A., Hodgson D.J., Horsburgh G.J., McElwaine G. & Bearhop S. 2010. Cultural inheritance drives site fidelity and migratory connectivity in a long-distance migrant. *Mol. Ecol.* 19: 5484–5496.
- Hasselquist D., Montras-Janer T., Tarka M. & Hansson B. 2017. Individual consistency of long-distance migration in a songbird: Significant repeatability of autumn route, stopovers and wintering sites but not in timing of migration. *J. Avian Biol.* 48: 91–102.
- Hasumi M. 2010. Age, body size, and sexual dimorphism in size and shape in *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae). *Evol. Biol.* 37: 38–48.
- Hauber M.E. 2003. Hatching asynchrony, nestling competition, and the cost of interspecific brood parasitism. *Behav. Ecol.* 14: 227–235.
- Haverschmidt F. 1927. Kleine mededelingen. Two pairs of *Limosa limosa* (L.), apparently building one nest. *Ardea* 16: 45–45
- Haverschmidt F. 1963. The Black-tailed Godwit. Brill, Leiden.
- Hayward D. & Oguntoyinbo J.S. 1987. Climatology of West Africa. Barnes and Noble Books, Totowa, NJ.
- Hebblewhite M. & Haydon D.T. 2010. Distinguishing technology from biology: a critical review of the use of GPS telemetry data in ecology. *Philos. Trans. R. Soc. B.* 365: 2303–2312.
- Hebblewhite M. & Merrill E.H. 2011. Demographic balancing of migrant and resident elk in a partially migratory population through forage-predation tradeoffs. *Oikos* 120: 1860–1870.
- Hedenström A. 2008. Adaptions to migration in birds: behavioural strategies, morphology and scaling effects. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 363: 287–299.
- Helbig A.J. 1991. Inheritance of migratory direction in a bird species – a cross-breeding experiment with SE-migrating and SW-migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 9–12.
- Helbig A.J. 1996. Genetic basis, mode of inheritance and evolutionary changes of migratory directions in palearctic warblers (Aves: Sylviidae). *J. Exp. Biol.* 199: 49–55.
- Hegemann A., Marra P.M. & Tieleman B.I. 2015. Causes and consequences of partial migration in a passerine bird. *American Naturalist* 186: 531–546.
- Hegemann A., Fudickar A.M. & Nilsson J.-Å. 2019. A physiological perspective on the ecology and evolution of partial migration. *J. Ornithol.* 160: 893–905.
- Hegyí Z. & Sasvari L. 1998. Components of fitness in lapwings *Vanellus vanellus* and black-tailed godwits *Limosa limosa* during the breeding season: do female body mass and egg size matter? *Ardea* 86: 43–50.
- Helle S., Laaksonen T. & Huitu O. 2013. Sex-specific offspring growth according to maternal testosterone, corticosterone, and glucose levels. *Behav. Ecol.* 24: 205–212.
- Helm B. & Gwinner E. 2006. Migratory restlessness in an equatorial nonmigratory bird. *PLoS Biol.* 4: 611–14.
- Helm B., Van Doren B., Hoffmann D. & Hoffmann U. 2019. Evolutionary response to climate change in migratory pied flycatchers. *Curr. Biol.* 29: 3714–3719.
- Hewson C.M., Thorup K., Pearce-Higgins J.W. & Atkinson P.W. 2016. Population decline is linked to migration route in the common cuckoo. *Nat. Comm.* 7: 12296.
- Hera I., Hedenström A., Pérez-Tris J. & Tellería J. L. 2010. Variation in the mechanical properties of flight feathers of the blackcap *Sylvia atricapilla* in relation to migration. *J. Avian Biol.* 41: 342–347.
- Hijmans R.J. 2017. geosphere: Spherical Trigonometry. R package version 1.5-7.
- Hill J.M., Sandercock B.K. & Renfrew R.B. 2019. Migration patterns of Upland Sandpipers in the Western Hemisphere. *Front. Ecol. Evol.* 7: 426.
- Hipfner J.M., Gaston A.J. & de Forest L.N. 1997. The role of female age in determining egg size and laying date of thick-billed murre. *J. Avian Biol.* 28: 271–278.
- Hogan J.A. 2017. The Study of Behavior. Organization, Methods, and Principles. Cambridge University Press, Cambridge.
- Holland R.A. & Helm B. 2013. A strong magnetic pulse affects the precision of departure direction of naturally migrating adult but not juvenile birds. *J. R. Soc. Interface* 10: 20121047.
- Holland R.A. 2014. True navigation in birds: from quantum physics to global migration. *J. Zool.* 293: 1–15.
- Hooijmeijer J.C.E.W., Senner N.R., Tibbitts T.L., Gill Jr. R.E., Douglas D.C., Bruinzeel L.W., Wymenga E. & Piersma T. 2013. Post-breeding migration of Dutch-breeding Black-tailed Godwits: timing, routes, use of stopovers, and non-breeding destinations. *Ardea* 101: 141–152.
- Horton W.J., Jensen M., Sebastian A., Prail C.A., Albert I. & Bartell P.A. 2019. Transcriptome analyses of heart and liver reveal novel pathways for regulating songbird migration. *Sci. Rep.* 9: 6058.
- Howison R.A., Piersma T., Kentie R., Hooijmeijer J.C.E.W. & Olff H. 2018. Quantifying landscape-level land use intensity patterns through radar-based remote sensing. *J. Appl. Ecol.* 55: 1276–1287.
- Howison R.A., Masero J.A., Olff H., Hooijmeijer J.C.E.W., Loonstra A.H.J., Senner N.R., Tittonell P., Verhoeven M.A. & Piersma T. (in revision) Migratory black-tailed godwits as sentinels of wetland ecological integrity in the western Sahel.
- Hussell D.J.T. & Ralph C.J. 1998. Recommended methods for monitoring bird populations by counting and capture of migrants. *Intensive Sites Tech Comm Migr Monit Counc* : 1–18.

I

- Ibanez-Alamo J.D., Sanllorente O. & Soler M. 2012. The impact of researcher disturbance on nest predation rates: a meta-analysis. *Ibis* 154: 5–14.
- IPCC. 2013. Climate change 2013: the physical science basis. In: Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (eds T.F. Stocker D. Qin & G.-K. Plattner et al.), Cambridge University Press, Cambridge, UK/New York, NY, pp. 1535.

- J
- Jablunka E. & Lamb M.J. 2014. Evolution in four dimensions. Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life. Revised edition. MIT Press, Cambridge, Mass.
- Jacobsen L.B., Jensen N.O., Willemoes M., Hansen L., Desholm M., Fox A.D., Tøttrup A.P. & Thorup K. 2017. Annual spatiotemporal migration schedules in three larger insectivorous birds: European nightjar, common swift and common cuckoo. *Anim. Biotelem.* 5: 4.
- Jensen F.P., Béchet A. & Wymenga E. (Compilers) 2008. International Single Species Action Plan for the Conservation of Black-tailed Godwit *Limosa l. limosa* & *L. l. islandica*. AEWA Technical Series No. 37. Bonn, Germany.
- Jolly G.M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration. *Biometrika.* 52: 225–247.
- Julliard R. 2000. Sex-specific dispersal in spatially varying environments leads to habitat-dependent evolutionary stable offspring sex ratios. *Behav. Ecol.* 11: 421–428.
- K
- Kalinowski S.T., Taper M.L. & Marshall T.C. 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Mol. Ecol.* 16: 1099–1106.
- Kalmbach E., Furness R.W. & Griffiths R. 2005. Sex-biased environmental sensitivity: natural and experimental evidence from a bird species with larger females. *Behav. Ecol.* 16: 442–449.
- Karagicheva J., Rakhimberdiev E., Saveliev A. & Piersma T. 2018. Annual chronotypes functionally link life histories and life cycles in birds. *Funct. Ecol.* 32: 2369–2379.
- Katz E. 1986. Problems concerning bird orientation according to the sun. *Ornitologia (Moscow)* 21: 103–112.
- Kemp M.U., van Loon E., Shamoun-Baranes J. & Bouten W. 2012. RNCEP: global weather and climate data at your fingertips. *Methods Ecol. Evol.* 3: 65–70.
- Kendal R.L., Coolen I., van Bergen Y. & Laland K.N. 2005. Trade-offs in the adaptive use of social and asocial learning. *Adv. Study Behav.* 35: 333–379.
- Kentie R., Hooijmeijer J.C.E.W., Trimbos K.B., Groen N.M. & Piersma T. 2013. Intensified agricultural use of grasslands reduces growth and survival of precocial shorebird chicks. *J. Appl. Ecol.* 50: 243–251.
- Kentie R., Both C., Hooijmeijer J.C.E.W. & Piersma T. 2014. Age-dependent dispersal and habitat choice in black-tailed godwits *Limosa limosa limosa* across a mosaic of traditional and modern grassland habitats. *J. Avian Biol.* 45: 396–405.
- Kentie R., Both C., Hooijmeijer J.C.E.W. & Piersma T. 2015. Management of modern agricultural landscapes increases nest predation rates in Black-tailed Godwits *Limosa limosa*. *Ibis.* 157: 614–625.
- Kentie R. 2015. Spatial demography of Black-tailed Godwits. Metapopulation dynamics in a fragmented agricultural landscape. PhD-thesis, University of Groningen, Groningen.
- Kentie R., Senner N.R., Hooijmeijer J.C.E.W., Márquez-Ferrando R., Figuerola J., Masero J.A., Verhoeven M.A. & Piersma T. 2016. Estimating the size of the Dutch breeding population of Continental Black-tailed Godwits from 2007–2015 using resighting data from spring staging sites. *Ardea* 114: 213–225.
- Kentie R., Marquez-Ferrando R., Figuerola J., Gangoso L., Hooijmeijer J.C.E.W., Loonstra A.H.J., Robin F., Sarasa M., Senner N., Valkema H., Verhoeven M.A. & Piersma T. 2017. Does wintering north or south of the Sahara correlate with timing and breeding performance in Black-tailed Godwits. *Ecol. Evol.* 7: 2812–2820.
- Kentie R., van der Velde E., Hooijmeijer J. & Piersma T. 2017. De Grutto monitor 2016. Onderzoeksrapport Conservation Ecology Group, Groningen Institute for Evolutionary Life Sciences (GELIFES), Rijksuniversiteit Groningen.
- Kentie R., Coulson T., Hooijmeijer J.C.E.W., Howison R.A., Loonstra A.H.J., Verhoeven M.A., Both C. & Piersma T. 2018. Warming springs and habitat alteration interact to impact timing of breeding and population dynamics in a migratory bird. *Glob. Chang. Biol.* 24: 5292–5303.
- Keith S.A. & Bull J.W. 2017. Animal culture impacts species' capacity to realize climate-driven range shifts. *Ecography* 40: 296–304.
- Kersten M. & Brenninkmeijer A. 1995. Growth, fledging success and post-fledging survival of juvenile Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ibis* 137: 396–404.
- Kiepenheuer J. 1984. The magnetic compass mechanism of birds and its possible association with the shifting course directions of migrants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14: 81–99.
- Kinnison M.T., Unwin M.J., Hendry A.P. & Quinn T.P. 2001. Migratory costs and the evolution of egg size and number in introduced and indigenous salmon populations. *Evolution* 55: 1656–1667.
- Klaassen R.H.G., Strandberg R., Hake M., Olofsson P., Tøttrup A.P. & Alerstam T. 2010. Loop migration in adult marsh harriers *Circus aeruginosus* as revealed by satellite telemetry. *J. Avian Biol.* 41: 200–207.
- Klaassen R.H.G., Hake M., Strandberg R., Koks B.J., Trierweiler C., Exo K.M., Bairlein F. & Alerstam T. 2014. When and where does mortality occur in migratory birds? Direct evidence from long-term satellite tracking of raptors. *J. Anim. Ecol.* 83: 176–184.
- Kleijn D., Schekkerman H., Dimmers W.J., van Kats R.J.M., Melman D. & Teunissen W.A. 2010. Adverse effects of agricultural intensification and climate change on breeding habitat quality of black-tailed godwits *Limosa l. limosa* in The Netherlands. *Ibis* 152: 475–486.
- Klenovšek T. & Kryštufek B. 2013. An ontogenetic perspective on the study of sexual dimorphism, phylogenetic variability, and allometry of the skull of European ground squirrel, *Spermophilus citellus* (Linnaeus, 1766). *Zoomorphology* 132: 433–445.
- Kölzsch A., Müskens G.J.D.M., Kruckenberg H., Glazov P., Weinzierl R., Nolet B.A. & Wikelski M. 2016. Towards a new understanding of migration timing: slower spring than autumn migration in geese reflects different decision rules for stopover use and departure. *Oikos* 125: 1496–1507.
- Kölzsch A., Müskens G.J.D.M., Szinai P., Moonen S., Glazov P., Kruckenberg H., Wikelski M. & Nolet B.A. 2019. Flyway connectivity and exchange primarily driven by moult migration in geese. *Move. Ecol.* 7:3.
- Kokko H. 1999. Competition for early arrival in migratory birds. *J. Anim. Ecol.* 68: 940–950.
- Kokko H., Gunnarsson T.G., Morrell L.J. & Gill J.A. 2006. Why do female migratory birds arrive later than males? *J. Anim. Ecol.* 75: 1293–1303.

- Kosztolányi A., Barta Z., Küpper C. & Székely T. 2011. Persistence of an extreme male-biased adult sex ratio in a natural population of polyandrous bird. *J. Evol. Biol.* 24: 1842–1846.
- Kramer G. 1951. Eine neue Methode zur Erforschung der Zugorientierung und die bisher damit erzielten Ergebnisse. *Proc. 10th Intern. Ornithol. Congr.*, pp. 269–280.
- Kramer G. 1952. Experiments in bird orientation. *Ibis* 94: 265–285.
- Kranstauber B., Weinzierl R., Wikelski M. & Safi K. 2015. Global aerial flyways allow efficient travelling. *Ecol. Lett.* 18: 1338–1345.
- Krätzig H. & Schüz E. 1936. Ergebnis der Versetzung ostbaltischer Stare ins Binnenland. *Vogelzug* 7: 164–175.
- Krebs C.J. 1989. *Ecological Methodology*, New York, NY: Harper Collins Publishers.
- Krijgsveld K., Dijkstra C., Visser H.G. & Daan S. 1998. Energy requirements for growth in relation to sexual size dimorphism in marsh harrier *Circus aeruginosus* nestlings. *Physiol. Zool.* 71: 693–702.
- Krist M. 2011. Egg size and offspring quality: a meta-analysis in birds. *Biol. Rev.* 86: 692–716.
- Kruk M. 1993. Meadowbird conservation on modern commercial dairy farms in the western peat district of The Netherlands: the possibilities and limitations. PhD-thesis, University of Leiden, Leiden.
- Kruk M., Noordervliet M.A.W. & ter Keurs W.J. 1997. Survival of black-tailed godwit chicks *Limosa limosa* in intensively exploited grassland areas in The Netherlands. *Biol. Conserv.* 80: 127–133.
- Kuznetsova A., Brockhoff B. & Christensen H.B. 2015. Tests in Linear Mixed Effect Models. Available online at: <http://www.r-project.org> (accessed April 24, 2018).
- L**
- Laake J. 2012. RMark: R code for MARK analysis. R package version 2.1.14.
- Laland K.N., Sterelny K., Odling-Smee J., Hoppitt W. & Uller T. 2011. Cause and effect in biology revisited: is Mayr's proximate-ultimate dichotomy still useful? *Science* 334: 1512–1516.
- Laland K.N., Uller T., Feldman M., Sterelny K., Müller G.B., Moczek A., Jablonka E. & Odling-Smee J. 2014. Does evolutionary theory need a rethink? Yes, urgently. *Nature* 514: 161–164.
- Laland K.N., Uller T., Feldman M.W., Sterelny K., Müller G.B., Moczek A., Jablonka E. & Odling-Smee J. 2015. The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proc. R. Soc. B* 282: 20151019.
- Larsson K. & Forslund P. 1991. Environmentally induced morphological variation in the Barnacle Goose, *Branta leucopsis*. *J. Evol. Biol.* 4: 619–636.
- La Sorte F.A. & Fink D. 2017. Projected changes in prevailing winds for transatlantic migratory birds under global warming. *J. Anim. Ecol.* 86: 273–284.
- La Sorte F.A., Horton K.G., Nilsson C. & Dokter A.M. 2019. Projected changes in wind assistance under climate change for nocturnally migrating bird populations. *Glob. Chang. Biol.* 25: 589–601.
- Ławicki Ł., Wylegala P., Batycki A., Kajzer A., Guentzel S., Jasiński M., Kruszyk R., Rubacha S. & Żmihorski M. 2011. Long-term decline of grassland waders in western Poland. *Vogelwelt* 132: 101–108.
- Leigh S.R. & Shea B.T. 1995. Ontogeny and the evolution of adult body size dimorphism in apes. *Am. J. Primatol.* 36: 37–60.
- Lenth R. 2019. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.
- Leyrer J., Lok T., Brugge M., Spaans B., Sandercock B.K. & Piersma T. 2013. Mortality within the annual cycle: seasonal survival patterns in Afro-Siberian red knots *Calidris canutus*. *J. Ornithol.* 154: 933–943.
- Liechti F. 2006. Birds: blowin' by the wind? *J. Ornithol.* 147: 202–211.
- Liechti F. & Schmaljohann H. 2007. Wind-governed flight altitudes of nocturnal spring migrants over the Sahara. *Ostrich* 78: 337–341.
- Liebezeit J.R., Smith P.A., Lanctot R.B., Schekkerman H., Tulp I., Kendall S.J., Tracy D.M., Rodrigues R.J., Meltofte H., Robinson J.A., Gratto-Trevor C., McCaffery B.J., Morse J. & Zack S.W. 2007. Assessing the development of shorebird eggs using the flotation method: species-specific and generalized regression models. *Condor* 109: 32–47.
- Lindström A., Alerstam T., Bahrenberg P., Ekblom R., Fox J. W., Råghall J. & Klaassen R.H.G. 2015. The migration of the great snipe *Gallinago media*: intriguing variations on a grand theme. *J. Avian Biol.* 46: 1–14.
- Lindstrom M.J. & Bates D.M. 1990. Nonlinear mixed effects models for repeated measures data. *Biometrics* 46: 673–687.
- Lislevand T., Figuerola J. & Székely T. 2009. Evolution of sexual size dimorphism in grouse and allies (*Aves: Phasianidae*) in relation to mating competition, fecundity demands and resource division. *J. Evol. Biol.* 22: 1895–1905.
- Lisovski S., Fröhlich A., von Tersch M., Klaassen M., Peter H.U. & Ritz M.S. 2016. Sex-specific arrival times on the breeding grounds: hybridizing migratory Skuas provide empirical support for the role of sex ratios. *Am. Nat.* 187: 532–539.
- Lok T., Overdijk O., Tinbergen J.M. & Piersma T. 2011. The paradox of Spoonbill migration: Most birds travel to where survival rates are lowest. *Anim. Behav.* 82: 837–844.
- Lok T., Overdijk O., Tinbergen J.M. & Piersma T. 2013. Seasonal variation in density dependence in age-specific survival of a long-distance migrant. *Ecology* 94: 2358–2369.
- Lok T., Overdijk O. & Piersma T. 2013. Migration tendency delays distributional response to differential survival prospects along a flyway. *Am. Nat.* 181: 520–531.
- Lok T., Overdijk O. & Piersma T. 2014. Interpreting variation in growth of Eurasian Spoonbill chicks: disentangling the effects of age, sex and environment. *Ardea* 102: 181–194.
- Lok T., Overdijk O. & Piersma T. 2015. The cost of migration: spoonbills suffer higher mortality during trans-Saharan spring migrations only. *Biol. Lett.* 11: 20140944.
- Lok T., Hassell C.J., Piersma T., Pradel R. & Gimenez O. 2019. Accounting for heterogeneity when estimating stopover duration, timing and population size of red knots along the Luannan coast of Bohai Bay, China. *Ecol. Evol.* 9: 6176–6188.
- Loonstra A.H.J., Verhoeven M.A. & Piersma T. 2018. Sex-specific growth in chicks of the sexually dimorphic Black-tailed Godwit. *Ibis* 160: 89–100.
- Loonstra A.H.J., Verhoeven M.A., Senner N.R., Hooijmeijer J.C.E.W., Piersma T. & Kentie K. 2019. Data from: Natal habitat and sex-specific survival rates result in a male-biased adult sex ratio. Dryad Digital Repository.

- Loonstra A.H.J., Verhoeven M.A., Senner N.R., Hooijmeijer J.C.E.W., Piersma T. & Kentie R. 2019. Natal habitat and sex-specific survival rates result in a male-biased adult sex ratio. *Behav. Ecol.* 30: 843–851.
- Loonstra A.H.J., Verhoeven M.A., Senner N.R., Both C. & Piersma T. 2019. Adverse wind conditions during northward Sahara crossings increase the in-flight mortality of Black-tailed Godwits. *Ecol. Lett.* 22: 2060–2066.
- Loonstra A.H.J., Verhoeven M.A., Zbyryt A., Schaaf E., Both C. & Piersma T. 2019. Individual long-distance migratory shorebirds do not necessarily stick to single routes: an hypothesis on how low population densities decrease social conformity. *Ardea* 107: 251–261.
- Loonstra A.H.J., Verhoeven M.A., Both C. & Piersma T. *in review*. Experiment shows non-inherited factors to shape variation in migratory routes of a long-distance migrant. Submitted.
- Lopez-Lopez P., Garcia-Ripolles C. & Urios V. 2014. Individual repeatability in timing and spatial flexibility of migration routes of trans-Saharan migratory raptors. *Curr. Zool.* 60: 642–652.
- Lourenço P.M. & Piersma T. 2008. Stopover ecology of black-tailed godwits *Limosa limosa limosa* in Portuguese rice fields: a guide on where to feed in winter. *Bird Study* 55: 194–202.
- Lourenço P. 2010. Staging ecology of black-tailed godwits in Portuguese rice fields and correlations with breeding season events. PhD-thesis, University of Groningen, Groningen.
- Lourenço P.M., Kentie R., Schroeder J., Alves J.A., Groen N.M., Hooijmeijer J.C.E.W. & Piersma T. 2010. Phenology, stop-over dynamics and population size of migrating black-tailed godwits *Limosa limosa limosa* in Portuguese rice plantations. *Ardea* 98: 35–42.
- Lourenço P.M., Kentie R., Schroeder J., Groen N.M., Hooijmeijer J.C.E.W. & Piersma T. 2011. Repeatable timing of northward departure, arrival and breeding in black-tailed godwits *Limosa l. limosa*, but no domino effects. *J. Ornithol.* 152: 1023–1032.
- Lundberg P. 1988. The evolution of partial migration in birds. *Trends Ecol. Evol.* 3: 172–175.
- Lundberg M., Liedvogel M., Larson K., Sigeman H., Grahn M., Wright A., Åkesson S. & Bensch S. 2017. Genetic differences between willow warbler migratory phenotypes are few and cluster in large haplotype blocks. *Evol. Lett.* 1: 155–168.
- Lyon B.E. & Eadie J.M. 2008. Conspecific brood parasitism in birds: a life-history perspective. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 39: 343–363.
- M**
- Maggini I. & Bairlein F. 2010. Endogenous rhythms of seasonal migratory body mass changes and nocturnal restlessness in different populations of Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe*. *J. Biol. Rhythms.* 25: 268–276.
- Maggini I. & Bairlein F. 2012. Innate sex differences in the timing offspring migration in a songbird. *PLoS One* 7: e31271.
- Mameli M. & Bateson P. 2011. An evaluation of the concept of innateness. *Phil. Trans. R. Soc. B* 366: 436–443.
- Manicong C., Alford R., Schoener T.W. & Schwarzkopf L. 2014. Mechanisms causing variation in sexual size dimorphism in three sympatric, congeneric lizards. *Ecology* 95: 1531–1544.
- Márquez-Ferrando R., Figuerola J., Hooijmeijer J.C.E.W. & Piersma T. 2014. Recently created man-made habitats in Doñana provide alternative wintering space for the threatened Continental European black-tailed godwit population. *Biol. Cons.* 171: 127–135.
- Márquez-Ferrando R., Remisiewicz M., Masero J.A., Kentie R., Senner N., Verhoeven M.A., Hooijmeijer J.C.E.W., Pardal S., Sarasa M., Piersma T. & Fiquerola J. 2018. Primary moult of continental Black-tailed Godwits *Limosa limosa limosa* in the Doñana wetlands, Spain. *Bird Study* 65: 132–139.
- Marra P.P., Cohen E.B., Scott R., Rutter J. & Tonra C.M. 2015. A call for annual cycle research in animal ecology. *Biol. Lett.* 14: 20150552.
- Masero J.A., Santiago-Quesada F., Sánchez-Guzmán J.M., Villegas A., Abad-Gómez J.M., Lopes R.J., Encarnacao V., Corbacho C. & Moran R. 2011. Long lengths of stay, large numbers, and trends of the black-tailed godwit *Limosa limosa* in rice fields during spring migration. *Bird Conserv. Int.* 21: 12–24.
- Matthews G.V.T. 1968. *Bird navigation*, Second Edition. Cambridge University Press, London.
- Mayr E. 1952. German experiments on orientation of migrating birds. *Biol. Rev. (Cambr.)* 27: 394–400.
- Mayr E. 1961. Cause and effect in biology. *Science* 134: 1501–1506.
- Mazerolle M.J. 2013. Model Selection and Multimodel Inference Based on QAICc. Available online at: <http://www.r-project.org> (accessed April 24, 2018).
- McKinnon E.A. & Love O.P. 2018. Ten years tracking the migrations of small landbirds: lessons learned in the golden age of bio-logging. *Auk* 135: 834–856.
- McNamara J.M. & Houston A.I. 1996. State-dependent life histories. *Nature* 12: 215–221.
- Mead C. 1983. *Bird migration*. Country Life Books, Feltham.
- Mellone U., Klaassen R.H.G., García-Ripollés C., Limiñana R., López-López P., Pavón D., Strandberg R., Urios V., Vardakis M. & Alerstam T. 2012. Interspecific comparison of the performance of soaring migrants in relation to morphology, meteorological conditions and migration strategies. *PLoS ONE* 7: e39833.
- Meltofte H., Amstrup O., Petersen T.L., Rigét F. & Tøttrup, A.P. 2018. Trends in breeding phenology across ten decades show varying adjustments to environmental changes in four wader species. *Bird Study* 65: 44–51.
- Metcalf N.B. & Monaghan P. 2001. Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends Ecol. Evol.* 16: 254–260.
- Mettke-Hofmann C. & Gwinner E. 2003. Long-term memory for a life on the move. *PNAS* 100: 5863–5866.
- Merlin C. & Liedvogel M. 2019. The genetics and epigenetics of animal migration and orientation: birds, butterflies and beyond. *J. Exp. Biol.* 222: jeb191890.
- Mewaldt L.R. 1964. California sparrows return from displacement to Maryland. *Science* 146: 941–942.
- Meyburg B-U., Bergmanis U., Langgemach T., Graszynski K., Hinz A., Börner I., Meyburg C. & Vansteelant, W.M.G. 2017. Orientation of native versus translocated juvenile lesser spotted eagles (*Clanga pomarina*) on the first autumn migration. *J. Exp. Biol.* 220: 2765–2776.
- Miller R.G. 1986. *Beyond ANOVA, Basics of Applied Statistics*. John Wiley, New York.

- Moe B., Brunvoll S., Mork D., Brobakk T.E. & Bech C. 2004. Developmental plasticity of physiology and morphology in diet-restricted European shag nestlings (*Phalacrocorax aristotelis*). *J. Exp. Biol.* 207: 4067–4076.
- Moe B., Stolevik E. & Bech C. 2005. Ducklings exhibit substantial energy-saving mechanisms as a response to short-term food shortage. *Physiol. Biochem. Zool.* 78: 90–104.
- Moore F.R. & Yong W. 1991. Evidence of food-based competition among passerine migrants during stopover. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 85–90.
- Morrison C.A., Robinson R.A., Clark J.A. & Gill J.A. 2016. Causes and consequences of spatial variation in sex ratios in a declining bird species. *J. Anim. Ecol.* 85: 1298–1306.
- Morrison C.A., Alves J.A., Gunnarsson T.G., Þórisson B. & Gill J.A. 2019. Why do earlier-arriving migratory birds have better breeding success? *Ecol. Evol.* 9: 8856–8864.
- Mouritsen H. 1998. Modelling migration: the clock and compass model can explain the distribution of ringing recoveries. *Anim. Behav.* 56: 899–907.
- Mouritsen H. & Larsen O.N. 1998. Migrating young Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* do not compensate for geographical displacements. *J. Exp. Biol.* 201: 2927–2934.
- Mouritsen H. 1999. How do young night-migrating passerines use their compasses for orientation during migration? In: Adams, N. and Slotow, R. (eds), *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress*. University of Natal Press, Durban.
- Mouritsen H. & Mouritsen O. 2000. A mathematical expectation model for bird navigation based on the clock-and-compass strategy. *J. Theor. Biol.* 207: 283–291.
- Mouritsen H. & Larsen O.N. 2001. Migrating songbirds tested in computer-controlled Emlen funnels use stellar cues for a time-independent compass. *J. Exp. Biol.* 204: 3855–3865.
- Mouritsen H. 2001. Navigation in birds and other animals. *J. Image Vis. Comput.* 19: 713–731.
- Mouritsen H. 2003. Spatiotemporal orientation strategies of long-distance migrants. In: Berthold, P., Gwinner, E. and Sonnenschein, E. (eds.), *Avian Migration*. Springer, Berlin pp. 493–513.
- Mouritsen H., Atema J., Kingsford M.J. & Gerlach G. 2013a. Sun compass orientation helps coral reef fish larvae return to their natal reef. *PLoS One* 8: e66039.
- Mouritsen H., Derbyshire R., Stalleicken J., Mouritsen O.Ø., Frost B.J. & Norris D.R. 2013b. An experimental displacement and over 50 years of tag-recoveries show that monarch butterflies are not true navigators. *PNAS* 110: 7348–7353.
- Mouritsen H. 2015. – In: Scanes, C. (ed.), *Sturkie's Avian Physiology*. Elsevier, Amsterdam, pp. 113–133.
- Mouritsen M. 2018. Long-distance navigation and magnetoreception in migratory animals. *Nature* 558: 50–59.
- Mueller T., O'Hara R.B., Converse S.J., Urbanek R.P. & Fagan W.F. 2013. Social learning of migratory performance. *Science* 341: 999–1002.
- Muheim R., Schmaljohann H. & Alerstam T. 2018. Feasibility of sun and magnetic compass mechanisms in avian long-distance migration. *Move. Ecol.* 6: 8.
- Mulder T. 1972. De Grutto (*Limosa limosa* (L.)) in Nederland: Aantallen, verspreiding, terreinkeuze, trek en overwintering. Bureau van de K.N.N.V., Hoogwoud, The Netherlands
- Müller W., Kalmbach E., Eising C., Groothuis T.G.G. & Dijkstra C. 2005. Experimentally manipulated brood sex ratios: growth and survival in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus*), a sexually dimorphic species. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 59: 313–320.
- Munro U., Wiltschko W. & Ford H.A. 1993. Changes in the migratory direction of yellowfaced honeyeaters, *Lichenostomus chrysops*, during autumn migration. *Emu* 93: 59–62.
- ## N
- Nager R.G., Monaghan P., Houston D.C. & Genovart M. 2000. Parental condition, brood sex ratio and differential young survival: an experimental study in gulls (*Larus fuscus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48: 452–457.
- Nakagawa S. & Schielzeth H. 2010. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biol. Rev.* 85: 935–956.
- Nakagawa S. & Schielzeth H. 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.* 4: 133–142.
- Naves L.C., Lancot R.B., Taylor A.R. & Coutsoyos N.P. 2008. How often do Arctic shorebirds lay replacement clutches? Assessment, ecological correlates, and ramifications for monitoring. *Wader Study Group Bull.* 115: 2–9.
- Németh Z. & Moore F.R. 2007. Unfamiliar stopover sites and the value of social information during migration. *J. Ornithol.* 148: S269–S376.
- Newton I. 2007. Weather-related mass-mortality events in migrants. *Ibis*: 149 453–467.
- Newton I. 2008. *The Migration Ecology of Birds*. London: Academic Press.
- Newton I. 2010. *Bird migration*. HarperCollins, London.
- Nisbet I.C., McNair D.B., Post W. & Williams T.C. 1995. Transoceanic migration of the blackpoll warbler: summary of scientific evidence and response to criticisms by Murray. *J. Field Ornithol.* 66: 612–622.
- Nijland F. 2002. Project Alarm, een verkennend onderzoek naar territoriaal succes van Scholekster, Kievit, Grutto en Tureluur in de periode 1997–2000 in Fryslân. Publicatie Bureau N nr. 10, Stichting Weidevogel Meetnet Friesland, Leeuwarden.
- Nijland F. & van Paassen A. 2007. Instructie Alarmtellingen; tellingen van paren en gezinnen van Scholekster, Kievit, Grutto, Tureluur en Wulp. Uitgave Landschapsbeheer Nederland, Utrecht. Publicatie Bureau N nr. 27, Leeuwarden.
- Nol E., Sullivan Blanken M. & Flynn L. 1997. Sources of variation in clutch size, egg size and clutch completion dates of Semipalmated Plovers in Churchill, Manitoba. *Condor* 99: 389–396.
- van Noordwijk A.J., Pulido F., Helm B., Coppack T., Delingat J., Dingle H., Hedenström A., van der Jeugd H.P., Marchetti C., Nilsson A. & Perez-Tris J. 2006. A framework for the study of genetic variation in migratory behaviour. *J. Ornithol.* 147: 221–233.
- van Noordwijk A.J. & Thomson D.L. 2008. Survival rates of Black-tailed Godwits *Limosa limosa* breeding in The Netherlands estimated from ring recoveries. *Ardea* 96: 47–57.
- Nuijten R.J., Kölzsch A., van Gils J.A., Hoyer B.J., Oosterbeek K., de Vries P.P., Klaassen M. & Nolet B.A. 2014. The exception to the rule: retreating ice front makes Bewick's Swans *Cygnus columbianus bewickii* migrate slower in spring than in autumn. *J. Avian Biol.* 45: 113–122.

- Nussbaumer R., Benoit L., Mariethoz G., Liechti F., Bauer S. & Schmid B. 2019. A geostatistical approach to estimate high resolution nocturnal bird migration densities from a weather radar network. *Remote Sens.* 11: 19.
- Nussey D.H., Postma E., Gienapp P. & Visser M. E. 2005. Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science* 310: 304–306.
- O**
- van Oordt G. J. 1943. *Vogeltrek*. E. J. Brill, Leiden.
- Oosterveld E.B., Hoekema F., Stoker O. & de Jong R. 2015. Monitoring agrarisch weidevogelbeheer Fryslân. Resultaten 2000–2014 en aanbevelingen voor verbetering. A&W-rapport 2093. Altenburg and Wymenga ecologisch onderzoek, Feanwâlden.
- Oudman T., Piersma T., Salem M.V.A., Feis M.E., Dekinga A., Holthuijsen S., ten Horn J., van Gils J.A. & Bijleveld A.I. 2018. Resource landscapes explain contrasting patterns of aggregation and site fidelity by red knots at two wintering sites. *Mov. Ecol.* 6: 24.
- Oudman T., Laland K., Ruxton G., Tombre I., Shimmings P., & Prop J. 2019. Young birds switch but old birds lead: how barnacle geese adjust migratory habits to environmental change. *Front. Ecol. Evol.* 7: 502.
- Ouwehand J., Ahola M.P., Aulsems A.N.M.A., Bridge E.S., Burgess M., Hahn S., Hewson C.M., Klaassen R.H.G., Laaksonen T., Lampe H.M., Velmalala W. & Both C. 2016. Light-level geolocators reveal migratory connectivity in European populations of pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *J. Avian Biol.* 47: 69–83.
- Ouwehand J. & Both C. 2017. African departure rather than migration speed determines variation in spring arrival in pied flycatchers. *J. Anim. Ecol.* 86: 88–97.
- P**
- van Paassen A.G., Veldman D.H. & Beintema A.J. 1984. A simple device for incubation stages in eggs. *Wildfowl* 35: 173–178.
- van Paassen A. 1995. Aanzet tot het bepalen van het broedsucces van de Grutto. *Het Vogeljaar* 43: 97–104.
- Palacin C., Alonso J., Magana M. & Martin C. 2011. Cultural transmission and flexibility of partial migration patterns in a long-lived bird, the great bustard *Otis tarda*. *J. Avian Biol.* 42: 301–308.
- Parmesan C. 2016. Ecological and evolutionary responses to recent climate change *Ann. Rev. Ecol. Evol.* 37: 637–669.
- Paxton K.L. & Moore F.R. 2015. Carry-over effects of winter habitat quality on en route timing and condition of a migratory passerine during spring migration. *J. Avian Biol.* 46: 495–506.
- Pedersen L., Jackson K., Thorup K. & Tøttrup A.P. 2018. Full-year tracking suggests endogenous control of migration timing in a long-distance migratory songbird. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 72: 139.
- Pedler R.D., Ribot R.F.H. & Bennett A.T.D. 2018. Long-distance flights and high-risk breeding by nomadic waterbirds on desert salt lakes. *Conserv. Biol.* 32: 216–228.
- Pennycook C.J. 2008. Modelling the flying bird. *Theoretical Ecology Series*. Academic Press, Amsterdam.
- Perdeck A.C. 1958. Two types of orientation in migrating starlings, *Sturnus vulgaris* L., and chaffinches, *Fringilla coelebs* L., as revealed by displacement experiments. *Ardea* 46: 1–37.
- Perdeck A.C. 1964. An experiment on the ending of autumn migration in starlings. *Ardea* 52: 133–139.
- Perdeck A.C. 1967. Orientation of starlings after displacement to Spain. *Ardea* 55: 194–202.
- Perdeck A.C. 1974. An experiment on the orientation of juvenile starlings during spring migration. *Ardea* 62: 190–195.
- Perdeck A.C. 1983. An experiment on the orientation of juvenile starlings during spring migration: an addendum. *Ardea* 71: 255.
- Phillips J.B., Adler K. & Borland S.C. 1995. True navigation by an amphibian. *Anim. Behav.* 50: 855–858.
- Phipps W.L., López-López P., Buechley E.R., Oppel S., Álvarez E., Arkumarev V., Bekmansurov R., Berger-Tal O., Bermejo A., Bounas A., Alanís I.C., de la Puente J., Dobrev V., Duriez O., Efrat R., Fréchet G., García J., Galán M., García-Ripollés C., Gil A., Iglesias-Lebrija J. J., Jambas J., Karyakin I.V., Kobierzycki E., Kret E., Loercher F., Monteiro A., Morant Etxebarria J., Nikolov S.C., Pereira J., Peške L., Ponchon C., Realinho E., Saravia V., Sekercioğlu C. H., Skartsi T., Tavares J., Teodósio J., Urios V. & Vallverdú N. 2019. Spatial and Temporal Variability in Migration of a Soaring Raptor Across Three Continents. *Front. Ecol. Evol.* 7: 323.
- Pick J.L., Hutter P., Ebner C., Ziegler A-K., Giardano M. & Tschirren B. 2016a. Artificial selection reveals the energetic expense of producing larger eggs. *Front. Zool.* 13: 38.
- Pick J.L., Ebner C., Hutter P. & Tschirren B. 2016b. Disentangling genetic and prenatal maternal effects on offspring size and survival. *Am. Nat.* 188: 628–639.
- Pienkowski M.W. & Minton C.D.T. 1973. Wing length changes of the Knot with age and time since moult. *Bird Study* 20: 63–68.
- Piersma T. & van de Sant S. 1992. Pattern and predictability of potential wind assistance for waders and geese migrating from West Africa and the Wadden Sea to Siberia. *Ornis Svecica* 2: 55–66.
- Piersma T. & Baker A.J. 2000. Life history characteristics and the conservation of migratory shorebirds. In L.M. Gosling & W.J. Sutherland (Eds.), *Behaviour and conservation* (pp. 105–124). Cambridge: Cambridge University Press.
- Piersma T. & Drent J. 2003. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends Ecol. Evol.* 18: 228–233.
- Piersma T., Rogers D.I., Gonzalez P.M., Zwarts L., Niles L.J., de Lima S. do Nascimento I., Minton C.D.T. & Baker A.J. 2005. Fuel storage rates before northward flights in Red Knots worldwide: facing the severest ecological constraint in tropical intertidal environments? In: Greenberg R. & Marra P.P. (eds) *Birds of two worlds: ecology and evolution of migration*. Johns Hopkins University Press, Baltimore pp. 262–273.
- Piersma T. 2007. Using the power of comparison to explain habitat use and migration strategies. *J. Ornithol.* 148: S45–S59.
- Piersma T. & van der Velde M. 2009. Breeding season-specific sex diagnostics in the monomorphic House Martin *Delichon urbicum*. *Bird Study* 56: 127–131.
- Piersma T. & van Gils J.A. 2011. *The Flexible Phenotype: A Body-centred Integration of Ecology, Physiology, and Behaviour*. Oxford University Press.
- Piersma T. 2011. Flyway evolution is too fast to be explained by the modern synthesis: Proposals for an 'extended' evolutionary research agenda. *J. Ornithol.* 152: 151–159.

- Piersma T., Pérez-Tris J., Mouritsen H., Bauchinger U. & Bairlein F. 2015. Is there a 'migratory syndrome' common to all migrant birds? In: *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1046: 282–293.
- Piersma T., Lok T., Chen Y., Hassell C. J., Yang H.-Y., Boyle A., Slaymaker M., Chan Y.-C., Melville D.S., Zhang Z.-W. & Ma Z. 2016. Simultaneous declines in summer survival of three shorebird species signals a flyway at risk. *J. Appl. Ecol.* 53: 479–490.
- Piersma T., Loonstra A.H.J., Verhoeven M.A. & Oudman T. 2020. Rethinking classic starling displacement experiments: evidence for innate or for learned information on migratory directions? *J. Avian Biol.* 51: e02337.
- Pigliucci M., Murren C.J. & Schlichting C.D. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *J. Exp. Biol.* 209: 2362–2367.
- Pike T.W. & Petrie M. 2003. Potential mechanisms of avian sex manipulation. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 78: 553–574.
- Pinheiro J.C. & Bates D.M. 2000. *Mixed-effects models in S and S-Plus.* Springer-Verlag, New York.
- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D. & R Development Core Team 2012. *nlme: Linear and nonlinear mixed effects models.* R package version 3.1–104.
- Pitelka F.A., Holmes R.T. & S.F. MacLean Jr. 1974. Ecology and evolution of social organization in Arctic sandpipers. *Am. Zool.* 14: 185–204.
- Post P. & Götmark F. 2006. Foraging behavior and predation risk in male and female Eurasian Blackbirds (*Turdus merula*) during the breeding season. *Auk.* 123: 162–170.
- Pulido F., Berthold P., Mohr G. & Querner U. 2001. Heritability of the timing of autumn migration in a natural bird population. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 953–959.
- Pulido F. & Berthold P. 2010. Current selection for lower migratory activity will drive the evolution of residency in a migratory bird population. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107: 7341–7346.
- Putman N.F., Endres C.S., Lohmann C.M.F. & Lohmann K.J. 2011. Longitude perception and bicoordinate magnetic maps in sea turtles. *Curr. Biol.* 21: 463–466.
- Q**
- Quinn G.P. & Keough M.J. 2005. *Experimental design and data analyses for biologists.* Cambridge: Cambridge University Press.
- R**
- Rabøl J. 1969. Orientation of autumn migrating Garden Warblers (*Sylvia borin*) after displacement from Western Denmark (Blåvand) to Eastern Sweden (Ottenby). A preliminary experiment. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 63: 93–104.
- Rabøl J. 1970. Displacement and phaseshift experiments with night-migrating passerines. *Ornis Scand.* 1: 27–43.
- Rabøl J. 1978. One-direction orientation versus goal area navigation in migratory birds. *Oikos* 30: 216–223.
- Rabøl J. 1985. The moving goal area and the orientation system of migrant birds. *Dansk. Orn. Foren. Tidsskr.* 79: 29–42.
- Rakhimberdiev E., van den Hout P.J., Brugge M., Spaans B. & Piersma T. 2015a. Seasonal mortality and sequential density dependence in a migratory bird. *J. Avian Biol.* 46: 332–341.
- Rakhimberdiev E., Winkler D.W., Bridge E., Seavy N.E., Sheldon D., Piersma T. & Saveliev A. 2015b. A hidden Markov model for reconstructing animal paths from solar geolocation loggers using templates for light intensity. *Mov. Ecol.* 3: 25.
- Rakhimberdiev E., Senner N.R., Verhoeven M.A., Winkler D.W., Bouten W. & Piersma T. 2016. Comparing inferences of solar geolocation data against high-precision GPS data: annual movements of a double-tagged black-tailed godwit. *J. Avian Biol.* 47: 589–596.
- Rakhimberdiev E., Saveliev A., Piersma T. & Karagicheva J. 2017. FLIGHTR: an R package for reconstructing animal paths from solar geolocation loggers. *Methods Ecol. Evol.* 8: 1482–1487.
- Ramula S., Öst M., Lindén A., Karell P. & Kilpi M. 2018. Increased male bias in eider ducks can be explained by sex-specific survival of prime-age breeders. *PLoS ONE.* 13: e0195415.
- R Core Development Team. 2016. *R: A language and environment for statistical computing.* R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- R Core Development Team. 2017. *R: A language and environment for statistical computing.* R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- R Core Development Team. 2018. *R: A language and environment for statistical computing.* R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- R Core Development Team. 2019. *R: A language and environment for statistical computing.* R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Reneerkens J., van Veelen P., van der Velde M., Luttkhuizen P. & Piersma T. 2014. Within-population variation in mating system and parental care patterns in the Sanderling (*Calidris alba*) in northeast Greenland. *Auk* 131: 235–247.
- Reneerkens J., Schmidt N.M., Gilg O., Hansen J., Hansen L.H., Moreau J. & Piersma T. 2016. Effects of food abundance and early clutch predation on reproductive timing in a high Arctic shorebird exposed to advancements in arthropod abundance. *Ecol. Evol.* 6: 7375–7386.
- Reneerkens J., Versluijs T.S.L., Piersma T., Alves J.A., Boorman M., Corse C., Gilg O., Hallgrímsson G.T., Lang J., Loos B., Ntiama-Baidu Y., Nuoh A.A., Potts P.M., ten Horn J. & Lok T. 2019. Low fitness at low latitudes: Wintering in the tropics increases migratory delays and mortality rates in an Arctic breeding shorebird. *J. Anim. Ecol.* 89: 691–703.
- Richardson W.J. 1990. Wind and orientation of migrating birds: a review. *Experientia* 46: 416–425.
- Richardson D.S., Jury F.L., Blaakmeer K., Komdeur J. & Burke T. 2001. Parentage assignment and extra-group paternity in a cooperative breeder: the Seychelles Warbler (*Acrocephalus sechellensis*). *Mol. Ecol.* 10: 2263–2273.
- Richner H. 1991. The growth dynamics of sexually dimorphic birds and Fisher's sex ratio theory: does sex specific growth contribute to balanced sex ratios? *Funct. Ecol.* 5: 19–28.
- Ricklefs R.E. 1968. Pattern of growth in birds. *Ibis* 110: 419–451.
- Robertson G.J. 1995. Annual variation in common eider egg size: effects of temperature, clutch size, laying date and laying sequence. *Can. J. Zool.* 73: 1579–1587.
- Rockwell S.M., Wunderle J.M., Sillett T.S., Bocetti C.I., Ewert D.N., Currie D., White J.D. & Marra P.P. 2016. Seasonal survival estimation for a long-distance migratory bird and the influence of winter precipitation. *Oecologia* 183: 715–726.
- Romer J.D., Gitelman A.I., Clements S. & Schreck C.B. 2015. Designing a monitoring program to estimate estuarine survival of anadromous salmon smolts: simulating the effect of sample design on inference. *PLoS ONE* 10: e0132912.

- Roodbergen M., Klok C. & Schekkerman, H. 2008. The ongoing decline of the breeding population of black-tailed godwits *Limosa l. limosa* in The Netherlands is not explained by changes in adult survival. *Ardea* 96: 207–218.
- Roodbergen M. 2010. Population dynamics of black-tailed godwits in the light of heavy metal pollution. PhD-thesis, University of Groningen, Groningen.
- Ros A.F.H. 1999. Effects of testosterone on growth, plumage pigmentation, and mortality in Black-headed Gull chicks. *Ibis* 141: 451–459.
- Rotics S., Kaatz M., Resheff Y.S., Turjeman S.F., Zurell D., Sapir N., Eggers U., Flack A., Fiedler W., Jeltsch F., Wikelski M. & Nathan R. 2016. The challenges of the first migration: movement and behaviour of juvenile vs. adult White Storks with insights regarding juvenile mortality. *J. Anim. Ecol.* 85: 938–947.
- Rotics S., Turjeman S., Kaatz M., Resheff Y.S., Zurell D., Sapir N., Eggers U., Fiedler W., Flack A., Jeltsch F., Wikelski M. & Nathan R. 2017. Wintering in Europe instead of Africa enhances juvenile survival in a long-distance migrant. *Anim. Behav.* 126: 79–88.
- Rowan W. 1946. Experiments in bird migration. *Trans. R. Soc. Canada* 40: 123–135.
- Rubolini D., Møller A.P., Rainio K. & Lehikoinen E. 2007. Intraspecific consistency and geographic variability in temporal trends of spring migration phenology among European bird species. *Clim. Res.* 35: 135–146.
- Ruffino L., Salo P., Koivisto E., Banks P.B. & Korpimäki E. 2014. Reproductive responses of birds to experimental food supplementation: a meta-analysis. *Front. Zool.* 11: 1–13.
- Rüppell W. 1937. Heimfindeversuche mit Staren, Rauchschnäbeln, Wendehälsen, Rotrückenwürgern und Habichten. *J. Ornithol.* 85: 102–135.
- Rüppell W. 1944. Versuche über Heimfinden ziehender Nebelkrähen nach Verfrachtung. *J. Ornithol.* 92: 106–132.
- Rüppell W. & Schüz E. 1948. Ergebnis der Verfrachtung von Nebelkrähen (*Corvus corone cornix*) während des Wegzuges. *Vogelwarte* 15: 30–36.
- Rushing C.S., Ryder T.B. & Marra P.P. 2016. Quantifying drivers of population dynamics for a migratory bird throughout the annual cycle. *Proc. R. Soc. B.* 283: 20152846.
- Rushing C.S., Hostetler J.A., Sillett T.S., Marra P.P., Rotenberg J.A. & Ryder T.B. 2017. Spatial and temporal drivers of avian population dynamics across the annual cycle. *Ecology* 98: 2837–2850.
- Ruthrauff D.R. & McCaggery B.J. 2005. Survival of western sandpiper broods on the Yukon-Kuskokwim Delta, Alaska. *Condor* 107: 597–604.
- Ruthrauff D.R., Tibbitts T.L. & Gill R.E. Jr. 2019. Flexible timing of annual movements across consistently used sites by Marbled Godwits breeding in Alaska. *Auk* 136: 1–11.
- Rutkowska J., Dubiec A. & Nakagawa S. 2014. All eggs are made equal: Meta-analysis of egg sexual size dimorphism in birds. *J. Evol. Biol.* 27: 153–160.
- S**
- Saino N., Ambrosini R., Rubolini D., von Hardenberg J., Provenzale A., Hüppop K., Lehikoinen A., Lehikoinen E., Rainio K., Romano M. & Sokolov L. 2010. Climate, warming, ecological mismatch at arrival and population decline in migratory birds. *Proc. R. Soc. B.* 278: 835–842.
- Sauer F. 1957. Die Sternorientierung nachtligh ziehender Grasmücken (*Sylvia atricapilla*, *borin* und *curruca*). *Z. Tierpsychol.* 14: 29–70.
- Schaub M. & Royle J.A. 2014. Estimating true instead of apparent survival using spatial Cormack Jolly–Seber models. *Methods Ecol. Evol.* 5: 1316–1326.
- Schekkerman H. & Müskens G. 2000. Produceren grutto's *Limosa limosa* in agrarisch grasland voldoende jongen voor een duurzame populatie? *Limosa* 73: 121–134.
- Schekkerman H., Tulp I., Piersma T. & Visser G.H. 2003. Mechanisms promoting higher growth rates in arctic than temperate shorebirds. *Oecologia* 134: 332–342.
- Schekkerman H. & Beintema A.J. 2007. Abundance of invertebrates and foraging success of Black-tailed Godwit *Limosa limosa* chicks in relation to agricultural grassland management. *Ardea* 95: 39–54.
- Schekkerman H., Teunissen W. & Oosterveld E. 2009. Mortality of Black-tailed Godwit *Limosa limosa* and Northern Lapwing *Vanellus vanellus* chicks in wet grasslands: influence of predation and agriculture. *J. Ornith.* 150: 133–145.
- Schekkerman H. & Boele A. 2009. Foraging in precocial chicks of the Black-tailed Godwit *Limosa limosa*: vulnerability to weather and prey size. *J. Avian Biol.* 40: 369–379.
- Schew W.A. & Ricklefs R.E. 1998. Developmental plasticity. In: Avian growth and development (ed. J.M. Starck & R.E. Ricklefs), pp. 288–304. New York: Oxford University Press.
- Schlaich A.E., Klaassen R.H.G., Bouten W., Bretagnolle V., Koks B.J., Villers A. & Both C. 2016. How individual Montagu's Harriers cope with Moreau's Paradox during the Sahelian winter. *J. Anim. Ecol.* 85: 1491–1501.
- Schlaich A.E., Bretagnolle V., Both C., Koks B.J. & Klaassen R.H.G. 2020. On the wintering ecology of Montagu's Harriers in West Africa: a detailed description of site use throughout the winter in relation to varying annual environmental conditions. *Ardea in press*.
- Schmaljohann H., Liechti F. & Bruderer B. 2007. Songbird migration across the Sahara: the non-stop hypothesis rejected! *Proc. R. Soc. B.* 274: 735–739.
- Schmaljohann H., Bruderer B. & Liechti F. 2008. Sustained bird flights occur at temperatures far beyond expected limits. *Anim. Behav.* 76: 1133–1138.
- Schmidt-Koenig K. 1965. Current problems in bird orientation. *Adv. Stud. Behav.* 1: 217–278.
- Schroeder J., Lourenço P.M., van der Velde M., Hooijmeijer J.C.E.W., Both C. & Piersma T. 2008. Sexual dimorphism in plumage and size in Black-tailed Godwits *Limosa limosa limosa*. *Ardea* 96: 25–37.
- Schroeder J., Lourenço P.M., Hooijmeijer J.C.E.W., Both C. & Piersma T. 2009. A possible case of contemporary selection leading to a decrease in sexual plumage dimorphism in a grassland-breeding shorebird. *Behav. Ecol.* 20: 797–807.
- Schoeder J. 2010. Individual fitness correlates in the Black-tailed Godwit. PhD-thesis, University of Groningen, Groningen.
- Schroeder J., Kentie R., van der Velde M., Hooijmeijer J.C.E.W., Both C., Haddrath O., Baker A.J. & Piersma T. 2010. Linking intronic polymorphism on the CHD1-Z gene with fitness correlates in Black-tailed Godwits *Limosa l. limosa*. *Ibis* 152: 368–377.
- Schroeder J., Piersma T., Groen N.M., Hooijmeijer J.C.E.W., Kentie R., Lourenço P.M., Schekkerman H. & Both C. 2012.

- Reproductive timing and investment in relation to spring warming and advancing agricultural schedules. *J. Ornithol.* 153: 327–336.
- Schüz E. 1938. The white stork as a subject of research. *Bird-Banding* 7: 99–107.
- Schüz E. 1949. Die Spät-Auflassung ostpreussischer Jungstörche in West-Deutschland 1933. *Vogelwarte* 15: 63–78.
- Schüz E. 1950a. Früh-Auflassung ostpreussischer Jungstörche in West-Deutschland durch die Vogelwarte Rossitten 1933–1936. *Bonner zool. Beitr.* 1: 239–253.
- Schüz E. 1950b. Verfrachtete Zwischzug-Stare kehren zum Teil in das Gebiet ihrer Jahresverbreitung zurück. *Vogelwarte* 15: 192–194.
- Schüz E., Berthold P., Gwinner E. & Oelke H. 1971. *Grundriss der Vogelzugskunde*. Verlag Paul Parey, Berlin.
- Scordato E.S.C., Smith C.C.R., Semenov G.A., Lui Y., Wilkins M.R., Liang W., Rubtsov A., Sundev G., Koyama K., Turbek S.P., Wunder M.B., Stricker C.A. & Safran R.J. 2020. Migratory divides coincide with reproductive barriers across replicated avian hybrid zones above the Tibetan Plateau. *Ecol. Lett.* 23: 231–241.
- Sellier P. 2000. Genetically caused retarded growth in animals. *Domest. Anim. Endocrinol.* 19: 105–119.
- Senner N.R. 2012. One species, but two patterns: populations of the Hudsonian Godwit (*Limosa haemastica*) differ in spring migration timing. *Auk* 129: 670–682.
- Senner N.R., Hochachka W.M., Fox J.W. & Afanasyev V. 2014. An exception to the rule: Carry-over effects do not accumulate in a long-distance migratory bird. *PLoS ONE* 9: e86588.
- Senner N.R., Conklin J.R. & Piersma T. 2015. An ontogenetic perspective on individual differences. *Proc. R. Soc. B* 282: 20151050.
- Senner N.R., Verhoeven M.A., Abad-Gómez J.M., Gutiérrez J.S., Hooijmeijer J.C.E.W., Kentie R., Masero J.A., Tibbitts T.L. & Piersma T. 2015. When Siberia came to The Netherlands: the response of Black-tailed Godwits to a rare spring weather event. *J. Anim. Ecol.* 84: 1164–1176.
- Senner N.R., Verhoeven M.A., Hooijmeijer J.C.E.W. & Piersma T. 2015. Just when you thought you knew it all: new evidence for flexible breeding patterns in Continental Black-tailed Godwits. *Wader Study*. 122: 18–24.
- Senner N.R., Conklin J.R. & Piersma T. 2015. An ontogenetic perspective on individual differences. *Proc. Royal Soc. B* 282: 20151050.
- Senner N.R., Stager M. & Sandercock B.K. 2017. Ecological mismatches are moderated by local conditions for two populations of a long-distance migratory bird. *Oikos* 126: 61–72.
- Senner N.R., Stager M., Verhoeven M.A., Cheviron Z.A., Piersma T. & Bouten W. 2018. High-altitude shorebird migration in the absence of topographical barriers: avoiding high air temperatures and searching for profitable winds. *Proc. R. Soc. B* 285: 20180589.
- Senner N.R., Verhoeven M.A., Abad-Gómez J.M., Alves J.A., Hooijmeijer J.C.E.W., Howison R.A., Kentie R., Loostra A.H.J., Masero J.A., Rocha A., Stager M. & Piersma T. 2019. High migratory survival and highly variable migratory behaviour in black-tailed godwits. *Front. Ecol. Evol.* 7: 96.
- Sergio F., Tanferna A., De Stephanis R., Jiménez L.L., Blas J., Tavecchia G., Preatoni D. & Hiraldo F. 2014. Individual improvements and selective mortality shape lifelong migratory performance. *Nature* 515: 410–413.
- Serrano-Meneses M.A. & Székely T. 2006. Sexual size dimorphism in seabirds: sexual selection, fecundity selection and differential niche-utilization. *Oikos* 113: 385–394.
- Shamoun-Baranes J., Leyrer J., van Loon E., Bocher P., Robin F., Meunier F. & Piersma T. 2010. Stochastic atmospheric assistance and the use of emergency staging sites by migrants. *Proc. R. Soc. B* 277: 1505–1511.
- Shamoun-Baranes J., Liechti F. & Vansteelant W.M.G. 2017. Atmospheric conditions create freeways, detours and tailbacks for migration birds. *J. Comp. Physiol. A* 203: 509–529.
- Shine R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Q. Rev. Biol.* 64: 419–461.
- Sillett T.S. & Holmes R.T. 2002. Variation in survivorship of a migratory songbird throughout its annual cycle. *J. Anim. Ecol.* 71: 296–308.
- Sokolovskis K., Bianco G., Willemoes M., Solovyeva D., Bensch S. & Åkesson S. 2018. Ten grams and 13.000 km on the wing – route choice in willow warblers *Phylloscopus trochilus yakutensis* migrating from Far East Russia to East Africa. *Move. Ecol.* 6: 20.
- Somveille M., Manica A. & Rodrigues A.S. 2019. Where the wild birds go: explaining the differences in migratory destinations across terrestrial bird species. *Ecography* 42: 225–236.
- Stanley C.Q., MacPherson M., Fraser K.C., McKinnon E.A. & Stutchbury B.J. 2012. Repeat tracking of individual songbirds reveals consistent migration timing but flexibility in route. *PLoS ONE* 7: e40688.
- Starck J.M. & Ricklefs R.E. 1998. *Avian growth and development*. Oxford University Press, Oxford.
- Stillwell R.C., Blanckenhorn W.U., Teder T., Davidowitz G. & Fox C.W. 2010. Sex differences in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in insects: from physiology to evolution. *Ann. Rev. Entomol.* 55: 227–245.
- Stillwell R.C., Daws A. & Davidowitz G. 2014. The ontogeny of sexual size dimorphism of a moth: when do males and females grow apart? *PLoS One* 9: e106548.
- Stoffel M.A., Nakagawa S. & Schielzeth H. 2017. rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.* 8: 1639–1644.
- Strandberg R., Klaassen R.H.G., Hake M., Olofsson P., Thorup K. & Alerstam T. 2008. Complex temporal pattern of Marsh Harrier *Circus aeruginosus* migration due to pre- and post-migratory movements. *Ardea* 96: 159–171.
- Strandberg R., Klaassen R.H.G., Hake M. & Alerstam T. 2010. How hazardous is the Sahara Desert crossing for migratory birds? Indications from satellite tracking of raptors. *Biol. Lett.* 6: 297–300.
- Studds C.E. & Marra P.P. 2005. Nonbreeding habitat occupancy and population processes: An upgrade experiment with a migratory bird. *Ecology* 86: 2380–2385.
- Studds C.E. & Marra P.P. 2011. Rainfall-induced changes in food availability modify the spring departure programme of a migratory bird. *Proc. R. Soc. B* 278: 3437–3443.
- Suorsa P., Huhta E., Nikula A., Nikinmaa M., Jäntti A., Helle H. & Hakkareinen H. 2003. Forest management is associated with physiological stress in an old-growth forest passerine. *Proc. Royal Soc. B* 2003: 963–969.
- Sutherland W. J. 1988. The heritability of migration. *Nature* 334: 471–472.

- Sutherland W.J. 1998. Evidence for flexibility and constraint in migration systems. *J. Avian Biol.* 29: 441–446.
- Sutherland W.J., Pullin A.S., Dolman P.M. & Knight T.M. 2004. The need for evidence-based conservation. *TREE* 19: 305–308.
- Székely T., Reynolds J.D. & Figuerola J. 2000. Sexual size dimorphism in shorebirds, gulls, and alcids: the influence of sexual and natural selection. *Evolution* 54: 1404–1413.
- Székely T., Weissing F.J. & Komdeur J. 2014a. Adult sex ratio variation: implications for breeding system evolution. *J. Evol. Biol.* 27: 1500–1512.
- Székely T., Liker A., Freckleton R.P., Fichtel C. & Kappeler P.M. 2014b. Sex-biased survival predicts adult sex ratio variation in wild birds. *Proc. Royal Soc. B.* 281: 20140342.
- T**
- Tavecchia G., Pradel R., Boy V., Johnson A.R. & Cézilly F. 2001. Sex- and age-related variation in survival and cost of first reproduction in Greater Flamingos. *Ecol.* 82: 165–174.
- Taylor C.M., Belušić D., Guichard F., Parker D.J., Vischel T., Bock O., Harris P.P., Janicot S., Klein C. & Panthou G. 2017. Frequency of extreme Sahelian storms tripled since 1982 in satellite observations. *Nature* 544: 475–478.
- Tedeschi A., Sorrenti M., Bottazzo M., Spagnesi M., Telletxea I., Ibáñez R., Tormen N., De Pascalis F., Guidolin L. & Rubolini D. 2019. Interindividual variation and consistency of migratory behavior in the Eurasian woodcock. *Current Zoology* 66: 155–163.
- Teitelbaum C.S., Converse S.J., Fagan W.F., Bohning-Gaese K., O'Hara R.B., Lacy A.E. & Mueller T. 2016. Experience drives innovation of new migration patterns of whooping cranes in response to global change. *Nat. Comm.* 7: 12793.
- Therneau T.M. & Lumley T. 2015. *Survival Analysis*. Available online at: <http://lme4.r-forge.r-project.org> (accessed November 1, 2015).
- Thomas G.H., Székely T. & Reynolds J.D. 2007. Sexual conflict and the evolution of breeding systems in shorebirds. *Adv. Study Behav.* 37: 279–342.
- Thorup K., Alerstam T., Hake M. & Kjellen N. 2003. Bird orientation: compensation for wind drift in migrating raptors is age dependent. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: S8–S11.
- Thorup K. & Rabøl J. 2007. Compensatory behaviour after displacement in migratory birds. A meta-analysis of cage experiments. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61: 825–841.
- Thorup K., Bisson I.-A., Bowlin M.S., Holland R.A., Wingfield J.C., Ramenofsky M. & Wikelski M. 2007. Evidence for a navigational map stretching across the continental U.S. in a migratory songbird. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 18115–18119.
- Thorup K., Ortqvad T.E., Rabøl J., Holland R.A., Tøttrup A.P. & Wikelski M. 2011. Juvenile songbirds compensate for displacement to oceanic islands during autumn migration. *PLoS One*, 6: e17903.
- Tjørve E. & Tjørve K.M.C. 2010. Shapes and functions of bird-growth models: how to characterize chick postnatal growth. *Zoology* 113: 326–333.
- Toews D.P.L., Taylor S.A., Streby H.M., Kramer G.R. & Lovette I.J. 2019. Selection on VPS13A linked to migration in a songbird. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 116: 18272–18274.
- Tombre I.M., Oudman T., Shimmings P., Griffin L. & Prop J. 2019. Northward range expansion in spring-staging barnacle geese is a response to climate change and population growth, mediated by individual experience. *Glob. Change Biol.* 25: 3680–3693.
- Townshend D.J. 1982. The Lazarus syndrome in grey plovers. *Wader Study Group Bull.* 34: 11–12.
- Trierweiler C., Klaassen R.H.G., Drent R.H., Exo K.M., Komdeur J., Bairlein F. & Kok B.J. 2014. Migratory connectivity and population-specific migration routes in a long distance migratory bird. *Proc. R. Soc. B.* 281: 20132897.
- Trimbos K.B., Doorenweerd C., Kraaijeveld K., Musters C.J.M., Groen N.M. & de Knijff P. 2014. Patterns in nuclear and mitochondrial DNA reveal historical land recent isolation in the Black-tailed Godwit (*Limosa limosa*). *PLoS ONE* 9: e83949.
- Trochet A., Legrand D., Larranaga N., Ducatez S., Calvez O., Cote J., Clobert J. & Baguette M. 2013. Population sex ratio and dispersal in experimental, two-patch metapopulations of butterflies. *J. Anim. Ecol.* 82: 946–955.
- U**
- Underwood T.J. & Roth R.R. 2002. Demographic variables are poor indicators of Wood Thrush productivity. *Condor* 104: 92–102.
- V**
- van Balen J.H. 1959. Over de voortplanting van de Grutto, *Limosa limosa* L. *Ardea* 47: 76–86.
- van der Velde M., Haddrath O., Verkuil Y.I., Baker A.J. & Piersma T. 2017. New primers for molecular sex identification of waders. *Wader Study* 124: 147–151.
- Van Doren B.M. & Horton K.G. 2018. A continental system for forecasting bird migration. *Science* 361: 1115–1118.
- Vansteelant W.M.G., Kekkonen J. & Byholm P. 2017. Wind conditions and geography shape the first outbound migration of juvenile honey buzzards and their distribution across sub-Saharan Africa. *Proc. R. Soc. B* 284: 1–9.
- Vansteelant W.M.G., Shamoun-Baranes J., van Manen W., van Diermen J. & Bouten W. 2017. Seasonal detours by soaring migrants shaped by wind regimes along the East Atlantic Flyway. *J. Anim. Ecol.* 86: 179–191.
- van Wijk R.E., Bauer S. & Schaub M. 2016. Repeatability of individual migration routes, wintering sites, and timing in a long-distance migrant bird. *Ecol. Evol.* 6: 8679–8685.
- Vaisanen R.A., Hilden O., Soikkeli M. & Vuolanto S. 1972. Egg dimension variation in five wader species: the role of heredity. *Ornis Fenn.* 49: 25–44.
- Vardanis Y., Klaassen R.H.G., Strandberg R. & Alerstam, T. 2011. Individuality in bird migration: routes and timing. *Biol. Lett.* 7: 502–505.
- Vardanis Y., Nilsson J.Å., Klaassen R.H.G., Strandberg R. & Alerstam T. 2016. Consistency in long-distance bird migration: contrasting patterns in time and space for two raptors. *Anim. Behav.* 113: 177–187.
- Vedder O., Dekker A.L., Visser G.H. & Dijkstra C. 2005. Sex-specific energy requirements in nestlings of an extremely sexually size dimorphic bird, the European sparrowhawk (*Accipiter nisus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 58: 429–436.
- Velando A. 2002. Experimental manipulation of maternal effort produces differential effects in sons and daughters: implications for adaptive sex ratios in the Blue-footed Booby. *Behav. Ecol.* 13: 443–449.

- Verhoeven M.A., Loonstra A.H.J., Hooijmeijer J.C.E.W., Masero J.A., Piersma T. & Senner N.R. 2018. Generational shift in northward staging site use by a long-distance migratory bird. *Biol. Lett.* 14: 20170663.
- Verhoeven M.A., Loonstra A.H.J., Hooijmeijer J.C.E.W., Masero J.A., Piersma T. & Senner N.R. 2018b. Data from: Generational shift in spring staging site use by a long-distance migratory bird. Dryad Digital Repository. (<http://dx.doi.org/10.5061/dryad.pc1b6>)
- Verhoeven M.A., Loonstra A.H.J., Senner N.R., McBride A.D., Both C. & Piersma T. 2019a. Variation from an unknown source: large inter-individual differences in migrating Black-tailed Godwits. *Front. Ecol. Evol.* 7:31.
- Verhoeven M.A., Loonstra A.H.J., McBride A.D., Tinbergen J.M., Kentie R., Hooijmeijer J.C.E.W., Both C., Senner N.R. & Piersma T. 2019b. Variation in egg size of Black-tailed Godwits. *Ardea* 107: 291–302.
- Verhoeven M.A., Loonstra A.H.J., McBride A.D., Torres P.M., Kaspersma W., Hooijmeijer J.C.E.W., van der Velde E., Both C., Senner N.R. & Piersma T. 2020. Geolocators lead to better measures of timing and reneesting in Black-tailed Godwits and reveal the bias of traditional observation methods. *J. Avian Biol.*
- Verhoeven M.A., Loonstra A.H.J., McBride A.D., Both C., Senner N.R. & Piersma T. 2020. Migration routes, stopover sites and non-breeding destinations of adults Black-tailed godwits breeding in southwest Fryslân in 2015–2015. *Under review.*
- Verhoeven M.A., Loonstra A.H.J., McBride A.D., Kaspersma W., Hooijmeijer J., Senner N.R., Both C. & Piersma T. Age-dependent timing and routes demonstrate developmental plasticity in a long-distance migratory bird. *J. Anim. Ecol.* *Under review.*
- Verhulst S. & Nilsson J-Å. 2008. The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Phil. Trans. R Soc. Lond. B* 363: 399–410.
- Verkuil Y.L., Trimbos K., Haddrath O., Baker A.J. & Piersma T. 2009. Characterization of polymorphic microsatellite DNA markers in the black-tailed godwit (*Limosa limosa*: Aves). *Mol. Ecol. Resour.* 9: 1415–1418.
- Verstrael T.J. 1987. Weidevogelonderzoek in Nederland: een overzicht van het Nederlandse weidevogelonderzoek 1970–1985. Nationale Raad voor Landbouwkundig Onderzoek, 's-Gravenhage.
- Villegas A., Masero J.A., Corbacho C., Gutiérrez J.S., Albano N. & Sánchez-Guzmán J.M. 2013. Sex-specific vulnerability to breeding conditions in chicks of the sexually monomorphic Gull-billed Tern. *J. Ornithol.* 154: 431–439.
- de Villemereuil P., Gimenez O. & Doligez B. 2013. Comparing parent-offspring regression with frequentist and Bayesian animal models to estimate heritability in wild populations: a simulation study for Gaussian and binary traits. *Methods Ecol. Evol.* 4: 260–275.
- W**
- Wallraff H.G. 1977. Selected aspects of migratory orientation in birds. *Vogelwarte* 29: 64–76.
- Ward M.P., Benson T.J., Deppe J., Zenzal T.J., Diehl R.H., Celis-Murillo A., Bolus R. & Moore F.R. 2018. Estimating apparent survival of songbirds crossing the Gulf of Mexico during autumn migration. *Proc. R. Soc. B.* 285: 20181747.
- Warnock N. 2010. Stopping vs. staging: The difference between a hop and a jump. *J. Avian Biol.* 41: 621–626.
- Watts B.D., Smith F.M., Hamilton D.J., Keyes T., Paquet J., Pirie-Dominix L., Rausch J., Truitt B., Winn B. & Woodard P. 2019. Seasonal variation in mortality rates for Whimbrels (*Numenius phaeopus*) using the Western Atlantic Flyway. *Condor.* 121: 1–13.
- Weatherhead P.J. & Teather K.L. 1991. Are skewed fledgling sex ratios in sexually dimorphic birds adaptive. *Am. Nat.* 138: 1159–1172.
- Weatherhead P.J. & Teather K.L. 1994. Sexual size dimorphism and egg-size allometry in birds. *Evolution* 48: 671–678.
- Webster M.S., Marra, P.P., Haig S.M., Bensch S. & Holmes R.T. 2002. Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trends Ecol. Evol.* 17: 76–83.
- Webster M.S. & Marra P.P. 2005. The importance of understanding migratory connectivity and seasonal interactions. In R. Greenberg & P. P. Marra (Eds.), *Birds of two worlds: The ecology and evolution of migration* (pp. 199–209). Baltimore, MD: John Hopkins University Press.
- Wedekind C. 2002. Manipulating sex ratios for conservation: short-term risks and long-term benefits. *Anim. Conserv.* 5: 13–20.
- Wehner R. 1998. Navigation in context: grand theories and basic mechanisms. *J. Avian Biol.* 29: 370–386.
- Weidinger K. 2006. Validating the use of temperature data loggers to measure survival of songbird nests. *J. Field Ornithol.* 77: 357–364.
- Weimerskirch H., Salamolard M., Sarrazin F. & Jouventin P. 1993. Foraging strategy of wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. *Auk* 110: 325–342.
- Weimerskirch H., Lallemand J. & Martin J. 2005. Sex ratio variation in a monogamous long-lived bird, the Wandering Albatross. *J. Anim. Ecol.* 74: 285–291.
- Weimerskirch H., Louzao M., de Grissac S. & Karine D. 2012. Changes in wind pattern alter albatross distribution and life-history traits. *Science* 335: 211–214.
- Weimerskirch H., Delord K., Guitteaud A., Phillips R.A. & Pinet P. 2015. Extreme variation in migration strategies between and within Wandering Albatross populations during their sabbatical year, and their fitness consequences. *Sci. Rep.* 5: 8853.
- West-Eberhard M.J. 2003. *Developmental plasticity and evolution.* Oxford Univ. Press, New York.
- Wellbrock A.H.J., Bauch C., Rozman J. & Witte K. 2017. 'Same procedure as last year?' Repeatedly tracked swifts show individual consistency in migration pattern in successive years. *J. Av. Biol.* 48: 897–903.
- White G.C. & Burnham K.P. 1999. Program MARK: survival estimation from population of marked animals. *Bird Study* 46: S120–S139.
- Wickham H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis.* Springer-Verlag, New York City, NY, USA.
- Wikelski M., Kays R.W., Kasdin N.J., Thorup K., Smith J.A. & Swenson G.W. 2007. Going wild: what a global small-animal tracking system could do for experimental biologists. *J. Exp. Biol.* 210: 181–186.
- Wilcove D.S. & Wikelski M. 2008. Going, going, gone: is animal migration disappearing? *PLoS Biol.* 6:e188.
- Williams T.D. 1994. Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds : effects on offspring fitness. *Biol. Rev.* 68: 35–59.

- Williams T.D. 2005. Mechanisms underlying costs of egg production. *BioScience* 55: 39–48.
- Williams T.D. 2012. *Physiological Adaptations for Breeding in Birds*. Princeton University Press, Princeton.
- Wiltschko W. & Gwinner E. 1974. Evidence for an innate magnetic compass in Garden Warblers. *Naturwissenschaften* 61: 406.
- Wiltschko W. 1977. Der Magnetkompass? der Zugvögel und seine biologische Bedeutung. *Vogelwarte* 29: 76–82.
- Wiltschko W. & Wiltschko R. 1978. A theoretical model for migratory orientation and homing in birds. *Oikos* 30: 177–187.
- Wiltschko R. & Wiltschko W. 1982. The role of outward journey information in the orientation of homing pigeons. In: Papi, F. and Wallraff, H.G. (eds.), *Avian navigation*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 239–252.
- Wiltschko R. & Wiltschko W. 1985. Pigeon homing: change in navigational strategy during ontogeny. *Anim. Behav.* 33: 583–590.
- Wiltschko W. & Wiltschko R. 1988. Magnetic orientation in birds. *Curr. Ornithol.* 5: 67–120.
- Wiltschko R. & Wiltschko W. 2003. Avian navigation: from historical to modern concepts. *Anim. Behav.* 65: 257–272.
- Wiltschko R. & Wiltschko W. 2009. Avian navigation. *Auk* 126: 717–743.
- Wiltschko R. & Wiltschko W. 2015. Avian navigation: a combination of innate and learned mechanisms. *Adv. Study Behav.* 47: 229–310.
- Winger B.M., Auteri G.G., Pegan T.M. & Weeks B.C. 2019. A long winter for the Red Queen: rethinking the evolution of seasonal migration. *Biol. Rev.* 94: 737–752.
- Winger B.M., Weeks B.C., Farnsworth A., Jones A.W., Hennen M. & Willard D.E. 2019. Nocturnal flight-calling behaviour predicts vulnerability to artificial light in migratory birds. *Proc. R. Soc. B.* 286: 20190147.
- Winkler D.W. & Allen P.E. 1996. The seasonal decline in Tree Swallow clutch size: physiological constraint or strategic adjustment? *Ecology* 77: 922–932.
- Winkler D.W., Jørgensen C., Both C., Houston A.I., McNamara J.M., Levey D.J., Partecke J., Fudickar A., Kacelnik A., Roshier D. & Piersma T. 2014. Cues, strategies, and outcomes: how migrating vertebrates track environmental change. *Move. Ecol.* 2: 10.
- Winkler D.W., Shamoun-Baranes J. & Piersma T. 2016. Avian migration and dispersal. In: Lovette, I.J. & Fitzpatrick, J.W. (eds), *Cornell Lab of Ornithology handbook of bird biology*, Wiley, Chichester, pp. 452–492.
- Winkler D.W., Gandoy F.A., Areta J.I., Iliff M.J., Rakhimberdiev E., Kardynal K.J. & Hobson K.A. 2017. Long-distance range expansion and rapid adjustment of migration in a newly established population of Barn Swallows breeding in Argentina. *Curr. Biol.* 27: 1080–1084.
- Wotherspoon S., Sumner M. & Lisovski S. 2013. Basic Data Processing for Light Based Geolocation Archival Tags. Available online at: <https://github.com/SWotherspoon/BAStag> (accessed April 24, 2018).
- Wray G.A., Hoekstra H.E., Futuyma D.J., Lenski R.E., Mackay T.F.C., Schluter D. & Strassmann J.E. 2014. Does evolutionary theory need a rethink? No, all is well. *Nature* 514: 161–164.
- Wymenga E., Griffioen R. & Engelmoer M. 2000. Het meten van resultaten van weidevogelpakketten in de Subsidieregeling Agrarisch Natuurbeheer. A&W-rapport 226. Altenburg and Wymenga, Veenwouden.
- X**
- Xu R. 2003. Measuring explained variation in linear mixed effects models. *Stat. Med.* 22: 3527–3541.
- Y**
- Yackel Adams A.A., Skagen S.K. & Adams R.D. 2001. Movements and survival of lark bunting fledglings. *Condor* 103: 643–647.
- Yom-Tov T. 2008. An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis* 143: 133–143.
- Z**
- Zhang L. & Liu X. 2013. Ontogenetic mechanisms underlying sexual size dimorphism in Urodele amphibians: an across-species approach. *Curr. Zool.* 59: 142–150.
- Zimmerman G.S., Gutierrez R. J. & Lahaye W.S. 2007. Finite study areas and vital rates: sampling effects on estimates of spotted owl survival and population trends. *J. Appl. Ecol.* 44: 963–971.
- Zwarts L., Bijlsma R.G., van der Kamp J. & Wymenga E. 2009. *Living on the edge: Wetlands and birds in a changing Sahel*. KNNV Uitgeverij, Zeist, Utrecht, The Netherlands.

Author affiliations and addresses

José M. Abad-Gómez & José A. Masero

Conservation Biology Research Group, Department of Anatomy, Cell Biology and Zoology, Faculty of Sciences, University of Extremadura, Badajoz, Spain.

José A. Alves^{1,2}

DBIO/CESAM Centre for Environmental and Marine Studies, University of Aveiro, Campus Universitário de Santiago, Aveiro, Portugal, and South Iceland Research Centre, University of Iceland, Fjölheimar, Selfoss, Iceland.

Christiaan Both, Julia I. Camacho, Joslyn C.E.W Hooijmeijer, Ruth A. Howison, Wiebe Kaspersma, Rosemarie Kentie¹, A.H. Jelle Loonstra, Pablo Macias, Alice D. McBride, Theunis Piersma¹, Ester Schaaf, Nathan R. Senner¹, Joost M. Tinbergen, Egbert van der Velde, Mo A. Verhoeven & Yvonne I. Verkuil
Conservation Ecology Group, Groningen Institute for Evolutionary Life Sciences, University of Groningen, P.O. Box 11103, 9700 CC Groningen, The Netherlands.

Rosemarie Kentie², Thomas Oudman¹ & Theunis Piersma²

NIOZ Royal Netherlands Institute for Sea Research, Department of Coastal Systems, and Utrecht University, P.O. Box 59, 1790 AB Den Burg, Texel, The Netherlands,

Rosemarie Kentie³

Department of Zoology, University of Oxford, Oxford, OX1 3PS, UK.

Thomas Oudman²

School of Biology, University of St Andrews, Sir Harold Mitchell Building, St Andrews, Fife, KY16 9TF, UK.

Afonso Rocha

Department of Life Sciences, Marine and Environmental Research Centre, University of Coimbra, Coimbra, Portugal.

Nathan R. Senner²

Department of Biological Sciences, University of South Carolina, 715 Sumter Street, Columbia, South Carolina, USA 29208.

Maria Stager

Division of Biological Sciences, University of Montana, Missoula, MT, United States.

Marco van der Velde

Behavioural and Physiological Ecology Group, Groningen Institute for Evolutionary Life Sciences, University of Groningen, P.O. Box 11103, 9700 CC Groningen, The Netherlands.

Adam Zbyryt

The Polish Society for Bird Protection (PTOP), Ciepła, 17, 15-471 Białystok, Poland.

List of publications – Mo Verhoeven

Refereed journals

- Senner, N.R., **Verhoeven, M.A.**, Hooijmeijer, J.C.E.W. & Piersma, T. 2015. Just when you thought you knew it all: New evidence for flexible breeding patterns in continental black-tailed godwits. *Wader Study* 122: 18–24.
- Senner N.R., **Verhoeven, M.A.**, Abad-Gómez J.M., Gutiérrez J.S., Hooijmeijer J.C.E.W., Kentie R., Masero J.A., Tibbitts T.L. & Piersma T. 2015a. When Siberia came to The Netherlands: the response of Black-tailed Godwits to a rare spring weather event. *J. Anim. Ecol.* 84: 1164–1176.
- Verhoeven, M.A.**, van Eerbeek J., Hassell C. J. & Piersma T. 2016. Fuelling and moult in Red Knots before northward departure: A visual evaluation of differences between ages, sexes and subspecies. *Emu* 116: 158–167.
- Kentie R., Senner N.R., Hooijmeijer J.C.E.W., Márquez-Ferrando R., Figuerola J., Masero J.A., **Verhoeven, M.A.** & Piersma T. 2016. Estimating the size of the Dutch breeding population of continental black-tailed godwits from 2007–2015 using resighting data from spring staging sites. *Ardea* 104: 213–225.
- Rakhimberdiev E., Senner N.R., **Verhoeven, M.A.**, Winkler D. W., Bouten W. & Piersma T. 2016. Comparing inferences of solar geolocation data against high-precision GPS data: Annual movements of a double-tagged black-tailed godwit. *J. Avian Biol.* 47: 589–596.
- Kentie R., Marquez-Ferrando R., Figuerola J., Gangoso L., Hooijmeijer J.C.E.W., Loonstra A.H.J., Robin F., Sarasa M., Senner N.R., Valkema H., **Verhoeven, M.A.** & Piersma T. 2017. Does wintering north or south of the Sahara correlate with timing and breeding performance in Black-tailed Godwits? *Ecol. Evol.* 7: 1–9.
- Loonstra A.H.J., **Verhoeven, M.A.** & Piersma T. 2018. Sex-specific growth in chicks of the sexually dimorphic Black-tailed Godwit. *Ibis* 160: 89–100.
- Márquez-Ferrando R., Remisiewicz M., Masero J. A., Kentie R., Senner N.R., **Verhoeven, M.A.**, Hooijmeijer J.C.E.W., Pardal S., Sarasa M., Piersma T. & Figuerola, J. 2018. Primary moult of continental Black-tailed Godwits *Limosa limosa limosa* in the Doñana wetlands, Spain. *Bird Study* 65: 132–139
- Verhoeven, M.A.**, Loonstra A.H.J., Hooijmeijer J.C.E.W., Masero J.A., Piersma T. & Senner N.R. 2018. Generational shift in spring staging site use by a long-distance migratory bird. *Biol. Lett.* 14: 20170663.
- Senner N.R., Stager M., **Verhoeven, M.A.**, Cheviron Z.A., Piersma T. & Bouten W. 2018. High-altitude shorebird migration in the absence of topographical barriers: Avoiding high air temperatures and searching for profitable winds. *Proc. R. Soc. Lond. B* 285: 1881.
- Kentie R., Coulson T., Hooijmeijer J.C.E.W., Howison R.A., Loonstra A.H.J., **Verhoeven, M.A.**, Both C. & Piersma T. 2018. Warming springs and habitat alteration interact to impact timing of breeding and population dynamics in a migratory bird. *Glob. Change Biol.* 24: 5292–5303.
- Verhoeven, M.A.**, Loonstra A.H.J., Senner N.R., McBride A.D., Both C. & Piersma T. 2019. Variation from an unknown source: large inter-individual differences in migrating Black-tailed Godwits. *Front. Ecol. Evol.* 7: 31.
- Loonstra A.H.J., **Verhoeven, M.A.**, Senner N.R., Hooijmeijer J.C.E.W., Piersma T. & Kentie R. 2019. Natal habitat and sex-specific survival rates result in a male-biased adult sex ratio. *Behav. Ecol.* 30: 843–851.
- Senner N.R., **Verhoeven, M.A.**, Abad-Gomez J.M., Alves J.A., Hooijmeijer J.C.E.W., Howison R.A., Kentie R., Loonstra A.H.J., Masero J.A., Rocha A., Stager M. & Piersma T. 2019. High migratory survival and highly variable migratory behavior in Black-tailed Godwits. *Front. Ecol. Evol.* 7: 96
- Loonstra A.H.J., **Verhoeven, M.A.**, Senner N.R., Both C. & Piersma T. 2019. Adverse wind conditions during northward Sahara crossings increase the in-flight mortality of Black-tailed Godwits. *Ecol. Lett.* 22: 2060–2066.
- Loonstra A.H.J., **Verhoeven, M.A.**, Zbyryt A., Schaaf E., Both C. & Piersma T. 2019. Individual Black-tailed Godwits do not stick to single routes: a hypothesis on how low population densities might decrease social conformity. *Ardea* 108: 251–261.
- Verhoeven, M.A.**, Loonstra A.H.J., McBride A.D., Tinbergen J.M., Kentie R., Hooijmeijer J.C.E.W., Both C., Senner N.R. & Piersma T. 2019. Variation in egg size of Black-tailed Godwits. *Ardea* 108: 291–302.
- Verhoeven, M.A.**, Loonstra A.H.J., McBride A.D., Macias P., Kaspersma W., Hooijmeijer J.C.E.W., van der Velde E., Both C., Senner N.R. & Piersma T. 2020. Geolocators lead to better measures of timing and reneating in Black-tailed Godwits and reveal the bias of traditional observational methods. *J. Avian Biol.* 51: 02259.
- Piersma T., Loonstra A.H.J., **Verhoeven, M.A.** & Oudman T. 2020. Rethinking classic starling displacement experiments: evidence for innate or for learned migratory directions? *J. Avian Biol.* 51: 02337.
- Winkler, D.W., Hallinger, K.K., Pegan, T.M., Taff, C.C., **Verhoeven, M.A.**, Chang van Oordt, D., Stager, M., Uehling, J.J., Vitousek, M.N., Andersen, M.J., Ardia, D.R., Belmaker, A., Ferretti, V., Forsman, A.M., Gaul, J.R., Llambias, P.E., Orzechowski, S.C., Shipley, J.R., Wilson, M. & Yoon, H.S. 2020. Full lifetime perspectives on the costs and benefits of lay date variation in tree swallows. *Ecology* 101:e03109.
- Verhoeven, M.A.**, Loonstra A.H.J., McBride A.D., Both C., Senner N.R. & Piersma T. 2020. Migration routes, stopping sites, and non-breeding destinations of adult Black-tailed Godwits breeding in southwest Fryslân in 2015–2018. *J. Ornithol.* *in press*.

List of publications – Jelle Loonstra

Refereed journals

- van den Hout P.J., **Loonstra A.H.J.**, Veen J. & Piersma T. 2013. Very pale Bar-tailed Godwit killed by Peregrine: evidence for the oddity effect? *Wader Study Group Bull.* 120: 136–137.
- Loonstra A.H.J.**, Piersma T. & Reneerkens J. 2016. Staging duration and passage population size of Sanderlings in the Western Dutch Wadden Sea. *Ardea* 104: 49–61.
- Lourenço P.M., Alves J.A., Reneerkens J., **Loonstra A.H.J.**, Potts P.M., Granadeiro J.P. & Catry T. 2017. Influence of age and sex on winter site fidelity of Sanderlings *Calidris alba*. *PeerJ* 4: e2517.
- Onrust J., **Loonstra A.H.J.**, Schmaltz L.E., Verkuil Y.I., Hooijmeijer J.C.E.W. & Piersma T. 2017. Detection of earthworm prey by Ruff *Philomachus pugnax*. *Ibis* 159: 647–656.
- Kentie R., Marquez-Ferrando R., Figuerola J., Gangoso L., Hooijmeijer J.C.E.W., **Loonstra A.H.J.**, Robin F., Sarasa M., Senner N.R., Valkema H., Verhoeven M.A. & Piersma T. 2017. Does wintering north or south of the Sahara correlate with timing and breeding performance in Black-tailed Godwits? *Ecol. Evol.* 7: 1–9.
- Schmaltz L.E., **Loonstra A.H.J.**, Wymenga E., Hobson K.A. & Piersma T. 2018. Quantifying the non-breeding provenance of staging Ruffs, *Philomachus pugnax*, using stable isotope analysis of different tissues. *J. Ornithol.* 159: 191–203.
- Loonstra A.H.J.**, Verhoeven M.A. & Piersma T. 2018. Sex-specific growth in chicks of the sexually dimorphic Black-tailed Godwit. *Ibis* 160: 89–100.
- Verhoeven M.A., **Loonstra A.H.J.**, Hooijmeijer J.C.E.W., Masero J.A., Piersma T. & Senner N.R. 2018. Generational shift in spring staging site use by a long-distance migratory bird. *Biol. Lett.* 14: 20170663.
- Kentie R., Coulson T., Hooijmeijer J.C.E.W., Howison R.A., **Loonstra A.H.J.**, Verhoeven M.A., Both C. & Piersma T. 2018. Warming springs and habitat alteration interact to impact timing of breeding and population dynamics in a migratory bird. *Glob. Change Biol.* 24: 5292–5303.
- Verhoeven M.A., **Loonstra A.H.J.**, Senner N.R., McBride A.D., Both C. & Piersma T. 2019. Variation from an unknown source: large inter-individual differences in migrating Black-tailed Godwits. *Front. Ecol. Evol.* 7: 31.
- Loonstra A.H.J.**, Verhoeven M.A., Senner N.R., Hooijmeijer J.C.E.W., Piersma T. & Kentie R. 2019. Natal habitat and sex-specific survival rates result in a male-biased adult sex ratio. *Behav. Ecol.* 30: 843–851.
- Senner N.R., Verhoeven M.A., Abad-Gomez J.M., Alves J.A., Hooijmeijer J.C.E.W., Howison R.A., Kentie R., **Loonstra A.H.J.**, Masero J.A., Rocha A., Stager M. & Piersma T. 2019. High migratory survival and highly variable migratory behavior in Black-tailed Godwits. *Front. Ecol. Evol.* 7: 96 (2019).
- Loonstra A.H.J.**, Verhoeven M.A., Senner N.R., Both C. & Piersma T. 2019. Adverse wind conditions during northward Sahara crossings increase the in-flight mortality of Black-tailed Godwits. *Ecol. Lett.* 22: 2060–2066.

- Loonstra A.H.J.**, Verhoeven M.A., Zbyryt A., Schaaf E., Both C. & Piersma T. 2019. Individual Black-tailed Godwits do not stick to single routes: a hypothesis on how low population densities might decrease social conformity. *Ardea* 108: 251–261.
- Verhoeven M.A., **Loonstra A.H.J.**, McBride A.D., Tinbergen J.M., Kentie R., Hooijmeijer J.C.E.W., Both C., Senner N.R. & Piersma T. 2019. Variation in egg size of Black-tailed Godwits. *Ardea* 108: 291–302.
- Piersma T., **Loonstra A.H.J.**, Verhoeven M.A. & Oudman T. 2020. Rethinking classic starling displacement experiments: evidence for innate or for learned migratory directions? *J. Avian Biol.* 51: 02337.
- Verhoeven M.A., **Loonstra A.H.J.**, McBride A.D., Macias P., Kaspersma W., Hooijmeijer J.C.E.W., van der Velde E., Both C., Senner N.R. & Piersma T. 2020. Geolocators lead to better measures of timing and reneesting in Black-tailed Godwits and reveal the bias of traditional observational methods. *J. Avian Biol.* 51: 02259.
- Verhoeven M.A., **Loonstra A.H.J.**, McBride A.D., Both C., Senner N.R. & Piersma T. 2020. Migration routes, stopping sites, and non-breeding destinations of adult Black-tailed Godwits breeding in southwest Fryslân in 2015–2018. *J. Ornithol.* *in press*.

Non-refereed journals and reports

- Reneerkens J., **Loonstra A.H.J.**, Spaans B. & Piersma T. 2012. Large numbers of Sanderlings *Calidris alba* from all directions near Griend in the Dutch Wadden Sea in late summer of 2011. *Limosa* 85: 73–79.
- Altenburg J.F., Huizenga M. & **Loonstra A.H.J.** 2017. Frequent counts and resightings of colour-ringed Black-tailed Godwits. *Limosa* 90: 3–12.

Samenvatting

Als een bioloog door één van de laatste door weidevogels bewoonde polders in Nederland loopt, gaat zijn of haar hart sneller kloppen van de veelvoud aan spannende observaties. Waar op een winterdag, zonder ganzen en andere vogels, het wellicht saai en koud is, stroomt het leven weer terug als de dagen beginnen te lengen in het voorjaar. Opeenvolgend zijn dan weer baltsende Kieviten, roepende Grutto's, Tureluurs, duikende Watersnippen en soms zelfs vechtende Kempnanen te bewonderen. Deze diversiteit aan fascinerende weidevogels roept een bijna een onbeperkte hoeveelheid aan vragen op. Alleen focussen op de Grutto, zoals we in dit proefschrift gedaan hebben lijkt daarom beperkt, maar gestoeld op het werk van vele voorgangers heeft dit juist de unieke mogelijkheid geboden om nog dieper in het leven van de Grutto te duiken.

Het belangrijkste doel van het in dit proefschrift gepresenteerde onderzoek is om beter inzicht te krijgen in de ecologie en het gedrag van de Grutto. Mede mogelijk gemaakt door de recente ontwikkeling van kleine en accurate zenders heeft ons onderzoek zich daarbij voornamelijk gericht op het zoeken van een verklaring voor de grote verschillen in migratiestrategieën tussen individuele Grutto's. Eerder onderzoek heeft laten zien dat deze verschillen ongrijpbaar groot zijn, zo overwintert een gedeelte van de in Nederland broedende Grutto's ten noorden van de Sahara terwijl andere Grutto's tweemaal per jaar de Sahara overvliegen. Maar niet alleen lijken individuele Grutto's grote onderlinge verschillen te hebben in hun overwinteringsplek, ook het moment waarop ze naar het zuiden migreren kan meer dan twee maanden verschillen tussen verschillende Grutto's. Om deze variatie in gedrag beter te leren begrijpen hebben we dit proefschrift opgedeeld in een drietal onderdelen, allereerst beschrijven en vergelijken we de geobserveerde variatie in migratie maar ook in andere gedragingen tussen individuen onder verschillende omstandigheden. Zo hebben we onder andere getracht te ontdekken of bepaalde verschillen verklaard kunnen worden door geslacht, overwinteringsstrategie of broedpopulatie. In het tweede gedeelte van dit proefschrift maken we een volgende stap en kijken we of er ook directe overle-

vingskosten en/of baten bestaan van bepaalde strategieën. Ten slotte is het laatste gedeelte van dit proefschrift erop gericht om individuele verschillen te verklaren met een ontogenetische benadering.

NATUURLIJKE VARIATIE IN GEDRAG

Om te beginnen laten we in **Hoofdstuk 2** zien dat er onder volwassen Grutto's veel variatie is in het moment waarop Grutto's migreren. Het noordwaartse vertrek vanuit West-Afrika vond plaats tussen november en maart. Doordat we de trek van 36 individuele Grutto's in meerdere jaren hebben waargenomen, konden we laten zien dat individuen ten opzichte van elkaar consistent verschillen in het moment waarop ze migreren. De aanzienlijke variatie in de timing van Grutto-trek is dus voornamelijk het resultaat van verschillen in gedrag tussen individuen en in mindere mate van jaarlijkse verschillen in individueel gedrag.

Naast de waargenomen temporele variatie in migratie, hebben we van 2015 tot en met 2018 36 volwassen Grutto's, die binnen een kilometer van elkaar broedden, met zenders gevolgd om in **Hoofdstuk 3** te laten zien dat ook de verschillen in ruimtegebruik van Grutto's buiten het broedseizoen voornamelijk het resultaat zijn van verschillen tussen individuen en in mindere mate van jaarlijkse verschillen binnen een individu. In West-Afrika is zowel binnen, als tussen jaren de gemiddelde kleinste afstand tussen individuen ongeveer 230 kilometer, terwijl dit binnen een individu maar 16 kilometer verschilt tussen jaren. De waargenomen variatie in het gebruik van de ruimte door de populatie is dus het resultaat van consistent gedrag van individuen en niet van individuen die elk jaar wat anders doen.

Als onderdeel van al deze vergelijkende studies om de oorzaken van de waargenomen variatie in trekgedrag onder in Nederland broedende Grutto's te begrijpen, nemen we in **Hoofdstuk 4** een volgende stap. In dit hoofdstuk beschrijven en vergelijken we de ruimtelijke en temporele variatie in migratie van Nederlandse Grutto's met Grutto's die in Polen broeden. Een opvallende bevinding is dat de in Polen broedende Grutto's

meer verschillende trekroutes gebruiken tijdens hun noord- en zuidwaartse trek, nog opzienbarender is dat individuele Poolse Grutto's vaker van trekroute veranderen. Omdat we van beide populaties niet weten welke routes individuen gedurende hun hele leven gevolgen hebben, was het helaas niet mogelijk om een sluitende verklaring te geven voor deze opvallende discrepantie. Wel hypothetiseren wij dat een mogelijke oorzaak zou kunnen liggen in het feit dat Poolse Grutto's in veel lagere dichtheden broeden dan Nederlandse vogels. Als gevolg hiervan is het mogelijk dat dit kan leiden tot een verschillend niveau van kanalisatie door sociale factoren tijdens de trekperiode.

Nadat we in de eerste hoofdstukken de grote verschillen in trekroutes van Grutto's beschrijven en deze verschillen in andere contexten plaatsen om hier een verklaring voor te vinden, is **Hoofdstuk 5** een eerste zijpad. We beschrijven hoe we, met behulp van verschillende moleculaire technieken, welke verschillende paring-systemen er zijn onder Grutto's broedend in Nederland. Wij hebben geen aanwijzingen gevonden dat er mannelijke en of vrouwelijke Grutto's zijn die er meerdere partners op na houden. Wel vonden we dat 6% van de onderzochte eieren gedumpt waren in een nest van een ander Grutto paar. Het is niet duidelijk waarom Grutto's eieren leggen in een nest van een ander paar. Mogelijk valt dit te verklaren doordat er nestpredatie plaatsvond tijdens de legfase of dat sommige Grutto's hun kansen spreiden.

In **Hoofdstuk 6** vergelijken we de precisie van twee verschillende onderzoeksmethodes die het broedgedrag van de Grutto meten, daarbij waren we voornamelijk geïnteresseerd in hoeverre beide methodes de herleg capaciteit van Grutto's correct weergaven. De eerste methode is de reeds vele jaren traditionele toegepaste methode van nesten zoeken, en nesten volgen van individueel gekleurde Grutto's. Bij de tweede methode is gebruik gemaakt van geolocators welke geplaatst zijn op de poten van Grutto's. De geolocators registreerden elke 5 minuten de lichtintensiteit en dus ook het (be)broeden van nesten door gedurende de dag donkere perioden te registreren. Met de traditionele observatiemethode werd de eerste leg en/of de herleg van individuen vaak gemist, geolocators daarentegen waren zeer accuraat en registreerden alle legsels. We laten zien, dat vanwege deze observatiefouten, ook sommige op traditionele observaties gebaseerde schattingen, zowel op populatie als op individueel niveau, onjuist waren.

Waarom leggen Grutto's eieren van verschillende grootte? Dit is de kernvraag van **Hoofdstuk 7**. Wederom concluderen we dat dit voornamelijk het resultaat

is van consistente verschillen in eigrootte tussen individuen. Wel laten we zien dat er een verband is tussen de eigrootte van dochters en moeders, dit impliceert dat een deel van de individuele variatie erfelijk is. De afwezigheid van duidelijke verschillen in eigrootte tussen jaren, binnen jaren en tussen locaties, maar ook de afwezigheid van een sterke relatie met lichaamsconditie maakt het onwaarschijnlijk dat de eigrootte een afspiegeling is van de conditie waarin het vrouwtje zich bevindt op het moment waarop de eieren worden gelegd. Nesten met kleinere eieren hadden een iets kleinere kans om uit te komen, maar de eigrootte was niet gerelateerd aan de kuikenoverleving. De legdatum is daarentegen wel sterk gerelateerd aan de nest- en kuikenoverleving.

FITNESS CONSEQUENTIES

Ondanks de verschillende beschrijvende vergelijkingen in het eerste gedeelte van ons proefschrift hebben we nog geen eenduidig antwoord gevonden voor de fascinerende hoeveelheid verschillen tussen individuele Grutto's. In het tweede gedeelte van dit proefschrift hebben we daarom gekeken of een gedeelte van deze verschillen verklaard kan worden door gerelateerde fitness consequenties.

In **Hoofdstuk 8** bevestigen we nogmaals dat er grote verschillen zitten in het trekgedrag van individuele Grutto's. Als we deze verschillen vergelijken met de gevonden verschillen binnen en tussen individuele Rosse Grutto's en Rode Grutto's, dan is zowel de variatie tussen als binnen individuen het grootst in Grutto's. Ook laten we zien dat Grutto's vergeleken met andere vogelsoorten een hogere overleving hebben tijdens de trek. Mogelijk is de grote variatie in trekgedrag tussen individuele Grutto's dus het resultaat van een relatief lage selectiedruk op trekgedrag. Ook al was de overleving tijdens de migratie relatief hoog, wel vonden we dat de dagelijkse overlevingskans tijdens de noordwaartse trek over de Sahara het laagst was. Er zat geen duidelijk patroon in de mortaliteit tijdens de noordwaartse trek over de Sahara wat suggereert dat de condities voor deze trek vaak goed zijn, maar soms niet.

Om deze laatste bevinding uit Hoofdstuk 8 verder te onderzoeken hebben we in **Hoofdstuk 9** gekeken of de sterfte van Grutto's tijdens het oversteken van de Sahara te relateren is aan de hoeveelheid tegenwind. Allereerst laten we zien dat de lage sterfte tijdens de zuidwaartse oversteek inderdaad verband lijkt te houden met het feit dat Grutto's tijdens de zuidwaartste oversteek meer meewind hebben dan gedurende de

noordwaartse oversteek. Inzoomend op de noordwaartse oversteek laten we ook zien dat Grutto's voornamelijk sterven tijdens deze oversteek wanneer ze relatief veel tegenwind hebben. Windomstandigheden tijdens de trek kunnen dus wel degelijk een invloed hebben de overleving tijdens de migratie.

In het laatste hoofdstuk van dit tweede gedeelte van dit proefschrift gaan we nader in op de vraag of mannelijke en vrouwelijke Grutto's een verschillende overlevingskans hebben gedurende hun leven. Gecombineerd met de relatieve hoeveelheid mannelijke en vrouwelijke kuikens bij uitkomen kunnen we daarnaast ook de relatieve hoeveelheid mannelijke en vrouwelijke Grutto's in de populatie schatten. In **Hoofdstuk 10** vonden we dat mannelijke kuikens en mannelijke volwassen Grutto's tijdens deze twee levensfasen een hogere overleving hebben dan hun vrouwelijke soortgenoten. Ondanks de observatie dat het aantal mannelijke en vrouwelijke kuikens bij uitkomen gelijk is laten we daarnaast zien dat er op dit moment een overschot aan mannelijke Grutto's is. Opvallend hierbij is dat dit voornamelijk komt door het verschil in overleving tussen volwassen mannen en vrouwen. De reden voor het gevonden verschil in overleving blijft helaas onbekend, maar wellicht dat veranderde omstandigheden tijdens het broedseizoen een belangrijke rol spelen in de gevonden verschillen.

ONTWIKKELING VAN GEDRAG – HET LEVENSLANG VOLGEN VAN GRUTTO'S

De vergelijkingen in het tweede gedeelte van dit proefschrift hebben tot een iets groter begrip geleid bij het begrijpen van de grote individuele verschillen tussen Grutto's. Maar nog steeds kunnen wij niet zeggen hoe de verschillen tot stand zijn gekomen, mede gestoeld op de bevinding van een beperkt aantal andere onderzoeken trekken wij in dit laatste gedeelte de stoute schoenen aan en hebben we gekeken of het antwoord wellicht ligt in de ontwikkeling van een individu.

In **Hoofdstuk 11** laten we zien dat de afname van het aantal Grutto's dat in Spanje pleistert en de samenvallende toename van het aantal Grutto's dat in Portugal pleistert niet wordt verklaard door een gelijkwaardige verschuiving in het trekgedrag van volwassen Grutto's noch door een verschil in de overleving of het reproductief succes van Grutto's die via Spanje of Portugal trekken. In plaats daarvan, laten we zien dat tijdens de verschuiving naar Portugal jonge Grutto's proportioneel meer via Portugal trokken dan adulten en dat dit proces de verschuiving van Spanje naar

Portugal ook kwantitatief verklaart. Dit laat zien dat jonge vogels de plasticiteit hebben om via Spanje of Portugal te trekken.

Om te leren hoe de vroege ontwikkeling van vogels invloed heeft op het trekgedrag hebben we in **Hoofdstuk 12** een uitstapje gemaakt door de resultaten en interpretatie van Albert Perdecks verplaatsings-experiment te bediscussiëren. In deze klassieke studie die net na de 2^{de} Wereldoorlog uitgevoerd is heeft Perdeck vele duizenden spreuwen gebruikt om te laten zien dat het voor ervaren vogels mogelijk was om te heroriënteren na een verplaatsing, onervaren vogels daarentegen konden dat niet. Zonder de suggestie van Perdeck is deze studie over de loop der tijd gebruikt als een bewijs voor de genetische predepositie van migratie. Echter in dit hoofdstuk beargumenteren wij dat deze stelling alleen bekrachtigd kan worden met een aantal vervolggexperimenten waarbij onder andere spreuwen gebruikt moeten worden die echt naïef zijn.

In **Hoofdstuk 13** hebben we gekeken naar de ontwikkeling van seksuele dimorfie in Grutto's. In dit hoofdstuk laten we aan de hand van groeiingen aan kuikens in gevangenschap zien dat de seksuele dimorfie van Grutto's zich al gedurende de kuikenfase ontwikkelt. Van belang is dus dat conditie-metingen van wilde kuikens altijd gecorrigeerd worden voor geslacht en leeftijd. Dit wordt verder onderstreept door de vinding dat vrouwelijke Grutto-kuikens een negatieve afwijking vertonen van het verwachte gewicht dan mannelijke Grutto-kuikens. Zonder te corrigeren voor geslacht en leeftijd zouden we tot andere resultaten gekomen zijn die een te positief beeld laten zien van de conditie van Grutto-kuikens in het huidige agrarische landschap.

In **Hoofdstuk 14** behandelen we de eerste zuidwaartse en noordwaartse trek van juveniele Grutto's. De timing van hun zuidwaartse trek was gerelateerd aan de uitkomstdatum en vond plaats nadat alle in die jaren gevolgd volwassen Grutto's waren vertrokken. Verder vlogen juvenielen vaker non-stop naar West-Afrika en hadden ze tijdens de trek een lagere overleving dan volwassen Grutto's. Ook de noordwaartse trek van onvolwassen Grutto's vond over het algemeen later plaats dan die van de volwassen vogels. Onvolwassen Grutto's bezochten op de trek ook locaties waar wij volwassen Grutto's niet eerder hadden geobserveerd. De overlevingskans was hierdoor niet lager. Dat de eerste zuidwaartse en noordwaartse trek van Grutto's zeer verschillend is van die van de volwassen Grutto's geeft waarschijnlijk aan dat Grutto's hun trek gedurende meerdere jaren tot een routine ontwikkelen.

Om een antwoord te krijgen op de vraag of ervaringen tijdens het vroege leven inderdaad een belangrijke oorzaak kunnen zijn van verschillende trekstrategieën, laten wij in **Hoofdstuk 15** de resultaten zien van een verplaatsings- en verdragingsexperiment met onervaren jonge Grutto's. Alle experimentele vogels zijn hierbij uitgebroed en opgefokt in gevangenschap en losgelaten als controle in Nederland of verplaatst naar Polen. We laten zien dat deze vogels zich tijdens de trek gaan gedragen zoals de populatie waarin ze losgelaten zijn. Trekrichting en overwinteringslocatie is dus niet rechtstreeks het resultaat van overerfbaarheid. Dit laatste hoofdstuk laat dus zien dat ervaringen tijdens het vroege leven gecombineerd met de flexibiliteit van jonge vogels leiden tot verschillende individuele trekstrategieën.

Al het werk dat in dit proefschrift gepresenteerd is heeft ons begrip rondom de ecologie en het gedrag van de Grutto vergroot. Ondanks het feit dat we nog maar

een stukje van de magische sluier rondom de Grutto opgelicht hebben, lijkt het antwoord op de vraag waarom trekstrategieën van Grutto's van elkaar verschillen voor een groot gedeelte te liggen in de vroege ontwikkeling van een individu en in de individuele mogelijkheid om op dat moment flexibel te zijn. In **Hoofdstuk 16**, grijpen wij de kans aan om ons onderzoek in een bredere context te zetten en aan te geven hoe toekomstig onderzoek aan de vogeltrek zou moeten worden ingericht om tot groter begrip te komen. In grote mate denken wij dat de gevoerde onderzoekslijn van dit proefschrift, waarin we een onderscheid maken tussen het kunnen van een individu en omgevingsafhankelijkheid van een individu, een zinvolle onderzoeksm manier is om verdere verschillen in trekstrategieën binnen en tussen soorten te onderzoeken. Ondanks de hiermee samenhangende gewaagde experimenten denken wij dat het noodzakelijk is om op deze manier verder te werken.

Acknowledgements / Dankwoord

Mo Verhoeven

I would like to thank all my mentors of the past 10 years. It all started when I met **Martin Bulla** during an undergraduate project. With him, I cultivated a taste for long days of fieldwork and never-ending discussions about ecology. During this same project I met **Theunis Piersma**. Studying migratory waders happened to be one of my longtime wishes, but at first I didn't dare ask Theunis about a potential MSc project. When I did take the leap, it only took Theunis a few seconds to suggest that I do a study on Red Knots in northwest Australia with **Chris Hassell**. Ignoring a number of university rules about first-year MSc students, Theunis created this possibility for me. Then he threw me into the deep end and allowed me to learn. It was the experience of a lifetime, and Chris became one of my favorite human beings. A year later, Theunis suggested I go and meet **David Winkler**, and once again left me to it. It was another success – I loved my time at Cornell. Engaging in active discussion with Wink was great, and I really enjoyed bouncing ideas off of him. This experience made all the difference because I have wanted to ask and ask and ask ever since. Thanks, Wink. Soon after that, **Joost Tinbergen** taught me the importance of being precise when asking and answering questions. He has continued to help me with this ever since. A little later, I met **Christiaan Both** – which was perfect timing because I was learning to ask questions and he possesses much interesting knowledge. He, too, has taken the time to help answer my questions ever since. Around this time, I asked Theunis whether it was possible to get a sort of pre-doctoral position. Again only seconds later, he offered me the chance to be a research assistant working with **Nathan Senner**. This too was a wonderful time. Nathan is a fantastic mentor who has taught me to think big and never give up. He became a good friend and is still always willing to help me in science and in life. And then the big moment came: Theunis was awarded the Spinoza Premium. He recruited Jelle, told us he had the money for us to do a PhD on the ontogeny of godwit behaviour, and threw us into the deep end

together. It was yet another fabulous experience. **Thank you for all of them, Theunis!**

Looking back at my PhD, I particularly cherish the long hours of fieldwork spent trying to accomplish our goals while discussing ecological topics at length. Most of these sweet days were with **Dr. Boss** and **Rusk & Deunsk**, and I look forward to more like them.

I also learned about the ease of finding likeminded and helpful people while doing fieldwork. This became clear to me after less than three minutes in a parking lot in Badajoz, when I met **Pipe, José, Jorge, Manolo**, and **Auxi**. It was the same in Alcochete with **Sara, José**, and **Afonso**, and in the Dümmer with **Heinrich** and **Johannes**. Thank you all for your help, and I look forward to crossing paths again.

Asking for and getting help is a lot easier when the other party is not concerned with their own agenda, but instead just want to lend a hand. I was lucky enough to experience this when looking for juvenile godwits with **Jan** on Ameland, **Bote** on Rytseterp, and **Murk** in Wommels. I also benefited hugely from the altruistic behaviour of **Ysbrand, Marycha, Atser, Raf, Jouke, Pieter, Bing-Run, Gjerryt, Ana, Daniel, Age, Pablo**, and **Tim**. You are inspirational!

And I had a lot (**A LOT!**) of help from students – which made this dissertation more fun and worthwhile. I'll try to start at the beginning and not forget anyone. In 2015: **Renske, Roy, Annabet, Lara, Wiebe**, and **Renate**; in 2016: **Lisa Rose, Jochem, Paulien, Wender, Iris, Michael**, and **Martijn**; in 2017: **Sarah, Femke, Florian, Amandine, Rutger**, and **Ana** and in 2018: **Joppe** and **Chris**. Thank you! I hope to meet again.

I always enjoyed getting together as a group with the rest of the field crew – drinking coffee, playing darts, cooking supper, going on the boat trips organized by

Riemer and **Ysbrand**. Moreover, a lot of our chapters are based on the efforts of fellow field crew members that I haven't mentioned yet: **Rinkje**, **Guillaume**, **Ruth**, **Siebe**, **Roos**, **René**, **Emma**, **Haije**, **Egbert** and their captain **Jos**. Thank you!

After the fieldwork eventually comes the officework. From the Haanmeer to desks and computers...clearly, the best parts of an office situation are the people involved! Let me start with **Joyce**, **Ingeborg**, and **Paul**: I never had to wait and you always helped! **Jesse**, thank you for being funny, serious, interesting, and inspiring. I also found many other altruistic ecologists in the office: **Yvonne**, **Julia**, **Eldar**, **Janne**, **Jelmer**, **Hacen**, **Richard**, **Marion**, **Pieter**, **Eva**, **Jeroen**, **Rienk**, **Margje**, **Marco**, **Roos**, **Thomas**, **Allert**, **Rob**, **Jan**, and **Raymond**. Thank you all for helping me enjoy my PhD.

It was a real privilege that **Dick Visser** helped with the graphs and the lay-out, and that **Jan van de Kam** supplied us with beautiful photographs. Thank you both – it looks great!

I am grateful to my parents **Oscar** and **Monique** for letting me develop without constraints. Being allowed and helped to pursue everything I wanted to was an enormous privilege. And along with my brother **Just**, they asked questions, shared their opinions, and helped me make it to the finish line.

Without a doubt, **Alice** made the biggest contribution by helping with everything – ideas, fieldwork, analyses, and yes: a lot of writing! But she was most helpful with feeling happy. Thank you.

Acknowledgements / Dankwoord

Jelle Loonstra

Grutto, dank voor je acrobatische vluchten, voor je grutto-grutto-grutto in het voorjaar, voor je oranje gloed, voor je mooie eieren, voor je donzige kuikens, voor je fascinerende migratie, voor de tijd die ik naar je heb mogen kijken en me over jou heb mogen verwonderen.

Blijf nog even bij ons!

Na een vijftal fantastische jaren besef ik met het schrijven van deze zin dat er een einde gekomen is aan een tijd die ik niet had willen missen en achteraf gezien vormend is geweest voor de rest van mijn leven. Maar met het terugkijken besef ik ook dat het afsluiten van deze tijd niet mogelijk was geweest zonder de hulp van een heleboel mensen!

Allereerst, **Mo (Mozes)**, de afgelopen vijf jaren waren zoals we vaker gezegd hebben: machtige jaren waarin we veel hebben geleerd, gepraat, gebaald, gelachen en geboer-out (ter voorkoming van een burn-out). Ik heb genoten van al die momenten waarop we in het veld waren om te kijken, te praten, te leren, van het slappe gelul in het kantoor om korte klappen te maken omtrent experimenten, ideeën, analyses en te schrijven stukjes (hierbij sorry aan alle andere kantoorgenoten voor de herrie) en natuurlijk wanneer we voor een welkome afwisseling voor de wetenschap aan het stropen waren op Schier. Zonder enige twijfel had ik er graag nog vijf jaar aan vastgeplakt! At the same time, I also want to thank **Alice (Alilllll/Alibellie)**, you're help in the field and with moreless every MS have been huge! Thank you for all your help and good company! I really hope that you can make it the 18th!

Theunis, onze eerste ontmoeting gaat terug naar de tijd dat ik nog op de middelbare school zat en ik jou een aantal vragen wou stellen over de kanoet. Natuurlijk kon dat, en gelijk nodigde je mij uit om een week mee te gaan voor een dikke week veldwerk op Griend met de Navicula. Het enthousiasme wat jij met je meebrengt is aanstekelijk en heeft mij mede doen bepalen het pad te belopen zoals ik dit heb gedaan. Dank voor alle mooie ervaringen en onderzoeken die

mede dankzij jou tot stand zijn gekomen! Verder wil ik je bedanken voor je wijsheid, kunde, fantastische tijd en vrijheid die je ons gegeven hebt om samen baanbrekend werk te doen, ik had het niet willen missen! Wie van ons drieën had na onze maaltijd in Gaast in 2015 gedacht dat we zover gekomen zouden zijn....

Christiaan, jou heb ik echt gezien als een copromotor en een ontzettend waardevolle mentor bij het schrijven van dit proefschrift en bedenken van experimenten. Dank voor je rust en wijze woorden die je meebrengt om stukken tot een goed einde te brengen. Je betrokkenheid en enthousiasme voor degelijk veldwerk zijn voor mij ontzettend waardevol geweest. Ik heb genoten van onze samenwerking en discussies, fijn om zoveel van je te hebben kunnen leren!

Nathan, after we first met in 2014, we continued to work together on a lot of manuscripts. Thank you for all your help, time, thinking (which is nowadays known as Senneriaans-thinking) and insightful comments.

Professors Helm, Gill and Kempenaers, thank you for taking part in the reading-committee. I hope you enjoyed reading all the Chapters...! **Bart** in het bijzonder wil ik jou bedanken voor de vele andere momenten waarop we contact hadden, ik heb groot respect voor de manier waarop jij onderzoek doet en de wereld beter leert te begrijpen!

Besides working in The Netherlands I had the opportunity to go abroad and look for Godwits in Spain, Poland and Germany. Thank you **Jose** and **Pipe** for your time, help, tapas and discussions about the development of salt-tolerance in Black-tailed Godwits. I will

never forget the white house in Extremadura, including all the peanuts we ate that night! **Heinrich** and **Johannes**, it was a pleasure to help you with all the work you are doing in the Dümmersee and I hope to come over more often. Finally, I would like to thank **Adam** and his **colleagues from PTOP** for their help with all the paperwork and actual fieldwork in Gródek.

Team Skries, veel van de gegevens die verzameld zijn voor dit proefschrift zijn ook door jullie verzameld. Daarom een grote dankzegging naar de vele uren die jullie onder leiding van **Jos** besteed hebben in het veld om naar Grutto's te kijken: **Atser, Egbert (Sik), Emma, Guillaume, Haije, Marycha, Rene, Riemer (seadde), Raf, Rinkje, Roos, Ruth, Siebe & Tim** dankewól allen! **Ysbrand** (“**Mister It Heidenskip**” & “**Showman**”) en **Gjerryt (Hoekman)** jullie in het bijzonder dank voor alle hulp bij het bouwen en herbouwen van de CBF en de ritjes die we samen naar het Oostfront gereden hebben. De zinsnede: “da hinten ist Ruskieland” zal mij nog lang bij blijven, evenals de geweldige avond met de veevoerders van “De Goop”, ik zie ons nog liggen op de veranda.... Last but not least, wil ik de **Wáldpieken** hier op een groot voetstuk zetten voor al hun werk en tomeloze motivatie tijdens de afgelopen vijf jaar, **Age** en **Wiebe (Rusken)** it wie machtich om samen in het veld bezig te zijn, maar ook ontzettend klotten als het weer stil was in het veld: “it is allegearre alwer ferneatige”...

Zonder de medewerking van een hele boel **grootgrondbezitters** was het niet mogelijk geweest om vijf jaar lang in het veld Grutto's te kunnen bestuderen, dank hiervoor! In het bijzonder wil ik **Douwe** bedanken voor de enclosures die bij jullie konden staan. **Bote** en **Astrid** dank voor jullie gastvrijheid en fantastische plek in Tjerkwerd, ik weet dat het niet altijd makkelijk is om te boeren met zoveel weidevogels, maar ik hoop dat jullie weidevogelbolwerk nog verder kan groeien! **Murk** dank voor je medewerking en koffie die altijd klaar stond bij jou. Mannen van de **Staat** dank voor jullie medewerking bij al onze experimenten!

CONSECO-collega's (**Almut, Jacob, Jan, Hacem (Hans), Marion, Raymond, Wender, Elena, Xuelei, Janne, Jelmer (Samplo), Petra, Pieter, Sjouke, Martijn, Richard (hihihi), Marco, Koosje (ik zal nooit meer een handdoek op jou stoel leggen!), Rienk, Jeroen Worm & Jeroen Drieteen**) jullie wil ik niet alleen bedanken voor gezellige tijd op het kantoor maar ook voor waardevolle koffiepauzes die veel beter

bezocht zouden moeten worden! **Joyce, Ingeborg** en **Paul** dank voor alle administratieve hulp. **Yvonne** dank voor de hulp in het lab en al het andere! **Jesse, Eldar, Julia** thank you for the nice and fruitfull discussions about waders, migration and all other things during the coffeebreak and wader-lunch! I'm very curious to hear about the first juvenile Bar-tailed Godwit tracks **Jesse! Drew (Xitiping)** thank you for the great time we had in the field and in the office! Also, thanks for your kitchen-skills, I still believe in a big hotpot restaurant in The Netherlands (and I'm happy to supply you with vegetables and pork!). **Eva** vijf jaar geleden begon jij iets eerder dan ik aan je promotieonderzoek, ik weet nog goed hoe we op Griend al onze ideeën bespraken, dank voor je interesse en leuke tijd waarin we uiteindelijk ongeveer synchroon naar een proefschrift toegevoerd hebben.

Zonder twijfel was het werk in dit proefschrift niet mogelijk geweest zonder een leger aan studenten (**Jelle's Army**)! Nogmaals wil ik jullie allemaal: **Anna, Milou, Merel, Jeroen, Ralph, Maarten, Livia, Bernice, Nina, Esmee, Tom, Jochem, Manon, Kyra, Iris, Madelon, Martijn, Elisheba, Kelly, Nick** en **Tess** bedanken voor al het werk wat jullie verzet hebben! Het was soms vroeg op om weer eens een lange dag in het veld te moeten zijn, maar nadat de het smerige schoonmaak werk gedaan was hebben we samen een mooie tijd gehad. Ik hoop dat jullie iets hebben mogen leren en met een verheugde blik terugkijken op jullie tijd in “It Heidenskip”! In ieder geval hoop ik dat sommige van jullie nu altijd een wc-rol meenemen in het veld en het daar gebruiken, maar nu ook zo zelfstandig geworden zijn dat je zelf de kaasschaaf kunt vinden.....

Naast het werken wil ik iedereen binnen (**Chillos, de Loffelijcke Compagnie**) bedanken voor de leuke afwisselende weekenden of avonden, het waren welkome afwisselingen! **dr. Van der Kooi** ik heb genoten van onze koffie & lunch pauzes, maar ook van de vele andere momenten! Hopelijk kun je nog even in Groningen blijven en kan ik je binnenkort met een nog hogere titel aanspreken die je wellicht op de 5^{de} verdieping brengt (**Hall of Fame**). **Buren**, bedankt voor de mogelijkheid om naast jullie te komen wonen en zo te mogen genieten van de vrijheid van het platteland. Ik hoop dat we nog lang burens mogen zijn, want een weg terug naar de concrete-jungle zie ik eigenlijk niet meer zitten.

Moeders, zus, broer, Evelien en op het laatste stukje **Hendrik** en **Jule**, dank dat ik jullie als gezin om me heen heb staan en jullie ondanks mijn altijd drukke

bezigheden begrip hadden voor mijn afwezigheid of andere prioriteiten. Ik ben bang dat dit toch een beetje in het aartje van het beestje zit. Er moet trouwens nodig weer gestroopt worden **broer. Oma Loonstra**, dank voor de warme maaltijden en het altijd warme welkom aan de Berkenlaan of nu in de bejaardenflat (dat is natuurlijk een grapje) aan de Beukenlaan! Ondanks dat **Opa** altijd zei het nog wel een paar jaar vol te houden is het ontzettend jammer dat hij er niet meer bij kan zijn, want ik weet maar al te goed dat hij dit fantastisch had gevonden. Bedankt voor alle tijd die jullie altijd hadden.

Ook al heb je je schoonfamilie niet voor het uitkiezen, ik mag zeker niet klagen (of op z'n Gronings gezegd: het kon minder). **Beppe, Pake, Rudolf, Marianna** dank voor de deur die altijd open staat. **Anieke, Lexie, Jort, Feline, Femke** en **Willie** het is mooi jullie als schone broers en zussen te hebben, en Jort ondanks dat ik soms een vreselijke plaagkop ben bedoel ik het niet zo.

Vaders, wat voelt het raar om jou hier te bedanken en tegelijk te bedenken dat je niks van al dit alles meegeemaakt hebt. Ik weet zeker dat je trots zou zijn, maar ook dat je het maar een boel poespas zou vinden op een bepaalde manier. Ik ben blij dat je mij altijd meegenomen hebt het wad op om te vissen of om gewoon te genieten van de vogels en alle het andere leven, zondermeer is dat bepalend geweest in wat ik nu doe en denk. Dank dat je altijd je waardering uitge-

sproken hebt, je mij gestimuleerd hebt om niet met de massa mee te gaan en er zo voor mij was.

Dit dankwoord kan ik niet eindigen zonder de meest belangrijke persoon (en tegenwoordig personen) in mijn leven te bedanken. **Ester** tijdens het schrijven van dit boekje was jij er altijd voor mij en heb je mij, ondanks dat ik niet altijd fysiek thuis kon zijn, altijd gesteund en ben ik superblij en een gezegend mens dat jij naast mij stond en staat. Daarvoor kan ik je niet genoeg bedanken! Ook ons gezamenlijke tripje naar Polen om *even* een aantal Grutto's te vangen en te zenderen was om nooit te vergeten (inclusief de dronken Pool die ons weer op weg hielp nadat ik de ruitenwissers aan had laten staan en de accu leeg was)! Ondanks dat de hele Coronings-crisis de verdediging van dit proefschrift meerdere malen in de weg stond, kan ik dankzij de Coronings nu nog iemand bedanken! **Hieke**, ik had nooit gedacht dat ik zo kon genieten van een dochter als jij! Ondanks dat je er nog maar net bent, ben ik blij dat we nu zoveel tijd samen door kunnen brengen en ben ik ontzettend benieuwd wat jij later allemaal gaat doen en wat er nu allemaal al in je hoofd omgaat (helemaal als je gefascineerd zit te kijken naar al die kwetterende spreeuwen die rondom ons huis zitten). Je bent niet alleen een supergeslaagd ontogenetisch project, maar ik kan elke dag van je genieten (helemaal als je zo geweldig zit te schaterlachen)! **Hieke** en **Ester** een leven zonder jullie zou ik niet willen missen en ik hoop dat we nog lang mogen hebben in alles wat we doen!