



UNIVERSITAT DE BARCELONA



Departament de Biologia Animal
Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona



Departamento de Ecología Evolutiva
Museo Nacional de Ciencias Naturales
Consejo Superior de Investigaciones Científicas

Spatial and temporal migratory patterns of trans-Saharan birds in the Iberian Peninsula

Memòria presentada per Oscar Gordo Villoslada
per optar al títol de Doctor

Programa de doctorat: Zoologia
Bienni 2002-2004

El doctorand

Oscar Gordo Villoslada

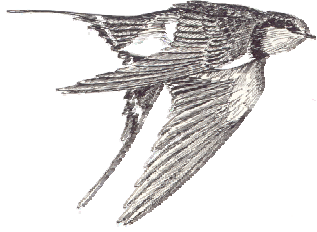
Vist i plau dels Directors

Dr. Xavier Ferrer Parareda

Dr. Juan José Sanz Cid

Dr. Lluís Brotons i Alabau

Barcelona, Juliol 2006



General Synthesis

INTRODUCTION

Bird migration: Being in the right place at the right time

Every year millions of migrant birds move between two different areas, often thousands of kilometres apart. Migration can entail several weeks or even months of travelling, which may include crossing ecological barriers such as mountains, deserts and seas. In the case of the trans-Saharan bird migration system, there are around 185 species involved (Moreau, 1972), which breed in the Palaearctic and leave that region to overwinter in Africa, south of the Sahara Desert (Moreau, 1952). These characteristics make migration one of the most fascinating natural phenomena and it is not surprising that it has been a subject of interest for the human observer since ancient times.

Migratory birds, like many other animal taxa, have developed this mobility strategy in response to the periodically and predictably fluctuating conditions of environments that they inhabit. Most of the environments of our planet are subjected to the seasonality resulting from the Earth's rotation around its axis, which changes the relative position of the sun. This change in the solar energy received during the annual cycle is the ultimate cause for the seasonal variations in climate and vegetation. Migratory birds move between two regions to take advantage of the optimum environmental conditions occurring at each location at different times of the year (Alerstam *et al.*, 2003). In the case of trans-Saharan species, abundant food resources are utilized during the spring in the European breeding grounds and harsh winter conditions are avoided by moving to the Afrotropics (Coppack & Both, 2002). In this way, these species live under better environmental conditions than if they spent the entire year in the breeding or wintering grounds. Consequently, populations of these species can be larger as a result of the exploitation of abundant resources at certain times of the year that could otherwise not be exploited by resident species (Morel, 1973; Salewski & Jones, 2006).

Bird migration is based on three principles:

- Physiological adaptations to cope with challenges encountered during the migratory period (e.g. long flights without refuelling).

- Navigation mechanisms to ensure correct routes between origin and destination sites.
- Endogenous rhythms to ensure that the beginning and end of each life-history stage occur at predictable times.

Endogenous rhythms or internal clocks are the response of many organisms (not only migratory birds) to environmental fluctuations. In the case of birds, many features of migration, as well as many other basic features of their annual cycle, are endogenously preprogrammed and have a strong genetic basis (Berthold, 1996). The normal season progression of migratory disposition, moult or reproductive propensity persists even in a constant experimental environment for many bird species (Gwinner & Helm, 2003). In spite of this internal rhythmicity, there must be environmental cues that synchronize their onsets with the natural progression of seasons. Among these potential cues, the most reliable natural calendar is the photoperiod. In fact, photoperiod acts as the most important synchronizer of circannual rhythms and accelerates or inhibits individual migration processes (Gwinner 1996; Berthold, 1996).

The life cycle of a migratory bird alternates for several stages during its annual cycle (Fig. A). This succession alternates vital functions in the optimum way to ensure survival and to maximize fitness of individuals. Therefore, breeding, moulting and migration are placed at that time of the year which guarantees the best adjustment between individual requirements and environmental offer. Individual success is thus based on the adequate beginning and end of each stage, i.e. on the adequate phenology. If one phase is delayed, this implies that the subsequent phase must also be delayed (e.g. Ellegren, 1990). Alternatively, both phases can overlap, which may impose trade-offs on resource allocation (e.g. Pérez-Tris *et al.*, 2001; Morales *et al.*, 2006). When synchronization between life cycle events and required environmental conditions disappears, then we should expect serious negative consequences for individuals (e.g. Kolunen & Peiponen, 1990). Therefore, an adequate phenology is the cornerstone for the correct functioning of life cycles. Phenology can be applied to the timing of any aspect of the life cycle of an

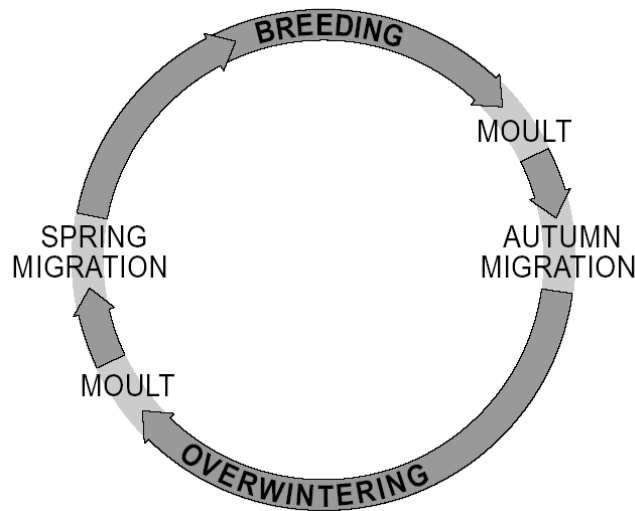


Figure A Life cycle of a migratory bird. Several stages follow one another in the best way to ensure survival of maximize fitness of individuals according to fluctuating environmental conditions. (Adapted from Coppack & Both, 2002).

organism: its migration, its reproduction, as well as its moulting. Any periodical phenomena can be monitored and consequently its temporal variability studied.

A bit of history on phenology

Phenology (greek: *phaenisthai* - to appear; *logos* -science) is the study of the timing of recurring natural events in relation to climate (Schnelle, 1955). It involves recording the dates of events such as the flowering, leafing and fruiting of plants, the appearance of insects, or the arrival, departure and nesting of birds. The annual recurrence of these biological events has traditionally been of great concern for people, because it defines the timing of seasons rather than calendar date.

The study of the timing of the naturally recurring events has a long history. The oldest known phenological record is from Japan. The blossoming date of cherry *Prunus suberitella* has been observed and noted between the years 814 and 1864. Similarly, blossom dates since 16th century from China have survived until today (Hameed & Gong, 1994). In Europe, phenology has a history going back to the early 1700s and is probably the longest written biological data in existence. The oldest surviving European records are those of Robert Marsham from Norfolk, UK, in 1736 (Margary, 1926; Sparks & Carey,

1995). Phenological observations were collected by the Marsham family generation after generation over nearly two centuries generating an extraordinarily long record. The first described methodology for phenological observations was published as early as the mid-1700s by Carl von Linné (Lehikoinen *et al.*, 2004). A few years later, the first phenological network with a systematic scheme was established in Sweden. As of the mid-1800s, phenology had become universally popular and most European countries had begun monitoring schemes, usually with an emphasis on plant phenology and often coordinated by meteorological services. Given an economy almost totally reliant on agriculture at that time, this emphasis on plant phenology is not surprising. The earliest phenologists from the 18th and 19th centuries following the tradition of Linné were interested in characterizing natural or rather climatic regions by defining phenological differences between landscape units and recording them in phenological plant calendars (Schaber, 2002). However, a clear applied interest could be in the basis of the regional or national phenological networks. A better understanding of seasons could help to improve agricultural practices by means of the best selection of crop varieties cultivated in each region, frost warnings, forecasting of phenophases to better organize field work, timing of biocide application or creation of phenological maps (Defila & Clot, 2001). The impact of weather on agriculture is obvious and plant phenology is subject to this impact as well.

Phenology is a discipline traditionally shared by biology and climatology. As a good indicator of the seasons' course, it was included as another parameter by meteorological services in their monitoring schemes. This fact means that phenological records enjoy a geographical and temporal amplitude unattainable for any other biological parameter. This is made possible by the fact that phenological networks do not rely on scientific specialists. The succession of the seasons is perceptible to anyone, and thus anyone can make a record of these common and well-known natural events. Unfortunately, in spite of the huge numbers of records stored to date by these phenological networks, there are few studies that have comprehensively analyzed them (e.g. Huin & Sparks, 1998; Menzel *et al.*, 2001; Ahas *et al.*, 2002; Schaber, 2002).

The unavailability of powerful tools for data management (e.g. computers) until recent decades has been a handicap for this purpose during the majority of phenological history.

Present climate change and the role of phenology

Phenology has been traditionally considered a pastime of natural historians, farmers, clerics and other amateur people rather than a science. Fortunately (or unfortunately), phenology has now discarded this image due to recent climate change. During recent decades, scientists have shown a renewed interest in this ancient discipline as the value of phenological data in climate change research has been recognized (Cannell *et al.*, 1999; Menzel, 2002; Donnelly *et al.*, 2004; EEA, 2004). The ability of organisms' phenology to detect climatic change is in fact predicted, since life cycles must be perfectly synchronized with seasonal succession which is governed by climate. Therefore, it is expected that organisms' phenology will change in concordance with climatic changes in order to be optimally adjusted to new environmental conditions.

The Earth's climate has continuously changed promoting responses by organisms, which must adapt or perish. If this is the case, why is present climate change a cause for concern? Current and projected climate change has three main features that distinguish it from past climatic change:

- *Anthropogenic origin.* The increase of greenhouse gases due to human activities is widely accepted as the primary cause of the increase in temperatures.
- *Global conditions markedly warmer.* Over the past century, mean world temperature increased by about 0.6 °C and is predicted to increase further by between 1.4 and 5.8 °C by the end of the present century (McCarthy *et al.*, 2001).
- *Extremely rapid increase of temperatures with changes of large magnitude.* The present rate of increase in temperatures is much faster (10 times) than any other recorded in the recent geological past

and the magnitude is comparable to the transition between glacial and interglacial periods.

A growing number of studies (Walther *et al.*, 2005) have shown evidences of climate change effects on a wide range of biological mechanisms in a wide variety of species over a vast range of environments, both terrestrial and aquatic (Harrington *et al.*, 1999; Sparks & Crick, 1999; McCarty, 2001; Peñuelas & Filella, 2001; Sparks & Menzel, 2002; Sparks & Smithers, 2002; Walther *et al.*, 2002; Parmesan & Yohe, 2003; Root *et al.*, 2003; Root *et al.*, 2005). Among these biological effects are biodiversity loss (e.g. Pounds *et al.*, 2006), poleward range expansion (e.g. Parmesan *et al.*, 1999), changes in altitude (e.g. Klanderud & Birks, 2003), contractions of range distribution (e.g. Wilson *et al.*, 2005), morphological changes (e.g. Yom-Tov, 2001), advancement of reproduction time (e.g. Crick *et al.*, 1997), changes in reproductive success (e.g. Moss *et al.*, 2001), changes in population dynamics (e.g. Sæther *et al.*, 2000), changes in sexual characters (e.g. Møller & Szép, 2005), acceleration of development (e.g. Roy & Sparks, 2000), alteration of migratory timing (e.g. Sparks, 1999), mismatching between trophic levels (e.g. Stenseth & Mysterud, 2002) and alteration of interspecific relationships (e.g., Stireman *et al.*, 2005). Therefore, impacts of climate change on organisms are various and widely demonstrated. This wide-ranging impact should be expected as climate is probably the most important environmental factor affecting ecosystems and life cycle functioning. Hence, it can be predicted that the amount of biological evidence demonstrating the effects of climate change will continue to grow as more studies are carried out and as climate continues to change.

Among these many biological aspects affected by climate change, phenology arises as the first to offer clear evidence of changes which are frequently measured and reported. Some of the reasons that make phenology an important bioindicator of climate change are:

- *Phenological events are very sensitive to climate.* The beginning and ending of life cycle stages of organisms must be perfectly synchronized with climatic seasonality.

- *Phenological events are cheap (rely on geographically widespread networks of voluntary observers) and easy (low-tech approach using simple observation) to record.* Huge amounts of reliable data can be potentially produced at low cost and methodology is easy to standardize and apply via observational networks.
- *Phenological events have been recorded for many decades and even centuries.* We have data prior to the recent climate change that can be used as a reference for original conditions.
- *Phenological events offer evidence of organisms' responses to climatic changes.* Furthermore, they are excellent vehicles through which a changing climate can be clearly demonstrated to the general public given that phenology is a very simple concept to understand.

Birds are probably the animal taxon with the most studies reporting evidence of climate change effects. This is due to the long tradition of ornithology that has favoured well-established monitoring programmes in recent decades (e.g. Zalakevicius *et al.*, 2006) during which time the highest levels of warming were detected, or even over the last century (e.g. Butler, 2003; Lehikoinen *et al.*, 2004). The effects of climate change on birds have been reported in a wide range of biological aspects such as geographical distribution, population numbers, morphological characters, sexual selection, reproductive phenology, reproductive success and migratory phenology (see Crick, 2004). Migratory phenology has received special attention due to the popularity of this phenomenon both among ornithologists and naturalists. The arrival and departure dates of birds are a classic indicator of seasonal change due to the conspicuousness of birds and the ease with which the first and last sightings of individuals of a certain species each season can be recorded. Long-term monitoring programmes recording data on bird migratory phenology can have different origins:

- Individual initiative (e.g., Margary, 1926; Lehikoinen *et al.*, 2004; Gordo & Sanz, 2005).

- Phenological networks managed by meteorological services (e.g. Huin & Sparks, 1998; Sparks & Braslavská, 2001; Gordo & Sanz, 2006).
- Events traditionally recorded by ornithologists in bird observatories (e.g. Mason 1995; Loxton *et al.*, 1998; Loxton & Sparks, 1999).
- Complex monitoring programmes of bird migration in certain localities usually linked to ringing activities (e.g. Sokolov *et al.*, 1998; Hüppop & Hüppop, 2003; Sparks *et al.*, 2005).

Most of the studies resulting from these long-term monitoring programmes have reported earlier dates for spring arrivals of migrants during recent decades. Many examples can be found in literature for central and northern European countries, as well as for North America (see Table A). These advancements in bird migratory phenology have been attributed to climate change and especially to global warming. The increase in temperatures has advanced spring in European and North American breeding grounds (e.g. Schwartz *et al.*, 2006) and this could enhance migration through these areas due to increased food availability and improved weather conditions for travel (Ahola *et al.*, 2004; Both *et al.*, 2005; Hüppop & Winkel, 2006; but see Jonzén *et al.*, 2006). Due to the benefits of an early arrival for individuals (e.g. occupancy of best territories, increased chances to obtain a mate, or higher survival of fledglings), populations are advancing their return dates to breeding areas to best adapt and profit from the new climatic situation. However, the absence of change, or even delay, in the arrival dates recorded in some cases could be an indicator of the existence of opposite environmental pressures within the life cycle of a migratory bird (e.g. Inouye *et al.*, 2000; Gordo *et al.*, 2005) and/or certain inflexibility of endogenous rhythms that control life cycle events (e.g. Both & Visser, 2001).

There are fewer studies that have analyzed autumn migration, (Sokolov *et al.*, 1999a; Bairlein & Winkel, 2001; Sparks & Braslavská, 2001; Sparks &

Country	Studies
Island	Boyd, 2003
Norway	Barrett, 2002; Forchhammer <i>et al.</i> , 2002; Jonzén <i>et al.</i> , 2006
Sweden	Stervander <i>et al.</i> , 2005; Jonzén <i>et al.</i> , 2006
Finland	Ahola <i>et al.</i> , 2003; Lehtikoinen <i>et al.</i> , 2004; Vähätalo <i>et al.</i> , 2004; Sparks <i>et al.</i> , 2005; Jonzén <i>et al.</i> , 2006
Estonia	Ahas <i>et al.</i> , 1999
Lithuania	Zalakevicius, 2001; Zalakevicius <i>et al.</i> , 2006
Russia	Sokolov <i>et al.</i> , 1998; Sokolov <i>et al.</i> , 1999a; Sokolov <i>et al.</i> , 1999b; Sokolov, 2000; Sokolov, 2001; Sokolov & Kosarev, 2003; Gilyazov & Sparks, 2002; Sparks <i>et al.</i> , 2005; Sokolov, 2006
Poland	Czyżowicz & Konieczny, 2001; Tryjanowski <i>et al.</i> , 2002; Ptaszyk <i>et al.</i> 2003; Kaňuščák <i>et al.</i> , 2004; Mitrus <i>et al.</i> , 2005
Slovakia	Sparks & Braslavská, 2001
Czech Republic	Hubálek 2003; Hubálek 2004
Germany	Gatter, 1992; Bezzel & Jetz, 1995; Bailein & Winkel, 2000; Fischer & Witt, 2002; Hüppop & Hüppop, 2003; Witt, 2004; Sparks <i>et al.</i> , 2005; Reichhof, 2005; Hüppop & Winkel, 2006
Netherlands	Both & Visser, 2001; Both <i>et al.</i> , 2005
UK	Mason 1995; Loxton <i>et al.</i> , 1998; Loxton & Sparks, 1999; Sparks, 1999; Jenkins & Watson, 2000; Sparks & Mason, 2001; Browne & Aebischer, 2003; Cotton, 2003; Sparks & Mason, 2004; Sparks <i>et al.</i> , 2005
Switzerland	Jenni & Kéry, 2003
Italy	Jonzén <i>et al.</i> , 2006
Spain	Peñuelas <i>et al.</i> , 2002; Gordo <i>et al.</i> , 2005; Gordo & Sanz, 2005; Rodríguez-Teijeiro <i>et al.</i> , 2005; Gordo & Sanz, 2006
USA	Bradley, 1999; Inouye <i>et al.</i> , 2000; Wilson <i>et al.</i> , 2000; Butler, 2003; Strode, 2003; Ledneva <i>et al.</i> , 2004; Marra <i>et al.</i> , 2005
Canada	Lane & Pearman, 2003; Mills, 2005; Murphy-Klassen <i>et al.</i> , 2005

Table A Studies that have analyzed temporal trends in bird migratory phenology for the last decades in Europe and North America. See references section for the complete reference of each study.

Mason, 2001; Gilyazov & Sparks, 2002; Cotton, 2003; Jenni & Kéry, 2003; Witt, 2004) and evidences of delays or advances are more equivocal than for spring. This could be due to some peculiarities of autumn migration. Birds move southwards without urgency to start reproduction as in spring. Furthermore, there is a mixing of juveniles and adults which may belong to different

populations. Moreover, in many species autumn departures are more furtive which hinders a precise detection of this phenomenon. Finally, the increase of temperatures is not homogeneous throughout the year, and in some regions is especially slight or even non-existent for autumn (Gordo & Sanz, 2005). Hence, if there are no changes in the timing of the autumn season, migratory birds should not change this phase of their migration.

Few studies have analyzed changes in migratory phenology for southern Europe (but see Jonzén *et al.*, 2006) in spite of the relevance of the Mediterranean region for trans-Saharan migrants both as a breeding and passing area (Moreau, 1961). The pioneering study of Peñuelas *et al.* (2002) showed a delay in arrival dates in six common trans-Saharan species from a locality in NE Iberia during the last fifty years. However, the remainder of spring phenological events (e.g. flowering or leaf unfolding) have advanced in the same locality and period (Comas, 1999; Peñuelas *et al.*, 2002). Using the same set of observations, Gordo *et al.* (2005) showed that this apparently counter-adaptative migratory behaviour was due to the usually overlooked effect of climate in wintering grounds. Arrivals could be delayed due to the impaired ecological conditions in the wintering Sahelian areas (Dallinga & Schoenmakers, 1987; Saino *et al.* 2004) as a result of persistent droughts in that area in recent decades (Dai *et al.*, 2004). The effects of climate change could be complex and especially dramatic in migratory species which are doubly vulnerable because face changing conditions in both the wintering and breeding grounds.

Two other studies (Gordo & Sanz, 2005; Rodríguez-Teijeiro *et al.*, 2005) analyzed a time-series of migratory phenology for the same species from two localities, also from NE Iberia, and showed temporal trends in accordance with the hypothetical effect of climate change; that is, birds advanced their first arrival dates in recent decades. This disagreement could be due to the environmental and observational peculiarities of each study locality. A detailed examination of results reported in the studies cited in Table A also reveals the same phenomenon for several species (e.g. cuckoo *Cuculus canorus*). Therefore, more caution is desirable when generalizing results from single

localities. Only studies based on extensive phenological networks that monitor several bird populations can offer a general view. In the same way, it is unclear how we should interpret these phenological changes, both advances and delays, without coupled measures of changes in reproductive success or survival of those individuals in most cases. It is necessary to compare the observed shift with how much a species is expected to shift to match the change in its environment caused by climate change (Visser & Both, 2005).

Phenological studies in Spain

Spain lags behind in the extensive tradition in phenological recording that exists in other European countries. To the author's knowledge, the first phenological records regarding bird migration were published by Cavanilles in 1802. This author offers precise dates for the arrival date to Madrid of some common trans-Saharan migrants, such as the white stork *Ciconia ciconia*, the barn swallow *Hirundo rustica*, the common swift *Apus apus* and the house martin *Delichon urbica*. In the case of the white stork, he recorded a valuable series over six consecutive years between 1796 and 1802. Interestingly, the mean arrival date in these records is the 29th of January, which is almost identical to the mean value in our current database for Spain as a whole over the last sixty years (see Fig. 5.1). This is further evidence supporting the potential comparability of phenological records. The arrival date of a certain species is unique and unequivocal. Therefore, this simple measurement is perfectly comparable between observers, years and localities. Other anecdotal records can be found in some pioneering ornithological reports for Spain and Portugal (e.g. Saunders, 1871; Irby, 1895; Tait, 1924), which are also valuable as they offer arrival and departure dates prior to recent climate change.

The first attempt to establish phenological studies in Spain was in 1883, thanks to Miguel Merino, director of the astronomic observatory of Madrid (Anon., 1943). However, this attempt to establish a systematic network of observatories was unsuccessful, as were some others over the following decades. For example, between 1913 and 1916 many of this type of record

appeared published in the “*Anuario del Observatorio Central Meteorológico*” but without a classification or systematic reporting.

There are phenological records on Catalonia and Balearic Islands dating from the end of the 19th century. Several local or regional initiatives carried out by meteorological associations (e.g. *Xarxa Meteorològica de Catalunya i Balears*) or institutes (e.g. *Observatori de l'Ebre*, *Escoles Pies de Sabadell*) incorporated phenology as another parameter in their climatic monitoring schemes. However, the first systematic records were carried out during the period from 1921 to 1939 thanks to the *Servei Meteorològic de Catalunya* (SMC; Fontseré & Company, 1936). The dense meteorological network constituted in Catalonia at that time also incorporated phenology, especially of plants. Observational rules and events to be recorded followed very similar standards to those offered by other phenological networks from other countries. The only peculiarity was the list of selected species to be monitored, which was adapted to the most representative animal and plant species of Mediterranean regions. Unfortunately, most of the information recorded during those years together with previous documents which date back to the 19th century disappeared in 1939 during the Spanish Civil War. The few surviving records from that time have allowed the demonstration that arrivals dates were similar to the present (Gordo & Sanz, 2005). However, this fact must not diminish our concern about the potential hazards of climate change on migratory birds, and in general, on biodiversity in the Mediterranean region (e.g. Hódar *et al.*, 2003; Peñuelas & Boada, 2003; Wilson *et al.*, 2005; for an extensive review see Moreno, 2005).

In 1942, the *Servicio Meteorológico Nacional* (SMN, former name of the present INM) requested that volunteer observers establish a phenological network in Spain (Anon., 1942). More than 300 people responded to this call. In 1943, the observational rules and the list of species and events to record (Anon., 1943) were distributed among the first volunteer observers, and the phenological network produced its first records. Most of these volunteers were already linked to the SMN as many were those in charge of meteorological stations. In some cases, these volunteers had been observers in the old

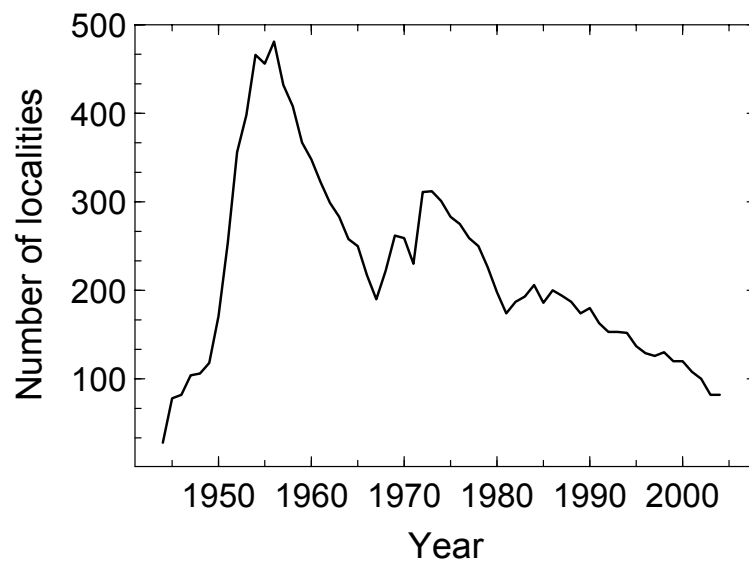


Figure B Annual number of localities in the phenological network of the *Instituto Nacional de Meteorología* that reported phenological data for the five studied birds during the period 1944-2004.

SMC network. Observational rules and the list of species and events were almost identical to those previously used by the SMC and thus similar to those used in other countries. This phenological network is still functioning with the same rules and list of species today. This fact is basic to ensure the homogeneity of stored data over the last six decades. Just one decade later, the phenological network involved several hundred observers spread throughout Spain. A noteworthy number of observers was maintained until the beginning of the 1970s (Fig. B). Since then, the number of observers has decreased and the continuity of the phenological network is currently endangered. Spanish authorities should make an effort to prevent the disappearance of a legacy of such enormous value in light of the demonstrated usefulness of phenology as a bioindicator of climate change (e.g. Canell *et al.*, 1999; EEA, 2004). New technologies offer new opportunities to revive old phenological networks based on voluntary observers (e.g. Collison & Sparks, 2003).

In parallel to the phenological network of the INM, in 1970 the *Sociedad Española de Ornitología* (SEO) constituted the *Comisión de Fenología*. The aim of this group was to organize all data received up until that time (e.g. Bernis,

1962) and to coordinate future data reception from members of SEO about any aspect of bird migration in Spain (Fernández-Cruz & Sáez-Royuela, 1969). However, this initiative of SEO lacks the systematic approach for data collection adopted by the INM phenological network, despite including more species. More data compiled by Spanish ornithologists has been published periodically in the “*Noticiero Ornitológico*” of the Spanish ornithological journal *Ardeola* and other publications (e.g. Bernis, 1962; Bernis, 1966; Bernis, 1967; Bernis, 1970; Bernis, 1971; Santos & Tellería, 1977; Gómez-Tejedor & De Lope, 1993; Bermejo *et al.*, 2002).

The functioning of the Spanish phenological network

Since its foundation, the primary task of the INM was to classify and store received data from volunteers. The INM system is strongly hierarchical (Fig. C). Anyone can become a volunteer observer. Once one makes a request to their

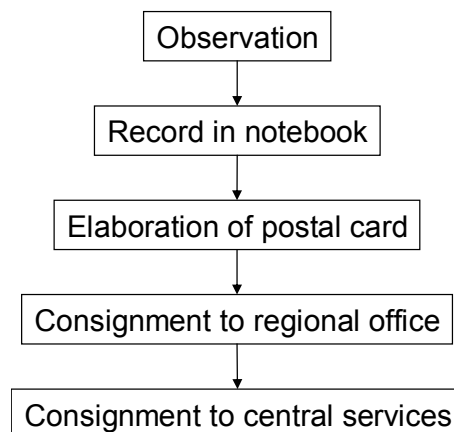


Figure C Schematic representation of data transference from observer to final files of the *Instituto Nacional de Meteorología*.

corresponding regional INM office to be a volunteer, they receive free of charge a notebook for phenological observations postcards on which to submit the data (Fig. D) and a guide to the species (Fig. E; updated versions: Anon., 1989; García-Pertierra & Pallarés, 1991; Pallarés, 1996). Volunteers must send postcards with their observations every month to their corresponding regional offices. The information contained on a postcard is simple: locality, province,

G SERVICIO METEOROLOGICO NACIONAL
CLIMATOLOGIA: Estudios Fenológico-agrícolas

Provincia *Salamanca* Pueblo: *Miranda*
OBSERVADOR D. *Domingo Pizarro*
Mes de *Marzo* de 198*8*

Durante este mes han llegado las siguientes aves:

	Día
<i>Cigüeñas</i>	<i>9</i>
<i>Yelodirinas</i>	<i>3</i>
<i>Buceos</i>	<i>30</i>
<i>Hojas</i>	<i>25</i>
<i>Escivaria</i>	<i>4</i>
<i>Catúlia</i>	<i>4</i>
<i>Charla galana</i>	<i>17</i>

Durante este mes han emigrado las siguientes aves:

	Día
<i>El For de Bua Co. que viene en Notimbre</i>	<i>1</i>
<i>Se marcha a terminar la Re Cijida de Aciñunas que se terminan en Febrero, el día</i>	<i>1</i>

FICHA FENOLOGICA DE ANIMALES C

ESTACION *Sanabria* LOCALIDAD *Sanabria* PROVINCIA *Salamanca*
COLABORADOR D. *Andrés*
DOMICILIO
MES *MARZO* AÑO *2000*

INDIQUESE EL DIA EN QUE SE OBSERVAN LOS SIGUIENTES FENOMENOS:

AVES

AVES	VENCISO	CULO			
LLEGADA	<i>11</i>	<i>13</i>			
EMIGRACION					

INSECTOS

INSECTOS					
SE OBSERVA POR 1ª VEZ					

Mod. 443 - C.

Figure D Examples of former and actual models of postcards used by observers to send data to regional agencies of the *Instituto Nacional de Meteorología*.

observer name, month, year, species and dates when a certain event was observed in each one (Fig. D). There are several types of postcards (designated A, B, C, etc) specifically designed for each event (flowering, fruiting, bird migration, etc). When data arrive to central services (in most cases several months after collection), they were transcribed to paper (until 1988; Fig. F) or



Figure E Cover and example plate of the first guide of species for the phenological network (Anon., 1943). For each species a collection of common names (indicating provinces), description and approximated period for its phenophases was provided.

computerized (since 1988) documents. Thus, most of the records used in the current thesis were computerized from original manuscript files and other publications of the SMN (see below). The hierarchical functioning of the system transforms data processing as a slow process and increases the risk of errors as data must be transcribed several times before its ultimate storage in INM files.

The present thesis represents the first attempt to explore all data stored in INM files over the last sixty years. The use of data by the INM services has been scarce. The greater part of the phenological records was published between 1944 and 1976 in the “*Boletín Climatológico Mensual*”. This monthly publication of the *Sección de Climatología* of the SMN contained phenological data classified by events, provinces and localities. Simultaneously, between 1943 and 1956 the data was also published by the *Sección de Climatología* of the SMN in annual volumes of the “*Observaciones Meteoro-Fenológicas*”. This

belonging to 1,395 Spanish localities. Approximately 8,900 additional records, mainly for the period between 1988 and 2004, can be found for arrivals and departures of a wide range of species, both trans-Saharan (e.g. *Coturnix coturnix*, *Streptopelia decaocto*, *Merops apiaster*, *Upupa epops*, *Delichon urbicum*, *Oriolus oriolus*) and wintering birds (e.g. *Grus grus*, *Vanellus vanellus*, *Motacilla alba*, *Turdus philomelos*, *Erithacus rubecula*, *Sturnus vulgaris*).

Characteristics of the studied trans-Saharan bird species

White stork, cuckoo, common swift, barn swallow and nightingale constitute a small, but highly heterogeneous, sample of trans-Saharan bird species. The breeding range of the nominate subspecies of the white stork *C. c. ciconia* (Order Ciconiiformes, Family Ciconiidae) spreads across Europe, North Africa and Middle East. The European population is divided into two sub-populations: western and eastern (Bernis, 1959). Storks from the western population breed in West and Southwest Europe and in Northern Africa. These western European populations migrate southwest to Gibraltar and overwinter in West Africa (Fig. 6.2; Fiedler, 2001). Birds from the eastern population breed in central and east Europe and migrate through the Middle East to overwinter in East Africa (Van den Bossche, 2002). Most of the individuals (>90%) from the western population occur in the Iberian Peninsula, Morocco and Algeria. This is one of the most popular migratory birds due to its use of man-made structures for nest construction, such as roofs or poles, but it can also be found in trees and cliffs. It is basically a gregarious species, commonly feeding in groups (Alonso *et al.*, 1994; Mullié *et al.*, 1995), nesting colonially (Molina & Del Moral, 2005) and assembling in great flocks when migrating towards winter quarters (Bernis, 1974). White storks have one brood a year at about the end of March. The 2 to 6 eggs are incubated for 33 to 34 days. The fledging period varies between 58 and 64 days. It eats a wide variety of animal species depending on locality and prey availability (mostly earthworms, insects, amphibians, reptiles and rodents). In Spain, white storks select as preferred habitats open areas with dry or wet grasslands, crops and areas near rivers or wetlands which reflect the foraging preferences of this species (Carrascal *et al.*, 1993).

The Iberian and NW African populations of the cuckoo constitute the nominate subspecies *C. canorus bangsi* (Order Cuculiformes, Family Cuculidae). Its unmistakable song can be heard during the spring throughout almost all of the Iberian Peninsula being ubiquitous in all types of forest habitats. However, its winter distribution (only two European ringing recoveries) and behaviour within the Afrotropics are poorly known due to the combination of retiring habits and confusion with the African species *Cuculus gularis*. According to morphological measurements of collected individuals, Moreau (1972) located wintering quarters of the subspecies *bangsi* in western parts of West Africa. Its breeding system has traditionally been of great interest. It is a parasitic species, with females laying their eggs in the nests of other species. Host parents care and feed young cuckoos. Over 100 different host species have been recorded in Europe. A few hours after hatching, the young cuckoo ejects the host's eggs or young and claims all parental care for itself. Once out of the nest (fledging period 19 days), young cuckoos continues to be fed by foster parents for up to 6 weeks. Post-fledging dispersal of young begins in July. Southward autumn migration begins in early August, earlier in adults than in juveniles (Seel, 1977). Its habitat distribution is largely determined by choices of principal host species and the presence of food supplies (mostly caterpillars).

There are few Spanish towns or cities in which the nominate subspecies of the common swift *A. a. apus* (Order Apodiformes, Family Apodidae) does not breed (Martí & Del Moral, 2003). This wide distribution is due to man-made infrastructure which offers a suitable nesting place for this species in any hollow or cavity. There is no information about wintering distribution of Spanish populations. Ringing recoveries for other European populations point to Zaire, Tanzania, Zimbabwe and Mozambique as the main wintering areas. There are also scattered winter records across West Africa (Gambia, Liberia, Cameroon, Nigeria, and Mali). Highly gregarious through the year, the common swift forms breeding colonies and feeds on aeroplankton in noisy groups over towns and cities but also in peripheral habitats. Its lifestyle is essentially aerial with well-known movements in bad weather conditions which can involve flying distances of hundreds of kilometres in a few days (e.g. Koskimies, 1947). Common swifts

have one brood a year from about mid-May. The 1 to 4 eggs are incubated for 19 to 27 days. The fledging period is also highly variable (37-58 days) according to weather conditions during rearing of the young. Once out of the nest, young swifts are entirely independent. All individuals migrate soon after young have fledged.

The nominate subspecies of the barn swallow *H. r. rustica* (Order Passeriformes, Family Hirundinidae) is one of the most widespread and abundant trans-Saharan birds in the Palaearctic. It breeds almost in all territories in the Iberian Peninsula (Martí & Del Moral, 2003). It overwinters in most regions of Africa, south of the Sahara Desert, though some individuals are recorded annually in winter in southern Spain. According to ringing recoveries, the primary wintering area for Spanish populations is the Guinean Gulf (see Fig. 6.2). Swallows occupy all types of habitats, although they are especially abundant in pastures, meadows and farm crops. Open man-made structures (e.g. barns, porches) provide suitable nest-sites and also favour their presence. This species is entirely dependent on a constant supply of small flying insects taken in flight in lower airspace near the ground or other surface. Barn swallows usually have two (sometimes three) broods a year from March. The 2 to 7 eggs are incubated for 11 to 19 days. The fledging period varies between 18 and 23 days. Fledged individuals become independent some weeks later. Out of the breeding season, this species is highly gregarious. Individuals form large roosts both during autumn migration and the wintering period (e.g. Curry-Lindahl, 1963).

The nominate subspecies of the nightingale *L. m. megarhynchos* (Order Passeriformes, Family Turdidae) breeds throughout the Iberian Peninsula with the exception of the northern coast where an Eurosiberian climate prevails (Martí & Del Moral, 2003). Western European populations winter between the Sahara and rainforest regions from West Africa to Uganda (no Spanish ringing recovery) where it frequents savanna woodland, thorny scrub, humid forest edges and clearings, tangles of small trees, bushes and rank herbage fringing watercourses. Males defend their territories both in wintering and breeding grounds with their varied and loud songs, otherwise impossible to detect due to

the extremely furtive habits of this species. Like the cuckoo, the nightingale is mostly solitary. Males arrive earlier than females and show marked fidelity to their site from year to year. This species selects areas with a dense bramble or any other bush cover in regions with mosaics of natural vegetation and crops, in riverside forests, cattle pastures, and even in urban parks. Diurnal song is mainly reserved for the interaction with other males, while nocturnal song attracts potential mates (Amrhein *et al.*, 2002). Nightingales have two broods a year from late April. The 2 to 6 eggs are incubated for 13 days. The fledging period is short, only 11 days. Young become independent 2 to 3 weeks after leaving the nest. Its food supplies are mainly terrestrial invertebrates, especially beetles and ants; although in late summer it also feeds on berries. Nightingales leave Spanish breeding areas between the end of August and the end of September.

OBJECTIVES

The phenological avian database of the *Instituto Nacional de Meteorología* presents the opportunity to study the phenology of five heterogeneous trans-Saharan bird species from an unmatched spatial and temporal perspective for the Mediterranean region. Three main axes have structured the investigations carried out in the present thesis: spatial patterns, temporal trends and the factors underlying both. The specific objectives were:

1. To describe the spatial variability observed throughout Spain in the phenology of the five study species; that is, to determine where species arrive earlier, depart later and stay longer.
2. To model previously described spatial patterns for migratory phenology of each species by means of several types of environmental and geographical explanatory variables.
3. To offer an interpretation from an evolutionary ecology perspective of the previously obtained models according to the particular characteristics of each species and to consequently determine the existence of potential common rules for bird migration throughout the Iberian Peninsula.
4. To determine the existence of significant temporal trends during the last six decades towards the advancement or delay in arrival and departure dates, as well as in the total duration of the stays for the five study species in the Iberian Peninsula as a whole.
5. To evaluate the role of the climate change in such changes.
6. To assess the effect of interannual fluctuations in ecological conditions in wintering grounds, pass areas and breeding sites on spring migratory phenology.

These aims were achieved in five chapters. In Chapter 1, the spring colonization patterns of common swifts *Apus apus* and barn swallows *Hirundo rustica* were studied (Objective 1). Multiple regression was utilized to obtain

predictive models for arrival dates from a set of forty topographical, climatic, river basin, geographical and spatial predictive variables (Objective 2). Both species are similar in their morphology, flight performance and ecological requirements, but barn swallows arrive around one month earlier than common swifts. This study system allows the determination of the relative influence of: constant (on our time scale) characteristics of Iberian Peninsula geography and topography; changes in ecological conditions during the course of spring; and/or the influence of the evolutionary history of each species on their migration patterns (Objective 3).

In Chapter 2, the geographical variability in the singing onset of two migratory species, the cuckoo *Cuculus canorus* and the nightingale *Luscinia megarhynchos*, was studied (Objective 1). Partial least square regression was employed to determine the environmental syndrome most related to the observed variability in singing phenology (Objective 2). This study system is alternative and complementary with that described in Chapter 1. Here, two different species are subjected to the same ecological scenario due to their similar migratory timing. Differences or similarities can only be justified on the basis of the species unique characteristics or the existence of environmental constraints in the Iberian Peninsula, respectively (Objective 3).

In Chapter 3, spatial patterns for arrivals, departures and stays of the Spanish white stork *Ciconia ciconia* populations were described (Objective 1). Multiple regression models were again used to evaluate the modelling ability of different predictive variables (Objective 2). This study system allows the determination of the influence of environmental variables for the same species in different phenological phases of its life cycle, and thus whether each event is affected by unique variables or by common environmental predictors (Objective 3). As this species is a large and soaring bird, its spring arrivals offer a very different study model to test whether results found in previous chapters are also fulfilled in this case (Objective 3).

In Chapter 4, all records for the five species studied were employed as a whole to determine the existence of temporal trends on bird migratory phenology during the last sixty years in the Iberian Peninsula (Objective 3). In

this chapter, potential relationships with climatic variables, both from breeding and wintering quarters, were also explored (Objectives 5 and 6).

In Chapter 5, a preliminary assessment regarding the influence of the climate of African wintering grounds on spring arrival was conducted for a single locality from NE Spain (Objective 5 and 6). There, temporal trends for spring arrivals were opposite to those expected on the basis of the advancement of spring events in the breeding site. Therefore, an alternative origin for these trends from the generally purposed global warming of breeding grounds should be tested. For this purpose, meteorological data from all of Africa was used, which allows for the simultaneous determination of the relative importance of wintering vs breeding grounds and, within Africa, the relative importance of each of the main climatic regions both in the short and long-term.

Finally, in Chapter 6, a more complete and comprehensive exploration of the potential factors underlying temporal changes in spring migratory phenology was conducted (Objectives 5 and 6). This chapter employed only the last twenty years of phenological records for the whole of Spain and related them both to wintering and pass area conditions under a hypothetical framework for bird migratory phenology. These conditions were assessed both by means of satellite measurements of vegetation productivity and by meteorological data.

RESULTS AND DISCUSSION

Spatial patterns of migratory phenology of trans-Saharan birds from the Iberian Peninsula

The spatial structure of the common swift and barn swallow arrivals was stronger than in the rest of the studied species. Their patterns of spring colonization were clear (Fig 1.1): first individuals arrive to the south-western corner of the Iberian Peninsula and later progress north-eastward. This progression is only disrupted by the mountainous region of the Iberian System where arrivals are the latest. In the rest of the cases, a visual inspection of interpolated data (Figs. 2.1 and 3.1a) offered a less obvious picture. This apparent absence of strong spatial structure was confirmed by the lesser model performance (Table 2.2 and 3.2). This can neither be attributed to the environmental and geographical explanatory variables used, nor to a lesser number of employed localities in these cases. In spite of these difficulties, some general rules for the spring colonization of the Iberian Peninsula arise from all obtained models:

- Birds arrive later to northern and higher elevated sites.
- Birds arrive earlier to drier areas during summer.
- Birds arrive later to those localities distant from and with a costly route from the Straits of Gibraltar.
- The southwestern corner of Iberia is the earliest arrival area, while Turia basin is the latest one to be colonized.
- Climatic variables showed the best modelling ability among all types of employed explanatory variables.

These general rules for the spring colonization of the Iberian Peninsula are especially obvious in the final models of the common swift and barn swallow (Tables 1.2 and 1.3). They included almost the same variables, showed almost the same explanatory capacity and produced consequently very similar predictive maps for their spring arrivals (Fig. 1.6). In species like the common swift and barn swallow (i.e. species specialized for feeding on flying insects),

the environment plays a key role in determining the spatial migratory patterns. Migration through Spain is not equally probable in all directions once the Mediterranean is crossed. There is an optimum route with the least cost to reach a certain site. These routes are often longer than a direct flight from the Gibraltar area (Fig 1.3). This fact explains why south-eastern Iberia is colonized much later than would be expected according to its climatic conditions and proximity to Gibraltar. Therefore, the unavoidable configuration of the Iberian Peninsula constrains spring colonization patterns in these two species.

In the case of the singing onset of the cuckoo and nightingale, final best models for both species were able to explain only about 27% of the observed variability among localities (Table 2.2). The lower model performance may be due to the detection methodology of first individuals. The singing onset is determined by arrival date but also by male choice of singing activity after its arrival to the breeding area. These latter choices are influenced by other variables independent from migration. For example, population density was an important explanatory variable, especially in the case of the cuckoo (Table 2.2). However, the sign of the relationship between singing onset and cuckoo population density confounded predictions (Sparks *et al.*, 2001; Tryjanowski & Sparks, 2001; Tryjanowski *et al.*, 2005), since earlier onset was detected in marginal areas of its distribution with a low density of individuals. This relationship may be result of the parasitic reproduction of this species. We suggest that cuckoos suffer from increased intra-specific competition in those areas with a low density of potential host pairs. Here, selective pressures for earlier arrivals would be higher.

Final best predictive models for the cuckoo and nightingale offered a different picture (Fig. 2.3). According to singing onset dates, the cuckoo colonizes most parts of Spain in a first and early migratory wave, whereas the nightingale does so in a second and later wave. Therefore, the specific migratory component seems to be more important than the potential environmental constraints, since both species migrate through Iberia around similar dates and thus are exposed to a similar ecological scenario.

Finally, a visual inspection of maps for interpolated arrival, departure and stay data of white storks (Fig. 3.1) points towards the absence of strong spatial patterns. The conspicuousness of this species makes it difficult to attribute this fact to the inaccuracy of recorded dates (Tryjanowski *et al.*, 2005). In the case of spring arrivals, the best final model was able to capture about 34% of variability among localities. White storks arrive later to northern and eastern sites with moist summers. Therefore, the southwestern-northeastern progression axis throughout Iberia also appears in this large and soaring bird. The density of breeding pairs (measured as the number of nests in a 20 km radius around a UTM) also has a negative effect on the arrival date (Fig. 3.3). We suggest that this is more likely due to the competence for nest occupancy than to a real bias from density-dependence in arrival dates (Dallinga & Schoenmakers, 1987; Sasváry *et al.*, 1999; Tryjanowski *et al.*, 2004; but see Wuczyński, 2005).

Spatial patterns for departures and lengths of stay of white storks were extremely weak. The absence of spatial autocorrelation in residuals of the best final models (Fig. 3.4), as well as in the rest of the studied cases (Figs. 1.5 and 2.2), signifies that no important spatially structured explanatory variables have been excluded (Cliff & Ord, 1981; Legendre & Legendre, 1998; Keitt *et al.*, 2002). Therefore, no other variables, on our working scale, would help to improve model predictions of all species. In the particular case of departures and stays of the white stork, there is clearly an absence of spatial patterns. Departure decisions are strongly influenced by social behaviour in this species dependent on collective decisions influenced by unique local environmental conditions of each year rather than macrogeographic gradients. In the case of the length of stay, it was well-modelled both by arrival and departure median dates for the same UTM. This is not surprising since the length of the stay was calculated from these phenological measures. However, it must be noted that the total duration of the stay was more dependent on the departure date.

Interestingly, the aridity index and the precipitation in summer were the only climatic variables included in white stork models. Summer climatic variables appeared repeatedly as very important explanatory variables for

spatial patterns of all species (e.g. Fig. 1.4). These variables, together with the aridity index, are closely related to the productivity during the most unfavourable season in Mediterranean regions (i.e. summer). This fact suggests that for Mediterranean populations of trans-Saharan birds the limiting summer conditions could be modulating life cycle stages for the rest of the year.

Temporal trends in migratory phenology of trans-Saharan birds from the Iberian Peninsula

The first arrival date of all species, with the exception of the nightingale *Luscinia megarhynchos*, showed significant temporal trends during the study period from 1944 to 2004 (Fig. 4.1). The white stork *Ciconia ciconia* showed the steepest advancement. This species arrives at present about 30 days earlier than just 20 years ago. The common swift *Apus apus* and the barn swallow *Hirundo rustica* showed similar temporal fluctuations (Fig. 4.1). Their arrivals were markedly delayed at the beginning of the 1970s. Since then, a trend toward advancement has been recorded. The cuckoo *Cuculus canorus* and the nightingale showed little inter-annual fluctuations in their spring arrivals (Fig. 4.1). They were always heard for the first time during the first two weeks of April. Only the cuckoo showed a significant relationship with the year and its quadratic term: its singing onset was delayed until the beginning of the 1980s and has advanced since then.

All species with significant temporal changes in their arrival dates showed trends toward advancement in recent decades (Table 4.1). This result concurs with previous studies reporting changes attributed to climate change (Loxton *et al.*, 1998; Sokolov *et al.*, 1998; Tryjanowski *et al.*, 2002; Butler, 2003; Hüppop & Hüppop, 2003; Lehikoinen *et al.*, 2004; Zalakevicius *et al.*, 2006) with special regard to the increase in temperatures. In the particular case of the white stork, its significant advancement should be interpreted on the basis of the increasing number of wintering individuals in the Iberian Peninsula in recent years (Molina & Del Moral, 2005), which may return to their breeding localities earlier. This change in migratory behaviour is probably due to guaranteed food availability during winter as the result of access to rubbish dumps and the

expansion of the population of the invasive red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Tortosa *et al.*, 1995; Tortosa *et al.*, 2002; Peris 2003). Milder winters in recent decades may also enhance wintering survival of non-migrant individuals (Mata *et al.*, 2001).

If we focus in the other three species (cuckoo, common swift and barn swallow), the advancement in arrival date recorded in recent decades should be better interpreted as a trend toward re-establishing the timing of migration after an anomalous period of delayed arrivals during the 1970s and 1980s. In fact, arrival dates at present are similar to those recorded in the 1940s. In the case of the common swift and barn swallow, the strong delay recorded in the years 1970-72 was due to the synergistic effect of exceptional climatic circumstances both in wintering and breeding areas (Fig. 4.4). Extremely dry winters in Africa were followed by extremely cold springs in Spain. Almost two decades were necessary again achieve similar arrival dates to those recorded previously to these three years. This fact could be an indication of the serious consequences of punctual but extreme climatic events for birds (e.g. Winstanley *et al.*, 1974; Bosch & Fiedler, 2000; Hernán-Vargas *et al.*, 2006).

Common interdecadal fluctuations were found for the autumn departure of the white stork, common swift and barn swallow (Fig. 4.2). All species tended to depart earlier until the mid-1960s. Then, departures were later year after year until the mid-1980s. During the last two decades a clear trend toward earlier departures has been recorded. However, these fluctuations were only significant for the barn swallow (Table 4.1). This species has advanced its departure during the study period.

The length of stay showed all possible temporal responses in the three previous species (Fig. 4.3). It increased markedly in the white stork, it did not show significant temporal changes in the common swift, and it was shorter in the barn swallow. This heterogeneity arose from the unique temporal trends in arrivals and departures dates of each species. The length of stay merits further attention in future studies in light of the apparent species-specific responses and the potential implications for bird survival and reproductive success of any change in this part of the life cycle.

Factors related to temporal changes in bird migratory phenology

Results obtained in Chapters 4, 5 and 6 point towards climate as the most plausible underlying mechanism for temporal fluctuations in bird migratory phenology. In Chapter 5, arrivals of six analyzed species for a single locality from NE Spain were better associated to climate from Africa than to climate from the same locality. All species have delayed their arrival dates since 1952 (Fig. 5.3), as opposed to results reported in most previous studies (see Table A). This change in migratory behaviour was unexpected since other spring events (such as flowering, leaf unfolding or insect appearance) advanced during the same period (Comas, 1999; Peñuelas *et al.*, 2002). Rainfall in Africa was included in final multiple regression models in all species, with special regard to western coast and Sahel regions (Fig. 5.1; Table 5.2). Furthermore, in most cases arrivals were better associated to long-term effects of climatic variables, i.e. to climatic patterns during the twelve months prior to departures from wintering grounds (Table 5.1). This study suggested that climatic variability in wintering grounds should be taken into account as a potential factor which can affect arrivals to breeding grounds. This effect of conditions in Africa should be especially notable in populations monitored in southern European regions since they arrive just after the crossing of the Sahara Desert.

When we used phenological time-series of arrivals for Spain as a whole (Chapter 4), we obtained significant relationships both with temperatures from Iberia and with precipitation from the Sahel area (Table 4.2). These two rough climatic measurements are good proxies of the environmental conditions in breeding and wintering areas, respectively. Warmer springs in Spain advance arrivals due to the advancement of the spring in the breeding grounds (Peñuelas *et al.*, 2002; Stefanescu *et al.*, 2003; Gordo & Sanz, 2005) that increases chances for foraging and survival of early individuals which could progress through Spain more quickly. Winters preceded by rainy seasons with scarce precipitation were associated with later arrivals to Iberia in the following spring for some species (Fig. G).

The potential factors acting during wintering and migratory periods that can affect the arrival time of birds to their breeding areas (Fig. 6.1) are too

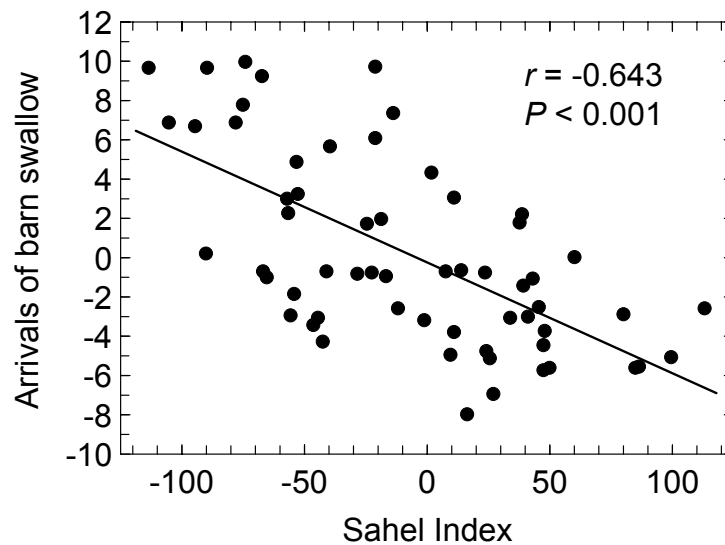


Figure G Scatterplot of the barn swallow mean residual for arrivals for Spain as a whole against the Sahel Index in the preceding rainy season. Solid line represents the best fitted linear model. The correlation (r) and its significance (P) are also given.

numerous to be assessed simply through correlations with a simplistic measurement as the Sahel Index (but see, Stenseth & Mysterud, 2005). Moreover, the potential impact of the conditions in the pass areas was not tested in Chapter 4, although it has been demonstrated that these sites can play a key role in bird migration in spite of the fact that they represent generally small areas and are visited over relatively short time intervals within the life cycle of migratory birds (Ahola *et al.*, 2004; Both *et al.*, 2005; Newton, 2006). The potential effect of wintering and pass areas on spring migratory phenology was evaluated in Chapter 6 by means of NDVI satellite measurements, a direct measurement of the ecological conditions in a certain area (Nicholson *et al.*, 1990). Results agree with primary conclusions obtained in Chapter 4 and the hypothesis purposed in Chapter 5. The white stork, cuckoo and barn swallow were strongly related by NDVI measured in the wintering areas (Table 6.2). Birds arrived earlier after winters with more vegetation productivity in potential African wintering quarters. In the case of the white stork, no effect has been found with the Sahel Index. The arrival dates of the nightingale were again unaffected by any environmental variable. This fact, together with the absence

of temporal trends, suggests that the migration and singing onset phenology of this species may be strongly fixed by endogenous rhythms.

The study conducted in Chapter 6 demonstrates the importance of an accurate selection of the variables used to evaluate the effects of ecological conditions over bird migratory phenology. The potential number of predictors to be included in this kind of analysis is virtually infinite (e.g. Ahola *et al.*, 2005; Zalakevicius, 2006) and thus the risks of spurious correlations and pseudoreplicative results are increased. Only those types of variables during certain time periods with a clear functional hypothesis for the studied species should be taken into account.

Results obtained for several species belonging to several populations in Chapters 4 and 6 reinforce previous studies about the influence of conditions in wintering areas on spring migratory phenology (see Chapter 5; Dallinga & Schoenmakers, 1987; Saino *et al.*, 2004; Rodríguez-Teijeiro *et al.*, 2005). Low values of the Sahel Index are closely related to low values of NDVI (Tucker *et al.*, 1991) because in dry regions, such as the Sahel, vegetation productivity is constrained by water availability (Nicholson *et al.*, 1990; Herrmann *et al.*, 2005). Poor ecological conditions in wintering grounds can reduce survival of individuals, impair quality of moulted feathers and make difficult the acquisition of adequate pre-migratory body condition. Fewer numbers of individuals with low quality feathers and with low fat reserves may delay the detection of the first individuals (Fig 6.1) since there are few chances to observe early individuals, there is less competence for early arrival among males, flight performance is impaired, and the number and/or duration of previous stopovers would be greater (Winstanley *et al.*, 1974; Loske, 1990; Szép, 1995; Foppen *et al.*, 1999; Salewski *et al.*, 2002; Boano *et al.*, 2004; Møller, 2004; Ottoson *et al.*, 2005).

Departure dates were less strongly related to climatic variables than arrivals (Table 4.2). This was unexpected since clear interdecadal fluctuations occurred during the last six decades (Fig 4.2). The best predictor for departure dates was temperature at breeding time. This suggests some kind of long-term effect of climatic conditions mediated through life cycle phases previous to autumn migration (Lack, 1958; Ellegren, 1990; Sokolov 2000; Bojarinova *et al.*

2002). In any case, it is difficult to offer hypotheses for the observed temporal changes in departure dates when a few or even no variables (e.g. common swift) are related to them. Results for the Iberian populations as a whole do not help to clarify the heterogeneous picture offered by previous studies about the potential impacts of climate change on autumn migration (Gatter, 1992; Bezzel & Jetz, 1995; Sokolov *et al.*, 1999a; Bairlein & Winkel, 2001; Jenni & Kéry, 2003; Witt, 2004; Gordo & Sanz, 2005). The absence of clear evidence of climate change on temporal trends of autumn migration could be due to some unfavourable characteristics of departure dates: 1) Mixture of juveniles, males and females; 2) Less urgency to reach wintering quarters; 3) More probable misidentifications between local breeders and pass individuals; 4) The lesser conspicuousness of the phenomena.

CONCLUSIONS

1. Phenological data gathered from volunteer networks provide a sensitive tool for the assessment of spatial and temporal variability of bird migration timing.
2. Spring colonization patterns always showed a southwestern-northeastern progression axis throughout Iberia. Birds always arrived later to northern localities, at high altitude, with rainy summers and far from Gibraltar. Thus, unavoidable environmental and geographical configuration of the Iberian Peninsula shapes some general sketches for its spring colonization in all studied migratory species.
3. *Apus apus* and *Hirundo rustica* showed a strong resemblance in their spring colonization patterns, despite migrating in different periods. These similarities are due to the high dependency on fixed abiotic variables (i.e. environmental and geographical predictors) that constrain migratory patterns for species with similar morphology, ecological requirements and flight performance.
4. Alternatively, *Cuculus canorus* and *Luscinia megarhynchos* showed different spatial patterns in the singing onset, despite migrating during the same period and thus being subjected to the same environmental influences. These differences are due to the differences in biology and ecological requirements of both species. Moreover, singing onset could be affected by other environmental factors acting on singing decisions after individual arrival.
5. The spring colonization pattern of the white stork follows the above mentioned general migratory sketches, while departures and stays do not show any spatial structure.
6. Trans-Saharan birds from the Iberian Peninsula showed significant interdecadal fluctuations in their migratory phenology during the last sixty years. *C. canorus*, *A. apus*, *H. rustica* and *L. megarhynchos* arrive at

present at similar dates to those recorded at the beginning of the study period (1940s). Thus, the advancement reported since the mid-1970s is better interpreted as a return to former arrival dates after an abnormally delayed period.

7. The significant advancement (40 days) recorded in *C. ciconia* arrivals should be interpreted on the basis of the observed trend toward settlement of Iberian populations.
8. Climate both in wintering and breeding grounds affected arrival dates. Wet winters in arid regions in Africa and warm springs in Spain were linked consistently to advanced arrivals. Therefore, recent climatic changes are the most plausible factors underlying the observed temporal trends in bird phenology. Phenology must be included as a bioindicator in future research about the impacts of climate change in Mediterranean regions.
9. Both spatial and temporal patterns for autumn migration were less obvious and poorly modelled by potential predictors in all cases. This phenological event merits further attention.
10. A comprehensive analysis for five heterogeneous common trans-Saharan birds suggests that spatial and temporal patterns of migratory phenology are more complex than previously suggested.

RESUM

Introducció

Cada any milions d'aus migratòries es mouen entre dues àrees diferents, que normalment es troben a milers de quilòmetres de distància. La migració suposa setmanes o fins i tot mesos de viatge, que poden implicar travessar barreres ecològiques com ara muntanyes, deserts i oceans. En el cas dels ocells trans-saharians, hi ha unes 185 espècies que nidifiquen al Paleàrtic i passen l'hivern al sud del Sàhara. Les característiques de la migració, fan d'aquest fenomen un dels més fascinants de la natura i, per tant, no és sorprenent que hagi estat un tema d'interès per l'observador humà des de fa molt de temps.

L'estratègia de moure's d'una banda a altra de les aus migratòries respon a les fluctuacions que es produeixen als ambients on viuen. La majoria dels ambients del nostre planeta estan sotmesos a l'estacionalitat resultant de la rotació de la Terra al voltant del seu eix. Això provoca canvis en l'energia rebuda al llarg del cicle anual, fet que suposa les variacions estacionals en el clima i la vegetació. Les aus migratòries es mouen entre dues àrees per aprofitar les millors condicions ambientals que es donen a cadascuna d'elles en certs moments de l'any. En el cas de les espècies trans-saharianes, aprofiten l'abundor de la primavera als quarters europeus alhora que eviten el dur hivern marxant cap a latituds tropicals. En conjunt, aconseguen viure sota unes condicions ambientals més favorables que si passessin tot l'any en un sol lloc i, en conseqüència, les poblacions poden ser més nombroses.

L'èxit de la migració es recolza en tres adquisicions fonamentals:

- Adaptacions fisiològiques per afrontar els reptes que imposa el període migratori.
- Mecanismes de navegació que assegurin la ruta correcta entre els llocs d'origen i destinació.
- Ritmes endògens que assegurin l'inici i final de cada estadi del cicle vital en el moment corresponent.

Els ritmes endògens són la resposta adaptativa dels organismes a les fluctuacions ambientals. En el cas dels ocells, moltes altres parts del cicle vital a més de la migració també es troben pre-programades i tenen una forta base genètica, com ho demostra el fet que en moltes espècies es manté la disposició a migrar, a reproduir-se o a mudar tot i estar sotmeses experimentalment a unes condicions ambientals constants. Tot i aquesta ritmicitat interna calen elements ambientals externs que ajudin a sincronitzar-la amb la progressió natural de les estacions. Entre aquests elements el més important és el fotoperíode.

El cicle vital d'un ocell migratori alterna diversos estadis al llarg de l'any (Fig. A). Aquesta successió alterna les funcions vitals de la millor manera per assegurar la supervivència de l'individu i maximitzar la seva eficàcia biològica en funció de les fluctuacions ambientals. Per tant, la reproducció, muda o migració estan ubicades en aquell moment de l'any que garanteix que la demanda individual i l'oferta ambiental estaran millor acoblades. L'èxit individual es basa, doncs, en l'adequat inici i final de cada estadi vital, o sigui, en una adequada fenologia. Si una fase es retarda, la següent també ho ha de fer o, alternativament, ambdós estadis s'han de produir simultàniament, fet que imposarà *trade-offs* en l'assignació de recursos. Quan la sincronització entre els diferents estadis del cicle vital i les condicions ambientals necessàries per dur-los a terme desapareix, llavors cal esperar conseqüències molt greus pels individus. Per tant, una adequada fenologia esdevé la clau per al correcte funcionament dels cicle vitals.

La fenologia estudia els fenòmens naturals recurrents, com ara la floració, la sortida de les fulles, l'aparició dels insectes o l'arribada i emigració de les aus. En definitiva, tots aquells fenòmens naturals que defineixen molt millor el pas de les estacions que no pas el calendari astronòmic. Aquesta disciplina té una història molt antiga. Al Japó es poden trobar registres des de el segle IX i a la Xina des del XVI. A Europa la història de la fenologia s'inicià a principis del segle XVIII, essent probablement els registres de caire biològic més antics que existeixen. Per exemple, els registres de Robert Marsham de Norfolk, UK, daten de l'any 1736. Aquesta afecció va ser continuada pels seus

successors durant els dos segles següents. La primera metodologia descrita per fer observacions fenològiques la va publicar Carl Von Linné a mitjans del segle XVIII. Tot just uns quants anys més tard va començar a funcionar una xarxa fenològica a Suècia. Des de mitjans del segle XIX es troben xarxes fenològiques a la majoria de països europeus. Aquestes solen estar coordinades per serveis meteorològics de caire estatal i fan especial èmfasi a la fenologia de les plantes. A diferència dels primers naturalistes, que seguien la tradició linneana, aquestes xarxes tenen un clar interès aplicat. Volen ajudar a millorar les pràctiques agrícoles a través d'un coneixement fi de la fenologia vegetal.

La fenologia ha estat una disciplina tradicionalment compartida per la biologia i la climatologia. Donat que és un bon indicador del pas de les estacions es va incloure ben aviat com un paràmetre més a controlar a les xarxes meteorològiques. Aquest fet ha permès que els registres fenològics gaudeixin d'una cobertura geogràfica i temporal inimaginable per a qualsevol altre paràmetre biològic. Això ha estat possible gràcies a que les xarxes fenològiques estan basades en gent no especialitzada. Hom és capaç de percebre el pas de les estacions, i per tant qualsevol pot enregistrar aquests esdeveniments tan ben coneguts. Per desgràcia, tot i les enormes quantitats de registres acumulats per aquestes xarxes fenològiques encara hi ha pocs estudis que n'hagin fet un anàlisi acurat. La manca d'eines, com per exemple ordinadors, fins no fa gaire per gestionar fàcilment tantes dades, ha estat un obstacle insalvable per a aquest objectiu durant la major part de la història.

Gràcies al canvi climàtic (o malauradament per culpa d'ell, segons es vegi) la fenologia s'ha tret del damunt aquesta imatge de passatemp per naturalistes que tenia fins no fa gaire. Els científics tornen a tenir mot interès en aquesta disciplina perquè s'ha demostrat el valor que té en la recerca sobre el canvi climàtic. La capacitat dels organismes per a detectar canvis climàtics era d'esperar, ja que els cicles vitals han d'estar perfectament sincronitzats amb la successió de les estacions, i aquesta està determinada pel clima. Per tant, és d'esperar que la fenologia dels organismes canviï en sintonia amb els canvis climàtics per adaptar-se de la millor manera possible a les noves condicions.

El clima de la Terra ha canviat contínuament i aquests canvis han implicat respostes per part del organismes per tal d'adaptar-se. Llavors, per què ens ha de preocupar el canvi climàtic actual? Perquè té tres característiques que el diferencien de qualsevol altre que se'n tingui constància:

- Origen humà. S'accepta que el principal responsable del l'increment de les temperatures és l'augment dels gasos d'efecte hivernacle.
- Condicions globals notablement més càlides. El segle passat les temperatures van incrementar 0,6 °C i s'espera un increment d'entre 1,4 i 5,8 °C per al final d'aquest segle.
- Velocitat i magnitud dels canvis extraordinària. L'increment de les temperatures serà de l'ordre del que s'ha produït entre períodes glacials i interglacials, però a una velocitat 10 cops superior.

Un nombre d'estudis cada cop més gran està demostrant l'existència d'efectes del canvi climàtic en tota mena de paràmetres biològics, en una àmplia varietat d'espècies d'arreu del món i tant de medis terrestres com aquàtics. Es poden destacar entre aquests efectes: pèrdues de biodiversitat, expansió cap els pols dels rangs de distribució, canvis en altitud en les distribucions, retracció dels rangs de distribució, canvis morfològics, avançament del moment de la reproducció, canvis en l'èxit reproductiu, canvis en la dinàmica de poblacions, canvis en els caràcters sexuals, acceleració del desenvolupament, alteració dels períodes migratoris, desajustaments entre nivells tròfics o alteració d'altres tipus de relacions interespecífiques. No ens ha de sorprendre que els impactes del canvi climàtic siguin tan amples perquè el clima és probablement el factor més important que afecta el funcionament dels ecosistemes i dels cicles vitals. Per tant, cal esperar que les evidències incrementaran conforme el canvi climàtic continuï i es duguin a terme més estudis.

D'entre tot aquest ventall d'aspectes biològics afectats pel canvi climàtic, la fenologia va ser un dels primers en oferir evidències i probablement és el més estudiat. Els motius pels quals la fenologia esdevé un bioindicador important del canvi climàtic són:

- La fenologia és molt sensible al clima.
- La fenologia és barata i fàcil d'enregistrar.
- La fenologia s'estudia des de fa dècades o segles.
- La fenologia no té problemes amb la homogeneïtat de registres i és fàcilment estandaritzable entre xarxes d'observadors.
- La fenologia és una evidència real que els éssers vius responen al canvi climàtic.

Els ocells probablement són el grup animal que ha rebut més atenció per part de la comunitat científica. Això és degut a la llarga tradició que té l'ornitologia com a disciplina, fet que ha afavorit l'existència de programes de seguiment durant les últimes dècades, que és quan s'ha produït el major increment de les temperatures. Els efectes del canvi climàtic als ocells ha estat demostrat en aspectes ben diversos de la seva biologia, com ara: la distribució geogràfica, abundància de les poblacions, caràcters morfològics, selecció sexual, fenologia reproductiva, èxit reproductiu o fenologia migratòria. La fenologia migratòria ha rebut especial atenció, donada la seva popularitat. L'arribada i emigració dels ocells constitueix un indicador clàssic de les estacions. Els programes de seguiment a llarg termini sobre fenologia migratòria tenen el seu origen en: 1) iniciatives personals; 2) xarxes meteorològiques; 3) observatoris ornitològics; 4) programes de seguiment més complexos habitualment associats a l'anellament.

La majoria dels estudis que han analitzat canvis a llarg termini en la fenologia han demostrat que les dates d'arribades s'estan avançant durant les darreres dècades. Aquest canvi en el comportament migratori s'ha atribuït al canvi climàtic i especialment a l'increment de temperatures. La primavera s'ha avançat als quaters de cria paleàrtics fet que facilita la migració a través d'aquestes àrees gràcies a la major abundància de menjar i a unes condicions meteorològiques menys adverses. Com arribar d'hora té molts beneficis, les poblacions han avançat les dates de retorn a les àrees de cria per tal d'aprofitar de la millor manera la nova situació. Per contra, l'absència de canvis o fins i tot una arribada més tardana detectada en certs casos podria estar indicant

l'existència de pressions ambientals oposades dintre dels cicles vitals dels ocells migratoris a més d'una certa inflexibilitat dels ritmes endògens que controlen els diferents estadis del cicle vital per adaptar-se a la nova situació.

Pel que fa a la migració de la tardor hi ha pocs estudis que l'hagin analitzat amb profunditat, oferint evidències tant d'avançament com d'ajornament de la mateixa. Això podria ser degut a les peculiaritats d'aquest període migratori respecte al primaveral: hi ha menys urgència per arribar als quaters d'hivernada, hi ha una barreja d'individus de diferents edats, sexes i procedències, i a més sol atreure menys l'atenció dels observadors. Per altra banda, l'increment de les temperatures no s'està produint de forma homogènia dintre de l'any, essent escàs o pràcticament nul als mesos de tardor.

Hi ha pocs estudis que hagin analitzat canvis en la fenologia migratòria en el sud d'Europa, tot i que la regió mediterrània és fonamental per a les aus trans-saharianes. L'estudi pioner de Peñuelas *et al.* (2002) va demostrar que s'ha produït un ajornament de les arribades durant els últims 50 anys en una localitat mediterrània. En canvi, la resta de fenòmens primaverals es van avançar durant el mateix període. Fent servir les mateixes dades, Gordo *et al.* (2005) van demostrar que aquest comportament aparentment contra-adaptatiu era degut probablement a l'efecte del clima a les àrees d'hivernada, clima que normalment no s'havia tingut en compte en estudis previs de caire similar. Les arribades podrien ésser més tardanes per l'empitjorament de les condicions ecològiques a les àrees d'hivernada del Sahel on hi ha hagut sequeres persistents durant les darreres dècades. Per tant, els efectes del canvi climàtic poden ser complexos i especialment dramàtics en el cas del ocells migratoris que són doblement vulnerables als canvis perquè s'han d'enfrontar a les condicions tant de les àrees de reproducció com a les de cria.

Altres estudis posteriors han tornat a analitzar les mateixes espècies en localitats properes a l'anterior trobant tendències oposades, és a dir han trobat un avançament de les dates d'arribada. Aquests resultats aparentment contradictoris podrien ser el reflex de les peculiaritats ambientals i observacionals de cada localitat d'estudi així com de les pressions ecològiques rebudes per cadascuna de les poblacions. Per tant, cal més cautela a l'hora de

generalitzar els resultats d'una sola localitat. Només aquells estudis basats en una xarxa fenològica capaç de fer un seguiment de moltes poblacions poden oferir resultats més generalitzables. En el mateix sentit, no està clar com s'han d'interpretar aquests canvis (avançament o ajornaments) sense mesures paral·leles en la gran majoria de casos de l'èxit reproductiu o la supervivència dels individus implicats. Cal comparar aquests canvis amb els que serien necessaris per tal de continuar ben acoblats a les fluctuacions ambientals.

L'escassetat d'estudis citada és el reflex de una pobre tradició dels estudis de fenologia a la península. Els primers registres que conec pertanyen a Cavanillas (1802), que dona dates precises de l'arribada de la cigonya blanca *Ciconia ciconia*, oreneta vulgar *Hirundo rustica*, falciot *Apus apus* i oreneta cua-blanca *Delichon urbicum* a Madrid. Curiosament, la sèrie d'anys oferts per la cigonya dona una data (29 de Gener) pràcticament idèntica a la que es pot obtenir amb el conjunt d'observacions de la base de dades emprada en aquesta tesi (Fig. 5.1), fet que reforça la vàlua esmentada dels registres fenològics donada la seva comparabilitat. La data d'arribada és única, el que fa que esdevingui una mesura fàcil i perfectament comparable entre observadors, anys i localitats.

A finals del segle XIX hi ha els primers intents, sense èxit, d'establir una xarxa fenològica a Espanya. De la mateixa època figuren certs registres per Catalunya i les Balears, fruit de nombroses iniciatives regionals. No és, però, fins el període 1921-1939 que es durà a terme el primer registre sistemàtic gràcies al Servei Meteorològic de Catalunya (SMC). La densa xarxa meteorològica constituïda en aquella època a Catalunya va incorporar la fenologia, amb especial atenció a les plantes i seguint una metodologia molt similar a la que ja es practicava a d'altres països. Únicament el llistat d'espècies es va haver d'adaptar a les peculiaritats florístiques i faunístiques de la regió mediterrània. Malauradament la major part de tota aquesta informació recollida pel SMC juntament amb els registres previs que custodiava en els seus arxius va desaparèixer durant la guerra civil. De tota manera, els registres que han perdurat han permès demostrar que les dates d'arribada eren similars a les actuals. Això, però, no hauria de disminuir gens la nostra preocupació

davant de l'actual canvi climàtic pel que fa als ocells i, en general, pel que fa a la biodiversitat de regions mediterrànies.

L'any 1942 l'antic *Servicio Meteorológico Nacional* (SMN), actual *Instituto Nacional de Meteorología* (INM), va fer una crida en busca de voluntaris per tal d'encetar una xarxa fenològica a Espanya. L'any següent es van distribuir les normes d'observació i el llistat d'espècies entre els primers voluntaris, molts d'ells vinculats ja al SMN encarregant-se d'estacions meteorològiques. Fins i tot, molts observadors de l'antic SMC van passar ara a formar part del SMN. La metodologia proposada i el llistat d'espècies van ser pràcticament idèntics a l'utilitzat pel SMC i, per tant, al d'altres països. La xarxa encara funciona seguint les mateixes regles, fet fonamental per mantenir l'homogeneïtat de les dades acumulades durant seixanta anys. Als pocs anys d'iniciar-se la xarxa ja comptava amb centenars d'observadors (Fig. B), que han anat decreixent poc a poc d'ençà llavors.

Paral·lelament a la xarxa fenològica del SMN, l'any 1970 la *Sociedad Española de Ornitología* (SEO) va crear la *Comisión de Fenología*, amb l'objectiu de coordinar i organitzar totes les dades fenològiques que ornitòlegs d'arreu d'Espanya enviaven a SEO. Tot i que aplega dades per a multitud d'espècies li manca el funcionament sistemàtic i estandarditzat de la xarxa fenològica del INM.

La tasca principal del SMN, primer, i del INM, després, des que es va fundar la xarxa fenològica ha estat emmagatzemar i classificar les dades rebudes. Qualsevol pot ser observador d'aquesta xarxa, simplement ho ha de sol·licitar a la delegació regional del INM que li correspon pel seu lloc de residència. Un cop donat d'alta, l'observador rep una llibreta per a les anotacions fenològiques, una guia de les espècies a observar i els formularis necessaris per tal d'enviar les seves observacions per correu. Aquests formularis s'han d'enviar mensualment a les delegacions, des d'on es reenvien cap a la seu central del INM. Els formularis contenen informació bàsica com ara: localitat, província, nom de l'observador, mes, any, i la data quan es va produir un cert esdeveniment fenològic per a cadascuna de les espècies. Cada esdeveniment fenològic té un formulari concret. Quan aquestes dades arriben

finalment a la seu central, es transcriuen bé a paper (com fins el 1988) o s'informatitzen (com des d'ençà llavors). Aquest funcionament tan jeràrquic converteix el processat de les dades en quelcom lent on hi poden haver errors per culpa de la transcripció tants cops de les dades.

La present tesi constitueix el primer intent real d'analitzar en profunditat tota la informació emmagatzemada pel INM durant els darrers seixanta anys. Fins el moment aquestes dades han estat poc explotades. Anualment des de 1943 s'han publicat uns mapes d'isofenes molt grollers per a unes poques fases molt concretes en el "*Calendario Meteoro-Fenològic*" (anomenat des de 1982 "*Anuario Meteorológico*") i en les "*Observaciones Meteoro-Fenológicas*". També el mateix INM va publicar un parell de llibres que no eren res més que una interminable llista amb les millors localitats de la xarxa i les dates més primerenques, més tardanes i mitjanes observades per a certes fases juntament amb mapes d'isofenes.

La base de dades que ha resultat dels arxius del INM per al període 1944-2004 conté un total de 44037 registres d'arribades i emigracions en 1395 localitats per a cinc espècies: cigonya blanca *Ciconia ciconia*, cucut *Cuculus canorus*, falciot *Apus apus*, oreneta vulgar *Hirundo rustica* i rossinyol *Luscinia megarhynchos*. Existeixen a més uns altres 8900 registres més que pertanyen a varies espècies tant trans-Saharianes com hivernants principalment per al període 1988-2004.

Aquestes cinc espècies constitueixen un grup reduït però molt heterogeni. La cigonya blanca es troba àmpliament distribuïda per tota Europa, l'Àfrica del Nord i l'Orient Mitjà. Es poden distingir dos grans grups segons la seva ruta migratòria: occidental (migren per Gibraltar i hivernen a l'Àfrica occidental) i oriental (migren pel Bòsfor i hivernen a l'Àfrica oriental). És una espècie molt antropòfila tant pel que fa a la nidificació com als hàbitats preferits per alimentar-se. De caire molt gregari, se la troba alimentant-se en grups, niant en colònies i migrant cap als quarters d'hivernada en estols. Fa una posta de 2 a 6 ous l'any ja des de finals de Març. Tres mesos després de pondre volen els polls. La seva dieta varia segons les disponibilitats de cada lloc i moment, però inclou tota mena d'animals de mida petita i mitja (des de cucs

fins a rosegadors). Selecciona preferentment hàbitats oberts amb pastures i cultius prop de zones humides on abunden les seves preses.

Les poblacions ibèriques i del Magrib del cucut constitueixen una subespècie apart. El seu cant inconfusible es pot sentir a qualsevol mena d'hàbitat forestal de la Península Ibèrica. Per contra, la seva distribució i comportament hivernals són molt desconeguts degut als seus hàbits reservats i la dificultat de distingir-lo de l'espècie africana *Cuculus gularis*. La seva reproducció de tipus parasític ha estat tradicionalment de molt interès. Les femelles posen els ous en els nius d'altres espècies que s'encarregaran de criar el poll de cucut. A les poques hores d'eclosionar el poll de cucut fa fora del niu la resta d'ous o polls per tal de rebre tota l'atenció. El poll de cucut continuarà essent alimentat pels pares adoptius moltes setmanes després de deixar el niu. La migració de tardor comença ja a l'Agost, amb els adults precedint els joves. La seva distribució entre hàbitats està fortament condicionada per la presència dels seus hostes i d'una abundant font d'aliment, especialment erugues.

És rara la localitat ibèrica on no hi hii el falciot. Això és degut a l'enorme oferta de llocs per nidificar que ofereixen per aquesta espècie les infraestructures humanes. No hi ha cap mena de dada per a les àrees d'hivernada de les poblacions espanyoles, tot i que les recuperacions per d'altres poblacions europees assenyalen a països com Zaire, Tanzània, Zimbabwe i Moçambic. També hi ha registres hivernals d'individus per tota l'Àfrica occidental. És una espècie molt gregària durant tot l'any. És molt comú veure estols alimentant-se de plàncton aeri sobre es mateixos pobles i ciutats on nidifica. Es passa gairebé tota la seva vida volant. El mal temps provoca fuites de saó que poden implicar vols de centenars de quilòmetres. Els falciots fan una sola posta de 1 a 4 ous. Els joves deixen el niu al cap de 2 mesos, podent-se retardar fins a 3 en cas que hi hagi hagut mal temps durant el període de cria que hagi dificultat la seva alimentació. L'emigració cap als quaters d'hivernada es produeix tot just després que els joves deixen el niu.

L'oreneta vulgar és una de les espècies més abundants i àmpliament distribuïdes de tot el Paleàrtic. En el cas de la Península Ibèrica se la pot trobar

niant també arreu. Se l'ha trobat hivernant arreu d'Àfrica al sud del Sàhara, tot i que alguns individus romanen a l'hivern al sud d'Espanya. La principal àrea d'hivernada de les poblacions espanyoles és als països del Golf de Guinea. Les orenetes ocupen tota mena d'hàbitats, tot i que tenen preferència per les pastures, els prats i els cultius, sense estar mai gaire lluny d'alguna infraestructura humana que els hi proporcionï un lloc per fer el niu. Aquesta espècie depèn completament dels insectes aeris per a la seva alimentació, que captura volant a poca alçada prop de la superfície. Sol fer dues postes de entre 2 i 7 ous des del mes de Març. El polls deixen el niu entre 4 i 6 setmanes més tard, tot i que els pares tindran cura d'ells durant algunes setmanes més. També és un ocell molt gregari fora de l'època de cria, constituint enormes concentracions per dormir tant durant la migració post-nupcial com un cop als quaters d'hivernada.

El rossinyol se'l pot trobar per tota la Península Ibèrica, essent cada cop més escàs conforme ens apropem a la regió Cantàbrica. Les poblacions europees occidentals hivernen en la franja delimitada entre el Sàhara i la selva plujosa que va des de l'Atlàntic fins Uganda. Aquí freqüenta la sabana, els matollars espinosos, els marges i clarianes del bosc humit, i les formacions arbustives i herbàcies de les riberes del cursos d'aigua. Els mascles defensen els seus territoris tant a les àrees de cria com de hivernada mitjançant el seu potent i divers cant, que esdevé l'única manera de detectar la presència d'una espècie tan amagadissa. És una espècie principalment solitària. Els mascles són fidels any rera any al mateix territori de cria. Sempre seleccionen llocs amb bona cobertura de bardisses o qualsevol altra mena d'arbust sempre que sigui dens en àrees dominades per mosaics de vegetació natural i cultius, en boscos de ribera, en pastures o fins i tot en parcs urbans. El cant diürn serveix per interactuar amb d'altres mascles, mentre que el més popular cant nocturn per atreure les femelles. Fa dues postes de entre 2 i 6 ous, amb els joves deixant el niu en menys d'un mes. S'alimenta d'invertebrats terrestres, especialment escarabats i formigues, tot i que al final de l'estiu també de petits fruits i baies. El pas post-nupcial principal és entre finals d'Agost i finals de Setembre.

Objectius

Els principals eixos que han guiat aquesta tesi han estat tres: patrons espacials, tendències temporals i els factors subjacents a ambdós. Aquests han estat tractats en cinc capítols on s'han acomplert els següents objectius:

1. Descriure la variabilitat espacial observada en Espanya pel que fa a la fenologia de les cinc espècies. (Capítol 1, 2 i 3).
2. Determinar les variables ambientals capaces de modelar de la millor manera els patrons anteriors. (Capítol 1, 2 i 3).
3. Oferir una interpretació sota una perspectiva de l'ecologia evolutiva dels factors prèviament obtinguts tenint en compte les característiques de cada espècie i determinar en conseqüència l'existència de regles en comú per a la migració a través de la Península Ibèrica. (Capítol 1, 2 i 3).
4. Determinar l'existència de tendències temporals significatives cap a l'avançament o ajornament de les dates d'arribada i emigració així com de la durada total de les estades a les cinc espècies estudiades per al conjunt de la Península. (Capítol 4).
5. Avaluar la influència del canvi climàtic en aquestes tendències. (Capítol 4, 5 i 6)
6. Determinar l'efecte de les fluctuacions interanuals en les condicions de les àrees d'hivernada, pas i reproducció en la fenologia migratòria. (Capítol 4, 5 i 6).

Resultats i Discussió

L'estructura espacial de les arribades del falciot i l'oreneta vulgar va ser molt més clara que en la resta d'espècies estudiades (Fig. 1.1), amb els primers individus arribant al sud-oest de la península i després progressant cap al nord-est. Aquesta progressió només queda interrompuda per les regions muntanyoses del Sistema Central i Ibèric on l'arribada és la més tardana. A la resta de casos, una inspecció visual va oferir patrons poc clars (Figs. 2.1 i 6.1a). L'absència aparent d'una estructura espacial forta es va confirmar amb l'escassa capacitat explicativa dels models. Això no pot atribuir-se ni al tipus de

variables emprat ni a un menor nombre de localitats en aquests altres casos. Tot i això, es van poder treure una sèrie de regles generals per a la colonització primaveral de la Península Ibèrica:

- Arribada més tardana a localitats de més al nord i a més altitud.
- Arribada més primerenca a les zones més seques durant l'estiu.
- Arribada més tardana a aquelles localitats llunyanes de l'Estret de Gibraltar i amb una ruta costosa per arribar-hi.
- El quadrant sud-oest de la Península és la zona més primerenca, mentre que la conca del Túria és la més tardana.
- Les variables climàtiques van tenir la millor capacitat explicativa entre tots els tipus de variables ambientals.

Aquestes regles generals per a la colonització de la Península Ibèrica són especialment òbvies en els models finals del falciot i l'oreneta vulgar (Taules 1.2 i 1.3). Els dos van incloure gairebé les mateixes variables, van tenir gairebé les mateixes capacitats explicatives i, en conseqüència, van produir mapes gairebé iguals per a les arribades primaverals (Fig. 1.6). Per tant, es pot concloure que a espècies com el falciot i l'oreneta vulgar (especialitzades en alimentar-se d'insectes aeris) l'ambient juga un paper molt fort a l'hora de determinar els patrons migratoris. La migració a través d'Espanya no és igualment probable en totes les direccions un cop que es creua l'Estret de Gibraltar. Hi ha rutes òptimes amb el menor cost per arribar a un cert lloc, i aquestes rutes poden ser molt més llargues que un vol recte directe (Fig. 1.3). Aquest fet explica perquè el sud-est de la Península es colonitza molt més tard del que seria d'esperar en funció de les seves condicions climàtiques i proximitat a l'Estret. Per tant, la configuració immutable de la Península limita els patrons migratoris d'aquestes dues espècies.

En el cas de l'inici del cant en el cucut i el rossinyol, els millors models finals van explicar de l'ordre del 27 % de la variabilitat (Taula 2.2). Aquesta escassa capacitat de predicció podria ser deguda a que l'inici del cant és un fenomen que pot veure's influenciat per d'altres decisions individuals que depenen de les condicions ambientals de l'àrea de reproducció un cop que

l'individu ja ha arribat. Per exemple, la densitat de població va ser una variable important, especialment en el cas del cucut, tot i que el seu efecte va ser oposat al que caldria esperar, és a dir, més tard a les zones més poblades. Això podria ser resultat del tipus de reproducció d'aquesta espècie. A les zones amb menys parelles per ser parasitades hi hauria més competència intraspecífica i, per tant, les pressions selectives a favor d'arribades primerenques serien més grans.

Els millors models per al cucut i el rossinyol van oferir patrons diferents (Fig. 2.3). Segons les dates d'inici del cant, el cucut colonitza la major part d'Espanya a una primera i més primerenca onada migratòria, mentre que el rossinyol ho fa en la segona i més tardana. Per tant, el component migratori específic sembla molt més important que les potencials limitacions ambientals, ja que ambdues espècies migren a través de la Península durant dates similars i, per tant, s'enfronten a un escenari ecològic similar.

En la cigonya blanca va ser possible la comparació dels patrons obtinguts entre les tres variables analitzades: arribada, emigració i estada. Una ullada als mapes interpolats (Fig. 3.1) indica una absència de patrons espacials forts. La conspicuïtat d'aquesta espècie fa difícil atribuir aquesta absència de patrons a la imprecisió de les dates registrades. El millor model per a les arribades va explicar un 34 % de la variabilitat entre localitats. Les cigonyes arriben més tard a les localitats del nord i est amb estius més plujosos. Per tant, aquesta espècie tot i ser gran i planadora també mostra aquest eix sudoest-norest de progressió. També va arribar abans a les zones amb més densitat de nius (Fig. 3.3). Això probablement és degut a la competència per la seva ocupació.

Els patrons espacials de les dates d'emigració i de la durada de l'estada van ser molt pobres. L'absència d'autocorrelació espacial als residus dels models finals (Fig. 3.4), així com va passar a la resta d'espècies (Fig. 1.5 i 2.2), significa que no es va passar per alt cap variable ambiental amb estructura espacial. Per tant, cap altre variable, a la nostra escala de treball, podria ajudar a millorar els models obtinguts en totes les espècies. L'emigració està molt influenciada per comportaments socials que depenen probablement més aviat

de decisions col·lectives fruit de les condicions peculiars trobades a nivell local cada any que no pas de gradients macrogeogràfics. Pel que fa a les estades, es van modelar bé mitjançant les dates mitges d'arribada i, especialment, les d'emigració del mateix UTM.

L'índex d'aridesa i la precipitació de l'estiu van ser les úniques variables climàtiques incloses en els models de la cigonya blanca. De fet, el clima a l'estiu va aparèixer repetidament com un dels elements predictius més importants dels patrons espacials en tots els casos (Fig. 1.4). Aquestes variables juntament amb l'índex d'aridesa estan íntimament relacionades a la productivitat durant l'estació més desfavorable a les regions mediterrànies, l'estiu, el que suggereix que a les poblacions mediterrànies d'aus transsaharianes les condicions limitants de l'estiu podrien estar modulant els diferents estadis del cicle vital de la resta de l'any.

Les primeres arribades van mostrar tendències temporals significatives en totes les espècies durant el període d'estudi (1944-2004), amb excepció del rossinyol *Luscinia megarhynchos* (Fig. 4.1). La cigonya blanca *Ciconia ciconia* arriba uns 30 dies abans que tot just fa 20 anys, el que suposa l'avançament més notori. El falciot *Apus apus* i l'oreneta vulgar *Hirundo rustica* van tenir fluctuacions temporal similars (Fig. 4.1), amb arribades més tardanes fins a mitjans del anys 70 i avançament de les mateixes des de llavors. El cucut *Cuculus canorus* i el rossinyol van cantar per primer cop sempre durant les dues primeres setmanes d'Abril (Fig. 4.1). El cucut va tendir a cantar més tard fins a començament dels anys 80, mentre que de les hores ençà ha tendit a cantar més d'hora.

Les quatre espècies amb tendències temporals a les seves dates d'arribada han mostrat en tots els casos una tendència a avançar-se en les darreres dècades (Taula 4.1). Aquest fet coincideix amb d'altres estudis que han demostrat l'existència de canvis en relació al canvi climàtic, especialment pel que fa a l'increment de les temperatures. Pel que fa a la cigonya blanca, per entendre el seu avançament cal tenir present l'augment d'individus hivernants als últims anys. Aquest canvi en la conducta migratòria probablement ha estat degut a la disponibilitat d'aliment durant l'hivern gràcies als abocadors i a

l'expansió del cranc de riu americà *Procambarus clarkii*. Hiverns més temperats durant l'última dècada també han pogut ajudar a la supervivència hivernal dels individus sedentaris.

Pel que fa a les altres tres espècies, l'avançament enregistrat durant les últimes dècades s'interpretaria millor com una tornada a les dates normals de migració després d'un període d'arribades tardanes durant els anys 70 i 80. De fet, les dates actuals són similars a les que s'havien vist als anys 40. En el cas particular del falciot i l'oreneta vulgar el retard tan fort que es va produir durant els anys 1970 a 1972 va ser degut a l'efecte sinèrgic d'unes condicions climàtiques excepcionals tant a les àrees de cria com d'hivernada. Hiverns extremadament secs al Sahel van ser seguits de primaveres molt fredes a Espanya. Cal destacar el fet que després d'aquests tres anys han calgut gairebé dues dècades per tornar a les dates prèvies d'arribada, el que podria ser una prova de les conseqüències tan greus que poden tenir els esdeveniments climàtics puntuals però extrems.

L'emigració de tardor de la cigonya blanca, el falciot i l'oreneta vulgar va presentar fluctuacions interdecadals comunes (Fig. 4.2). Totes les espècies van tendir a marxar abans fins a mitjans dels 60, després es van retardar any rera any fins els 80, i des de llavors han tendit un altre cop a avançar-se. Aquestes fluctuacions van ser, però, només significatives en el cas de l'oreneta vulgar (Taula 4.1).

La durada de l'estada, definida com el nombre de dies transcorreguts entre el primer i últim individu detectats en una certa localitat i any, va mostrar totes les respostes possibles en les tres espècies anteriors (Fig. 4.3). Ha incrementat notablement en la cigonya blanca, no ha variat en el falciot, i s'ha reduït a l'oreneta vulgar. Aquesta heterogeneïtat és el resultat de les tendències temporals peculiars a l'arribada i emigració de cadascuna de les espècies. Donades aquestes respostes tan específiques i les potencials implicacions que pot tenir per a la supervivència i èxit reproductiu qualsevol canvi en aquest paràmetre, caldria parar més atenció en aquesta fase en estudis futurs.

Els resultats obtinguts en els Capítols 4, 5 i 6 assenyalen al clima com al mecanisme responsable més probable de les fluctuacions temporals esmentades en la fenologia migratòria de les aus estudiades. En el Capítol 5 l'arribada de sis espècies per a una localitat catalana (Cardedeu) es va associar sempre amb el clima d'Àfrica en comptes del clima d'aquesta mateixa localitat. Totes les espècies van retardar la seva arribada des de 1952 (Fig. 5.3), en contra del que la majoria d'estudis previs han demostrat. Aquest canvi sembla contra-adaptatiu doncs la resta de fenofases primaverals sí es van avançar com a resultat de l'increment de temperatures. Els models de regressió finals per a totes les espècies van incloure les pluges a l'Àfrica, especialment aquelles de les regions occidentals del continent (Taula 5.2). A més en la majoria de casos l'efecte va ser de les variables definides com a llarg termini, es a dir durant els dotze mesos abans de l'inici de la migració pre-nupcial (Taula 5.1). Aquest estudi suggereix que la variabilitat climàtica als quarters d'hivernada hauria de considerar-se com un factor que pot afectar les arribades aquí, ja que els ocells només poden ajustar la seva migració en funció de les condicions que es troben en el moment d'iniciar-la o durant la seva progressió però en cap cas en funció de les condicions del lloc on han d'arribar. L'efecte de l'Àfrica cal esperar que sigui especialment notable al sud d'Europa on els ocells arriben tot just després de creuar el desert del Sàhara.

Quan es van analitzar les sèries temporals per a tota Espanya (Capítol 4), es van obtenir relacions significatives tant amb les temperatures de la Península Ibèrica com les precipitacions de l'àrea del Sahel (Taula 4.2). Aquestes dues variables tot i ser tan generals són una bona mesura de les condicions ambientals de les àrees de cria i hivernada, respectivament. Primaveres càlides faciliten arribades més primerenques gràcies a que la primavera està més avançada a les àrees de cria incrementant les possibilitats d'alimentar-se i sobreviure pels individus més primerencs així com d'una progressió més ràpida a través de la península. Hiverns precedits per una estació plujosa a l'Àfrica amb poca precipitació és van associar amb arribades tardanes a la següent primavera a la Península Ibèrica en varies espècies (Fig. G).

Els factors que potencialment poden afectar durant la hivernada i migració a l'arribada de les aus a les seves àrees de cria són massa nombrosos com per a ser avaluats mitjançant correlacions amb mesures tan grolleres (tot i que vàlides) com l'Índex del Sahel. A més, el potencial efecte de les àrees de pas nord-africanes no s'havia avaluat. El potencial efecte de les àrees de pas i hivernada es va avaluar en el Capítol 6 mitjançant mesures per satèl·lit del NDVI. Els resultats obtinguts estan d'acord amb les conclusions prèviament obtingudes en el Capítol 4 i 5. La cigonya blanca, el cucut i l'oreneta vulgar es van relacionar amb el NDVI de les àrees d'hivernada (Taula 6.2). Les aus arriben abans després d'hiverns amb més producció vegetal als quarters d'hivernada. En el cas de la cigonya blanca, no s'havia trobat efecte de l'Índex del Sahel. El cant del rossinyol tampoc es va veure afectat en aquest cas per cap variable ambiental. Aquest fet juntament amb l'absència de tendències temporals suggereix que la migració i inici del cant en aquesta espècie podrien estar fortament controlats per ritmes endògens.

L'estudi dut a terme en el Capítol 6 demostra la importància d'una bona selecció de les variables emprades per tal d'avaluar els efectes de les condicions ecològiques sobre la fenologia migratòria dels ocells. El nombre de variables ambientals que es poden arribar a incloure en els anàlisis és virtualment infinit i, per tant, es veuen incrementats els riscos de correlacions significatives per atzar i la producció de resultats pseudo-replicatius. S'haurien de tenir en compte només certs tipus de variables durant certs períodes de l'any i amb una clara hipòtesi funcional al seu darrera per a les espècies estudiades.

Els resultats obtinguts als Capítols 4, 5 i 6 confirmen estudis previs pel que fa a la influència de les àrees d'hivernada. Valor baixos de l'Índex del Sahel estan associats a valors baixos del NDVI perquè en zones àrides com el Sahel la producció vegetal està limitada per la disponibilitat d'aigua. Unes condicions ecològiques pobres als quarters d'hivernada poden reduir la supervivència dels individus, empitjorar la qualitat de les plomes mudades i dificultar l'adquisició de la condició corporal necessària prèvia a la migració. Menys individus, amb pitjor plomatge, amb poques reserves de greix poder afectar negativament la

detecció dels primers individus (Fig. 6.1), ja que hi ha menys probabilitats d'observar individus molt primerencs, hi ha menys competència entre els mascles per arribar d'hora, la capacitat de vol és pitjor, i el nombre i/o durada dels *stopovers* previs haurà d'incrementar-se.

L'emigració va estar poc afectada pel clima (Taula 4.2). Aquest resultat va ser inesperat puix van haver clares fluctuacions interdecadals durant el període d'estudi (Fig. 4.2). L'element que millor va predir les dates d'emigració va ser la temperatura durant l'època de cria, fet que suggereix alguna mena d'efecte a llarg termini de les condicions climàtiques a través de les fases intermèdies del cicle vital. De tota manera, és difícil oferir hipòtesis alternatives quan els canvis observats en les dates d'emigració estan dèbilment relacionades, o fins i tot no ho estan (cas del falciot), amb les variables climàtiques. Per tant, els resultats per a les poblacions ibèriques en conjunt no ajuden a aclarir els resultats heterogenis que ja s'havien trobat al respecte en estudis anteriors. Aquesta absència d'un efecte palès del canvi climàtic sobre les tendències temporals a les dates d'emigració podria ser el reflex d'algunes característiques intrínseques poc favorables d'aquesta mesura: 1) Hi ha barrejats individus juvenils amb adults, mascles i femelles; 2) No existeix una urgència tan gran per arribar als quarters d'hivernada; 3) Són més probables les confusions entre individus locals i individus en pas; 4) És un fenomen menys conspicu.

Conclusions

1. Les xarxes fenològiques de voluntaris constitueixen una metodologia vàlida per obtenir dades amb les que avaluar la variabilitat espacial i temporal de la migració de les aus.
2. Els patrons de colonització primaveral van seguir sempre un eix sudoest-nord, amb arribades més tardanes al nord, a localitats més elevades, amb estius més plujosos i llunyanes de Gibraltar. Per tant, la configuració de la Península Ibèrica marca en trets molt generals la colonització a les espècies estudiades.

3. El falciot i l'oreneta vulgar van tenir patrons de colonització, tot i migrar en diferents períodes, molt similars. Aquestes similituds van ser donades per la seva dependència de factors ambientals fixos que limiten la migració en espècies amb morfologia, requeriments ecològics i tipus de vol com el seu.
4. Per contra, el cucut i el rossinyol van tenir patrons diferents en l'inici del cant, tot i migrar durant el mateix període i, per tant, estar sotmesos a influències ambientals similars. Aquestes diferències són degudes a les peculiaritats específiques en la biologia i ecologia d'ambdues espècies. Per altra banda, l'inici del cant pot estar influenciat per d'altres factors que actuen sobre les decisions individuals de quan cantar.
5. La colonització primaveral de la cigonya blanca segueix les regles generals, mentre que els patrons d'emigració i estada van estar escassament estructurats espacialment. La durada de l'estada depèn més de la data a la qual els individus decideixen marxar.
6. Les aus trans-Saharianes van mostrar fluctuacions significatives interdecadals a la seva fenologia migratòria durant els darrers 60 anys. El cucut, el falciot, l'oreneta vulgar i el rossinyol arriben actualment a dates similars a les registrades als anys 40. Per tant, l'avançament que s'ha produït des dels 70 cal veure'l com una tornada a les dates inicials després d'un període de retard.
7. L'avançament enorme observat en la cigonya blanca (40 dies) s'ha d'interpretar tenint en compte la tendència observada en els darrers anys cap a la sedentarització de les poblacions ibèriques.
8. El clima de les àrees d'hivernada i cria va afectar l'arribada. Hiverns humits a les regions àrides de l'Àfrica occidental i primaveres càlides a Espanya es van associar repetidament amb arribades més primerenques. El canvi climàtic és, per tant, el responsable més

probable d'aquestes tendències temporals. La fenologia s'ha d'incloure com un bioindicador del canvi climàtic també en regions mediterrànies.

9. Els patrons tant espacials com temporals per a la migració de tardor van ser menys clars i pitjor modelats en tots els casos. Aquesta fase mereix més atenció.
10. Un anàlisi detallat per a cinc espècies trans-Saharianes suggereix que els patrons espacials i temporals per a la fenologia migratòria són molt més complexos del que s'havia proposat.

REFERENCES

- Ahas R, Aasa A, Menzel A, Fedotova VG, Scheifinger H (2002) Changes in European spring phenology. *International Journal of Climatology*, **22**, 1727-1738.
- Ahola M, Laaksonen T, Sippola K, Eeva T, Rainio K, Lehikoinen E (2004) Variation in climate warming along the migration route uncouples arrival and breeding dates. *Global Change Biology*, **10**, 1610-1617.
- Alerstam T, Hedenström A, Åkesson S (2003) Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos*, **103**, 247-260.
- Alonso JA, Alonso JC, Carrascal LM, Muñoz Pulido R (1994) Flock size and foraging decisions in central place foraging white storks, *Ciconia ciconia*. *Behaviour*, **129**, 279-292.
- Amrhein V, Korner P, Naguib M (2002) Nocturnal and diurnal singing activity in the nightingale: correlations with mating status and breeding cycle. *Animal Behaviour*, **64**, 939-944.
- Anonymous (1942) *Las observaciones fenológicas, indicaciones para su implantación en España*. Sección de Climatología – Servicio Meteorológico Nacional, Madrid
- Anonymous (1943) *Atlas de plantas para las observaciones fenológicas*. Sección de Climatología – Servicio Meteorológico Nacional, Madrid.
- Anonymous (1982) *La fenología de aves para España*. Sección de Meteorología Agraria y Fenología – Instituto Nacional de Meteorología, Madrid.
- Anonymous (1983) *Algunas fases fenológicas del almendro, vid, abeja y mariposa de la col en España*. Sección de Meteorología Agraria y Fenología – Instituto Nacional de Meteorología, Madrid.
- Anonymous (1989) *Normas e instrucciones para las observaciones fenológicas*. Sección de Meteorología Agraria y Fenología – Instituto Nacional de Meteorología, Madrid.
- Bairlein F, Winkel W (2001) Birds and climate change. In: *Climate of the 21st Century: Changes and Risks* (eds Lozan JL, Graßl H, Hupfer P), pp. 278-282. Scientific Facts, GEO, Hamburg.
- Barrett RT (2002) The phenology of spring bird migration to north Norway. *Bird Study*, **49**, 270-277.
- Bermejo A, De la Puente J, Pinilla J (2002) Fenología, biometría, y parámetros demográficos del zarcero común (*Hippolais polyglotta*) en España central. *Ardeola*, **49**, 75-86.
- Bernis F (1959) La migración de las cigüeñas españolas y de las otras cigüeñas 'occidentales'. *Ardeola*, **5**, 9-80.
- Bernis F (1962) Del noticiario fenológico 1961 y 1962 selección de aves migrantes y estivales. *Ardeola*, **8**, 151-188.
- Bernis F (1966) *Aves migradoras ibéricas. Vol. I, Fasc. 1º - 4º*. Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- Bernis F (1967) *Aves migradoras ibéricas. Vol. I, Fasc. 5º*. Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- Bernis F (1970) *Aves migradoras ibéricas. Vol. II, Fasc. 6º*. Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- Bernis F (1971) *Aves migradoras ibéricas. Vol. II, Fasc. 7º - 8º*. Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- Bernis F (1973) Migración de Falconiformes y *Ciconia spp.* Por Gibraltar, verano otoño 1972-1973. Primera parte. *Ardeola*, **19**, 151-224.
- Berthold P (1996) *Control of bird migration*. Chapman & Hall, London.

- Bezzel E, Jetz W (1995) Verschiebung der Wegzugperiode bei der Monchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*) 1966-1993 – Reaktion auf die Klimaerwärmung. *Journal für Ornithologie*, **136**, 83-87.
- Boano G, Bonardi A, Silvano F (2004) Nightingale *Luscinia megarhynchos* survival rates in relation to Sahel rainfall. *Avocetta*, **28**, 77-85.
- Bojarinova JG, Rymkevich TA, Smirnov OP (2002) Timing of autumn migration of early and late-hatched Great Tits *Parus major* in NW Russia. *Ardea*, **90**, 401-409.
- Bosch S, Fiedler W (2002) Absturz mit leerem Magen: Mauersegler *Apus apus* während einer Schlechtwetterperiode im Juli 2000 am Bodensee. *Ornithologische Mitteilungen*, **55**, 244-248.
- Both C, Bijlsma RB, Visser M (2005) Climatic effects on timing of spring migration and breeding in a long-distance migrant, the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology*, **36**, 368-373.
- Both C, Visser ME (2001) Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*, **411**, 296-298.
- Boyd H (2003) Spring arrival of passerine migrants in Iceland. *Ringing & Migration*, **21**, 193-201.
- Bradley NL, Leopold AC, Ross J, Huffaker W (1999) Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **96**, 9701-9704.
- Browne SJ, Aebischer NJ (2003) Temporal changes in the migration phenology of turtle doves *Streptopelia turtur* in Britain, based on sightings from coastal bird observatories. *Journal of Avian Biology*, **34**, 65-71.
- Butler CJ (2003) The disproportionate effect of global warming on the arrival dates of short-distance migratory birds in North America. *Ibis*, **145**, 484-495.
- Cannell MGR, Palutikof J, Sparks TH (1999) *Indicators of climate change in the UK*. Department of the Environment, Transport and the Regions, London.
- Carrascal LM, Bautista LM, Lázaro E (1993) Geographical variation in the density of the white stork *Ciconia ciconia* in Spain - influence of habitat structure and climate. *Biological Conservation*, **65**, 83-87.
- Cliff AD, Ord JK (1981) *Spatial Processes. Models and Applications*. Pion, London.
- Collison N, Sparks TH (2003) The science that redefines the seasons. Recent results from the UK Phenology Network. *British Wildlife*, **14**, 229-232.
- Comas P (1999) *Avançament de la primavera i ajornament de la tardor*. Ajuntament de Cardedeu, Cardedeu.
- Coppack T, Both C (2003) Predicting life-cycle adaptation of migratory birds to global climate change. *Ardea*, **90**, 369-377.
- Cotton PA (2003) Avian migration phenology and global climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **100**, 12219-12222.
- Crick HQP (2004) The impact of climate change on birds. *Ibis*, **146**, 48-56.
- Crick HQP, Dudley C, Glue DE, Thomson DL (1997) UK birds are laying eggs earlier. *Nature*, **388**, 527-527.
- Curry-Lindahl K (1963) Roosts of Swallows (*Hirundo rustica*) and House Martins (*Delichon urbica*) during the migration in Tropical Africa. *Ostrich*, **34**, 99-101.
- Czyżowicz W, Konieczny K (2001) Terminy przylotów i odlotów wybranych gatunków ptaków w okolicach wsi Brzózka (powiat Wolów) w latach 1947-1985. *Ptaki Śląska*, **13**, 126-129.
- Dai A, Lamb PJ, Trenberth KE, Hulme M, Jones PD, Xie PP (2004) The recent Sahel drought is real. *International Journal of Climatology*, **24**, 1323-1331.

- Dallinga JH, Schoenmakers S (1987) Regional decrease in the number of white storks (*Ciconia c. ciconia*) in relation to food resources. *Colonial Waterbirds*, **10**, 167-177.
- Defila C, Clot B (2001) Phytophenological trends in Switzerland. *International Journal of Biometeorology*, **45**, 203-207.
- Donnelly A, Jones MB, Sweeney J (2004) A review of indicators of climate change for use in Ireland. *International Journal of Biometeorology*, **49**, 1-12.
- EEA (2004) *Impacts of Europe's changing climate. An indicator-based assessment*. European Environment Agency, Copenhagen.
- Ellegren H (1990) Timing of autumn migration in bluethroats *Luscinia svecica svecica* depends on timing of breeding. *Ornis Fennica*, **67**, 13-17.
- Fernández-Cruz M, Sáez-Royuela R (1969) Comisión de fenología: encuesta sobre primeras llegadas y paso primaveral (año 1970). *Ardeola*, **15**, 51-78.
- Fiedler W (2001) Large-scale ringing recovery analysis of European White Storks (*Ciconia ciconia*). *Ring*, **23**, 73-79.
- Fischer S, Witt K (2002) Arrival dates of migrating songbirds in Berlin over a 26 year period. *Berliner Ornithologischer Bericht*, **12**, 145-166.
- Fontseré E, Company M (1936) Primers resultats del conjunt de les observacions fenològiques a Catalunya. *Notes d'Estudi*, **63**, 191-227.
- Foppen R, ter Braak CJF, Verboom J, Reijnen R (1999) Dutch Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus* and West-African rainfall: empirical data and simulation modelling show low population resilience in fragmented marshlands. *Ardea*, **87**, 113-127.
- Forchhammer MC, Post E, Stenseth NC (2002) North Atlantic Oscillation timing of long- and short-distance migration. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 1002-1014.
- García-Pertierra M, Pallarés M (1991) *Atlas de plantas y aves para las observaciones fenológicas*. Instituto Nacional de Meteorología, Madrid.
- Gatter W (1992) Zugzeiten und Zugmuster im Herbst: Einfluß des Tribhauseffekts auf den Vogelzug? *Journal für Ornithologie*, **133**, 427-436.
- Gilyazov A, Sparks TH (2002) Change in the timing of migration of common birds at the Lapland Nature Reserve (Kola Peninsula, Russia) during 1931-1999. *Avian Ecology and Behaviour*, **8**, 35-47.
- Gómez-Tejedor H, De Lope F (1993) Sucesión fenológica de las aves no passeriformes en el vertedero de Badajoz. *Ecología*, **7**, 419-427.
- Gordo O, Brotons L, Ferrer X, Comas P (2005) Do changes in climate patterns in wintering areas affect the timing of the spring arrival of trans-Saharan migrant birds? *Global Change Biology*, **11**, 12-21.
- 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 (2006) Climate change and bird phenology: a long-term study for the Iberian Peninsula. *Global Change Biology*, **12**, 1993-2004.
- Gordo O, Sanz JJ (2006) Temporal trends in phenology of the honey bee *Apis mellifera* (L.) and the small white *Pieris rapae* (L.) in the Iberian Peninsula (1952 - 2004). *Ecological Entomology*, **31**, 261-268.
- Gwinner E (1996). Circadian and circannual programmes in avian migration. *Journal of Experimental Biology*, **199**, 39-48.
- Gwinner E, Helm B (2003). Circannual and circadian contributions to the timing of avian migration. In: *Avian migration* (ed Berthold P, Gwinner E, Sonnenschein E), pp 81-95. Springer-Verlag, Berlin

- Hameed S, Gong GF (1994) Variation of spring climate in lower-middle Yangtze-river valley and its relation with solar-cycle length. *Geophysical Research Letters*, **21**, 2693-2696.
- Harrington R, Woiwod I, Sparks TH (1999) Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 146-150.
- Herrmann SM, Anyamba A, Tucker CJ (2005) Recent trends in vegetation dynamics in the African Sahel and their relationship to climate. *Global Environmental Change*, **15**, 394-404.
- Hódar JA, Castro J, Zamora R (2003) Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biological Conservation*, **110**, 123-129.
- Huin N, Sparks TH (1998) Arrival and progression of the swallow *Hirundo rustica* through Britain. *Bird Study*, **45**, 361-370.
- Hüppop O, Hüppop K (2003) North Atlantic Oscillation and timing of spring migration in birds. *Proceedings of the Royal Society of London-Series B*, **270**: 233-240.
- Hüppop O, Winkel W (2006) Climate change and timing of spring migration in the long-distance migrant *Ficedula hypoleuca* in central Europe: the role of spatially different temperature changes along migration routes. *Journal of Ornithology*, **147**, 344-353.
- Inouye DW, Barr B, Armitage KB, Inouye BD (2000) Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **97**, 1630-1633.
- Irby LH (1895) *The ornithology of the Straits of Gibraltar*. 2nd ed. Porter, London.
- 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 of London-Series B*, **270**, 1467-1471.
- 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, and Stenseth NC (2006) Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds. *Science*, **312**, 1959-1961.
- Kaňuščák P, Hromada M, Tryjanowski P, Sparks TH (2004) Does climate at different scales influence the phenology and phenotype of the River Warbler *Locustella fluviatilis*? *Oecologia*, **141**, 158-163.
- Keitt TH, Bjørnstad ON, Dixon PM, Citron-Pousty S (2002) Accounting for spatial pattern when modelling organism-environment interactions. *Ecography*, **25**, 616-625.
- Klanderud K, Birks HJB (2003) Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of Norwegian mountain plants. *The Holocene*, **13**, 1-6.
- Kolunen H, Peiponen VA (1991) Delayed autumn migration of the Swift *Apus apus* from Finland in 1986. *Ornis Fennica*, **68**, 81-92.
- Koskimies J (1947) On movements of the Swift, *Micropus a. apus* L., during the breeding season. *Ornis Fennica*, **24**, 106-111.
- Lack D (1958) The return and departure of swifts *Apus apus* at Oxford. *Ibis*, **100**, 477-502.
- Lane RK, Pearman M (2003) Comparison of spring return dates of mountain bluebirds, *Sialia currucoides*, and tree swallows, *Tachycineta bicolor* with monthly air temperatures. *Canadian Field-Naturalist*, **117**, 110-112.
- Ledneva A, Miller-Rushing AJ, Primack RB, Imbres C (2004) Climate change as reflected in a naturalist's diary, Middleborough, Massachusetts. *Wilson Bulletin*, **116**, 224-231.
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical ecology*. 2nd ed. Elsevier, Amsterdam.

- Lehikoinen A, Sparks TH, Zalakevicius M (2004) Arrival and departure dates. *Advances in Ecological Research*, **35**, 1-31.
- Loske KH (1990) Spring weights and fat deposition of Palaearctic passerine migrants in Senegal. *Ringing & Migration*, **11**, 23-30.
- Loxton RG, Sparks TH (1999) Arrival of spring migrants at Portland, Skokholm, Bardsey and Calf of Man. *Bardsey Observatory Report*, **42**, 105-142.
- Loxton RG, Sparks TH, Newnham JA (1998) Spring arrivals dates of migrants in Sussex and Leicestershire (1966-1996). *The Sussex Bird Report*, **50**, 181-196.
- Máñez M, Tortosa FS, Barcell M, Garrido H (1994) La invernada de la cigüeña blanca en el suroeste de España. *Quercus*, **105**, 10-12.
- Margary ID (1926) The Marsham phenological record in Norfolk, 1736-1925, and some others. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, **52**, 27-52.
- 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.
- Martí R, Del Moral JC (2003) *Atlas de las aves reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- Mason CF (1995) Long-term trends in the arrival dates of spring migrants. *Bird Study*, **42**, 182-189.
- Mata AJ, Caloin M, Michard-Picamelot D, Ancel A, Le Maho Y (2001) Are non-migrant white storks (*Ciconia ciconia*) able to survive a cold-induced fast? *Comparative Biochemistry and Physiology A – Molecular and Integrative Physiology*, **130**, 93-104.
- McCarthy JJ, Canziani OF, Leary NA, Dokken DJ, White KS (eds) (2001) *Climate change 2001: impacts, adaptation, and vulnerability*. Cambridge University Press, Cambridge.
- McCarty JP (2001) Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology*, **15**, 320-331.
- Menzel A (2002) Phenology: its importance to the global change community. *Climatic Change*, **54**, 379-385.
- Menzel A, Estrella N, Fabian P (2001) Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996. *Global Change Biology*, **7**, 657-666.
- Mills A (2005) Changes in the timing of spring and autumn migration in North American migrant passerines during a period of global warming. *Ibis*, **147**, 259-269.
- Molina B, Del Moral JC (2005) *La Cigüeña Blanca en España. VI Censo Internacional (2004)*. SEO/Birdlife, Madrid.
- Møller AP (2004) Protandry, sexual selection and climate change. *Global Change Biology*, **10**, 2028-2035.
- Møller AP, Szép T (2005) Rapid evolutionary change in a secondary sexual character linked to climatic change. *Journal of Evolutionary Biology*, **18**, 481-495.
- Morales J, Moreno J, Merino S, Sanz JJ, Tomás G, Arriero E, Lobato E, Martínez-de la Puente J (2006) Early moult improves local survival and reduces reproductive output in female pied flycatchers. *Ecoscience*, in press.
- Moreau RE (1952) The place of Africa in the Palaearctic migration system. *Journal of Animal Ecology*, **21**, 250-271.
- Moreau RE (1961) Problems of Mediterranean-Saharan migration. *Ibis*, **103**, 373-427 and 580-623.
- Moreau RE (1972) *The Palaearctic-African bird migration systems*. Academic Press, London.
- Morel GJ (1973) The Sahel zone as an environment for Palaearctic migrants. *Ibis*, **115**, 413-417.

- Moreno JM (ed) (2005) *Evaluación preliminar de los impactos en España por efecto del cambio climático*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Moss R, Oswald J, Baines D (2001) Climate change and breeding success: decline of the capercaillie in Scotland. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 47-61.
- Mullié WC, Brouwer J, Scholte P (1995) Numbers, distribution and habitat of wintering White Storks in the eastcentral Sahel in relation to rainfall, food and anthropogenic influences. In: *Proceedings of the International Symposium on the White Stork (Western Population), Basel Switzerland, 7-10 April 1994* (eds Biber O, Enggist P, Marti C, Salathé T), pp 219-240. Schweizerische Vogelwarte Sempach, Switzerland.
- Murphy-Klassen HM, Underwood TJ, Sealy SG, Czyrny AA (2005) Long-term trends in spring arrival dates of migrant birds at Delta Marsh, Manitoba, in relation to climate change. *Auk*, **122**, 1130-1148.
- Newton I (2006) Can conditions experienced during migration limit the population levels of birds? *Journal of Ornithology*, **147**, 146-166.
- Nicholson SE, Davenport ML, Malo AR (1990) A comparison of the vegetation response to rainfall in the Sahel and east Africa, using normalized difference vegetation index from NOAA AVHRR. *Climatic Change*, **17**, 209-241.
- Ottosson U, Waldenström J, Hjort C, McGregor R (2005) Garden Warbler *Sylvia borin* migration in sub-Saharan West Africa: phenology and body mass changes. *Ibis*, **147**, 750-757.
- Pallarés MA (1996) *Atlas de aves y plantas de las Islas Canarias*. Instituto Nacional de Meteorología-Ministerio de Obras Públicas, Transporte y Medio Ambiente, Madrid.
- Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, Hill JK, Thomas CD, Descimon H, Huntley B, Kaila L, Kullberg J, Tammaru T, Tennent WJ, Thomas JA, Warren M (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, **399**, 579-583.
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37-42.
- Peñuelas J, Boada M (2003) A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology*, **9**, 131-140.
- Peñuelas J, Filella I (2001) Responses to a warming world. *Science*, **294**, 793-794.
- Peñuelas J, Filella I, Comas P (2002) Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, **8**, 531-544.
- Pérez-Tris J, De la Puente J, Pinilla J, Bermejo A (2001) Body moult and autumn migration in the barn swallow *Hirundo rustica*: is there a cost of moulting late? *Annales Zoologici Fennici*, **38**, 139-148.
- Peris S (2003) Feeding in urban refuse dumps: Ingestion of plastic objects by the White Stork (*Ciconia ciconia*). *Ardeola*, **50**, 81-84.
- Pounds JA, Bustamante MR, Coloma LA, Consuegra JA, Fogden MPL, Foster PN, La Marca E, Masters KL, Merino-Viteri A, Puschendorf R, Ron SR, Sánchez-Azofeifa GA, Still CJ, Young BE (2006) Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, **439**, 161-167.
- Ptaszyk J, Kosicki J, Sparks TH, Tryjanowski P (2003) Changes in the timing and pattern of arrival of the white stork (*Ciconia ciconia*) in western Poland. *Journal für Ornithologie*, **144**, 323-329.
- Reichholf JH (2005) Wirkt sich die Klimaerwärmung auf die Erstantkunft des Kuckucks *Cuculus canorus* aus? *Ornithologische Mitteilungen*, **57**, 40-45.
- Rodríguez-Teijeiro JD, Gordo O, Puigcerver M, Gallego S, Vinyoles D, Ferrer X (2005) African climate warming advances spring arrival of the common quail *Coturnix coturnix*. *Ardeola*, **52**, 159-162.

- Root TL, MacMynowski DP, Mastrandrea MD, Schneider SH (2005) Human-modified temperatures induce species changes: Joint attribution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **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.
- Roy DB, Sparks TH (2000) Phenology of British butterflies and climate change. *Global Change Biology*, **6**, 407-416.
- Sæther BE, Tufto J, Engen S, Jerstad K, Rostad OW, Skåtán JE (2000) Population dynamical consequences of climate change for a small temperate songbird. *Science*, **287**, 855-856.
- Saino N, Szép T, Romano M, Rubolini D, Spina F, Møller AP (2004) Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird. *Ecology Letters*, **7**, 21-25.
- Salewski V, Falk KH, Bairlein F, Leisler B (2002) Numbers, body mass and fat scores of three Palearctic migrants at a constant effort mist netting site in Ivory Coast, West Africa. *Ardea*, **90**, 479-487.
- Salewski V, Jones P (2006) Palearctic passerines in Afrotropical environments: a review. *Journal of Ornithology*, **147**, 192-201.
- Santos T, Tellería JL (1977) *Guión orientativo sobre la fenología de las aves estivales ibéricas*. SEO, Madrid.
- Sasvári L, Heigyi Z, Hahn I (1999) Reproductive performance of white storks *Ciconia ciconia* breeding at low and high densities. *Folia Zoologica*, **48**, 113-122.
- Saunders H (1871) A list of the birds of southern Spain. *Ibis*, **3(1)**, 205-225.
- Schaber J (2002) *Phenology in Germany in the 20th century: methods, analyses and models*. PhD Thesis, University of Postdam.
- Schnelle F (1955) *Pflanzen-Phänologie*. Akademische Verlagsgesellschaft Geest und Portig, Leipzig.
- Schwartz MD, Ahas R, Aasa A (2006) Onset of spring starting earlier across the Northern Hemisphere. *Global Change Biology*, **12**, 343-351.
- Seel DC (1977) Migration of the northwestern European population of the cuckoo *Cuculus canorus*, as shown by ringing. *Ibis*, **119**, 309-320.
- Sokolov LV (2000) Spring ambient temperature as an important factor controlling timing of arrival, breeding, post-fledging dispersal and breeding success of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in Eastern Baltic. *Avian Ecology and Behaviour*, **5**, 79-104.
- Sokolov LV (2001) Climatic influence on year-to-year variation in timing of migration and breeding phenology in passerines on the Courish Spit. *Ring*, **23**, 159-166.
- Sokolov LV (2006) Influence of the global warming on the timing of migration and breeding of passerines in the 20th century. *Zoologichesky Zhurnal*, **85**, 317-342.
- Sokolov LV, Kosarev VV (2003) Relationship between timing of arrival of passerines to the Courish Spit and the North Atlantic Oscillation index (NAOI) and precipitation in Africa. *Proceedings of the Zoology Institute-Russian Academy of Sciences*, **299**, 141-154.
- Sokolov LV, Markovets MY, Morozov YG (1999a) Long-term dynamics of the mean date of autumn migration in passerines on the Courish Spit of the Baltic Sea. *Avian Ecology and Behaviour*, **2**, 1-18.
- Sokolov LV, Markovets MY, Shapoval AP, Morozov YG (1998) Long-term trends in the timing of spring migration of passerines on the Courish Spit of the Baltic Sea. *Avian Ecology and Behaviour*, **1**, 1-21.

- Sokolov LV, Markovets MY, Shapoval AP, Morozov YG (1999b) Long-term monitoring of spring migration time in passerines in the Courish Spit (the Baltic Sea). 2. Influence of temperature on migration terms. *Zoologichesky Zhurnal*, **78**, 1102-1109.
- Sparks TH (1999) Phenology and the changing pattern of bird migration in Britain. *International Journal of Biometeorology*, **42**, 134-138.
- Sparks TH, Bairlein F, Bojarinova JG, Hüpopp O, Lehikoinen E, Rainio K, Sokolov LV, Walker D (2005) Examining the total arrival distribution of migratory birds. *Global Change Biology*, **11**, 22-30.
- Sparks TH, Braslavská O (2001) The effects of temperature, altitude and latitude on the arrival and departure of the swallow *Hirundo rustica* in the Slovak Republic. *International Journal of Biometeorology*, **45**, 212-216.
- Sparks TH, Carey PD (1995) The response of species to climate over two centuries: an analysis of the Marshman phenological record 1736-1947. *Journal of Ecology*, **83**, 321-329.
- Sparks TH, Crick HQP (1999) The times they are a-changing? *Bird Conservation International*, **9**, 1-7.
- Sparks TH, Mason CF (2001) Dates of arrivals and departures of spring migrants taken from Essex Bird Reports 1950-1998. *Essex Bird Report*, **1999**, 154-164.
- Sparks TH, Mason CF (2004) Can we detect change in the phenology of winter migrant birds in the UK? *Ibis*, **146**, 57-60.
- Sparks TH, Menzel A (2002) Observed changes in seasons: an overview. *International Journal of Climatology*, **22**, 1715-1725.
- Sparks TH, Roberts DR, Crick HQP (2001) What is the value of first arrival dates of spring migrants in phenology? *Avian Ecology and Behaviour*, **7**, 75-85.
- Sparks TH, Smithers RJ (2002) Is spring getting earlier? *Weather*, **57**, 157-166.
- Stefanescu C, Peñuelas J, Filella I (2003) Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest Mediterranean Basin. *Global Change Biology*, **9**, 1494-1506.
- Stenseth NC, Mysterud A (2002) Climate, changing phenology, and other life history traits: Nonlinearity and match-mismatch to the environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **99**, 13379-13381.
- Stenseth NC, Mysterud A (2005) Weather packages: finding the right scale and composition of climate in ecology. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 1195-1198.
- Stervander M, Lindström Å, 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.
- Stireman JO, Dyer LA, Janzen DH, Singer MS, Lill JT, Marquis RJ, Ricklefs RE, Gentry GL, Hallwachs W, Coley PD, Barone JA, Greeney HF, Connahs H, Barbosa P, Morais HC, Diniz IR (2005) Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: Implications of global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **102**, 17384-17387.
- Strode PK (2003) Implications of climate change for North American wood warblers (Parulidae). *Global Change Biology*, **9**, 1137-1144.
- Szép T (1995) Relationship between West African rainfall and the survival of the central European adult Sand Martin *Riparia riparia* population. *Ibis*, **137**, 162-168.
- Tait WC (1924) *The birds of Portugal*. Whiterby, London.
- Tortosa FS, Caballero JM, Reyes-López J (2002) Effect of rubbish dumps on breeding success in the White Stork in southern Spain. *Waterbirds*, **25**, 39-43.

- Tortosa FS, Máñez M, Barcell M (1995) Wintering white storks (*Ciconia ciconia*) in South West Spain in the years 1991 and 1992. *Vogelwarte*, **38**, 41-45.
- Tryjanowski P, Kuźniak S, Sparks TH (2002) Earlier arrival of some farmland migrants in western Poland. *Ibis*, **144**, 62-68.
- Tryjanowski P, Kuźniak S, Sparks TH (2005) What affects the magnitude of change in first arrival dates of migrant birds? *Journal of Ornithology*, **146**, 200-205.
- 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*. *International Journal of Biometeorology*, **45**, 217-219.
- Tryjanowski P, Sparks TH, Ptaszyk J, Kosicki J (2004) Do White Storks *Ciconia ciconia* always profit from an early return to their breeding grounds? *Bird Study*, **51**, 222-227.
- Tucker CJ, Dregne HE, Newcome WW (1991) Expansion and contraction of the Sahara desert from 1980 to 1990. *Science*, **253**, 299-301.
- Vähätalo AV, Rainio K, Lehikoinen A, Lehikoinen E (2004) Spring arrival of birds depends on the North Atlantic Oscillation. *Journal of Avian Biology*, **5**, 210-216.
- Van den Bosche W (2002) *Eastern European White Stork populations: migration studies and elaboration of conservation measures*. Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
- Visser ME, Both C (2005) Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society of London-Series B*, **272**, 2561-2569.
- Walther GR, Hughes L, Vitousek P, Stenseth NC (2005) Consensus on climate change. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 648-649.
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guidberg O, Bairlein F (2002) Ecological response to recent climate change. *Nature*, **416**, 389-395.
- Wilson RJ, Gutiérrez D, Gutiérrez J, Martínez D, Agudo R, Montserrat VJ (2005) Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters*, **8**, 1138-1146.
- Wilson WH, Kipervaser D, Lilley SA (2000) Spring arrival dates of Maine migratory breeding birds: 1994-1997 vs. 1899-1911. *Northeastern Naturalist*, **7**, 1-6.
- Winstanley D, Spencer R, Williamson K (1974) Where have all the Whitethroats gone? *Bird Study*, **21**, 1-14.
- Witt K (2004) Erst- und Letztbeobachtungen des Mauerseglers (*Apus apus*) in Berlin. *Berliner Ornithologischer Bericht*, **14**, 186-192.
- Wuczyński A (2005) The turnover of White Storks *Ciconia ciconia* on nests during spring migration. *Acta Ornithologica*, **40**, 83-85.
- Yom-Tov Y (2001) Global warming and body mass decline in Israeli passerine birds. *Proceedings of the Royal Society of London-Series B*, **268**, 947-952.
- Zalakevicius M (2001) Bird migration and the climate: a review of the studies conducted in Lithuania in the context of climate change. *Acta Zoologica Lituanica*, **11**, 200-218.
- Zalakevicius M, Bartkeviciene G, Raudonikis L, Junalaitis J (2006) Spring arrival response to climate change in birds: a case study from eastern Europe. *Journal of Ornithology*, **147**, 326-343.