

Univerzita Palackého v Olomouci
Katedra zoologie a ornitologická laboratoř

Dlouhodobé změny ve fenologii rostlin a živočichů střední Evropy

Doktorská disertační práce

Eva Kolářová

Vedoucí práce: Mgr. Peter Adamík, Ph.D.

Ithaca 2017

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie a ornitologická laboratoř
17. listopadu 50
Olomouc 771 46
Česká republika

Vedoucí práce:

Mgr. Peter Adamík, Ph.D.

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie a ornitologická laboratoř
17. listopadu 50
Olomouc 771 46
Česká republika

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Petera Adamíka, Ph.D. a je tedy mým původním dílem. Výjimkou jsou přiložené články a rukopisy, na nichž se podíleli uvedení spoluautoři. Žádnou část této práce jsem nepředložila k získání dalšího akademického titulu.

Ithaca, 20. březen 2017

.....
Eva Kolářová

PODĚKOVÁNÍ

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli Peterovi Adamíkovi za to, že mě vedl, trpělivě mi radil a pomáhal po celou dobu mého doktorského studia. Dále bych ráda poděkovala své rodině, partnerovi, blízkým a přátelům, kteří mi po dobu doktorátu trpělivě naslouchali a podporovali mě. V neposlední řadě bych ráda poděkovala všem, kteří mi poskytli cenná data a rady. A na závěr bych chtěla vzdát holt všem známým i neznámým pozorovatelům ptáků a vlastně čehokoli, co se v přírodě okolo nás děje za to, že svá pozorování zaznamenávají a bez jejichž nadšení by tato práce nikdy nemohla vzniknout

ABSTRAKT

Klimatická změna a její dopady na ekosystémy jsou v dnešní ekologii hojně diskutovaným tématem. Jednou z oblastí kde pozorujeme výrazný vliv změny klimatu je načasování životních událostí druhů, tzv. fenologie. Přes veškerou pozornost a množství prací, které se fenologii věnují, stále nebyly plně vysvětleny některé aspekty změn v načasování životních událostí. Jedním z důvodů je, že většina prací je založena na časových řadách, které jsou dlouhé jen několik desetiletí, což značně omezuje naše poznatky o změnách, které probíhají na delším časovém měřítku. Předložená práce se proto snaží zhodnotit fenologické změny dřevin a ptáků v České republice od 1. poloviny 19. století po současnost a přispět tak k poznání ekologických změn na delší časové škále.

Je obecně známo, že načasování životních fází u rostlin je výrazně ovlivněno teplotou. Naše znalost reakcí mnoha méně studovaných dřevin na měnící se klima je však značně limitovaná. Ve studii zahrnující 18 druhů dřevin jsem zjistila dřívější nástup jarních fenofází (např. počátek olisťování a kvetení) a naopak pozdější nástup podzimních fenofází (např. žloutnutí a opad listí), a to především od poloviny 70. let 20. století, což vedlo k celkovému prodloužení vegetační sezóny v průměru o 23,8 dne u 11 druhů dřevin za období posledních 35 let. Nejvýraznější posuny v načasování fenofází jsem zjistila u krátkověkých raně sukcesních druhů, což je vysvětlováno odlišnými mechanismy, které ukončují dormanci v porovnání s pozdně sukcesními dlouhověkými druhy.

Obdobně jako u dřevin, jarní přílety ptáků byly uspíšeny a podzimní odlety byly u některých druhů spíše opožděny a to především od 70. let 20. století. Přes velkou variabilitu v příletech během celého studovaného období 1828–2010 a přes jasný recentní trend dřívějších příletů jsem zjistila, že některé druhy přilétaly v minulosti (v 1. pol. 19. století) dokonce dříve než dnes. Přestože se uvádí, že dálkoví migranti jsou v porovnání s migranty na krátkou vzdálenost v načasování svého jarního příletu značně rigidní, výsledky prezentované práce tento předpoklad jednoznačně nepotvrzují. U dálkového migranta vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) jsem zjistila, že tento druh zkracuje délku mezi příletem a počátkem hnízdění, což je jednou z možností, jak dohnat časovou ztrátu způsobenou pozdním příletem a udržet tak krok s uspíšeným nástupem jara a potravní nabídkou. Přes prodloužení délky setrvání na hnízdišti způsobené uspíšenými

přílety a opožděnými odlety se však nepotvrdilo, že by se u tohoto druhu výrazně prodlužovala i délka hnízdní sezóny.

Předložená studie ukazuje, že analýza dlouhodobých historických záznamů o fenologii dřevin a ptáků může poskytnout nové poznatky o vztazích mezi organismy a měnící se teplotou, což je ve světle probíhající klimatické změny velmi aktuální.

Klíčová slova: dálkový migrant, fenologie, migrační strategie, migrant na krátkou vzdálenost, teplota, změna klimatu, životní strategie

ABSTRACT

Climate change and its impacts on ecosystems are intensely discussed topics in ecology today. Exceptionally marked changes are observed in the timing of live-cycle events of plants and animals induced by climate. Despite numerous studies published on this topic some key aspects of phenological changes were not fully addressed. In addition, only marginal proportion of the published papers used time series longer than a few decades, which can not only bias the results of those studies but also distort our perception of current ecological changes. Therefore, to partly remedy these shortcomings, I present my work on long-term changes in phenology of trees and birds in the Czech Republic since the first half the 19th century.

Development of key life events in plants is strongly influenced by ambient temperature. However, we have only poor knowledge about the responses to climate change in many less studied trees. In my study of 18 species of trees, I found that spring phenophases (e.g. leaf unfolding and flowering) advanced and autumn phenophases (e.g. leaf colouring and leaf falling) delayed, especially since the middle of 1970s. This led to the prolonging of the growing season in 11 tree species on average by 23.8 days during last 35 years. Next, I found that species with different life-history strategies responded differently to advancing spring. The spring phenophases of short-lived, early successional tree species showed stronger response compared to long-lived, later successional species. This difference can be attributed to different mechanisms for triggering the end of dormancy in the spring as adaptations for varying risk across diverse life-history strategies.

Similarly to the findings on tree phenology, spring arrivals in birds advanced and autumn departures were in some species delayed, again especially since 1970s. However, spring arrivals were very variable during the full period of 1828–2010 and despite strong current temperature increase, some species arrived earlier in historical times (especially at the beginning of the 19th century) than today. Long-distance migrants are thought to be limited in their ability to track the tempo of advancing spring when compared to short-distance migrants. However, our results did not unambiguously support this assumption. Next, a long-distance migrant, the barn swallow *Hirundo rustica*, shortened the interval between arrival and beginning of nesting, which is another possibility how to track advancing spring and food abundance. Furthermore, there

was clear pattern of prolongation of the stay in the breeding sites but there was no evidence for the extension of the breeding period.

My studies together show that detailed studies of carefully assembled historical records of plant and animal phenology can provide unexpected insights into complex relationships between organisms and changing temperature.

Keywords: climate change, life-history strategy, long-distance migrant, migration strategy, phenology, short-distance migrant, temperature

OBSAH

ABSTRAKT	1
ABSTRACT	3
OBSAH	5
SEZNAM PŘILOŽENÝCH PŘÍSPĚVKŮ	6
1. ÚVOD	7
1.1. Vliv klimatických změn na biotu	7
1.2. Vliv klimatických změn na fenologii dřevin	7
1.3. Vliv klimatických změn na fenologii ptáků	9
2. CÍLE PRÁCE	11
3. DATA A METODIKA	12
3.1. Přehled historie fenologických pozorování na území České republiky	12
3.2. Fenologická pozorování rostlin	14
3.3. Fenologická pozorování ptáků	16
3.4. Klimatická data	19
4. VÝSLEDKY A DISKUZE	20
4.1. Změny v časových trendech nástupu fenofází u dřevin a jejich trvání	20
4.2. Změny v časových trendech příletů ptáků	21
4.3. Vliv teploty na první přílety ptáků	23
4.4. Interval mezi příletem a počátkem hnízdění	23
4.5. Změny v časových trendech odletů dálkových migrantů a délce pobytu na hnízdišti	24
4.6. Carry-over efekty v příletu a odletu u dálkových migrantů	25
5. ZÁVĚR	26
6. LITERATURA	27
PŘÍLOHY	34

SEZNAM PŘILOŽENÝCH PŘÍSPĚVKŮ

Tato doktorská disertační práce obsahuje následující příspěvky:

- I. Kolářová E, Nekovář J, Adamík P (2014) Long-term temporal changes in central European tree phenology (1946–2010) confirm the recent extension of growing seasons. *International Journal of Biometeorology*. 58(8): 1739–1948.
- II. Kolářová E, Adamík P (2015) Bird arrival dates in Central Europe based on one of the earliest phenological networks. *Climate Research*. 63: 91–98.
- III. Kolářová E, Matiu M, Menzel A, Nekovář J, Lumpe P, Adamík P (2017) Changes in spring arrival dates of and temperature sensitivity of migratory birds over two centuries. *International Journal of Biometeorology*. DOI: 10.1007/s00484-017-1305-5.
- IV. Kolářová E, Hušek J, Nekovář J, Cepák J, Adamík P. Long-term patterns in avian life-cycle: Arrival, onset of breeding and departure in three long-distance migrants. (*rukopis*)

1. ÚVOD

1.1. Vliv klimatických změn na biotu

Klima se měnilo po celou dobu vývoje Země a změny, ke kterým docházelo, byly mnohem větší, než jaké se dějí nyní (Fagan 2000). Co je však nové, jsou důvody, které je způsobily a rychlost s jakou k těmto změnám dochází. Dnes je již považováno za prokázané, že významný podíl na změnách klimatu má člověk (Root a kol. 2005, Rosenzweig a kol. 2008). Jeho činností dochází k oteplování, kterého jsme svědky zejména od sedmdesátých let 20. století (Walther a kol. 2002). Podle poslední páté hodnotící zprávy Intergovernmental Panel for Climate Change z roku 2013 teplota globálně vzrostla o 0,85° C za období 1880–2012 a očekává se, že během období 2081–2100 celosvětově vzroste o 0,3–4,8° C v porovnání s obdobím 1986–2005 (IPCC 2013).

Taková změna klimatu má zásadní vliv na širokou škálu ekologických proměnných. Nespočet vědeckých studií již doložilo vliv měnícího se klimatu na druhy a vazby mezi nimi a dokonce na celé ekosystémy (Harrington a kol. 1999, Parmesan 2003, Parmesan 2006, Root a kol. 2003, Walther a kol. 2002, Walther 2010). U mnoha rostlinných i živočišných druhů byly popsány posuny v areálech rozšíření, které měly za následek změny ve složení společenstev v prostoru (Sykes 2009). Stejně tak důležité jsou však posuny v načasování jednotlivých životních fází druhů tzv. fenologii, které umožní koexistenci jednotlivých druhů v čase a tím jim umožní maximálně využívat zdroje (Rathcke a Lacey 1985).

Právě načasování životních fází je často silně ovlivněno teplotou (Sparks a Menzel 2002). Navíc, tím, že jednotlivé druhy jsou k teplotě rozdílně sensitivní a často mají i další mechanismy umožňující jim rozvoj dané životní fáze, je mnohdy obtížné posuny vyvolané změnou klimatu odhadnout. Analýza fenologických dat se však ukázala jako poměrně jednoduchý nástroj, jak změny v časování životních fázích kvantifikovat a do určité míry i predikovat.

1.2. Vliv klimatických změn na fenologii dřevin

Z důvodu svého sesilného života, je rozvoj jednotlivých životních fází u rostlin teplotou velmi silně ovlivněn (Badeck a kol. 2004). Tohoto silného vztahu si lidé všimli již před několika staletími. V Japonsku je již od roku 705 n. l. zaznamenáváno kvetení třešní a je tak považováno za nejstarší

známou dochovanou fenologickou řadu na světě (Sekiguti 1969). Nejstarší evropské fenologické řady pro rostliny byly zaznamenávány rodinou Marshamových z Norfolku v Anglii po více jak dvě století od roku 1736 do roku 1947 (Sparks a Carey 1995). Tyto i řada dalších dlouhodobých fenologických řad byly podkladem pro rozsáhlé meta-analýzy dat z celé Evropy. Tyto se obvykle shodují, že nástup jarních fenofází rostlin je v posledních desetiletích výrazně uspíšen a naopak podzimní fenofáze se spíše opožďují (Ahas a kol. 2002, Menzel a Fabian 1999, Menzel a kol. 2006a, Schwartz a kol. 2006). Přímým důsledkem je prodloužení vegetační sezóny až o několik dní za dekádu (Gordo a Sanz 2009, Menzel a Fabian 1999, Schaber a Badeck 2005). Studie z jednotlivých zemí Evropy tyto trendy potvrzují a dokreslují rozsah změn na lokální úrovni. Například Fitter a Fitter (2002) zjistili u 385 z 557 rostlin Velké Británie dřívější počátek kvetení v průměru o 4,5 dne během let 1991–2000 v porovnání s obdobím 1954–1990. A podle Gordo a Sanz (2009) od poloviny 70. let nastal u některých jarních fenofází stromů a keřů ve Španělsku počátek dokonce až o 0,59 dne za rok.

Dřeviny v porovnání s bylinami vykazují menší posuny v načasování fenofází (Root a kol. 2003). Avšak celkové trendy na většině území Evropy jsou v souladu s výše popsánytmi tj. jarní fenofáze nastupují dříve, podzimní později a celková délka vegetační sezóny se prodlužuje (Defila a Clot 2001, Linkosalo a kol. 2009, Menzel a kol. 2001, Schaber a Badeck 2005, Sparks a Menzel 2002, Sparks a kol. 2009). V případě stromů však teplota není jediným faktorem, který ovlivňuje nástup jarních fenofází jako je kvetení a olisťování. Jako garance před předčasným ukončením dormance jsou dřeviny mimo teploty sensitivní i k fotoperiodě a jarovizaci (Körner a Basler 2010, Fu a kol. 2015). Kombinace těchto mechanismů umožňující nástup jarních fenofází je druhově specifická. Základní rozdíl je však možný pozorovat již na úrovni skupin dlouhověkých (K-strategie) a krátkověkých dřevin (r-strategie). Krátkověké raně sukcesní dřeviny, které jsou v temperátní zóně původní (např. habr rodu *Carpinus*) jsou po projití jarovizací k teplotě plně sensitivní. Naopak, dlouhověké pozdně sukcesní dřeviny (např. rod buk *Fagus*) potřebují k nástupu jarních fenofází, aby byly naplněny všechny tři podmínky tj. rostlina prošla jarovizací, fotoperioda byla dostatečně dlouhá a teplota dostatečně vysoká (Körner a Basler 2010). Toto bylo experimentálně potvrzeno u 14 druhů běžných evropských dřevin, které zastupovaly dvě výše zmíněné strategie (Basler a Körner 2012, detailněji u čtyř druhu viz Basler a Körner 2014, Caffarra a Donnelly 2011). To však limituje možnosti reakce dlouhověkých dřevin na měnící se klima a zároveň to poskytuje kompetiční výhodu raně sukcesním nebo nepůvodním druhům. Ty v mnoha případech potřebují pro spuštění nástupu jarních fenofází pouze dostatečně vysokou teplotu.

Studie, které se věnují časování podzimních fenofází se většinou shodují na opoždujícím se trendu nástupu některých fenofází jako je žloutnutí listů a jejich opad (neplatí pro zrání plodů, Menzel a kol. 2006b). Avšak tyto posuny nejsou natolik výrazné jako u jarních fenofází. Toto je společným znakem řady studií, které hodnotí posuny v podzimních fenofázích jako nevýrazné a poměrně vágní (Defila a Clot 2001, Gordo a Sanz 2009, Menzel a kol. 2001, Schaber a Badeck 2005). Tento fakt je rovněž kvantifikován v meta-analýze Menzel a kol. (2006a) z dat o 542 druzích rostlin a 19 druzích živočichů z 21 zemí Evropy (1971–2000), podle které způsobí oteplení o 1°C uspíšení jarních fenofází o 2,5 dne, ale opoždění podzimních jen o 1 den. Toto je z části připisováno nedostatku a menší kvalitě vstupních dat o podzimních fenofázích, které jsou hůře definovatelné a patrně více podléhají subjektivnímu posouzení konkrétního pozorovatele. Ale také faktu, že podzimní fenofáze nejsou spouštěny jen jedním dominantním spouštěčem, ale že do nástupu podzimních fenofází je zapojeno více proměnných, což zvyšuje variabilitu v jejich nástupu (Estrella a Menzel 2006).

1.3. Vliv klimatických změn na fenologii ptáků

Ptáci jsou jednou z nejvíce studovaných skupin živočichů vůbec, proto je rovněž vliv změny klimatu na časování jejich migrace hojně studovaným tématem. V souladu s faktem o dřívějším nástupu jarních fenofází panuje shoda, že i jarní přílety ptáků ze zimovišť na hnízdiště se vlivem zvýšené teploty v jarních měsících za několik posledních dekád uspíšily (Gordo 2007, Lehikoinen a kol. 2006).

Uspíšení je patrné u řady migrujících druhů z různých taxonomických skupin. Co se však zdá být rozhodující je migrační strategie druhu tj. zda se jedná o druh, který je dálkovým migrantem (zimoviště se nachází v tropické Africe a jižněji) nebo jestli se jedná o druh, který zimuje na území Evropy případně severní Afriky. Bylo zjištěno, že druhy zimující jen v rámci Evropy a severní Afriky jsou schopny svůj jarní přílet uspíšet daleko více v porovnání s dálkovými migranty, což jim umožňuje lépe držet tempo s uspíšeným nástupem jara (Gordo 2007). Příčina těchto odlišných reakcí je obvykle připisována míře, do jaké jsou obě skupiny schopny být sensitivní k teplotě a fotoperiodě. Počátek jarní migrace dálkových migrantů je díky jejich vyladění endogenních procesů kontrolován především délkou fotoperiody a je tedy relativně rigidní. Migranti na krátkou vzdálenost však mohou využít výrazných teplotních korelací mezi zimovištěm a hnízdištěm a jejich migrace je tedy více kontrolována teplotou (Berthold 1996, Gwinner 1996).

To jim umožňuje v porovnání s dálkovými migranty lépe reagovat na měnící se klima a následně přesněji synchronizovat svůj přilet s nástupem jara.

Lépe načasovaný dřívější jarní přilet přináší řadu výhod. Kromě lepší synchronizace s uspíšenými jarními fenofáze rostlin a hmyzu, je to dále například možnost zisku lepšího teritoria a zvýšení šance na další zahnízdění (Forstmeier 2002, Jonzén a kol. 2006a, Kokko 1999). Možností, jak částečně dohnat časovou ztrátu způsobenou u dálkovým migrantů pozdějším přiletem je zkrátit interval mezi přiletem a zahnízděním (Both a Visser 2001, Weidinger a Král 2007). I přesto však řada dálkových migrantů vykazuje populační pokles, připisovaný právě jejich neschopnosti lépe synchronizovat svůj přilet s dřívějším nástupem jara na hnízdištích (Both a kol. 2010, Heldbjerg a Fox 2008).

Příspěvek IV se mimo analýzy přiletů věnuje i odletům, které byly po dlouhou dobu fenology opomíjené (Gallinat a kol. 2015), ale z pohledu celoročního životního cyklu jsou pro druh zásadní. Dřívější přilet společně s opožděným odletem vedou k prodloužení periody setrvání na hnízdišti a u některých druhů mohou vést ke zvýšení šance na opakované zahnízdění. Jenni a Kéry (2003) zjistili, že dálkoví migranti svůj podzimní odlet spíše uspišují a naopak migranti na krátkou vzdálenost odlet odkládají, což bylo potvrzeno i některými dalšími studiemi na různých taxonomických skupinách (Filippi-Codaccioni a kol. 2010, Lehikoinen a Jaatinen 2012). Obecně je přijímáno vysvětlení, že dálkoví migranti uspišují svůj odlet proto, aby nehostinnou oblast Sahary překonali dřív než nastane suché období (Jenni a Kéry 2003). Toto je však ve světle dat získaných ze sledování migrace pomocí geolokátorů zpochybněno. I drobní pěvci jsou schopni Saharu překonat v rámci desítek hodin a nezdá se tedy, že by pro ně byla tak velkou bariérou, jako se předpokládalo dříve (Adamík a kol. 2016, Ouwehand a Both 2016). Další možná vysvětlení bude tedy nutné hledat v životních historiích jednotlivých druhů a to především v počtech jejich zahnízdění během roku, jak naznačují Jenni a Kéry (2003).

2. CÍLE PRÁCE

Od 90. let, kdy fenologie zažívá svou renesanci v souvislosti s výzkumem změn klimatu, vznikly již desítky prací, které se zabývají posuny načasování životních fází. Přesto jsou oblasti, kde ještě není řada otázek zodpovězena. Tato práce si klade za cíl přispět k diskuzi o vlivech změn klimatu na dřeviny a ptáky České republiky v dlouhodobém měřítku desítek a více let.

Dílčí cíle mé disertační práce jsou:

Fenologie dřevin (Příspěvek I)

- Na modelové skupině 18 dřevin zhodnotit časové změny v počátku 8 fenologických fází v období 1946–2010.
- Na modelové skupině 18 dřevin zhodnotit časové změny v délce trvání 8 fenologických fází v období 1946–2010.
- Na modelové skupině 11 druhů dřevin zhodnotit časové změny v délce trvání vegetační sezóny v období 1946–2010.

Fenologie ptáků (Příspěvek II, III, IV)

- Zpracovat a analyzovat fenologická data o příletech ptáků v období 1828–1847 a porovnat je s recentními příletovými daty z let 1991 až 2010.
- Sestavit fenologickou časovou řadu příletu 13 druhů ptáků v období 1828–2010, analyzovat časové trendy příletů a zhodnotit změny v teplotní sensitivitě druhů ve sledovaném období s ohledem především na jejich migrační strategii a měnící se klima.
- Na modelové skupině tří dálkových migrantů (jiříčka obecná *Delichon urbicum*, rorýs obecný *Apus apus*, vlaštovka obecná *Hirundo rustica*) zhodnotit časové trendy v příletech a odletech s ohledem na jejich životní historie a zhodnotit korelace mezi přílety a odlety v rámci sezóny a mezi sezónami (tzv. carry-over efekt) v období 1923–2009.
- Na modelovém druhu vlaštovka obecná zhodnotit časování tří životních událostí - příletu, počátku hnízdění a jeho délky a odletu v období 1939–2009.

3. DATA A METODIKA

3.1. Přehled historie fenologických pozorování na území České republiky

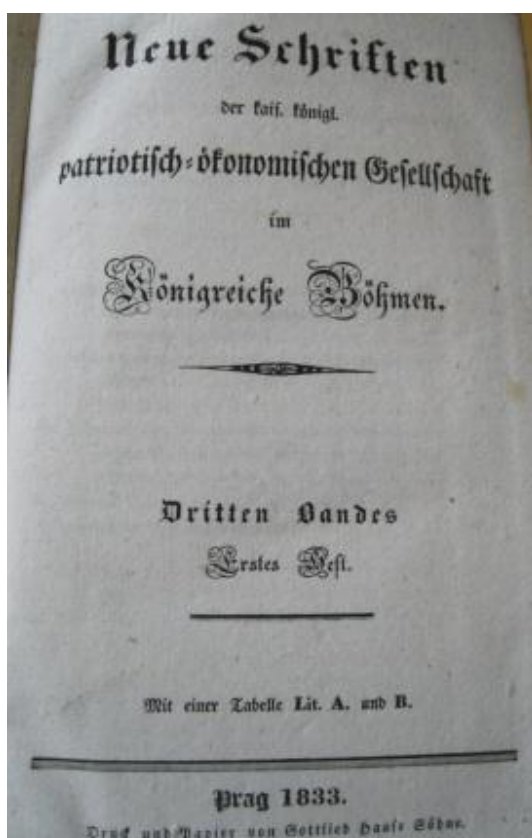
Všechny příspěvky této disertace analyzují fenologická data, tj. taková, která zaznamenávají průběh a změnu životních fází rostlin a živočichů během roku vlivem meteorologických a klimatických podmínek. Nejstarší sporadické zmínky o vlivu klimatu na rostliny a zvířata na území Česka pochází z druhé poloviny 18. století a byly zaznamenány meteorology J. Steplingem, A. Strnadem a M. A. Davidem (Nekovář a Hájková 2010). Tyto poznámky se týkaly především zemědělských plodin, úrody ovoce a žní. To odpovídá i situaci v jiných evropských zemích, kde má rostlinná fenologie většinou starší tradici než zoologická, protože obyvatelstvo bylo na rostlinné produkci přímo závislé a zájem o rostlinou fenologii tak přirozeně vedla i snaha o její zvyšování (Nekovář a kol. 2008). V roce 1780 byla v Mannheimu založena Falcká společnost meteorologická (*Societas meteorologica Palatina*), která působila i na našem území. Členové společnosti byli vysoce vzdělaní lidé (např. botanici, lékárníci, lékaři, učitelé a duchovní), kteří své poznámky o fenologii rostlin, živočichů (přílet a odlet některých tažných druhů ptáků) i nemoci a škůdců pravidelně, jednou za rok, odesílali Mannheimské společnosti (Koch a kol. 2008, Nekovář a Hájková 2010).

Avšak první pravidelná fenologická pozorování prováděli až členové Vlastenecko-hospodářské společnosti (Nekovář a Hájková 2010). První iniciativa k založení této společnosti vzešla už v roce 1767 od Marie Terezie a o tři roky později Společnost pro orbu a svobodná umění (*Gesellschaft des Ackerbaues und den freien Künste im Königreich Böhmen*), zahájila svou činnost. V roce 1788 byla reorganizována a přejmenovaná císařem Josefem II. na c. k. Vlastenecko-hospodářskou společnost v království Českém (*k. k. ökonomisch-patriotische Gesellschaft in Königreich Böhmen*). Členové se zabývali širokou škálou činností především z oboru meteorologie, zemědělství, ale i průmyslu (Bělínová a Brázdil 2012). Výsledky svých pozorování publikovala společnost v několika časopisech. Fenologická pozorování z období 1828–1845 byla publikována v periodiku *Neue Schriften* (Obr. 3.1.) a ta z období 1846–1847 v periodiku *Verhandlungen und Mittheilungen*.

V roce 1923 Václav Novák založil první celonárodní fenologickou síť, která byla organizovaná Sekcí pro půdoznalství a zemědělskou meteorologii Zemského ústavu zemědělského v Brně

a patří tak k nejstarším fenologickým sítím na světě (Nekovář a Hájková 2010). Dvacátá a třicátá léta 20. století byla zlatým věkem české fenologie. Do činnosti bylo zapojeno velké množství pozorovatelů. Krška (2003) uvádí, že ve třicátých letech bylo na území celého státu okolo 1200 stanic, z toho jen na Moravě a ve Slezsku 650. Fenologie rostlin i živočichů byla zaznamenávána i ve složitém období protektorátu. V roce 1939 byly všechny Meteorologické služby Moravy a Čech sloučeny do jednoho Ústředního meteorologického ústavu pro Čechy a Moravu a od roku 1940 byla fenologická síť čítající cca 1000 lokalit pod správou Meteorologické služby. Tento stav trval až do roku 1954, kdy byla meteorologická služba začleněna do Hydrometeorologického ústavu (Nekovář a Hájková 2010). Ve správě Hydrometeorologického ústavu je redukovaná fenologická síť až do současnosti. Výhodou ujednocení fenologické sítě je rovnoměrné rozložení fenologických stanic a dlouhodobě jednotná neměnná metodika pozorování jak rostlin, tak živočichů.

Obr. 3.1. Titulní strana z časopisu *Neue Schriften* z roku 1833 (foto: P. Adamík)



3.2. Fenologická pozorování rostlin

Členové Vlastenecko-hospodářské společnosti systematicky zaznamenávali svá pozorování rostlinné fenologie již od roku 1817 dle instrukcí sepsaných M. A. Davidem. Bylo sledováno několik fenologických fází na 31 rostlinných druzích na území Čech (Brázdil a kol. 2011). V období 1879–1941 byla pozorování rostlinné fenologie podle jednotné metodiky, kterou později převzal i V. Novák, zveřejňována pod záštitou H. Hoffmanna a E. Ihneho (Nekovář a Hájková 2010). Od roku 1956 se fenologická pozorování řídila pokyny dle publikace Příručka pro fenologické pozorovatele (Pifflová 1956). Byl sledován velký počet rostlin jak polních, tak lesních s detailně rozepsanými fenologickými fázemi (**Příspěvek I**). V návaznosti na zemědělské plodiny byly zaznamenávány charakteristiky o opylovačích především včele medonosné a tzv. škůdcích (např. chroustu). V roce 1983 vstoupily v platnost dvě metodické příručky - pro polní plodiny a ovocné dřeviny a v roce 1987 pak poslední metodická příručka pro pozorování lesních rostlin, kterými se rušila platnost Příručky pro fenologické pozorovatele z roku 1956. Tyto se pak dočkaly několika aktualizací, ale po metodické stránce zůstaly nezměněny. Definice fenologických fází jsou plně kompatibilní s mezinárodním klíčem fenologických fází tzv. BBCH kódem.

Množství fenologických fází, množství rostlin a doba, po kterou byly v České republice spolupracovníky Českého hydrometeorologického ústavu zaznamenávané jsou i v celosvětovém měřítku poměrně výjimečné. V současné době stále probíhá digitalizace především historických údajů a část dat je tedy uložena v originální papírové podobě v archivech Českého hydrometeorologického ústavu a čeká na své zpracování.

V **Příspěvku I** jsem hodnotila vybrané fenologické fáze u 18 dřevin. Tyto jsem vybrala s ohledem na počet záznamů, které jsem měla k dispozici i na jejich spolehlivost. Vybrané fenologické fáze jsou jasně definované a intuitivně jasně odlišitelné od dalších, což snižuje možnost záměny nebo nepřesností ze strany pozorovatele. Rovněž podmínky určené "Návodem pro činnost fenologických stanic – lesní rostliny" (Anonym 1987) jasně definují jaké druhy (běžně rozšířené s širokou ekologickou valencí), kolik (3-5 exemplářů) a jaké jedince (mladé, v dobrém zdravotním stavu), v jaké frekvenci (obchůzky ideálně každý druhý den) a na jakých místech (s nízkou zástavbou, nenarušené urbanizační, průmyslovou či jinou činností, s ohledem na stanovištní podmínky) mohou být zařazeny do fenologického pozorování.

V **Příspěvku I** jsem hodnotila 8 vybraných fenologických fází označených čísly níže v textu (podle "Návod pro činnost fenologických stanic – lesní rostliny") :

a. Počátek kvetení

- Květy jsou rozevřené (jehnědy či šištice rozvolněné), prašníky jsou viditelné, alespoň některé z nich se právě otevírají a uvolňují pyl
- Pozoruje se u všech dřevin a bylin, u jehličnanů, habru, lísky, břízy, olše lepkavé a šedé, buku, dubu a jívky se sledují pouze samčí květenství
- Zaznamenávají se 3 úrovně nástupu fenofáze podle poměrného množství rozvinutých květů na rostlině: 10% (**1**) , 50% a 100% (**2**)

b. První listy

- Při pohledu na líc listu je právě vidět celé listové žebro. Čepel listu je již částečně rozvinuta (u složených listů jsou vidět všechny jednotlivé lístky), avšak způsob složení listu v pupenu (řasnaté složení, svinutí) je stále náznakově patrný, list ještě nedosáhl své konečné velikosti
- Pozoruje se u všech druhů dřevin, sledují se jen listy vyvíjející se z terminálních pupenů
- U dřevin se zaznamenávají 3 úrovně nástupu fenofáze: 10% (**3**), 50% a 100% (**4**) listů na rostlině odpovídá popisu fenofáze

c. Žloutnutí listů

- Pozoruje se u všech druhů dřevin s výjimkou smrku, borovice lesní a kosodřeviny, olše lepkavé a šedé
- Zaznamenávají se dvě úrovně nástupu fenofáze: 10% nebo 100% (**5**) listů na stromě zežloutlo, zhnědlo či se jinak probarvilo

d. Opad listů

- Pozoruje se u všech druhů dřevin s výjimkou smrku, borovice lesní a kosodřeviny
- Zaznamenávají se dvě úrovně nástupu fenofáze, a to 10% (**6**) a 100% (**7**)

e. Zralost plodů

- Plody či šištice mají charakteristický tvar a zbarvení, jsou dorostlé do konečné velikosti a buď začínají měknout (trnka, jeřáb, hloh, svída, dřín, bez černý) nebo jsou naopak již typicky ztvrdlé (líška), u dalších druhů je pro určení zralosti rozhodující praskání

(otevírání, drolení) plodů a uvolňování semen (akát, bříza, buk, dub, olše lepkavá, vrba) či roznášení jednotlivých plodů větrem (křídlaté dvojnažky javorů), u jehličnanů rozhoduje rozevírání šištic a uvolňování křídlatých semen (na zemi leží první desítky semen), popř. opadávání celých zralých šištic

- Pozoruje se u všech dřevin
- U třešně, trnky, jeřábu, hlohu, svídy, dřínu, bezu černého se zaznamenávají 3 úrovně nástupu fenofáze (10%, 50%, 100 %), u ostatních pouze úroveň 10% (8)

Další charakteristikou, která je popsána v **Příspěvku I** je délka vegetační sezóny. Ta se obvykle určuje jako rozmezí od prvního olistění po žloutnutí listů (Menzel a Fabian 1999, Menzel a kol. 2001, **Příspěvek I**), ale někteří autoři uvádí rozpětí mezi první olistěním a opadem listů (Gordo a Sanz 2009). Její délka je tedy přímým výsledkem časových posunů jarních a podzimních fenofází.

3.3. Fenologická pozorování ptáků

Fenologie živočichů nemá na území Čech tak dlouhou tradici jako fenologie rostlin. První systematická pozorování příletů a odletů ptáků prováděli členové Vlastenecko-hospodářského spolku (publikované údaje pro období 1828–1847, **Příspěvek II**, **Příspěvek III**). Počátek tahu (*Anfang des Striches*) je zaznamenán s přesností na den, avšak konec (*Ende des Striches*) je většinou uveden pouze jako "polovina měsíce" a proto nebylo možné tyto údaje využít.

V roce 1851 byl ve Vídni založen Ústav pro meteorologii a zemský magnetismus (*Zentralanstalt für Meteorologie und Erdmagnetismus*). Jeho ročenky obsahovaly i fenologickou pasáž, ve které se v rozmezí let 1853–1867 (chybí 1856, 1858–1861, 1864–1867, 1876) objevovaly i fenologické údaje o příletu a odletu ptáků především z území Moravy (**Příspěvek III**). Kromě těchto dvou fenofází, byly u některých druhů doplňkově zaznamenávány i údaje o prvním zpěvu a první snůšce.

Časování migrace ptáků zaznamenávali i členové Přírodovědného spolku v Brně (*Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn*), který byl založen roku 1861. Mezi zakládající členy patřil mimo jiné i Gregor Mendel (Ustavující schůze Přírodovědného spolku v Brně, 2014). Spolek si vytyčil za cíl prozkoumat přírodovědné poměry na Moravě a ve Slezsku a šířit a podporovat

studium přírodních věd. Členové zaznamenávali i migraci tažných ptáků a to první a poslední pozorování jedince daného druhu. Přestože byl spolek zrušen až v roce 1945, ročenky s fenologickými údaji byly k dispozici jen pro roky 1867–1877, 1881–1903 a 1905–1906 (Příspěvek III).

Obr. 3.3. Ukázka fenologické ročenky vydané Ústavem pro meteorologii a zemský magnetismus v roce 1853 (foto: P. Adamík)

Beobachtungen aus dem Tierreiche im Jahre 1853 angestellt an den auswärtigen Stationen.								
	Inkunft oder erste Erkeltung	Abzug oder letzte Erkeltung		Inkunft oder erste Erkeltung	Abzug oder letzte Erkeltung			
Hermannstadt			Kainig			Kremsmünster		
Vögel			Klagenfurt			I. Säugethiere.		
Motacilla alba	17-3	—	Fringilla serinus	19-4	—	Flatterthiere	7-4	—
Alauda arvensis	17-3	—	Hirundo urtica	19-4	—	2. Vögel.		
Hirundo	3-4	11-9	" rustica	29-4	—	Alauda	20-2	—
Ciconia alba	30-3	7-9	Turdus	9-3	—	Anas boschas (1. Brut)	11-5	—
Hollitsch			I. Säugethiere.			3. Amphibien		
I. Vögel.			Lamprolaima	12-4	—	Bombina ignea	29-4	—
Ardea cinerea	8-4	—	Kremsmünster			Bufo vulgaris	1-5	—
" stellaris	8-4	—	I. Säugethiere.			Hyla viridis	1-5	—
Caprimulgus europaeus	16-5	—	Flatterthiere	7-4	—	Rana esculenta	1-5	—
Ciconia alba	8-4	—	2. Vögel.			" temporaria	1-5	—
Cuculus canorus (ruft)	2-3	—	Alauda	20-2	—	Triton teniatus	29-4	—
Hirundo riparia	16-4	—	Anas boschas (1. Brut)	11-5	—	4. Schalthiere.		
" urtica	24-4	—	Columba palumbus	14-3	—	Limax ater	12-5	—
Larus canus	8-4	—	Corvus monedula (1. Brut)	27-5	—	5. Insekten.		
Motacilla alba	8-4	—	Cuculus canorus	23-4	—	α. Hymenoptera.		
" flava	16-4	—	Falco tinnunculus	2-5	25-7	Vespa crabro	11-5	—
Oriolus galbula	2-5	—	Fringilla coelebs (singt)	11-2	—	β. Lepidoptera.		
Bullus greg	16-3	—	Hirundo rustica	16-4	16-9	Colias rharni	15-3	—
Scelopax gallinago	8-4	—	Lanius collurio	22-4	—	Papilio Maehaon (2. Gen.)	11-8	—
" rusticola	8-4	—	" excubitor	21-4	—	Sphinx euphorbiae	5-7	—
Trypa pusilla	8-4	—	Loxia curvirostrata	15-10	—	Vanessa Jo.	3-5	—
" vanellus	8-4	—	Motacilla alba	13-3	—	" polychloros	15-3	—
Uppa epps	24-4	—	Oriolus galbula	12-3	1-8	γ. Neuroptera.		
2. Insekten.			Parus (Durchzug)	—	13-10	Agrion	31-5	—
Melolontha vulgaris	6-5	—	Perdix coturnix	8-5	—			
Kainig			Scelopax rusticola (Strich)	18-4	7-10			
Vögel			Sitta europea	7-4	—			
Cypselus apus	29-4	—	Sturnus vulgaris	20-2	—			
Fringilla coelebs (schlagen)	1-3	—						

Velmi podrobné popisy tahu uvedl ve svém díle Franz Zdobnitzky, který působil především v okolí Brna a na jižní Moravě na počátku 20. století. Fenologické údaje o začátku jarního i podzimního tahu byly doplněny údaji o počtu jedinců, směru tahu, počátku hnízdění, počtu mláďat, ale i o zástřelech apod. a vztahovaly se k období 1900–1909 (Příspěvek III).

V období 1923–2002 byla fenologie ptáků nepřetržitě zaznamenávána na celém území České republiky pracovníky Českého hydrometeorologického ústavu. Obdobně jak již bylo zmíněno výše, měla fenologická síť nejvíce stanic ve dvacátých a třicátých letech. U běžných druhů jako skřivan, špaček a vlaštovka byly zaznamenávány přílety až ze stovek fenologických stanic každý rok (Příspěvek III, Příspěvek IV). U řady druhů byl zaznamenán i odlet (Příspěvek IV). Sporadicky byl některými pozorovateli zaznamenán i hromadný přílet, první zpěv nebo houfování před podzimním tahem. Těchto dat však bylo poměrně málo a nebylo tedy možné je analyzovat na

reprezentativním vzorku. Pozorovatelé se řídili metodikou popsanou v Příručce pro fenologické pozorovatele (Pifflová 1956). Po roce 1990 bylo pozorování fenologie ptáků oficiálně zcela zrušeno a nadále pokračuje jen zaznamenávání fenologie rostlin.

Od 90. let 20. století byla jedinou organizací, která zaštiťovala fenologická pozorování ptáků na území České republiky Česká společnost ornitologická (**Příspěvek III, Příspěvek IV**). Členové společnosti, často velmi zkušené ornitologové, zasílali svá pozorování společnosti obvykle jednou ročně a ta je dále archivovala. Mezi hlavní jevy, které pozorovatelé zaznamenávali patří první jarní pozorování a poslední pozorování druhu na podzim. Hromadný přelet byl zaznamenáván pouze sporadicky.

S nástupem moderních technologií se i zaznamenávání tahu ptáků přesunulo na internet. Od 1. března 2010 je v provozu elektronická podoba faunistické databáze tzv. avif, kde je možné zadat jakékoliv pozorování s možností vložit poznámku, zda se jedná o fenologické pozorování (**Příspěvek III**). Touto formou je obvykle možné získat spolehlivá data o prvních přiletech, protože lidé se na jaře těší na přilétající migranty a nadšeně do databáze vkládají záznamy o prvních pozorováních. Bohužel, databáze prakticky neobsahuje žádné záznamy o odletech či jiných fenologických fázích.

Fenologická pozorování organizovaná jednotlivými společnostmi byla doplněna záznamy z osobních deníků ornitologů J. Musílka (záznamy pro období 1867–1940), V. Čapka (1884–1924), p. Hladíka (1941–1957), p. Štancla a p. Štanclové (1944–1982), p. Brejchy (1947–2000), H. Tichého (1975–2010), p. Česáka (1976–2010), M. Tichaie (1991–2010), T. Skříčka (1995–2010) a z tzv. šedé literatury např. z časopisu Ornitolog (**Příspěvek III**).

Tak jako u kterýchkoli jiných dat i kvalita těch fenologických může být ovlivněna nežádoucími vlivy. V souvislosti s daty o prvního přiletu se nejčastěji hovoří o zkreslení odlehlými hodnotami, které představují extrémně brzo přilétající jedinci a první záznam o přiletu tak nemusí věrohodně odrážet trend v celé populaci po celou dobu migrační vlny (pro review viz Lehikoinen a kol. 2006, Sparks a kol. 2007). Dalším úskalím je v poslední letech hojně diskutovaný vliv měnících se velikostí populací a vzorkovacího úsilí, který má vliv na pravděpodobnost detekce jedince daného druhu (Dunn a Møller 2014, Miller-Rushing a kol. 2008). Na druhou stranu pro svou jednoduchost je první pozorování hojně zaznamenáváno širokou odbornou i laickou veřejností,

což v mnoha případech poskytuje rozsáhlé datové soubory. V neposlední řadě to jsou často jediná data o migraci ptáků, která máme k dispozici.

3.4. Klimatická data

V **Příspěvku II** a **III** jsem použila průměrné měsíční teploty vzduchu. S laskavým souhlasem prof. Brázdila a prof. Dobrovolného (Brázdil a kol. 2012) jsem použila teplotní řadu rekonstruovanou pro celou Českou republiku na základě meteorologických měření z 10 stanic v období 1800–2010. Pro ověření validity teplotní řady podle Brázdila a kol. (2012) jsem všechny analýzy z **Příspěvku II** opakovala s teplotní řadou pouze z meteorologické stanice Klementinum. Ukázalo se však, že teplotní řada podle Brázdila a kol. (2012) vysvětluje více variability v datech a je proto vhodnější.

Použití průměrných měsíčních teplot je ve studiu fenologie ptáků široce rozšířené (Gordo 2007). Pokud se však průměrný den příletu pohybuje kolem poloviny kalendářního měsíce, je otázkou, zda v analýze použít měsíční teplotu předchozího měsíce nebo současného. Standardně je toto rozhraní určeno arbitrárně - pokud nastane průměrný přílet do 15. dne měsíce je použita průměrná teplota předchozího měsíce, po 15. dnu je použita průměrná teplota měsíce příletu (**Příspěvek II**, **Příspěvek III**). Metodicky nejpřesnější je patrně použití průměrných denních teplot např. 30 dní před průměrným dnem příletu (Both a kol. 2004, Weidinger a Král 2007). Avšak toto je s ohledem na stáří použitých fenologických řad nemožné, protože takto podrobná teplotní data pro studované období 1828–2010 nejsou k dispozici.

4. VÝSLEDKY A DISKUZE

4.1. Změny v časových trendech nástupu fenofází u dřevin a jejich trvání

Analýzou časových trendů osmi jarních a podzimních fenofází 18 dřevin v období 1946–2010 bylo zjištěno, že k největším změnám v načasování jednotlivých fenofází došlo od konce 70. let, konkrétně od roku 1976 (**Příspěvek I**). Toto zjištění bylo v souladu se zjištěními obdobných studií z území Evropy, které rovněž identifikovaly polovinu až konec 70. let jako zlomovou (Gordo a Sanz 2009, Menzel a kol. 2006b). Výsledky dále ukázaly, že v období 1976–2010 došlo u jarních fenofází (fenofáze počátek kvetení 10% a 100%, první listy 10% a 100%) k jejich dřívějšímu nástupu. Podzimní fenofáze (fenofáze žloutnutí listů 100%, opad listů 100%) vykazovaly v porovnání s jarními více variabilní výsledky, ale obecně lze říci, že došlo spíše k jejich opožďování, což je v souladu s obdobnými studiemi (Defila a Clot 2001, Gordo a Sanz 2009, Menzel a kol. 2001, Menzel a kol. 2006a). U fenofáze zralost plodů 10% byl zjištěn trend k dřívějšímu nástupu této fenofáze, který je však obecně vysvětlován úzkou spojitostí s načasováním kvetení a z toho důvodu obvykle odpovídá trendu zjištěnému u kvetení (Gordo a Sanz 2009, Menzel a kol. 2006b). V souladu s dalšími evropskými studiemi uspíšený nástup jarní fenofáze první listy 100% a opožďování podzimní fenofáze žloutnutí listů 100% vedl k prodloužení vegetační sezóny (Gordo a Sanz 2009, Linderholm 2006, Menzel a Fabian 1999, Schaber a Badeck 2005). V průměru se vegetační sezóna u 11 vybraných dřevin v období 1976–2010 prodloužila o 23,80 dne (tj. 0,68 dne/rok), což dobře odpovídá odhadu ze satelitního snímkování v období 1982–2001, které pro střední Evropu udává prodloužení vegetační sezóny o 0,96 dne za rok (Stöckli a Vidale 2004).

S ohledem na životní strategie, byly největší posuny v načasování jarních fenofází zjištěny u krátkověkých, raně sukcesních dřevin jako jsou svída krvavá *Cornus sanguinea*, hloh obecný *Crataegus laevigata*, trnka obecná *Prunus spinosa*, trnovník akát *Robinia pseudoacacia* a lípa malolistá *Tilia cordata*. Toto zjištění odpovídá hypotéze Körnera a Baslera (2010), kteří předpokládají u raně sukcesních dřevin, v porovnání s pozdně sukcesními, výraznější uspíšení nástupu jarních fenofází díky výraznější roli teploty jako spouštěcího mechanismu ukončení dormance (viz Úvod a cíle práce). U některých raně sukcesních dřevin tak výrazné posuny v načasování zjištěny nebyly nebo, např. u počátku kvetení olše lepkavé *Alnus glutinosa*, vykazovaly opačný trend než se očekávalo. Tyto diskrepance lze pravděpodobně přičíst vlivu lokálních

podmínek. Tomu nasvědčuje i fakt, že na území Alp byl během období 1971–2000 pro daný druh zjištěn, tak jak by se dalo očekávat, dřívější nástup počátku kvetení (Ziello a kol. 2009).

Jedním z nejzajímavějších výsledků byl výrazně uspíšený nástup zrání plodů u jehličnanů borovice lesní *Pinus sylvestris* (posun o 2,16 dne/rok) a smrku ztepilého *Picea abies* (posun o 1,34 dne/rok), který výrazně převyšoval dřívější nástup zrání plodů u jakékoliv z listnatých dřevin (největší posun u trnky obecné o 0,88 dne/rok). Jedním z možných vysvětlení vychází z mechanismu, jakým se šišky jehličnanů otevírají a vysemeňují - šupiny šišek se otevírají při suchém počasí a naopak zavírají, když je vlhko (tzv. hygroskopické pohyby, Reyssat a Mahadevan 2009). Právě zvýšení vlhkosti bylo zjištěno v dlouhodobé analýze klimatu v České republice pro měsíce říjen až prosinec v období 1961–2005 (Brázdil a kol. 2009), což může vytvářet tlak na jehličnany plodit a vysemeňovat se dříve během sušších období roku. Porovnání s jinými studii je však prakticky nemožné, protože, pokud je mi známo, plození u jehličnanů pro obdobně dlouhou periodu, nebylo jinde publikováno

S ohledem na délku trvání jednotlivých fenofází, ani u jarních ani u podzimních fenofází nebyl zjištěn žádný zjevný trend (**Příspěvek I**). Obdobně jako u analýzy časových trendů i zde byly největší změny v délce trvání jednotlivých fenofází zjištěny u krátkověkých raně sukcesních dřevin jako jsou olše lepkavá, dřín obecný *Cornus mas*, svída krvavá, trnka obecná a vrba jíva *Salix caprea*. To odpovídá hypotéze Körnera a Baslera (2010) o větší adaptibilitě raně sukcesních dřevin.

4.2. Změny v časových trendech přiletů ptáků

Panuje obecná shoda podložená řadou studií na tom, že především za období posledních několika dekád se díky oteplení uspišuje i přilet migrujících ptáků na hnízdiště (Crick 2004, Gordo 2007, Lehikoinen a kol. 2006, Knudsen a kol. 2011, Marra a kol. 2005). Výsledky analýzy dlouhodobých trendů v přiletu několika druhů dálkovým migrantů i druhů migrujících na krátkou vzdálenost ukázaly, že v České republice především od 70. let 20. století migrující druhy jasně uspišují svůj přilet na hnízdiště, což je ve shodě s obdobnými studii z Evropy (**Příspěvek III, IV**).

Při porovnání síly trendu mezi oběma migračními strategiemi, migranti na krátkou vzdálenost obvykle vykazují silnější trend k dřívějšímu přiletu než dálkoví migranti (Both a kol. 2010, Butler

2003, Gordo 2007, Kolářová a kol. 2017, Knudsen a kol. 2011). Příčinou tohoto jevu je rozdílnost mechanismů, které u jednotlivých skupin spouští migraci. U dálkových migrantů je počátek migrace na hnízdiště spouštěn spíše endogenními hormonálními procesy, které jsou ovlivněny prodlužující se fotoperiodou a tudíž jsou dálkoví migranti i přes měnící se klima v načasování svých příletů poměrně rigidní. Naopak migranti na krátkou vzdálenost reagují daleko silněji na změnu teploty, která jim díky prostorové autokorelaci mezi zimovištěm a hnízdištěm napomáhá odhadnout podmínky na hnízdišti (Gordo 2007). Výsledky **Příspěvků III** a několika dalších studií však ukazují, že i dálkoví migranti jsou schopni výrazně uspořádat svůj přílet a to tak, že se do jisté míry stírá rozdíl mezi oběma skupinami (Jonzén a kol. 2006b, Stervander a kol. 2005). Autoři obou studií se domnívají, že markantní posun v příletu dálkových migrantů je způsobem mikroevolučními procesy. Avšak Both (2007) argumentuje, že dřívější přílet dálkových migrantů může být způsobem tím, že jsou pozorováni jedinci z různých populací a tím pádem i s různým načasování příletů nebo jen zlepšením podmínek na migrační trase. Ačkoliv se předpokládá, že pozorování jedinci v mé studii jsou jedinci hnízdící v České republice, tak prakticky nelze nikdy plně vyloučit, že nebyli pozorováni i jedinci, kteří daným územím jen protahovali. Rovněž je pravděpodobné, že u některých druhů v mé studii je dřívější přílet výsledkem zlepšených podmínek na trase nebo na zimovišti, jak již bylo několikrát prokázáno jiných pracech (Ambrosini a kol. 2011, Finch a kol. 2014, Saino a Ambrosini 2008).

Většina studií, které se zabývají změnou časování migrace u ptáků se z důvodu nedostatku starších dat soustředila především na období posledních několika dekad. A přes několik výjimek (například Ahas 1999, Kullberg a kol. 2015, Primack a Miller-Rushing 2012, Sparks a Carey 1995, Vitale a Schlesinger 2011) to potvrzují i někteří autoři, kteří uvádí, že průměrná délka publikovaných fenologických časových řad se pohybuje okolo 35 let (Bitterlin a Buskirk 2014, Parmesan a Yohe 2003, Root a kol. 2003, Rubolini a kol. 2007). Avšak analýza delší časové řady např. pro období 1828–2010 (**Příspěvek III**) může daleko lépe ozřejmit s jakou mírou se načasování prvních příletů v čase mění. Překvapením bylo, že navzdory chladnějšímu a vlhčímu klimatu (Brázdil a kol. 2011) některé druhy přilétaly na počátku 19. století dříve než v současnosti a to i přes silný recentní trend k dřívějšímu příletu. Jedním z možných vysvětlení je, že dřívější přílet je jen statistickým artefaktem početnějších populací pozorovaných druhů na počátku 19. století v porovnání se současností, což vedlo k tomu, že se zvýšila pravděpodobnost detekce jedince daného druhu při jarním příletu (Dunn a Møller 2014, Miller-Rushing a kol. 2008, Sparks 1999). To by mohlo platit především pro druhy zemědělské krajiny, jejichž početnost populací v současnosti klesá (Reif a kol. 2008). Proti hovoří fakt, že některé druhy byly v 19. století hojně

loveny a tak mohly být jejich populace lokálně značně oslabeny (Baum 1955). Bohužel pro nedostatek dat o velikostech populací není možné tuto domněnku ověřit.

4.3. Vliv teploty na první přilety ptáků

Teplota je patrně nejvýraznější faktor, který ovlivňuje přilet migrujících druhů ptáků na hnízdiště. Ptáci, na rozdíl například od rostlin a hmyzu nereagují na teplotu přímo, ale slouží jim jako zástupná proměnná, která je informuje o dostupnosti potravy (Gordo 2007). Přesto analýza teplotní sensitivity tj. jakou změnu v dané fenofázi vyvolá změna v teplotě je poměrně důležitá například pro odhady reakcí jednotlivých druhů na měnící se klima. Dlouhodobá analýza teplotní sensitivity v **Příspěvku III** ukázala, že za dané období (1828–2010) migranti na krátkou vzdálenost reagovali na změnu teploty více než dálkoví migranti (dřívější přilet o 1,36 dne/°C, resp. 0,65 dne/°C). To je v souladu již s výše popsaným jevem vnímání teploty u jednotlivých migračních strategií publikovaným i jinými studiemi (Pearce-Higginns a Green 2014, Rainio 2008). Avšak od 70. let obě skupiny posilovali svou reakci na teplotu a to tak, že dálkoví migranti předčili migranty na krátkou vzdálenost; rozdíl však nebyl signifikantní. To by mohlo naznačovat, že schopnost dálkových migrantů přizpůsobit svůj přilet dříve nastupujícímu jaru není tak omezená, jak se obecně myslí na což poukazují některé studie (Jonzén a kol. 2006b, Stervander a kol. 2005).

Analýza teplotní sensitivity napříč druhy ukázala, že vztah mezi teplotou a přiletem pro 13 druhů v teplých klimatických periodách je jen mírně odlišný (průměrný dřívější přilet o 1,70 dne/°C) od period chladných (průměrný dřívější přilet o 1,42 dne/°C). Podobný výsledek ukázala i analýza jiného datového souboru v **Příspěvku II**. Při detailnějším pohledu na jednotlivé druhy byl rozdíl v teplotní sensitivitě v obou obdobích signifikantně odlišný jen pro druh rehek zahradní *Phoenicurus phoenicurus* (**Příspěvek III**).

4.4. Interval mezi přiletem a počátkem hnízdění

Both a Visser (2001) upozornili, že jedním ze způsobů jak dálkoví migranti mohou dohnat časovou ztrátu způsobenou pozdním přiletem je uspíšení počátku hnízdění, jak ukázali na druhu lejsk černohlavý *Ficedula hypoleuca* z Nizozemska. Toto bylo později potvrzeno i pro dalšího dálkového migranta lejska bělokrkého *Ficedula albicollis* v České republice (Weidinger a Král 2007). Analýza časového trendu kroužkování mláďat vlaštovky obecné na hnízdě ukázala, že

tento druh konstantně uspišoval počátek hnízdění po celé období 1939–2009 a to o 0,15 dne/rok (**Příspěvek IV**). Zároveň však, ale především od roku 1973 výrazně dříve přilétal i na hnízdiště a tak se paradoxně od této doby délka intervalu mezi příletem a zahnízděním mírně prodloužila.

4.5. Změny v časových trendech odletů dálkových migrantů a délce pobytu na hnízdišti

Podzimním fenofázím je obecně věnováno méně pozornosti než změnám časování jarních fenofází (Galliant a kol. 2015). Je to především ze dvou důvodů - pro menší počet spolehlivých údajů a pro méně výrazné trendy způsobené větší variabilitou, která má původ ve větším množství proměnných, které vstupují do spuštění této fenofáze.

I v případě analýz odletů tří vybraných druhů dálkových migrantů v **Příspěvku IV** byly trendy v posunech načasování této fenofáze spíše slabší a to především v porovnání s trendy příletu od poloviny 70. let do současnosti. Všechny tři druhy ve sledovaném období mírně uspišili svůj odlet, jak bylo zjištěno i u jiných druhů dálkových migrantů (Fillippi-Codaccioni a kol. 2010, Jenni a Kéry 2003, Mezquida a kol. 2007, Sparks a Braslavská 2001, Tøttrup a kol. 2006, ale nejednoznačné u bahňáků viz Adamík a Pietruszková 2008). Největší posun o 0,17 dne/rok, byl zaznamenán u druhu rorýs obecný. Dříve se uvádělo, že dřívější odlety dálkových migrantů jsou výsledkem jejich snahy překonat Saharu ještě v době před počátkem suché sezóny (Jenni a Kéry 2003). S rozvojem moderních technologií a s výsledky o průběhu migrace, které díky nim máme se však ukazuje, že i drobní pěvci jsou schopni překonat tuto migrační bariéru v rámci několika desítek hodin (Adamík a kol. 2016, Ouwehand a Both 2016). Proto se nezdá, že by překonání Sahary bylo u dálkových migrantů jediným kritickým parametrem pro načasování podzimní migrace.

Načasování podzimní migrace tak může být více spojeno s počtem zahnízdění daného druhu, jak upozorňuje již Jenni a Kéry (2003) a čemuž by nasvědčovala i v porovnání s dalšími druhy výrazně uspišená migrace druhu rorýs obecný v této studii. Podle Jenniho a Kéryho (2003) druhy s jednou snůškou za rok (rorýs obecný) svůj odlet uspišují více v porovnání s druhy, které mají jednu až dvě (vlaštovka obecná) nebo dvě snůšky (jiříčka obecná) za rok. K tomuto výsledku mohl přispět i fakt, že v období 1961–2005 se průměrná měsíční teplota v srpnu zvýšila nejvíc ze všech měsíců roku (Brázdil a kol. 2009), což mohlo přispět ke zlepšení podmínek na hnízdišti a tím zkrátit délku pobytu rorýse zde.

Výsledkem dřívějšího příletu na hnízdiště a pozdějšího odletu na zimoviště bylo u vlaštovky obecné a jiříčky obecné prodloužení délky setrvání na hnízdišti (**Příspěvek IV**). U rorýse obecného se toto projevilo méně, protože druh výrazně uspíšil i svůj odlet, takže délka intervalu mezi příletem a odletem se prodloužila jen nepatrně. S prodlužující se délkou pobytu na hnízdišti lze předpokládat, že u druhů s více snůškami vzroste proporce jedinců, kteří zahnízdí vícekrát. Analýza dat kroužkování mláďat na hnízdě druhu vlaštovka obecná však nepotvrdila, že by se zároveň s prodloužením pobytu na hnízdišti výrazně prodlužovala i délka hnízdní sezóny (prodloužení o 0.05 dne/rok za období 1939–2009). Proto není možné tento předpoklad potvrdit.

4.6. Carry-over efekty v příletu a odletu u dálkových migrantů

V **Příspěvku IV** byl u všech tří druhů dálkových migrantů zjištěn negativní vztah mezi přílety a odlety v rámci jedné sezóny tj. v letech kdy populace přilétala brzo na jaře, odlétala pozdě na podzim a naopak. Odlety tak mohly být výsledkem podmínek během hnízdní sezóny na hnízdišti. Podobně byl negativní vztah nalezen i pro odlety a přílety mezi sezónami tj. v letech, kdy populace odlétala pozdě z hnízdišť přilétala brzo na jaře následujícího roku a naopak. Zde však byl přílet ovlivněn podmínkami, které populace zažila na zimovišti a během tahu zpět na hnízdiště. Význam vlivu podmínek na zimovišti a během jarní migrace jako je jsou teplota a srážky byl prokázán již na několika skupinách migrantů (Finch a kol. 2014, Gordo a Sanz 2008, Saino a kol. 2004). Studie, které se zabývají carry-over efekty jsou obvykle prováděny na úrovni jedinců, kteří jsou individuálně značeni nebo kroužkováni a poté znovu odečítáni nebo odchytáváni. Stejný vztah zjištěný v **Příspěvku IV** na populační úrovni mezi příletem a odletem v rámci sezóny i mimo sezónu byl například zjištěn u 10 druhů migrujících pěvců v Dánsku (Thorup a kol. 2013) a u labutě Bewickovy v Anglii (Rees 1989). To naznačuje, že výsledky na populační úrovni mají podporu i na individuální úrovni.

5. ZÁVĚR

V disertační práci jsem se zabývala dlouhodobými změnami ve fenologii dřevin a ptáků na území České republiky. Výsledky změn jak ve fenologii dřevin, tak ve fenologii ptáků jasně dokazují, že od 70. let 20. století dochází v České republice k výrazným posunům především jarních fenofází (u dřevin např. počátek olisťování a kvetení a u ptáků přílet na hnízdiště), které nastupují dříve než v minulosti. U podzimních fenofází (u dřevin např. žloutnutí a opad listí, u ptáků odlet z hnízdišť) je patrný trend k opožďování, ale posuny v načasování nejsou v porovnání s jarními fenofázemi tak výrazné. Tyto výsledky jsou v souladu se zjištěními obdobných studií zabývajících se fenologickými změnami v jiných částech Evropy.

Mezi nové výsledky, které tato práce přináší patří zjištění o výrazném uspíšení plození u jehličnanů. Bohužel pro nedostatek studií, které by se danou problematikou zabývaly nemůže být toto zjištění porovnáno s jinými studii. Mezi další překvapivá zjištění patří, že některé druhy přilétaly v minulosti (1. polovina 19. století) na hnízdiště dříve než dnes. A to i přes velmi silný trend k dřívějšímu příletu v posledních desetiletích. Zda se skutečně jedná o statistický artefakt vyšší pravděpodobnosti detekce bohužel nelze pro nedostatek dat o početnosti populací v minulosti potvrdit. Ale tento výsledek je dokladem, že analýza dlouhodobých časových řad může přinést zajímavé a nečekané výsledky. Posledním výsledkem, který do jisté míry odporuje obecně přijímanému tvrzení je poměrně vysoká sensitivita dálkových migrantů k teplotě. Výsledky ukázaly, že byli schopni poměrně výrazně změnit načasování svého příletu a to především v posledních dekádách, kdy jsme svědky výrazného oteplování i na území České republiky.

Z výsledků analýzy časových trendů vyplývá, že řada druhů je schopna do značné míry přizpůsobit načasování svých životních fází měnícímu se klimatu. Míra s jakou jsou této změny schopny je druhově specifická, což determinuje míru synchronie nebo asynchronie jednotlivých složek ekosystémů. Proto jako jednu z cest, kterou by se měl výzkum fenologie dále ubírat vidím studium reakcí jednotlivých složek v kontextu celého ekosystému.

6. LITERATURA

- Adamík P, Emmenegger T, Briedis M, Gustafsson L, Henshaw I, Krist M, Laaksonen T, Liechti F, Procházka P, Salewski V, Hahn S (2016) Barrier crossing in small avian migrants: individual tracking reveals prolonged nocturnal flights into the day as a common migratory strategy. *Scientific Reports*. 6: 21560. DOI: 10.1038/srep21560
- Adamík P, Pietruszková J (2008) Advances in spring but variable autumnal trends in timing of inland wader migration. *Acta Ornithologica*. 43: 119–128
- Ahas R (1999) Long-term phyto-, ornitho- and ichthyophenological time-series analyses in Estonia. *International Journal of Biometeorology*. 42: 119–123
- Ahas R, Aasa A, Menzel A, Fedotova VG, Scheifinger H (2002) Changes in European spring phenology. *International Journal of Climatology*. 22: 1727–1738
- Ambrosini R, Rubolini D, Møller AP, Bani L, Clark J, Karcza Z, Vangeluwe D, du Feu C, Spina F, Saino N (2011) Climate change and the long-term northward shift in the African wintering range of the barn swallow *Hirundo rustica*. *Climate Research*. 49: 131–141
- Anonym (1987) Návod pro činnost fenologických stanic - lesní rostliny. Český Hydrometeorologický ústav, Praha
- Badeck F-W, Bondeau A, Böttcher K, Doktor D, Lucht W, Schaber J, Sitch S (2004) Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist*. 162: 295–309
- Basler D, Körner C (2012) Photoperiod sensitivity of bud burst in 14 temperate forest tree species. *Agricultural and Forest Meteorology*. 165: 73–81
- Basler D, Körner C (2014) Photoperiod and temperature responses of bud swelling and bud burst in four temperate forest tree species. *Tree Physiology*. 34: 377–388
- Baum J (1955) Ptactvo velké Prahy. Orbis, Praha.
- Berthold P (1996) Control of bird migration. Chapman & Hall, London
- Bělinová M, Brázdil R (2012) Meteorologická pozorování c. k. Vlastenecko-hospodářské společnosti v Čechách v letech 1817–1847. *Meteorologické zprávy*. 65: 13–22
- Bitterlin LR, van Buskirk J (2014) Ecological and life history correlates of changes in avian migration timing in response to climate change. *Climate Research* 61: 109–121
- Both C (2007) Comment on "Rapid Advance of Spring Arrival Dates in Long-Distance Migratory Bird". *Science*. 315: 598
- Both C, Artemyev AV, Blaauw B, Cowie RJ, Dekhuijzen AJ, Eeva T, Enemar A, Gustafsson L, Ivankina EV, Järvinen A, Metcalfe NB, Nyholm NEI, Potti J, Ravussin P-A, Sanz JJ, Silverin B, Slater FM, Sokolov LV, Török J, Winkel W, Wright J, Zang H, Visser ME (2004) Large-scale

- geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 271: 1657–1662
- Both C, Van Turnhout CAM, Bijlsma RG, Siepel H, Van Strien AJ, Foppen RPB (2010) Avian population consequences of climate are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 277(1685): 1259–1266
- Both C, Visser ME (2001) Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*. 411: 296–298
- Brázdil R, Běličinová M, Rožnovský J (2011) Phenological observations made by the I. R. Bohemian Patriotic-Economic Society, 1828–1847. *Theoretical Applied Climatology*. 105: 71–81
- Brázdil R, Chromá K, Dobrovolný P, Tolasz R (2009) Climate fluctuations in the Czech Republic during the period 1961–2005. *International Journal of Climatology*. 29: 223–242
- Brázdil R, Zahradníček P, Pišoft P, Štěpánek P, Běličinová M, Dobrovolný P (2012) Temperature and precipitation fluctuations in the Czech Republic during the period of instrumental measurements. *Theoretical Applied Climatology*. 110: 17–34
- Butler C (2003) The disproportionate effect of global warming on the arrival dates of short-distance migratory birds in North America. *Ibis*. 145: 484–495
- Caffarra A, Donnelly A (2011) The ecological significance of phenology in four different tree species: effects of light and temperature on bud burst. *International Journal of Biometeorology*. 55: 711–721
- Crick HQP (2004) The impact of climate change on birds. *Ibis*. 146: 48–56
- Defila C, Clot B (2001) Phytophenological trends in Switzerland. *International Journal of Biometeorology*. 45: 203–207
- Dunn PO, Møller AP (2014) Changes in breeding phenology and population size of birds. *Journal of Animal Ecology*. 83: 729–739
- Estrella N, Menzel A (2006) Responses of leaf colouring in four deciduous tree species to climate and weather in Germany. *Climate Research*. 32: 253–267
- Fagan B (2000) *Malá doba ledová - jak klima formovalo dějiny v letech 1300–1850*. Basic Books, USA
- Filippi-Codaccioni O, Moussu J-P, Urcun J-P, Jiguet F (2010) Advanced departure dates in long-distance migratory raptors. *Journal of Ornithology*. 151: 687–694
- Finch T, Pearce-Higgins JW, Leech DI, Evans KL (2014) Carry-over effects from passage regions are more important than breeding climate in determining the breeding phenology and performance of three avian migrants of conservation concern. *Biodiversity Conservation*. 23(10): 2427–2444
- Fitter AH, Fitter RSR (2002) Rapid changes in flowering time in British plants. *Science*. 296: 1689–1691

- Forstmeister W (2002) Benefits of early arrival at breeding grounds vary between males. *Journal of Animal Ecology*. 71: 1–9
- Fu YH, Zhao H, Piao S, Peaucelle M, Peng S, Zhou G, Ciais P, Huang M, Menzel A, Peñuelas J, Song Y, Vitasse Y, Zeng Z, Janssens IA (2015) Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. *Nature*. 526(7571): 104–107
- Gallinat AS, Primack RB, Wagner DL (2015) Autumn, the neglected season in climate change research. *Trends in Ecology and Evolution*. 30(3): 169–176
- Gordo O (2007) Why are bird migration dates shifting? A review of weather and climate effects on avian migratory phenology. *Climate Research*. 35: 37–58
- Gordo O, Sanz JJ (2008) The relative importance of conditions in wintering and passage areas of spring arrival dates: the case of long-distance Iberian migrants. *Journal of Ornithology*. 149: 199–210
- Gordo O, Sanz JJ (2009) Long-term temporal changes of plant phenology in the Western Mediterranean. *Global Change Biology*. 15: 1930–1948
- Gwinner E (1996) Circadian and circannual programmes in avian migration. *Journal of Experimental Biology*. 199: 39–48
- Harrington R, Woiwod I, Sparks T (1999) Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*. 14: 146–150
- Heldbjerg H, Fox TAD (2008) Long-term population declines in Danish trans-Saharan migrant birds. *Bird Study*. 55: 267–279
- IPCC, 2013: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker TF, Qin D, Plattner G-K, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V and Midgley PM (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA
- Jenni L, Kéry M (2003) Timing of autumn bird migration under climate change: advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants. *Proceedings of the Royal Society B*. 270: 1467–1471
- Jonzén N, Hederström A, Lundberg P (2006a) Climate change and the optimal arrival of migratory birds. *Proceedings of the Royal Society B*. 274: 269–274
- Jonzén N, Lindén A, Ergon T, Knudsen E, Vik JO, Rubolini D, Piacentini D, Brinch C, Spina F, Karlsson L, Stervander M, Andersson A, Waldenström J, Lehikoinen A, Edvardsen E, Solvang R, Stenseth NC (2006b) Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds. *Science*. 312(5782): 1959–1961
- Koch E, Demarée G, Lipa W, Zach S, Zimmermann K (2008) History and current status of international phenology networks. In: *The history and current status of plant phenology in Europe*. COST Action 725, Brussels, 12–16

- Kokko H (1999) Competition for early arrival in migratory birds. *Journal of Animal Ecology*. 68: 940–950
- Kolářová E, Matiu M, Menzel A, Nekovář J, Lumpe P, Adamík P (2017) Changes in spring arrival dates and temperature sensitivity of migratory birds over two centuries. *International Journal of Biometeorology*. DOI: 10.1007/s00484-017-1305-5
- Körner C, Basler D (2010) Phenology under global warming. *Science*. 327: 1461–1462
- Knudsen E, Lindén A, Both C, Jonzén N, Pulido F, Saino N, Sutherland WJ, Bach LA, Coppack T, Ergon T, Gienapp P, Gill JA, Gordo O, Hedenström A, Lehikoinen E, Marra PP, Møller AP, Nilsson ALK, Péron G, Ranta E, Rubolini D, Sparks TH, Spina F, Studds CE, Sæther SA, Tryjanowski P, Stenseth NC (2011) Challenging claims in the study of migratory birds and climate change. *Biological Reviews*. 86: 928–946
- Krška K (2003) Bioclimatological research in Moravia and Silesia from its beginning until 1945. *Moravian Geographical Reports*. 11: 36–44
- Kullberg C, Fransson T, Hedlund J, Jonzén N, Langvall O, Nilsson J, Bolmgren K (2015) Change in spring arrival of migratory birds under era of climate change, Swedish data from the last 140 years. *Ambio*. 44: S69–S77
- Lehikoinen A, Jaatinen K (2012) Delayed autumn migration in northern European waterfowl. *Journal of Ornithology*. 153: 563–570
- Lehikoinen E, Sparks TH, Zalakevicius M (2006) Arrival and departure dates. *Advances in ecological research*. 35(2004): 1-31
- Linderholm HW (2006) Growing season changes in the last century. *Agricultural and Forest Meteorology*. 137: 1–14
- Linkosalo T, Häkkinen R, Terhivuo J, Tuomenvirta H, Hari P (2009) The time series of flowering and leaf bud burst of boreal trees (1846–2005) support the direct temperature observations of climatic warming. *Agricultural and Forest Meteorology*. 149: 453–461
- Marra PP, Francis CM, Mulvihill RS, Moore FR (2005) The influence of the climate on the timing and rate of spring bird migration. *Oecologia*. 142: 307–315
- Menzel A, Estrella N, Fabian P (2001) Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951–1996. *Global Change Biology*. 7: 657–666
- Menzel A, Fabian P (1999) Growing season extended in Europe. *Nature*. 397: 659
- Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Koch E, Aasa A, Ahas R, Alm-Kübler K, Bissolli P, Braslavská O, Briede A, Chmielewski FM, Crepinsek Z, Curnel Y, Dahl Å, Defila C, Donnelly A, Filella Y, Jatczak K, Måge F, Mestre A, Nordli Ø, Peñuelas J, Pirinen P, Remišová V, Scheifinger H, Striz M, Susnik A, van Vliet AJH, Wielgolaski F-E, Zach S, Züst A (2006a) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*. 12: 1969–1976

- Menzel A, von Vopelius J, Estrella N, Schleip C, Dose V (2006b) Farmer's annual activities are not tracking the speed of the climate change. *Climate Research*. 32: 201–207
- Mezquida ET, Villarán A, Pascal-Parra J (2007) Timing of autumn bird migration in Central Spain in light of recent climate change. *Ardeola*. 54(2): 251–259
- Miller-Rushing AJ, Lloyd-Evans TL, Primack RB, Satzinger P (2008) Bird migration times, climate change, and changing population sizes. *Global Change Biology*. 14: 1959–1972
- Nekovář J, Dalezios N, Koch E, Kubin E, Nejedlik P, Niedzwiedz T, Sparks T, Wielgolaski F-E (2008) The history and current status of plant phenology in Europe. COST Action 725, Brussels
- Nekovář J, Hájková L (2010) Fenologická pozorování v Česku – historie a současnost. *Meteorologické zprávy*. 63: 13–20
- Ouwehand J, Both C (2016) Alternative non-stop migration strategies of pied flycatchers to cross the Sahara desert. *Biology Letters*. DOI: 10.1098/rsbl.2015.1060
- Parmesan C (2006) Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 37: 637-669
- Parmesan C, Yohe G (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*. 421: 37–42
- Pearce-Higgins JW, Green RE (2014) *Birds and climate change: impacts and conservation responses*. Cambridge University Press
- Pifflová L (1956) *Příručka pro fenologické pozorovatele*. Hydrometeorologický ústav, Praha
- Primack RB, Miller-Rushing AJ (2012) Uncovering, collecting and analyzing records to investigate the ecological impacts of climate change: A template from Thoreau's Concord. *BioScience*. 62: 170–181
- Rainio K (2008) *Climate change effects on avian migration*. Dissertation, University of Turku
- Rathcke B, Lacey EP (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual review of ecology and systematics*. 16: 179–214
- Reif J, Voříšek P, Šťastný K, Bejček V, Petr J (2008) Agricultural intensification and farmland birds: new insights from a central European country. *Ibis*. 150: 596–605
- Rees E (1989) Consistency in the timing of migration for individual Bewick's swans. *Animal Behaviour*. 38: 384–393
- Reyssat E, Mahadevan L (2009) Hygromorphs: from pine cones to biometric bilayers. *Journal of Royal Society Interface*. 6: 951–957
- Root TL, Macmynowski DP, Mastrandrea MD, Schneider SH (2005) Human-modified temperatures induce species changes: Joint contribution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 102: 7465–7469

- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*. 421: 57–60
- Rosenzweig C, Karoly D, Vicarelli M, Neofotis P, Wu Q, Casassa G, Menzel A, Root TL, Estrella N, Seguin B, Tryjanowski P, Liu C, Rawlins S, Imeson A (2008) Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature*. 453: 353–358
- Rubolini D, Møller AP, Rainio K, Lehikoinen E (2007) Intraspecific consistency and geographic variability in temporal trends of spring migration phenology among European bird species. *Climate Research*. 35: 135–146
- Saino N, Ambrosini R (2008) Climatic connectivity between Africa and Europe may serve as a basis for phenotypic adjustment of migration schedules of trans-Saharan birds. *Global Change Biology*. 14: 250–263
- Saino N, Szép T, Romano M, Rubolini D, Spina F, Møller P (2004) Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarter in trans-Saharan migratory bird. *Ecology Letters*. 7: 21–25
- Schaber J, Badeck F-W (2005) Plant phenology in Germany over the 20th century. *Regional Environmental Change*. 5: 37–46
- Schwartz MD, Ahas R, Aasa A (2006) Onset of spring starting earlier across the Northern Hemisphere. *Global Change Biology*. 12: 343–351
- Sekiguti T (1969) Historical dates of Japanese cherry festivals since the 8th century and their climatic changes. *Tokyo Geography Papers*. 13: 175–190
- Sparks TH (1999) Phenology and the changing pattern of bird migration in Britain. *International Journal of Biometeorology*. 42: 134–138
- Sparks TH, Braslavská O (2001) The effects of temperature, altitude and latitude on the arrival and departure dates of the swallow *Hirundo rustica* in the Slovak Republic. *International Journal of Biometeorology*. 45: 212–216
- Sparks TH, Carey PD (1995) The responses of species to climate over two centuries: an analysis of the Marsham phenological record, 1736-1947. *Journal of Ecology*. 83: 321-329.
- Sparks TH, Jaroszewicz, Krawczyk M, Tryjanowski P (2009) Advancing phenology in Europe's last lowland primeval forest: non-linear temperature response. *Climate Research*. 39: 221–226
- Sparks TH, Huber K, Bland RL, Crick HQP, Croxton PJ, Flood J, Loxton RG, Mason CF, Newnham JA, Tryjanowski P (2007) How consistent are trends in arrival (and departure) dates of migrant birds in the UK? *Journal of Ornithology*. 148: 503–511
- Sparks TH, Menzel A (2002) Observed changes in seasons: an overview. *International Journal of Climatology*. 22: 1715–1725
- Stenvander M, Lindström Å, Jonzén N, Andersson A (2005) Timing of spring migration in birds: long-term trends, North Atlantic Oscillation and the significance of different migration routes. *Journal of Avian Biology*. 36: 210–221

- Stöckli R, Vidale PL (2004) European plant phenology and climate as seen in a 20-year AVHRR land-surface parameter dataset. *International Journal of Remote Sensing*. 25: 3303–3330
- Sykes MT (2009) Climate Change Impacts: Vegetation. *Encyclopedia of Life Sciences*. DOI: 10.1002/9780470015902.a0021227
- Tøttrup AP, Thorup K, Rahbek C (2006) Changes in timing of autumn migration in North European songbird populations. *Ardea* 94(3): 527–536
- Thorup K, Vardanis Y, Tøttrup AP, Kristensen MM (2013) Timing of songbird migration: individual consistency within and between seasons. *Journal of Avian Biology*. 44: 486–494
- Ustavující schůze Přírodovědného spolku v Brně - Naturforschender Verein in Brünn, Encyklopedie dějin města Brna [online]. 2014-04-09 [cit. 2016-10-08]. Dostupné na: <http://encyklopedie.brna.cz/home-mmb/?acc=profil_udalosti&load=1767>
- Vitale J, Schlesinger WH (2011) Historical Analysis of the spring arrival of migratory birds to Dutchess country, New York: A 123-year record. *Northeastern Naturalist*. 18(3): 335–346
- Walther G-R (2010) Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 365: 2019–2024
- Walther G-R, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin J-M, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*. 416: 389–395
- Weidinger K, Král M (2007) Climatic effects on arrival and laying dates in a long-distance migrant, the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Ibis*. 149: 836–847
- Ziello C, Estrella N, Kostova M, Koch E, Menzel A (2009) Influence of altitude of phenology of selected plant species in the Alpine region (1971–2000). *Climate Research*. 39: 227–234

PŘÍLOHY

Příspěvek I

Příspěvek II

Příspěvek III

Příspěvek IV

PŘÍSPĚVEK I

Kolářová E, Nekovář J, Adamík P (2014) Long-term temporal changes in central European tree phenology (1946–2010) confirm the recent extension of growing seasons. International Journal of Biometeorology. 58(8): 1739–1948.

Long-term temporal changes in central European tree phenology (1946–2010) confirm the recent extension of growing seasons

Eva Kolářová · Jiří Nekovář · Peter Adamík

Received: 23 September 2013 / Revised: 4 December 2013 / Accepted: 6 December 2013 / Published online: 5 January 2014
© ISB 2014

Abstract One of the ways to assess the impacts of climate change on plants is analysing their long-term phenological data. We studied phenological records of 18 common tree species and their 8 phenological phases, spanning 65 years (1946–2010) and covering the area of the Czech Republic. For each species and phenophase, we assessed the changes in its annual means (for detecting shifts in the timing of the event) and standard deviations (for detecting changes in duration of the phenophases). The prevailing pattern across tree species was that since around the year 1976, there has been a consistent advancement of the onset of spring phenophases (leaf unfolding and flowering) and subsequent acceleration of fruit ripening, and a delay of autumn phenophases (leaf colouring and leaf falling). The most considerable shifts in the timing of spring phenophases were displayed by early-successional short-lived tree species. The most pronounced temporal shifts were found for the beginning of seed ripening in conifers with an advancement in this phenophase of up to 2.2 days year⁻¹ in Scots Pine (*Pinus sylvestris*). With regards to the change in duration of the phenophases, no consistent patterns were revealed. The growing season has extended on average by 23.8 days during the last 35 years. The most considerable prolongation was found in Pedunculate Oak (*Quercus robur*): 31.6 days (1976–2010). Extended growing season lengths do have the potential to increase growth and

seed productivity, but unequal shifts among species might alter competitive relationships within ecosystems.

Keywords Climate change · Flowering · Growing season · Long-term trends · Phenology · Trees

Introduction

Many countries have a long-standing tradition of observing phenological events. These long-term records have emerged as an essential tool for studying the present phenomenon of global climate change (Schwartz 2003). A variety of temporal shifts in phenological events have been documented across a range of species, communities and trophic levels (Root et al. 2003; Visser and Both 2005; Walther et al. 2002). In general, results suggest an advancement in spring and a delay in autumn phenology for tree species during the last few decades in Europe (Chmielewski and Rötzer 2001, 2002; Menzel et al. 2001; Schwartz et al. 2006; Sparks and Menzel 2002). However, the shifts in phenophases can substantially vary among countries—studies have found an advancement of spring phenophases of up to 4 weeks in Western and Central Europe and a delay of up to 2 weeks in Eastern Europe during the time period 1951–1998 (Ahas et al. 2002). These phenological changes have shown close correlations with increasing mean temperature in several countries (Menzel et al. 2006; Sparks et al. 2009). Accordingly, the growing season assessment coupled with data from International Phenological Gardens for tree species across Europe showed that 1 °C warming in early spring (February–April) caused a 7-day advancement in the beginning of the growing season (Chmielewski and Rötzer 2001). According to Menzel and Fabian (1999), the growing period lengthened by an average of 11 days in Europe during the period of 1959–1993.

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s00484-013-0779-z) contains supplementary material, which is available to authorized users.

E. Kolářová (✉) · P. Adamík
Department of Zoology, Faculty of Science, Palacký University, tř.
17. listopadu 50, Olomouc 771 46, Czech Republic
e-mail: evakolar@seznam.cz

J. Nekovář
Czech Hydrometeorological Institute, Na Šabatce 17, 143 06 Prague
4, Komořany, Czech Republic

During the last 60 years, the growing season has widened up to 18 days in Spain for 29 perennial species (Gordo and Sanz 2009). Garzía-Mozo et al. (2010) found that the flowering of olive (*Olea europea*) has likewise significantly advanced by 40 days in Spain during 1986–2008. In Germany, the shifts in spring phenophases were in the range of 5–20 days between 1951 and 1999 (Schaber and Badeck 2005), and the growing season extended by 5 days on average between 1974 and 1996 in comparison to the period 1951–1973 (Menzel et al. 2001). In Switzerland, one of the oldest plant phenological time series in Europe shows an advancement in the onset of bud burst by 0.23 day year⁻¹ in Horse Chestnut (*Aesculus hippocastanum*) and by 0.06 day year⁻¹ for the flowering of Cherry trees (*Prunus avium*) (Defila and Clot 2001). Likewise, advancement in the onset of flowering and the peak of flowering of woodland herbaceous plants was documented by Sparks et al. (2009) in north-eastern Poland. Finally, the bud burst and the flowering of deciduous trees in Finland have advanced at a rate of 3–11 days per century during the last 160 years (Linkosalo et al. 2009).

The origins of phenological observations, including trees, in the Czech Republic can be traced back to the second half of the eighteenth century (Brázdil et al. 2011; Nekovář et al. 2008; Nekovář and Hájková 2010). Most recent studies on plant phenology in the Czech Republic deal with agricultural crops (Hlavinka et al. 2009; Mozny et al. 2009; Trnka et al. 2011a, b, c), but a comprehensive assessment of tree species is still lacking.

This study aims to identify and quantify temporal trends in phenological events of 18 common tree species across the Czech Republic. For this purpose, we evaluated three phenomena for each tree species. First, we evaluated changes in the annual mean values of a given phenophase in order to identify temporal shifts in the timing of their onsets. Secondly, we evaluated changes in the annual standard deviations of a given phenophase in order to explore the changes in duration of each phenophase. Finally, we evaluated the changes in the duration of the growing season.

Materials and methods

Phenological data

Data on the timing of particular phenological events were obtained from the archives of the Czech Hydrometeorological Institute. These data were collected from 149 phenological stations under the national phenological network across the entire Czech Republic (Fig. 1, ESM 1). Volunteer observers contribute annually observation data from the same locality. Data from the same individual trees are recorded over the years. For details on the network that runs since 1923, see Nekovář and Hájková (2010). The archive keeps records for

many more stations, but we have restricted our analyses only to those stations where there was at least a time series of 20 years of uninterrupted records. Similarly, we included only those tree species with at least 50 years of data. Thus, 18 common European tree species (Table 1) and their 8 phenophases (more than 317,000 records) were chosen for analyses. Because of the lack of data, the phenophases leaf colouring, the beginning of leaf falling and leaf falling could not be included for *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. The phenophases were defined as:

Beginning of flowering	<10 % of flowers are in blossom
Flowering	>50 % of flowers are in blossom
Beginning of leaf unfolding	<10 % of leaves have already appeared
Leaf unfolding	>50 % of leaves have already appeared
Leaf colouring	>50 % of leaves have already coloured
Beginning of leaf falling	<10 % of leaves have already fallen
Leaf falling	>50 % of leaves have already fallen
Beginning of fruit ripening	<10 % of seeds /fruits have ripened.

Data processing and analysis

First, it was necessary to check the database for mistaken values or outliers. All outliers were identified by the visual inspection of box-plots of records for each species and phenophase in a given year. Some of the mistakes could arise during the digitalisation of the original paper records or during data processing. In all cases when the records seemed to be clearly incorrect or suspicious, they were removed from the final dataset. The phenological observations by volunteers are standardised according to the published methodology and supervised by regional professional meteorologists.

We set a limit of a minimum of 10 observations for each phenophase in each year for a given tree species for inclusion into the analyses. All year-specific phenophases that did not meet this criterion were excluded from further analyses. All dates were expressed as days of the year (DOY), where January 1 was set as 1. However, some phenophases started in the second half of the calendar year (after September) and continuously overran to the following year. In those cases, the DOY had a value 365 (366 in leap years)+the number of days that overran to the next year. This was the case for leaf falling in *Fagus sylvatica* and *Larix decidua*, and beginning of fruit ripening in *Alnus glutinosa*, *L. decidua*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*.

In order to evaluate the temporal trends, mean and standard deviation were calculated for each phenophase of a given tree

Fig. 1 Map of locations of 149 phenological stations in the Czech Republic involved in this study. Only stations with long-term continuous data were included



species in a given year from all available phenological stations. The mean gives us the information about the position of the phenophase in the calendar, whereas standard deviation illustrates the variability in the duration of the phenophase. In other words, as a consequence of the change in mean values, the plants delay or advance the onset of the phenophase. However, the shift in standard deviation values implies that the duration of the phenophase is either compressed or extended. For detailed explanation, see Gordo and Sanz (2009).

To evaluate long-term trends in phenology, multiple regression models were used with year and the quadratic effect of year as explanatory variables. First, quadratic regressions for the mean and the standard deviation for each phenophase and

species were examined for the period 1946–2010. In the case of non-significance of the quadratic term ($P < 0.05$), only linear regression was calculated (ESM 2). Given that the quadratic regression fit was appropriate, we determined the turn-point of the curve—the year when the recent linear trend starts. This was a local maximum or minimum of each quadratic function, i.e. the point when derivatives of the quadratic functions were equal to 0. By simply averaging all of the turn-points for mean and standard deviation, we arrived at the global turn-point (in this case, the year 1976). Our aim here was to set a common year from which phenophases of all tree species showed a rather consistent linear temporal pattern. The curves that approached the shape of straight lines or the turn-points whose data series were short (minimum set at 50 years) were not included in calculation of the global turn-point (ESM 2).

Next, the linear regressions for all phenophases of each species were evaluated again for the period 1976–2010 to get the slope of the straight line. This represents the change of phenophase in the time span (ESM 3). Mean values and values of standard deviation of all species whose time series were minimally 30 years long (ESM 3) were used to compare the variability of data for each phenophase.

The length of growing season was defined as the time span between leaf unfolding and leaf colouring. For each species for which we had data for both phenophases, we calculated the change in the length of growing season. This was calculated from the differences of slopes for leaf unfolding and leaf colouring, multiplied by 35 (i.e. the number of years in the period 1976–2010).

Phenological data collected by volunteers might be biased by uneven effort during the week as a result of the observers preferentially making their phenological observations over the weekend (Menzel et al. 2001). To check for this bias, the day of the week for all observations was calculated (see ESM 4). We found a slight bias towards Sunday (14.80 %), while the day with the lowest number of records was Wednesday (13.97 %). This range fits within the values found in similar

Table 1 Plant species included in this study (n number of observations per particular species)

	Scientific name	Common name	n
1.	<i>Sambucus nigra</i> L.	Black Elder	17.054
2.	<i>Pinus sylvestris</i> L.	Scots Pine	7.924
3.	<i>Betula pendula</i> Roth	Silver Birch	24.854
4.	<i>Fagus sylvatica</i> L.	European Beech	17.750
5.	<i>Quercus robur</i> L.	Pedunculate Oak	24.673
6.	<i>Crataegus laevigata</i> (Poir.) DC.	Midland Hawthorn	15.345
7.	<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	Sycamore	19.249
8.	<i>Acer platanoides</i> L.	Norway Maple	21.539
9.	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	Rowan	24.725
10.	<i>Tilia cordata</i> Miller	Small-leaved Lime	21.995
11.	<i>Corylus avellana</i> L.	Common Hazel	15.690
12.	<i>Larix decidua</i> Miller	European Larch	16.048
13.	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn	Common Alder	16.578
14.	<i>Prunus spinosa</i> L.	Blackthorn	20.480
15.	<i>Picea abies</i> (L.) Karsten	Norway Spruce	7.269
16.	<i>Cornus sanguinea</i> L.	Common Dogwood	5.975
17.	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	Black Locust	20.006
18.	<i>Salix caprea</i> L.	Goat Willow	20.593

studies (Gordo and Sanz 2009; Menzel et al. 2001). We consider the observers' effort very stable during the week, and thus, the influence of biased data is negligible and should not have a significant impact on the findings. All data were analysed using JMP (SAS Institute) and R (R Development Core Team 2012).

Results

Temporal trends of plant phenology for the period 1946–2010

Shifts in timing of phenophases

Out of 115 phenophases, 92 showed significant trends spanning the period of 65 years (ESM 2). With a closer look at the phenophases, 15 out of 18 species have significantly changed the beginning of flowering. Among them, three species showed a linear advancement, while in 12 others, there was a delay, followed by an advancement, beginning around the 1970s.

For flowering, changes in 11 out of 18 phenophases were significant. Three species showed linear advancement, and one species showed a linear delay. Non-linear response was found in six species with a delay followed by an advancement. Only one species, *Alnus glutinosa*, showed an advancement initially and then, beginning in 1985, a delay in onset of this phenophase. The beginning of leaf unfolding phenophase showed a high proportion of significant trends (16 out of 18). Five species showed significant linear advancement, while non-linear trends were found in 11 species. In 10 species, there was first a delay and a subsequent advancement. In *Cornus sanguinea*, there was initially no change and an advancement after 1968. For the leaf unfolding phenophase, eight out of 16 species showed significant change. Among them, *Crataegus laevigata* and *Sambucus nigra* showed a linear advancement. Non-linear changes, with a delay and subsequent advancement were found in four species. In two species (*Cornus sanguinea* and *Prunus spinosa*), the curves were flat first and later showed advancement. All 11 species' phenophase, leaf colouring showed significant non-linear change of an advancement in the initial period and later a delay. Similarly, all 11 considered species showed significant trends in beginning of leaf falling. Six species showed a linear trend of earlier leaf falling and five species showed a non-linear trend. These non-linear trends had the shape of a shallow convex function. For leaf falling, 10 out of 12 species showed a significant change. Three species linearly delayed the onset of this phenophase. Seven species showed a non-linear delaying change. In the case of beginning fruit ripening, nine out of 11 species displayed significant shifts. *Quercus robur* and *Sorbus aucuparia* showed a linear advancement in timing. In *Betula pendula*, *Crataegus laevigata*, *Prunus*

spinosa and *Sambucus nigra*, there was a non-linear concave advancement, while in *Robinia pseudoacacia*, *Corylus avellana* and *F. sylvatica*, there was initially a delay followed by an advancement.

Changes in the duration of phenophases

Out of 115 studied phenophases, 73 were significant (ESM 2). The shifts in mean values were usually accompanied by shifts in standard deviations (49 cases). For beginning of flowering, 13 species out of 18 have significantly increased variability in the length of the phenophase. Four linear and nine non-linear trends were detected, with the latter showing a consistent pattern of expansion at the beginning of the period and compression since 1980s. For flowering, three species showed significant linear trends (two prolongations and one compression) and 10 non-linear significant trends. In all of the non-linear trends, there was first a compression followed by an expansion. The only exception was *Prunus spinosa*, which showed an opposite trend. Only two species (*Cornus sanguinea* and *Picea abies*) displayed significant non-linear shifts in the duration of beginning of leaf unfolding. Among 10 species with linear changes in duration, 9 showed a compressed phenophase and only *Robinia pseudoacacia* showed an extended phenophase. For leaf unfolding, nine significant trends were found; three linear (two compressions represented by *Salix caprea* and *Q. robur*, and one expansion found for *Sorbus aucuparia*) and six non-linear trends. For *Acer pseudoplatanus*, *F. sylvatica* and *Robinia pseudoacacia*, compression was found until the 1980s, and subsequently, the phenophase extended its duration. In contrast, for *Cornus sanguinea*, *Crataegus laevigata* and *Prunus spinosa*, the function had a convex shape. For leaf colouring, only four species (out of 11) showed significant change in duration. Linear extension was found for *Sorbus aucuparia*. Non-linear trends with compression followed by an expansion were found for *Acer platanoides* and *F. sylvatica*. For *Prunus spinosa*, the function had a shallow concave shape. The highest proportion of changes was found for the beginning of leaf falling (10 out of 11). All of them showed linear expansion. For the leaf falling, four linear expansions and two non-linear changes were found. The curves for *F. sylvatica* and *Q. robur* had a very similar shape with no change until 1967, respectively 1974, and then followed by considerable extension of the phenophase. For fruit ripening, seven species showed significant shifts in duration of the event. *Acer platanoides* linearly shortened the period, whereas *Robinia pseudoacacia* prolonged it. Non-linear trends for *Acer pseudoplatanus* revealed a very fast expansion and after 1981 a compression, while the function for *Corylus avellana*, *Prunus spinosa*, *Sambucus nigra* and *Sorbus aucuparia* had a rather shallow convex shape.

Temporal trends in plant phenology 1976–2010

Shifts in timing of phenophases

Out of 118 time series, 81 showed significant trends over the 35-year period (ESM 3). Overall, all spring phenophases (beginning of flowering, flowering, beginning of leaf unfolding and leaf unfolding) uniformly advanced the onset, whereas the autumn phenophases' shifts (leaf colouring, beginning of leaf falling, leaf falling and beginning of fruit ripening) were less uniform (Fig. 2). The phenophase leaf colouring had the smallest variability and was the most delayed phenophase. The phenophase beginning of leaf falling slightly advanced the onset contrary to leaf falling, which was delayed. The event beginning of fruit ripening advanced its onset but displayed the highest variance.

Looking closely at the beginning of flowering, all species showed an advancing pattern. For 13 species, this trend was significant. The largest shifts were documented in *Cornus sanguinea* ($b=-0.590$ day year⁻¹) and in *Tilia cordata* ($b=-0.495$ day year⁻¹).

Similarly, a coherent pattern of advancement was found across species (16 out of 18) for flowering. Out of 18 species, the trend was significant in 7. The most considerable shifts were found in *Cornus sanguinea* ($b=-0.394$ day year⁻¹) and in *Prunus spinosa* ($b=-0.334$ day year⁻¹). The highest proportion of significant changes for spring phenophases was found for beginning of leaf unfolding (16 out of 18), and all of them showed advancement. As in the previous cases, *Cornus sanguinea* showed the most markedly advanced position in

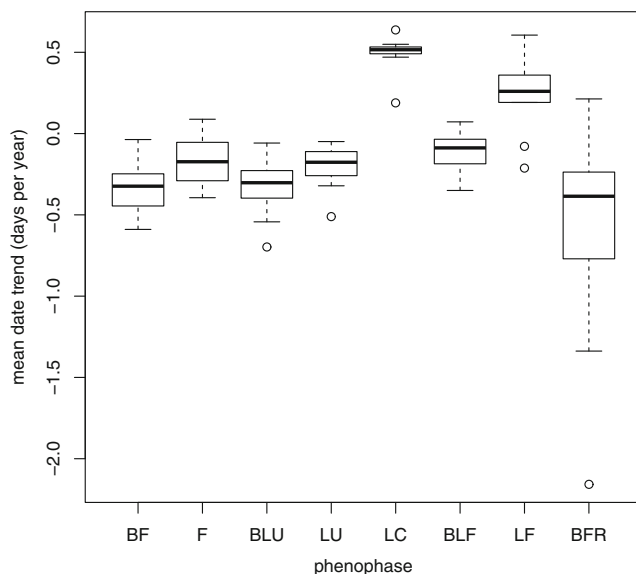


Fig. 2 Box plot of mean temporal trends for each phenophase during the period 1976–2010. Beginning of flowering (BF), flowering (F), beginning of leaf unfolding (BLU), leaf unfolding (LU), leaf colouring (LC), beginning of leaf falling (BLF), leaf falling (LF) and beginning of fruit ripening (BFR) are shown

the calendar ($b=-0.697$ day year⁻¹), but *Robinia pseudoacacia* also displayed a noticeable shift ($b=-0.543$ day year⁻¹). In the case of leaf unfolding, the result was analogous to the above-mentioned phenophases—all species advanced the onset of the phenophase, and for eight species, this trend was significant. Again *Cornus sanguinea* ($b=-0.511$ day year⁻¹) and *Prunus spinosa* ($b=-0.321$ day year⁻¹) showed the most pronounced shifts. Leaf colouring was the first evaluated autumn phenophase, and all tree species showed a significant delay. The most considerable shift was found in *Q. robur* with a delay of 0.638 day year⁻¹, but nearly all other species delayed leaf colouring by approximately half a day per year.

Beginning of leaf falling advanced in 9 out of 11 considered species, and for 4 of them, the trend was significant. The most pronounced shift was found in *Sorbus aucuparia* ($b=-0.350$ day year⁻¹). For leaf falling 10 out of 12 species delayed the onset of the phenophase. For all 10 species, this shift was significant. The most pronounced delays were found in *Q. robur* ($b=0.606$ day year⁻¹) and *L. decidua* ($b=0.568$ day year⁻¹).

For the beginning of fruit ripening, 12 species showed significant shifts. Except for *Acer pseudoplatanus*, which delayed the seed ripening by 0.213 day year⁻¹, all of the remaining species advanced this phenophase. Interestingly, the most advanced beginning of ripening was found in coniferous trees: *Pinus sylvestris* ($b=-2.157$ day year⁻¹) and *Picea abies* ($b=-1.338$ day year⁻¹). Among deciduous species, the most marked shift was found in *Prunus spinosa* ($b=-0.823$ day year⁻¹).

Changes in the duration of phenophases

Overall, the trends in the durations of the phenophases were less coherent in comparison with the mean values. Out of 118 phenophases, there were significant trends in 46 species. The detected shifts were rather small, and no particular trend for spring or autumn phenophases was obvious (Fig. 3).

The first evaluated phenophase—beginning of flowering—showed five significant expansions and two compressions in data distribution. Whereas the onset of flowering in *Picea abies* has shortened by 0.117 day year⁻¹, in contrast, *Alnus glutinosa* extended the time period of beginning of flowering by 0.296 day year⁻¹.

Only six species showed significant change in flowering data distribution: Four species showed extension of the phenophase duration while two species showed contraction. The largest positive slope was found for *Alnus glutinosa* ($b=0.308$ day year⁻¹), while the largest negative trend was found in *Prunus spinosa* ($b=-0.135$ day year⁻¹). In the case of beginning of leaf unfolding, seven species displayed significant change, and in all cases, they shortened the duration of

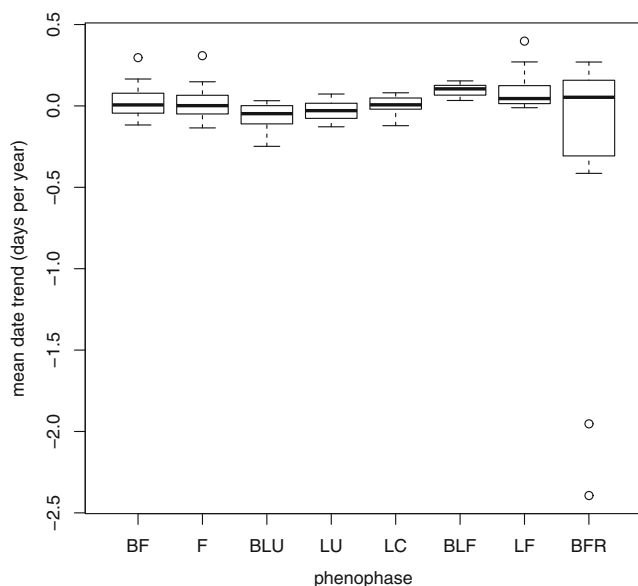


Fig. 3 Box plot of temporal trends in standard deviation for each phenophase during the period 1976–2010. Abbreviations as in Fig. 2

this phenophase. The most marked shift was found in *Cornus sanguinea* ($b=-0.248$ day year⁻¹). Five species showed significant shifts in leaf unfolding; four of them compressed and one, *Robinia pseudoacacia*, prolonged the duration of this phenophase by 0.073 day year⁻¹. For leaf colouring, only 2 out of 11 time series showed a significant trend. *L. decidua* extended the duration of the phenophase by 0.081 day year⁻¹, while *Prunus spinosa* contracted the duration by 0.121 day year⁻¹. In the case of beginning of leaf falling, all 6 out of 11 species significantly prolonged the duration of the onset of leaf falling. The largest expansion was found in *Salix caprea* ($b=0.154$ day year⁻¹). Similarly, the phenophase leaf falling showed overall prolongation of duration. In four species, this trend was significant. The largest effect was found in *F. sylvatica* ($b=0.398$ day year⁻¹). A high proportion of significant shifts (9 species out of 14) was found for beginning of fruit ripening. This phenophase also displayed the highest variance in data distribution. The most extreme cases for contraction of timing of ripening were found in *Picea abies* by 2.393 day year⁻¹ and prolongation in *Prunus spinosa* ($b=0.270$ day year⁻¹).

Temporal changes in the growing season

Across 11 tree species, the growing season has extended by an average of 23.81 days during the period 1976–2010 (Table 2). The prolongation substantially varied among species from 10.55 days for *Sorbus aucuparia* to 31.57 days for *Q. robur*. Only rarely were the shifts in the timing of spring and autumn phenophases of similar magnitude. More often, the magnitude in shifts in the onset of leaf colouring exceeded the shifts in leaf unfolding.

Table 2 Temporal trends of the growing season for the period 1976–2010

Species	LU (days year ⁻¹)	LU 35 (days)	LC (days year ⁻¹)	LC 35 (days)	GS 35 (days)
<i>Acer platanoides</i>	-0.080	-2.82	0.491	17.18	20.00
<i>Acer pseudoplatanus</i>	-0.160	-5.61	0.549	19.22	24.83
<i>Betula pendula</i>	-0.109	-3.81	0.503	17.62	21.43
<i>Fagus sylvatica</i>	-0.234	-8.17	0.516	18.50	26.67
<i>Larix decidua</i>	-0.206	-7.22	0.470	16.45	23.67
<i>Prunus spinosa</i>	-0.321	-11.24	0.520	18.19	29.43
<i>Quercus robur</i>	-0.264	-9.25	0.638	22.32	31.57
<i>Robinia pseudoacacia</i>	-0.290	-10.16	0.491	17.18	27.34
<i>Salix caprea</i>	-0.068	-2.40	0.542	18.97	21.37
<i>Sorbus aucuparia</i>	-0.113	-3.95	0.189	6.60	10.55
<i>Tilia cordata</i>	-0.193	-6.74	0.523	18.32	25.06

The change in timing of leaf unfolding (LU) and leaf colouring (LC) per 1 and per 35 years, and the extension of the growing season (GS) per 35 years are shown

Discussion

Shifts in timing of phenophases

Our results indicate a general trend in an advancement of spring phenophases, which has been widely described by other authors (Chmielewski and Rötzer 2001; Gordo and Sanz 2009; Menzel et al. 2006; Schwartz et al. 2006). For fruit ripening, we also found strong evidence for advancement, a pattern which has been rarely described to date (Menzel et al. 2006). For autumn phenophases, we found an overall delaying trend, but the effect was not as strong and uniform as in spring phenophases.

We found 1976 to be the mean break-point year. This is close to the global turn-point for Spain (1973) found by Gordo and Sanz (2009). Additionally, this is in accordance with the claim that two main time warm periods have been taking place in the twentieth century—between 1910 and 1945 and from 1976 onwards (Easterling 2002; Kunkel et al. 2004; Walther et al. 2002).

The primary force driving the onset of the spring phenophases is air temperature (Fitter and Fitter 2002; García-Mozo et al. 2010; Chmielewski and Rötzer 2002). However, it is sometimes overlooked that, in temperate zones, plants employ another two factors controlling the end of dormancy—chilling and photoperiod (Estrella et al. 2009; Harrington et al. 1999; Körner and Basler 2010; Tooke and Battey 2010). It is generally assumed that long-lived, late successional species (e.g. *Fagus* spp.) that become dominant in mature forests are sensitive to photoperiod, whereas shorter-lived, early successional and pioneer species, such as *Corylus* spp., *Populus* spp., and *Betula* spp., are photoperiod

insensitive (Körner and Basler 2010). Theoretically, those plants whose spring phenophases are triggered only by temperature might have a competitive advantage in comparison with those plants, which also require completion of chilling and photoperiod for the breaking of dormancy (Körner and Basler 2010). A rigorous evaluation of this hypothesis is hampered by a lack of studies dealing with the physiological demands of particular tree species, but some partial findings are in concordance with this assumption. While *Picea abies* is a photoperiod sensitive species (Partanen et al. 1998; Partanen et al. 2001), apple, pear and some other species of the Rosaceae family are not (Heide and Prestrud 2005). *B. pendula* and *B. pubescens* seem to be stimulated by photoperiod only to a limited extent (Myking and Heide 1995). Stříž and Nekovář (2010) also pointed out that the onset of generative phenophases (e.g. flowering, fruit ripening) might depend on the inner energy balance and accumulated energy of the plant, whereas vegetative phenophases (e.g. leaf unfolding, leaf colouring, leaf falling) are more influenced by climatic conditions.

Likewise, in this study, the most considerable shifts in timing of spring phases (beginning of flowering, flowering, beginning of leaf unfolding and leaf unfolding) were found for more or less shorter-lived early-successional species *Cornus sanguinea*, *Crataegus laevigata*, *Prunus spinosa*, *Robinia pseudoacacia* and *Tilia cordata*, and hence, the findings were in concordance with the above-mentioned hypothesis. However, another early-successional species expected to display this trend showed no or only slight changes. Specifically, *Alnus glutinosa* showed negative but non-significant change in the timing of beginning of flowering ($b = -0.173 \text{ day year}^{-1}$), but data from the Alpine region (Ziello et al. 2009) proved a significant advancement by $0.41 \text{ day year}^{-1}$ during the period 1971–2000. This discrepancy could be attributable to local environmental factors. Conversely, the trend of beginning of flowering for *Sorbus aucuparia* ($b = -0.267 \text{ day year}^{-1}$) fitted the map of phenological trends found across Europe (Schleip et al. 2009). For the late-successional species *Q. robur*, the shift of leaf unfolding was only slight ($b = -0.264 \text{ day year}^{-1}$), but in a close concordance with the findings from Germany ($b = -0.23 \text{ day year}^{-1}$) for the periods 1951–1980 and 1967–1996 (Menzel et al. 2001). Similarly, the shifts of leaf unfolding for *F. sylvatica* by $0.234 \text{ day year}^{-1}$ strongly agreed with the finding from Germany where an advancement by $0.23 \text{ day year}^{-1}$ for the periods 1951–1973 and 1951–1980 was found (Menzel et al. 2001).

Another interesting pattern related to spring phenophases is that early flowering species (such as *Corylus* and *Betula*) show a much stronger response to warming than late flowering species (Ahas et al. 2002; Fitter and Fitter 2002; Menzel et al. 2006; Schleip et al. 2009). In contrast, our study did not find the largest responses in early flowering species. Therefore, this hypothesis cannot adequately clarify our findings.

While the spring phenophases are easily to recognise, the autumn phenophases are harder to define and detect. Furthermore, while there is a consensus on air temperature being the primary driving force of onsets of spring phenophases (Chmielewski and Rötzer 2002; Larcher 2006; Linkosalo et al. 2009; Menzel et al. 2006), the explanation of autumn forces is less straightforward (Menzel et al. 2006; Sparks and Menzel 2002). The activation of autumn phenophases seems to be more complex than just a simple temperature weighted function, and they are triggered by several factors in tandem (Chmielewski and Rötzer 2001; Menzel et al. 2001; Menzel et al. 2006; Rötzer and Chmielewski 2001; Sparks and Menzel 2002). Estrella and Menzel (2006) tested the influence of meteorological parameters on onset of leaf colouring. They included such parameters as monthly mean temperatures, threshold temperatures, sum of precipitation and number of dry days. They found that warm Septembers and Augusts delayed leaf colouring, whereas warm Junes and Mays advanced it.

The largest shifts in autumn phenophases (leaf colouring, beginning of leaf falling, leaf falling and beginning of fruit ripening) were displayed by a wider range of species compared with spring phenophases. Shifts in leaf colouring oscillated in many species around the value of $0.5 \text{ day year}^{-1}$. *Q. robur* showed largest delay in leaf colouring ($b = 0.638 \text{ day year}^{-1}$), which exceeded the value from Germany ($b = 0.23 \text{ day year}^{-1}$). Similarly, the delay of *F. sylvatica* ($b = 0.516 \text{ day year}^{-1}$) was well over the finding from Germany ($b = 0.07 \text{ day year}^{-1}$) during the periods 1951–1980 and 1967–1996 (Menzel et al. 2001). *Acer platanoides* significantly delayed leaf colouring by $0.491 \text{ day year}^{-1}$, while it has significantly advanced by $0.63 \text{ day year}^{-1}$ in Latvia and between 0.39 and $0.57 \text{ day year}^{-1}$ in Lithuania (Kalvāne et al. 2009). The shift of leaf colouring of *B. pendula* ($b = 0.503 \text{ day year}^{-1}$) was in accordance with a delay of up to $0.44 \text{ day year}^{-1}$ of this species in Germany (Menzel et al. 2001). However, it was partly inconsistent with the trend from Latvia where it has delayed in the eastern region ($b = 0.33 \text{ day year}^{-1}$) and advanced in the western region ($b = -0.27 \text{ day year}^{-1}$). In addition, in Lithuania, a uniform advancement was detected of up to $0.80 \text{ day year}^{-1}$ (Kalvāne et al. 2009). In contrast to fruit trees or those with readily observable seeds such as *Quercus* spp. or *Acer* spp., the observation of conifers' fruit ripening is rather difficult even for experienced observers. This may explain the lower number of records in comparison to other species. Except for *Acer pseudoplatanus*, all significant shifts represented an advancement of beginning of fruit ripening. This might be attributed to the fact that fruit ripening is closely related to the flowering, and therefore, the accelerated flowering consecutively influenced the onset of fruit ripening.

An intriguing finding is the pronounced advancement of seed ripening in two coniferous species when compared to

deciduous species. The shifts of *Pinus sylvestris* ($b = -2.157$ day year⁻¹) and *Picea abies* ($b = -1.338$ day year⁻¹) are remarkable, while the most pronounced advancement among deciduous trees was displayed by *Prunus spinosa* ($b = -0.823$ day year⁻¹). The hygroscopic movements of conifers cones depend on air humidity. The cones open when it is dry and close when it is wet (Reyssat and Mahadevan 2009). There is a significant increase in air humidity in the autumn months of October–December during the period 1961–2005 in the Czech Republic (Brázdil et al. 2008). Thereby, the conifers might be forced to shed seed sooner during dry periods. Among other species where comparable published data exists, *Sambucus nigra* significantly advanced fruit ripening by 0.458 day year⁻¹, which is similar to the finding from Germany where the advancement was 0.30 day year⁻¹ during 1951–1996 (Menzel et al. 2001).

Temporal trends in duration of phenophases

No apparent trend in shifts of standard deviation was found. Among the species that have changed the duration of the phenophases, the majority were shorter-lived trees such as *Alnus glutinosa*, *Cornus mas*, *Cornus sanguinea*, *Prunus spinosa* and *Salix caprea*. Because all of them are short-lived, early-successional species, the change in the duration of the phenophase could be only a different form of the same phenomenon, which was described above—pioneer species are more adapted to a risky life and thus probably more adaptable to changing climate (Körner and Basler 2010). The marked shifts of *Alnus glutinosa* and *Salix caprea* support the widely assumed prediction that early flowering plants react more sensitively and rapidly to warming than later flowering plants (Ahas et al. 2002; Fitter and Fitter 2002; Menzel et al. 2006; Schleip et al. 2009). Further research is needed to test this hypothesis with a larger sample of species at different sites.

Temporal trends in the length of the growing season

Growing season is considered to be the time between spring and autumn phenophases (Rötzer and Chmielewski 2001; Schwartz et al. 2006; Menzel et al. 2006). The length mainly depends on the beginning of spring phenophases, which vary more than those in autumn (Chmielewski and Rötzer 2001). As a result of the acceleration of spring events and postponement of autumn events, the winter is squeezed, and thus, the growing season gets longer (Schaber and Badeck 2005). An average length of the growing season is related to the annual air temperature, and an increase in temperature by 1 °C prolongs the growing season by approximately 5 days (Chmielewski and Rötzer 2001). According to Menzel and Fabian (1999), the growing season has lengthened by nearly 11 days in Europe since the early 1960s. Almost the same figure was

found for Germany—about 10 days for the time period 1951–1999 (Schaber and Badeck 2005). In Latvia and Lithuania, the growing season extended by an average of 7 days during 1971–2000 (Kalvāne et al. 2009).

Our results show a lengthening of the growing season for a sample of 11 species by nearly 24 days on average during the period 1976–2010. The smallest change was found in *Sorbus aucuparia* (10.55 days), while the largest change was found in *Q. robur* (31.57 days). The range of variability in the length of the growing season was documented by Rötzer and Chmielewski (2001). They showed that, in comparison with the long-term mean, the growing season lengthened by 12 days in the warm year of 1990, while in the cold year of 1970, it shortened by 10 days. Our results for particular species were in line with other studies. The prolongation of the growing season of *B. pendula* by 0.61 day year⁻¹ in our dataset (1976–2010) slightly exceeded the values of 0.44 day year⁻¹ found in Germany for the period 1951–1996 (Menzel et al. 2001). The differences among other species were of similar magnitudes—the growing season of *F. sylvatica* in our dataset was prolonged by 0.76 day year⁻¹, whereas in Germany, it was prolonged by 0.33 day year⁻¹ (Menzel et al. 2001). For *Q. robur*, the season was prolonged by 0.90 day year⁻¹ in the Czech Republic vs. by 0.49 day year⁻¹ in Germany (Menzel et al. 2001). The growing season of *Robinia pseudoacacia* has considerably extended as well—all the more significant because it is an important invasive species in the Czech Republic. The timing of phenophases is a very complex phenomenon, which is driven and influenced by many exogenous and endogenous factors. The dataset presented here covers the entire Czech Republic. Therefore, the influence of local climatic conditions might be substantial. Factors such as slope and altitude of the locality are known to considerably influence the findings (Rötzer and Chmielewski 2001). For example, Ziello et al. (2009) showed that beginning of flowering of *Corylus avellana* can be delayed up to 5 days per 100 m of altitude. On the other hand, *Picea abies* from the Alpine region, included in the same study showed the delay of beginning of flowering only by 1 day per 100 m of altitude. Additionally, some phenophases in that study showed no significant correlation with altitude. In our study, the range between the lowest and highest phenological station was almost 1,000 m (Doksany—155 m a.s.l.; Filipova Hut—1,102 m a.s.l.). According to Estrella et al. (2009), higher population densities or size of urban areas are correlated with advancement in onset dates because of the influence of heat islands. Not all stations in this study were further away than 10 km from a settlement larger than 10 km². This area was determined as a limit from which the impact of increased temperature from the settlement is negligible (Zhang et al. 2004), and this effect also should be taken into an account.

Conclusion

Our results contribute to the coherent pattern of plant phenological responses across Europe. In short, spring phenophases have advanced and those in autumn have delayed. The most substantial shifts in advancement of spring phenophases were revealed for shorter-lived, early-successional species, which might be related to their life histories as pioneer species. This shift could bring an advantage to these species in the form of a better ability to track the changing climate (Körner and Basler 2010). In addition to commonly considered plant phenophases, we provide comprehensive multi-species data on the timing of fruit/seed ripening. Such data are still very rare. An interesting finding of our study is a marked shift in fruit ripening in coniferous species, which largely exceeded values found for deciduous trees. We are not aware of any comparable study dealing with conifers and their fruit ripening phenology, but undoubtedly, this phenomenon merits further attention. Along with the timing, we also analyzed the change in duration of all phenophases. Similarly to the trends in means, rather shorter-lived species prolonged or compressed the duration of phenophases the most, but the trends were not as uniform as in mean values. The species that shifted the duration of phenophase and the mean timing were not always the same. As a consequence of advanced spring and delayed autumn phenophases, the growing season has extended on average by 23.81 days during the 35-year time period.

The timing of phenophases is a crucial mechanism for coexistence of plant species in ecosystems, which leads to reduction of competition for resources (Rathcke and Lacey 1985). Decoupled synchronisation can promote the disruptions of relationships on intra- and interspecific levels through a wide range of species and trophic levels (Adamík and Král 2008; Visser and Holleman 2001).

References

- Adamík P, Král M (2008) Climate and resource-driven long-term changes in dormice populations negatively affect hole-nesting songbirds. *J Zool* 275:209–215
- Ahas R, Aasa A, Menzel A, Fedotova VG, Scheifinger H (2002) Changes in European spring phenology. *Int J Climatol* 22:1727–1738
- Brázdil R, Chromá K, Dobrovolný P, Tolasz R (2008) Climatic fluctuations in the Czech Republic during the period 1961–2005. *Int J Climatol* 29:223–242
- Brázdil R, Bělinová M, Rožnovský J (2011) Phenological observations made by the I. R. Bohemian Patriotic-Economic Society, 1828–1847. *Theor Appl Climatol* 105:71–81
- Chmielewski F-M, Rötzer T (2001) Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agr Forest Meteorol* 108:101–112
- Chmielewski F-M, Rötzer T (2002) Annual and spatial variability of the beginning of growing season in Europe in relation to air temperature changes. *Climate Res* 19:257–264
- Defila C, Clot B (2001) Phytophenological trends in Switzerland. *Int J Biometeorol* 45:203–207
- Easterling DR (2002) Recent changes in frost days and the frost-free season in the United States. *Bull Am Meteorol Soc* 83:1327–1332
- Estrella N, Menzel A (2006) Responses of leaf colouring in four deciduous tree species to climate and weather in Germany. *Climate Res* 32:253–267
- Estrella N, Sparks TH, Menzel A (2009) Effects of temperature, phase type and timing, location, and human density on plant phenological responses in Europe. *Climate Res* 39:235–248
- Fitter AH, Fitter RSR (2002) Rapid changes in flowering time in British plants. *Science* 296:1689–1691
- Garzía-Mozo H, Mestre A, Galán C (2010) Phenological trends in southern Spain: a response to climate change. *Agr Forest Meteorol* 150:575–580
- Gordo O, Sanz JJ (2009) Long-term temporal changes of plant phenology in the Western Mediterranean. *Glob Change Biol* 15:1930–1948
- Harrington R, Woiwood I, Sparks T (1999) Climate change and trophic interactions. *Tree* 14:146–150
- Heide OM, Prestrud AK (2005) Low temperature, but not photoperiod, controls growth cessation and dormancy induction and release in apple and pear. *Tree Physiol* 25:109–114
- Hlavinka P, Trnka M, Semerádová D, Dubrovský M, Žalud Z, Možný M (2009) Effect of drought on yield variability of key crops in Czech Republic. *Agr Forest Meteorol* 149:431–442
- Kalvāne G, Romanovskaja D, Briede A, Bakšienė E (2009) Influence of climate change on phenological phases in Latvia and Lithuania. *Climate Res* 39:209–219
- Körner C, Basler D (2010) Phenology under global warming. *Science* 327:1461–1462
- Kunkel KE, Easterling DR, Hubbard K, Redmond K (2004) Temporal variations in frost-free season in the United States: 1895–2000. *Geophys Res Lett* 31:1–4
- Larcher W (2006) Altitudinal variation in flowering time of lilac (*Syringa vulgaris* L.) in the Alps in relation to temperature. *Sitzungsberichte und Anzeiger der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse* 212:3–18
- Linkosalo T, Häkkinen R, Terhivuo J, Tuomenvirta H, Hari P (2009) The time series of flowering and leaf bud burst of boreal trees (1846–2005) support the direct temperature observations of climatic warming. *Agr Forest Meteorol* 149:453–461
- Menzel A, Fabian P (1999) Growing season extended in Europe. *Nature* 397:659–659
- Menzel A, Estrella N, Fabian P (2001) Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996. *Glob Change Biol* 7:657–666
- Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Koch E, Aasa A, Ahas R, Alm-Kübler K, Bissolli P, Braslavská O, Briede A, Chmielewski FM, Crepinsek Z, Curnel Y, Dahl Å, Defila C, Donnelly A, Filella Y, Jatczak K, Måge F, Mestre A, Nordli Ø, Peñuelas J, Pirinen P, Remišová V, Scheifinger H, Striz M, Susnik A, van Vliet AJH, Wielgolaski F-E, Zach S, Züst A (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Glob Change Biol* 12:1969–1976
- Mozny M, Tolasz R, Nekovar J, Sparks T, Trnka M, Zalud Z (2009) The impact of climate change on the yield and quality of Saaz hops in the Czech Republic. *Agr Forest Meteorol* 149:913–919
- Myking T, Heide OM (1995) Dormancy release and chilling requirement of buds of latitudinal ecotypes of *Betula pendula* and *B. pubescens*. *Tree Physiol* 15:697–704
- Nekovář J, Hájková L (2010) Fenologická pozorování v Česku—Historie a současnost. *Meteorologické zprávy* 63:13–20
- Nekovář J, Dalezios N, Koch E, Kubin E, Nejedlik P, Niedzwiedz T, Sparks T, Wielgolaski F-E (2008) The history and current status of plant phenology in Europe. *COST Action 725*, Brussels

- Partanen J, Koski V, Hänninen H (1998) Effects of photoperiod and temperature on the timing of bud burst in Norway spruce (*Picea abies*). *Tree Physiol* 18:811–816
- Partanen J, Leinonen I, Repo T (2001) Effect of accumulated duration of the light period on bud burst in Norway spruce (*Picea abies*) of varying ages. *Silva Fenn* 35:111–117
- R Development Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rathcke B, Lacey EP (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Annu Rev Ecol Syst* 16:179–214
- Reyssat E, Mahadevan L (2009) Hygromorphs: from pine cones to biometric bilayers. *J R Soc Interface* 6:951–957
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421:57–60
- Rötzer T, Chmielewski F-M (2001) Phenological maps of Europe. *Climate Res* 18:249–257
- Schaber J, Badeck F-W (2005) Plant phenology in Germany over the 20th century. *Reg Environ Change* 5:37–46
- Schleip C, Sparks TH, Estrella N, Menzel A (2009) Spatial variation in onset dates and trends in phenology across Europe. *Climate Res* 39:249–260
- Schwartz MD (2003) Phenology: an integrative environmental science. Kluwer, Dordrecht
- Schwartz MD, Ahas R, Aasa A (2006) Onset of spring starting earlier across the Northern Hemisphere. *Glob Change Biol* 12:343–351
- Sparks TH, Menzel A (2002) Observed changes in seasons: an overview. *Int J Climatol* 22:1715–1725
- Sparks TH, Jaroszewicz B, Krawczyk M, Tryjanowski P (2009) Advancing phenology in Europe's last lowland primeval forest: non-linear temperature response. *Climate Res* 39:221–226
- Stříž M, Nekovář J (2010) Prostorová a časová analýza prvních květů a listů smrku obecného (1961–1990, 1991–2009). *Meteorologické zprávy* 63:101–107
- Tooke F, Battey NH (2010) Temperate flowering phenology. *J Exp Bot* 61:2853–2862
- Trnka M, Brázdil R, Dubrovský M, Semerádová D, Štěpánek P, Dobrovolný M, Možný M, Eitzinger J, Málek J, Formayer H, Balek J, Žalud Z (2011a) A 200-year climate record in Central Europe: implications for agriculture. *Agron Sustain Dev* 31:631–641
- Trnka M, Eitzinger J, Semerádová D, Hlavinka P, Balek J, Dubrovský M, Kubu G, Štěpánek P, Thaler S, Možný M, Žalud Z (2011b) Expected changes in agroclimatic conditions in Central Europe. *Clim Chang* 108:261–289
- Trnka M, Olesen JE, Kersebaum KC, Skjelvåg AO, Eitzinger J, Seguin B, Peltonen-Sainio P, Rötter R, Iglesias A, Orlandini S, Dubrovský M, Hlavinka P, Balek J, Eckersten H, Cloppet E, Calanca P, Gobin A, Vučetić V, Nejedlik P, Kumar S, Lalic B, Mestre A, Rossi F, Kozyra J, Alexandrov V, Semerádová D, Žalud Z (2011c) Agroclimatic conditions in Europe under climatic change. *Glob Change Biol* 17:2298–2318
- Visser ME, Both C (2005) Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *P Roy Soc Lond B Bio* 272:2561–2569
- Visser ME, Holleman LJM (2001) Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *P Roy Soc Lond B Bio* 268:289–294
- Walther G-R, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin J-M, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395
- Zhang X, Friedl MA, Schaaf CB, Strahler AH, Schneider A (2004) The footprint of urban climates on vegetation phenology. *Geophys Res Lett* 31:1–4
- Ziello C, Estrella N, Kostova M, Koch E, Menzel A (2009) Influence of altitude on phenology of selected plant species in the Alpine region (1971–2000). *Climate Res* 39:227–234

Electronic supplementary material

Eva Kolářová, Jiří Nekovář & Peter Adamík: Long-term temporal changes in central European tree phenology (1946–2010) confirm the recent extension of growing seasons. *International Journal of Biometeorology*.

Corresponding author: evakolar@seznam.cz

Tel.: +420 776 801 500

ESM 1. An overview of phenological stations used in this study.

ESM 2. Temporal trends in means and SD of tree phenology during 1946–2010. Estimates of the year, year² effects and their standard error are given. Only time series with at least 50 years are included. n – number of years.

ESM 3. Temporal trends in means and SD of tree phenology during 1976–2010. Estimates of the linear effect of year and its SE are given. Only time series with at least 30 years are included. n – number of years.

ESM 4. An assessment of potential week day bias in data collection. Percentage of the records during the week for the period 1946–2010. All records included.

ESM 1. An overview of phenological stations used in this study.

Station	Altitude	Latitude	Longitude
Albrechtice	286	49 47	18 32
Bělčice	520	49 30	13 53
Běleč nad Orlicí	241	50 12	15 56
Benešov	370	49 47	14 41
Bítov	450	48 56	15 43
Boskovštejn	375	48 59	15 56
Brandov	630	50 38	13 23
Branišovice	170	48 57	16 25
Brankovice	240	49 06	17 08
Bratřejov	450	49 13	17 55
Brlloh	582	48 56	14 13
Brumov-Bylnice, Svatý Štěpán	335	49 03	18 02
Bruzovice	340	49 43	18 24
Březina	450	49 17	16 46
Březnice	442	49 15	14 31
Budišov nad Budišovkou	512	49 48	18 38
Buchlovice	220	49 05	17 20
Častrov	620	49 18	15 11
Černovice	610	49 22	14 58
Česká Třebová	290	49 54	16 27
České Budějovice	400	48 59	14 29
Český Rudolec	540	49 04	15 20
Český Těšín	270	49 44	18 37
Číhošť	531	49 45	15 20
Čistá	480	50 32	15 37
Čížová	530	49 22	14 05
Dobrovice	240	50 22	14 58
Dobřenice	250	50 09	15 39

Dobříš	430	49 47	14 10
Doksany	155	50 27	14 10
Dolní Bludovice	280	49 46	18 26
Dolní Kalná	400	50 33	15 39
Drsník	500	49 38	14 06
Dubčany	240	49 39	17 05
Ferdinandov	370	50 52	15 10
Filipova Huť	1102	49 02	13 31
Frýdlant	345	50 55	15 04
Fulnek	300	49 43	17 55
Hanušovice	480	50 05	16 56
Harrachov	710	50 46	15 26
Havlíčkův Brod	450	49 36	15 35
Hlinsko	580	49 46	15 55
Holenice	432	50 32	15 18
Holovousy	345	50 23	15 35
Horka nad Moravou	223	49 38	17 12
Horní Maršov	562	50 40	15 49
Horní Rokytnice	743	50 11	16 30
Hostomice	350	49 50	14 03
Hradec Králové	276	50 11	15 52
Chlumeck nad Cidlinou	230	50 10	15 28
Chřibská	350	50 52	14 29
Chříč	400	49 59	13 39
Jaroměř	295	50 21	15 54
Javorník	360	50 24	17 01
Jilem	550	49 43	15 35
Jílové u Prahy	380	49 54	14 30
Kašperské Hory	768	49 09	13 33
Klenice	250	50 19	15 40
Kobeřice	260	49 59	18 04

Kochánky	200	50 17	14 47
Kolín	220	50 02	15 12
Kostelec nad Černými Lesy	398	49 59	14 51
Kostelec nad Labem	169	50 14	14 35
Košetice	480	49 33	15 07
Kouřim	280	50 00	14 59
Kovanec	304	50 25	14 47
Kozlovice	400	49 36	18 16
Kožlí	454	49 41	15 15
Krakovec	370	49 36	16 59
Krmelín	280	49 44	18 14
Krnov	340	50 06	17 41
Kublov	430	49 57	13 52
Kvasetice	500	49 24	13 30
Lány	450	50 08	13 57
Lednice	165	48 47	16 48
Lipová	460	50 10	17 09
Liptál	440	49 17	17 55
Machov	500	50 30	16 17
Měděnec	830	50 26	13 08
Mirotice	420	49 26	14 02
Mladecko	477	49 52	17 42
Moravské Budějovice	430	49 01	15 47
Mšecké Žehrovice	460	50 10	13 54
Náměšť nad Oslavou	385	49 12	16 09
Nasavrky	500	49 51	15 48
Němčice	575	49 27	16 43
Nemyčeves	286	50 23	15 22
Nemyšl	510	49 31	14 42
Nihošovice	530	49 11	13 52
Nová Olešná	558	49 11	15 10

Olešnice	467	49 39	15 30
Opava	260	49 56	17 54
Ostrov nad Ohří	400	50 18	12 56
Palkovice	330	49 38	18 19
Palonín	258	49 44	16 57
Pernink	870	50 22	12 47
Plzeň-Bolevec	330	49 47	13 23
Poděbrady	190	50 09	15 07
Postupice	445	49 44	14 47
Přerov	207	49 27	17 27
Příbyslav	490	49 35	15 45
Příkosice	550	49 40	13 39
Přimda	710	49 40	12 41
Radějov	275	48 52	17 21
Rapotín	360	50 00	17 01
Rozdělov	400	50 08	14 04
Rožnov pod Radhoštěm	374	49 27	18 08
Rudoltice	490	49 25	13 08
Růžďka	450	49 24	18 00
Růžodol	380	50 47	15 03
Rychnov u Jablonce nad Nisou	440	50 41	15 08
Sadská	196	50 08	14 59
Seletice	260	50 19	15 06
Senožaty	470	49 34	15 12
Sidonie	320	49 03	18 04
Slabčice	450	49 20	14 20
Slemeno	480	50 32	15 40
Sobotín	425	50 00	17 06
Stará Říše	605	49 11	15 36
Staré Hamry	540	49 28	18 28
Středokluky	320	50 08	14 14

Stříbrná	706	50 22	12 32
Svoboda nad Úpou	560	50 38	15 49
Svratouch	680	49 44	16 02
Šindelová	600	50 19	12 36
Šlapanice	250	49 10	16 43
Tábor	460	49 25	14 40
Tanvald, Šumburk	500	50 44	15 18
Temenice	330	49 59	16 57
Teplice nad Metují	467	50 36	16 10
Toužim	632	50 02	12 59
Trstěnice	430	49 47	16 21
Tvrdovice	176	48 45	16 59
Týnec-Koleč	220	50 12	14 14
Valašské Meziříčí	334	49 28	17 58
Vanovice	410	49 34	16 39
Velká Bystřice	256	49 36	17 23
Velké Losiny	411	50 02	17 03
Velký Újezd	400	49 34	17 29
Velký Vřešňov	264	50 21	15 45
Věšín	565	49 37	13 50
Vlašim	385	49 42	14 54
Vratkov, Modletín	630	49 48	15 42
Vysoké Mýto	280	49 57	16 10
Zásmuky	350	49 57	15 02
Zbiroh	500	49 52	13 46
Zbraslavice	499	49 49	15 11
Žďár-Halže	630	49 51	12 35
Žlutice	496	50 05	13 09

ESM 2. Temporal trends in means and SD of tree phenology during 1946–2010. Estimates of the year, year² effects and their standard error are given. Only time series with at least 50 years are included. n – number of years.

Species	Mean								Standard deviation							
	n	Year	SE	Year ²	SE ²	Turn-point	R ²	P	n	Year	SE	Year ²	SE ²	Turn point	R ²	P
Beginning of flowering																
<i>Acer platanoides</i>	65	-0.044	0.045				0.015	0.330	65	-0.017	0.016	0.002	0.001	1982	0.089	0.030
<i>Acer pseudoplatanus</i>	65	0.006	0.032	-0.008	0.002	1978	0.231	<.001	65	-0.017	0.017	0.002	0.001	1982	0.076	0.047
<i>Alnus glutinosa</i>	65	-0.203	0.066				0.130	0.003	65	0.055	0.029	0.008	0.002	1975	0.299	<.001
<i>Betula pendula</i>	65	0.008	0.043				0.001	0.846	65	0.007	0.021	0.003	0.001	1977	0.090	0.017
<i>Cornus sanguinea</i>	54	-0.340	0.051	-0.008	0.004	1963	0.504	0.023	54	0.027	0.019				0.039	0.154
<i>Corylus avellana</i>	65	-0.211	0.087				0.084	0.019	65	0.019	0.033				0.005	0.574
<i>Crataegus laevigata</i>	65	-0.100	0.041	-0.011	0.002	1974	0.307	<.001	65	-0.012	0.010	0.003	0.001	1980	0.289	<.001
<i>Fagus sylvatica</i>	65	-0.008	0.033	-0.005	0.002	1977	0.098	0.012	65	-0.066	0.014				0.251	<.001
<i>Larix decidua</i>	65	-0.210	0.041				0.288	<.001	65	0.033	0.023				0.031	0.159
<i>Picea abies</i>	62	-0.068	0.034	-0.010	0.002	1975	0.302	<.001	62	-0.019	0.016				0.025	0.218
<i>Pinus sylvestris</i>	63	-0.071	0.033	-0.007	0.002	1974	0.221	<.001	63	-0.044	0.013				0.164	<.001
<i>Prunus spinosa</i>	65	-0.131	0.049	-0.008	0.003	1970	0.194	0.007	65	-0.025	0.013				0.056	0.058
<i>Quercus robur</i>	65	-0.082	0.034	-0.007	0.002	1972	0.230	<.001	65	-0.039	0.013				0.123	0.004
<i>Robinia pseudoacacia</i>	65	-0.102	0.047	-0.012	0.003	1974	0.275	<.001	65	-0.039	0.014				0.116	0.006
<i>Salix caprea</i>	65	-0.010	0.064				0.036	0.131	65	-0.009	0.020	0.006	0.001	1979	0.281	<.001
<i>Sambucus nigra</i>	65	-0.058	0.047	-0.010	0.003	1975	0.189	<.001	65	-0.027	0.012	0.005	0.001	1981	0.429	<.001
<i>Sorbus aucuparia</i>	65	-0.070	0.037	-0.005	0.002	1972	0.134	0.017	65	-0.004	0.013	0.004	0.001	1979	0.289	<.001
<i>Tilia cordata</i>	65	-0.117	0.040	-0.014	0.002	1974	0.403	<.001	65	-0.001	0.015	0.002	0.001	1978	0.098	0.012
Flowering																
<i>Acer platanoides</i>	64	0.030	0.046				0.007	0.518	64	0.006	0.016				0.002	0.713
<i>Acer pseudoplatanus</i>	65	0.077	0.034	-0.006	0.002	1984	0.187	0.003	65	-0.006	0.017	0.002	0.001	1979	0.070	0.037

<i>Alnus glutinosa</i>	65	-0.127	0.062	0.009	0.004	1985	0.138	0.020	65	0.083	0.027	0.007	0.002	1972	0.328	<.001
<i>Betula pendula</i>	65	0.045	0.042				0.018	0.288	65	0.011	0.022				0.004	0.612
<i>Cornus sanguinea</i>	54	-0.222	0.050				0.275	<.001	54	0.025	0.019	0.003	0.001	1979	0.112	0.038
<i>Corylus avellana</i>	64	-0.147	0.083				0.048	0.080	64	0.034	0.033				0.017	0.308
<i>Crataegus laevigata</i>	65	-0.045	0.042	-0.008	0.003	1975	0.149	0.003	65	-0.031	0.010	0.002	0.001	1986	0.238	0.002
<i>Fagus sylvatica</i>	64	0.129	0.030				0.228	<.001	64	0.001	0.017	0.001	0.001	1987	0.004	0.636
<i>Larix decidua</i>	61	-0.114	0.047				0.092	0.018	61	0.038	0.019				0.065	0.048
<i>Picea abies</i>	57	-0.028	0.039				0.009	0.474	57	-0.015	0.023				0.008	0.506
<i>Pinus sylvestris</i>	61	-0.063	0.035				0.051	0.082	61	-0.058	0.014				0.223	<.001
<i>Prunus spinosa</i>	64	-0.104	0.049	-0.006	0.003	1969	0.129	0.044	64	-0.030	0.014	-0.002	0.001	1970	0.151	0.019
<i>Quercus robur</i>	61	-0.079	0.038				0.067	0.044	61	-0.023	0.013				0.051	0.081
<i>Robinia pseudoacacia</i>	65	-0.055	0.047	-0.009	0.003	1975	0.162	0.002	65	-0.053	0.015				0.171	<.001
<i>Salix caprea</i>	64	-0.033	0.060				0.005	0.582	64	-0.010	0.019	0.005	0.001	1979	0.218	<.001
<i>Sambucus nigra</i>	65	0.037	0.051	-0.006	0.003	1981	0.070	0.046	65	-0.047	0.019	0.002	0.001	1988	0.144	0.043
<i>Sorbus aucuparia</i>	65	-0.028	0.039				0.008	0.472	65	-0.017	0.014	0.004	0.001	1980	0.334	<.001
<i>Tilia cordata</i>	65	-0.035	0.041	-0.011	0.002	1976	0.254	<.001	65	-0.027	0.016	0.002	0.001	1984	0.114	0.028
Beginning of leaf unfolding																
<i>Acer platanoides</i>	65	-0.068	0.041				0.043	0.099	65	-0.019	0.014				0.028	0.182
<i>Acer pseudoplatanus</i>	65	-0.053	0.033	-0.007	0.002	1974	0.180	0.002	65	-0.037	0.014				0.102	0.010
<i>Alnus glutinosa</i>	65	-0.086	0.038				0.075	0.027	65	-0.040	0.016				0.088	0.017
<i>Betula pendula</i>	65	-0.058	0.044				0.027	0.195	65	-0.002	0.013				0.0002	0.897
<i>Cornus sanguinea</i>	54	-0.332	0.055	-0.011	0.004	1968	0.475	0.006	54	-0.036	0.025	-0.007	0.002	1980	0.254	<.001
<i>Corylus avellana</i>	65	-0.080	0.042	-0.006	0.003	1972	0.138	0.015	65	-0.042	0.016				0.098	0.011
<i>Crataegus laevigata</i>	65	-0.193	0.045				0.227	<.001	65	-0.037	0.016				0.081	0.021
<i>Fagus sylvatica</i>	65	-0.083	0.031	-0.005	0.002	1970	0.199	0.006	65	-0.027	0.011				0.096	0.012
<i>Larix decidua</i>	65	-0.120	0.047				0.095	0.021	65	0.011	0.014				0.010	0.433
<i>Picea abies</i>	65	0.003	0.031	-0.008	0.002	1978	0.234	<.001	65	-0.021	0.013	0.002	0.001	1984	0.120	0.022
<i>Pinus sylvestris</i>	65	0.056	0.035	-0.005	0.002	1983	0.130	0.012	65	0.017	0.012				0.026	0.200
<i>Prunus spinosa</i>	65	-0.157	0.041	-0.008	0.002	1968	0.279	0.003	65	-0.034	0.013				0.095	0.013
<i>Quercus robur</i>	65	-0.104	0.032	-0.008	0.002	1971	0.310	<.001	65	-0.055	0.014				0.200	<.001

<i>Robinia pseudoacacia</i>	65	-0.139	0.039	-0.011	0.002	1972	0.355	<.001	65	0.054	0.012			0.257	<.001	
<i>Salix caprea</i>	65	-0.026	0.043	-0.006	0.003	1976	0.079	0.030	65	-0.046	0.015			0.128	0.003	
<i>Sambucus nigra</i>	65	-0.350	0.057				0.373	<.001	65	0.029	0.023			0.024	0.223	
<i>Sorbus aucuparia</i>	65	-0.133	0.041				0.139	0.002	65	0.011	0.012			0.012	0.383	
<i>Tilia cordata</i>	65	-0.072	0.037	-0.007	0.002	1973	0.170	0.004	65	-0.036	0.013			0.111	0.007	
Leaf unfolding																
<i>Acer platanoides</i>	65	-0.016	0.040				0.003	0.692	65	-0.021	0.014			0.033	0.149	
<i>Acer pseudoplatanus</i>	65	0.000	0.033	-0.004	0.002	1978	0.071	0.034	65	-0.028	0.012	0.002	0.001	1986	0.148	0.023
<i>Alnus glutinosa</i>	65	-0.010	0.036	-0.001	0.002		0.001	0.776	65	0.013	0.015			0.012	0.378	
<i>Betula pendula</i>	65	-0.020	0.041				0.004	0.633	65	-0.016	0.012			0.027	0.191	
<i>Cornus sanguinea</i>	54	-0.215	0.050	-0.009	0.004	1971	0.337	0.011	54	0.021	0.022	-0.004	0.002	1986	0.122	0.015
<i>Corylus avellana</i>	64	-0.042	0.411				0.017	0.311	64	-0.006	0.015			0.002	0.699	
<i>Crataegus laevigata</i>	64	-0.120	0.043				0.111	0.007	64	-0.009	0.016	-0.002	0.001	1976	0.087	0.023
<i>Fagus sylvatica</i>	65	-0.061	0.030	-0.004	0.002	1970	0.119	0.046	65	-0.037	0.011	0.002	0.001	1987	0.267	0.002
<i>Larix decidua</i>	65	-0.054	0.043				0.024	0.213	65	0.012	0.012			0.017	0.300	
<i>Prunus spinosa</i>	64	-0.110	0.039	-0.005	0.002	1967	0.182	0.025	64	-0.016	0.013	-0.002	0.001	1974	0.120	0.014
<i>Quercus robur</i>	65	-0.066	0.031	-0.005	0.002	1972	0.169	0.006	65	-0.037	0.013			0.110	0.007	
<i>Robinia pseudoacacia</i>	64	-0.080	0.039	-0.006	0.002	1971	0.147	0.017	64	0.010	0.014	0.002	0.001	1975	0.075	0.042
<i>Salix caprea</i>	64	0.020	0.042				0.004	0.641	64	-0.043	0.015			0.120	0.005	
<i>Sambucus nigra</i>	65	-0.140	0.051				0.107	0.008	65	0.026	0.019			0.031	0.164	
<i>Sorbus aucuparia</i>	64	-0.058	0.040				0.032	0.160	64	0.039	0.012			0.139	0.002	
<i>Tilia cordata</i>	65	-0.052	0.037				0.030	0.171	65	-0.022	0.013			0.042	0.101	
Leaf colouring																
<i>Acer platanoides</i>	64	0.097	0.031	0.009	0.002	1972	0.356	<.001	64	-0.033	0.014	0.003	0.001	1984	0.189	0.004
<i>Acer pseudoplatanus</i>	64	0.147	0.030	0.009	0.002	1969	0.442	<.001	64	-0.028	0.017			0.044	0.097	
<i>Betula pendula</i>	64	0.141	0.028	0.009	0.002	1970	0.469	<.001	64	0.028	0.017			0.039	0.117	
<i>Fagus sylvatica</i>	64	0.015	0.029	0.009	0.002	1969	0.463	<.001	64	0.021	0.017			0.023	0.236	
<i>Larix decidua</i>	63	0.290	0.025	0.005	0.002	1948	0.697	0.003	63	0.006	0.018	0.004	0.001	1977	0.172	<.001
<i>Prunus spinosa</i>	64	0.099	0.029	0.012	0.002	1973	0.499	<.001	64	0.004	0.016	-0.003	0.001	1978	0.098	0.013
<i>Quercus robur</i>	64	0.157	0.031	0.013	0.002	1972	0.561	<.001	64	-0.037	0.019			0.057	0.057	

<i>Robinia pseudoacacia</i>	64	0.119	0.027	0.010	0.002	1972	0.493	<.001	64	-0.028	0.017			0.042	0.102	
<i>Salix caprea</i>	63	0.174	0.028	0.009	0.002	1968	0.518	<.001	63	0.017	0.015			0.021	0.262	
<i>Sorbus aucuparia</i>	63	-0.024	0.027	0.005	0.002	1980	0.151	0.003	63	0.061	0.016			0.204	<.001	
<i>Tilia cordata</i>	64	0.104	0.031	0.011	0.002	1973	0.427	<.001	64	-0.013	0.019			0.008	0.495	
Beginning of leaf falling																
<i>Acer platanoides</i>	63	-0.217	0.026	0.003	0.002	2013	0.558	0.044	63	0.038	0.017			0.079	0.026	
<i>Acer pseudoplatanus</i>	63	-0.170	0.025	0.004	0.002	2003	0.468	0.024	63	0.064	0.014			0.255	<.001	
<i>Alnus glutinosa</i>	61	-0.151	0.029				0.314	<.001	61	0.071	0.019			0.186	<.001	
<i>Betula pendula</i>	65	-0.277	0.026				0.650	<.001	65	0.080	0.020			0.195	<.001	
<i>Fagus sylvatica</i>	59	-0.173	0.028	0.006	0.002	1995	0.463	0.003	59	0.102	0.023			0.258	<.001	
<i>Prunus spinosa</i>	54	-0.118	0.032				0.201	<.001	54	0.075	0.021			0.192	<.001	
<i>Quercus robur</i>	57	-0.131	0.029	0.009	0.002	1988	0.448	<.001	57	0.011	0.023			0.004	0.646	
<i>Robinia pseudoacacia</i>	54	-0.079	0.033				0.100	0.020	54	0.081	0.021			0.225	<.001	
<i>Salix caprea</i>	54	-0.085	0.027	0.005	0.002	1992	0.235	0.019	54	0.125	0.020			0.429	<.001	
<i>Sorbus aucuparia</i>	55	-0.259	0.029				0.595	<.001	55	0.081	0.015			0.347	<.001	
<i>Tilia cordata</i>	55	-0.172	0.032				0.352	<.001	55	0.066	0.021			0.157	0.003	
Leaf falling																
<i>Acer platanoides</i>	54	0.112	0.034				0.170	0.002	54	0.024	0.019			0.030	0.210	
<i>Acer pseudoplatanus</i>	54	0.122	0.032	0.005	0.002	1969	0.272	0.046	54	0.056	0.018			0.155	0.003	
<i>Alnus glutinosa</i>	54	0.116	0.030	0.004	0.002	1970	0.272	0.044	54	0.032	0.017			0.065	0.064	
<i>Betula pendula</i>	55	-0.033	0.106				0.002	0.754	55	0.126	0.021			0.401	<.001	
<i>Fagus sylvatica</i>	65	0.163	0.046	0.009	0.003	1973	0.278	0.010	65	0.212	0.029	0.007	0.002	1967	0.558	0.002
<i>Larix decidua</i>	54	0.432	0.042				0.672	<.001	54	0.003	0.024			0.0003	0.907	
<i>Prunus spinosa</i>	54	0.096	0.037				0.110	0.014	54	0.007	0.017			0.003	0.684	
<i>Quercus robur</i>	54	0.292	0.046	0.014	0.003	1972	0.534	<.001	54	0.110	0.025	0.006	0.002	1974	0.377	<.001
<i>Robinia pseudoacacia</i>	54	0.146	0.029	0.007	0.002	1972	0.416	0.002	54	0.011	0.018			0.008	0.520	
<i>Salix caprea</i>	54	0.168	0.027	0.007	0.002	1971	0.513	<.001	54	0.057	0.017			0.168	0.002	
<i>Sorbus aucuparia</i>	54	-0.049	0.032				0.043	0.131	55	0.089	0.019			0.286	<.001	
<i>Tilia cordata</i>	54	0.092	0.038	0.008	0.003	1977	0.225	0.004	54	0.031	0.021			0.038	0.156	
Beginning of fruit ripening																

<i>Acer platanoides</i>	62	0.030	0.039			0.010	0.444	62	-0.147	0.033				0.254	<.001	
<i>Acer pseudoplatanus</i>	57	0.013	0.047				0.001	57	-0.019	0.038	-0.013	0.002	1981	0.348	<.001	
<i>Betula pendula</i>	56	-0.538	0.041	-0.008	0.003	1948	0.775	0.005	56	-0.024	0.050			0.004	0.629	
<i>Corylus avellana</i>	65	-0.029	0.034	-0.008	0.002	1976	0.215	<.001	65	0.045	0.017	0.003	0.001	1971	0.208	0.003
<i>Crataegus laevigata</i>	64	-0.306	0.033	-0.005	0.002	1949	0.600	0.012	64	-0.021	0.019			0.019	0.280	
<i>Fagus sylvatica</i>	55	-0.047	0.041	-0.006	0.003	1978	0.102	0.033	55	-0.008	0.022			0.003	0.704	
<i>Prunus spinosa</i>	65	-0.419	0.034	-0.012	0.002	1960	0.746	<.001	65	0.043	0.025	0.006	0.001	1974	0.242	<.001
<i>Quercus robur</i>	61	-0.140	0.032				0.237	<.001	61	-0.031	0.018			0.048	0.091	
<i>Robinia pseudoacacia</i>	61	0.010	0.045	-0.006	0.003	1980	0.074	0.037	61	0.082	0.028			0.130	0.004	
<i>Sambucus nigra</i>	65	-0.237	0.040	-0.005	0.002	1953	0.389	0.050	65	-0.063	0.018	0.007	0.001	1982	0.477	<.001
<i>Sorbus aucuparia</i>	65	-0.380	0.039				0.592	<.001	65	0.007	0.020	0.007	0.001	1978	0.384	<.001

ESM 3. Temporal trends in means and SD of tree phenology during 1976–2010. Estimates of the linear effect of year and its SE are given. Only time series with at least 30 years are included. n – number of years.

Mean							Standard deviation					
Species	n	slope	SE	R2	t	P	n	slope	SE	R2	t	P
Beginning of flowering												
<i>Acer platanoides</i>	35	-0.037	0.108	0.003	-0.34	0.736	35	-0.002	0.040	0.000	-0.06	0.954
<i>Acer pseudoplatanus</i>	35	-0.232	0.075	0.226	-3.10	0.004	35	0.015	0.038	0.005	0.39	0.700
<i>Alnus glutinosa</i>	35	-0.173	0.162	0.033	-1.07	0.293	35	0.296	0.077	0.307	3.82	<.001
<i>Betula pendula</i>	35	-0.129	0.087	0.062	-1.48	0.148	35	-0.003	0.040	0.000	-0.08	0.937
<i>Cornus sanguinea</i>	34	-0.590	0.095	0.547	-6.22	<.001	34	0.073	0.040	0.095	1.83	0.077
<i>Corylus avellana</i>	35	-0.458	0.235	0.103	-1.95	0.060	35	0.098	0.089	0.036	1.11	0.277
<i>Crataegus laevigata</i>	35	-0.445	0.093	0.408	-4.77	<.001	35	0.062	0.027	0.141	2.33	0.026
<i>Fagus sylvatica</i>	35	-0.248	0.085	0.206	-2.93	0.006	35	-0.044	0.034	0.050	-1.32	0.196
<i>Larix decidua</i>	35	-0.360	0.108	0.253	-3.35	0.002	35	-0.059	0.062	0.027	-0.95	0.348
<i>Picea abies</i>	34	-0.319	0.075	0.362	-4.26	<.001	34	-0.117	0.034	0.271	-3.45	0.002
<i>Pinus sylvestris</i>	35	-0.291	0.073	0.326	-4.00	<.001	35	-0.053	0.030	0.086	-1.77	0.087
<i>Prunus spinosa</i>	35	-0.431	0.112	0.309	-3.84	<.001	35	-0.094	0.033	0.194	-2.81	0.008
<i>Quercus robur</i>	35	-0.342	0.079	0.363	-4.34	<.001	35	-0.027	0.026	0.032	-1.04	0.305
<i>Robinia pseudoacacia</i>	35	-0.446	0.122	0.289	-3.66	<.001	35	-0.018	0.028	0.012	-0.64	0.530
<i>Salix caprea</i>	35	-0.261	0.159	0.075	-1.64	0.111	35	0.165	0.048	0.261	3.41	0.002
<i>Sambucus nigra</i>	35	-0.329	0.120	0.186	-2.75	0.010	35	0.123	0.030	0.332	4.50	<.001
<i>Sorbus aucuparia</i>	35	-0.267	0.092	0.203	-2.90	0.007	35	0.078	0.029	0.182	2.71	0.011
<i>Tilia cordata</i>	35	-0.495	0.110	0.382	-4.52	<.001	35	0.023	0.041	0.010	0.57	0.570
Flowering												
<i>Acer platanoides</i>	34	0.088	0.112	0.019	0.78	0.438	34	0.021	0.037	0.010	0.58	0.569
<i>Acer pseudoplatanus</i>	35	-0.085	0.085	0.029	-0.99	0.327	35	0.028	0.038	0.016	0.74	0.465
<i>Alnus glutinosa</i>	35	0.034	0.149	0.002	0.23	0.819	35	0.308	0.069	0.376	4.46	<.001
<i>Betula pendula</i>	35	-0.003	0.096	0.000	-0.03	0.978	35	-0.013	0.043	0.003	-0.29	0.771

<i>Cornus sanguinea</i>	34	-0.394	0.097	0.339	-4.05	<.001	34	0.098	0.039	0.165	2.52	0.017
<i>Corylus avellana</i>	34	-0.290	0.215	0.054	-1.35	0.187	34	0.090	0.082	0.037	1.10	0.278
<i>Crataegus laevigata</i>	35	-0.274	0.099	0.188	-2.77	0.009	35	0.012	0.025	0.006	0.46	0.647
<i>Fagus sylvatica</i>	34	-0.099	0.069	0.060	-1.43	0.162	34	-0.008	0.037	0.002	-0.22	0.824
<i>Larix decidua</i>	34	-0.207	0.115	0.091	-1.79	0.082	34	-0.049	0.041	0.044	-1.21	0.235
<i>Picea abies</i>	31	-0.145	0.086	0.088	-1.68	0.104	31	-0.067	0.050	0.059	-1.35	0.188
<i>Pinus sylvestris</i>	34	-0.202	0.072	0.196	-0.28	0.009	34	-0.057	0.035	0.077	-1.64	0.111
<i>Prunus spinosa</i>	34	-0.334	0.112	0.216	-2.97	0.006	34	-0.135	0.037	0.291	-3.62	<.001
<i>Quercus robur</i>	35	-0.228	0.087	0.173	-2.63	0.013	35	-0.030	0.026	0.039	-1.16	0.256
<i>Robinia pseudoacacia</i>	35	-0.300	0.126	0.147	-2.39	0.023	35	-0.072	0.031	0.143	-2.34	0.025
<i>Salix caprea</i>	34	-0.054	0.148	0.004	-0.37	0.718	34	0.148	0.047	0.237	3.15	0.004
<i>Sambucus nigra</i>	35	-0.021	0.128	0.001	-0.17	0.868	35	0.057	0.040	0.057	1.42	0.166
<i>Sorbus aucuparia</i>	35	-0.141	0.100	0.057	-1.41	0.169	35	0.065	0.026	0.160	2.51	0.017
<i>Tilia cordata</i>	35	-0.313	0.109	0.202	-2.89	0.007	35	-0.012	0.042	0.002	-0.28	0.779
Beginning of leaf unfolding												
<i>Acer platanoides</i>	35	-0.198	0.090	0.127	-2.19	0.036	35	-0.064	0.035	0.090	-1.81	0.079
<i>Acer pseudoplatanus</i>	35	-0.292	0.071	0.342	-4.14	<.001	35	-0.048	0.030	0.071	-1.59	0.121
<i>Alnus glutinosa</i>	35	-0.228	0.082	0.191	-2.79	0.009	35	-0.140	0.037	0.301	-3.77	<.001
<i>Betula pendula</i>	35	-0.194	0.098	0.106	-1.98	0.056	35	-0.047	0.032	0.060	-1.46	0.155
<i>Cornus sanguinea</i>	34	-0.697	0.090	0.655	-7.79	<.001	34	-0.248	0.043	0.516	-5.84	<.001
<i>Corylus avellana</i>	35	-0.305	0.093	0.248	-3.29	0.002	35	-0.129	0.033	0.322	-3.96	<.001
<i>Crataegus laevigata</i>	35	-0.397	0.100	0.324	-3.98	<.001	35	-0.129	0.037	0.268	-3.47	0.002
<i>Fagus sylvatica</i>	35	-0.314	0.066	0.405	-4.74	<.001	35	0.007	0.023	0.003	0.31	0.761
<i>Larix decidua</i>	35	-0.300	0.113	0.176	-2.65	0.012	35	0.012	0.035	0.004	0.35	0.732
<i>Picea abies</i>	35	-0.233	0.072	0.242	-3.24	0.003	35	0.004	0.028	0.001	0.13	0.898
<i>Pinus sylvestris</i>	35	-0.058	0.084	0.015	-0.70	0.491	35	-0.006	0.033	0.001	-0.17	0.867
<i>Prunus spinosa</i>	35	-0.445	0.089	0.429	-4.97	<.001	35	-0.089	0.033	0.179	-2.68	0.011
<i>Quercus robur</i>	35	-0.393	0.071	0.481	-5.53	<.001	35	-0.026	0.035	0.016	-0.74	0.464
<i>Robinia pseudoacacia</i>	35	-0.543	0.093	0.510	-5.86	<.001	35	-0.023	0.027	0.023	-0.88	0.387
<i>Salix caprea</i>	35	-0.213	0.086	0.156	-2.47	0.019	35	-0.110	0.032	0.262	-3.42	0.002
<i>Sambucus nigra</i>	35	-0.518	0.141	0.289	-3.67	<.001	35	0.032	0.063	0.008	0.51	0.616

<i>Sorbus aucuparia</i>	35	-0.281	0.091	0.226	-3.10	0.004	35	0.002	0.026	0.000	0.07	0.948
<i>Tilia cordata</i>	35	-0.328	0.080	0.335	-4.07	<.001	35	-0.077	0.029	0.178	-2.67	0.012
Leaf unfolding												
<i>Acer platanoides</i>	35	-0.080	0.094	0.022	-0.86	0.398	35	-0.052	0.033	0.069	-1.56	0.127
<i>Acer pseudoplatanus</i>	35	-0.160	0.072	0.130	-2.22	0.034	35	-0.009	0.028	0.003	-0.33	0.745
<i>Alnus glutinosa</i>	35	-0.049	0.084	0.010	-0.58	0.563	35	-0.054	0.034	0.070	-1.58	0.124
<i>Betula pendula</i>	35	-0.109	0.094	0.039	-1.15	0.257	35	-0.034	0.031	0.034	-1.08	0.287
<i>Cornus sanguinea</i>	34	-0.511	0.083	0.541	-6.14	<.001	34	-0.098	0.041	0.152	-2.39	0.023
<i>Corylus avellana</i>	34	-0.147	0.092	0.074	-1.60	0.119	34	-0.064	0.033	0.107	-1.96	0.059
<i>Crataegus laevigata</i>	34	-0.253	0.097	0.176	-2.62	0.014	34	-0.128	0.034	0.302	-3.72	<.001
<i>Fagus sylvatica</i>	35	-0.234	0.067	0.270	-3.50	<.001	35	0.027	0.023	0.040	1.17	0.249
<i>Larix decidua</i>	35	-0.206	0.103	0.108	-1.99	0.054	35	0.025	0.030	0.020	0.82	0.418
<i>Prunus spinosa</i>	34	-0.321	0.081	0.329	-3.97	<.001	34	-0.089	0.032	0.193	-2.77	0.009
<i>Quercus robur</i>	35	-0.264	0.074	0.279	-3.58	<.001	35	0.008	0.031	0.002	0.25	0.807
<i>Robinia pseudoacacia</i>	34	-0.290	0.083	0.274	-3.48	0.002	34	0.073	0.029	0.167	2.53	0.016
<i>Salix caprea</i>	34	-0.068	0.085	0.020	-0.80	0.427	34	-0.100	0.031	0.243	-3.21	0.003
<i>Sambucus nigra</i>	35	-0.142	0.121	0.040	-1.18	0.248	35	-0.024	0.045	0.008	-0.53	0.600
<i>Sorbus aucuparia</i>	34	-0.113	0.092	0.045	-1.22	0.231	34	0.054	0.027	0.108	1.97	0.057
<i>Tilia cordata</i>	35	-0.193	0.081	0.145	-2.37	0.024	35	-0.024	0.026	0.025	-0.91	0.368
Leaf colouring												
<i>Acer platanoides</i>	34	0.491	0.089	0.489	5.53	<.001	34	0.042	0.042	0.030	0.99	0.330
<i>Acer pseudoplatanus</i>	34	0.549	0.083	0.575	6.58	<.001	34	0.017	0.049	0.004	0.34	0.733
<i>Betula pendula</i>	34	0.503	0.076	0.581	6.67	<.001	34	0.007	0.050	0.001	0.14	0.892
<i>Fagus sylvatica</i>	34	0.516	0.079	0.570	6.51	<.001	34	0.055	0.049	0.038	1.12	0.269
<i>Larix decidua</i>	34	0.470	0.063	0.636	7.48	<.001	34	0.081	0.039	0.120	2.90	0.045
<i>Prunus spinosa</i>	34	0.520	0.083	0.550	6.25	<.001	34	-0.121	0.043	0.200	-2.83	0.008
<i>Quercus robur</i>	34	0.638	0.091	0.603	6.97	<.001	34	-0.033	0.059	0.010	-0.56	0.582
<i>Robinia pseudoacacia</i>	34	0.491	0.069	0.613	7.12	<.001	34	-0.074	0.037	0.108	-1.97	0.058
<i>Salix caprea</i>	34	0.542	0.073	0.636	7.48	<.001	34	-0.007	0.038	0.001	-0.20	0.843
<i>Sorbus aucuparia</i>	34	0.189	0.070	0.184	2.69	0.011	34	0.072	0.043	0.078	1.65	0.110
<i>Tilia cordata</i>	34	0.523	0.083	0.557	6.34	<.001	34	-0.006	0.049	0.000	-0.12	0.905

Beginning of leaf falling

<i>Acer platanoides</i>	35	-0.109	0.063	0.084	-1.74	0.091	35	0.072	0.041	0.084	1.74	0.091
<i>Acer pseudoplatanus</i>	35	-0.068	0.058	0.040	-1.17	0.252	35	0.061	0.040	0.066	1.52	0.137
<i>Alnus glutinosa</i>	34	-0.238	0.063	0.309	-2.79	<.001	34	0.139	0.052	0.186	2.70	0.011
<i>Betula pendula</i>	35	-0.261	0.067	0.316	-3.91	<.001	35	0.103	0.057	0.091	1.82	0.078
<i>Fagus sylvatica</i>	34	-0.002	0.066	0.000	-0.04	0.970	34	0.142	0.061	0.145	2.33	0.026
<i>Prunus spinosa</i>	34	-0.088	0.063	0.058	-1.41	0.169	34	0.105	0.047	0.135	2.23	0.033
<i>Quercus robur</i>	34	0.072	0.063	0.039	1.15	0.261	34	0.033	0.051	0.013	0.66	0.514
<i>Robinia pseudoacacia</i>	34	-0.072	0.067	0.035	-1.08	0.288	34	0.105	0.048	0.130	2.19	0.036
<i>Salix caprea</i>	34	0.009	0.056	0.001	0.16	0.874	34	0.154	0.045	0.267	3.41	0.002
<i>Sorbus aucuparia</i>	35	-0.350	0.056	0.543	-6.27	<.001	35	0.113	0.031	0.286	3.64	<.001
<i>Tilia cordata</i>	35	-0.134	0.064	0.116	-2.08	0.046	35	0.060	0.046	0.050	1.32	0.197

Leaf falling

<i>Acer platanoides</i>	34	0.226	0.067	0.264	3.39	0.002	34	0.000	0.039	0.000	0.01	0.995
<i>Acer pseudoplatanus</i>	34	0.251	0.056	0.382	4.45	<.001	34	0.060	0.040	0.066	1.50	0.144
<i>Alnus glutinosa</i>	34	0.191	0.056	0.265	-0.58	0.002	34	0.030	0.034	0.024	0.88	0.383
<i>Betula pendula</i>	35	-0.212	0.257	0.020	-0.83	0.415	35	0.156	0.048	0.241	3.23	0.003
<i>Fagus sylvatica</i>	34	0.395	0.100	0.327	3.94	<.001	34	0.398	0.059	0.588	6.76	<.001
<i>Larix decidua</i>	34	0.568	0.082	0.600	6.92	<.001	34	0.076	0.053	0.062	1.45	0.157
<i>Prunus spinosa</i>	34	0.192	0.077	0.162	2.49	0.018	34	-0.011	0.038	0.003	-0.29	0.772
<i>Quercus robur</i>	34	0.606	0.103	0.517	5.85	<.001	34	0.270	0.048	0.499	5.65	<.001
<i>Robinia pseudoacacia</i>	34	0.274	0.059	0.403	4.65	<.001	34	0.020	0.035	0.010	0.57	0.575
<i>Salix caprea</i>	34	0.324	0.055	0.522	5.92	<.001	34	0.026	0.036	0.016	0.72	0.479
<i>Sorbus aucuparia</i>	34	-0.079	0.063	0.046	-1.25	0.222	34	0.094	0.038	0.156	2.43	0.021
<i>Tilia cordata</i>	34	0.269	0.076	0.279	3.52	<.001	34	0.008	0.049	0.001	0.17	0.865

Beginning of fruit ripening

<i>Acer platanoides</i>	35	0.096	0.096	0.029	1.00	0.325	35	-0.307	0.072	0.353	-4.24	<.001
<i>Acer pseudoplatanus</i>	35	0.213	0.093	0.138	2.29	0.028	35	-0.414	0.066	0.541	-6.24	<.001
<i>Betula pendula</i>	34	-0.770	0.088	0.706	-8.77	<.001	34	-0.015	0.115	0.001	-0.13	0.899
<i>Cornus sanguinea</i>	32	-0.647	0.100	0.580	-6.44	<.001	32	0.095	0.087	0.038	1.80	0.287
<i>Corylus avellana</i>	35	-0.313	0.089	0.271	-3.50	<.001	35	0.174	0.048	0.285	3.63	<.001

<i>Crataegus laevigata</i>	35	-0.538	0.084	0.555	-6.41	<.001	35	0.006	0.036	0.001	0.16	0.876
<i>Fagus sylvatica</i>	34	-0.237	0.096	0.159	-2.46	0.020	34	0.073	0.046	0.072	1.58	0.125
<i>Picea abies</i>	27	-1.338	0.523	0.208	-2.56	0.017	27	-2.393	0.417	0.569	-5.74	<.001
<i>Pinus sylvestris</i>	33	-2.157	0.336	0.570	-6.41	<.001	33	-1.953	0.293	0.606	-6.90	<.001
<i>Prunus spinosa</i>	35	-0.823	0.097	0.687	-8.51	<.001	35	0.270	0.069	0.316	3.91	<.001
<i>Quercus robur</i>	35	-0.270	0.074	0.287	-3.67	<.001	35	0.033	0.038	0.023	0.88	0.386
<i>Robinia pseudoacacia</i>	34	-0.119	0.099	0.044	-1.21	0.236	34	0.158	0.058	0.186	2.70	0.011
<i>Sambucus nigra</i>	35	-0.458	0.109	0.348	-4.20	<.001	35	0.149	0.038	0.320	3.94	<.001
<i>Sorbus aucuparia</i>	35	-0.289	0.092	0.229	-3.13	0.004	35	0.258	0.048	0.465	5.36	<.001

ESM 4. An assessment of potential week day bias in data collection. Percentage of the records during the week for the period 1946–2010. All records included.

Day of the week	n	Percentage of records (%)
Monday	46.080	14.49%
Tuesday	44.929	14.13%
Wednesday	44.421	13.97%
Thursday	44.726	14.07%
Friday	44.690	14.06%
Saturday	46.037	14.48%
Sunday	47.044	14.80%

PŘÍSPĚVEK II

Kolářová E, Adamík P (2015) Bird arrival dates in Central Europe based on one of the earliest phenological networks. *Climate Research*. 63: 91–98.

Bird arrival dates in Central Europe based on one of the earliest phenological networks

Eva Kolářová*, Peter Adamík

Department of Zoology, Faculty of Science, Palacký University, tř. 17. listopadu 50, Olomouc 771 46, Czech Republic

ABSTRACT: Recording arrival dates of migratory birds to their breeding grounds has been one of the most popular activities among naturalists for more than 2 centuries. However, we know extremely little about the timing of birds' annual cycles when systematic field observations were still in their infancy, before the current warming period. Here we aim at filling this gap for bird arrival dates of 35 species for one of the earliest phenological networks, run by the Bohemian Patriotic-Economic Society during 1828–1847 in the present day Czech Republic. We retrieved station-based archival data and present the arrival dates correlated with local temperature prior to species-specific arrival. The mean slope of arrival advancement with monthly temperature across all species was $-1.4 \text{ d } ^\circ\text{C}^{-1}$ in our study, which is remarkably similar to a recent dataset from the same region. The strength of this relationship depended on species-specific timing of migration. Early migrating species showed stronger negative relationships with temperature than later arriving, long-distance migrants. Cross-correlations in arrival dates among stations were positive and high for well-known species such as skylark, common quail and common cuckoo. Station-based data also showed strong relationships with temperature. For most species, comparisons with recent arrivals (1991–2010) show later arrivals in recent years, and we suggest that changes in population sizes might also play a role in explaining bird phenology.

KEY WORDS: Bird arrival · Long-distance migrant · Phenology · Short-distance migrant · Temperature

Resale or republication not permitted without written consent of the publisher

1. INTRODUCTION

The 18th century was a period of great interest in endeavouring to explain natural phenomena. In an atmosphere of the development of natural sciences, many academic institutions were established and the foundations of numerous scientific disciplines were laid (Inkster & Morrell 2007, Alcoforado et al. 2012). This was also the case for phenological observations. The first organised networks for observing plants, birds and insects were established across the European continent. The Swedish and Finnish phenological networks were initiated by von Linné and Leche in the 1750s (von Haartman & Söderholm-Tana 1983, Terhivuo et al. 2009). Beginning in 1846, the Finnish

Society of Sciences and Letters set up a regular phenological network which is still running (Lehikoinen et al. 2004, Kubin et al. 2008). Another phenological series originated from Norfolk in the UK. Here the Marsham family recorded the phenological events of over 20 plants and animals over a period of more than 200 yr during 1736 to 1947 (Sparks & Carey 1995). The oldest systematic European network was operated by the Societas Meteorologica Palatina in Mannheim between 1781 and 1792 (Menzel 2003). As well as meteorological data, they also collected phenological records on plants and animals. The data regarding avian phenology consisted of arrivals and departures, and included migratory species such as white stork *Ciconia ciconia*, barn swallow *Hirundo*

*Corresponding author: evakolar@seznam.cz

rustica, common nightingale *Luscinia megarhynchos*, and common cuckoo *Cuculus canorus*. After the first International Ornithological Congress in 1884, interest in avian phenology was awakened in other countries, and especially during the 20th century many national phenological networks were established (Menzel 2003, Nekovář et al. 2008).

The first sporadic notes on avian phenology in the Czech lands were made by J. Stepling, A. Strnad, T. Haenke and M. David in the second half of the 18th century (Nekovář & Hájková 2010). However, the first regular network was created by members of the Imperial Royal Patriotic-Economic Society of Bohemia. This society was originally established as the Society of Agriculture and Liberal Arts in the Kingdom of Bohemia (Gesellschaft des Ackerbaues und den freien Künste im Königreich Böhmen) by Empress Maria Theresa in 1767. The main aim of this society was to enhance the agricultural and industrial production in the Czech lands (Krška & Šamaj 2001). In 1789 the society was reorganised and renamed as the Imperial Royal Patriotic-Economic Society of Bohemia (K. K. Patriotisch-ökonomische Gesellschaft im Königreich Böhmen) (Volf 1967). Among other topics, the members focussed on meteorology, plant and animal phenology. In 1835, a series of books about the topography of Moravia (Die Markgrafschaft Mähren, topographisch, statistisch und historisch geschildert) was published by the Benedictine T. Wolný (Wolný 1835, Krška 2003). As well as plant phenology, he also described the usual arrival of some common bird species such as skylark *Alauda arvensis*, white wagtail *Motacilla alba* and corncrake *Crex crex* (Wolný 1835). In 1861 the Natural Science Society in Brno (Naturforschender Verein in Brünn) was established (Krška 2003). The society organised meteorological and phenological observations in the areas of Moravia and Silesia. The phenological records of birds were published regularly until 1906. Since 1853 phenological observations, including bird arrival data, were organised from Vienna by the newly established Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik. Another network based on observations, initiated by Rudolf, the Crown Prince of Austria, was temporarily run by Comité für Ornithologische Beobachtungs-Stationen in Österreich during the 1880s. Since 1923, a national scheme of phenological stations has been run by the present-day Czech Hydrometeorological Institute.

During the last 2 decades a renaissance in phenological research has occurred as a consequence of ongoing climatic changes, which have affected plants and animals at different trophic levels and in

various ecosystems (Rosenzweig et al. 2008). Changes in the timing of bird migration have been reviewed by Lehikoinen et al. (2004), Rubolini et al. (2007), Knudsen et al. 2011, Pearce-Higgins & Green (2014). However, nearly all the studies use time series of no more than a few recent decades (for rare exceptions see Sparks & Carey 1995, Ahas 1999, Lehikoinen et al. 2004, Ellwood et al. 2010, Gordo et al. 2013). This is in contrast to climatology or plant phenology where detailed studies on the reconstruction of past events are widely available. Here we aim to fill this gap for bird arrival dates for one of the earliest phenological networks which ran during 1828 to 1847 in Bohemia, Austrian Empire (nowadays the western part of the Czech Republic). We present an analysis of the archival records, link them to local climate and assess the reliability of data, both from a local, station-based, and regional perspective.

2. DATA AND METHODS

2.1. Historical data

During 1828 to 1847 the members of the Imperial Royal Bohemian Patriotic-Economic Society contributed their phenological observations to annual reports in the society's journal *Neue Schriften*. The final 2 years appeared in *Verhandlungen und Mittheilungen*. Both migratory and resident bird species were recorded. The data were restricted to Bohemia and involved 33 phenological stations (see Fig. 1, see Table S1 in the Supplement at www.int-res.com/articles/suppl/c063p091_supp.pdf). They consisted of records on the first arrival and the last departure dates of 35 bird species (3594 arrival and 2174 departure records). The reports distinguished between true migratory species (i.e. those with non-overlapping distributions during breeding and wintering periods) and resident species for which peaks in spring and autumn movements were observed (e.g. tits, treecreepers and crossbills). In this study we considered arrival data only.

We expressed the dates of observations as days of the year (DOY; where January 1 = Day 1). The original scientific names were converted into present-day form (see Table 1) and the data were then checked for outliers and incorrect dates caused by mistakes in the original printed records. All incorrect data and scattered outliers (detected by inspection of boxplots and Cleveland dotplots; Zuur et al. (2010) were excluded from analysis (71 records on arrivals). In those cases where there was a clear mistake in listing

the arrival date as the departure date and vice versa, the data were assigned to the right category. For the sites Klášterec nad Ohří, Český Krumlov and Želiv there were 2 first arrivals of birds observed: one at low and another at high altitudes. In these cases, the earlier arrival was chosen and included in the analyses. In a few cases where a range of dates was provided, the earlier date was considered as the first arrival. For the fieldfare *Turdus pilaris* and pine grosbeak *Pinicola enucleator* the autumn arrival data to central Europe actually represented their arrival to wintering sites. In the 19th century the fieldfare was still spreading south from northern Europe and it was only later when it extended its breeding range into the central European region.

For each species we set a lower limit of 50 records for inclusion in analyses (see Table 2); 27 species met this criterion. For each of these 27 species we reconstructed the Bohemian arrival time series with linear mixed-effect models where Site was taken as a random effect and Year as a fixed effect (Häkkinen et al. 1995, Schaber et al. 2010). Species-specific multi-site combined arrival time series were estimated in the R-package 'pheno' (Schaber 2012; see Table S5 in the Supplement at www.int-res.com/articles/suppl/c063p091_supp.pdf). Annual predicted values of arrivals from the fixed part of the model were then used to explain the relationship with climate using linear regressions and Pearson correlations. Species-specific arrivals were compared to mean temperature of the month of arrival or to the month preceding the mean arrival (depending on the temporal overlap of arrivals and the focal month; see Table S2 in the Supplement at www.int-res.com/articles/suppl/c063p091_supp.pdf). Mean monthly temperatures are widely used in avian phenological studies (Gordo 2007). The mean monthly temperature data were obtained from a reconstructed homogenized temperature series (1800–2010) for the Czech Republic (Brázdil et al. 2012a,b).

For those sites where reliable time series (≥ 14 yr of data) were available for particular bird species (Hradec Králové, Locket, Velké Dvorce and Vyšší Brod), we assessed the local relationship between arrivals and temperature. For an assessment of

between-site similarity in annual first arrivals, we cross-correlated the time series of these 4 stations. Paired *t*-tests were used to compare the slopes of arrival–climate relationships both at a regional (Bohemian) and site scale.

2.2. Recent data

To compare the historical arrivals with recent data we used a dataset for the period 1991–2010. We collected data on bird arrivals from various sources, but the majority of the records were collected from the phenological network of the Czech Society for Ornithology and supplemented by data from various personal diaries and grey literature. We tried to match the observations to spatially overlap with those of the Bohemian Patriotic-Economic Society. For some species (e.g. *Ardea cinerea*, *Upupa epops*, etc.) we did not have enough records to reconstruct the arrival dates. Therefore the recent dataset consisted of only 17 species: true migrants for which we had sufficiently large sample sizes. We checked for outliers and used mixed effect modelling as for the historical times series.

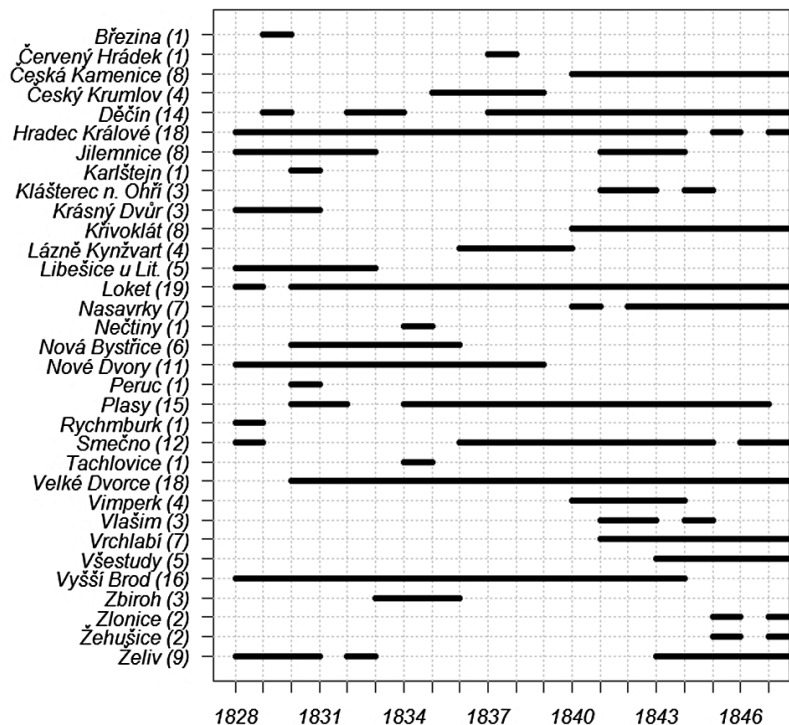


Fig. 1. Overview of available station-based arrival data from the network of the Bohemian Patriotic-Economic Society, 1828–1847. In parentheses: number of years with data for each site

Table 1. Bird species recorded by the members of the Bohemian Patriotic-Economic Society and current valid classification of species names

Original scientific name	Original German name	Current valid scientific name	Common English name
<i>Alauda arvensis</i>	Feldlerche	<i>Alauda arvensis</i>	Common skylark
<i>Anas anser canorus</i>	Wildgans	<i>Anser</i> spp. ^a	Geese
<i>Anas anser ferus</i>	Wildgans	<i>Anser</i> spp.	Geese
<i>Ardea cinerea</i>	Fischreiher	<i>Ardea cinerea</i>	Grey heron
<i>Ardea minuta</i>	Kleine Rohrdommel	<i>Ixobrychus minutus</i>	Little bittern
<i>Ardea stellaris</i>	Gemeine Rohrdommel	<i>Botaurus stellaris</i>	Great bittern
<i>Certhia familiaris</i>	Baumkletterer	<i>Certhia</i> spp. ^b	Treecreeper
<i>Ciconia alba</i>	Gemeiner Storch	<i>Ciconia ciconia</i>	White stork
<i>Columba oenas</i>	Holztaube	<i>Columba oenas</i>	Stock dove
<i>Columba palumbus</i>	Ringeltaube	<i>Columba palumbus</i>	Wood pigeon
<i>Columba turtur</i>	Turteltaube	<i>Streptopelia turtur</i>	Turtle dove
<i>Colymbus cristatus</i>	Großer Haubentaucher	<i>Podiceps cristatus</i>	Great crested grebe
<i>Cuculus canorus</i>	Kukuck	<i>Cuculus canorus</i>	Common cuckoo
<i>Hirundo apus</i>	Mauerschwalbe	<i>Apus apus</i>	Common swift
<i>Hirundo riparia</i>	Uferschwalbe	<i>Riparia riparia</i>	Sand martin
<i>Hirundo urbica</i>	Hausschwalbe	<i>Delichon urbicum</i>	House martin
<i>Larus</i>	Möwen	<i>Larus</i> spp.	Gulls
<i>Loxia coccythraustes</i>	Dickschnabel	<i>Coccothraustes coccythraustes</i>	Hawfinch
<i>Loxia enucleator</i>	Fichtenkernbeißer	<i>Pinicola enucleator</i>	Pine grosbeak
<i>Motacilla alba</i>	Gemeine Bachstelze	<i>Motacilla alba</i>	White wagtail
<i>Motacilla erithacus</i>	Hausrothschwänzchen	<i>Phoenicurus ochruros</i> ^c	Black redstart
<i>Motacilla hortensis</i>	Grasmücke	<i>Sylvia</i> spp. ^d	–
<i>Motacilla luscini</i>	Nachtigall	<i>Luscinia megarhynchos</i>	Common nightingale
<i>Motacilla phoenicurus</i>	Gartenrothschwänzchen	<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Common redstart
<i>Oriolus galbula</i>	Goldamsel	<i>Oriolus oriolus</i>	Golden oriole
<i>Parus ater</i>	Schwarzmeise	<i>Parus ater</i>	Coal tit
<i>Parus caeruleus</i>	Blaumeise	<i>Cyanistes caeruleus</i>	Blue tit
<i>Parus major</i>	Kohlmeise	<i>Parus major</i>	Great tit
<i>Scolopax rusticola</i>	Waldschnepfe	<i>Scolopax rusticola</i> ^e	Eurasian woodcock
<i>Sturnus vulgaris</i>	Star	<i>Sturnus vulgaris</i>	Common starling
<i>Tetrao coturnix</i>	Wachtel	<i>Coturnix coturnix</i>	Common quail
<i>Turdus musicus</i>	Singdrossel	<i>Turdus philomelos</i>	Song thrush
<i>Turdus pilaris</i>	Kronowetvogel	<i>Turdus pilaris</i>	Fieldfare
<i>Turdus viscivorus</i>	Misteldrossel	<i>Turdus viscivorus</i>	Mistle thrush
<i>Upupa epops</i>	Wiedehopf	<i>Upupa epops</i>	Eurasian hoopoe
<i>Vanellus cristatus</i>	Kiebitz	<i>Vanellus vanellus</i>	Northern lapwing

^aGeese were not well recognized to species level at that time. ^bAt that time Eurasian treecreeper and short-toed treecreeper were not separately recognized, therefore data may refer to both species. ^cMisidentification of robin and black redstart was very common. ^d*M. hortensis* is now garden warbler but at that time several *Sylvia* warbler species were labelled under this name. ^eThis could be any species of the genus *Scolopax*, *Gallinago* and *Lymnocyptes*

3. RESULTS

3.1. General pattern of bird arrivals to Bohemia

We retrieved data on 35 bird species (27 species with >50 records) from 33 sites (Fig. 1, Table 1, see Table S1 in the Supplement). For an overview of mean first arrival dates to Bohemia and sample sizes see Table 2. In general the mean first arrival dates correlated negatively with mean monthly temperatures (see Table S2 in the Supplement). The mean

slope of arrival advancement with temperature across all species was $-1.43 \text{ d } ^\circ\text{C}^{-1}$ for both the 1828–1847 and the 1991–2010 periods. The mean slope of the 17 species for the 1828–1847 period was $-1.52 \text{ d } ^\circ\text{C}^{-1}$. Slope estimates for the arrival–temperature relationship between these 2 time periods were highly correlated ($r = 0.61$, $n = 17$, $p = 0.010$). While some early arriving species such as skylark or song thrush showed strong negative responses to temperature (-1.8 to $-2.5 \text{ d } ^\circ\text{C}^{-1}$), other species, especially the later arriving ones, did not. The strength of the

Table 2. List of the 35 species whose arrivals were observed by the members of the Bohemian Patriotic-Economic Society in 1828–1847, and a comparison with recent (1991–2010) arrival dates. Migratory categories (mc): short- (S) or long-distance (L) migrant; n: number of records; Mean first arrival day of the year (DOY) for species with $n < 50$ was taken as a simple arithmetic mean of all observations (marked with ^a), and for species with $n > 50$ an arrival time series was reconstructed from a linear mixed-effects model (see 'Data and methods'). Significance of comparisons of arrival dates between the 2 periods (2-tailed *t*-test): ns = non-significant difference, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

Species	mc	1828–1847			1991–2010			Difference p-value
		n	DOY	SE	n	DOY	SE	
<i>Alauda arvensis</i>	S	211	50	8.5	480	62	9.8	***
<i>Anser</i> spp.	S	120	66	9.3				
<i>Apus apus</i>	L	113	119	9.3	456	123	5.1	ns
<i>Ardea cinerea</i>	S	83	93	9				
<i>Botaurus stellaris</i> ^a	S	15	94					
<i>Certhia</i> spp.	S	81	77	13.2				
<i>Ciconia ciconia</i> ^a	L	49	98					
<i>Coccothraustes coccothraustes</i> ^a	S	35	78					
<i>Columba oenas</i>	S	166	74	11.8	92	81	7.3	*
<i>Columba palumbus</i>	S	162	78	10.1	343	75	9.9	ns
<i>Coturnix coturnix</i>	L	145	132	10.3	195	134	12	ns
<i>Cuculus canorus</i>	L	197	113	5.5	484	120	6.4	***
<i>Cyanistes caeruleus</i>	S	67	71	9.5				
<i>Delichon urbicum</i>	L	210	106	7.4	391	113	6.5	***
<i>Ixobrychus minutus</i> ^a	L	2	87					
<i>Larus</i> spp. ^a		48	81					
<i>Luscinia megarhynchos</i>	L	58	117	3.5	206	118	4.8	ns
<i>Motacilla alba</i>	S	185	71	7.8	533	76	9	**
<i>Oriolus oriolus</i>	L	69	105	13.9	197	128	6.5	***
<i>Parus major</i>	S	85	72	11.7				
<i>Periparus ater</i>	S	61	68	11.2				
<i>Phoenicurus ochruros</i>	S	116	94	11.2	527	86	8.6	***
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	L	100	96	11.1	270	109	8.5	***
<i>Pinicola enucleator</i> ^a	S	21	289					
<i>Podiceps cristatus</i> ^a	S	14	89					
<i>Riparia riparia</i> ^a	L	2	183					
<i>Scolopax rusticola</i>	S	176	88	10.9				
<i>Streptopelia turtur</i>	L	90	113	11.3	188	119	10.5	***
<i>Sturnus vulgaris</i>	S	139	68	10.6	549	61	9.1	***
<i>Sylvia</i> spp.		127	112	11				
<i>Turdus philomelos</i>	S	151	74	8.8	400	73	8.9	ns
<i>Turdus pilaris</i>	S	101	297	18.9				
<i>Turdus viscivorus</i>	S	88	55	14.3	132	62	10.1	ns
<i>Upupa epops</i>	L	52	104	11.2				
<i>Vanellus vanellus</i>	S	94	76	11.6	380	70	11.8	***

relationship between arrival and temperature was, in part, explained by species-specific arrival dates, i.e. a stronger relationship in early arriving species and vice versa (Fig. 2, linear regression: $b = 0.016 \pm 0.006$ SE, $F_{1,24} = 7.09$, $p = 0.013$, $R^2 = 0.23$) for the period 1828–1847. For the recent dataset the arrival–temperature relationship was slightly stronger ($b = 0.029 \pm 0.005$, $F_{1,15} = 32.36$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.66$). There was no significant relationship between mean arrival day and SE in the datasets for 1828–1847 ($b = -0.03 \pm 0.02$, $F_{1,24} = 0.94$, $p = 0.178$, $n = 26$ excluding the field-fare) or 1991–2010 ($b = -0.03 \pm 0.02$, $F_{1,15} = 3.21$, $p = 0.093$, $n = 17$).

3.2. Local magnitude of arrivals

Station-based first arrival dates from the 4 sites with the most reliable datasets were generally positively cross-correlated (mean $r = 0.41 \pm 0.23$ SD, $n = 33$ pairwise comparisons), with the highest correlation in arrival in the common cuckoo and skylark (see Table S4 in the Supplement at www.int-res.com/articles/suppl/c063p091_supp.pdf).

Comparisons of site-based arrival–temperature slopes with those from Bohemian regional data showed a significantly stronger relationship at the regional scale for Loket and Velké Dvorce, but not for

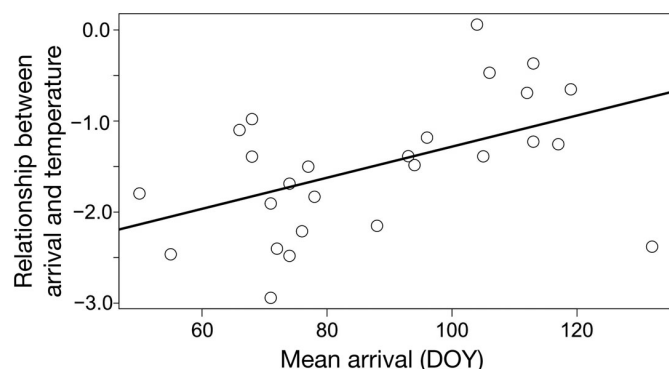


Fig. 2. Relationship between species-specific mean first arrival date and the slopes of the relationship between arrival and mean monthly temperature (1828–1847). Field-fare data is not included since it represents autumn arrival to wintering sites

Hradec Králové; Bohemia versus Loket (paired t -test; $t_{12} = 3.27$, $p = 0.001$), Bohemia versus Velké Dvorce ($t_{10} = 3.29$, $p = 0.008$) and Bohemia versus Hradec Králové ($t_{12} = -2.08$, $p = 0.059$). Mean slope estimates with monthly temperature were -2.40 in Loket ($n = 13$), -2.04 in Velké Dvorce ($n = 11$), -0.91 in Hradec Králové ($n = 13$), and -1.16 in Vyšší Brod ($n = 3$; see Table S3 in the Supplement at www.int-res.com/articles/suppl/c063p091_supp.pdf).

4. DISCUSSION

The Bohemian Patriotic-Economic Society organised a network of observations of bird arrivals for 20 yr. This is one of the earliest and most comprehensive networks on avian phenology in central Europe. We confirmed with more recent datasets that warmer weather was associated with earlier spring arrivals. The mean slope of arrival advancement with temperature across all species was -1.43 d °C⁻¹ for both periods in our study. But the strength of this relationship depended on species-specific timing of migration. Early migrating species showed much stronger and negative relationship with temperature than later arriving (mostly long-distance) migrants. This is in line with the comprehensive overviews of Lehikoinen et al. (2004) and Pearce-Higgins & Green (2014). The mean response fits into the range (-1.11 d °C⁻¹ for long-distance and -1.87 d °C⁻¹ for short-distance migrants, see Table S2 in the Supplement for source data) based on studies from the second half of the 20th century (-2.9 d °C⁻¹ in Lehikoinen et al. 2004; and ca. -0.35 and -1.3 d °C⁻¹ in long- and short-distance migrants, respectively, in Pearce-

Higgins & Green 2014). Few studies have analyzed 18th and 19th century time series on bird arrivals. Data on 3 species from Finland show responses between -1.02 to -2.34 d °C⁻¹ in 1749–1762 (Lehikoinen et al. 2004). The Marsham family records from the east of England and 2 other shorter British time series show a slightly stronger relationship with temperature; e.g. the common cuckoo: -1.5 to -2.8 d °C⁻¹, which in our study was -1.2 d °C⁻¹ in the regional dataset (but see also the variable station-based data, Sparks & Carey 1995, Sparks 1999). Spatial heterogeneity in local adaptations could result in this pattern (Sparks et al. 2007). The Bohemian Patriotic-Economic Society also recorded data on plant phenology. An assessment of these records shows very strong negative relationships with local temperature (Brázdil et al. 2011). Although, the members of the Society were mostly professionals, e.g. foresters and teachers, it is possible that their knowledge on identification of species was not sufficient. For example, some well-known species such as white wagtail, skylark, wood pigeon *Columba palumbus* or common cuckoo show reasonable associations with temperature. In contrast, the song of starlings *Sturnus vulgaris* was likely confused with that of the golden oriole *Oriolus oriolus* since there are several records of golden oriole from February and March (very unlikely arrival dates for a long-distance migrant that is among the latest species to appear in central Europe). This suggests that arrivals for well-known and easily recognized species are more reliable than for the less well-known ones. Judging from the magnitude of temperature–arrival relationships of the 2 Czech datasets, we conclude that these historical records are as reliable as the recent arrival data.

The period 1828–1847 in Bohemia was characterized by a monthly temperature in March and April that was $\sim 2^\circ\text{C}$ lower than in the 1991–2010 period (Brázdil et al. 2012a). We know extremely little on how birds tuned their timing of migration at times when climate was cooler (cf. Sparks 1999, Lehikoinen et al. 2004). Studies on plants show much later onset of phenophases in the first half of the 19th century than today (Brázdil et al. 2011, Možný et al. 2012, Kolářová et al. 2014). In contrast, comparison with the more recent data on bird arrivals to Bohemia shows that timing of migration was in general earlier by 4.1 d (2.9 d when excluding the golden oriole) in 1828–1847. Of the 17 species available for comparisons, 12 arrived later in the recent period. We do not know why so many species in the 19th century dataset arrived earlier than today. The temperature–arrival relationships are similar in these 2 datasets,

indicating their reliability. From 1983 to 2003, arrival dates to western Poland were on average 2.3 d earlier (for 12 species in common) than our historical dataset. When excluding the golden oriole the difference is 4.9 d (Tryjanowski et al. 2005). This discrepancy could be attributed to changes in population sizes, which in declining species may result in apparent delayed arrival (Tryjanowski & Sparks 2001, Miller-Rushing et al. 2008). Especially farmland species such as skylark or quail are currently suffering from severe population declines (Reif et al. 2008). On the other hand, a wide range of species were hunted for food (e.g. skylark, starling, thrushes and tits) or trapped for their song (e.g. blackcap, nightingale), which could locally lead to significant declines of their populations at that time (Baum 1955). We cannot rule out also the possible role of dynamic changes in migratory routes or wintering areas that could be also mirrored in different timing of arrivals (Berthold et al. 1992, Sutherland 1998).

We also showed that station-based first arrival dates were positively cross-correlated. Given the high variability in first arrival dates, which makes this variable often criticized for its stochastic component (Moussus et al. 2010), we perceive this as a sign of reliability of these records. A detailed view on station-based associations with climate shows a much stronger relationship than at regional scales for 2 stations, and a tendency towards weaker a relationship at 1 station. It might be that the observer effect plays a major role in the quality of station-based data. For this reason we suggest that the regional reconstructions provide more reliable estimates of arrival dates than the station-based data. The latter may be confounded by the observer effect, population trends, predation pressure and skills of individual observers, or the length of the time series might be too short to detect a true relationship with climate (von Haartman & Söderholm-Tana 1983, Sparks 1999, Hušek et al. 2009, 2012, Lehikoinen & Sparks 2010).

Phenological data are a good indicator of the response of biota to climate change (Parmesan 2007). Therefore, reconstructing historical time series broadens our understanding of how both plants and animals reacted to climate at times that preceded the current warming period (Amano et al. 2010, Naef-Daenzer et al. 2012, Primack & Miller-Rushing 2012, this study).

Acknowledgements. We thank Jiří Mlíkovský for his advice on 19th century bird nomenclature. We are grateful to numerous ornithologists for providing us with their recent

bird arrival observations. Special thanks go to Petr Lumpe who has been running the observation network of the Czech Society for Ornithology for many years. Petr Dobrovolný pointed us to reliable temperature reconstructions for the Czech lands and 3 reviewers made many constructive comments which substantially improved the manuscript. This study was supported by Palacký University grant schemes (IGA PrF 2013 007, PrF 2014 003).

LITERATURE CITED

- ✚ Ahas R (1999) Long-term phyto-, ornitho- and ichthyophenological time-series analyses in Estonia. *Int J Biometeorol* 42:119–123
- ✚ Alcoforado MJ, Vaquero JM, Trigo RM, Taborda JP (2012) Early Portuguese meteorological measurements (18th century). *Clim Past* 8:353–371
- ✚ Amano T, Smithers RJ, Sparks TH, Sutherland WJ (2010) A 250-year index of first flowering dates and its response to temperature changes. *Proc R Soc B* 277:2451–2457
- Baum J (1955) *Ptactvo Velké Prahy*. Orbis, Prague
- ✚ Bělinová M, Brázdil R (2012) Meteorological observations by the I. R. Patriotic-Economic Society in Bohemia, 1817–1847. *Meteorol Zpr* 65:13–22 (in Czech)
- ✚ Berthold P, Helbig AJ, Mohr G, Querner U (1992) Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. *Nature* 360:668–670
- ✚ Brázdil R, Bělinová M, Rožnovský J (2011) Phenological observations made by the I. R. Bohemian Patriotic-Economic Society, 1828–1847. *Theor Appl Climatol* 105: 71–81
- Brázdil R, Bělinová M, Dobrovolný P, Mikšovský J and others (2012a) Temperature and precipitation fluctuations in the Czech Lands during the instrumental period. Masaryk University Press, Brno
- ✚ Brázdil R, Zahradníček P, Pišoft P, Štěpánek P, Bělinová M, Dobrovolný P (2012b) Temperature and precipitation fluctuations in the Czech Republic during the period of instrumental measurements. *Theor Appl Climatol* 110: 17–34
- ✚ Ellwood ER, Primack RB, Talmadge ML (2010) Effects of climate change on spring arrival times of birds in Thoreau's Concord from 1851 to 2007. *Condor* 112:754–762
- ✚ Gordo O (2007) Why are bird migration dates shifting? A review of weather and climate effects on avian migratory phenology. *Clim Res* 35:37–58
- ✚ Gordo O, Tryjanowski P, Kosicki JZ, Fulin M (2013) Complex phenological changes and their consequences in the breeding success of a migratory bird, the white stork *Ciconia ciconia*. *J Anim Ecol* 82:1072–1086
- ✚ Häkkinen R, Linkosalo T, Hari P (1995) Methods for combining phenological time series: application to bud burst in birch (*Betula pendula*) in central Finland for the period 1896–1955. *Tree Physiol* 15:721–726
- Hušek J, Adamík P, Cepák J, Tryjanowski P (2009) The influence of climate and population size on the distribution of breeding dates in the red-backed shrike (*Lanius collurio*). *Ann Zool Fenn* 46:439–450
- Hušek J, Weidinger K, Adamík P, Slagsvold T (2012) Impact of nesting mortality on avian breeding phenology: a case study on the red-backed shrike (*Lanius collurio*). *PLoS ONE* 7:e43944
- Inkster I, Morrell J (2007) *Metropolis and province: science in British culture 1780–1850*. Routledge, London

- Knudsen E, Lindén A, Both C, Jonzén N and others (2011) Challenging claims in the study of migratory birds and climate change. *Biol Rev Camb Philos Soc* 86:928–946
- Kolářová E, Nekovář J, Adamík P (2014) Long-term temporal changes in central European tree phenology (1946–2010) confirm the recent extension of growing seasons. *Int J Biometeorol* 58:1739–1748
- Krška K (2003) Bioclimatological research in Moravia and Silesia from its beginnings until 1945. *Moravian Geogr Rep* 11:36–44
- Krška K, Šamaj F (2001) Dějiny meteorologie v českých zemích a na Slovensku. Univerzita Karlova v Praze, Prague
- Kubin E, Puda E, Venäläinen A, Terhivuo J (2008) Phenological recording in Finland. In: Nekovář J, Dalezios N, Koch E, Kubin E, Nejedlík P, Niedzwiedz T, Sparks T, Wiegolaski FE (eds) *The history and current status of plant phenology in Europe*. COST Action 725, Brussels, p 68–75
- Lehikoinen E, Sparks TH (2010) Changes in migration. In: Møller AP, Fiedler W, Berthold P (eds) *Effect of climate change on birds*. Oxford University Press, Oxford, p 89–112
- Lehikoinen E, Sparks TH, Zalakevicius M (2004) Arrival and departure dates. *Adv Ecol Res* 35:1–31
- Menzel A (2003) Phenological data, networks, and research: Europe. In: Schwartz MD (ed) *Phenology: an integrative environmental science*. Kluwer, Dordrecht, p 45–46
- Miller-Rushing AJ, Lloyd-Evans TL, Primack RB, Satzing P (2008) Bird migration times, climate change, and changing population sizes. *Glob Change Biol* 14:1959–1972
- Moussus JP, Julliard R, Jiguet F (2010) Featuring 10 phenological estimators using simulated data. *Methods Ecol Evol* 1:140–150
- Možný M, Brázdil R, Dobrovolný P, Trnka M (2012) Cereal harvest dates in the Czech Republic between 1501 and 2008 as a proxy for March–June temperature reconstruction. *Clim Change* 110:801–821
- Naef-Daenzer B, Luterbacher J, Nuber M, Rutishauser T, Winkel W (2012) Cascading climate effects and related ecological consequences during past centuries. *Clim Past* 8:1527–1540
- Nekovář J, Hájková L (2010) Fenologická pozorování s Česku: historie a současnost. *Meteorol Zpr* 63:13–20
- Nekovář J, Dalezios N, Koch E, Kubin E and others (2008) The history and current status of plant phenology in Europe. COST Action 725, Brussels
- Parmesan C (2007) Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Glob Change Biol* 13:1860–1872
- Pearce-Higgins JW, Green RE (2014) *Birds and climate change: impacts and conservation responses*. Cambridge University Press, Cambridge
- Primack RB, Miller-Rushing AJ (2012) Uncovering, collecting, and analyzing records to investigate the ecological impacts of climate change: a template from Thoreau's Concord. *Bioscience* 62:170–181
- Reif J, Voříšek P, Šťastný K, Bejček V, Petr J (2008) Agricultural intensification and farmland birds: new insights from a central European country. *Ibis* 150:596–605
- Rosenzweig C, Karoly D, Vicarelli M, Neofotis P and others (2008) Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature* 453:353–358
- Rubolini D, Møller AP, Rainio K, Lehikoinen E (2007) Intra-specific consistency and geographic variability in temporal trends of spring migration phenology among European bird species. *Clim Res* 35:135–146
- Schaber J (2012) pheno: auxiliary functions for phenological data analysis. R package version 1.6. <http://CRAN.R-project.org/package=pheno>
- Schaber J, Badeck F, Doktor D, von Bloh W (2010) Combining messy phenological time series. In: Hudson IL, Keatley MR (eds) *Phenological research*. Springer, Heidelberg, p 147–158
- Sparks TH (1999) Phenology and the changing pattern of bird migration in Britain. *Int J Biometeorol* 42:134–138
- Sparks TH, Carey PD (1995) The responses of species to climate over two centuries: an analysis of the Marsham phenological record, 1736–1947. *J Ecol* 83:321–329
- Sparks T, Tryjanowski P, Cooke A, Crick H, Kuźniak S (2007) Vertebrate phenology at similar latitudes: temperature responses differ between Poland and the United Kingdom. *Clim Res* 34:93–98
- Sutherland WJ (1998) Evidence for flexibility and constraint in migration systems. *J Avian Biol* 29:441–446
- Terhivuo J, Kubin E, Karhu J (2009) Phenological observation since the days of Linné in Finland. *Ital J Agrometeorol* 14:45–49
- Tryjanowski P, Sparks TH (2001) Is the detection of the first arrival date of migrating birds influenced by population size? A case study of the red-backed shrike *Lanius collurio*. *Int J Biometeorol* 45:217–219
- Tryjanowski P, Kuźniak S, Sparks TH (2005) What affects the magnitude of change in first arrival dates of migrant birds? *J Ornithol* 146:200–205
- Volf M (1967) Organizační vývoj Vlasteneckohospodářské společnosti. *Vědecké práce československého zemědělského muzea*. 7:67–81
- von Haartman L, Söderholm-Tana L (1983) Bird arrival times revisited. *Ornis Fenn (Suppl)* 3:7–13
- Wolný G (1835) *Die Markgrafschaft Mähren, topographisch, statistisch und historisch geschildert*. I. Band. Prerauer Kreis, Brünn
- Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol Evol* 1:3–14

Editorial responsibility: Tim Sparks, Cambridge, UK

Submitted: July 7, 2014; Accepted: January 28, 2015
Proofs received from author(s): March 20, 2015

The following supplement accompanies the article

Bird arrival dates in Central Europe based on one of the earliest phenological networks

Eva Kolářová*, Peter Adamík

*Corresponding author: evakolar@seznam.cz

Climate Research 63: 91–98 (2015)

Supplement

SOM 1: A KML file with locations of bird observation sites in Bohemia in years 1828–1847.

Table S1: A list of stations with available data. Given is the original German site name, current Czech site name, n – number of observations for the selected 27 species (i.e. those with > 50 observations), altitude, and coordinates (N, E).

German name	Czech name	n	altitude	latitude	longitude
Böhmischkamniß	Česká Kamenice	136	316	50 47 52	14 25 04
Březina	Březina	11	483	49 48 27	13 35 48
Ellbogen	Loket	358	417	50 11 10	12 45 17
Großmierzhöfen	Velké Dvorce	291	552	49 40 57	12 42 18
Hohenelbe	Vrchlabí	100	475	50 37 08	15 36 41
Hohenfurt	Vyšší Brod	168	576	48 36 58	14 18 43
Karlstein	Karlštejn	4	220	49 56 02	14 11 01
Klösterle	Kláštorec nad Ohří	44	319	50 23 04	13 10 17
Königgrätz	Hradec Králové	307	238	50 12 37	15 49 31
Königswart	Lázně Kynžvart	55	674	50 00 38	12 37 29
Krumau	Český Krumlov	98	493	48 48 43	14 18 58
Liebeschiß	Libešice u Litoměřic	96	251	50 34 08	14 17 21
Nassaberg	Nasavrky	117	488	49 50 40	15 48 47
Neubistritz	Nová Bystrice	50	592	49 01 11	15 06 12
Neuhof	Nové Dvory	206	210	49 58 14	15 19 30
Perus	Peruc	16	345	50 20 33	13 57 36
Plaß	Plasy	152	329	49 56 04	13 23 25
Preitenstein	Nečtiny	3	416	49 59 31	13 14 00
Pürgliß	Křivoklát	136	259	50 02 17	13 52 12
Richtenberg	Rychmburk	9	443	49 49 54	16 02 18
Rothenhaus	Červený Hrádek	9	341	50 30 42	13 27 07
Seelau	Želiv	181	407	49 31 48	15 13 19
Sehuschiß	Žehušice	45	220	49 58 10	15 24 27
Schönhof	Krásný Dvůr	24	293	50 15 15	13 22 04
Schöbl	Všestudy	37	315	50 27 27	13 30 27
Smetschna	Směčno	130	372	50 11 18	14 02 25
Starkenbach	Jilemnice	98	462	50 36 32	15 30 24
Tachlowiß	Tachlovice	11	360	50 00 52	14 14 26
Tetschen	Děčín	234	134	50 46 21	14 12 46
Winterberg	Vimperk	48	700	49 03 09	13 46 28
Wlaschim	Vlašim	16	372	49 42 23	14 53 56
Zbirow	Zbiroh	25	430	49 51 37	13 46 21
Zloniß	Zlonice	33	225	50 17 16	14 05 29

Table S2: Linear regressions and correlations between the annual mean first arrival day and the mean monthly temperature for the periods 1828–1847 and 1991–2010. Presented are numbers of years with records (n), migratory classification (mc; as in Table 2) mean arrival day (DOY), focal month with temperature series, slope and its standard error (SE). Significant results ($P \leq 0.05$) in bold

Species	mc	1828–1847								1991–2010							
		n	DOY	month	slope (°C)	SE	R ²	P	r	n	DOY	month	slope (°C)	SE	R ²	P	r
<i>Alauda arvensis</i>	S ^a	20	50	Feb	-1.796	0.712	0.261	0.021	-0.511	20	62	Feb	-1.765	0.337	0.604	<0.001	-0.777
<i>Anser</i> spp.	S	20	66	Feb	-1.099	0.698	0.121	0.133	-0.348								
<i>Apus apus</i>	L ^a	20	119	Apr	-0.652	0.593	0.063	0.286	-0.251	20	123	Apr	-0.511	0.631	0.035	0.429	-0.187
<i>Ardea cinerea</i>	S	20	93	Mar	-1.386	0.686	0.185	0.058	-0.430								
<i>Certhia</i> spp.	S	20	77	Mar	-1.501	1.083	0.097	0.182	-0.311								
<i>Columba oenas</i>	S ^a	20	74	Mar	-1.688	0.465	0.423	0.002	-0.650	18	81	Mar	-3.120	1.292	0.267	0.028	-0.485
<i>Columba palumbus</i>	S ^a	20	78	Mar	-1.832	0.504	0.424	0.002	-0.651	20	75	Mar	-2.217	0.838	0.280	0.016	-0.529
<i>Coturnix coturnix</i>	L ^a	20	132	Apr	-2.380	0.773	0.345	0.007	-0.587	19	134	Apr	-0.668	0.910	0.031	0.473	-0.169
<i>Cuculus canorus</i>	L ^a	20	113	Apr	-1.227	0.346	0.411	0.002	-0.641	20	120	Apr	-0.273	0.340	0.035	0.433	-0.186
<i>Cyanistes caeruleus</i>	S	19	71	Feb	-2.942	1.174	0.270	0.023	-0.516								
<i>Delichon urbicum</i>	L ^a	20	106	Apr	-0.470	0.528	0.042	0.385	-0.205	20	113	Apr	-1.195	0.480	0.256	0.023	-0.506
<i>Luscinia megarhynchos</i>	L ^a	20	117	Apr	-1.255	0.723	0.144	0.100	-0.379	20	118	Apr	-0.773	0.429	0.153	0.088	-0.391
<i>Motacilla alba</i>	S ^a	20	71	Mar	-1.906	0.408	0.548	<0.001	-0.740	20	76	Mar	-1.670	0.278	0.667	<0.001	-0.817
<i>Oriolus oriolus</i>	L ^a	20	105	Apr	-1.388	1.115	0.079	0.229	-0.281	20	128	Apr	-0.325	0.333	0.050	0.342	-0.224
<i>Parus major</i>	S	20	72	Feb	-2.402	0.909	0.279	0.017	-0.529								
<i>Periparus ater</i>	S	20	68	Feb	-1.391	1.139	0.076	0.238	-0.277								
<i>Phoenicurus ochruros</i>	S ^a	20	94	Mar	-1.484	0.564	0.278	0.017	-0.527	20	86	Mar	-1.678	0.519	0.367	0.005	-0.606
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	L ^a	20	96	Mar	-1.182	0.640	0.159	0.081	-0.399	20	109	Apr	-0.900	0.493	0.157	0.084	-0.396
<i>Scolopax rusticola</i>	S	20	88	Mar	-2.151	0.473	0.534	<0.001	-0.731								
<i>Streptopelia turtur</i>	L ^a	20	113	Apr	-0.368	0.605	0.020	0.550	-0.142	20	119	Apr	-0.302	0.739	0.009	0.687	-0.096
<i>Sturnus vulgaris</i>	S ^a	20	68	Feb	-0.979	0.639	0.115	0.143	-0.340	20	61	Feb	-1.408	0.324	0.512	<0.001	-0.715
<i>Sylvia</i> spp.		20	112	Apr	-0.691	0.699	0.051	0.336	-0.227								
<i>Turdus philomelos</i>	S ^a	20	74	Mar	-2.481	0.680	0.425	0.002	-0.652	20	73	Mar	-1.997	0.638	0.353	0.006	-0.594
<i>Turdus pilaris</i>	S	20	297	Oct	0.556	1.452	0.008	0.706	0.090								
<i>Turdus viscivorus</i>	S ^a	20	55	Feb	-2.464	0.750	0.375	0.004	-0.612	17	62	Feb	-2.832	0.633	0.571	<0.001	-0.753
<i>Upupa epops</i>	L	20	104	Apr	0.059	1.036	0.000	0.956	0.013								
<i>Vanellus vanellus</i>	S ^a	19	76	Mar	-2.211	0.504	0.531	<0.001	-0.730	20	70	Mar	-2.652	0.770	0.397	0.003	-0.630

^aIncluded in estimation of the mean slope for short- and long-distance migrants

Table S3: Site-specific relationships between first arrival date and the mean monthly temperature for the period 1828–1847. Number of years with available records per site (n), the mean day of the year of the first arrival (DOY), slope and its standard error (SE), and Pearson correlation coefficients. Only true migrants with ≥ 14 years of data were included. Significant results in bold.

Site / species	n	DOY	month	slope (°C)	SE	R ²	P	r
Hradec Králové								
<i>Alauda arvensis</i>	16	49	Feb	-2.373	0.871	0.346	0.017	-0.589
<i>Apus apus</i>	18	117	Apr	-1.552	0.756	0.208	0.057	-0.445
<i>Columba oenas</i>	15	77	Mar	-1.538	0.590	0.344	0.022	-0.576
<i>Columba palumbus</i>	15	82	Mar	-0.949	0.581	0.170	0.126	-0.417
<i>Coturnix coturnix</i>	16	122	Mar	-1.606	0.596	0.341	0.018	-0.579
<i>Cuculus canorus</i>	17	114	Apr	-0.997	0.568	0.171	0.099	-0.391
<i>Delichon urbicum</i>	18	98	Apr	-0.693	0.478	0.116	0.166	-0.325
<i>Luscinia megarhynchos</i>	17	119	Apr	-1.148	0.822	0.115	0.183	-0.331
<i>Motacila alba</i>	18	73	Feb	-0.733	0.588	0.088	0.231	-0.301
<i>Phoenicurus ochruros</i>	15	97	Mar	0.707	0.921	0.043	0.456	0.226
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	16	100	Mar	0.657	1.010	0.029	0.526	0.174
<i>Scolopax rusticola</i>	18	81	Mar	-1.614	0.455	0.441	0.003	-0.662
<i>Streptopelia turtur</i>	15	111	Apr	0.057	0.590	0.001	0.924	0.018
Loket								
<i>Alauda arvensis</i>	18	49	Feb	-2.121	0.695	0.368	0.008	-0.606
<i>Columba oenas</i>	18	79	Mar	-2.907	0.741	0.491	0.001	-0.700
<i>Columba palumbus</i>	17	84	Mar	-2.247	0.740	0.381	0.008	-0.641
<i>Coturnix coturnix</i>	18	148	Apr	-2.232	1.243	0.168	0.092	-0.410
<i>Cuculus canorus</i>	18	119	Apr	-2.780	0.729	0.476	0.002	-0.690
<i>Delichon urbicum</i>	19	114	Apr	-2.421	0.817	0.341	0.009	-0.572
<i>Motacila alba</i>	18	73	Mar	-2.563	0.799	0.391	0.006	-0.626
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	18	98	Mar	-2.666	0.867	0.371	0.007	-0.609
<i>Scolopax rusticola</i>	17	106	Apr	-3.068	1.738	0.172	0.098	-0.407
<i>Sturnus vulgaris</i>	18	57	Feb	-2.319	0.758	0.369	0.008	-0.607
<i>Turdus philomelos</i>	18	66	Feb	-1.965	0.676	0.346	0.010	-0.588
<i>Turdus viscivorus</i>	18	72	Feb	-1.826	0.755	0.268	0.028	-0.517
<i>Vanellus vanellus</i>	18	83	Mar	-3.239	1.246	0.297	0.019	-0.545
Velké Dvorce								
<i>Alauda arvensis</i>	18	50	Feb	-2.231	1.196	0.179	0.081	-0.423
<i>Apus apus</i>	16	115	Apr	-2.431	2.363	0.070	0.321	-0.265
<i>Columba oenas</i>	18	62	Feb	-2.582	0.728	0.440	0.003	-0.664
<i>Columba palumbus</i>	18	74	Feb	-2.805	0.824	0.420	0.004	-0.648
<i>Cuculus canorus</i>	18	111	Apr	-1.000	0.775	0.094	0.216	-0.307
<i>Delichon urbicum</i>	17	102	Mar	-1.455	1.291	0.078	0.278	-0.279
<i>Motacila alba</i>	17	66	Mar	-2.647	0.809	0.416	0.005	-0.645
<i>Phoenicurus ochruros</i>	16	83	Mar	-3.095	1.690	0.193	0.088	-0.430
<i>Scolopax rusticola</i>	16	86	Mar	-2.663	2.094	0.104	0.224	-0.339
<i>Sturnus vulgaris</i>	17	61	Feb	-1.575	0.891	0.173	0.097	-0.415
<i>Turdus philomelos</i>	18	71	Feb	-1.846	0.713	0.295	0.020	-0.543
Vyšší Brod								
<i>Alauda arvensis</i>	16	48	Feb	-1.122	0.997	0.083	0.280	-0.288
<i>Cuculus canorus</i>	14	112	Apr	-1.572	0.627	0.344	0.027	-0.587
<i>Delichon urbicum</i>	16	100	Apr	-0.794	1.135	0.034	0.496	-0.184

Table S4: Cross-correlations of arrivals among four sites for 12 true migrant species. n – number of years with available arrival data at each site for a given bird species. **Significant values in bold.**

Species / Site	n		Hradec Králové	Loket	Velké Dvorce	Vyšší Brod
<i>Alauda arvensis</i>	16	Hradec Králové	–	0.798	0.682	0.604
	18	Loket	–	–	0.798	0.536
	18	Velké Dvorce	–	–	–	0.508
	16	Vyšší Brod	–	–	–	–
<i>Apus apus</i>	18	Hradec Králové	–	–	0.174	–
	16	Velké Dvorce	–	–	–	–
<i>Columba oenas</i>	15	Hradec Králové	–	0.468	0.218	–
	18	Loket	–	–	0.397	–
	18	Velké Dvorce	–	–	–	–
<i>Columba palumbus</i>	15	Hradec Králové	–	0.289	0.007	–
	17	Loket	–	–	0.335	–
	18	Velké Dvorce	–	–	–	–
<i>Coturnix coturnix</i>	16	Hradec Králové	–	0.724	–	–
	18	Loket	–	–	–	–
<i>Cuculus canorus</i>	17	Hradec Králové	–	0.312	0.316	0.692
	18	Loket	–	–	0.080	0.547
	18	Velké Dvorce	–	–	–	0.366
	14	Vyšší Brod	–	–	–	–
<i>Delichon urbicum</i>	18	Hradec Králové	–	0.330	0.143	0.113
	19	Loket	–	–	0.264	0.339
	17	Velké Dvorce	–	–	–	-0.220
	16	Vyšší Brod	–	–	–	–
<i>Motacilla alba</i>	18	Hradec Králové	–	0.088	0.225	–
	18	Loket	–	–	0.803	–
	17	Velké Dvorce	–	–	–	–
<i>Phoenicurus ochruros</i>	15	Hradec Králové	–	–	-0.254	–
	16	Velké Dvorce	–	–	–	–
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	16	Hradec Králové	–	-0.460	–	–
	18	Loket	–	–	–	–
<i>Sturnus vulgaris</i>	18	Hradec Králové	–	–	–	–
	17	Velké Dvorce	–	0.342	–	–
<i>Turdus philomelos</i>	18	Loket	–	–	0.759	–
	18	Velké Dvorce	–	–	–	–

Table S5: Reconstructed mean arrival dates (day of the year) of particular bird species to Bohemia for the period 1828–1847. **Species abbreviations:** *Alauda arvensis* (alaarv), *Anser* spp. (anser), *Apus apus* (apuapu), *Ardea cinerea* (ardea), *Certhia* spp. (certhia), *Columba oenas* (coloen), *Columba palumbus* (colpal), *Coturnix coturnix* (cotcot), *Cuculus canorus* (cuccan), *Cyanistes caeruleus* (cyacae), *Delichon urbicum* (delurb), *Luscinia megarhynchos* (lusmeg), *Motacilla alba* (motalb), *Oriolus oriolus* (oriori), *Periparus ater* (perate), *Parus major* (parmaj), *Phoenicurus ochruros* (phooch), *Phoenicurus phoenicurus* (phopho), *Scolopax rusticola* (scorus), *Streptopelia turtur* (strtur), *Sturnus vulgaris* (stuvul), *Sylvia* spp. (sylvia), *Turdus philomelos* (turphi), *Turdus pilaris* (turpil), *Turdus viscivorus* (turvis), *Upupa epops* (upuepo), *Vanellus vanellus* (vanvan).

year	alaarv	anser	apuapu	ardea	certhia	coloen	colpal	cotcot	cuccan	cyacae	delurb	lusmeg	motalb	oriori
1828	45.5	73.0	116.1	82.7	99.6	81.3	72.0	120.2	107.4	83.3	107.8	109.5	71.5	101.2
1829	55.3	67.1	120.6	89.4	107.0	80.3	76.1	128.7	108.6	91.3	103.2	107.6	74.8	111.6
1830	57.2	67.3	122.8	86.4	73.5	78.6	81.7	120.3	114.0	119.0	107.5	105.6	68.9	100.7
1831	44.2	58.6	111.4	81.9	76.3	68.7	73.4	122.1	107.3	68.2	98.6	114.4	67.1	96.6
1832	45.8	65.8	117.1	85.3	66.2	72.7	72.9	135.5	110.6	61.8	105.0	116.6	69.8	95.8
1833	39.3	56.7	107.6	86.1	78.6	72.6	74.3	130.6	115.6	53.5	96.0	112.7	66.1	111.6
1834	29.9	50.4	124.4	84.2	67.3	67.6	70.9	128.2	115.5	45.5	107.7	111.7	60.5	109.8
1835	43.1	53.8	119.9	90.0	69.3	66.8	71.5	134.3	117.9	63.9	108.0	114.0	63.3	120.6
1836	49.0	63.4	124.6	91.4	68.8	68.7	73.5	136.8	114.4	–	110.2	119.8	68.7	86.1
1837	41.7	58.5	115.6	94.1	79.5	77.1	78.8	126.6	114.7	63.4	105.3	115.8	75.3	121.2
1838	53.4	65.3	122.2	96.1	70.5	72.9	81.8	134.6	116.5	61.6	107.1	122.0	67.6	109.6
1839	55.5	67.1	123.7	98.3	71.7	80.2	86.8	143.3	117.2	64.2	111.3	121.0	76.4	100.9
1840	56.2	76.0	120.1	105.7	76.4	76.5	87.7	143.8	113.2	58.0	106.3	119.1	82.5	100.8
1841	52.5	67.2	120.6	104.7	77.7	79.9	81.7	133.4	113.4	79.0	112.1	118.5	73.2	109.0
1842	50.1	63.2	121.3	103.9	67.3	68.8	74.8	136.7	115.8	72.3	105.7	123.0	66.8	102.0
1843	46.6	61.3	116.5	91.0	73.0	71.8	76.1	127.2	109.9	62.0	106.1	116.9	69.5	105.6
1844	61.6	71.3	123.6	102.1	94.6	75.4	91.1	141.7	116.8	83.8	110.6	114.6	74.7	110.5
1845	78.5	88.8	114.0	101.4	83.4	89.1	89.4	138.2	114.0	79.1	107.5	125.3	83.1	103.7
1846	48.6	75.1	119.6	89.9	67.1	64.0	68.0	129.4	109.8	67.8	104.0	121.5	62.3	97.8
1847	52.1	74.6	120.1	91.5	67.7	75.4	77.0	134.7	110.9	71.4	109.9	127.1	75.4	97.0

year	perate	parmaj	phooch	phopho	scorus	strtur	stuvul	sylvia	turphi	turpil	turvis	upuepo	vanvan
1828	81.1	96.6	102.5	97.3	82.1	115.6	79.1	117.7	63.6	299.67	64.7	97.1	70.3
1829	88.0	88.6	98.0	100.2	88.2	120.3	72.6	114.0	82.1	283.22	75.4	105.9	–
1830	92.0	91.0	88.8	91.9	85.6	113.8	65.4	114.3	71.5	284.87	53.1	96.0	72.8
1831	86.6	71.5	97.2	99.2	79.1	116.0	68.9	107.0	68.0	281.04	55.5	100.7	73.0
1832	68.1	62.7	93.8	97.6	84.5	112.5	65.1	114.0	71.2	317.36	42.7	112.9	70.7
1833	80.2	61.4	96.1	99.3	90.7	115.8	50.9	110.8	65.6	301.22	49.4	106.7	69.4
1834	66.8	46.1	107.5	90.9	82.8	117.1	63.0	107.5	59.6	285.48	42.5	101.3	71.6
1835	76.8	61.9	95.1	94.5	86.6	119.7	78.2	110.8	74.5	286.02	45.4	110.1	63.9
1836	83.3	63.3	85.4	94.8	83.0	109.7	68.0	116.8	72.6	287.22	41.8	96.1	70.1
1837	73.8	66.6	104.3	95.7	96.9	110.7	62.6	116.8	79.4	297.64	54.1	93.7	75.3
1838	74.8	64.3	88.5	100.5	94.9	116.7	66.7	117.5	70.7	298.64	56.5	93.1	76.7
1839	46.8	61.3	97.1	104.6	99.2	115.0	63.0	116.9	80.6	296.6	63.7	98.4	83.8
1840	47.8	55.7	101.7	106.9	100.7	114.6	74.7	115.3	91.8	293.75	53.1	115.7	92.0
1841	60.0	71.6	87.8	96.6	88.6	115.3	65.1	115.1	74.4	290.6	65.5	116.3	79.5
1842	58.3	62.0	86.0	98.5	86.6	117.2	62.6	113.4	67.8	298.49	52.0	107.9	73.9
1843	51.9	54.4	89.7	87.2	90.8	109.4	61.7	107.4	61.7	300.32	39.8	112.4	74.7
1844	93.6	77.4	92.6	98.4	91.9	101.4	76.5	111.7	84.2	297.29	77.7	113.9	78.8
1845	76.3	75.1	97.2	95.9	95.8	109.5	88.2	113.6	92.1	306.68	69.1	104.1	92.5
1846	62.0	59.3	83.4	72.8	72.8	108.7	67.4	96.7	73.3	320.12	44.2	96.6	77.2
1847	71.2	63.5	91.6	94.2	87.2	109.8	68.6	104.6	77.9	306.85	60.6	104.7	74.7

PŘÍSPĚVEK III

Kolářová E, Matiu M, Menzel A, Nekovář J, Lumpe P, Adamík P (2017) Changes in spring arrival dates of and temperature sensitivity of migratory birds over two centuries. International Journal of Biometeorology. DOI: [10.1007/s00484-017-1305-5](https://doi.org/10.1007/s00484-017-1305-5).

Changes in spring arrival dates and temperature sensitivity of migratory birds over two centuries

Eva Kolářová¹ · Michael Matiu² · Annette Menzel^{2,3} · Jiří Nekovář⁴ · Petr Lumpe⁵ · Peter Adamík¹

Received: 2 May 2016 / Revised: 15 December 2016 / Accepted: 3 January 2017
© ISB 2017

Abstract Long-term phenological data have been crucial at documenting the effects of climate change in organisms. However, in most animal taxa, time series length seldom exceeds 35 years. Therefore, we have limited evidence on animal responses to climate prior to the recent warm period. To fill in this gap, we present time series of mean first arrival dates to Central Europe for 13 bird species spanning 183 years (1828–2010). We found a uniform trend of arrival dates advancing in the most recent decades (since the late 1970s). Interestingly, birds were arriving earlier during the cooler early part of the nineteenth century than in the recent warm period. Temperature sensitivity was slightly stronger in the warmest 30-year period ($-1.70 \pm \text{SD } 0.47 \text{ day } ^\circ\text{C}^{-1}$) than in the coldest period ($-1.42 \pm \text{SD } 0.89 \text{ day } ^\circ\text{C}^{-1}$); however, the difference was not statistically significant. In the most recent

decades, the temperature sensitivity of both short- and long-distance migrants significantly increased. Our results demonstrate how centennial time series can provide a much more comprehensive perspective on avian responses to climate change.

Keywords First arrival date · Migratory birds · Phenology · Temperature · Temperature sensitivity

Introduction

Given the rapidity of current climatic changes, long-term observational time series are highly valuable. They can document phenological responses to contrasting climate conditions and provide a broad perspective on the current rapid changes of climate. However, studies with more than a few decades of uninterrupted data are rare, especially for animals. The mean length of published phenological time series is only around 35 years (Bitterlin and van Buskirk 2014; Parmesan and Yohe 2003; Root et al. 2003; Rubolini et al. 2007, but see e.g. Ahas 1999; Askeyev et al. 2009; Lehikoinen et al. 2004; Sparks and Carey 1995) which might bias the detected trends (Hovestadt and Nowicki 2008). Furthermore, several studies already demonstrated spatially variable responses of organisms to temperature (spatial component; Gordo et al. 2007; Parmesan 2007; Saino and Ambrosini 2008). But there is no a priori reason to assume that temperature sensitivity of the species is constant and that the strength of the relationship remains unchanged through time (temporal component). This was proved to be true for plants (Fu et al. 2015; Quansheng et al. 2014; Rutishauser et al. 2008; Rutishauser et al. 2009; Schleip et al. 2008; Wang et al. 2015) and insects (Kharouba et al. 2014). But despite some studies which studied the temperature sensitivity (Askeyev et al. 2009; Gordo

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s00484-017-1305-5) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Eva Kolářová
evakolar@seznam.cz

- ¹ Faculty of Science, Department of Zoology and Laboratory of Ornithology, Palacký University, 17. listopadu 50, 77146 Olomouc, Czech Republic
- ² Ecoclimatology, Department of Ecology and Ecosystem Management, Technische Universität München, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, 85354 Freising, Germany
- ³ Institute for Advanced Study, Technische Universität München, Lichtenbergstraße 2a, 85748 Garching, Germany
- ⁴ Czech Hydrometeorological Institute, Na Šabatce 17, 143 06 Prague, Czech Republic
- ⁵ Agency for Nature Conservation and Landscape Protection, 276 01 Mělník, Czech Republic

and Doi 2012; Gordo et al. 2013), a comprehensive long-term study which would investigate the course of temperature sensitivity in vertebrates is still lacking. Yet, an assessment of temporal variability in temperature sensitivity is critical for forecasting their responses to climate change.

The issue of variable temperature sensitivity is especially pressing in organisms at higher trophic levels in which species-specific cues trigger the onset of phenophases (Stenseth and Mysterud 2002; van Ash et al. 2007; Visser and Holleman 2001). In spite of that, temperature is generally accepted to be the main factor driving shifts in phenology (including for example chilling effect and growing degree days), but other mechanisms such as photoperiod, humidity and nutrients were also identified to play a role in triggering of phenophases (Chambers et al. 2013; Ellwood et al. 2012; Heide and Prestrud 2005; Jochner et al. 2013; Körner and Basler 2010; Laube et al. 2014; Tooke and Battey 2010; Zhang et al. 2007). In addition, as the temperature signal pervades from primary producers to top consumers, the number of trophic interactions increases. This results in weaker temperature signals and makes the temporal match of the phenophases less likely (Both et al. 2009; Ellwood et al. 2012; Gordo and Sanz 2005; Naef-Daenzer et al. 2012; Nakazawa and Doi 2012; Schwartzberg et al. 2014). Despite numerous studies about the phenological shifts due to changing climate, it is unclear which mechanisms vertebrates employ to respond to temperature change across a long time period.

Migratory birds represent an ideal system to enlighten this issue. Commonly, they fit into one of two migratory strategies which differ in response to temperature. Short-distance migrants are usually more influenced by temperature due to a strong spatial autocorrelation of climate between the breeding and wintering sites. On the other hand, the onset of long-distance migrants' migration is believed to be under endogenous control (Berthold 1996; Halkka et al. 2011; Lehikoinen et al. 2004; Marra et al. 2005; Mitrus et al. 2005; Sparks et al. 2007; Zalakevicius et al. 2006). Therefore, it is assumed that long-distance migrants are not able to perceive climatic conditions in the distant breeding sites as accurately as short-distance migrants. As a consequence, they are not able to adequately track the speed of the advanced spring phenology (Both and Visser 2001; Both et al. 2010; Møller et al. 2008; Sanz et al. 2003). In contrast to this, only two studies have shown that especially in the last decades the long-distance migrants have advanced their arrivals more than short-distance migrants, which might imply a strong evolutionary pressure on them (Jonzén et al. 2006; Stervander et al. 2005). However, other authors hypothesised that such as rapid advancement could be attributed to improved conditions en route and due to mixture of birds which come from different populations with different timing of migration (Both 2007). In addition, because birds represent top consumers, they are

under strong selection to optimise the timing of their arrival to breeding grounds and the onset of nesting with the phenophases of insects (Jonzén et al. 2007). Several multi-trophic-level studies showed that the response of birds to temperature is less strong than their prey and that this can lead to temporal phenological mismatch across the food chain (Both et al. 2009; Thackeray et al. 2010).

To address these issues, we present one of the longest time series of bird arrivals ever analysed dating back to the beginning of the nineteenth century and spanning 183 years. First, we reconstruct the historical avian first arrivals and assess their temporal shifts. Next, we investigate the strength of the relationship between arrival and temperature and how it has been changing throughout such an extensive time period. Finally, we examine the hypothesis that short- and long-distance migrants show different patterns in the strength of the response to the changing temperature (Knudsen et al. 2011).

Materials and methods

Phenological data

We compiled first arrival dates (FAD) of birds in the Czech Republic for the period 1828–2010. Data on FAD from the Czech Hydrometeorological Institute, which covered most of the database, were supplemented by data from various societies, networks and grey literature. For a detailed overview of the data sources and their time spans, see Table S1 and Fig. S1. Archival records were converted into digital format as day of the year (where January 1 = day 1), and all nomenclature was updated (see Kolářová and Adamík 2015). Due to the discrepancy between the calendar and astronomical year, we expressed arrival dates in each year as deviations from the vernal equinox (Sagarin 2001). When more than one record of the same species from the same locality was available in a given year, the earliest record was retained in the database.

We visualised the data distribution and detected outliers (mostly mistyped values in old printed records) by inspection of Cleveland dotplots and boxplots; Zuur et al. 2009), and they were subsequently excluded from the analyses. We restricted this study to species for which we had $n \geq 900$ records spanning the period 1828–2010. Barn swallow *Hirundo rustica* arrivals spanned a shorter time period (1853–2010), but its observations were very numerous and had a balanced distribution through time. Three other species (chiffchaff *Phylloscopus collybita*, serin *Serinus serinus*, blackcap *Sylvia atricapilla*) had ≥ 900 records, but their data distribution was markedly imbalanced through time which would have hampered data analysis and therefore were omitted from analyses. We ended up with 13 species with 80,489 observations of FAD from 3480 sites across the Czech Republic (Fig. 1).

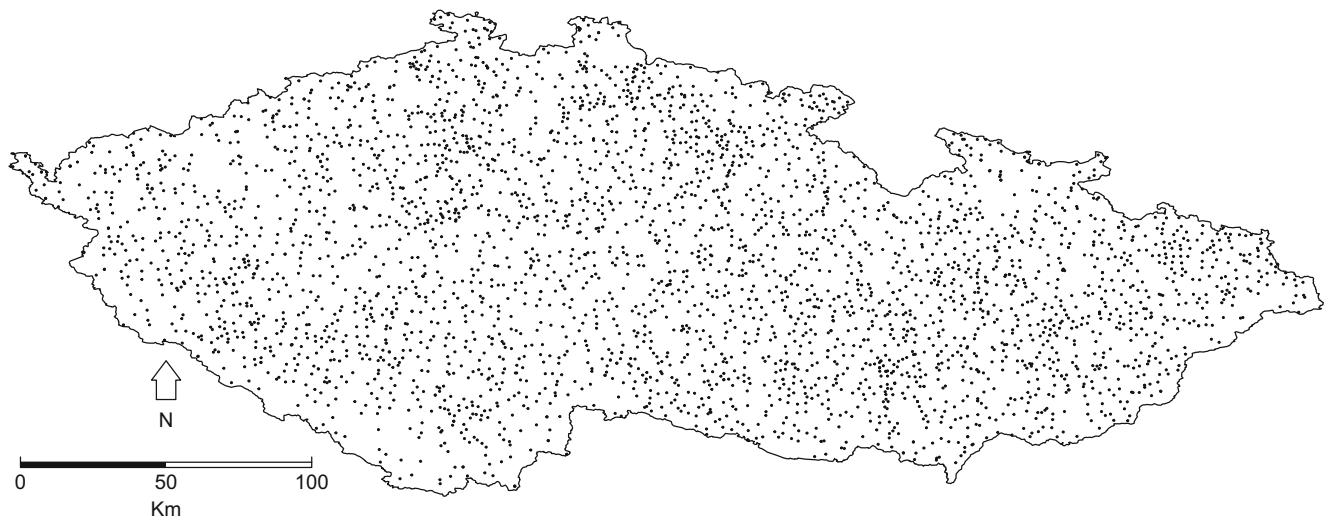


Fig. 1 Map of the Czech Republic with the sites ($n = 3480$) where first arrival dates were recorded

Out of the 13 species, 7 were short-distance migrants (winter grounds in Europe or Northern Africa) and 6 were long-distance migrants which winter in sub-Saharan Africa (see Table 1).

Reconstruction of arrival dates

For each of the 13 species, we reconstructed annual mean FAD time series within a mixed-effects modelling framework with year as fixed effect and site as random effect (Häkkinen et al. 1995; Schaber et al. 2010; Table S2). Multi-site combined arrival time series were estimated in R-package “pheno” for each species. This package provides functions

which enable to deal with estimations of combined phenological time series (Schaber 2012). We used linear mixed effects model (LMM, R-package “lme4”) to compare timing of arrivals during the first and last 30-year period with year and species as random effects. Barn swallow arrivals were not included in this model as records of its arrival start later.

Temporal trends in reconstructed arrivals were assessed by generalised additive models (GAM) for the period 1828–2010 and by weighted linear regressions for the period 1978–2010. As weights for linear regression, we used the square root of the number of observations per year and species (Table S3). Similarly, weighted linear regression was used to assess temperature sensitivity. Mean FADs were associated to Czech

Table 1 Weighted linear regression estimates of the relationship between mean first arrival date (FAD) and mean monthly temperature during 1828–2010

Species name	Common name	ms	Arrival	Month	Number	TS (d °C ⁻¹)	SE	<i>t</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>
<i>Alauda arvensis</i>	Skylark	S	Mar 1	Feb	156	-1.424	0.161	-8.87	0.34	<0.001
<i>Sturnus vulgaris</i>	Starling	S	Mar 6	Feb	155	-1.145	0.135	-8.49	0.32	<0.001
<i>Vanellus vanellus</i>	Lapwing	S	Mar 13	Mar	131	-2.008	0.265	-7.58	0.31	<0.001
<i>Motacilla alba</i>	White wagtail	S	Mar 14	Mar	166	-1.162	0.197	-5.89	0.17	<0.001
<i>Columba palumbus</i>	Woodpigeon	S	Mar 19	Mar	127	-1.411	0.329	-4.28	0.13	<0.001
<i>Turdus philomelos</i>	Song thrush	S	Mar 23	Mar	151	-0.856	0.389	-2.20	0.03	0.029
<i>Phoenicurus ochruros</i>	Black redstart	S	Mar 28	Mar	143	-1.503	0.190	-7.93	0.31	<0.001
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Common redstart	L	Apr 11	Apr	153	0.871	0.390	2.23	0.03	0.027
<i>Hirundo rustica</i>	Barn swallow	L	Apr 16	Apr	140	-1.066	0.192	-5.55	0.18	<0.001
<i>Delichon urbicum</i>	House martin	L	Apr 22	Apr	155	-0.713	0.224	-3.19	0.06	0.002
<i>Cuculus canorus</i>	Cuckoo	L	Apr 26	Apr	167	-0.833	0.172	-4.86	0.13	<0.001
<i>Apus apus</i>	Swift	L	May 3	Apr	149	-0.801	0.206	-3.88	0.09	<0.001
<i>Coturnix coturnix</i>	Quail	L	May 15	Apr	148	-1.384	0.377	-3.67	0.08	<0.001

Species are listed in ascending order according to their mean FAD

ms migratory strategy (*S* short-distance migrant, *L* long-distance migrant), *Month* focal month used for temperature-arrival relationship, *Number* number of years with available data, *TS* temperature sensitivity, regression estimates of mean FAD against mean monthly temperature, *SE* standard error of the TS estimate, significant *P* values (≤ 0.05) are in bold

mean monthly temperature series spanning 1828–2010 (Fig. S2) reconstructed from station-based meteorological observations (Brázdil et al. 2012) and weighted by the square root of the number of observations per year (Table 1). The focal month for temperature was selected individually for each species based on the temporal overlap with its arrival. To describe the temporal changes in temperature-arrival relationship, we estimated linear regressions as 30-year moving windows with the shift by 1 year starting in 1828 (for barn swallow in 1853). Again, all regressions were weighted by the square root of the number of observations per year. We chose a period of 30 years since this was the most commonly reported length of published time series with FAD (see “Introduction” section).

Next, we assessed whether the species’ temperature-arrival relationship differed during cold and warm periods. For that, we detected the warmest and the coldest periods by averaging the mean monthly temperature of the focal month for arbitrarily set 30-year time intervals (the last one having 33 years) 1828–1857, 1858–1887, 1888–1917, 1918–1947, 1948–1977 and 1978–2010. The 1978–2010 period was the warmest for all the months, while the coldest periods were 1828–1857 for February and March and 1888–1917 for April. Species-specific differences in slopes of the temperature-arrival relationship between the warmest and coldest periods were assessed according to Zar (1999; slope test).

For an assessment of temporal changes in the mean temperature sensitivity between short- and long-distance migrants, we averaged the species-specific estimates of temperature sensitivity weighted by the square root of the number of observations per year for 30-year moving windows at the beginning (1857–1886), in the middle (1919–1948) and at the end (1981–2010) of the 1828–2010 time series. Differences in mean responses (average temperature sensitivity estimates) were assessed by GLM where we used a model that included interaction between the three time periods and migratory strategy.

Results

Bird arrival dates 1828–2010

The temporal trends for majority of the species showed strong non-linearity in arrivals during the period 1828–2010 (Fig. S3). Usually, the arrivals were most pronounced at the beginning of the nineteenth century. Between beginning and ca. second half of the nineteenth century, the arrivals were delaying and then again advancing which lasted until the first half of the twentieth century. From then, the arrivals were constantly delaying until the 1970s. Afterwards, there is a

clear pattern in rapid advancement which lasts up to now (Figs. 2 and S3).

During the most recent period, 1978–2010, all species advanced their arrivals (mean advancement was -0.35 day year⁻¹, SD = 0.27; Table S3). The mean shift for short-distance migrants was -0.35 day year⁻¹ (SD = 0.36) and for long-distance migrants -0.35 day year⁻¹ (SD = 0.15). Despite these advancements, most species are still arriving later today (LMM effect for period 5.25 ± 1.32 days, $t = 3.9$, $P < 0.001$) than in the early half of the nineteenth century (e.g. house martin *Delichon urbicum* and cuckoo *Cuculus canorus*, Figs. 2 and S3).

Relationship between arrival and temperature

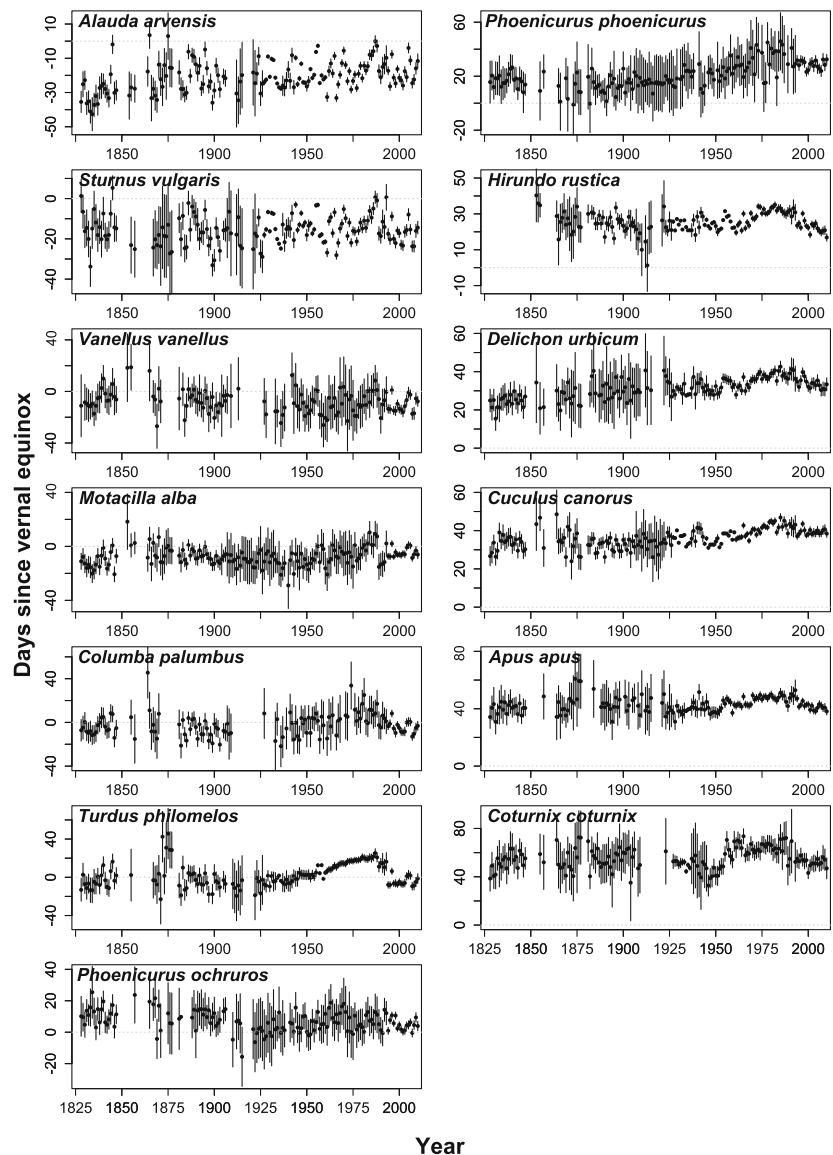
Across all species (except for the common redstart *Phoenicurus phoenicurus*), mean FADs were negatively associated with temperature during the period 1828–2010 (mean response for all 13 species -1.03 day °C⁻¹, SD = 0.68, without common redstart -1.19 day °C⁻¹, SD = 0.37, Table 1). The mean response to temperature was -1.36 day °C⁻¹ (SD = 0.36) in short-distance migrants and -0.65 day °C⁻¹ (SD = 0.79) in long-distance migrants (without common redstart -0.96 day °C⁻¹, SD = 0.27). The positive temperature responses were rare and appeared in periods with poor data coverage, i.e. early part of the twentieth century (Fig. 3). The strongest variation in responses was detected in lapwing *Vanellus vanellus*. Early arriving species such as skylark *Alauda arvensis* and starling *Sturnus vulgaris* had very similar patterns of the temperature-arrival relationship. Strong temperature sensitivity in the second half of the nineteenth century was followed by a moderate relationship from the late 1920s onwards. Four long-distance migrants (barn swallow, house martin, cuckoo and swift *Apus apus*) showed, with various intensities, a strengthening of the relationship around the 1950s and then a steep weakening prior to 2000 followed by a slight strengthening in the last decade. In contrast to other species, common redstart showed an unusually long period of strengthening of the temperature-arrival relationship from the 1920s until today (Fig. 3).

The mean temperature sensitivity across all species was slightly stronger in the warmest period (-1.70 day °C⁻¹, SD = 0.47) than in the coldest period (-1.42 day °C⁻¹, SD = 0.89; Table 2). However, the species-specific differences in the temperature-arrival relationship between these two contrasting periods were significant only for common redstart (Table 2).

Differences between short- and long-distance migrants in variation of temperature sensitivity

Temperature sensitivity of short- and long-distance migrants varied considerably during the study period, but the responses

Fig. 2 Reconstructed mean first arrival dates with 95% confidence intervals in the Czech Republic for the period 1828–2010. The arrivals are expressed as annual deviations relative to vernal equinox (zero line). Species are ordered according to their mean first arrival date (FAD). *Left column*: short-distance migrants, *right column*: long-distance migrants



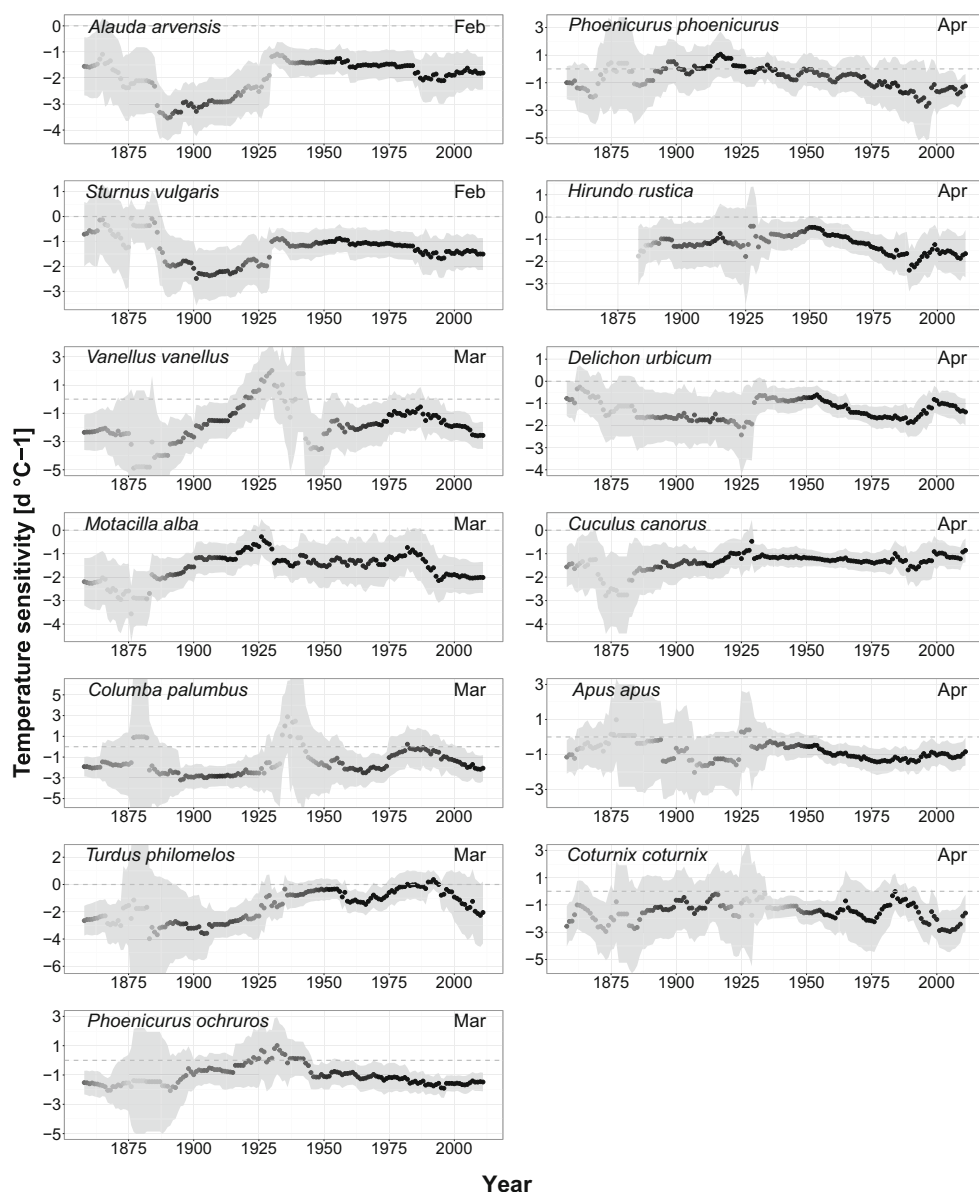
of the two migratory groups did not differ statistically (GLM, factor period $F_{2,35} = 6.00$, $P = 0.006$, factor migratory strategy $F_{1,35} = 1.59$, $P = 0.216$; Fig. 4). While in the first decades (1828–1857) short-distance migrants reacted more strongly to temperature (-1.93 day $^{\circ}\text{C}^{-1}$) than long-distance migrants (-1.22 day $^{\circ}\text{C}^{-1}$), there was no significant difference between these two groups over the three time periods (GLM with period by migratory strategy interaction $F_{2,33} = 1.52$, $P = 0.233$).

Discussion

To the best of our knowledge, we present one of the longest comprehensive time series of mean first arrivals of 13 bird species. We found that birds arrived earlier at the beginning

of the nineteenth century than today, although at that time the climate was cooler and more humid (Brázdil et al. 2011). The later arrivals compared to the beginning of the nineteenth century persisted despite an ongoing advancement of arrival dates in recent decades. The sensitivity of bird arrivals to temperature varied considerably throughout the two centuries. However, it did not differ significantly between the coldest and warmest periods (except for common redstart). In accordance with other studies (reviewed in Pearce-Higgins and Green 2014; Rainio 2008; Usui et al. 2016), short-distance migrants responded more strongly to temperature. But in recent decades, long-distance migrants showed similar or even stronger responses than short-distance migrants, although there was no evidence of significant difference. Since the late 1970s, the short-distance migrants showed a clear strengthening of the temperature-arrival relationship, while the

Fig. 3 Temporal changes in temperature sensitivity. Regression slopes of mean first arrival date (FAD) against mean monthly temperature (focal month indicated in the *upper right corner*) based on the estimates of 30-year moving windows during the period 1828–2010. Each data point represents the end-year of the 30-year moving window (starting in 1828) for which the linear regression was estimated. Grey areas show 95% confidence intervals. Dot colour intensity indicates the number of missing values in the 30-year period from low (black) to high (grey). Species are ordered based on their mean first arrival dates. *Left column*: short-distance migrants, *right column*: long-distance migrants



relationship for long-distance migrants did not show any directional shift.

At the beginning of the time series, some species were arriving earlier compared to the long-term mean (Fig. 2). This is in contrast to the findings of Brázdil et al. (2011) who found a later onset of plant phenology in Bohemia during the cooler and humid period 1828–1848 compared to the warmer period 1993–2009. One possibility for the past earlier arrivals might be that in the nineteenth century birds were under stronger selection due to more common unfavourable weather events. For example, barn swallows regularly die in large numbers during fall migration in the Alps with consequences for their phenology (Newton 2007). Hence, only the strongest individuals could have survived which were likely to arrive earlier. It could also be the case that our set of species might have been more common in the past than today. Under such scenario,

there could be a better detectability of arriving individuals and also a stronger selection for early arriving males. Earlier arrivals in historical datasets were also recorded by Ahas (1999) for white wagtail *Motacilla alba* in Estonia. While other long-term studies showed usually the opposite (Askeyev et al. 2009; Kullberg et al. 2015; Lehikoinen et al. 2004).

The trends in arrivals during the last decades agreed with the general advancement found by other authors (e.g. Gordo 2007; Knudsen et al. 2011; Pearce-Higgins and Green 2014). The advancement of the late-arriving species might be explained by the strong recent increase of April and May mean temperatures in the area of the Czech Republic. The mean temperature in the dataset of Brázdil et al. (2012) increased by $0.08 \text{ } ^\circ\text{C year}^{-1}$ ($P < 0.001$) in April and by $0.06 \text{ } ^\circ\text{C year}^{-1}$ ($P = 0.005$) in May, respectively, during 1970–2010 (Fig. S2). But the lack of significant difference in temperature sensitivity

Table 2 Weighted linear regression statistics of the relationship between mean first arrival dates (FAD) and monthly temperature for the coldest and the warmest 30-year periods

Species	Month	Coldest period							Warmest period							<i>P</i> diff
		Period	Number	TS (d °C ⁻¹)	SE	<i>t</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>	Period	Number	TS (d °C ⁻¹)	SE	<i>t</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>	
<i>Alauda arvensis</i>	Feb	1828–1857	23	-1.554	0.569	-2.73	0.26	0.013	1978–2010	33	-1.749	0.317	-5.53	0.50	<0.001	0.884
<i>Sturnus vulgaris</i>	Feb	1828–1857	22	-0.709	0.657	-1.08	0.06	0.293	1978–2010	33	-1.453	0.311	-4.67	0.41	<0.001	0.242
<i>Vanellus vanellus</i>	Mar	1828–1857	21	-2.350	0.638	-3.68	0.42	0.002	1978–2010	33	-2.543	0.466	-5.46	0.49	<0.001	0.886
<i>Motacilla alba</i>	Mar	1828–1857	23	-2.196	0.516	-4.25	0.46	<0.001	1978–2010	33	-2.028	0.323	-6.29	0.56	<0.001	0.918
<i>Columba palumbus</i>	Mar	1828–1857	22	-1.923	0.479	-4.01	0.45	0.001	1978–2010	33	-2.126	0.656	-3.24	0.25	0.003	0.765
<i>Turdus philomelos</i>	Mar	1828–1857	21	-2.653	0.555	-4.78	0.55	<0.001	1978–2010	33	-2.072	1.188	-1.75	0.09	0.091	0.615
<i>Phoenicurus ochruros</i>	Mar	1828–1857	21	-1.520	0.411	-3.70	0.42	0.002	1978–2010	33	-1.461	0.309	-4.73	0.42	<0.001	0.958
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Apr	1888–1917	30	0.898	0.801	1.12	0.04	0.272	1978–2010	31	-1.411	0.434	-3.25	0.27	0.003	0.006
<i>Hirundo rustica</i>	Apr	1888–1917	27	-1.160	0.788	-1.47	0.08	0.153	1978–2010	33	-1.794	0.463	-3.88	0.33	<0.001	0.449
<i>Delichon urbicum</i>	Apr	1888–1917	25	-1.728	0.657	-2.63	0.23	0.015	1978–2010	33	-1.263	0.265	-4.76	0.42	<0.001	0.576
<i>Cuculus canorus</i>	Apr	1888–1917	30	-1.285	0.370	-3.48	0.30	0.002	1978–2010	33	-0.966	0.226	-4.28	0.37	<0.001	0.362
<i>Apus apus</i>	Apr	1888–1917	23	-1.251	0.785	-1.59	0.11	0.126	1978–2010	33	-1.084	0.355	-3.06	0.23	0.005	0.949
<i>Coturnix coturnix</i>	Apr	1888–1917	21	-1.037	1.317	-0.79	0.03	0.441	1978–2010	32	-2.187	0.640	-3.42	0.28	0.002	0.605

Species are listed in ascending order according to their mean FAD

Month the focal month linked to the bird arrival, *Number* number of years with available data in the 30-year period, *TS* temperature sensitivity, estimate of FAD against mean monthly temperature, *SE* standard error of the estimate, *P diff* significance of comparisons of the slopes of temperature sensitivity between the coldest and the warmest periods, significant *P* values (≤ 0.05) are in bold

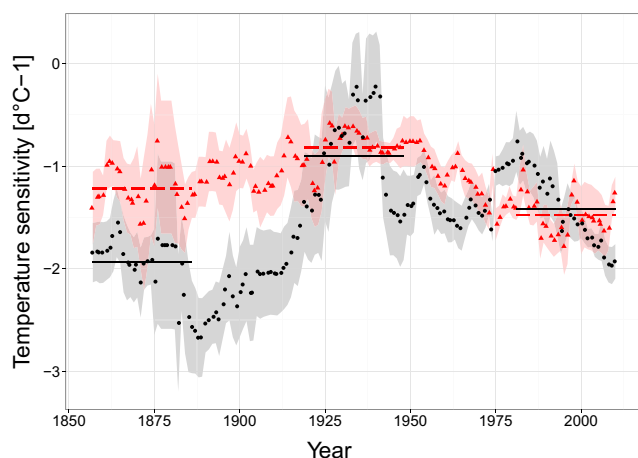


Fig. 4 Averaged linear regression estimates of mean first arrival date (FAD) against monthly temperatures during 1828–2010 for short- (black dots) and long-distance (red triangles) migrants (for classification see Table 1). Each data point represents the end-year of the 30-year moving window (starting in 1828) for which the linear regression was estimated. The shadow area shows ± 1 SE of the regression estimate. The horizontal lines indicate the mean of the regression coefficients for a given 30-year period for short- (solid line) and long-distance migrants (dashed line, colour figure online)

between the coldest and warmest periods precludes us from a conclusion that the migratory strategy matters more than the need to adjust the species' arrival during specific climatic conditions. Spatial replicates of arrival times series from other areas outside of Central Europe would help to reach a definitive conclusion on this topic.

According to several studies, population density affects the ability to detect the first arrived individuals. Thus, higher population densities can overestimate the real shift in arrivals (Dunn and Møller 2014; Miller-Rushing et al. 2008; Sparks 1999). This might be the case also for this study since some species were likely to be much more numerous in the nineteenth century than today (for a detailed discussion, see Kolářová and Adamík 2015). We are also aware of potential biases caused by the use of FADs which might be sensitive to outliers (Goodenough et al. 2015; Tryjanowski et al. 2005). On the other hand, we used mean FADs across multiple sites which are likely to reduce any potential bias. We also would like to emphasise that FADs are often the only available data for old time series. For the common redstart, we got positive temperature-arrival relationship which does not match the conventional negative pattern. We do not know whether this could be a result of misinterpreted observations with black redstart *Phoenicurus ochruros*, especially in the nineteenth century. For the most recent period, the relationship was in line with the other species (Table 2). Another potential source of bias might come from different source of data over time. Obviously, the knowledge on bird life histories and identification skills was different in 1828 and 2010. Also, spatial variability in locations could lead to different estimates. To overcome this issue, we collated data from throughout

Czechia. However, for the earliest period, 1828–1847, we only have data from Bohemia, i.e. the western area (Kolářová and Adamík 2015). But due to the landscape configuration and spatial scale of the study area, there is little latitudinal and longitudinal variation in arrival dates (Beklová 1975; Beklová et al. 1983).

It is usually assumed that long-distance migrants are unable to shift their timing of arrival to breeding sites sufficiently due to constraints of their migratory triggers (especially photoperiod; Berthold 1996; Gwinner 1996). However, we showed that during the last decades long-distance migrants strengthened the temperature-arrival relationship equally to short-distance migrants (Fig. 4). This has led to advanced arrivals in both migratory groups. Among the numerous phenological studies, only Stervander et al. (2005) and Jonzén et al. (2006) found markedly stronger responses in the arrivals of long-distance compared to short-distance migrants. They both suggested that microevolution can play a role in the mechanism of changing migration. But as Both (2007) argued, the advanced arrival can be caused by faster migration due to better conditions en route and that the birds can come from mixed populations which differ in onset of migration. In our study, we cannot fully exclude the issue of mixed origin of populations even though our data were intentionally collected as arrivals to breeding grounds. In addition, climatic teleconnections between breeding and non-breeding grounds or improved environmental conditions north of the Sahara Desert might also lead to shorter stopovers and advanced arrivals (Finch et al. 2014; Saino and Ambrosini 2008).

Short-distance migrants have consistently strengthened the temperature-arrival relationship since the late 1970s (Fig. 4). We hypothesise that this might be a consequence of changed environmental conditions which result in rapid modifications of migratory routes such as decreasing migratory distances between breeding and non-breeding residency grounds (Berthold et al. 1992; Sutherland 1998). This was recently documented for several short-distance migrants (Pulido and Berthold 2010; Smallegange et al. 2010; Visser et al. 2009) and a long-distance migrant, the barn swallow (Ambrosini et al. 2011). This probably leads to better climatic teleconnections of residency sites of birds over their annual cycle. One consequence of this might be that short-distance migrants will always show stronger relationship in arrivals when linked to breeding site temperature.

By reconstructing one of the longest avian phenological time series, we analysed the course of temperature sensitivity across nearly two centuries. We showed that the strength of the temperature-arrival relationship has been changing throughout time but independently of cold or warm periods. Our results show that time series of sufficient length provide a more complex perspective on avian responses to climatic variability than studies with short time series. Centennial time series with bird arrivals are rare (e.g. Ahas 1999; Ellwood

et al. 2010; Lehikoinen et al. 2004; Sparks and Carey 1995; Sparks 1999). Thus, a comprehensive synthesis of such long records from various sites with different patterns of climatic trends would be highly desirable as this would help us to better understand vertebrate responses to climatic variability.

Acknowledgements Thousands of volunteers have contributed with their observations. Without their input, it would be impossible to reconstruct bird arrivals over two centuries. We thank the reviewers for constructive comments on an earlier version of the paper. EK was supported by Palacký University internal grant for graduate students (IGA PrF).

References

- Ahas R (1999) Long-term phyto-, ornitho- and ichthyophenological time-series analyses in Estonia. *Int J Biometeorol* 42:119–123
- Ambrosini R, Rubolini D, Møller AP, Bani L, Clark J, Karcza Z, Vangeluwe D, du Feu C, Spina F, Saino N (2011) Climate change and the long-term northward shift in the African wintering range of the barn swallow *Hirundo rustica*. *Clim Res* 49:131–141
- Askeyev OV, Sparks TH, Askeyev IV (2009) Earliest recorded Tatarstan skylark in 2008: non-linear response to temperature suggests advances in arrival dates may accelerate. *Clim Res* 38:189–192
- Beklová M (1975) Ankuft und Abzug der tschechoslowakischen Population *Hirundo rustica*, *Delichon urbica* und *Apus apus*. *Folia Zool* 24:21–42
- Beklová M, Pikula J, Šabatka L (1983) Phenological maps of bird migration. *Acta Sc Nat Brno* 17:1–47
- Berthold P (1996) Control of bird migration. Chapman & Hall, London
- Berthold P, Helbig AJ, Mohr G, Querner U (1992) Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. *Nature* 360:668–670
- Bitterlin LR, van Buskirk J (2014) Ecological and life history correlates of changes in avian migration timing in response to climate change. *Clim Res* 61:109–121
- Both C (2007) Comment on “Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds”. *Science* 315:598
- Both C, Van Asch M, Bijlsma RG, Van den Burg AB, Visser ME (2009) Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constrains or adaptations? *J Anim Ecol* 78:73–83
- Both C, Van Turnhout CAM, Bijlsma RG, Siepel H, Van Strien AJ, Foppen RPB (2010) Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats. *Proc R Soc B* 277:1259–1266
- Both C, Visser ME (2001) Adjustment of climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrants. *Nature* 411:296–298
- Brázdil R, Bělinová M, Rožnovský J (2011) Phenological observations made by the I. R. Bohemian Patriotic–Economic Society, 1828–1847. *Theor Appl Climatol* 105:71–81
- Brázdil R, Bělinová M, Dobrovolný P (2012) Temperature and precipitation fluctuations in the Czech lands during the instrumental period. Masarykova Univerzita, Brno
- Chambers LE, Altwegg R, Barbraud C, Barnard P, Beaumont L, Crawford R, Durrant JM, Hughes L, Keatley MR, Low M, Morellato LPC, Poloczanska E, Ruoppolo V, Vansteels R, Woehler E, Wolfardt A (2013) Changes in southern hemisphere phenology. *PLoS One* 8:e75514
- Dunn PO, Møller AP (2014) Changes in breeding phenology and population size of birds. *J Anim Ecol* 83:729–739
- Ellwood ER, Primack RB, Talmadge ML (2010) Effects of climate change on spring arrival times of birds in Thoreau’s Concord from 1851 to 2007. *Condor* 112:754–762
- Ellwood ER, Diez JM, Ibáñez I, Primack RB, Kobori H, Higuchi H, Silander JA (2012) Disentangling the paradox of insect phenology: are temporal trends reflecting the response to warming? *Oecologia* 168:1161–1171
- Finch T, Pearce-Higgins JW, Leech DI, Evans KL (2014) Carry-over effects from passage regions are more important than breeding climate in determining the breeding phenology and performance of three avian migrants of conservation concern. *Biodivers Conserv* 23(10):2427–2444
- Fu YH, Zhao H, Piao S, Peaucelle M, Peng S, Zhou G, Ciais P, Huang M, Menzel A, Peñuelas J, Song Y, Vitasse Y, Zeng Z, Janssens IA (2015) Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. *Nature* 526:104–107
- Goodenough AE, Fairhurst SM, Morrison JB, Cade M, Morgan PJ (2015) Quantifying the robustness of first arrival dates as a measure of avian migratory phenology. *Ibis* 157:384–390
- Gordo O (2007) Why are bird migration dates shifting? A review of weather and climate effects on avian migratory phenology. *Clim Res* 35:37–58
- Gordo O, Doi H (2012) Drivers of population variability in phenological responses to climate change in Japanese birds. *Clim Res* 54:95–112
- Gordo O, Sanz JJ (2005) Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia* 146:484–495
- Gordo O, Sanz JJ, Lobo JM (2007) Environmental and geographical constraints on common swift and barn swallow spring arrival patterns throughout the Iberian Peninsula. *J Biogeogr* 34:1065–1076
- Gordo O, Tryjanowski P, Kosicki JZ, Fulín M (2013) Complex phenological changes and their consequences in the breeding success of a migratory bird, the white stork *Ciconia ciconia*. *J Anim Ecol* 82:1072–1086
- Gwinner E (1996) Circadian and circannual programmes in migratory birds. *J Anim Ecol* 75:1119–1127
- Häkkinen R, Linkosalo T, Hari P (1995) Methods for combining phenological time-series - application to bud burst in birch (*Betula pendula*) in central Finland for the period 1896–1955. *Tree Physiol* 15:721–726
- Halkka A, Lehikoinen A, Velmala W (2011) Do long-distance migrants use temperature variations along the migration route in Europe to adjust the timing of their spring arrival? *Boreal Environ Res* 16:35–48
- Heide OM, Prestrud AK (2005) Low temperatures, but not photoperiod, controls the growth cessation and dormancy induction and release in apple and pear. *Tree Physiol* 25:109–114
- Hovestadt T, Nowicki P (2008) Process and measurement errors of population size: their mutual effects on precision and bias of estimates for demographic parameters. *Biodivers Conserv* 17(14):3417–3429
- Jochner S, Ankerst D, Beck GA, Hoefler J, Traidl-Hofmann C, Menzel A (2013) Nutrient status—the missing factor in phenological research. *J Exp Bot* 64:2081–2092
- Jonzén N, Lindén A, Ergon T, Knudsen E, Vik OJ, Rubolini D, Piacentini D, Brinch C, Spina F, Karlsson L, Stervander M, Andersson A, Walderström J, Lehikoinen A, Edvardsen E, Solvang R, Stenseth NC (2006) Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds. *Science* 312:1959–1961
- Jonzén N, Hedenström A, Lundberg P (2007) Climate change and the optimal arrival of migratory birds. *Proc R Soc B* 274:269–274
- Kharouba H, Paquette SR, Kerr JT, Vellend M (2014) Predicting the sensitivity of butterfly phenology to temperature over the past century. *Glob Chang Biol* 20:504–514
- Knudsen E, Lindén A, Both C, Jonzén N, Pulido F, Saino N, Sutherland WJ, Bach LA, Coppack T, Ergon T, Gienapp P, Gill JA, Gordo O, Hedenström A, Lehikoinen E, Marra PP, Møller AP, Nilsson ALK, Péron G, Ranta E, Rubolini D, Sparks TH, Spina F, Studds CE, Sæther SA, Tryjanowski P, Stenseth NC (2011) Challenging claims in the study of migratory birds and climate change. *Biol Rev* 86:928–946

- Kolářová E, Adamík P (2015) Bird arrival dates in Central Europe based on one of the earliest phenological networks. *Clim Res* 63:91–98
- Körner C, Basler D (2010) Phenology under global warming. *Science* 327:1461–1462
- Kullberg C, Fransson T, Hedlund J, Jonzén N, Langvall O, Nilsson J, Bolmgren K (2015) Change in spring arrival of migratory birds under era of climate change, Swedish data from the last 140 years. *Ambio* 44(1):69–77
- Laube J, Sparks TH, Estrella N, Menzel A (2014) Heat or humidity, which triggers tree phenology? *New Phytol* 202(2):350–355
- Lehikoinen E, Sparks TH, Zalakevicius M (2004) Arrival and departure dates. *Adv Ecol Res* 35:1–31
- Marra PP, Francis CM, Mulvihill RS, Moore FR (2005) The influence of climate on the timing and rate of spring bird migration. *Oecologia* 142:307–315
- Miller-Rushing A, Lloyd-Evans TL, Primack RB, Satzinger P (2008) Bird migration times, climate change, and changing population sizes. *Glob Chang Biol* 14:1959–1972
- Mitrus C, Sparks TH, Tryjanowski P (2005) First evidence of phenological change in a transcontinental migrant overwintering in the Indian sub-continent: the Red-breasted Flycatcher *Ficedula parva*. *Ornis Fennica* 82:13–19
- Møller AP, Rubolini D, Lehikoinen E (2008) Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proc Natl Acad Sci U S A* 42:16195–16200
- Naef-Daenzer B, Luterbacher J, Nuber M, Rutishauser T, Winkel W (2012) Cascading climate effects and related ecological consequences during past centuries. *Clim Past* 8:1527–1540
- Nakazawa T, Doi H (2012) A perspective on match/mismatch of phenology in community contexts. *Oikos* 121:489–495
- Newton I (2007) Weather-related mass-mortality events in migrants. *Ibis* 149:453–467
- Parnesan C (2007) Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Glob Chang Biol* 13:1860–1872
- Parnesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37–42
- Pearce-Higgins JW, Green RE (2014) *Birds and climate change: impacts and conservation responses*. Cambridge University Press
- 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 U S A* 107:7341–7346
- Quansheng G, Huanjiong W, Jingyun Z, Rutishauser T, Junhu D (2014) A 170 year spring phenology index of plants in eastern China. *J Geophys Res-Biogeosci* 119:301–311
- Rainio K (2008) *Climate change effects on avian migration*. Dissertation, University of Turku
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421:57–60
- Rubolini D, Møller AP, 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
- Rutishauser T, Luterbacher J, Defila C, Frank D (2008) Swiss spring phenology 2007: extremes, a multi-century perspective, and changes in temperature sensitivity. *Geophys Res Lett* 35:L05703. doi:10.1029/2007GL032545
- Rutishauser T, Schleip C, Sparks TH, Nordli Ø, Menzel A, Wanner H, Jeanneret F, Luterbacher J (2009) Temperature sensitivity of Swiss and British plant phenology from 1753 to 1958. *Clim Res* 39:179–190
- Sagarin R (2001) False estimates of the advance of spring. *Nature* 414:600
- Saino N, Ambrosini R (2008) Climatic connectivity between Africa and Europe may serve as a basis for phenotypic adjustment of migration schedules of trans-Saharan birds. *Glob Chang Biol* 14:250–263
- Sanz JJ, Potti J, Moreno J, Merino S, Frías O (2003) Climate change and fitness components of migratory bird breeding in the Mediterranean region. *Glob Chang Biol* 9:461–472
- Schaber J, Badeck F, Doktor D, von Bloh W (2010) Combining messy phenological time series. In: Hudson IL, Keatley MR (ed) *Phenological Research*, Springer, pp 147–158
- Schaber J (2012) *Pheno: auxiliary functions for phenological data analysis*. R package version 1:6 Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=pheno>
- Schleip C, Rutishauser T, Luterbacher J, Menzel A (2008) Time series modelling and central European temperature impact assessment of phenological records over the last 250 years. *J Geophys Res* 113:G04026. doi:10.1029/2007/JG000646
- Schwartzberg EG, Jamieson MA, Raffa KF, Reich PB, Montgomery RA, Lindroth RL (2014) Simulated climate warming alters phenological synchrony between an outbreak insect herbivore and host trees. *Oecologia* 3:1041–1049
- Smallegange IM, Fiedler W, Köppen U, Geiter O, Bairlein F (2010) Tits on the move: exploring the impact of environmental change on blue and great tit migration distance. *J Anim Ecol* 79:350–357
- Sparks TH (1999) Phenology and the changing pattern of bird migration in Britain. *Int J Biometeorol* 42:134–1938
- Sparks TH, Carey PD (1995) The responses of species to climate over two centuries: an analysis of the Marsham phenological record, 1736–1947. *J Ecol* 83:321–329
- Sparks TH, Huber K, Bland RL, Crick HQP, Croxton PJ, Flood J, Loxton RG, Mason CF, Newham JA, Tryjanowski P (2007) How consistent are trends in arrival (and departure) dates of migrant birds in the UK? *J Ornithol* 148:503–511
- Stenseth NC, Mysterud A (2002) Climate, changing phenology, and other life history traits: nonlinearity and match–mismatch to the environment. *Proc Natl Acad Sci U S A* 99:13379–13381
- Stevander M, Lindström Å, Jonzén N, Andersson A (2005) Timing of spring migration in birds: long-term trends, North Atlantic Oscillation and the significance of different migration routes. *J Avian Biol* 36:210–221
- Sutherland WJ (1998) Evidence for flexibility and constraint in migration systems. *J Avian Biol* 29:441–446
- Thackeray SJ, Sparks TH, Frederiksen M, Burthe S, Bacon PJ, Bell JR, Botham MS, Brereton TM, Bright PW, Carvalho L, Clutton-Brock T, Dawson A, Edwards M, Elliot JM, Harrington R, Johns D, Jones ID, Jones JT, Leech DI, Roy DB, Scott WA, Smith M, Smithers RJ, Winfield IJ, Wanless S (2010) Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Glob Chang Biol* 16:3304–3313
- Tooke F, Battey NH (2010) Temperate flowering phenology. *J Exp Bot* 61:2853–2862
- Tryjanowski P, Kuźniak S, Sparks TH (2005) What effects the magnitude of change in first arrival dates of migrant birds? *J Ornithol* 146:200–205
- Usui T, Butchart SHM, Phillimore AB (2016) Temporal shifts and temperature sensitivity of avian spring migratory phenology: a phylogenetic meta-analysis. *J Anim Ecol*. doi:10.1111/1365-2656.12612
- Van Ash M, Van Tienderen P, Holleman LJM, Visser ME (2007) Predicting adaptation of phenology in response to climate change, an insect herbivore example. *Glob Chang Biol* 13:1596–1604
- Visser ME, Holleman LJM (2001) Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proc R Soc B* 268:289–294
- Visser ME, Perdeck AC, van Balen JH, Both C (2009) Climate change leads to decreasing bird migration distances. *Glob Chang Biol* 15:1859–1865

- Wang H, Dai J, Zheng J, Ge Q (2015) Temperature sensitivity of plant phenology in temperate and subtropical regions of China from 1850–2009. *Int J Climatol* 35:913–922
- Zalakevicius M, Bartkeviciene G, Raudonikis L, Janulaitis J (2006) Spring arrival response to climate change in birds: a case study from eastern Europe. *J Ornithol* 147:326–343
- Zhang X, Tarpley D, Sullivan JT (2007) Diverse responses of vegetation phenology to warming climate. *Geophys Res Lett* 34:L19405. doi:10.1029/2007GL031447
- Zar JH (1999) *Biostatistical analysis*. Prentice Hall
- Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS (2009) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol Evol* 1:3–14

Supplementary material Appendix

Changes in spring arrival dates of and temperature sensitivity of migratory birds over two centuries.

Eva Kolářová¹, Michael Matiu², Annette Menzel^{2,3}, Jiří Nekovář⁴, Petr Lumpe⁵, Peter Adamík¹

E. Kolářová, Palacký University, Faculty of Science, Department of Zoology and Laboratory of Ornithology, 17. listopadu 50, Olomouc, 77146, Czech Republic. – M. Matiu, Technische Universität München, Ecoclimatology, Department of Ecology and Ecosystem Management, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, Freising, 85354, Germany. – A. Menzel, Technische Universität München, Ecoclimatology, Department of Ecology and Ecosystem Management, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, Freising, 85354, Germany, Institute for Advanced Study, Technische Universität München, Lichtenbergstraße 2a, 85748 Garching, Germany. – J. Nekovář, Czech Hydrometeorological Institute, Na Šabatce 17, Prague, 143 06, Czech Republic. – P. Lumpe, Agency for Nature Conservation and Landscape Protection, Mělník, 276 01, Czech Republic. – P. Adamík, Palacký University, Faculty of Science, Department of Zoology and Laboratory of Ornithology, 17. listopadu 50, Olomouc, 77146, Czech Republic.

Corresponding author: Eva Kolářová, evakolar@seznam.cz
Tel.: +420 776 801 500

Content:

Table S1 An overview of the data sources.

Figure S1 An overview of the data structure and sources used for reconstructions of mean first arrival dates in the period 1828–2013.

Table S2 Reconstructed mean first arrival dates (expressed as deviations from vernal equinox) for 13 bird species to the Czech Republic during the period 1828–2010.

Table S3 Results of the generalized additive models (GAM) for the period 1828–010 and weighted linear regression estimates of temporal trends in mean first arrival dates during 1978–2010. Species are listed in ascending order according to their mean first arrival day (FAD). Column labels: n - number of years, mean FAD - mean first arrival date for the given period, F - F-statistics, DE (%) - percentage of explained variation, year - regression estimates of mean first arrival against year. The effective degrees of freedom of the smoother in GAMs was optimized for each species (see Suppl. Fig. 3) .

Figure S2 Annual changes in mean monthly temperature extracted from Brázdil *et al.* (2012) for February (black), March (red) and April (blue) in the Czech Republic during 1828–2010.

Figure S3

Changes in arrival dates obtained by GAM for the period 1828–2010 (in *Hirundo rustica* for the period 1853–2010). The optimal degrees of freedom (edf, following Zuur (2012)) for the smoother of each species is provided. The smoother is centred around zero.

Table S1 An overview of the data sources. The length of the time series and number of records (n) are given for each bird species. Species are listed in ascending order according to their mean first arrival day (FAD). Data sources: a - Patriotic-Economic Society 1828–1847, b - Jahrbücher der Zentralanstalt für Meteorologie 1853–1867, c - Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn 1867–1906, d - Personal Diaries 1867–2010, e - Grey literature 1896–2008, f - Franz Zdobnitzky diaries 1900–1909, g - Czech Hydrometeorological Institute 1923–2002, h - Czech Society for Ornithology 1931–2009, i - Czech avifaunistic database 1978–2010.

Species	Time series	n	a	b	c	d	e	f	g	h	i
<i>Alauda arvensis</i>	1828–2010	13152	203	31	522	212	26	–	11231	878	49
<i>Sturnus vulgaris</i>	1828–2010	13965	137	5	331	227	23	10	12182	974	76
<i>Vanellus vanellus</i>	1828–2010	1226	93	5	151	177	21	12	–	664	103
<i>Motacilla alba</i>	1828–2010	1902	184	22	370	252	37	–	–	962	75
<i>Columba palumbus</i>	1828–2010	1401	161	10	278	162	18	11	–	697	64
<i>Turdus philomelos</i>	1828–2010	6110	148	1	235	194	14	–	4687	764	67
<i>Phoenicurus ochruros</i>	1828–2010	1447	113	3	84	214	18	–	–	950	65
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	1828–2010	973	96	8	105	172	15	–	–	527	50
<i>Hirundo rustica</i>	1853–2010	14142	–	16	435	221	27	25	12301	1018	99
<i>Delichon urbicum</i>	1828–2010	5784	207	19	104	181	15	9	4459	721	69
<i>Cuculus canorus</i>	1828–2010	13546	196	18	438	238	20	19	11688	847	82
<i>Apus apus</i>	1828–2010	4046	112	7	55	177	29	9	2716	857	84
<i>Coturnix coturnix</i>	1828–2010	2795	145	13	136	119	9	6	2033	320	14

Figure S1 An overview of the data structure and sources used for reconstructions of mean first arrival dates in the period 1828–2013. a - Patriotic-Economic Society 1828–1847 – for details on this dataset see Kolářová and Adamík (2015), b - Jahrbücher der Zentralanstalt für Meteorologie 1853–1867 – this is a series of monographs with station-based data on bird arrivals, c - Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn 1867–1906 – this is a series of reports published annually by Natural History Society in Brno in their journal “Verhandlungen”, d - Personal Diaries 1867–2010 – this is a series of unpublished data by well-skilled ornithologists that we collated from archives in various museum across Czechia and by a personal correspondence with some old ornithologists, e - Grey literature 1896–2008 – this is a series of dozens of local articles on bird arrivals published in local Czech journals like Československý ornitholog, Příroda, Zprávy MOS, etc., f - Franz Zdobnitzky 1900–1909 - a series of reports published in Zeitschrift des Mährischen Landesmuseums, g - Czech Hydrometeorological Institute 1923–2002 – the institute coordinated a national phenological network for several decades, data originate from the archive and published annual reports, h - Czech Society for Ornithology 1931–2009 – the society coordinated its own network on arrival dates – data represent unpublished archival records, i - Czech avifaunistic database 1978–2010 – data from the public database on bird observations avif.birds.cz run by the Czech Society for Ornithology.

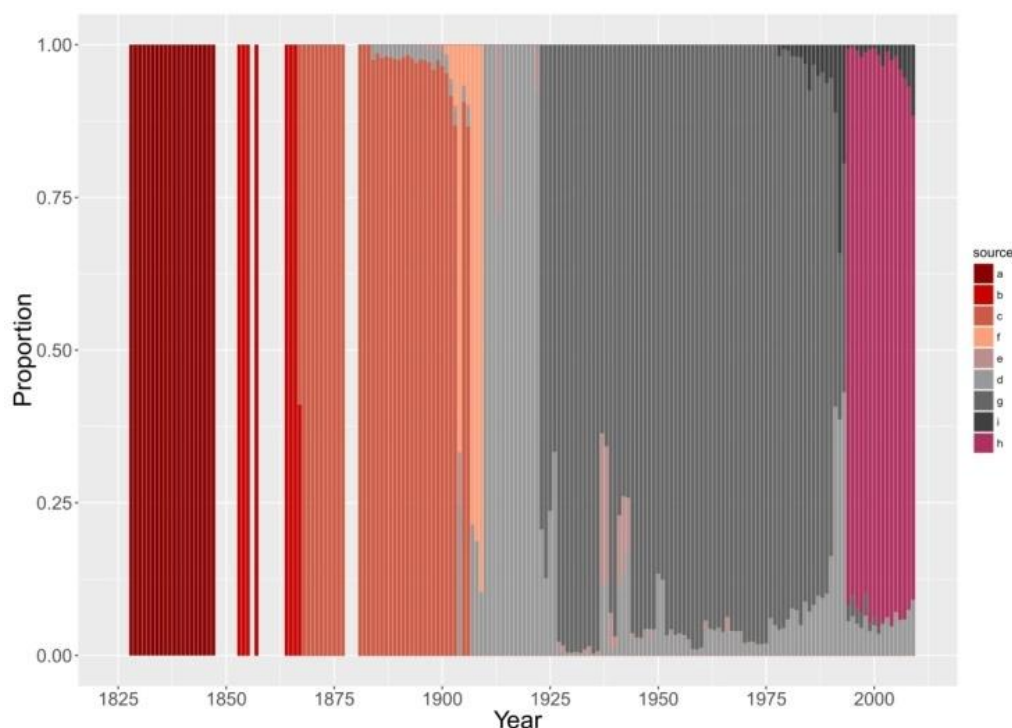


Table S2 Reconstructed mean first arrival dates (expressed as deviations from vernal equinox) and number of observations per year (n) for 13 bird species to the Czech Republic during the period 1828–2010. Species abbreviations: ala_arv - *Alauda arvensis*, stu_vul - *Sturnus vulgaris*, van_van - *Vanellus vanellus*, mot_alb - *Motacilla alba*, col_pal - *Columba palumbus*, tur_phi - *Turdus philomelos*, pho_ochr - *Phoenicurus ochruros*, pho_pho - *Phoenicurus phoenicurus*, hir_rus - *Hirundo rustica*, del_urb - *Delichon urbicum*, cuc_can - *Cuculus canorus*, apu_apu - *Apus apus*, cot_cot - *Coturnix coturnix*.

year	ala_arv		stu_vul		van_van		mot_alb		col_pal		tur_phi		pho_ochr		pho_pho		hir_rus		del_urb		cuc_can		apu_apu		cot_cot	
	est	n	est	n	est	n	est	n	est	n	est	n	est	n	est	n	est	n	est	n	est	n	est	n	est	n
1828	-35.5	10	1.3	6	-11.1	1	-11.1	9	-7.2	6	-13.1	5	10.1	2	15.6	2	-	-	24.9	10	26.7	7	34.2	5	38.5	8
1829	-25.2	7	-6.5	6	-	-	-7.8	8	-4.8	5	2.7	5	9.5	4	20.5	4	-	-	21.3	8	28.5	6	40.6	4	49.2	7
1830	-22.8	13	-16.2	6	-8.5	3	-12.7	7	0.3	7	-7.1	7	4.8	5	11.9	6	-	-	25.2	11	33.7	11	43.3	2	40.6	8
1831	-36.4	9	-14.6	5	-9.6	4	-16.0	7	-8.5	8	-11.2	5	13.7	6	18.5	3	-	-	15.4	9	26.4	9	30.9	4	41.8	6
1832	-35.2	10	-20.1	5	-11.0	4	-13.6	8	-9.7	6	-6.6	7	10.9	7	18.3	3	-	-	21.4	10	29.4	10	36.4	6	55.3	9
1833	-41.1	8	-33.8	4	-11.6	6	-15.6	5	-8.1	6	-13.5	4	15.7	2	20.4	2	-	-	21.2	6	39.0	7	41.0	2	50.9	2
1834	-42.6	4	-14.9	4	-9.6	6	-20.2	7	-11.6	7	-13.6	4	25.4	1	12.3	3	-	-	25.7	10	34.7	10	44.9	2	48.3	7
1835	-37.2	8	-5.2	5	-17.3	7	-17.7	7	-11.1	8	-4.6	4	13.1	4	14.9	3	-	-	26.3	8	37.8	6	39.3	3	54.2	7
1836	-32.1	9	-11.9	5	-11.2	5	-13.5	7	-8.9	7	-6.7	6	3.0	5	14.9	4	-	-	27.5	9	34.0	9	44.5	4	56.3	7
1837	-36.7	9	-18.1	6	-5.3	5	-7.2	10	-2.6	9	0.6	9	14.7	6	16.6	6	-	-	23.1	11	34.9	10	36.4	5	47.0	5
1838	-27.3	9	-14.2	6	-4.6	4	-15.1	9	-0.2	8	-8.1	8	6.2	5	21.4	6	-	-	24.5	10	36.5	8	42.5	5	54.8	5
1839	-26.1	7	-20.2	5	2.6	5	-6.9	8	4.4	6	1.9	7	14.6	5	25.5	4	-	-	27.9	8	36.8	8	45.0	4	63.3	4
1840	-25.0	11	-7.4	6	10.0	6	-1.1	9	5.0	8	12.7	9	19.6	7	26.5	6	-	-	23.2	10	32.5	9	40.6	7	63.2	5
1841	-27.9	14	-18.5	10	-1.7	5	-9.0	11	-4.0	10	-3.1	9	6.3	7	17.2	6	-	-	29.8	13	33.3	13	41.5	8	53.8	7
1842	-30.6	15	-20.3	11	-7.3	7	-16.4	13	-7.4	11	-10.1	10	4.8	10	18.4	7	-	-	25.4	14	35.4	15	42.0	8	56.6	9
1843	-33.3	14	-18.1	9	-7.0	5	-13.6	14	-6.5	10	-11.3	9	8.1	8	10.4	8	-	-	23.4	13	29.5	12	36.2	10	47.3	11
1844	-19.4	13	-7.5	9	-2.4	7	-4.2	11	8.4	9	6.4	10	11.9	7	18.0	6	-	-	27.9	13	35.7	11	43.7	7	61.6	9
1845	-1.9	13	5.3	11	5.7	4	0.7	12	7.6	11	16.4	11	17.3	7	16.1	7	-	-	24.9	11	34.0	11	35.3	9	58.5	9
1846	-30.2	9	-14.3	8	-4.1	3	-20.7	10	-14.1	8	-3.6	9	3.5	6	8.1	2	-	-	21.4	10	29.3	11	40.5	7	49.5	9
1847	-28.7	11	-14.9	10	-6.3	6	-7.2	12	-5.2	11	1.8	10	11.4	9	13.8	8	-	-	27.0	13	30.3	13	40.5	10	55.2	11
1848	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1849	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1850	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1851	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1852	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1853	-	-	-	-	18.3	1	18.3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	40.3	1	34.3	1	43.4	1	-	-	-	-
1854	-31.8	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	35.8	2	-	-	-	-	-	-	-	-
1855	-27.0	6	-23.1	2	18.7	2	0.7	4	4.8	2	2.3	1	-	-	9.1	1	34.8	5	20.9	2	46.8	4	-	-	58.8	3

1856	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
1857	-27.8	6	-25.1	2	-	-	2.5	5	-15.2	1	-	-	23.7	1	23.5	3	-	-	21.4	4	30.9	2	48.6	1	52.0	2
1858	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
1859	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
1860	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
1861	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
1862	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
1863	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
1864	-17.8	5	-	-	-	-	-8.3	3	45.5	1	-	-	-	-	28.8	3	30.1	2	48.5	1	34.4	1	70.4	2		
1865	3.5	6	-	-	16.0	1	5.4	4	11.0	2	-	-	19.4	1	12.8	3	15.7	1	23.1	4	34.4	4	44.6	2	50.0	2
1866	-33.3	2	-	-	-	-	-13.0	2	-8.2	2	-	-	-	-	1.1	1	25.5	2	19.7	3	35.0	4	35.3	1	47.4	2
1867	-27.8	9	-24.4	2	-4.0	4	2.6	7	-2.3	2	-3.1	2	17.7	3	-	-	27.8	3	29.4	8	33.8	8	39.5	3	47.7	5
1868	-31.8	5	-20.2	2	-6.3	4	-6.8	4	-8.5	2	-3.4	3	21.6	2	-	-	31.3	2	28.9	8	36.2	8	39.9	4	50.4	5
1869	-34.3	7	-23.1	3	-26.9	2	-8.2	3	-14.9	2	-7.5	2	-4.3	2	18.4	2	23.9	3	25.4	6	26.2	7	35.3	4	40.9	4
1870	-13.7	6	-18.1	2	2.1	2	6.9	6	7.9	2	3.7	2	16.9	3	3.2	1	27.5	2	34.4	6	42.0	6	38.8	4	60.1	5
1871	-22.3	4	-23.7	1	-7.7	2	-11.6	3	-	-	-22.9	1	1.0	1	-	-	24.5	1	26.0	3	40.4	2	47.0	2	48.4	2
1872	-26.7	3	-14.3	1	-	-	-11.9	2	-	-	42.4	1	-	-	-	-	18.4	1	23.3	1	24.0	2	45.4	2	45.8	2
1873	-14.0	4	-18.5	1	-	-	-7.2	2	-	-	1.4	2	-	-	-1.1	1	20.1	1	27.2	2	31.9	4	44.1	1	40.6	2
1874	-20.3	2	-18.8	1	-	-	-0.9	2	-	-	30.9	1	-	-	14.4	2	28.3	2	31.5	1	35.8	3	60.9	1	63.8	2
1875	2.9	2	-13.0	1	-	-	0.4	2	-	-	45.7	1	12.0	1	22.8	1	34.1	2	-	-	38.6	3	46.6	1	56.0	1
1876	-15.5	3	-27.3	1	-	-	-3.0	4	-	-	28.7	2	5.7	1	8.4	2	22.8	3	22.3	3	26.5	4	59.4	1	72.6	2
1877	-15.7	3	-26.5	1	-	-	-3.3	4	-	-	28.5	2	5.5	1	8.1	2	22.5	3	22.1	3	26.2	4	59.1	1	72.4	2
1878	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1879	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1880	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1881	-18.3	8	-9.7	8	-5.6	1	-6.9	9	-1.8	3	-8.6	4	8.5	1	19.5	1	30.0	9	-	-	32.5	8	-	-	69.4	3
1882	-27.9	9	-20.2	6	-	-	-11.7	6	-21.3	4	-18.9	7	9.8	-	-0.4	1	-	-	28.3	9	32.4	9	-	-	40.4	10
1883	-28.0	16	-8.6	9	1.6	4	-2.7	10	2.1	10	10.1	5	-	-	25.7	2	30.8	15	37.7	2	35.6	15	-	-	61.2	6
1884	-31.2	21	-24.7	9	-22.4	4	-10.0	12	-10.9	14	-13.1	6	-	-	15.7	5	30.4	21	40.4	1	35.9	21	53.8	1	57.3	8
1885	-30.2	26	-24.1	12	-11.2	7	-12.8	18	-16.7	17	-11.3	11	-	-	11.2	3	24.5	20	28.7	4	28.1	19	-	-	55.2	6

1886	-6.2	22	-2.2	12	1.7	8	1.0	20	4.0	19	4.5	10	-	-	12.5	7	24.6	18	-	-	28.4	19	-	-	63.4	5
1887	-20.4	24	-15.5	13	-4.7	11	-6.8	21	-6.3	16	2.8	9	-	-	13.5	8	29.2	26	27.5	2	33.1	25	-	-	51.9	6
1888	-8.2	22	-4.0	13	-3.0	8	-2.0	17	2.5	14	3.0	11	9.3	2	8.4	9	24.5	20	27.9	2	33.4	22	41.2	2	48.0	4
1889	-9.2	19	-6.7	10	1.4	6	-3.6	19	3.4	13	4.1	10	14.3	2	9.3	9	28.0	14	32.7	2	33.8	20	43.8	2	50.8	3
1890	-13.6	22	-8.9	8	-6.5	5	-9.1	16	-4.4	12	-2.7	12	0.8	1	7.5	4	17.1	17	24.1	3	26.2	17	41.1	1	50.8	3
1891	-18.5	16	-13.0	6	-8.3	5	-8.6	10	-15.1	11	-7.1	8	13.8	2	1.5	4	24.8	15	33.6	1	34.6	15	43.8	1	51.4	3
1892	-14.4	16	-20.0	14	-1.2	3	-2.9	15	-1.7	13	1.9	12	14.5	3	12.4	5	23.9	17	25.8	2	33.4	15	42.5	2	56.8	3
1893	-27.7	22	-16.8	16	-9.0	5	-7.5	16	-10.8	12	-7.3	13	14.6	2	20.7	5	28.1	17	31.6	2	36.3	20	39.9	3	48.0	4
1894	-25.1	14	-16.8	11	-12.7	5	-6.8	10	-11.0	9	-7.8	9	11.2	3	14.9	5	22.7	17	26.5	2	29.9	13	31.0	2	42.1	1
1895	-4.9	20	-5.6	17	0.4	5	-0.2	16	1.2	10	4.1	8	14.5	3	18.2	1	16.3	20	28.5	1	28.9	17	41.3	2	52.9	4
1896	-15.8	24	-15.2	18	-5.2	5	-5.8	20	-5.5	13	-5.9	13	9.6	6	4.6	5	33.5	23	37.2	5	35.2	21	47.7	3	59.4	5
1897	-26.4	24	-23.4	16	-17.5	3	-8.8	16	-16.9	10	-17.9	10	14.0	5	11.2	5	27.1	21	29.8	5	32.7	19	41.1	2	58.3	5
1898	-23.7	18	-19.9	13	-12.2	4	-9.3	12	-11.1	10	-	-	5.7	5	12.9	3	25.3	13	25.9	4	29.4	12	46.4	2	64.4	2
1899	-36.0	20	-33.1	14	-4.4	5	-13.4	15	-19.2	8	-17.6	7	9.6	4	12.6	5	26.8	20	37.2	3	29.2	16	-	-	53.6	3
1900	-28.8	20	-30.7	14	-20.6	9	-12.8	12	-1.3	6	3.4	7	12.1	3	25.6	3	23.3	18	29.6	3	35.2	18	-	-	60.1	3
1901	-14.3	20	-14.6	16	-10.9	6	-7.0	20	-4.7	8	-4.0	8	4.0	7	7.8	5	20.4	13	31.8	3	33.1	17	48.4	2	59.5	3
1902	-19.9	21	-19.2	19	-16.0	10	-11.1	16	-5.9	9	-5.7	12	5.8	6	15.2	4	21.9	14	23.6	3	29.9	20	38.6	3	62.8	6
1903	-28.1	17	-25.9	15	-9.5	9	-12.4	13	-20.3	15	-10.3	7	7.9	5	17.9	5	28.3	15	36.1	2	35.3	13	42.2	1	63.7	4
1904	-	-	-	-	-11.1	1	-9.6	2	-	-	-	-	-	-	15.0	1	23.5	3	24.9	1	28.4	3	-	-	35.1	1
1905	-20.6	20	-15.8	19	-3.4	9	-7.2	16	-7.7	13	-3.1	8	13.3	5	10.4	8	25.2	24	32.4	4	34.5	17	45.9	4	56.3	3
1906	-21.7	17	-15.6	13	-7.4	8	-5.9	11	-8.6	9	-6.9	9	14.7	6	23.0	3	23.1	15	29.0	2	31.6	12	47.4	3	62.5	4
1907	-	-	-14.7	2	-2.8	3	-5.9	1	-1.1	2	-	-	-	-	20.3	1	21.4	2	29.2	2	37.3	1	-	-	-	-
1908	-	-	-6.5	2	-	-	-11.1	1	-10.6	1	-	-	-	-	13.0	1	16.2	3	30.4	2	32.5	3	42.0	1	47.0	2
1909	-	-	-17.3	1	-3.5	1	-6.4	1	-9.8	2	-	-	-	-	18.8	1	19.2	9	29.2	3	34.4	4	35.5	5	49.7	2
1910	-	-	-	-	-	-	-11.1	2	-	-	-7.0	1	-4.7	1	15.5	1	10.0	1	-	-	31.6	1	50.1	1	-	-
1911	-	-	-	-	-	-	-9.9	2	-	-	-11.2	1	-	-	13.3	1	-	-	-	-	38.3	1	-	-	-	-
1912	-30.6	1	-17.9	1	-	-	-16.6	2	-	-	-19.4	1	6.8	1	16.5	2	14.5	1	40.7	1	36.0	2	38.6	1	-	-
1913	-34.5	2	-9.2	2	2.1	1	-8.1	3	-	-	-8.7	1	7.4	2	14.3	2	1.3	1	31.4	1	30.3	2	41.4	1	-	-
1914	-23.6	1	-23.4	1	-	-	-14.3	2	-	-	-13.8	1	5.6	1	17.6	1	22.1	1	-	-	34.3	2	37.8	1	-	-
1915	-19.8	1	-24.7	1	-	-	-4.5	2	-	-	-3.1	1	-15.6	1	15.0	2	22.8	1	30.3	1	34.6	2	47.5	1	-	-

1916	-	-	-	-	-	-	-9.1	1	-	-	-	-	-	-	7.1	1	-	-	-	-	26.1	1	-	-	-	-
1917	-	-	-	-	-	-	-9.3	1	-	-	-	-	-	-	14.8	1	-	-	-	-	34.9	1	-	-	-	-
1918	-	-	-	-	-	-	-11.6	1	-	-	-	-	-	-	15.6	1	-	-	-	-	31.6	1	-	-	-	-
1919	-	-	-	-	-	-	-11.8	1	-	-	-	-	-	-	14.4	1	-	-	-	-	27.4	1	-	-	-	-
1920	-	-	-	-	-	-	-10.0	1	-	-	-	-	-	-	15.1	1	-	-	-	-	33.1	1	-	-	-	-
1921	-18.3	1	-25.1	1	-	-	-15.5	2	-	-	-	-	1.9	1	13.9	1	26.4	1	-	-	33.6	2	44.1	1	-	-
1922	-24.6	1	-17.4	1	-	-	-15.7	2	-	-	-18.8	1	-6.3	1	14.8	2	34.1	1	40.6	1	35.4	2	50.2	1	-	-
1923	-19.0	9	-18.7	12	-	-	-11.5	2	-	-	-0.8	2	-0.6	1	20.1	2	22.5	14	37.7	3	33.4	13	34.5	4	61.1	1
1924	-8.8	14	-9.4	22	-	-	-5.2	2	-	-	-4.5	5	2.2	1	17.3	2	20.6	25	34.8	7	39.0	20	37.2	5	-	-
1925	-30.6	7	-27.3	8	-	-	-2.6	1	-	-	-16.9	2	2.9	1	15.3	1	26.1	8	34.1	2	37.2	7	41.1	1	-	-
1926	-24.9	6	-28.9	6	-	-	-17.9	1	-	-	-2.8	1	0.7	1	17.0	1	21.0	6	26.9	2	32.4	4	38.9	2	-	-
1927	-24.0	175	-18.1	197	-7.7	2	-11.2	2	8.2	1	-7.3	22	-4.6	1	12.8	1	25.7	213	29.9	29	36.5	165	37.2	11	52.7	27
1928	-22.5	312	-15.3	371	-17.8	2	-5.6	2	-	-	-8.7	16	-2.6	2	12.0	2	20.8	388	28.0	55	36.1	281	31.0	10	53.0	46
1929	-9.0	436	-6.7	481	-	-	-3.6	1	-	-	1.6	24	6.0	1	18.3	1	27.2	498	31.8	94	40.1	356	42.0	18	53.0	55
1930	-20.8	409	-16.2	497	-	-	-11.9	1	-	-	-9.6	26	-0.3	1	-	-	24.0	483	30.9	90	33.7	374	38.3	14	50.0	80
1931	-10.3	364	-7.1	437	-	-	-7.1	1	-	-	1.2	36	-2.5	1	17.8	1	26.2	439	30.7	81	37.2	353	38.1	28	51.4	57
1932	-11.1	561	-7.6	580	-	-	-5.3	1	-	-	-4.5	6	8.3	1	19.6	1	21.3	587	28.4	10	37.2	527	36.0	7	52.1	129
1933	-21.3	511	-15.2	514	-15.5	1	-9.9	3	-17.1	1	-4.0	8	1.7	2	28.4	2	26.4	511	33.7	10	37.8	498	38.7	9	52.2	181
1934	-24.7	603	-20.1	602	-15.4	5	-12.1	6	2.9	3	-0.7	374	2.7	5	23.9	2	22.7	618	27.5	441	31.6	596	38.4	225	44.5	315
1935	-27.0	605	-22.4	597	-	-	-12.5	1	-	-	1.8	370	12.6	1	24.1	1	20.8	605	28.0	410	33.0	598	39.5	230	49.8	284
1936	-27.8	616	-24.8	613	-24.5	2	-21.1	4	-21.8	2	-3.7	344	-0.5	2	23.4	3	20.8	607	28.2	413	33.7	613	39.9	234	47.4	261
1937	-26.0	11	-12.9	12	-18.2	2	-16.2	4	-13.5	2	-5.5	7	2.7	1	19.7	3	20.9	15	31.3	11	35.8	10	41.1	8	55.0	2
1938	-27.1	15	-21.7	18	-12.5	2	-12.5	4	-	-	-7.3	10	1.2	3	23.7	3	26.6	19	37.2	11	39.9	16	44.3	9	52.9	1
1939	-22.9	16	-15.1	17	-	-	-	-	-5.5	2	-2.5	7	-	-	-	-	18.3	14	28.2	5	34.4	17	40.7	7	57.6	1
1940	-16.6	16	-14.1	17	-	-	-28.9	1	-	-	-6.2	9	-	-	-	-	28.5	17	33.9	11	41.5	17	39.7	7	49.0	1
1941	-23.2	17	-15.0	20	-	-	-10.3	3	9.1	2	-6.3	9	6.2	2	29.0	1	22.5	16	34.0	12	41.4	16	51.6	9	42.4	2
1942	-8.2	21	-7.3	24	12.6	2	-5.1	3	-0.5	2	-3.9	12	5.5	4	10.6	1	30.8	23	36.1	19	40.9	19	39.8	11	39.5	1
1943	-26.9	22	-20.6	25	-9.2	1	-20.4	3	-15.6	3	1.0	13	0.4	4	7.7	2	28.6	25	31.6	17	36.8	23	43.6	10	52.2	3
1944	-9.7	200	-3.0	196	4.8	2	-5.7	2	-0.3	2	-1.6	10	15.7	3	12.9	2	23.8	209	29.6	16	33.1	197	39.3	12	50.1	2
1945	-25.2	181	-15.6	192	-11.5	2	-11.0	2	-12.6	2	-1.5	10	3.0	3	-	-	26.7	191	32.6	11	35.9	188	44.7	8	47.0	2

1946	-21.8	231	-13.0	235	-14.1	2	-15.8	1	-16.1	3	4.7	21	-0.4	2	22.8	3	23.1	244	30.4	29	31.1	223	40.7	12	32.7	10
1947	-13.2	277	-7.3	268	-2.4	4	-5.4	4	3.9	4	2.9	28	2.5	4	25.0	4	21.9	285	28.3	39	32.7	268	36.2	16	38.8	12
1948	-24.1	258	-13.6	263	-8.9	3	-15.2	4	-0.8	3	2.6	27	9.9	5	22.1	4	24.8	262	30.0	39	32.7	285	37.3	17	40.4	10
1949	-24.3	260	-11.9	260	-19.1	4	-9.4	4	2.6	3	2.4	30	10.4	4	17.4	3	25.4	268	27.9	39	32.7	264	37.8	19	47.5	15
1950	-26.5	45	-18.1	45	-11.8	3	-13.5	2	-9.7	3	2.2	28	0.2	3	-	-	23.2	44	32.4	37	34.3	41	37.4	19	40.8	14
1951	-23.3	47	-13.5	47	-17.1	3	-17.1	3	4.4	4	2.8	24	-2.1	3	24.4	1	19.8	47	28.4	42	36.0	45	36.8	21	40.8	12
1952	-16.3	312	-12.4	324	-14.6	3	-12.6	4	-9.7	3	-0.5	32	-1.3	3	16.3	3	21.1	345	29.0	44	31.3	339	38.5	22	46.6	18
1953	-21.5	323	-17.4	281	-6.5	5	-9.2	5	4.1	5	2.9	33	7.0	5	20.4	3	21.8	336	31.8	54	33.1	336	40.4	29	48.6	18
1954	-19.7	372	-15.3	364	-7.9	5	-10.1	5	3.5	4	0.3	43	1.2	5	26.6	2	26.5	360	36.5	62	38.5	375	45.8	35	48.6	19
1955	-6.3	378	-3.4	382	0.8	5	-5.3	5	8.1	5	5.0	44	6.5	5	18.3	2	31.5	387	36.5	61	38.5	394	43.4	39	59.0	21
1956	-2.7	344	-3.1	399	0.3	4	0.1	4	1.3	6	12.5	279	12.8	5	23.7	4	28.4	400	35.8	65	38.5	389	47.2	48	70.5	16
1957	-24.5	364	-18.5	439	-18.0	5	-11.8	5	-15.7	3	4.2	330	2.2	5	25.9	3	29.0	441	35.4	67	37.4	432	45.8	48	62.4	24
1958	-20.0	382	-17.8	455	-18.5	2	0.8	2	5.2	2	12.7	336	5.0	2	35.3	2	25.7	448	35.2	68	39.7	451	44.4	44	57.0	19
1959	-22.3	433	-21.8	466	-26.1	2	-2.0	2	-2.7	1	-1.5	333	5.3	2	21.8	2	22.1	461	31.9	59	35.3	458	37.1	54	54.2	17
1960	-21.1	290	-21.5	336	-20.5	2	-16.2	2	-	-	4.8	216	11.7	2	26.1	2	22.4	315	33.2	68	39.1	329	42.8	52	69.3	11
1961	-32.7	51	-26.9	91	-22.3	2	-20.8	2	-14.8	2	6.5	67	3.3	2	27.8	3	19.6	89	27.9	81	35.4	87	42.0	56	64.1	11
1962	-17.5	41	-11.2	93	-4.9	2	-11.5	2	4.9	2	8.3	67	15.5	2	34.1	2	23.8	91	31.9	82	36.2	93	43.2	56	70.1	16
1963	-13.1	50	-9.2	94	-12.2	2	-9.3	2	-3.7	1	8.0	61	18.8	2	27.9	2	25.1	93	32.7	81	36.4	91	42.9	55	68.8	19
1964	-18.8	66	-17.2	92	-11.3	2	0.8	2	6.5	2	9.8	58	9.1	2	28.6	2	20.7	87	30.1	77	36.7	90	41.5	54	63.8	16
1965	-8.7	85	-6.8	93	-5.1	2	-3.0	2	-	-	12.1	54	6.3	2	19.4	2	30.1	89	37.2	76	42.7	88	48.5	57	73.6	21
1966	-33.2	84	-28.1	92	-18.7	4	-7.5	2	-11.9	3	10.6	59	11.3	3	24.0	3	22.0	90	29.9	76	37.2	88	43.0	54	57.8	26
1967	-25.2	77	-22.0	84	-16.2	2	-8.4	2	1.5	2	12.9	68	5.8	2	26.5	1	25.3	90	33.2	77	38.3	91	42.7	59	60.1	17
1968	-19.7	78	-14.9	84	3.0	1	-0.6	2	3.1	1	14.1	63	12.1	2	30.1	2	23.5	86	31.8	71	34.7	90	42.2	52	59.1	23
1969	-12.8	82	-12.4	88	-9.5	2	-3.9	2	-	-	14.7	65	16.4	2	40.9	1	30.4	87	35.2	77	38.8	85	43.0	60	67.1	22
1970	-5.6	79	-5.2	89	3.5	1	-5.7	1	-	-	14.5	67	18.1	1	33.6	1	27.5	94	36.3	81	40.7	94	49.3	63	62.5	17
1971	-13.9	85	-9.8	90	-2.7	1	-4.9	1	6.4	1	13.9	71	12.9	1	21.4	1	27.2	89	35.8	76	40.6	89	46.4	58	60.0	20
1972	-23.4	81	-18.6	90	-23.0	1	-12.2	1	5.2	1	16.6	67	0.6	1	43.1	1	28.5	88	36.2	79	37.9	91	47.7	59	61.8	18
1973	-17.5	88	-11.9	92	-6.2	1	-4.4	1	-	-	16.7	69	9.4	1	38.9	1	34.2	89	38.7	83	40.4	96	47.3	58	62.6	19
1974	-28.3	85	-21.9	92	-3.5	1	-7.7	1	33.7	1	17.4	70	0.1	1	-	-	33.9	88	39.8	84	38.8	94	49.7	61	61.1	15
1975	-23.3	85	-16.0	94	-14.7	1	-14.9	1	-	-	16.9	72	-1.1	1	37.4	1	30.2	93	36.1	82	41.6	97	46.5	62	67.1	19

1976	-19.5	86	-16.5	99	-19.0	4	0.9	3	11.6	2	18.1	73	10.5	4	14.8	1	32.6	93	38.4	88	42.8	99	48.5	68	66.6	17
1977	-27.4	82	-21.3	95	-19.0	3	-10.6	3	1.2	3	17.7	71	1.6	2	15.2	2	30.2	92	37.4	86	41.9	96	48.6	67	64.8	23
1978	-19.1	83	-16.0	93	-10.4	5	-8.8	4	9.3	3	18.2	64	4.1	3	45.0	2	30.3	91	36.2	84	41.7	89	47.1	60	67.6	17
1979	-14.4	74	-11.9	83	-12.1	2	-6.2	2	3.4	3	18.6	69	5.0	3	28.7	2	31.3	89	37.2	84	44.5	91	49.0	63	67.1	16
1980	-21.7	70	-14.9	81	-10.8	2	-1.0	4	17.1	3	21.2	60	3.2	2	40.5	2	33.4	81	39.1	72	45.0	79	50.0	57	66.1	13
1981	-14.3	61	-11.0	74	-3.7	3	1.0	4	25.1	2	20.3	54	0.2	5	37.1	3	33.9	72	39.3	66	43.9	71	47.7	54	62.2	10
1982	-17.3	63	-14.6	72	-10.5	4	-3.0	4	1.0	3	19.2	53	10.9	4	38.5	2	35.1	73	40.7	62	45.1	71	47.2	48	63.6	12
1983	-14.6	54	-11.0	67	0.3	3	2.1	4	-0.8	3	19.0	49	12.8	3	19.1	1	31.8	68	35.2	61	39.1	68	45.7	49	59.3	13
1984	-7.9	45	-6.1	55	-8.4	4	10.4	4	11.7	3	20.9	44	7.2	3	38.5	2	33.3	52	40.4	47	41.7	51	47.9	37	63.3	5
1985	-8.3	37	-9.5	47	0.5	4	1.0	6	11.3	3	20.0	36	8.0	4	45.9	1	33.1	43	42.6	38	46.9	41	51.1	28	71.2	5
1986	-5.9	37	-5.0	43	0.5	3	0.9	3	6.9	3	21.5	33	5.1	3	43.3	1	31.4	41	37.8	39	42.0	42	49.3	27	61.3	3
1987	-0.1	34	0.6	40	8.4	4	9.3	3	8.3	3	25.3	31	12.8	2	36.4	1	30.4	37	38.8	37	45.2	36	49.1	23	71.7	4
1988	-2.8	29	-0.9	33	1.0	3	7.4	3	17.0	3	20.9	27	11.1	2	-	-	29.7	33	37.0	33	42.7	31	44.8	22	72.1	4
1989	-17.5	27	-17.4	33	-6.0	4	-15.2	3	-2.5	3	11.1	21	5.1	3	28.9	1	31.0	31	36.3	30	38.5	30	41.8	18	49.1	3
1990	-21.1	25	-18.6	30	-20.6	4	-13.4	4	-4.6	4	14.7	24	1.3	4	-	-	32.1	28	39.1	27	43.5	30	47.5	19	54.9	4
1991	-15.1	11	-11.4	11	-10.1	4	-13.0	3	6.3	3	14.9	6	-0.6	4	40.9	2	28.6	11	41.4	9	42.2	7	50.2	9	69.5	1
1992	-13.4	11	-14.1	11	-6.9	7	-11.6	6	3.7	5	10.5	9	14.3	5	27.2	1	33.2	9	40.8	9	41.2	8	48.9	7	-	-
1993	-9.8	7	0.6	9	-0.4	4	2.2	3	0.8	4	16.3	7	12.1	5	29.2	1	30.9	10	36.3	7	43.1	7	52.9	5	52.3	3
1994	-17.3	68	-17.5	64	-13.5	56	-7.3	67	-3.4	53	-7.9	60	0.9	63	31.8	39	23.5	75	34.8	65	37.1	64	47.1	57	55.0	17
1995	-26.4	64	-20.3	65	-13.8	56	-7.5	62	-1.1	46	-8.0	61	7.6	61	28.1	33	24.8	72	32.0	58	38.2	57	41.4	60	52.9	23
1996	-7.7	69	-8.8	81	1.0	60	2.0	72	8.2	58	6.3	66	10.8	76	31.6	37	22.3	94	35.5	57	39.7	66	42.7	72	57.5	22
1997	-21.3	86	-20.0	91	-14.8	62	-7.7	92	-5.5	68	-6.5	73	5.7	80	31.3	53	30.2	102	39.8	73	43.6	84	45.5	81	54.0	31
1998	-24.7	64	-22.1	65	-15.1	48	-4.3	59	-9.7	38	-6.3	47	10.6	59	30.3	34	26.2	66	37.6	44	40.2	59	41.9	58	53.1	20
1999	-16.3	102	-15.9	118	-9.6	73	-6.4	115	-2.2	66	-7.6	86	2.4	111	23.2	50	23.3	115	34.8	80	37.6	103	42.9	90	53.7	27
2000	-21.4	71	-17.2	88	-13.5	57	-6.0	84	-5.1	62	-4.8	65	4.7	80	24.5	51	22.3	88	32.1	61	38.2	78	43.0	69	43.2	38
2001	-22.9	75	-22.9	76	-14.2	49	-6.6	63	-8.6	52	-6.9	66	1.7	71	29.1	33	18.4	70	31.4	51	40.4	63	39.2	58	49.4	38
2002	-26.0	57	-23.4	67	-16.1	48	-5.3	71	-9.0	56	-7.2	56	0.3	72	30.3	36	24.3	74	34.1	52	38.2	64	42.1	62	51.0	26
2003	-17.6	50	-16.6	55	-11.5	36	-5.9	51	-8.3	33	-6.0	42	1.1	53	27.6	26	23.3	49	34.0	41	39.0	39	38.7	50	51.0	16
2004	-21.0	48	-15.6	53	-6.7	38	-0.7	62	-0.1	43	0.9	46	4.3	62	31.6	36	24.8	62	32.9	49	38.7	48	38.4	57	51.0	22
2005	-4.0	44	-7.9	46	-0.9	34	0.9	46	0.5	35	2.7	34	4.6	46	27.1	18	21.9	50	35.4	40	40.1	41	40.6	37	54.7	19

2006	-11.2	54	-15.4	65	-2.5	45	0.5	62	0.4	44	1.7	45	6.3	64	25.6	40	20.5	72	32.9	48	38.5	52	43.2	50	50.5	24
2007	-24.5	45	-23.7	57	-17.4	32	-8.6	50	-13.0	45	-9.4	43	-0.5	50	23.9	28	19.6	57	30.3	36	38.8	47	42.1	44	51.4	21
2008	-22.4	42	-23.7	49	-17.0	27	-5.9	44	-10.6	35	-8.7	35	4.5	39	32.4	26	20.6	48	31.0	28	40.3	37	40.6	46	56.1	9
2009	-15.9	32	-16.0	37	-5.5	31	-3.1	37	-5.0	30	-4.8	31	9.4	33	28.3	27	20.8	38	30.8	29	40.7	33	40.8	35	54.1	11
2010	-11.6	22	-14.5	42	-7.7	45	-6.1	38	-3.2	34	-1.4	27	3.9	37	32.5	37	16.8	56	33.4	34	38.4	50	38.2	51	47.0	12

Table S3 Results of the generalized additive models (GAM) for the period 1828–2010 and weighted linear regression estimates of temporal trends in mean first arrival dates during 1978–2010. Species are listed in ascending order according to their mean first arrival day (FAD). Column labels: n - number of years, mean FAD - mean first arrival date for the given period, F - F-statistics, DE (%) - percentage of explained variation, year - regression estimates of mean first arrival against year. The effective degrees of freedom of the smoother in GAMs was optimized for each species (see Fig. S3) .

Species	1828–2010					1978–2010						
	n	mean FAD	F	DE (%)	P	n	mean FAD	year	SE	t	R2	P
<i>Alauda arvensis</i>	156	Mar 1	7.99	22.40	<.001	33	Mar 6	-0.166	0.122	-1.36	0.06	0.185
<i>Sturnus vulgaris</i>	155	Mar 6	1.83	10.60	0.090	33	Mar 7	-0.288	0.101	-2.85	0.21	0.008
<i>Vanellus vanellus</i>	131	Mar 13	2.89	16.40	0.008	33	Mar 13	-0.130	0.138	-0.94	0.03	0.353
<i>Motacilla alba</i>	166	Mar 14	7.10	25.00	<.001	33	Mar 18	-0.078	0.104	-0.75	0.02	0.460
<i>Columba palumbus</i>	127	Mar 19	5.15	25.60	<.001	33	Mar 22	-0.581	0.125	-4.64	0.41	<.001
<i>Turdus philomelos</i>	151	Mar 23	16.05	49.30	<.001	33	Mar 28	-1.066	0.123	-8.69	0.71	<.001
<i>Phoenicurus ochruros</i>	143	Mar 28	6.75	27.00	<.001	33	Mar 27	-0.119	0.086	-1.39	0.06	0.175
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	153	Apr 11	31.60	60.80	<.001	31	Apr 22	-0.297	0.098	-3.02	0.24	0.005
<i>Hirundo rustica</i>	140	Apr 16	12.37	46.60	<.001	33	Apr 17	-0.478	0.044	-10.82	0.79	<.001
<i>Delichon urbicum</i>	155	Apr 22	25.07	58.30	<.001	33	Apr 26	-0.234	0.042	-5.58	0.50	<.001
<i>Cuculus canorus</i>	167	Apr 26	17.11	48.10	<.001	33	May 1	-0.178	0.037	-4.83	0.43	<.001
<i>Apus apus</i>	149	May 3	6.97	28.70	<.001	33	May 5	-0.316	0.040	-7.82	0.66	<.001
<i>Coturnix coturnix</i>	148	May 15	9.47	39.40	<.001	32	May 17	-0.585	0.086	-6.80	0.61	<.001

Figure S2

Annual changes in mean monthly temperature extracted from Brázdil *et al.* (2012) for February (black), March (red) and April (blue) in the Czech Republic during 1828–2010.

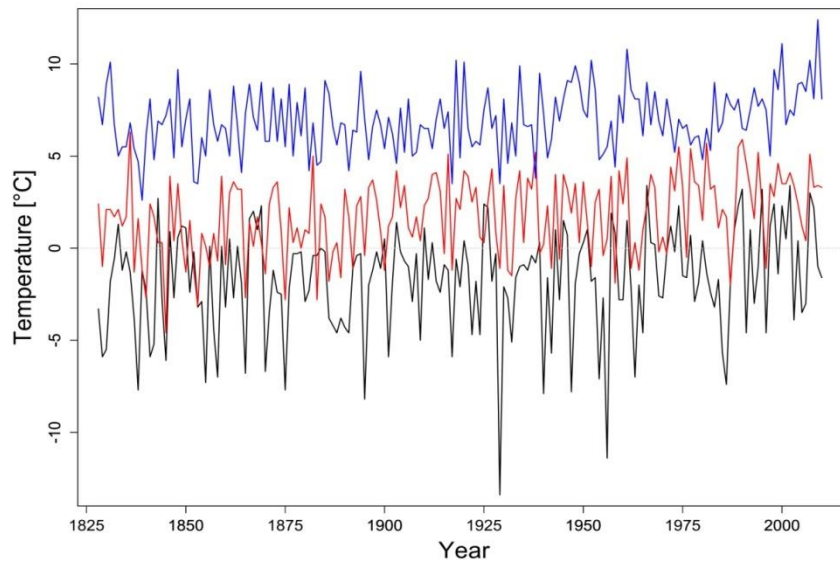
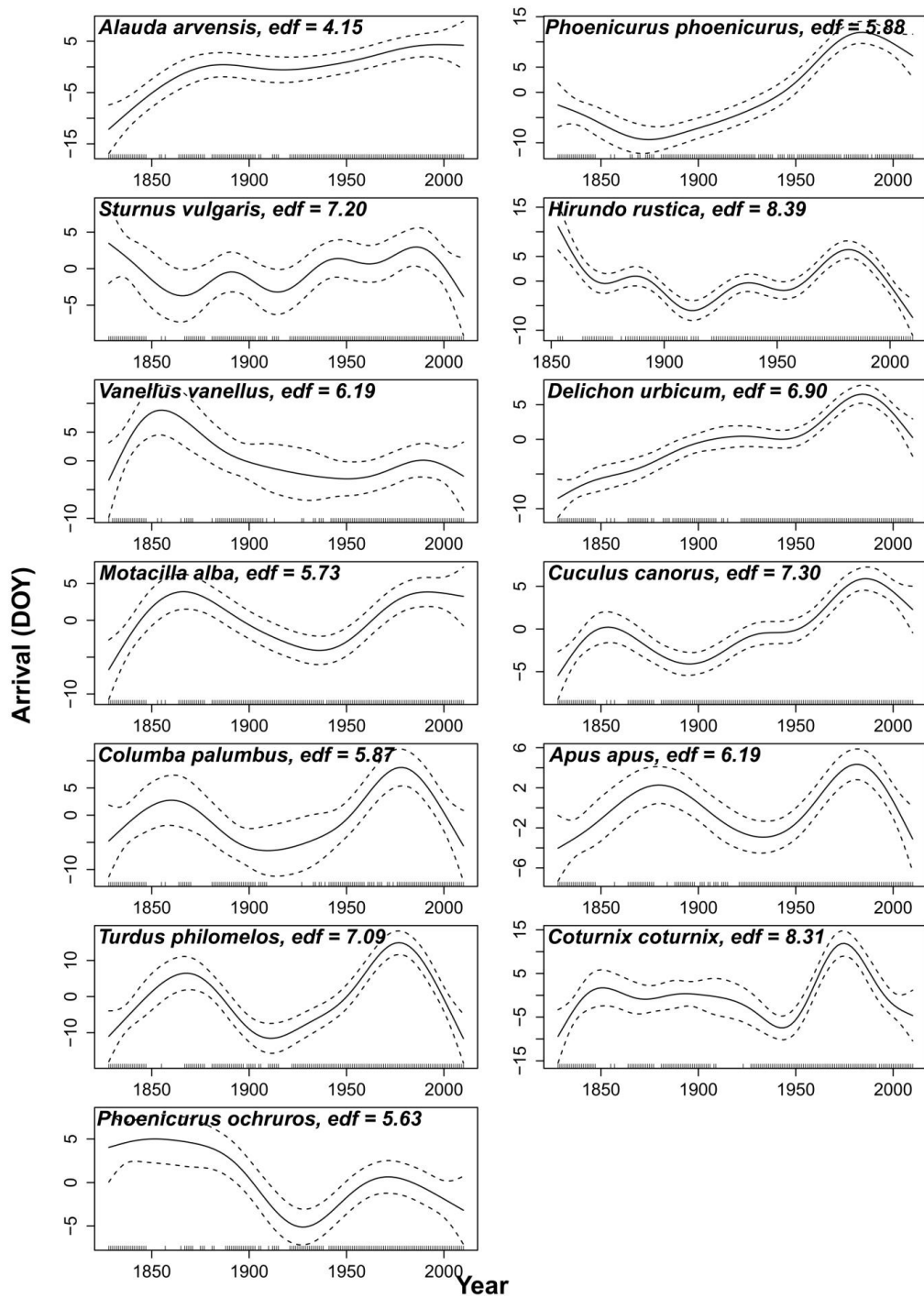


Figure S3

Changes in arrival dates obtained by GAM for the period 1828–2010 (in *Hirundo rustica* for the period 1853–2010). The optimal degrees of freedom (edf, following Zuur (2012)) for the smoother of each species is provided. The smoother is centred around zero.

References: Zuur A.F. (2012) Beginner's Guide to Generalized Additive Models. Highland Statistics. Newburgh.



PŘÍSPĚVEK IV

**Kolářová E, Hušek J, Nekovář J, Cepák J, Adamík P. Long-term patterns in avian life-cycle:
Arrival, onset of breeding and departure in three long-distance migrants. (*rukopis*)**

Long-term patterns in avian life-cycle: Arrival, onset of breeding and departure in three long-distance migrants

Eva Kolářová^a, Jan Hušek^b, Jiří Nekovář^c, Jaroslav Cepák^d, Peter Adamík^a

^a Palacký University, Faculty of Science, Department of Zoology and Laboratory of Ornithology,
17. listopadu 50, Olomouc, 77146, Czech Republic

^b Hedmark University College, Faculty of Applied Ecology and Agricultural Sciences, Elverum,
Norway

^c Czech Hydrometeorological Institute, Na Šabatce 17, Prague, 143 06, Czech Republic

^d National Museum, Bird Ringing Centre, Hornoměřolská 34, Prague, 102 00, Czech Republic

Paper type: Primary Research

Correspondence: Eva Kolářová, +420 776 801 500, evakolar@seznam.cz

Word count: 2922 (applies to the main body)

Abstract

Phenology of birds' arrivals is broadly studied topic related to current climate change. However, other important life events such as onset of breeding and departure should also be studied to get more complete picture of the changes in the whole annual cycle of the species. Therefore, we analysed mean first arrival dates (FAD) and mean last departure dates (LDD) in three long-distance migrants - barn swallow (*Hirundo rustica*), house martin (*Delichon urbicum*) and common swift (*Apus apus*) – between 1923 and 2009, and mean onset of breeding (BD) in *Hirundo rustica* between 1939 and 2009. In addition, we assessed carry-over effects on the population level between mean FADs and mean LDDs within the season and between seasons in all three species. We found delay in mean FADs from beginning of the data series but rapid advancements after 1970 in all three species. This together with slight advancements in their mean LDDs resulted in the prolongation of their residency time on breeding sites. Overall, the length of the interval between mean FAD and mean BD in the swallow slightly shortened across the period 1939–2009 but there was a clear pattern in prolongation since 1973 caused by rapid advancement of mean FAD. The arrivals in the swallow and the house martin were negatively correlated with departures within the season, which means that in years when the population arrived early in the spring it departed late in the same year and vice versa. Moreover, on between-years level when the population departed late in the given year, it arrived early in the spring in the following year. Our study demonstrates that studying several life events can help uncover how the annual life cycle of the species is influenced by climate change as a whole.

Key words: annual life cycle, carry-over effect, first arrival, last departure, long-distance migrant, migration, onset of breeding

1. Introduction

Spring migration is a crucial life event of the annual life cycle of an individual. There is consistent agreement about an advancement of the spring arrivals due to increasing temperature (Gordo 2007, Knudsen et al. 2011). However, in order to get a complete picture of the whole annual life cycle it is necessary to include also two other fundamental life events - the onset of breeding and autumn migration (Carey 2009). Especially the last one has been so far neglected from at least two reasons (Galliant et al. 2015). First, long and reliable phenological series for autumn migration are very rare. Second, variability in the timing of bird autumn migration implies that wider range of triggers might play a role in onset of this phenophase, which hampers the interpretation of findings (Adamík and Pietruszková 2008, Gordo 2007, Sparks et al. 2007, Tøttrup et al. 2006). Consequently, there are numerous studies well documenting spring migration but a lack of studies assessing the whole annual cycle (Galliant et al. 2015).

This issue is especially appealing in long-distance migrants. They are limited in responses to changing temperature due to their endogenous mechanisms controlling the onset of migration (Berthold 1996). This results in less advanced spring arrival compared to short-distance migrants (Gordo 2007, Kolářová et al. 2017). However, it seems that an inability to adequately advance their arrival to breeding sites is partly compensated by the shortening of the interval between arrival and onset of breeding. This was found in several long-distance migrants (Both and Visser 2001, Rubolini et al. 2007, Weidinger and Král 2007). This strategy enables them to begin the nesting as early as possible and thus potentially prolong their breeding season.

Another strategy how to prolong the breeding season is to postpone departure, which may be enabled by prolonged growing season. Benefits of this strategy can differ between species with different breeding and migratory strategies. Delay in departure was found in short-distance migrants (for both single and double brooded species). In contrast, long-distance migrants did not change their departure, provided they were facultatively double brooded species but advanced it provided they were strictly single brooded species (Jenni and Kéry 2003). The contrasting findings of advancement of departures in long-distance migrants and delaying them in short-distance migrants across several taxonomic groups were found also by other authors despite they did not include the breeding strategy (Filippi-Codaccioni et al. 2010, Lehikoinen and Jaatinen 2012, Mezquida et al. 2007, Sparks and Braslavská 2001).

In addition to the above-mentioned issues, departure is a subject of carry-over effects (Harrison et al. 2011). This implies that departure can be influenced by life events, which the individual has experienced during the season on the breeding site (within-season effect, Catry et al. 2013, Senner et al. 2014). At the same time these events can also influence the life events in the next season (between-seasons effect, Conklin et al. 2013). Previous study on 10 ringed long-distance migratory passerines showed a slightly negative relationship between timing of spring and autumn migration, which implies that individuals arriving early in the spring departed late in the

same season and vice versa (Thorup et al. 2013). Yet, this pattern was detected on individual level and it is not clear if it can be detected also on population level and on long temporal scale.

Here, we present an assessment of the temporal trends in spring arrival, onset of nesting and autumn departure in three long-distance migratory species. We assess the hypothesis of shortening the interval between arrival and onset of breeding in the barn swallow as a result of evolutionary pressure to track advancing spring phenology. Finally, we analyse potential carry-over effects between arrival and departure within the season and between seasons in all three species.

2. Material and methods

2.1 Phenological data

We studied temporal changes in spring and autumn phenology in three long-distance migratory bird species - common swift *Apus apus*, house martin *Delichon urbicum* and barn swallow *Hirundo rustica*. For each species we compiled time series of observation site-specific data on first arrival (FAD) and last departure dates (LDD) spanning the period 1923–2009 across the area of the Czech Republic (for detailed overview of data see SOM Table 1). FAD and LDD data were compiled from two sources - volunteer networks of Czech Hydrometeorological Institute (1923–2002) and Czech Society for Ornithology (1994–2009).

For the barn swallow we also compiled ringing data of nestlings during 1939–2009 and spatially covering the same area as FAD and LDD (SOM Table 1). Nestling ringing dates were shown to serve as a very good proxy of the timing of breeding dates (BD) as there is relatively short window (between 5th and 7th day after hatching) when ringers can ring the young nestlings (Hušek and Adamík 2008, Najnamová and Adamík 2009). All ringing data originate from the Czech Ringing Scheme ran by the National Museum in Prague.

The paper observation and ringing data were digitized and converted into the day of the year format (DOY; where January 1 = day 1). When there were two and more FAD and LDD observations per species from the same site and year we took the earliest one for FAD and the latest one for LDD. Next, we visualised the migratory data series by box plots and Cleveland dotplots and removed any outliers caused e.g. by mistyped values (Zuur et al. 2009). In addition, we excluded from analyses any values which were beyond the interval of ± 3 SD from the mean to eliminate the influence of outliers to which especially FAD are sometimes sensitive (Goodenough et al. 2015, Tryjanowski et al. 2005). This led to the exclusion of 1-2% of observations in each species (SOM Table 1). However, due to bimodal distribution of data this rule could not be applied in BD and we excluded only three unusually early dates. Next, we identified all years for which we did not obtain at minimum 5 observations for FAD, LDD and BD and excluded all data from these years.

2.2 Data analyses

FAD and LDD annual estimates for the entire Czech Republic were obtained by using mixed-effects models. To eliminate the effect of biased spatial sampling we considered year as a fixed

effect and site as a random effect for each species. The mixed-effects models were run in the R-package pheno (Schaber 2012).

Next, ordinary least squares regression weighted by square root of the number of observations per year was used to detect trends in FAD and LDD. However, an obvious non-linear temporal pattern was identified in mean FAD. Hence, we used piecewise linear regression weighted by square root of the number of observations per year to detect potential breakpoints of the temporal trends. After visual inspection we choose the range of the years for the break point and then iteratively run the linear model for each of the years. Year which had the lowest mean square error was chosen as a breakpoint. Then we fitted linear model for each of two segments of the time series (Crawley 2012). The annual duration of the stay on the breeding site was estimated as a time period between the mean FAD and mean LDD.

In order to assess change in the length of the interval between arrival and beginning of the breeding in the swallow we regressed the mean FAD estimates and the 10th percentile of BD against year. The length of the interval was calculated as the difference in days between these two phenophases for each year. Similarly, we assessed the changes in length of the interval between 10th and 90th percentile for BD in order to assess the changes in the length of the breeding season (Najmanová and Adamík 2009).

For an assessment of potential carry-over effects within season we regressed estimates from mixed-model for mean FAD against those for mean LDD from the same year t . To assess whether departures in year t were correlated with arrivals in year $t+1$, we regressed mean FAD_{t+1} against mean LDD_t . All these regressions were weighted by the square root of the number of observations per year.

3. Results

3. 1. Temporal trends in arrivals and departures

The overall temporal trends in mean FAD were similar for all three species (Fig. 1, Table 1). They showed a delay since 1920s which changed into strong advancement since 1970 in the swift, 1973 in the swallow and since 1980 in the house martin. As a consequence of advanced arrivals, the length of the breeding site residency extended markedly since the middle 1990s, especially for the swallow and the house martin. The LDD were slightly but constantly advancing in all species over the studied period. The most pronounced advancement was found in the swift with a shift of 14 days over the study period ($b = -0.17 \text{ d year}^{-1}$, $P = <.001$).

3. 2. The relationship between first arrival and onset of breeding in the barn swallow

Timing of 10th percentile of the BD shifted by $-0.15 \text{ d year}^{-1}$ ($SE = 0.04$, $P \leq .001$, Fig. 2) between 1939–2009. The temporal linear trend for mean FAD for the same period was $-0.01 \text{ d year}^{-1}$ ($SE = 0.03$, $P = 0.857$). The mean length of the interval between these two phenophases was 59 days ($SD = 8.00$, $n = 64$) and the interval shortened by 0.15 d year^{-1} ($SE = 0.05$, $P = 0.001$) across the period 1939–2009. The maximum length of the interval between mean FAD and mean BD of 89 days was recorded in 1944. Thereafter, the interval between these two phenophases was

constantly shortening until early 1990s. In 1993 the interval reached the minimum of 45 days. But since then there was a clear pattern in prolonging the interval up to 2009.

The temporal trend for 90th percentile of the BD was $-0.10 \text{ d year}^{-1}$ (SE = 0.05, P = 0.061). The mean length of the interval between 10th and 90th percentile was 58 days (SD = 9.35, n = 65) and showed slight trend of prolonging by 0.05 d year^{-1} (SE = 0.06, P = 0.402) during the period 1939-2009. The minimum length of the interval was detected in the year 1944. Since then until 1960s the length of the interval was slightly prolonging and followed subsequently by shortening between then and 1990s. During the last 20 years of the data there was a moderate trend in prolonging the length of the interval again.

In both cases the marked changes in the length of the intervals at the beginning of the data series were caused by the extreme value in the year 1944. When the value was removed, only slight bending appeared at the beginning but the course of both trends remained unchanged for the rest of the data series. The mean length was 59 days (SD = 7.12, n = 63) for the interval between mean FAD and 10th percentile of BD and 59 days (SD = 6.78, n = 64) for interval between 10th and 90th percentile of BD. Both intervals also shortened in the period 1939-2009. The interval between mean FAD and 10th percentile of BD by 0.12 d year^{-1} (SE = 0.04, P = 0.007) and between 10th and 90th percentile of BD by 0.02 d year^{-1} (SE = 0.04, P = 0.620).

3.3. Carry-over effects within and between seasons

Both within and between season dates were negatively correlated in the swallow and the house martin (Table 2, Fig. 3). The swift showed very weak positive relationship between arrival and departure in both time periods. The swallow showed the strongest relationship between departure and arrival within the same season ($b = -0.16$, P = 0.007), as well as between seasons ($b = -0.65$, P ≤ .001).

4. Discussion

We found a slight delay in arrivals over first decades of the time series and then a strong advancements since 1970 in the swift, since 1973 in the swallow and since 1980 in the house martin, respectively. This matches the previous findings of speeding up of spring migration since 1970s based on findings from several parts of Europe (Barrett 2011, Gordo 2005).

In the swallow we found slight shortening of the interval between first arrival and breeding date for the period 1939-2009. However, rapid advancement of the arrival in the swallow since 1973 ($b = -0.44 \text{ d year}^{-1}$, Table 1) caused that during the last decades the interval slightly prolonged ($b = -0.32 \text{ d year}^{-1}$, SE = 0.07, P ≤ .001 for BD during 1973–2009). The shortening of the period between arrival and onset of breeding is usually attributed to the long-distance migrants' effort to catch up the temporal loss caused by inappropriate timing of their arrival and track advancing spring phenology (Both and Visser 2001). Similar trends were found for the long-distance migrant collared flycatcher *Ficedula albicollis* by Weidinger and Král (2007, breaking point in 1980) in the Czech Republic and for the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Netherlands (Both and Visser 2001) but not in the UK (Goodenough et al. 2011). Another interesting result was that

strongly advanced arrivals were responsible for extended duration of the stay in the breeding grounds in the swallow and the house martin after ca. 1990. This might theoretically have led to increasing proportion of barn swallows capable of laying second clutch. However, we detected only negligible change in the length of the breeding period in the barn swallow and hence we could not confirm this hypothesis.

Next, we found constant trends in advancing of autumn departures over the whole period in all three species as was also shown in several long-distance migrants by previous studies (Beaumont et al. 2006, Fillippi-Codaccioni et al. 2010, Jenni and Kéry 2003, Mezquida et al. 2007, Sparks and Braslavská 2001). Departure advanced the most in the swift. In this species, autumn advancement even compensated the advancement in spring arrival. As a result the duration of the stay in the breeding sites did not prolong as in the other two species. Autumn advancements in long-distance migrants are usually explained by their need to cross Sahara before the onset of dry season. Recoveries of ringed birds from the Czech Republic support this hypothesis. They revealed that swifts wintered more south (South Africa) than swallows and house martins, which mainly wintered in central Africa. On the other hand, geolocator tracking showed that even small passerines were able to cross Sahara within a few days. This implies that Sahara is not such a vast barrier as was previously thought (Adamík et al. 2016, Ouwehand and Both 2016) and the need to cross it during some climatically favourable time window is perhaps not so pressing.

Nevertheless, the swift is strictly single-brooded species with a long period of parental care. According to Jenni and Kéry (2003) such species are expected to advance the departure more compared to species with one or two broods per year (e.g. swallow) and usually double brooded species (e.g. house martin). According to results for 20 species and over 100 000 individuals the multi-brooded species increased the durations of their breeding season by 0.43 d year^{-1} whereas single-brooded species decreased it by 0.44 d year^{-1} during 1970–2007 (Møller et al. 2010). In addition, the mean monthly air temperature in the Czech Republic in August increased the most during the period 1961–2005 (Brázdil et al. 2009). We therefore presume that conditions in the breeding sites improved and as a consequence the period of parental care shortened which resulted in advanced autumn departure.

Next, we for the first time analysed the relationship between arrival and departure on the population level. The departure was negatively associated with arrival in the swallow and the house martin within season, which means that in the years when population arrived early in the spring it also stayed longer in the autumn and vice versa. This might have been caused by conditions experienced during the breeding period on the breeding sites. We found similar negative association for these species also between seasons indicating that when the population departed late in a given year it arrived early in the spring of the next year. This can be result of the conditions experienced on wintering grounds and in passage areas as was found for several migratory species (Finch et al. 2014, Gordo and Sanz 2008, Saino et al. 2004). This type of studies is typically carried out on marked or ringed individuals, which enables to assess the repeatability of the patterns of migration on individual level. For example the same associations between arrival and departure were found in ringed individuals of passerines in Denmark by Thorup et al. (2013) and in Bewick's swans in the UK by Rees (1989), which demonstrates that our results on the population level have a support on the individual level.

Our study shows the relationships between three annual life events - spring arrival, onset of breeding and autumn departure. We found that all three long-distance migrants rapidly advanced their arrivals after 1970 and at the same time only slightly advanced their departures. This resulted in prolonging of their residency time in the breeding sites after ca. 1990. Next, we found that the length of the interval between arrival and onset of breeding in the swallow shortened but we did not detect any prolonging of the breeding period. Last, there were clear patterns in carry-over effects within and between seasons. As a whole, our results imply the limitation of assessing the individual phenophases in isolation and at the same time also provide new prospects in phenology, namely assessing the whole annual life cycle.

References:

- Adamík P, Emmenegger T, Briedis M, Gustafsson L, Henshaw I, Krist M, Laaksonen T, Liechti F, Procházka P, Salewski V, Hahn S (2016) Barrier crossing in small avian migrants: individual tracking reveals prolonged nocturnal flights into the day as a common migratory strategy. *Sci Rep* 6: 21560, Doi: 10.1038/srep21560
- Adamík P, Pietruszková J (2008) Advances in Spring but Variable Autumnal Trends in Timing of Inland Wader Migration. *Acta Ornithol* 43: 119–128
- Barrett RT (2011) Recent response to climate change among migrant birds in northern Norway. *Ring and Migration*. 26: 83–93
- Beaumont LJ, McAllan IAW, Highes L (2006) A matter of timing: changes in the first date of arrival and last date of departure of Australian migratory birds. *Glob Change Biol* 12: 1339–1354
- Berthold P (1996) *Control of Bird Migration*. Chapman & Hall, London
- Brázdil R, Chromá K, Dobrovolný P, Tolasz R (2009) Climate fluctuations in the Czech Republic during the period 1961–2005. *Int J Climatol* 29: 223–242
- Both C, Visser ME (2001) Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature* 411: 296–298
- Carey C (2009) The impacts of climate change on the annual cycles of birds. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364: 3321–3330
- Catry P, Dias MP, Phillips RA, Granadeiro JP (2013) Carry-over effects from breeding modulate the annual cycle of a long-distance migrant: and experimental demonstration. *Ecology* 94(6): 1230–1235
- Conklin JR, Battley PF, Potter MA (2013) Absolute consistency: Individual versus population variation in annual-cycle schedules of a long-distance migrant bird. *Plos One* 8: e54535
- Crawley MJ (2012) Piecewise Regression. *The R Book, Second Edition*, 485–489
- Filippi-Codaccioni O, Moussus J-P, Urcun J-P, Jiguet F (2010) Advanced departure dates in long-distance migratory raptors. *J Ornithol* 151: 687–694

Finch T, Pearce-Higgins JW, Leech DI, Evans KL (2014) Carry-over effects from passage regions are more important than breeding climate in determining the breeding phenology and performance of three avian migrants of conservation concern. *Biodivers Conserv* 23: 2427–2444

Galliant AS, Primack RB, Wagner DL (2015) Autumn, the neglected season in climate change research. *Tree* 30 (2015): 169–176

Goodenough AE, Hart AG, Elliot SL (2011) What prevents phenological adjustment to climate change in migrant bird species? Evidence against the "arrival constrain" hypothesis. *Int J Biometeorol* 55: 97–102

Goodenough AE, Fairhurst SM, Morrison JB, Cade M, Morgan PJ (2015) Quantifying the robustness of first arrival dates as a measure of avian migratory phenology. *Ibis* 157: 384–390

Gordo O (2007) Why are bird migration dates shifting? A review of weather and climate effects on avian migratory phenology. *Clim Res* 35: 37–58

Gordo O, Sanz JJ (2005) Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia* 146: 484–495

Gordo O, Sanz JJ (2008) The relative importance of conditions in wintering and passage areas of spring arrival dates: the case of long-distance Iberian migrants. *J Ornithol* 149: 199–210

Harrison XA, Blount JD, Inger R, Norris DR, Bearhop S (2011) Carry-over effects as drivers or fitness differences in animals. *J Anim Ecol* 80: 4–18

Hušek J, Adamík P (2008) Long-term trends in the timing of breeding and brood size in the red-backed shrike *Lanius collurio* in the Czech Republic, 1964–2004. *J Ornithol* 149(1): 97–103

Jenni L, Kéry M (2003) Timing of autumn bird migration under climate change: advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 1467–1471

Kolářová E, Matiu M, Menzel A, Nekovář J, Lumpe P, Adamík P (2017) Changes in spring arrival dates and temperature sensitivity of migratory birds over two centuries. *Int J Biometeorol*, Doi: 10.1007/s00484-017-1305-5

Knudsen E, Lindén A, Both C, Jonzén N, Pulido F, Saino N, Sutherland WJ, Bach LA, Coppack T, Ergon T, Gienapp P, Gill JA, Gordo O, Hedenström A, Lehikoinen E, Marra PP, Møller AP, Nilsson ALK, Péron G, Ranta E, Rubolini D, Sparks TH, Spina F, Studds CE, Sæther SA, Tryjanowski P, Stenseth NC (2011) Challenging claims in the study of migratory birds and climate change. *Biol Rev* 86: 928–946

Møller AP, Flensted-Jensen E, Klarborg K, Mardal W, Nielsen JT (2010) Climate change affects the duration of the reproductive season in birds. *J Anim Ecol* 79: 777–784

Lehikoinen A, Jaatinen K (2012) Delayed migration in northern European waterfowl. *J Ornithol* 153: 563–570

Mezquida ET, Villarán A, Pascal-Parra J (2007) Timing of autumn bird migration in Central Spain in light of recent climate change. *Ardeola* 54(2): 251–259

- Najmanová L, Adamík P (2009) Effect of climatic change on the duration of the breeding season in three European thrushes. *Bird Study* 56(3): 349-356
- Ouwehand J, Both C (2016) Alternative non-stop migration strategies of pied flycatchers to cross the Sahara desert. *Biol Lett* 12: 20151060
- Rees E (1989) Consistency in the timing of migration for individual Bewick's swans. *Anim Behav* 38: 384–393
- Rubolini D, Ambrosini R, Caffi M, Brichetti P, Armiraglio S, Saino N (2007) Long-term trend in first arrival and first egg laying dates of some migrant and resident bird species in northern Italy. *Int J Biometeorol* 51: 553–563
- Saino N, Szép T, Romano M, Rubolini D, Spina F, Møller P (2004) Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarter in trans-Saharan migratory bird. *Ecol Letters*, 7: 21–25
- Senner NR, Hochachka WM, Fox JW, Afanasyev V (2014) An exception to the rule: Carry-over effects do not accumulate in a long-distance migratory bird. *Plos One* 9: e86588
- Schaber J (2012) Pheno: Auxiliary functions for phenological data analysis. R package version 1.6. Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=pheno>
- Sparks TH, Braslavská O (2001) The effects of temperature, altitude and latitude on the arrival and departure dates of the swallow *Hirundo rustica* in the Slovak Republic. *Int J Biometeorol* 45: 212–216
- Sparks TH, Huber K, Bland RL, Crick HQP, Croxton PJ, Flood J, Loxton RG, Mason CF, Newnham JA, Tryjanowski P (2007) How consistent are trends in arrival (and departure) dates of migrant birds in the UK? *J Ornithol* 148: 503–511
- Thorup K, Vardanis Y, Tøttrup AP, Kristensen MM (2013) Timing of songbird migration: individual consistency within and between season. *J Avian Biol* 44: 486–494
- Tøttrup AP, Thorup K, Rahbek C (2006) Changes in timing of autumn migration in North European songbird populations. *Ardea* 94(3): 527–536
- Tryjanowski P, Kuźniak S, Sparks TH (2005) What effects the magnitude of change in first arrival dates of migrant birds? *J Ornithol* 146: 200–205
- Weidinger K, Král M (2007) Climatic effects on arrival and laying dates in a long-distance migrant, the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Ibis* 149: 836–847
- Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS (2009) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol Evol* 1: 3–14

Tables and Figures

Table 1 Piecewise linear regression of mean first arrivals to breeding sites (FAD) and linear regression of mean last departures (LDD) against year. Significant values ($P \leq 0.05$) are in bold.

Species	Breakpoint year	Regression slope			R ²	P-value
		before	after	without		
Arrival						
<i>Hirundo rustica</i>	1973	0.050	-0.442	–	0.52	<.001
<i>Delichon urbicum</i>	1980	0.152	-0.357	–	0.61	<.001
<i>Apus apus</i>	1970	0.131	-0.256	–	0.61	<.001
Departure						
<i>Hirundo rustica</i>	–	–	–	-0.012	0.01	0.369
<i>Delichon urbicum</i>	–	–	–	-0.017	0.03	0.153
<i>Apus apus</i>	–	–	–	-0.169	0.40	<.001

Table 2 Linear regression statistics of the relationship between mean FAD and mean LDD within season and between seasons. Significant values ($P \leq 0.05$) are in bold.

Species	Estimate	SE	t-value	R ²	P-value
Within season					
<i>Hirundo rustica</i>	-0.161	0.058	-2.776	0.08	0.007
<i>Delichon urbicum</i>	-0.145	0.074	-1.960	0.05	0.054
<i>Apus apus</i>	0.025	0.183	0.136	0.00	0.892
Between seasons					
<i>Hirundo rustica</i>	-0.650	0.193	-3.368	0.13	≤.001
<i>Delichon urbicum</i>	-0.425	0.177	-2.406	0.07	0.019
<i>Apus apus</i>	0.000	0.082	-0.005	0.00	0.996

Figure 1 Temporal trends in mean first arrival dates (FAD) and mean last departure dates (LDD) in the Czech Republic for three long-distance migrants (1923–2009). Piecewise regression is shown for arrivals while ordinary least squares regression for departures. FAD and LDD are expressed in day of the year format (DOY). The residency time in the breeding site is an annual difference between mean FAD and mean LLD in days.

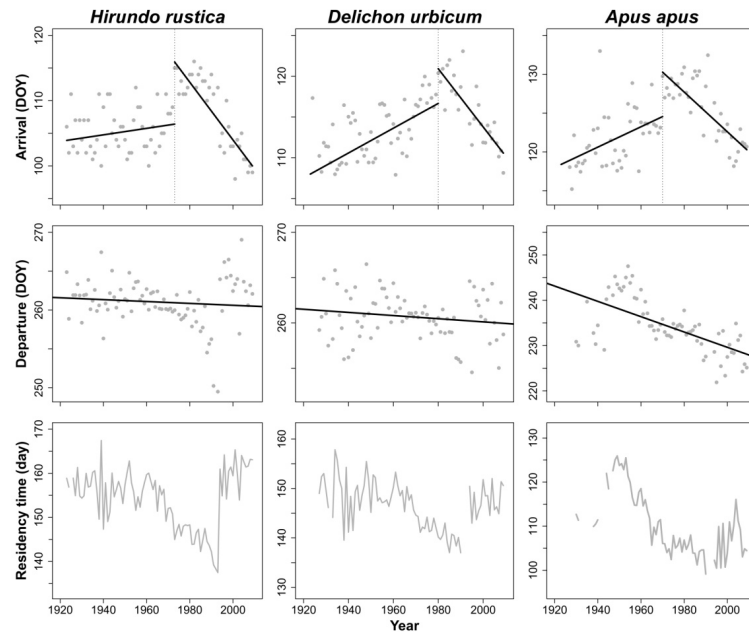


Figure 2 Changes in the barn swallow phenology. The temporal trends in mean first arrival dates (FAD, black dots) and 10th percentile of the breeding date (BD, grey dots) across the period 1939–2009. The solid black line illustrates the smoothed length of the interval between mean FAD and 10th percentile of BD with the mean of 59 days (right y axis). The solid grey line illustrates the smoothed length between 10th and 90th percentile of BD with the mean of 58 days (BD, right y axis). Both lines were smoothed with the degree of 3 by function scatter.smooth from library stats in R.

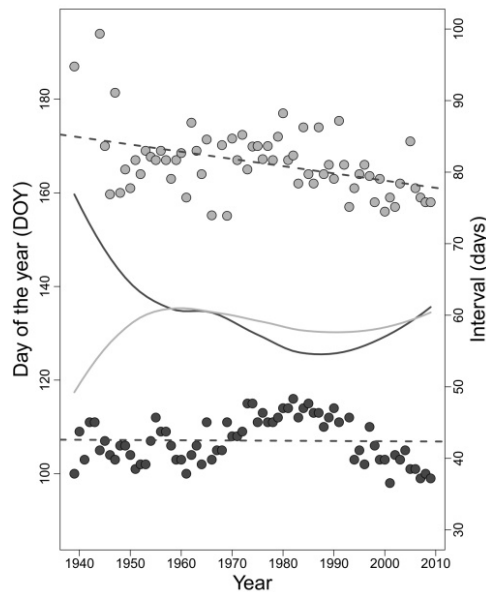
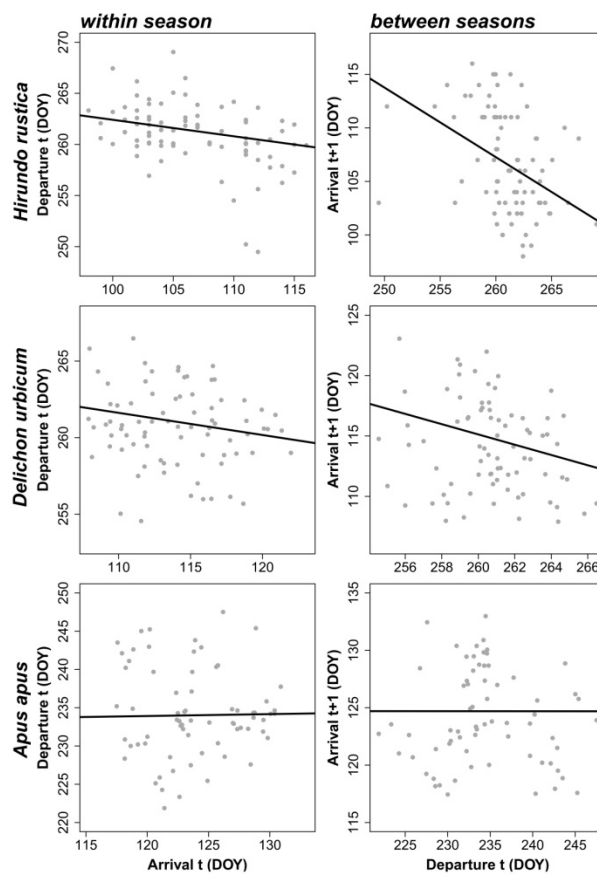


Figure 3 The relationship between mean first arrival (FAD) and mean last departure (LDD) within season and between seasons in three long-distance migrants. The species are ordered according to their mean FAD. The dates are given in day of the year format (DOY).



SOM Table 1 An overview of primary and used data for three variables – first arrival date (FAD), last departure date (LDD) and breeding date (BD). Species are listed in ascending order according to their mean FAD and for each of them is given number of records (n), time span and length of the time series (Years). In addition, the number of removed incorrect values, those beyond the interval $\pm 3SD$ from mean and those from years which did not meet a criterion of minimum of 5 observations per year are given.

Species	Primary data							Used data				
	n	Time span	Years	Incorrect (n)	$\pm 3 SD$ (n)	Min. 5 obs (n)	Total removed (n)	n	Time span	Years	Mean	SD
FAD												
<i>Hirundo rustica</i>	14056	1923-2009	87	6	122	4	132	13924	1923-1991	86	105.5	9.10
		-	-	-	-	-	-		1993-2009	-	-	-
<i>Delichon urbicum</i>	5176	1923-2009	87	2	52	12	66	5110	1924	82	113.8	11.18
		-	-	-	-	-	-		1927-1991	-	-	-
		-	-	-	-	-	-		1994-2009	-	-	-
<i>Apus apus</i>	3583	1923-2009	87	1	62	17	80	3503	1927-1936	80	124.2	10.70
		-	-	-	-	-	-		1938-1991	-	-	-
		-	-	-	-	-	-		1994-2009	-	-	-
LDD												
<i>Hirundo rustica</i>	10663	1923-2009	87	17	123	7	147	10516	1923-1924	85	261.7	10.77
		-	-	-	-	-	-		1926-1991	-	-	-
		-	-	-	-	-	-		1993-2009	-	-	-
<i>Delichon urbicum</i>	3145	1923-2009	87	6	39	20	65	3080	1927-1931	74	260.3	10.89
		-	-	-	-	-	-		1933-1990	-	-	-
		-	-	-	-	-	-		1994-2009	-	-	-
<i>Apus apus</i>	2089	1924-2009	86	7	21	44	72	2017	1930-1931	69	232.8	18.51
		-	-	-	-	-	-		1935	-	-	-
		-	-	-	-	-	-		1938-1940	-	-	-
		-	-	-	-	-	-		1943-1945	-	-	-
		-	-	-	-	-	-		1947-1990	-	-	-
		-	-	-	-	-	-		1994-2009	-	-	-
BD												

<i>Hirundo rustica</i>	17930	1938-1940	69	3	0	9	12	17918	1939	65	189.4	23.71
		1943-2003	-	-	-	-	-		1944-1966	-	-	-
		2005-2009	-	-	-	-	-		1968-2003	-	-	-
									2005-2009	-	-	-

Bibliografická identifikace:

Jméno a příjmení autora: Eva Kolářová

Název práce: Dlouhodobé změny ve fenologii rostlin a živočichů střední Evropy

Název práce anglicky: Long-term patterns in central European plant and animal phenology

Typ práce: Doktorská disertační práce

Pracoviště: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř, PŘF UP v Olomouci

Vedoucí práce: Mgr. Peter Adamík, Ph.D.

Studijní program: P1527 Biologie

Studijní obor: Zoologie

Rok obhajoby práce: 2017

Počet stran: 34

Počet příloh: 4

Jazyk: český a anglický

Abstrakt:

Klimatická změna a její dopady na ekosystémy jsou v dnešní ekologii hojně diskutovaným tématem. Jednou z oblastí kde pozorujeme výrazný vliv změny klimatu je načasování životních událostí druhů, tzv. fenologie. Přes veškerou pozornost a množství prací, které se fenologii věnují, stále nebyly plně vysvětleny některé aspekty změn v načasování životních událostí. Jedním z důvodů je, že většina prací je založena na časových řadách, které jsou dlouhé jen několik desetiletí, což značně omezuje naše poznatky o změnách, které probíhají na delším časovém měřítku. Předložená práce se proto snaží zhodnotit fenologické změny dřevin a ptáků v České republice od 1. poloviny 19. století po současnost a přispět tak k poznání ekologických změn na delší časové škále.

Je obecně známo, že načasování životních fází u rostlin je výrazně ovlivněno teplotou. Naše znalost reakcí mnoha méně studovaných dřevin na měnící se klima je však značně limitovaná. Ve studii zahrnující 18 druhů dřevin jsem zjistila dřívější nástup jarních fenofází (např. počátek olistování a kvetení) a naopak pozdější nástup podzimních fenofází (např. žloutnutí a opad listí), a to především od poloviny 70. let 20. století, což vedlo k celkovému prodloužení vegetační sezóny v průměru o 23,8 dne u 11 druhů dřevin za období posledních 35 let. Nejvýraznější

posuny v načasování fenofází jsem zjistila u krátkověkých raně sukcesních druhů, což je vysvětlováno odlišnými mechanismy, které ukončují dormanci v porovnání s pozdně sukcesními dlouhověkými druhy.

Obdobně jako u dřevin, jarní přílety ptáků byly uspíšeny a podzimní odlety byly u některých druhů spíše opožděny a to především od 70. let 20. století. Přes velkou variabilitu v příletech během celého studovaného období 1828–2010 a přes jasný recentní trend dřívějších příletů jsem zjistila, že některé druhy přilétaly v minulosti (v 1. pol. 19. století) dokonce dříve než dnes. Přestože se uvádí, že dálkoví migranti jsou v porovnání s migranty na krátkou vzdálenost v načasování svého jarního příletu značně rigidní, výsledky prezentované práce tento předpoklad jednoznačně nepotvrzují. U dálkového migranta vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) jsem zjistila, že tento druh zkracuje délku mezi příletem a počátkem hnízdění, což je jednou z možností, jak dohnat časovou ztrátu způsobenou pozdním příletem a udržet tak krok s uspíšeným nástupem jara a potravní nabídkou. Přes prodloužení délky setrvání na hnízdišti způsobené uspíšenými přílety a opožděnými odlety se však nepotvrdilo, že by se u tohoto druhu výrazně prodlužovala i délka hnízdní sezóny.

Předložená studie ukazuje, že analýza dlouhodobých historických záznamů o fenologii dřevin a ptáků může poskytnout nové poznatky o vztazích mezi organismy a měnící se teplotou, což je ve světle probíhající klimatické změny velmi aktuální.

Klíčová slova: dálkový migrant, fenologie, migrační strategie, migrant na krátkou vzdálenost, teplota, změna klimatu, životní strategie

Univerzita Palackého v Olomouci
Katedra zoologie a ornitologická laboratoř

Dlouhodobé změny ve fenologii rostlin a živočichů střední Evropy

Autoreferát doktorské disertační práce

Eva Kolářová

Doktorský studijní program Biologie
Studijní obor Zoologie

Vedoucí práce: Mgr. Peter Adamík, Ph.D.

Ithaca 2017

Autoreferát disertační práce

Uchazeč: **Mgr. Eva Kolářová**

Název práce: Dlouhodobé změny ve fenologii rostlin a živočichů střední Evropy

Studijní program: P1527 Biologie

Studijní obor: Zoologie

Vedoucí práce: **Mgr. Peter Adamík, Ph.D.**

Oponenti: **Doc. Mgr. Jiří Reif, Ph.D.**
Ústav pro životní prostředí
Přírodovědecká fakulta
Univerzita Karlova
Praha

Ing. Lenka Bartošová Ph.D.
Ústav agrosystémů a bioklimatologie
Agronomická fakulta
Mendelova univerzita
Brno

Obhajoba disertační práce se koná dne..... v hodin v učebně č. na Katedře zoologie a ornitologické laboratoři Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci, 17. listopadu 50, Olomouc. Na stejné adrese se lze také seznámit s disertační prací a posudky.

OBSAH

1. ABSTRAKT DISERTAČNÍ PRÁCE	1
2. ÚVOD	3
3. CÍLE PRÁCE.....	6
4. PŘEHLED VÝSLEDKŮ.....	7
5. ABSTRAKTY PRACÍ.....	8
6. LITERATURA.....	11
CURRICULUM VITAE	14

1. ABSTRAKT DISERTAČNÍ PRÁCE

Klimatická změna a její dopady na ekosystémy jsou v dnešní ekologii hojně diskutovaným tématem. Jednou z oblastí kde pozorujeme výrazný vliv změny klimatu je načasování životních událostí druhů, tzv. fenologie. Přes veškerou pozornost a množství prací, které se fenologii věnují, stále nebyly plně vysvětleny některé aspekty změn v načasování životních událostí. Jedním z důvodů je, že většina prací je založena na časových řadách, které jsou dlouhé jen několik desetiletí, což značně omezuje naše poznatky o změnách, které probíhají na delším časovém měřítku. Předložená práce se proto snaží zhodnotit fenologické změny dřevin a ptáků v České republice od 1. poloviny 19. století po současnost a přispět tak k poznání ekologických změn na delší časové škále.

Je obecně známo, že načasování životních fází u rostlin je výrazně ovlivněno teplotou. Naše znalost reakcí mnoha méně studovaných dřevin na měnící se klima je však značně limitovaná. Ve studii zahrnující 18 druhů dřevin jsem zjistila dřívější nástup jarních fenofází (např. počátek olistování a kvetení) a naopak pozdější nástup podzimních fenofází (např. žloutnutí a opad listí), a to především od poloviny 70. let 20. století, což vedlo k celkovému prodloužení vegetační sezóny v průměru o 23,8 dne u 11 druhů dřevin za období posledních 35 let. Nejvýraznější posuny v načasování fenofází jsem zjistila u krátkověkých raně sukcesních druhů, což je vysvětlováno odlišnými mechanismy, které ukončují dormanci v porovnání s pozdně sukcesními dlouhověkými druhy.

Obdobně jako u dřevin, jarní přílety ptáků byly uspíšeny a podzimní odlety byly u některých druhů spíše opožděny a to především od 70. let 20. století. Přes velkou variabilitu v příletech během celého studovaného období 1828–2010 a přes jasný recentní trend dřívějších příletů jsem zjistila, že některé druhy přilétaly v minulosti (v 1. pol. 19. století) dokonce dříve než dnes. Přestože se uvádí, že dálkoví migranti jsou v porovnání s migranty na krátkou vzdálenost v načasování svého jarního příletu značně rigidní, výsledky prezentované práce tento předpoklad jednoznačně nepotvrzují. U dálkového migranta vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) jsem zjistila, že tento druh zkracuje délku mezi příletem a počátkem hnízdění, což je jednou z možností, jak dohnat časovou ztrátu způsobenou pozdním příletem a udržet tak krok s uspíšeným nástupem jara a potravní nabídkou. Přes prodloužení délky setrvání na hnízdišti způsobené uspíšenými přílety a opožděnými odlety se však nepotvrdilo, že by se u tohoto druhu výrazně prodlužovala i délka hnízdní sezóny.

Předložená studie ukazuje, že analýza dlouhodobých historických záznamů o fenologii dřevin a ptáků může poskytnout nové poznatky o vztazích mezi organismy a měnící se teplotou, což je ve světle probíhající klimatické změny velmi aktuální.

Klíčová slova: dálkový migrant, fenologie, migrační strategie, migrant na krátkou vzdálenost, teplota, změna klimatu, životní strategie

2. ÚVOD

Vliv klimatických změn na fenologii dřevin

Z důvodu svého sesilního života, je rozvoj jednotlivých životních fází u rostlin teplotou velmi silně ovlivněn (Badeck a kol. 2004). Tohoto silného vztahu si lidé všimli již před několika staletími. V Japonsku je již od roku 705 n. l. zaznamenáváno kvetení třešně a je tak považováno za nejstarší známou dochovanou fenologickou řadu na světě (Sekiguti 1969). Nejstarší evropské fenologické řady pro rostliny byly zaznamenávány rodinou Marshamových z Norfolku v Anglii po více jak dvě století od roku 1736 do roku 1947 (Sparks a Carey 1995). Tyto i řada dalších dlouhodobých fenologických řad byly podkladem pro rozsáhlé meta-analýzy dat z celé Evropy. Tyto se obvykle shodují, že nástup jarních fenofází rostlin je v posledních desetiletích výrazně uspíšen a naopak podzimní fenofáze se spíše opožďují (Ahas a kol. 2002, Menzel a Fabian 1999, Menzel a kol. 2006a, Schwartz a kol. 2006). Přímým důsledkem je prodloužení vegetační sezóny až o několik dní za dekádu (Gordo a Sanz 2009, Menzel a Fabian 1999, Schaber a Badeck 2005). Studie z jednotlivých zemí Evropy tyto trendy potvrzují a dokreslují rozsah změn na lokální úrovni. Například Fitter a Fitter (2002) zjistili u 385 z 557 rostlin Velké Británie dřívější počátek kvetení v průměru o 4,5 dne během let 1991–2000 v porovnání s obdobím 1954–1990. A podle Gordo a Sanz (2009) od poloviny 70. let nastal u některých jarních fenofází stromů a keřů ve Španělsku počátek dokonce až o 0,59 dne za rok.

Dřeviny v porovnání s bylinami vykazují menší posuny v načasování fenofází (Root a kol. 2003). Avšak celkové trendy na většině území Evropy jsou v souladu s výše popsánytmi tj. jarní fenofáze nastupují dříve, podzimní později a celková délka vegetační sezóny se prodlužuje (Defila a Clot 2001, Linkosalo a kol. 2009, Menzel a kol. 2001, Schaber a Badeck 2005, Sparks a Menzel 2002, Sparks a kol. 2009). V případě stromů však teplota není jediným faktorem, který ovlivňuje nástup jarních fenofází jako je kvetení a olisťování. Jako garance před předčasným ukončením dormance jsou dřeviny mimo teploty sensitivní i k fotoperiodě a jarovizaci (Körner a Basler 2010, Fu a kol. 2015). Kombinace těchto mechanismů umožňující nástup jarních fenofází je druhově specifická. Základní rozdíl je však možný pozorovat již na úrovni skupin dlouhověkých (K-strategie) a krátkověkých dřevin (r-strategie). Krátkověké raně sukcesní dřeviny, které jsou v temperátní zóně původní (např. habr rodu *Carpinus*) jsou po projití jarovizací k teplotě plně sensitivní. Naopak, dlouhověké pozdně sukcesní dřeviny (např. rod buk *Fagus*) potřebují k nástupu jarních fenofází, aby byly naplněny všechny tři podmínky tj. rostlina prošla jarovizací, fotoperioda byla dostatečně dlouhá a teplota dostatečně vysoká (Körner

a Basler 2010). Toto bylo experimentálně potvrzeno u 14 druhů běžných evropských dřevin, které zastupovaly dvě výše zmíněné strategie (Basler a Körner 2012, detailněji u čtyř druhů viz Basler a Körner 2014, Caffarra a Donnelly 2011). To však limituje možnosti reakce dlouhověkých dřevin na měnící se klima a zároveň to poskytuje kompetiční výhodu raně sukcesním nebo nepůvodním druhům. Ty v mnoha případech potřebují pro spuštění nástupu jarních fenofází pouze dostatečně vysokou teplotu.

Studie, které se věnují časování podzimních fenofází se většinou shodují na opoždujícím se trendu nástupu některých fenofází jako je žloutnutí listů a jejich opad (neplatí pro zrání plodů, Menzel a kol. 2006b). Avšak tyto posuny nejsou natolik výrazné jako u jarních fenofází. Toto je společným znakem řady studií, které hodnotí posuny v podzimních fenofázích jako nevýrazné a poměrně vágní (Defila a Clot 2001, Gordo a Sanz 2009, Menzel a kol. 2001, Schaber a Badeck 2005). Tento fakt je rovněž kvantifikován v meta-analýze Menzel a kol. (2006a) z dat o 542 druzích rostlin a 19 druzích živočichů z 21 zemí Evropy (1971–2000), podle které způsobí oteplení o 1°C uspíšení jarních fenofází o 2,5 dne, ale opoždění podzimních jen o 1 den. Toto je z části připisováno nedostatku a menší kvalitě vstupních dat o podzimních fenofázích, které jsou hůře definovatelné a patrně více podléhají subjektivnímu posouzení konkrétního pozorovatele. Ale také faktu, že podzimní fenofáze nejsou spouštěny jen jedním dominantním spouštěčem, ale že do nástupu podzimních fenofází je zapojeno více proměnných, což zvyšuje variabilitu v jejich nástupu (Estrella a Menzel 2006).

Vliv klimatických změn na fenologii ptáků

Ptáci jsou jednou z nejvíce studovaných skupin živočichů vůbec, proto je rovněž vliv změny klimatu na časování jejich migrace hojně studovaným tématem. V souladu s faktem o dřívějším nástupu jarních fenofází panuje shoda, že i jarní přílety ptáků ze zimovišť na hnízdiště se vlivem zvýšené teploty v jarních měsících za několik posledních dekád uspíšily (Gordo 2007, Lehikoinen a kol. 2006).

Uspíšení je patrné u řady migrujících druhů z různých taxonomických skupin. Co se však zdá být rozhodující je migrační strategie druhu tj. zda se jedná o druh, který je dálkovým migrantem (zimoviště se nachází v tropické Africe a jižněji) nebo jestli se jedná o druh, který zimuje na území Evropy případně severní Afriky. Bylo zjištěno, že druhy zimující jen v rámci Evropy a severní Afriky jsou schopny svůj jarní přílet uspíšet daleko více v porovnání s dálkovými migranty, což jim umožňuje lépe držet tempo s uspíšeným nástupem jara (Gordo 2007). Příčina těchto odlišných reakcí je obvykle připisována míře, do jaké jsou obě skupiny schopny být sensitivní k teplotě a fotoperiodě. Počátek

jarní migrace dálkových migrantů je díky jejich vyladění endogenních procesů kontrolován především délkou fotoperiody a je tedy relativně rigidní. Migranti na krátkou vzdálenost však mohou využít výrazných teplotních korelací mezi zimovištěm a hnízdištěm a jejich migrace je tedy více kontrolována teplotou (Berthold 1996, Gwinner 1996). To jim umožňuje v porovnání s dálkovými migranty lépe reagovat na měnící se klima a následně přesněji synchronizovat svůj přilet s nástupem jara.

Lépe načasovaný dřívější jarní přilet přináší řadu výhod. Kromě lepší synchronizace s uspišenými jarními fenofáze rostlin a hmyzu, je to dále například možnost zisku lepšího teritoria a zvýšení šance na další zahnízdění (Forstmeier 2002, Jonzén a kol. 2006a, Kokko 1999). Možností, jak částečně dohnat časovou ztrátu způsobenou u dálkovým migrantů pozdějším přiletem je zkrátit interval mezi přiletem a zahnízděním (Both a Visser 2001, Weidinger a Král 2007). I přesto však řada dálkových migrantů vykazuje populační pokles, připisovaný právě jejich neschopnosti lépe synchronizovat svůj přilet s dřívějším nástupem jara na hnízdištích (Both a kol. 2010, Heldbjerg a Fox 2008).

Příspěvek IV se mimo analýzy přiletů věnuje i odletům, které byly po dlouhou dobu fenology opomíjené (Gallinat a kol. 2015), ale z pohledu celoročního životního cyklu jsou pro druh zásadní. Dřívější přilet společně s opožděným odletem vedou k prodloužení periody setrvání na hnízdišti a u některých druhů mohou vést ke zvýšení šance na opakované zahnízdění. Jenni a Kéry (2003) zjistili, že dálkoví migranti svůj podzimní odlet spíše uspišují a naopak migranti na krátkou vzdálenost odlet odkládají, což bylo potvrzeno i některými dalšími studii na různých taxonomických skupinách (Filippi-Codaccioni a kol. 2010, Lehtikoinen a Jaatinen 2012). Obecně je přijímáno vysvětlení, že dálkoví migranti uspišují svůj odlet proto, aby nehostinnou oblast Sahary překonali dřív než nastane suché období (Jenni a Kéry 2003). Toto je však ve světle dat získaných ze sledování migrace pomocí geolokátorů zpochybněno. I drobní pěvci jsou schopni Saharu překonat v rámci desítek hodin a nezdá se tedy, že by pro ně byla tak velkou bariérou, jako se předpokládalo dříve (Adamík a kol. 2016, Ouwehand a Both 2016). Další možná vysvětlení bude tedy nutné hledat v životních historiích jednotlivých druhů a to především v počtech jejich zahnízdění během roku, jak naznačují Jenni a Kéry (2003).

3. CÍLE PRÁCE

Od 90. let, kdy fenologie zažívá svou renesanci v souvislosti s výzkumem změn klimatu, vznikly již desítky prací, které se zabývají posuny načasování životních fází. Přesto jsou oblasti, kde ještě není řada otázek zodpovězena. Tato práce si klade za cíl přispět k diskusi o vlivech změn klimatu na dřeviny a ptáky České republiky v dlouhodobém měřítku desítek a více let.

Dílčí cíle mé disertační práce jsou:

Fenologie dřevin (Příspěvek I)

- Na modelové skupině 18 dřevin zhodnotit časové změny v počátku 8 fenologických fází v období 1946–2010.
- Na modelové skupině 18 dřevin zhodnotit časové změny v délce trvání 8 fenologických fází v období 1946–2010.
- Na modelové skupině 11 druhů dřevin zhodnotit časové změny v délce trvání vegetační sezóny v období 1946–2010.

Fenologie ptáků (Příspěvek II, III, IV)

- Zpracovat a analyzovat fenologická data o příletech ptáků v období 1828–1847 a porovnat je s recentními příletovými daty z let 1991 až 2010.
- Sestavit fenologickou časovou řadu příletu 13 druhů ptáků v období 1828–2010, analyzovat časové trendy příletů a zhodnotit změny v teplotní sensitivitě druhů ve sledovaném období s ohledem především na jejich migrační strategii a měnící se klima.
- Na modelové skupině tří dálkových migrantů (jiříčka obecná *Delichon urbicum*, rorýs obecný *Apus apus*, vlaštovka obecná *Hirundo rustica*) zhodnotit časové trendy v příletech a odletech s ohledem na jejich životní historie a zhodnotit korelace mezi přílety a odlety v rámci sezóny a mezi sezónami (tzv. carry-over efekt) v období 1923–2009.
- Na modelovém druhu vlaštovka obecná zhodnotit časování tří životních událostí - příletu, počátku hnízdění a jeho délky a odletu v období 1939–2009.

4. PŘEHLED VÝSLEDKŮ

Fenologie dřevin

- K největším změnám v načasování fenofází u 18 zkoumaných druhů dřevin došlo po roce 1976.
- Nástup jarních fenofází (např. počátek olistování a kvetení) se během studovaného období uspišoval a naopak nástup podzimních fenofází (např. žloutnutí a opad listí) se spíše opožďoval, což vedlo k prodloužení vegetační sezóny u 11 druhů dřevin v průměru o 23,8 dne za období 1976–2010.
- Raně sukcesní krátkověké druhy dřevin vykázaly větší změny v načasování fenofází než pozdně sukcesní dlouhověké druhy.

Fenologie ptáků

- K největším změnám v načasování příletů došlo od 70. let 20. století.
- Přílety se za studované období uspišovaly, naopak odlety u tří druhů dálkových migrantů se mírně opožďovaly, což vedlo k prodloužené délky pobytu na hnízdišti.
- Některé druhy přilétaly dříve v 1. polovině 19. století než v nyní, a to i přes silný trend k dřívějšímu příletu v posledních dekadách.
- Teplotní sensitivita u 13 druhů ptáků byla jen mírně větší v klimaticky teplém období ($-1.70 \pm \text{SD } 0,47 \text{ dne/}^\circ\text{C}$) než ve studeném ($-1.42 \pm \text{SD } 0,89 \text{ dne/}^\circ\text{C}$).
- Přestože se celková délka pobytu na hnízdišti u vlaštovky obecné prodloužila, prodloužení délky hnízdní sezóny bylo zanedbatelné.
- Byl nalezen negativní vztah mezi přílety a odlety v rámci jedné sezóny tzn. v letech kdy populace přiletěla na hnízdiště brzo, tak na podzim svůj odlet z hnízdiště opozdila a naopak. Stejný vztah byl nalezen i mezi sezónami tzn. pokud populace odletěla pozdě na podzim v daném roce, pak přiletěla brzo na jaře následujícího roku a naopak.

5. ABSTRAKTY PRACÍ

PŘÍSPĚVEK I

Kolářová E, Nekovář J, Adamík P (2014) Long-term temporal changes in central European tree phenology (1946–2010) confirm the recent extension of growing seasons. International Journal of Biometeorology. 58(8): 1739–1948.

One of the ways to assess the impacts of climate change on plants is analyzing their long-term phenological data. We studied phenological records of 18 common tree species and their 8 phenological phases, spanning 65 years (1946–2010) and covering the area of the Czech Republic. For each species and phenophase we assessed the changes in its annual means (for detecting shifts in the timing of the event) and standard deviations (for detecting changes in duration of the phenophases). The prevailing pattern across tree species was that since around the year 1976, there has been a consistent advancement of the onset of spring phenophases (leaf unfolding and flowering) and subsequent acceleration of fruit ripening, and a delay of autumn phenophases (leaf colouring and leaf falling). The most considerable shifts in the timing of spring phenophases were displayed by early-successional short-lived tree species. The most pronounced temporal shifts were found for the beginning of seed ripening in conifers with an advancement in this phenophase of up to 2.2 days per year in Scots Pine (*Pinus sylvestris*). With regards to the change in duration of the phenophases, no consistent patterns were revealed. The growing season has extended on average by 23.8 days during the last 35 years. The most considerable prolongation was found in Pedunculate Oak (*Quercus robur*): 31.6 days (1976–2010). Extended growing season lengths do have the potential to increase growth and seed productivity, but unequal shifts among species might alter competitive relationships within ecosystems.

Keywords: climate change, flowering, growing season, long-term trends, phenology, trees

PŘÍSPĚVEK II

Kolářová E, Adamík P (2015) Bird arrival dates in Central Europe based on one of the earliest phenological networks. Climate Research. 63: 91–98.

Recording arrival dates of migratory birds to their breeding grounds has been one of the most popular activities among naturalists for more than two centuries. However, we know extremely little about the timing of birds' annual cycles when systematic field observations were still in their infancy and before the current warming period. Here we aim at filling this gap for bird arrival dates of 35 species for one of the earliest phenological network that was run by the Bohemian Patriotic–Economic Society during 1828–1847 in the present day Czech Republic. We retrieved station-based archival data and present the arrival dates correlated with local temperature prior to species-specific arrival. The mean slope of arrival advancement with monthly temperature across all species was -1.4 days per $^{\circ}\text{C}$ in our study which was remarkably similar to a recent dataset from the same region. But the strength of this relationship depended on species-specific timing of migration. Early migrating species showed stronger negative relationships with temperature than later arriving long-distance migrants. Cross-correlations in arrival dates among stations were positive and high for well-known species such as skylark, common quail and common cuckoo. Station-based data also showed strong relationships with temperature. For most species comparisons with recent arrivals (1991–2010) show later arrivals in recent years and we suggest that changes in population sizes might also play a role in explaining bird phenology.

Keywords: bird arrival, long-distance migrant, phenology, short-distance migrant, temperature

PŘÍSPĚVEK III

Kolářová E, Matiu M, Menzel A, Nekovář J, Lumpe P, Adamík P (2017) Changes in spring arrival dates of and temperature sensitivity of migratory birds over two centuries. International Journal of Biometeorology. DOI: 10.1007/s00484-017-1305-5.

Long-term phenological data have been crucial at documenting the effects of climate change in organisms. However, in most animal taxa, time series length seldom exceeds 35 years. Therefore we have limited evidence on animal responses to climate prior to the recent warm period. To fill in this gap we present time series of mean first arrival dates to Central Europe for 13 bird species spanning 183 years (1828–2010). We found a uniform trend of arrival dates advancing in the most recent decades (since the late 1970s). Interestingly, birds were arriving earlier during the cooler early part of the 19th century than in the recent warm period. Temperature sensitivity was slightly stronger in the warmest 30-year period ($-1.70 \pm \text{SD } 0.47 \text{ d } ^{\circ}\text{C}^{-1}$) than in the coldest period ($-1.42 \pm \text{SD } 0.89 \text{ d } ^{\circ}\text{C}^{-1}$),

however, the difference was not statistically significant. In the most recent decades the temperature sensitivity of both short- and long-distance migrants significantly increased. Our results demonstrate how centennial time series can provide a much more comprehensive perspective on avian responses to climate change.

Keywords: first arrival date, migratory birds, phenology, temperature, temperature sensitivity

PŘÍSPĚVEK IV

Kolářová E, Hušek J, Nekovář J, Cepák J, Adamík P. Long-term patterns in avian life-cycle: Arrival, onset of breeding and departure in three long-distance migrants. (*rukopis*)

Phenology of birds' arrivals is broadly studied topic related to current climate change. However, other important life events such as onset of breeding and departure should also be studied to get more complete picture of the changes in the whole annual cycle of the species. Therefore, we analysed mean first arrival dates (FAD) and mean last departure dates (LDD) in three long-distance migrants - barn swallow (*Hirundo rustica*), house martin (*Delichon urbicum*) and common swift (*Apus apus*) – between 1923 and 2009, and mean onset of breeding (BD) in *Hirundo rustica* between 1939 and 2009. In addition, we assessed carry-over effects on the population level between mean FADs and mean LDDs within the season and between seasons in all three species. We found delay in mean FADs from beginning of the data series but rapid advancements after 1970 in all three species. This together with slight advancements in their mean LDDs resulted in the prolongation of their residency time on breeding sites. Overall, the length of the interval between mean FAD and mean BD in the swallow slightly shortened across the period 1939–2009 but there was a clear pattern in prolongation since 1973 caused by rapid advancement of mean FAD. The arrivals in the swallow and the house martin were negatively correlated with departures within the season, which means that in years when the population arrived early in the spring it departed late in the same year and vice versa. Moreover, on between-years level when the population departed late in the given year, it arrived early in the spring in the following year. Our study demonstrates that studying several life events can help uncover how the annual life cycle of the species is influenced by climate change as a whole.

Keywords: annual life cycle, carry-over effect, first arrival, last departure, long-distance migrant, migration, onset of breeding

6. LITERATURA

- Adamík P, Emmenegger T, Briedis M, Gustafsson L, Henshaw I, Krist M, Laaksonen T, Liechti F, Procházka P, Salewski V, Hahn S (2016) Barrier crossing in small avian migrants: individual tracking reveals prolonged nocturnal flights into the day as a common migratory strategy. *Scientific Reports*. 6: 21560. DOI: 10.1038/srep21560
- Ahas R, Aasa A, Menzel A, Fedotova VG, Scheifinger H (2002) Changes in European spring phenology. *International Journal of Climatology*. 22: 1727–1738
- Badeck F-W, Bondeau A, Böttcher K, Doktor D, Lucht W, Schaber J, Sitch S (2004) Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist*. 162: 295–309
- Basler D, Körner C (2012) Photoperiod sensitivity of bud burst in 14 temperate forest tree species. *Agricultural and Forest Meteorology*. 165: 73–81
- Basler D, Körner C (2014) Photoperiod and temperature responses of bud swelling and bud burst in four temperate forest tree species. *Tree Physiology*. 34: 377–388
- Both C, Visser ME (2001) Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*. 411: 296–298
- Both C, Van Turnhout CAM, Bijlsma RG, Siepel H, Van Strien AJ, Foppen RPB (2010) Avian population consequences of climate are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 277(1685): 1259–1266
- Caffarra A, Donnelly A (2011) The ecological significance of phenology in four different tree species: effects of light and temperature on bud burst. *International Journal of Biometeorology*. 55: 711–721
- Defila C, Clot B (2001) Phytophenological trends in Switzerland. *International Journal of Biometeorology*. 45: 203–207
- Estrella N, Menzel A (2006) Responses of leaf colouring in four deciduous tree species to climate and weather in Germany. *Climate Research*. 32: 253–267
- Filippi-Codaccioni O, Moussu J-P, Urcun J-P, Jiguet F (2010) Advanced departure dates in long-distance migratory raptors. *Journal of Ornithology*. 151: 687–694
- Fitter AH, Fitter RSR (2002) Rapid changes in flowering time in British plants. *Science*. 296: 1689–1691
- Forstmeister W (2002) Benefits of early arrival at breeding grounds vary between males. *Journal of Animal Ecology*. 71: 1–9
- Fu YH, Zhao H, Piao S, Peaucelle M, Peng S, Zhou G, Ciais P, Huang M, Menzel A, Peñuelas J, Song Y, Vitasse Y, Zeng Z, Janssens IA (2015) Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. *Nature*. 526(7571): 104–107

- Gallinat AS, Primack RB, Wagner DL (2015) Autumn, the neglected season in climate change research. *Trends in Ecology and Evolution*. 30(3): 169–176
- Gordo O (2007) Why are bird migration dates shifting? A review of weather and climate effects on avian migratory phenology. *Climate Research*. 35: 37–58
- Gordo O, Sanz JJ (2009) Long-term temporal changes of plant phenology in the Western Mediterranean. *Global Change Biology*. 15: 1930–1948
- Gwinner E (1996) Circadian and circannual programmes in avian migration. *Journal of Experimental Biology*. 199: 39–48
- Heldbjerg H, Fox TAD (2008) Long-term population declines in Danish trans-Saharan migrant birds. *Bird Study*. 55: 267–279
- Jenni L, Kéry M (2003) Timing of autumn bird migration under climate change: advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants. *Proceedings of the Royal Society B*. 270: 1467–1471
- Jonzén N, Hederström A, Lundberg P (2006a) Climate change and the optimal arrival of migratory birds. *Proceedings of the Royal Society B*. 274: 269–274
- Kokko H (1999) Competition for early arrival in migratory birds. *Journal of Animal Ecology*. 68: 940–950
- Körner C, Basler D (2010) Phenology under global warming. *Science*. 327: 1461–1462
- Lehikoinen A, Jaatinen K (2012) Delayed autumn migration in northern European waterfowl. *Journal of Ornithology*. 153: 563–570
- Linderholm HW (2006) Growing season changes in the last century. *Agricultural and Forest Meteorology*. 137: 1–14
- Linkosalo T, Häkkinen R, Terhivuo J, Tuomenvirta H, Hari P (2009) The time series of flowering and leaf bud burst of boreal trees (1846–2005) support the direct temperature observations of climatic warming. *Agricultural and Forest Meteorology*. 149: 453–461
- Menzel A, Fabian P (1999) Growing season extended in Europe. *Nature*. 397: 659
- Menzel A, Estrella N, Fabian P (2001) Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951–1996. *Global Change Biology*. 7: 657–666
- Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Koch E, Aasa A, Ahas R, Alm-Kübler K, Bissolli P, Braslavská O, Briede A, Chmielewski FM, Crepinsek Z, Curnel Y, Dahl Å, Defila C, Donnelly A, Filella Y, Jatczak K, Måge F, Mestre A, Nordli Ø, Peñuelas J, Pirinen P, Remišová V, Scheifinger H, Striz M, Susnik A, van Vliet AJH, Wielgolaski F-E, Zach S, Züst A (2006a) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*. 12: 1969–1976
- Menzel A, von Vopelius J, Estrella N, Schleip C, Dose V (2006b) Farmer's annual activities are not tracking the speed of the climate change. *Climate Research*. 32: 201–207

- Ouwehand J, Both C (2016) Alternative non-stop migration strategies of pied flycatchers to cross the Sahara desert. *Biology Letters*. DOI: 10.1098/rsbl.2015.1060
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*. 421: 57–60
- Sekiguti T (1969) Historical dates of Japanese cherry festivals since the 8th century and her climatic changes. *Tokyo Geography Papers*. 13: 175–190
- Sparks TH, Carey PD (1995) The responses of species to climate over two centuries: an analysis of the Marsham phenological record, 1736-1947. *Journal of Ecology*. 83: 321-329.
- Sparks TH, Jaroszewicz, Krawczyk M, Tryjanowski P (2009) Advancing phenology in Europe's last lowland primeval forest: non-linear temperature response. *Climate Research*. 39: 221–226
- Sparks TH, Menzel A (2002) Observed changes in seasons: an overview. *International Journal of climatology*. 22: 1715–1725
- Weidinger K, Král M (2007) Climatic effects on arrival and laying dates in a long-distance migrant, the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Ibis*. 149: 836–847

CURRICULUM VITAE

Mgr. Eva Kolářová

Katedra zoologie a ornitologická laboratoř
Přírodovědecká fakulta
Univerzita Palackého v Olomouci
17. listopadu 50
Olomouc 771 46

Datum narození: 16. říjen 1986
Místo narození: Bruntál

Vzdělání a kvalifikace

2012 - dosud

Univerzita Palackého v Olomouci, doktorský studijní obor Zoologie (doktorská disertační práce: *Dlouhodobé změny ve fenologii rostlin a živočichů střední Evropy*)

2010– 2012

Univerzita Palackého v Olomouci, magisterský studijní obor Ochrana přírody (diplomová práce: *Dlouhodobé změny jarní a podzimní fenologie dřevin v České republice*)

2006 – 2010

Univerzita Palackého v Olomouci, bakalářský studijní obor Ochrana a tvorba životního prostředí (bakalářské práce: *Vliv bobra evropského na hospodářské lesní porosty*)

Výzkum a publikace

Výzkumný zájem: fenologie rostlin a živočichů, analýzy dlouhodobých časových řad, klimatická změna

Kolářová E, Hušek J, Nekovář J, Cepák J, Adamík P. Long-term patterns in avian life-cycle: Arrival, onset of breeding and departure in three long-distance migrants. (*rukopis*)

Kolářová E, Matiu M, Menzel A, Nekovář J, Lumpe P, Adamík P (2017) Changes in spring arrival dates of and temperature sensitivity of migratory birds over two centuries. *International Journal of Biometeorology*. DOI: 10.1007/s00484-017-1305-5.

Kolářová E, Adamík P (2015) Bird arrival dates in Central Europe based on one of the earliest phenological networks. *Climate Research*. 63: 91–98.

Kolářová E, Nekovář J, Adamík P (2014) Long-term temporal changes in central European tree phenology (1946–2010) confirm the recent extension of growing seasons. *International Journal of Biometeorology*. 58(8): 1739–1948.

Zahraniční stáže a granty

prosinec 2016 – červen 2017

Fulbright-Masarykovo stipendium, Cornell University, Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, USA

září – říjen 2015

Hedmark University College, Faculty of Applied Ecology and Agricultural Sciences, Norsko, podpořeno Norskými fondy

listopad 2014

Člen výzkumného týmu pro sběr ornitologických muzejních sbírek, Jihoafrická republika, spolupráce National Museum of Paris, Museum of Vertebrate Zoology of Berkely a Univerzita Palackého v Olomouci

září 2013 – leden 2014

Technische Universität München, Department of Ecology and Ecosystem Management, Německo, podpořeno Deutsche Akademischer Austausch Dienst

srpen 2013

Advanced English Course, Malta University Language School, Malta, podpořeno vládou Maltské republiky

květen 2011 – září 2011

Pracovní stáž, Wattenmeer Lower Saxony National Park, Německo, podpořeno z fondu Erasmus working fellowship

září 2008 – leden 2009

Studijní stáž, Sheffield Hallam University, Sheffield, Velká Británie, podpořeno z fondu Erasmus

Další aktivity

2015

Kolářová E, Matiu M, Menzel A, Nekovář J, Lumpe P, Adamík P: Changes in spring arrival dates of migratory birds over two centuries: do cold and warm climatic periods matter more than migratory strategy? (poster)

Konference European Ornithologists' Union, Badajoz, Španělsko

2013

Kolářová E, Adamík P: Back to the roots of Czech bird observations: avian phenological observations made by the Bohemian Patriotic-Economic Society, 1828–1847 (poster)

Zoologické dny, Brno, Česká republika

2012

Letní škola Ústavu biologie obratlovců a Akademie věd České republiky

Členství v odborných organizacích

2012 – dosud člen výboru Moravského ornitologického spolku

2013 – dosud držitel kroužkovací licence Národního muzea v Praze

2015 – dosud člen České společnosti pro ekologii