

ATLAS DE MIGRACIÓN

COMPORTAMIENTO ESPACIAL Y DINÁMICA
TEMPORAL DE LAS AVES EN ESPAÑA

CÓMO MIGRAN LAS AVES

CITA RECOMENDADA

Alambiaga, I., Pérez-Tris, J. y Onrubia, A. Cómo migran las aves. En, SEO/BirdLife (Ó. Gordo, S. Morollón y J. C. del Moral, Eds.) 2026. *Atlas de migración, comportamiento espacial y dinámica temporal de las aves en España*. SEO/BirdLife. Madrid



Cómo migran las aves

Iván Alambiaga¹, Javier Pérez-Tris² y Alejandro Onrubia³

¹ Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN-CSIC). Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva (Universitat de València)

² Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid

³ Fundación Migres-Centro Internacional Migración Aves

La migración, al igual que otros procesos del ciclo anual de las aves como la reproducción o la muda del plumaje, implica una elevada inversión de energía y tiempo para el individuo, lo que puede repercutir directamente en su eficacia biológica (Hedenström, 2008). Por ello, a través de distintos procesos evolutivos, las aves migradoras han desarrollado diversas adaptaciones comportamentales, fisiológicas y morfológicas que optimizan este proceso, convirtiendo la migración en una estrategia que maximiza su probabilidad de supervivencia y reproducción (McWilliams *et al.*, 2004).

La mayoría de las aves presentan un programa migratorio innato, de base genética, que determina tanto la dirección como la distancia aproximada de la ruta migratoria, esta última en términos de duración del comportamiento migratorio (Helbig, 1991; Wiltschko y Wiltschko, 2003; Wynn *et al.*, 2023). Tradicionalmente se considera que el sistema de navegación de las aves se basa en dos componentes complementarios: determinar la posición del individuo en el espacio (fase de "mapa") y dirigirse en la dirección adecuada (fase de "brújula"; Kramer 1953, Packmor *et al.*, 2024). En la fase de brújula, los individuos se orientan hacia la dirección programada en función de la percepción del campo magnético terrestre (Packmor *et al.*, 2024), la posición de las estrellas (Mouritsen y Larson 2001), y del Sol (Schmidt-Koenig *et al.*, 1991). A medida que las aves adquieren experiencia, especialmente en migraciones sucesivas, aprenden a determinar su posición mediante la integración de múltiples fuentes de información, incluyendo variaciones en el campo magnético (declinación e inclinación magnética), referencias del paisaje (p. ej. montañas, valles, cuerpos de agua o líneas de costa), gradientes ambientales predecibles en función de la latitud y la longitud (p. ej. temperatura), e incluso, se ha sugerido, señales olfativas (Holland, 2014; Packmor *et al.*, 2024). La interacción de estos dos mecanismos proporciona a las aves un sistema de navegación preciso que les permite recorrer grandes distancias e incluso corregir su trayectoria en caso de desviaciones durante la migración.

La fenología de la migración, al igual que otros procesos biológicos en las aves como la reproducción o la muda del plumaje, está fuertemente relacionada por ritmos circanuales y circadianos endógenos (Gwinner, 1996), que son distintos entre especies e incluso poblaciones (Briedis *et al.*, 2016; Van

Doren *et al.*, 2017), y están fuertemente influenciados por variables ambientales como la duración del día (Hugh, 2014), la temperatura (Helm y Liedvogel, 2024), o la disponibilidad de alimentos (Hugh, 2014). La producción diferencial de hormonas a lo largo de estos ciclos, da lugar a periodos clave para el proceso migratorio como el inicio de la acumulación de reservas para el viaje, la hipertrofia de los músculos implicados en el vuelo, o la fecha de inicio de los desplazamientos (Bowlin *et al.*, 2010; Piersma y Van Gils, 2011).

En cuanto a las estrategias migratorias, existe una gran diversidad tanto entre especies como entre poblaciones de una misma especie para cubrir viajes migratorios esencialmente idénticos. Recientemente se ha propuesto una clasificación basada en la gestión de la energía durante la migración, que distingue entre aves que forrajean durante la migración (estrategia de migrante por insumos), aquellas que dependen exclusivamente de reservas energéticas acumuladas previamente (estrategia de migrante capital) y situaciones intermedias (Evans y Bearhop, 2022). En la estrategia de migrante por insumos, la alimentación oportunista interrumpe frecuentemente de forma breve el viaje. Es frecuente en especies capaces de alternar rápidamente entre el comportamiento de forrajeo y migratorio, y en rutas con disponibilidad relativamente continua de alimento, como ocurre en aves que migran sincronizadas con sus presas, algunas rapaces, vencejos, hirundínidos o aves pelágicas (Standberg y Alerstam, 2007, Dias *et al.*, 2012). Por el contrario, en la estrategia de migrante capital las aves dependen exclusivamente de las reservas energéticas acumuladas antes de la migración. Este patrón es esperable cuando no existen alternativas viables, por ejemplo, debido a la presencia de extensas áreas desfavorables entre origen y destino, a una fuerte presión selectiva sobre el momento de llegada, o a distancias tan grandes que prolongar el viaje dificultaría la muda o la reproducción (Evans y Bearhop, 2022). Esta estrategia es típica de muchos limícolas y algunos gansos, y un ejemplo extremo es la aguja colipinta *Limosa lapponica*, que puede migrar de Alaska a Nueva Zelanda (~11.700 km) de forma ininterrumpida (Battley *et al.*, 2012). No obstante, la mayoría de las aves presentan estrategias intermedias, combinando jornadas de desplazamiento intenso, que no cubren la distancia total de la migración, con paradas de reposición de reservas energéticas y descanso (Schmaljohann *et al.*, 2022).



Agachadiza común © Tatavasco

En relación con la velocidad de migración, existe una notable variabilidad entre distintos grupos de aves a escala global. Las velocidades medias de migración registradas oscilan entre 10 y 880 km/día, mientras que las máximas se sitúan entre 30 y los 1.392 km/día (Payevsky, 2013). El récord registrado es el de la agachadiza real *Gallinago media*, que recorrió 6.760 kilómetros a una velocidad media de 97 km/h. Se han encontrado también diferencias entre grupos de edad, siendo generalmente los adultos más rápidos que los individuos jóvenes (Payevsky, 2013), así como entre la migración prenupcial y posnupcial, siendo la migración prenupcial generalmente más rápida, en parte debido a la ventaja que supone llegar antes a las áreas para acceder a mejores territorios y oportunidades de emparejamiento (Newton, 2008; Arizaga *et al.*, 2009).

La altitud óptima de vuelo, por otro lado, puede diferir notablemente como resultado de las capacidades fisiológicas de la especie, la condición corporal del individuo y las condiciones ambientales (Senner *et al.*, 2018). Los registros indican que las aves pueden migrar desde una altura prácticamente del nivel del mar hasta más de 9.000 metros en el caso del ánsar indio *Anser indicus* en su migración a través del himalaia. La dirección y fuerza del viento es uno de los principales factores que determinan la altitud del vuelo (Schmaljohann *et al.*, 2009). En muchas especies de paseriformes, por ejemplo, la migración se puede elevar a partir de los 3.000 metros para beneficiarse de forma puntual de condiciones de viento favorables y evitar los vientos contrarios de niveles más bajos (Dokter *et al.*, 2013). En condiciones de temperaturas muy elevadas y baja humedad, como la travesía de un desierto, migrar a mayores altitudes puede suponer una menor pérdida de agua según los resultados de algunos trabajos (Carmi *et*

al., 1992). La topografía (Bishop *et al.*, 2015), la capacidad aeróbica de los individuos en altitudes altas (Scott, 2011), y el tamaño corporal de la especie (Hedenström y Alerstam, 1992) son otros factores que se ha demostrado que influyen de forma significativa en la altitud de la migración.

Otra estrategia para escapar de la deshidratación en casos de temperaturas extremadamente altas y baja humedad, como la travesía del Sahara, es la migración nocturna (Schmaljohann *et al.*, 2009). La mayoría de las aves remeras o de vuelo batido presentan migración nocturna, lo que les proporciona diversas ventajas: además de reducir la deshidratación y el estrés térmico, disminuye el riesgo de depredación, permite usar las estrellas para orientarse, proporciona una mayor disponibilidad de tiempo para el forrajeo diurno en especies que realizan paradas y ofrece, en general, condiciones atmosféricas más estables (Lank, 1989; Komal *et al.*, 2017). Otras muchas especies migran de día, especialmente aves veleras o planeadoras que aprovechan las corrientes térmicas generadas por la radiación solar para reducir los costes energéticos asociados al desplazamiento, aunque también lo pueden hacer especies que dependen del vuelo activo mediante el batido de las alas (Alerstam, 2009). Además, en determinadas circunstancias, algunas especies migran en ambos periodos (Komal *et al.*, 2017). La combinación de migración diurna y nocturna es una estrategia utilizada por muchas aves que, en condiciones normales, migran únicamente de noche, y que les permite atravesar lo antes posible barreras de hábitats desfavorables, como desiertos o grandes masas de agua (Komal *et al.*, 2017). En estos casos las aves realizan desplazamientos prolongados de alta intensidad, que combinan con paradas para el descanso y la reposición de reservas. Estas paradas tienen

lugar en oasis o zonas que simplemente ofrezcan sombra en travesías desérticas, y en islas y áreas costeras durante las travesías marinas (Hugh, 2014).

Estudios clásicos sugieren que los parámetros del comportamiento migrador tienen un fuerte componente genético y pueden evolucionar rápidamente, basándose en la alta heredabilidad y la fuerte respuesta a procesos de selección artificial registrada en experimentos con aves mantenidas en cautividad (Berthold *et al.*, 1992 Pulido y Berthold, 2010). Este alto potencial evolutivo explicaría grandes diferencias en los patrones migratorios entre especies muy cercanas o incluso fenómenos de microevolución, es decir, diferencias dentro de poblaciones de una misma especie que, por ejemplo, pueden pasar de ser migradoras de larga distancia a residentes (Helm y Liedvogel, 2024).

Pese a que tradicionalmente se ha considerado que los parámetros biológicos relacionados con la migración están sometidos a un fuerte proceso de selección natural, y por lo tanto están “optimizados”, muchos trabajos evidencian que las aves presentan cierta flexibilidad a la hora de modificar sus fechas de salida, la trayectoria de sus rutas migratorias, e incluso su estrategia de migración en función de distintos factores, incluyendo las condiciones meteorológicas (Clark y Butler, 1999) o la disponibilidad de alimento (Drent *et al.*, 1978). Observaciones por todo el mundo indican que las aves, por ejemplo, saben aprovechar ciertas condiciones de viento puntuales para optimizar el proceso de migración aumentando la velocidad y reduciendo el coste del vuelo (Liechti y Bruderer, 1998, Conklin y Battley, 2011; Klassen *et al.*, 2011), al igual que evitan determinadas condiciones adversas (Hugh, 2014), por lo que pueden ajustar la fecha, la trayectoria, el número de paradas y la altitud de vuelo en consecuencia (Åkesson y Hedenström, 2000; Green, 2004, Dokter *et al.*, 2011). La flexibilidad registrada en los patrones migratorios también puede estar vinculada a otros factores externos como el aprendizaje o la transmisión social según observaciones en distintos grupos de aves (Newton 2008; 2024; Åkesson y Helm 2020). Igualmente, la historia biogeográfica pretérita podría haber desempeñado un papel importante en la optimización de las estrategias migratorias y en la flexibilidad observada en la actualidad. Por ejemplo, los eventos climáticos del Cuaternario, como las glaciaciones, la extensión de los casquetes de hielo y los ambientes de tundra, así como la aparición y expansión de los desiertos, han condicionado de forma drástica la propia existencia de las aves actuales y han modelado sus patrones migratorios, junto con sus correspondientes adaptaciones ecomorfológicas y comportamentales. Así, la avifauna migratoria actual descende de los linajes que lograron sobrevivir a estos decisivos eventos climáticos del pasado (Finlayson, 2011).

El aprendizaje es un elemento clave que modula significativamente los patrones migratorios (Aikens *et al.*, 2024). En los individuos juveniles de la mayoría de las especies, por ejemplo, la primera migración está guiada esencialmente por información innata que dictamina la dirección de la migración.

En cambio, los adultos utilizan “mapas” contruidos a partir de experiencias previas, lo que les permiten alcanzar sus destinos con mayor precisión seguridad, así como reutilizar áreas de cría, invernada o escalas migratorias que resultaron favorables en eventos anteriores (Wiltshko y Wiltshko, 2003). Asimismo, las aves también aprenden dónde y cuándo se producen condiciones favorables que facilitan el movimiento (Williams *et al.*, 2020), como brisas marinas, vientos en valles entre montañas o corrientes térmicas ascendentes (Gill *et al.*, 2009; Hugh, 2014), y saben explotarlas eficientemente, como demuestran diversos estudios que registraron que las aves más viejas consumen menos energía en vuelos de larga distancia (Rotics *et al.*, 2016).

En cuanto al componente social de la migración, las aves adoptan distintas estrategias, pudiendo migrar en solitario, en pequeños grupos, o formando grandes bandadas, incluso junto a otras especies (Rappole, 1995; Gavrillov, 2015). La migración en grupo ofrece numerosas ventajas ampliamente descritas que explican por qué incluso especies de hábitos normalmente solitarios recurren a esta estrategia. Entre ellas destacan una mayor protección frente a depredadores, una mayor probabilidad de localizar alimento, una mayor probabilidad de encontrar rutas, corrientes favorables y áreas de sedimentación adecuadas, el ahorro energético resultante de determinadas formaciones de vuelo, una sincronización más eficiente del proceso migratorio o el aprendizaje para las aves jóvenes (Madsen *et al.*, 2023; Newton, 2024). En grupos de aves como grullas, ibis, cisnes y gansos, el componente social es especialmente importante, ya que la migración se lleva a cabo en bandos formados por grupos familiares y los ejemplares jóvenes aprenden las rutas migratorias de sus progenitores. El gran efecto de la influencia social en los patrones migratorios de las aves se evidencia claramente en la creación de nuevas rutas migratorias mediante experimentos que consisten en entrenar a individuos juveniles de distintos grupos de aves para que sigan aeronaves ultraligeras (Newton, 2024).

Las aves también presentan una serie de adaptaciones morfológicas que mejoran su eficiencia como migradoras (Vágási *et al.*, 2015), aunque en la mayoría de los casos estas adaptaciones están fuertemente limitadas por factores como el grupo taxonómico al que pertenecen, el tamaño corporal, o el modo de vida del ave el resto del año (Hugh, 2014; Pap *et al.*, 2015). Por lo general, las aves migradoras de larga distancia tienen una mayor relación de aspecto (proporción entre la envergadura y la anchura del ala; alas más largas y estrechas que cortas y anchas), menor carga alar (relación entre el peso corporal y la superficie de las alas), la parte distal del ala más larga, las puntas del ala más puntiagudas y las colas más cortas que poblaciones residentes o migradores de corta distancia (Pérez-Tris y Tellería, 2001; Fiedler *et al.*, 2005; Kaboli *et al.*, 2007; Vágási *et al.*, 2015; Philips *et al.*, 2018). Estas adaptaciones, permiten reducir el coste energético por unidad de distancia de recorrida, optimizando la preservación de energía durante viajes largos (Hugh, 2014).

El tamaño corporal es una variable muy importante para optimizar la migración debido a la relación entre la masa y el coste energético del vuelo. Sin embargo, estudios previos no han encontrado una relación significativa entre el tamaño del ave y la distancia a la que pueden migrar (Vágási *et al.*, 2015). Las aves de diferentes tamaños presentan distintos tipos de vuelos y estrategias que les permiten llevar a cabo el proceso con el menor coste energético posible (Hedenström, 1993; Shamoun-Baranes *et al.*, 2016). Por ejemplo, muchas aves de gran tamaño se desplazan planeando durante el día aprovechando las corrientes térmicas ascendentes y las masas de aire para reducir el gasto energético, mientras que las aves de menor tamaño dependen principalmente del vuelo basado en el batido más o menos continuo de las alas (López-Ricaurte *et al.*, 2026).

En cuanto al coste del proceso migratorio, muchas aves no forrajea durante el vuelo, por lo que en migraciones de larga distancia y alta demanda energética dependen de las reservas almacenadas en el organismo. De forma previa a comenzar sus desplazamientos, además de aumentar la musculatura asociada al vuelo, las aves presentan una hiperfagia temporal que les permite almacenar grandes cantidades de combustible (Piersma y Van Gils, 2011). Un exceso de masa incrementaría el coste energético del vuelo y reduciría la eficiencia del desplazamiento, de modo que la forma en que se almacena la energía resulta crucial para el éxito del proceso migratorio (Pennycuik, 1998).

Diversos estudios demuestran que los depósitos de grasa acumulados por las aves antes de iniciar la migración en el tejido adiposo, que pueden llegar a suponer hasta el 60 % de su peso (Guglielmo, 2018), constituyen la principal fuente de combustible destinada a satisfacer las elevadas demandas energéticas de este proceso (Dixit *et al.*, 2022). Además de producir más energía por unidad de masa que el glucógeno y las proteínas, la grasa representa la forma más eficiente de almacenar energía, ya que requiere menor cantidad de agua y un menor coste de mantenimiento del tejido (Jenni y Jenni-Eiermann, 1998). Por ello, muchas especies migradoras muestran preferencias de dieta por alimentos con una composición concreta de ácidos grasos de forma previa a un evento de gran demanda energética como la migración (McWilliams *et al.*, 2004). En el caso de no almacenar suficiente carga de grasa las aves pueden retrasar su inicio de la migración, o forzar paradas en zonas de repostaje (Hugh, 2014).

Las proteínas, por otro lado, desempeñan funciones muy importantes en el mantenimiento de los procesos metabólicos asociados al suministro de energía durante la migración, al generar intermediarios de rutas metabólicas, y contribuyen al aporte de glucosa al cerebro mediante la gluconeogénesis (Jenni y Jenni-Eiermann 1998). Dado que las proteínas no tienen una forma específica de almacenamiento y cumplen funciones estructurales o funcionales, su catabolismo durante eventos migratorios largos implica pérdidas que pueden afectar negativamente al individuo, especialmente si supone

la reducción de la musculatura implicada en el vuelo (Jenni y Jenni-Eiermann 1998). En este contexto, se ha hallado evidencia sólida de que algunas aves migradoras de larga distancia reducen significativamente la masa de muchos de sus órganos, a excepción del cerebro, como resultado del catabolismo de proteínas tisulares, con el fin de cubrir la elevada demanda metabólica asociada a los vuelos prolongados (Pennycuik, 1998; Battley *et al.*, 2000). La reducción en el tamaño de determinados órganos cuya funcionalidad disminuye durante la migración, especialmente órganos del apartado digestivo, e incluso de órganos con funciones relevantes, como el hígado o los riñones, incrementa la disponibilidad de proteínas a la vez que contribuye a mantener bajo el peso del ave (Battley *et al.*, 2000). Una vez en las áreas de destino, o en las áreas de sedimentación y reposición de reservas, los órganos reducidos se hipertrofian y vuelven a sus tamaños originales.

Finalmente, la pérdida de agua, al igual que la de energía, puede limitar la duración del vuelo durante la migración (Klaassen, 1995). Dado que el catabolismo de proteínas libera una mayor cantidad de agua que el de los lípidos, algunos autores sugieren que, en condiciones de elevado estrés hídrico, las aves migradoras podrían beneficiarse de un mayor uso de proteínas como fuente de energía (Jenni y Jenni-Eiermann, 1998). La cantidad y proporción óptima de reservas de grasas y proteínas, por lo tanto, parecen depender de la estrategia migradora de cada especie, especialmente en relación con la duración de vuelos prolongados y del riesgo de deshidratación.

Bibliografía

- Aikens, E. O., Nourani, E., Fiedler, W., Wikelski, M. y Flack, A. 2024. Learning shapes the development of migratory behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 121: e2306389121.
- Åkesson, S. y Hedenström, A. 2000. Wind selectivity of migratory flight departures in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47: 140–144.
- Åkesson, S. y Helm, B. 2020. Endogenous programs and flexibility in bird migration. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8: 1–20.
- Alerstam, T. 2009. Flight by night or day? Optimal daily timing of bird migration. *Journal of Theoretical Biology*, 258: 530–536.
- Arizaga, J., Cuadrado, J. F. y Romero, L. 2009. Seasonal individual and population-associated patterns of migration of goldfinches *Carduelis carduelis* through the western edge of Pyrenees. *Ardeola*, 56: 57–69.
- Battley, P. F., Piersma, T., Dietz, M. W., Tang, S., Dekinga, A., y Hulsman, K. 2000. Empirical evidence for differential organ reductions during trans-oceanic bird flight. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267: 191–195.
- Battley, P. F., Warnock, N., Tibbitts, T. L., Gill, R. E., Jr., Piersma, T., Hassell, C. J., Douglas, D. C., Mulcahy, D. M., Gartrell, B. D., Schuckard, R., Melville, D. S., y Riegen, A. C. 2012.

- Contrasting extreme longdistance migration patterns in bar-tailed godwits *Limosa lapponica*. *Journal of Avian Biology*, 43, 21–32.
- Berthold, P., Helbig, A. J., Mohr, G. y Querner, U. 1992. Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. *Nature*, 360: 668.
- Bishop, C. M., Spivey, R. J., Hawkes, L. A., Batbayar, N., Frappell, P. B., Milsom, W. K., Natsagdorj, T., Newman, S. H., Scott, G. R., Takekawa, J. Y., Wikelski, M. y Butler, P. J. 2015. The roller coaster flight strategy of bar-headed geese conserves energy during Himalayan migrations. *Science*, 347: 250-254.
- Bowlin, M., Bisson, I., Shamoun-Baranes, J., Reuchard, J. D., Sapir, N., Marra, P. P., Kunz, T. H., Wilcove, D. S., Hedenström, A., Guglielmo, C. G., Akesson, S., Ramenofsky, M y Wikelski, M. 2010. Grand challenges in migration biology. *Integrative and Comparative Biology*, 50: 261–279.
- Briedis, M., Hahn, S., Gustafsson, L., Henshaw, I., Träff, J., Král, M. y Adamík, P. 2016. Breeding latitude leads to different temporal but not spatial organization of the annual cycle in a long-distance migrant. *Journal of Avian Biology*, 47:743–748.
- Dias, M. P., Granadeiro, J. P. y Catry, P. 2012. Do seabirds differ from other migrants in their travel arrangements? on route strategies of Cory's shearwater during its trans-equatorial journey. *PLoS ONE*, 7: e49376.
- Carmi, N., Pinshow, B., Porter, W. y Jaeger, J. 1992. Water and energy limitations on flight duration in small migrating birds. *The Auk*, 109: 268-276.
- Clark, C. W. y Butler, R. W. 1999. Fitness components of avian migration: a dynamic model of Western Sandpiper migration. *Evolutionary Ecology Research*, 1: 443–457.
- Conklin, J. R. and Battley, P. F. 2011. Impacts of wind on individual migration schedules of New Zealand bartailed godwits. *Behavioral Ecology*, 22: 854–861.
- Dixit, A. S., Chetri, R. y Singh, N. S. 2022. Utilization of biomolecules as fuel energy and their physiological mechanism during migration in birds - A review. *Journal of Environmental Biology*, 43, 1-10.
- Dokter, A. M. Liecht, F., Stark, H., Delobbe, L., Tabary, P. y Holleman, I. 2011. Bird migration flight altitudes studied by a network of operational weather radars. *Journal of the Royal Society Interface*, 8: 30–43.
- Dokter, A. M., Shamoun-Baranes, J., Kemp, M. U., Tijm, S. y Holleman, I. 2013. High altitude bird migration at temperate latitudes: a synoptic perspective on wind assistance. *PLoS ONE*, 8: e52300.
- Drent, R., Ebbinge, B. y Weijand, B. 1978. Balancing the energy budgets of arctic-breeding geese throughout the annual cycle: A progress report. *Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern*, 23: 239-264.
- Evans, S. R. y Bearhop, S. 2022. Variation in movement strategies: Capital versus income migration. *Journal of Animal Ecology*, 91: 1961-1974.
- Fiedler, W. 2005. Ecomorphology of the external flight apparatus of blackcaps *Sylvia atricapilla* with different migration behavior. *Annals of the New York Academy of Sciences*: 1046, 253–263.
- Finlayson, C. 2011. *Avian Survivors: The History and Biogeography of Birds*. T&T Clark.
- Gavrilov, V. V. 2015. Advantages and disadvantages of interspecies associations of migratory northern sandpipers (Charadrii, Aves). *Biology Bulletin Reviews*, 5: 63–70.
- Gill, R. E., Tibbitts, L., Douglas, D., Handel, C. M., Mulcahy, D. M., Gottschalck, J. C., Warnock, N., McCaffery, B. J., Battley, P. F. y Piresma, T. 2009. Extreme endurance flights by landbirds crossing the Pacific Ocean: ecological corridor rather than barrier? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276: 447–457.
- Green, M. 2004. Flying with the wind—spring migration of arctic-breeding waders and geese over southern Sweden. *Ardea*, 92: 145–159.
- Guglielmo, C. G. 2018. Obese super athletes: Fat-fuelled migration in birds and bats. *Journal of Experimental Biology*, 221: jeb165753.
- Gwinner, E. 1996. Circadian and circannual programmes in avian migration. *Journal of Experimental Biology*, 199: 39–48.
- Hedenström, A. 1993. Migration by soaring or flapping flight in birds: the relative importance of energy cost and speed. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 342: 353–361.
- Hedenström, A. 2008. Adaptations to migration in birds: behavioural strategies, morphology and scaling effects. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 363: 287–299.
- Hedenström, A. y Alerstam, T. 1992. Climbing performance of migrating birds as a basis for estimating limits for fuel-carrying capacity and muscle work. *Journal of Experimental Biology*, 164, 19-38.
- Helbig, A. J. 1991 Inheritance of migratory direction in a bird species: a cross-breeding experiment with SE- and SW-migrating blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28: 9–12.
- Helm, B. y Liedvogel, M. 2024. Avian migration clocks in a changing world. *Journal of Comparative Physiology A*, 210: 691–716.
- Holland, R. A. 2014. True navigation in birds: from quantum physics to global migration. *Journal of Zoology*, 293: 1-15.
- Hugh, D. 2014. *Migration: the biology of life on the move*, 2nd edn. Oxford Academic, Oxford.
- Jenni, L. y Jenni-Eiermann, S. 1998 Fuel supply and metabolic constraints in migrating birds. *Journal of Avian Biology*, 29: 521-528.
- Kaboli, M., Aliabadian, M., Guillaumet, A., Roselaar, C. S., y Prodon, R. 2007. Ecomorphology of the wheatears (genus *Oenanthe*). *Ibis*: 149, 792–805.
- Klaassen, M. 1995. Water and energy limitations on flight range. *Auk*, 112: 260-262.
- Klaassen, R. H. G., Hake, M., Strandberg, R. y Alerstam, T. 2011. Geographical and temporal flexibility in the response to crosswinds by migrating raptors. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278: 1339–1346.
- Komal, R., Khushboo, Dwivedi, A., Vaish, V. y Rani, S. 2017. Conquering the night: understanding nocturnal migration in birds. *Biological Rhythm Research*, 48: 747-755.

- Kramer G. 1953. Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindorientierung verwertet? *Journal of Ornithology*, 94: 201–219.
- Lank, D. B. 1989. Why fly by night? Inferences from tidally-induced migratory departures of sandpipers. *Journal of Field Ornithology*, 60: 154–161.
- Liechti, F. y Bruderer, B. 1998. Relevance of wind for optimal migration theory. *Journal of Avian Biology*, 29: 561–568.
- López-Ricaurte, L., García-Silveira, D. y Bustamante, J. 2026. *Estrategias de vuelo*. En: González, L. y del Moral, J. C. *Aves en Movimiento*. <https://migraciondeaves.org/>
- Madsen, J., Schreven, K. H., Jensen, G., Johnson, F. A., Nilsson, L., Nolet, B. A. y Pessa, J. 2023. Rapid formation of new migration route and breeding area by Arctic geese. *Current Biology*, 33: 1162–1170.
- McWilliams, S. R., Guglielmo, C., Pierce, B. y Klaassen, M. 2004. Flying, fasting, and feeding in birds during migration: a nutritional and physiological ecology perspective. *Journal of Avian Biology*, 35: 377–393.
- Mouritsen, H. y Larsen, O. N. 2001. Migrating songbirds tested in computer-controlled funnels use stellar cues for a time-independent compass. *Journal of Experimental Biology*, 204: 3855–3865.
- Newton, I. 2008. *The migration ecology of birds*. Academic Press, London.
- Newton, I. 2024. Learning and social influence on bird migration. *Ardea*, 11: 171–199.
- Packmor, F., Kishkinev, D., Zechmeister, T., Mouritsen, H. y Holland, R. A. 2024. Migratory birds can extract positional information from magnetic inclination and magnetic declination alone. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 291: rspb20241363.
- Pap, P. L., Osváth, G., Sándor, K., Vincze, O., Bárbos, L., Marton, A., Nudds, R. L. y Vágási, C. I. 2015. Interspecific variation in the structural properties of flight feathers in birds indicates adaptation to flight requirements and habitat. *Functional Ecology*, 29: 746–757.
- Payevsky, V. A. 2013. Speed of bird migratory movements as an adaptive behaviour. *Biology Bulletin Reviews*, 3: 219–231.
- Pennycuik, C. R. 1998 Computer simulation of fat and muscle burn in long-distance bird migration. *Journal of Theoretical Biology*, 191, 47–61.
- Pérez-Tris, J. y Tellería, J. L. 2002. Migratory and sedentary blackcaps in sympatric nonbreeding grounds: implications for the evolution of avian migration. *Journal of Animal Ecology*, 71: 211–224.
- Piersma, T. y Van Gils, J. 2011. *The flexible phenotype. A body-centered integration of ecology, physiology, and behaviour*. Oxford University Press, Oxford.
- Phillips, A. G., Töper, T., Böhning-Gaese, K. y Fritz, S. A. 2018. Evidence for distinct evolutionary optima in the morphology of migratory and resident birds. *Journal of Avian Biology*, 2018: e01807.
- Pulido, F. y Berthold, P. 2010. Current selection for lower migratory activity will drive the evolution of residency in a migratory bird population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107: 7341–7346.
- Rappole, J. H. 1995. *The ecology of migrant birds: a neotropical perspective*. Smithsonian Institution, Washington.
- Rotics, S., Kaatz, M., Resherff, Y., Feldman, S., Zurell, D., Sapir, N., Eggers, U., Flack, A., Fiedler, W., Jeltsch, F., Wikelski, M. y Nathan, R. 2016. The challenges of the first migration: movement and behaviour of juvenile vs. adult white storks with insights regarding juvenile mortality. *Journal of Animal Ecology*, 85: 938–947.
- Schmaljohann, H., Liechti, F. y Bruderer, B. 2009. Trans-Sahara migrants select flight altitudes to minimize energy costs rather than water loss. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 1609–1619.
- Schmaljohann, H., Eikenaar, C., y Sapir, N. 2022. Understanding the ecological and evolutionary function of stopover in migrating birds. *Biological Reviews*, 97, 1231–1252.
- Schmidt-Koenig, K., Ganzhorn, J. U. y Ranvaud, R. 1991 *The sun compass*. In: *Orientation in birds*. Berthold, P. (Ed.). Birkhäuser-Verlag, Basel.
- Scott, G.R. 2011. Elevated performance: the unique physiology of birds that fly at high altitudes. *Journal of Experimental Biology*, 214: 2455–2462.
- Shamoun-Baranes, J., Bouten, W., Van Loon, E. E., Meijer, C. y Camphuysen, C. J., 2016. Flap or soar? How a flight generalist responds to its aerial environment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371: 20150395.
- Senner, N. R., Stager, M., Verhoeven, M. A., Cheviron, Z., Piersma, T. y Bouten, W. 2018. High-altitude shorebird migration in the absence of topographical barriers: avoiding high air temperatures and searching for profitable winds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285: 20180569
- Strandberg, R., y Alerstam, T. 2007. The strategy of fly-and-forage migration, illustrated for the osprey *Pandion haliaetus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 1865–1875.
- Vágási, C., Pap, P.L., Vincze, O., Osváth, G., Erritzøe, J. y Møller, A.P. 2015. Morphological adaptations to migration in birds. *Evolutionary Biology*, 43: 48–59.
- Van Doren, B. M., Liedvogel, M. y Helm, B. 2017. Programmed and flexible: long-term Zugunruhe data highlight the many axes of variation in avian migratory behaviour. *Journal of Avian Biology*, 48: 155–172.
- Williams, H. J., Shepard, E. L., Holton, M. d., Alarcón, P. A., Wilson, R. P. y Lambertucci, S. A. 2020. Physical limits of flight performance in the heaviest soaring bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117: 17884–17890.
- Wiltschko, R. y Wiltschko, W. 2003. *Mechanisms of Orientation and Navigation in Migratory Birds*. In: Berthold, P., Gwinner, E., Sonnenschein, E. (Eds.) *Avian Migration*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Wynn, J., Leberecht, B., Liedvogel, M., Burnus, L., Chetverikova, R., Döge, S., Karwinkel, T., Kobylkov, D., Xu, J. y Mouritsen, H. 2023. Naive songbirds show seasonally appropriate spring orientation in the laboratory despite having never completed first migration. *Biology Letters*, 19: 20220478.