



Waarom vliegen vogels in zwermen en formaties?

Harvey van Diek

Wie heeft zich nooit afgevraagd waarom vogels in een groep niet botsen als zij met zijn allen door de lucht zwenken en draaien? Of hoe vogels überhaupt beslissen gezamenlijk dergelijke manoeuvres te maken en in welke richting? Ook zien we geregeld vogels hoog in de lucht overvliegen in een bijna perfecte V-vorm. De schijnbare chaos heeft dan plaats gemaakt voor een gestructureerde formatie. Wat zijn de voordelen voor vogels wanneer zij in zo'n formatie vliegen? Een zoektocht door de literatuur geeft een antwoord op veel van deze vragen.

Alma Streefkerk

Vogels die in groepen vliegen doen dat in zwermen of meer georganiseerde formaties. In een zwerm bewegen vogels zich als een ongestructureerde wolk door de lucht, terwijl vogels in een formatie een keurige rij vormen. Formatievliegen wordt vaak gerelateerd aan seizoenstrek en het vliegen in een zwerm aan korte alledaagse vluchten. Toch zijn er diverse vogelsoorten, zoals ganzen, die ook tijdens korte vluchten in formatie vliegen. Daarentegen formeren zangvogels die in groepen trekken, zoals vinkachtigen, helemaal geen formaties. Er zijn dus grote verschillen tussen vogelsoorten in het gebruik van zwermen en formaties. Maar hoe zijn beide georganiseerd? Is er een leider? Onder welke omstandigheden vormen vogels verschillende soorten formaties en waarom? En waarom zien we kleine vogels nooit in formatie vliegen? In dit artikel probeer ik antwoord te geven op deze vragen op basis van bestaande literatuur. De twee centrale vragen zijn hoe en waarom vogels in groepen vliegen.

VLIEGEN IN EEN ZWERM

Een zwerm heeft een driedimensionale structuur en kent doorgaans geen vaste organisatie. Er zijn veelvuldig splitsingen in de groep en de posities van individuen veranderen voortdurend (Heppner 1974). In een zwerm bevinden zich geen groepsleden aan weerskanten naast een vogel, noch er direct boven of onder. Elk individu, behalve uiteraard de achterste, vliegt iets voor en boven zijn dichtstbijzijnde groepsgeenoot (Breder 1976, Major & Dill 1978).

Wanneer vogels zich verplaatsen, bijvoorbeeld tussen hun foerageer- en rustgebieden, zijn zwermen relatief verspreid en losjes georganiseerd. De vogels vliegen niet op hun maximale snelheid en in het algemeen verplaatsen zwermen zich parallel aan de grond of het water in een constante richting. Wanneer zwermen worden aangevallen verhogen de vogels hun snelheid en voeren zij als een meer compacte groep snelle manoeuvres uit. Ze zwenken en draaien, al stijgend en dalend door de lucht (Major & Dill 1978, Pomeroy & Heppner 1992). Het compacter worden van de zwerm wordt waarschijnlijk veroorzaakt doordat elk individu een centrale positie in de zwerm probeert te bemachtigen om zo gebruik te maken van het fysieke schild dat de andere vogels vormen (Hamilton 1971, Pulliam 1973).

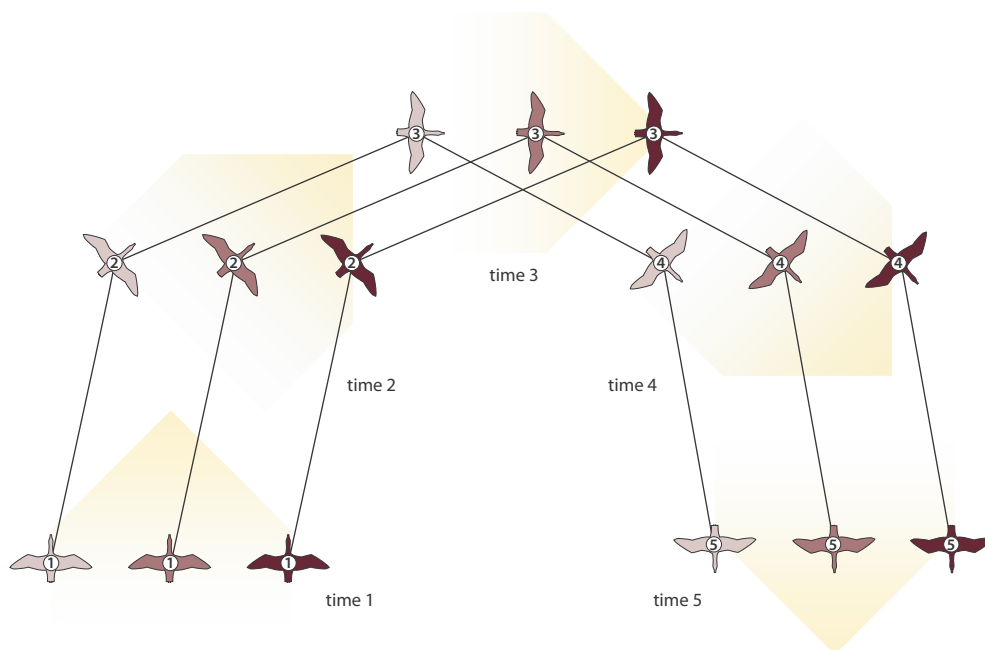
Tijdens een wending repositioneren vogels zichzelf constant. De lege ruimte tussen de vogels maakt het mogelijk om van plaats te wisselen binnen de zwerm. Pomeroy & Heppner

(1992) presenteren een simpel model dat het draaien beschrijft van een zwerm vogels (figuur 1). Individuen beginnen de wending ongeveer tegelijk en elke vogel vliegt in een boog met dezelfde radius. Vliegpaden van verschillende vogels doorkruisen elkaar tijdens de wending. Vogels kunnen hun vliegpaden aanpassen wanneer zij dreigen te botsen met een groepsgeenoot, maar ze zullen altijd de gemiddelde koers van de groep blijven volgen. Vogels die eerst aan de buitenkant van de zwerm vlogen eindigen de wending aan de binnenkant en andersom. Dit model laat een tweedimensionale wending zien, maar in werkelijkheid is de wending driedimensionaal en nog ingewikkelder.

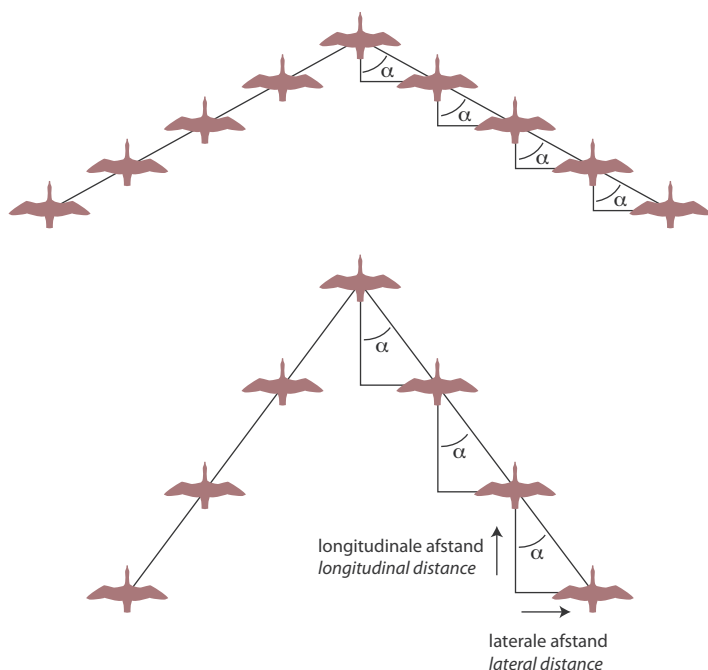
COÖRDINATIE VAN MANOEUVRES

Een groep vogels zwenkt sierlijk door de lucht, waarbij alle individuen in dezelfde richting bewegen. Wanneer de groep plotseling van richting verandert, reageren alle individuen vlug en foutloos, als een eenheid, alsof ze deel uitmaken van één organisme. Wie verwondert zich er niet over hoe de vogels met zulke hoge snelheden hun abrupte en gesynchroniseerde zwenkingen en draaiingen coördineren zonder met elkaar te botsen?

In de loop der tijd zijn er veel hypothesen aangedragen om dit te verklaren. Allemaal stellen ze dat één of meer initiatiefnemers beginnen met een manoeuvre, waarna de rest snel volgt. De meningen verschillen echter over de vraag hoe



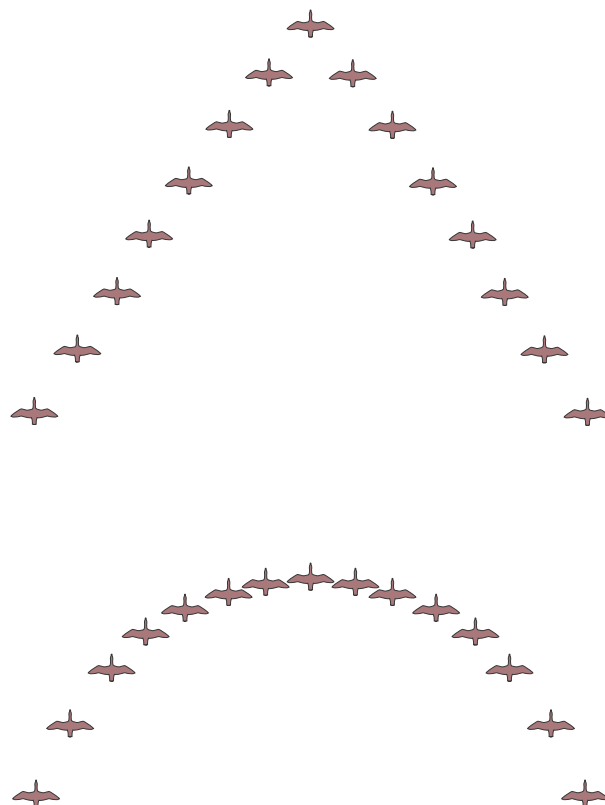
Figuur 1: De vliegpaden van vogels in een zwerm tijdens een wending. Alle individuen maken een boog met een zelfde radius en houden dezelfde snelheid aan. Hun vliegpaden kruisen (Pomeroy & Heppner 1992). *Flight paths of individual birds in a flock during a turn. All individuals follow arcs of similar radius at equal speed. Note that flight paths cross.*



Figuur 2: Twee typen formaties: brede V ($\alpha > 90^\circ$) en smalle V ($\alpha < 90^\circ$). De hoek wordt bepaald door de laterale en de longitudinale afstand tussen de vogels (Andersson en Wallander 2004). *Two types of V-formation: obtuse ($\alpha > 90^\circ$) and acute ($\alpha < 90^\circ$). The angle is determined by the lateral and longitudinal distances between the birds.*

deze informatie zo snel kan worden overgebracht dat dit de hele groep in staat stelt de manoeuvre harmonieus uit te voeren. Selous (1931) speculeerde dat er telepathie in het spel is. Heppner & Haffner (1974) meenden dat vogels in een groep misschien elektromagnetische communicatie gebruiken om hun bewegingen op elkaar af te stemmen. Een realistischer suggestie is het gebruik van visuele en auditieve signalen (o.a. Farrar 1950, Buck & Buck 1976). Met de intrede van hogesnelheidscamera's kon voor het eerst een gedegen analyse worden uitgevoerd. Een studie door Davis (1980) bevestigde het vermoeden dat één of meer initiatiefnemers de zwerm dirigeren. Omdat de reactietijd van vogels vele malen korter is dan die van mensen kunnen de andere vogels in een zwerm op basis van visuele informatie hun koers zeer snel aanpassen aan die van de initiatiefnemer. Davis suggereert dat de zwerm alleen een manoeuvre uitvoert wanneer er een bepaald minimumaantal vogels is dat besluit de initiatiefnemer(s) te volgen. Potts (1984) introduceerde de '*chorus line hypothesis*'. Net als Davis (1980) voorspelde hij dat de snelheid van aanpassing van naburige vogels aan de initiatiefnemer wordt bepaald door hun reactietijd. De reactiesnelheid van vogels verderop in de zwerm zal echter groter zijn dan die van de vogels dicht bij de initiatiefnemer, omdat zij de manoeuvre al hebben gezien bij iets verder weg vliegende groepsgenoten. Zij weten dus al dat er een manoeuvre op komst is, zoals supporters in een voetbalstadion een wave zien aankomen.

Verklaringen zoals die van Davis (1980) en Potts (1984) veronderstellen dat de bewegingen van vogels in zwermen het resultaat zijn van interacties tussen de individuen. Doordat vogels constant van positie veranderen en initiatiefnemers continu terugvallen en van plaats wisselen met groepsgenoten achter hen, lijkt het er op dat er geen leider is (Partridge 1982). Het meest eenvoudige mechanisme voor deze zelforganisatie is er een waarbij elke vogel een aantal gedragsregels toepast als reactie op het gedrag van naburige vogels (Cameron *et al.* 2003). Volgens deze benadering hebben wetenschappers een model opgesteld dat de coördinatie van manoeuvres in een zwerm vogels beschrijft. Reynolds (1987) formuleert drie gedragsregels: (1) probeer dicht bij naburige groepsgenoten te blijven, (2) probeer je snelheid aan te passen aan naburige groepsgenoten en (3) probeer botsingen met naburige groepsgenoten te vermijden. Regel 1 betekent dat een individuele vogel dichter naar zijn burens moet bewegen om een deel van de groep te blijven. Regel 2 zorgt voor een balans tussen aantrekking en afstoting en resulteert erin dat naburige vogels een bepaalde onderlinge afstand handhaven. Regel 3 zorgt dat de vogel van richting verandert in geval van een dreigende botsing. Elke individuele vogel baseert zijn gedrag op de waarneming van zijn dichtstbijzijnde burens en niet op dat van de gehele zwerm. Deze drie regels weerspiegelen de basiscomponenten van systemen van zelforganisatie: positieve en negatieve feedback. Positieve feedback brengt de individuele vogels samen als een groep ("Ik ga



Figuur 3: De energiebesparing in een smalle V-formatie (boven) is ongelijk verdeeld. De leider verbruikt meer energie dan de anderen. Energiebesparing in een brede U-formatie (onder) is gelijkmatiger verdeeld. De voorste vogels krijgen een lift van naburige vogels. De totale energiebesparing in beide formaties is gelijk, omdat het aantal vogels en de afstand tussen de vleugeltoppen gelijk is (Andersson & Wallander 2004). *Energy savings in an acute V-formation are unequally distributed as the leader expends more energy than the followers (top). Energy savings in an obtuse U-formation are more equal as frontal birds gain uplift from their neighbours (bottom). The total energy gain is similar in both formations, because the number of birds and the lateral distances between wingtips are the same.*

waar jij gaat") en negatieve feedback veroorzaakt afstoting wanneer een vogel te dicht bij een andere vogel in de buurt komt ("maar kom niet te dicht bij me") (Camazine *et al.* 2003).

WAAROM VLIEGEN VOGELS IN GROEPEN?

Vogels vliegen vaak in groepen om het risico van predatie te verminderen (Krause & Ruxton 2002). Een groep heeft meerdere voordelen ten opzichte van een individuele vogel. Allereerst heeft een groep meer kans om een naderende predator te ontdekken. Deze verhoogde waakzaamheid doet zich zelfs voor wanneer enkele individuen in de groep minder waakzaam zijn (Pulliam 1973, Elgar 1989). Deze vogels profiteren van hun groepsgenoten, maar de waakzame dieren zullen gevaar als eerste opmerken en kunnen dus ook het snelst reageren. Ze lopen dus een kleinere kans om gepakt te worden dan vogels die hun informatie indirect verkrijgen (Lima 1995a,b, Lima & Zollner 1996, Hilton *et al.* 1999).

Een tweede voordeel is dat voor een individuele vogel de kans om het slachtoffer te worden van een predator afneemt naarmate de groep groter is. Dit wordt het verdunningseffect genoemd (Hamilton 1971, Foster & Treherne 1981). Leden van een groep ondervinden ook bescherming doordat de lichamen van naburige vogels fungeren als een fysiek schild tussen henzelf en de predator. Hierdoor is een vogel in het

midden van een groep veiliger dan aan de rand (Hamilton 1971, Pulliam 1973), maar een vogel is nog steeds beter af aan de rand dan apart van de groep. Wie de groep verlaat wordt een gemakkelijke prooi (Mueller 1971). Het is ook bewezen dat predators in verwarring kunnen worden gebracht wanneer zij een individu in een zich snel bewegende groep willen aanvallen (Neil & Cullen 1974). Het is moeilijk om een snel bewegend object te volgen wanneer er meerdere van in het gezichtsveld zijn (Krebs & Davies 1981). Probeer maar eens een tennisbal te vangen als er drie tegelijkertijd naar je toe worden gegooid. Als een grote groep compact is en onverwachts zwenkt en draait kan dit ook voorkomen dat de predator aanvalt omdat hij denkt door een botsing gewond te kunnen raken. Vermoedelijk daarom maakt een zwerm vogels manoeuvres wanneer een predator verschijnt (Driver & Humpries 1988).

VLIEGEN IN FORMATIE

Van een formatie is sprake wanneer een groep vogels in een lijn of rij vliegt (Heppner 1974). Er zijn verschillende soorten formaties. De keuze tussen verschillende varianten hangt vermoedelijk sterk samen met aerodynamische aspecten. Bij een vleugelslag veroorzaakt het door de beweging ontstaande verschil in luchtdruk een luchtverweling rond de



Harvey van Diek

Typisch voorbeeld van formatievliegen: overtrekkende Kraanvogels over de Waalbrug in Nijmegen, november 2006.
Typical example of flight formation, Common Cranes passing the River Waal in Nijmegen.

vleugeltoppen. Deze wervelingen (*vortices*) creëren een gebied van neerstromende lucht die de neerwaartse kracht op de vleugel vergroot. Eigenlijk is deze kracht ongewenst, maar dezelfde *vortices* creëren ook gebieden van stijgende lucht vlak achter de vleugels. Van deze stijgende luchtstroom kan een vogel die achter een andere vogel vliegt profiteren door zijn vleugeltoppen precies in dit gebied te plaatsen (Lissaman & Schollenberger 1970, Higdon & Corrsin 1978, Badgerow & Hainsworth 1981, Hummel 1983). Omdat dit gebied zich bevindt aan het uiteinde van een vleugel is het voor een vogel het beste om er voor te zorgen dat er overlap is in het horizontale vlak tussen de eigen vleugeltoppen en die van zijn voorganger (Seiler *et al.* 2003, Linton 2007, Thien *et al.* 2007).

Van de verschillende soorten formaties is de V-formatie de meest bestudeerde. De formatiehoek kan variëren en wordt bepaald door de longitudinale en laterale afstanden tussen de individuen (figuur 2). De laterale afstanden tussen de vleugeltoppen hebben een sterke invloed op de energiebesparing groep; in theorie is er voor vogels in formatie een optimale laterale afstand (Lissaman & Schollenberger 1970, Badgerow &

Hainsworth 1981, Hummel 1983). In brede V-formaties zijn de longitudinale afstanden kleiner dan in smalle V-formaties (figuur 2). Hoewel voor beide typen formaties de totale energiebesparing in de groep hetzelfde is, is deze anders verdeeld over de individuen (Andersson & Wallander 2004). Hoewel men zou verwachten dat de voorste vogel in een smalle V geen energie bespaart (Lissaman & Schollenberger 1970, Hummel 1995, Weimerskirch *et al.* 2001), toont een studie van Sugimoto (2003) aan dat zelfs de voorste vogel minder weerstand ervaart dan wanneer hij alleen zou vliegen.

Sommige vogels, zoals Aalscholvers *Phalacrocorax carbo* en andere watervogels, vliegen ook vaak in J-formaties of echelons. Dit zijn varianten van de V-formatie. In een J-formatie zijn de lengtes van de benen verschillend en in een echelon ontbreekt één been (Heppner 1974, Seiler *et al.* 2003). Een andere variant is de U-formatie, ook wel bekend als de boogformatie. Hierin vliegen vogels niet in een rechte lijn maar in een boog. De voorste vogel vliegt slechtst een klein beetje voor zijn dichtstbijzijnde volgers, en de longitudinale afstand tussen de volgers wordt groter achter in de formatie

(figuur 3). In een U-formatie ondervindt elke vogel, inclusief de voorste, dezelfde energiebesparing (Lissaman & Scholtenberger 1970, Filippone 1996, Sugimoto 2003).

Kleinere vogelsoorten vliegen wel vaak in zwermen maar vormen nooit formaties. Kleine vogels kunnen minder energie besparen door in formatie te vliegen dan grote vogels, die door hun grotere spanwijdte en langzame vleugelslagen gemakkelijker van elkaars luchtverplaatsingen kunnen profiteren (Alerstam 1990, Cuts & Speakman 1994). Kleine vogels hebben doorgaans kortere vleugels en hun snelle vleugelslag creëert complexe *vortices* die geen gelegenheid bieden tot energiebesparing (Hummel 1995). Vandaar dat formaties alleen bij grotere vogels voorkomen. Kleine vogels hebben een andere manier gevonden om energie te besparen: onderbroken vliegen. Ze wisselen reeksen vleugelslagen af met pauzes waarin ze hun vleugels stilhouden, hetzij gespreid, hetzij tegen het lichaam gevouwen (Rayner 1977, Tobalske & Dial 1994). Hoewel het slaan met de vleugels altijd wordt geassocieerd met het stijgen en het stilhouden ervan met dalen, valt dit niet altijd zo samen (Rayner *et al.* 2001). Een golvende vlucht maakt het natuurlijk ook extra moeilijk om een formatie te handhaven: dat zou vereisen dat de stijgingen en dalingen door de groepsleden worden gesynchroniseerd.

HET KIEZEN VAN EEN TYPE FORMATIE

Wanneer wordt nu een bepaald type formatie toegepast? Andersson & Wallander (2004) suggereren dat dit samenhangt met de verwantschap en de mate van bereidheid tot onderlinge dienstverlening (reciprociteit) van de individuen in een groep. Reciprociteit wordt vooral verwacht in kleine stabiele groepen waarin vogels elkaar kennen doordat ze gedurende lange tijd met elkaar omgaan (Trivers 1971, Axelrod & Hamilton 1981, Boyd & Richardson 1988, Dugatkin 1997). Andersson & Wallander (2004) voorspellen dat kleine groepen met daarin bloedverwanten, bijvoorbeeld van ganzen, zwanen en kraanvogels, vaak een smalle V-formatie zullen gebruiken. Hoewel de leider het nadeel heeft dat zijn positie meer energie kost dan achterliggende posities helpt hij wel zijn familieleden, bijvoorbeeld zijn jongen. Het gedrag van de leidende vogel kan dan worden gezien als een vorm van ouderlijke zorg. Het aerodynamische voordeel voor de jongen is groot, omdat zij kleiner en lichter zijn dan volwassen vogels (Hummel 1995). Deze keuze op basis van verwantschap kan ook plaatsvinden in groepen bestaande uit meerdere families die samen trekken (Andersson & Wallander 2004). Ook reciprociteit kan leiden tot smalle V-formaties. Individueen nemen dan om beurten de leidende positie in, en laten zich wat terugzakken wanneer ze moe worden, zodat een buurvogel vooraan komt te vliegen. Op deze manier worden de energiekosten van de onrendabele leiderspositie gedeeld (Andersson & Wallander 2004).

Brede V-formaties of U-formaties, waarbij elke positie even veel energiebesparing oplevert, worden verwacht in grote groepen bestaande uit vogels die niet met elkaar verwant zijn en elkaar niet herkennen. Voorbeelden hiervan zijn Eiders *Somateria mollissima* en veel soorten wadvogels. In een grote groep die in een smalle V-formatie vliegt kunnen vogels proberen de onrendabele leidende positie te vermijden. In kleine groepen is de kans op herkenning groter. 'Valsspelers' kunnen dan gemakkelijk worden gestraft, bijvoorbeeld door deze gezamenlijk in de lucht te belagen of, misschien waarschijnlijker, bij een tussenstop (Andersson & Wallander 2004). Hoewel de concepten van verwantschap en reciprociteit een verklaring geven voor het voorkomen van verschillende typen formaties, is de theorie van Andersson & Wallander (2004) nog niet empirisch getoetst.

AERODYNAMICA OF ORIËNTATIE EN COMMUNICATIE?

Er zijn twee breed gesteunde hypothesen die het bestaan van formatievliegen verklaren. De eerste stelt dat het voornamelijk dient om energie te besparen door een gunstigere aerodynamica, de tweede dat vliegen in formatie de communicatie en oriëntatie in een groep bevordert. De aerodynamische principes van formatievliegen zijn hierboven al besproken. Energiebesparing is een belangrijk voordeel voor vogels omdat hun energiereserves niet onbeperkt zijn en cruciaal zijn voor voortplanting of overleving (Higdon & Corrin 1978, Badgerow 1988).

Het vliegen in formatie kan ook leiden tot betere oriëntatie en communicatie, die botsingen helpt voorkomen. Om hun richting en snelheid te kunnen aanpassen aan die van de andere vogels in de groep moeten individuen deze in het gezichtsveld houden. Dit is het gemakkelijkst bij een positie schuin achter de voorgaande vogel. Het gezichtsveld van een vogel wordt bepaald door de eigenschappen en de positionering van het oog. De optimale visuele hoek, het gebied waar een oog het best ziet, ligt links of rechts voor het oog. Dit kan betekenen dat de V-formatie het resultaat is van vogels die proberen een optimaal zicht te houden op hun groepsleden. Hiervoor houden ze een vaste verhouding aan tussen de laterale en de longitudinale afstand tot hun voorganger (Hamilton 1967, Gould & Heppner 1974, Heppner 1974, Potts 1984, Williams *et al.* 1976, Heppner *et al.* 1985, Badgerow 1988).

In de literatuur worden dus twee verklaringen naar voren gebracht waarom vogels in formatie vliegen. Deze sluiten elkaar niet uit en Forbush (1912) suggereerde al dat zowel aerodynamica als visuele communicatie en oriëntatie van belang zijn. Al bijna een eeuw lang zijn er studies uitgevoerd om te kijken welke van de twee voordelen nu het meeste bijdraagt aan formatievliegen, vaak leidend tot tegenstrijdige conclusies.

De focus in alle studies is de hoek van de formatie waarin de vogels vliegen. Op grond van aerodynamische theorie kan de optimale overlap tussen vleugeltoppen van naburige vogels worden voorspeld (Badgerow 1988, Speakman & Banks 1998). Voor een optimale aerodynamica is de longitudinale afstand van minder belang (Hummel 1995, Speakman & Banks 1998, Chichka *et al.* 1999). Energiebesparing kan dus worden verkregen bij meerdere hoeken, terwijl voor communicatie en oriëntatie een vaste hoek als optimaal wordt verondersteld. Om zijn voorganger zo goed mogelijk te blijven zien moet een vogel immers ook zijn laterale afstand vergroten als hij zijn longitudinale afstand vergroot (Badgerow 1988). Deze vaste hoek kan per vogelsoort verschillen. Metingen aan de hoek waaronder vogels in groepen vliegen leverden echter geen eenduidige resultaten op. Tijdens een vlucht verandert deze veelvuldig (Gould & Heppner 1974, Williams *et al.* 1976, O'Malley & Evans 1982). Het kwam ook voor dat een groep gedurende de hele vlucht nooit in een optimale hoek vloog (Heppner *et al.* 1985). Seiler *et al.* (2003) suggereren dat het aanhouden van de optimale hoek voor vogels moeilijk is, net zoals in een rij auto's kleine verstoringen voorin zich naar achteren dusdanig versterken dat de achterste auto's niet kunnen volgen. Het bleek dus moeilijk om door het meten van de hoeken onderscheid te maken tussen de twee hypothesen.

Een belangrijke reden voor het ontbreken van overeenstemming over het relatieve voordeel uit aerodynamische versus dat uit oriëntatie-overwegingen is ook dat deze voordelen nooit volledig zijn gekwantificeerd. Daarvoor is onder andere meer inzicht nodig in de interne fysiologische processen tijdens het vliegen, bijvoorbeeld in de spieren die gebruikt worden. Deze bepalen de omvang van de energiebesparingen, maar zijn nog altijd niet goed gemodelleerd (Rayner 2001).

DANKWOORD

Deze bijdrage is gebaseerd op mijn scriptie ter afronding van mijn bachelor Biologie aan de Rijksuniversiteit Groningen. Mijn begeleider Theunis Piersma stimuleerde mij er een artikel voor *Limosa* van te maken. Tijdens het schrijven van het artikel ben ik zeer geholpen door Jeroen Reneerkens en Ingrid Tulp. Zonder hun adviezen en geduld was het zeker niet gelukt.

LITERATUUR

- Alerstam T. (ed.) 1990. Bird migration. Cambridge University Press, Cambridge.
- Andersson M. & J. Wallander 2004. Kin selection and reciprocity in flight formation? *Behavioral Ecology* 15: 158-162.
- Axelrod R. & W.D. Hamilton 1981. The evolution of cooperation. *Science* 211: 1390-1396.
- Badgerow J. & F. Hainsworth 1981. Energy savings through formation flight? A re-examination of the Vee formation. *Journal of Theoretical Biology* 105:749-755.
- Badgerow J. 1988. An analysis of function in the formation flight of Canada geese. *Auk* 93: 41-52.
- Boyd R. & P.J. Richardson 1988. The evolution of reciprocity in sizable groups. *Journal of Theoretical Biology* 132: 337-356.
- Breder C.M. 1976. Fish schools as operational structures. *Fisheries Bulletin* 74: 471-502.
- Buck J. & E. Buck 1976. Synchronous fireflies. *Scientific American* 234: 74-85.
- Camazine S., J.-L. Deneubourg, N.R. Franks, J. Sneyd, G. Theraulaz & E. Bonabeau (eds.) 2003. *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton University Press, Princeton.
- Chichka D.F., J.L. Speyer & C.G. Park 1999. Peek-seeking control with application to formation flight. *Proceedings of the 38th IEEE Conference on Decision and Control* 2463-2470. Phoenix, Arizona.
- Cutts C.J. & J.R. Speakman 1994. Energy savings in formation flight of pink-footed geese. *Journal of Experimental Biology* 189: 251-261.
- Davis J.M. 1980. The coordinated aerobatics of Dunlin flocks. *Animal Behaviour* 28: 668-673.
- Driver M.P. & D.A. Humphries (eds.) 1988. *Protean behaviour: The biology of unpredictability*. Oxford University Press, Oxford.
- Dugatkin L.A. 1997. *Cooperation among animals: an evolutionary perspective*. Oxford University Press, New York.
- Elgar M.A. 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the evidence. *Biological Reviews* 64: 13-33.
- Farrar G.B. 1950. Song of the north. *Field* 196: 179-180.
- Filippone A. 1996. Heuristic optimization applied to an intrinsically difficult problem: birds' formation flight. *AIAA Paper* 96-0515: 1-12.
- Forbush E.H. 1912. A history of game birds, wildfowl and shorebirds of Massachusetts and adjacent states. *In: Massachusetts State board of agriculture*. Wright and Porter, Boston.
- Foster W.A. & J.E. Treherne 1981. Evidence for the dilution effect in the selfish herd from first predation on a marine insect. *Nature* 293: 466-467.
- Gould L.L. & F. Heppner 1974. The vee formation of Canada geese. *Auk* 91: 494-506.
- Hamilton W.J. 1967. Social aspects of bird orientation mechanisms. *In: R.M. Storm (ed.) Animal Orientation and Navigation*. Oregon State University Press, Corvallis.
- Hamilton W.D. 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31: 295-311.
- Heppner F. 1974. Avian flight formation. *Bird Banding* 45: 160-169.
- Heppner F. & J. Haffner 1974. Coordination in avian flight formation: an electromagnetic model. *In: J.G. Llaurodo, A. Saucos, Jr. & J.H. Battocletti (eds.), Biological and clinical effects of low frequency magnetic and electric fields*, p. 147-162. Springfield, Ill: Thomas.
- Heppner F., J. Convissar, D.E. Moonan Jr & J. Anderson 1985. Visual angle and formation flight in Canada geese (*Branta Canadensis*). *Auk* 102: 195-198.
- Higdon J. & S. Corrin 1978. Induced drag of a bird flock. *American Naturalist* 112: 727-744.
- Hilton G.M., W. Cresswell & G.D. Ruxton 1999. Intra-flock variation in the speed of response on an attack by an avian predator. *Behavioral Ecology* 10: 391-395.
- Hummel D. 1983. Aerodynamic aspects of formation flight in birds. *Journal of Theoretical Biology* 104: 321-347.
- Hummel D. 1995. Formation flight as an energy-saving mechanism. *Israel Journal of Zoology* 41: 261-278.
- Krause J. & G.D. Ruxton 2002. *Living in groups*. Oxford: Oxford University Press.
- Krebs J.R. & N.B. Davies 1981. Living in a group. *In: Krebs J.R. & N.B. Davies (eds.) An Introduction to Behavioural Ecology*. 120-146. Blackwell Publishing, Malden.
- Lima S.L. 1995a. Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group size effect. *Animal Behaviour* 49: 11-20.
- Lima S.L. 1995b. Collective detection of predatory attacks by social foragers: fraught with ambiguity? *Animal Behaviour* 50: 1097-1108.
- Lima S.L. & P.A. Zollner 1996. Anti-predatory vigilance and the limits to

- collective detection: visual and spatial separation between foragers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38: 355-363.
- Linton J.O. 2007. The physics of flight: II. Flapping wings. *Physics Education* 42: 358-364.
- Lissaman P.B.S. & C.A. Schollenberger 1970. Formation flight of birds. *Science* 168: 1003-1005.
- Major P. & L. Dill 1978. The three-dimensional structure of airborne bird flocks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 4: 111-122.
- Mueller H.C. 1971. Oddity and specific search image more important than conspicuousness in prey selection. *Nature* 233: 345-346.
- Neill S.R. & J.M. Cullen 1974. Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopod and fish predators. *Journal of Zoology London* 172: 549-569.
- Partridge B.L. 1982. The structure and function of fish schools. *Scientific American* 246: 114-123.
- Pomeroy H. & F. Heppner 1992. Structure of turning in airborne rock dove (*Columba livia*) flocks. *Auk* 109: 256-267.
- Potts W.K. 1984. The chorus-line hypothesis of manoeuvre coordination in avian flocks. *Nature* 309: 344-345.
- Pulliam H.R. 1973. On advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology* 38: 419-422.
- Rayner J.M.V. 1977. The intermittent flight of birds. In: Ed. Pedley T.J. (ed.) *Scale effects in animal locomotion*. Academic Press, New York.
- Rayner J.M.V. 1985. Bounding and undulating flight in birds. *Journal of Theoretical Biology* 117: 47-77.
- Rayner J.M.V. 2001. Fat and formation in flight. *Nature* 413: 685-686.
- Rayner J.M.V., P.W. Viscardi, S. Ward & J.R. Speakman 2001. Aerodynamics and energetics of intermittent flight in birds. *American Zoologist* 41: 188-204.
- Reynolds C.W. 1987. Flocks, herds and schools: A distributed behavioural model. *Computer Graphics* 21: 25-34.
- Seiler P., A. Pant & J.K. Hedrick 2003. A systems interpretation for observations of bird V-formations. *Journal of Theoretical Biology* 22: 279-287.
- Selous E. (ed.) 1931. *Thought-transference (or what?) in birds*. Constable, London.
- Speakman, J.R. & D. Banks 1998. The function of flight formation in Greylag geese *Anser anser*: energy saving or orientation? *Ibis* 140: 280-287.
- Sugimoto T. 2003. A theoretical analysis of formation flight as a nonlinear self-organizing phenomenon. *IMA Journal of Applied Mathematics* 68: 441-470.
- Thien H.P., M.A. Moelyadi & H. Muhammad 2007. Effects of leader's position and shape on aerodynamic performances of V flight formation. *Icius* 43-49.
- Tobalske B.W. & K.P. Dial 1994. Neuromuscular control and kinematics of intermittent flight in Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Journal of Experimental Biology* 187: 1-18.
- Trivers R.L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology* 46: 35-57.
- Weimerskirch H., J. Martin, Y. Clerquin, P. Alexandre & S. Jiraskova 2001. Energy saving in flight formation. *Nature* 413: 697-698.
- Williams T., T. Klonowski & P. Berkeley 1976. Angle of Canada goose V flight formation measured by radar. *Auk* 93: 554-559.

Alma Streefkerk, Lange Bogerd 3, 4235AA Tienhoven; A.C.P.Streefkerk@student.rug.nl

Why do birds fly in flocks and formations?

In this literature review I seek answers to the questions of how and why birds fly in flocks. Flying flocks can be divided in two types: clusters and line formations. Clusters have a three-dimensional structure and tend to be rather disorganised. Birds are mainly thought to fly in clusters to prevent predation through increased predator detection, a dilution effect, physical protection by neighbours and a confusing effect on the predator. People have always wondered how birds avoid collisions in such rapidly moving clusters. Historically it was believed that such movements were coordinated by telepathy or electromagnetic communication. The development of high-speed filming enabled scientists to discover that manoeuvres are initiated by one individual bird and followed by the rest of the flock. There is no single initiator but this role is taken over by different individuals from moment to moment. The most likely explanation for movement in a cluster is a self-organization mechanism where each bird applies a set of simple behavioural rules in response to local information from neighbouring birds. There are different kinds of formations, ranging from an

acute V-formation to a U-shaped bow. Although the total energy saving is the same for different formations, it differs for individual birds in the group. In an acute formation, the leader gains little or no energy savings, while in a U-formation the energy savings are more equal. A reason for attaining a specific formation may be related to kin-selection or reciprocity, although no empirical evidence for this hypothesis has been found yet. Two hypotheses exist for the occurrence of structured formations like the well known V-shape. The first stresses the aerodynamic advantage of birds conserving energy by taking advantage of the vortices created by the wings of the birds in front. The second theory suggests that by flying in formations at a fixed angle to each other, birds can optimally visually communicate and orientate to avoid collisions. These explanations are not mutually exclusive and various studies have given support to both of them. Small birds never engage in formation flight, probably because their small wingspan and high wingbeat frequency make it more difficult to gain energetic advantages from wake vortices created by birds flying in front.