



# UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PALERMO

Dottorato di Ricerca in Biologia Ambientale e Biodiversità

Dipartimento di Scienze e Tecnologie Biologiche, Chimiche e Farmaceutiche

BIO/05

## Meccanismi di distribuzione e sopravvivenza del Grillaio (*Falco naumanni*) in un agro – ecosistema del Mediterraneo

LA DOTTORESSA

**Rosanna Di Maggio**

IL COORDINATORE

**Prof. Marco Arculeo**

IL TUTOR

**Prof. Maurizio Sarà**

CO - TUTOR

**Dott.ssa Daniela Campobello**

CICLO XVI

ANNO ACCADEMICO 2014/15

## **Indice**

Riassunto	3
Abstract	4
Scopi e ipotesi di ricerca	7
Capitolo 1: Effetti dell'aggregazione spaziale dei nidi, della dimensione della colonia e della sincronia riproduttiva sulla fitness del Grillaio	21
Appendice 1	
Capitolo 2: Effetti del disturbo antropico, dell'isolamento spaziale e della dimensione della colonia sulla variabilità genetica del Grillaio	40
Appendice 2	
Capitolo 3: Studio della probabilità di sopravvivenza e modello demografico del Grillaio in ambiente pseudosteppico	57
Appendice 3	
Capitolo 4: Studio della variabilità della dieta di Grillaio in relazione all'habitat	82
Capitolo 5: Effetti di fattori biotici e abiotici sulle temperature all'interno di nidi di Grillaio	102
Risultati generali & Conclusioni	121
Bibliografia	126
Ringraziamenti	128

## Riassunto

La distribuzione spaziale degli animali nel loro ambiente naturale ha da sempre attratto l'interesse degli studiosi di ecologia animale e dei biologi della conservazione. Infatti, i meccanismi di selezione dell'habitat possono influenzare processi ecologici di base come la regolazione delle popolazioni e l'andamento demografico, che in ultima analisi, possono agire sulla selezione naturale, la variabilità genetica e il flusso genico. Le principali teorie sulla distribuzione spaziale degli animali affermano che la qualità degli habitat è eterogenea e che gli organismi vanno alla ricerca di territori di elevata qualità al fine di ottimizzare la fitness. La ricerca da parte degli animali di habitat di elevata qualità rappresenta il cuore dei primi modelli evolutivi di selezione dell'habitat: i) la *Ideal Free Distribution*; ii) la *Ideal Despotic Distribution* e iii) la *Ideal Pre-emptive Distribution*. Il Grillaio (*Falco naumanni*) è un rapace coloniale che vive in ambienti pseudosteppici caratterizzati da differenti usi del suolo. Il Grillaio rappresenta un modello appropriato per lo studio delle relazioni specie – habitat a causa del suo ruolo di indicatore biologico per il monitoraggio delle dinamiche di popolazione di uccelli pseudosteppici mediterranei. Le pseudo steppe sono ambienti aperti aridi spesso drasticamente modificati dall'uomo. Lo status di conservazione del Grillaio è migliorato negli ultimi anni dopo i drammatici declini degli anni '50 ma in parecchie parti dell'areale è ancora fluttuante e non consolidato. In questa tesi, ho analizzato alcuni fattori biotici e abiotici che determinano la distribuzione e la probabilità di sopravvivenza di due sub-popolazioni di Grillaio in Sicilia (Italia). Tra i molti fattori analizzati, la dimensione della colonia sembra essere un determinante fondamentale delle dinamiche di popolazione di questo rapace coloniale. Infatti, essa agisce aumentando la sopravvivenza dei pulcini e dei giovani per mezzo di una interazione tra la distanza tra nidi e il numero di conspecifici. D'altra parte, un elevato numero di conspecifici determina una diminuzione della parentela tra pulcini e della fecondità delle coppie. Un altro fattore importante è rappresentato dalla

tipologia di habitat il quale, determinando una differente disponibilità alimentare durante la crescita dei pulcini, agisce sul tasso di accrescimento della popolazione. In conclusione, agendo sui fattori che determinano la sopravvivenza, la distribuzione e l'andamento demografico del Grillaio si potrebbero intraprendere le più concrete azioni di conservazione per una corretta gestione della popolazione di Grillaio in Sicilia e nel resto del suo areale.

## **Abstract**

Merging patterns and processes about the way animals should be distributed in and among habitats is a cornerstone of spatial ecology and have always attracted researchers' interest. In fact, the spatial distribution of individuals in their environment can influence several important ecological processes as population demography and size and species interactions. These ecological processes, in turn, could affect evolutionary processes such as natural selection, genetic drift and gene flow.

Assuming that habitat quality is heterogeneous and that organisms are looking for high-quality patches to optimize their fitness, animal and plant species may experience distinct habitat types, different development rates, life span, birth and death rates. Population size and growth rate may vary as functions of the relative proportion of different habitat types available. However, natural and anthropogenic drivers can interfere and change the availability of habitats and, as a consequence, the proportion of individuals of a given species in any particular habitat type may be altered.

Here, I report the results of a experimental research in which I analyzed some biotic and abiotic factors determining distribution and survival probability of a lesser kestrel population breeding in Sicily (Italy). The lesser kestrel population in Sicily is actually the second largest in Italy and, clumped in two areas of the island, one corresponding to the Gela Plain (South-East of Sicily) and the other around Sicani Mountain (North-West). This

species has suffered a dramatic decline in the last century in all of the Mediterranean populations. Only recently, it improved its conservation status turning from "vulnerable" to "least concern" due to aimed conservation actions.

The first aim of this thesis (**Chapter 1**) was to describe and understand the connection between coloniality and fitness of colony members in such big population of lesser kestrel breeding in the South-East of Sicily. Particularly, I was interested in evaluating the singular and the interactive effect of spatial proximity among nests, breeder abundance and reproductive synchrony on eggs and nestlings survival probabilities in order to investigate mechanisms explaining fitness variation in lesser kestrel in particular, and in colonial species in general.

Coloniality is, in fact, the result of multiple interacting costs and benefits, which may vary according to species, populations and individuals. Among fitness costs, the depression of genetic diversity enhanced by the inbreeding rates is likely the most dangerous for population permanence. Specifically, for colonial species living in human-modified landscape, the intensification of farming practices, causing the increase of habitat fragmentation and the reduction of dispersal behaviour, could be a potential driver of the reduction of genetic diversity of a species to be taken in consideration.

Thus, the second aim of the thesis (**Chapter 2**) was to study the effects of agricultural intensification (i.e. human disturbance), colony size and spatial isolation on a measure of inbreeding rates, i.e. the relatedness between nestlings belonging to different nests in two lesser kestrel subpopulations. In fact, numerous studies and reviews have linked the decline of many European farmland bird populations since the 1970s, to changes in agricultural practices. Anthropogenic modifications of habitats may in fact reduce the resources available for species, leading to populations decline and extinction. In particular, for colonial species living in farmland areas, the interaction between agricultural intensification and density

dependent mechanisms could influence population dynamics through the reduction of food availability.

Thus, I used demographic data on lesser kestrels (**Chapter 3**) to understand the importance of land-use changes and density-dependent mechanisms in their survival probability and fecundity, and provided conservation guidelines to improve habitat suitability for one of the largest Italian populations of this small raptor.

In order to explain the results obtained from survival analysis and population growth rate described in Chapter 3, I analyzed in details the land-use related diet of lesser kestrels living in a changing and anthropogenic environment (**Chapter 4**). Despite the effects of agricultural intensification on lesser kestrel demography, other anthropogenic factors can contribute to determine the status of this species in Sicily. A growing body of literature demonstrates the effects of human-induced global warming on the structure and distribution of populations and communities across taxa. However, most of these effects was analyzed only at a macro-scale level. In order to quantify the combination between factors at different scales of observation and their effects on animal fitness, an increasing calls for integrating micro - and macro-habitat characteristics are compulsory.

Secondary-cavity nesters (i.e. birds that use pre-existing cavities or holes to nest) are an excellent model to analyze the potential interactive effects between temperatures recorded at micro – and macro – scale. Specifically, the last aim of the thesis (**Chapter 5**) was to investigate whether micro-scale temperature was determined not only by temperature at macro-scale but also by biotic (e.g. number of nestlings) and/or abiotic factors (e.g. nest type). I also explored the possibility that this species might attempt to mitigate adverse microenvironments by modifying behavioral and/or life-history traits.

## Scopi e ipotesi di ricerca

Lo studio dei meccanismi attraverso i quali gli animali si distribuiscono all'interno e tra gli habitat ha da sempre attratto l'interesse dei ricercatori (Oro, 2008). Infatti, la distribuzione spaziale degli individui nel loro ambiente naturale può influenzare numerosi processi ecologici (Tregenda, 1995) come l'andamento demografico di una popolazione e le interazioni tra le specie (Rodenhuse et al., 1997; McPeck et al., 2001). In ultima analisi, questi processi ecologici possono influenzare meccanismi evolutivi come la selezione naturale, la deriva genetica e il flusso genico (Holt, 1987).

Se si assume che la qualità degli habitat sia eterogenea e che gli organismi vadano alla ricerca di territori di elevata qualità al fine di ottimizzare la fitness, allora gli animali e le piante sarebbero caratterizzati, nelle diverse tipologie di habitat, da differenti tassi di accrescimento, di natalità e mortalità (Pulliam & Danielson, 1991). Fattori di origine naturale e antropogenica possono interferire e modificare la disponibilità degli habitat e, di conseguenza, determinare una alterazione nel numero di individui di una data specie in un particolare habitat (Tregenda, 1995).

In questa tesi, ho analizzato alcuni fattori biotici e abiotici in grado di determinare la distribuzione e la sopravvivenza di una popolazione di Grillaio (*Falco naumanni*) nidificante in Sicilia (Italia). La popolazione di Grillaio in Sicilia è attualmente la seconda più importante in Italia, dove è concentrata in due aree principali dell'isola, una corrispondente alla Piana di Gela (Sud-Est della Sicilia) e l'altra intorno ai Monti Sicani (Nord-Ovest). Questa specie ha sofferto un drastico declino nell'ultimo secolo in tutte le popolazioni del Mediterraneo (Birdlife International, 2011) e solo recentemente ha migliorato il suo stato di conservazione passando da "Vulnerabile" a "Rischio minimo" (IUCN, 2011) in seguito ad azioni di conservazione (Iñigo & Barov, 2011).

Una delle classiche teorie sulla distribuzione degli animali afferma che gli organismi occuperebbero i territori in relazione alle risorse disponibili nei diversi habitat (Calsbeek & Sinervo, 2002). Questa teoria fu formalmente chiamata “*Ideal Free Distribution*” da Fretwell & Lucas (1970).

La *Ideal Free Distribution* (IFD) si verifica quando la conoscenza della qualità di tutti gli habitat di una data area è “ideale” (gli organismi hanno una conoscenza perfetta dell’ambiente) e gli animali sono liberi di insediarsi in ciascun habitat e di muoversi tra gli di essi senza ridurre la fitness. Se tutti i competitori hanno le medesime abilità nell’acquisizione del cibo, se possono muoversi tra gli habitat senza costi e se hanno una perfetta conoscenza delle risorse e della distribuzione dei competitori allora ciascun organismo si insedierà nell’habitat con il maggiore guadagno in termini di fitness (una strategia evolutivamente stabile secondo Maynard Smith, 1982). Applicata alla selezione del sito riproduttivo e di foraggiamento, la IFD postula che gli individui si distribuiranno in proporzione alla disponibilità delle risorse (Hakoyama, 2001).

Quando l’habitat preferito inizialmente diventa però sovraffollato, determinando una riduzione della fitness rispetto a habitat di qualità relativamente più bassa ma meno affollati, allora gli individui dovrebbero scegliere di insediarsi in questi ultimi (Tregenda, 1995; Oro, 2008).

Osservazioni sul campo (e.g. Sutherland, 1983) hanno evidenziato però che un numero elevato di organismi utilizza habitat di scarsa qualità rispetto a quanto viene predetto dalla IFD. Alcuni autori hanno osservato che non tutti gli animali hanno le stesse capacità competitive né una conoscenza perfetta di tutti gli habitat. Questa teoria è stata chiamata “*Ideal Despotic Distribution*” (IDD). Al contrario della IFD, la IDD non determina una fitness uguale all’equilibrio tra tutti gli organismi ma gli individui subordinati avranno una



fitness più bassa della media del gruppo determinando una asimmetria nella distribuzione delle risorse (Calsbeek & Sinervo, 2002).

Un assunto critico della IDD è che gli individui devono essere in grado di valutare la qualità dell'habitat. Oro (2008) ha testato se individui di Gabbiano reale (*Larus michahellis*), nidificanti in due distinti habitat confinanti, seguissero una distribuzione dispotica all'interno della stessa popolazione locale. In questo caso, i risultati supportavano alcune delle previsioni della IDD: i giovani gabbiani si riproducevano principalmente nell'habitat di qualità peggiore, e questi uccelli, dopo aver fallito nella riproduzione, provavano a nidificare nella stagione successiva nell'habitat migliore ma venivano attivamente esclusi dai residenti. I risultati suggerivano inoltre che questo comportamento di dominanza era probabilmente collegato all'età, possibile meccanismo che spiega la distribuzione dispotica (Marra, 2000; Rendon et al., 2001; Rohwer, 2004; Serrano & Tella, 2007). Un'altra teoria, la "*Ideal Pre – Emptive Distribution*" (IPD; Pulliam & Danielson, 1991) afferma che alcuni individui potrebbero ottenere le risorse in modo da renderle non disponibili per gli altri conspecifici. In accordo con la IPD, gli habitat migliori sono occupati per primi e non sono più disponibili per gli altri (Falcy, 2015).

Per le specie coloniali, in particolare per quelle che vivono in habitat che differiscono nella qualità, il numero e la vicinanza dei conspecifici possono giocare un ruolo cruciale nel determinarne i meccanismi di distribuzione, la dispersione e il comportamento in generale (Serrano et al., 2004). Per queste specie, le performance riproduttive dei conspecifici possono rappresentare delle fonti di informazioni affidabili sulla qualità dei siti riproduttivi (Boulinier & Danchin, 1997; Danchin & Wagner, 1997).

Vivere in gruppo può essere vantaggioso grazie all'aumento delle difese anti-predatorie e del successo di foraggiamento (Campobello et al., 2012). Nidi posti a breve distanza tra loro promuovono, inoltre, uno scambio di informazioni, consentendo di ottenere

informazioni dai conspecifici sulle nuove aree di foraggiamento (Ward & Zahavi, 1973). Secondo questa teoria, nota come “*Information centre hypothesis*” (ICH, Ward & Zahavi, 1973), le colonie e i dormitori degli uccelli possono agire come centri d’informazione non solo sulle migliori aree di foraggiamento, ma anche su altre tipologie d’informazioni come la presenza di predatori o di buoni siti di riproduzione.

Il primo obiettivo della tesi è descrivere e comprendere la relazione tra la colonialità e la fitness in una delle più grandi popolazioni di Grillaio italiane. In particolare, ho valutato gli effetti della vicinanza spaziale tra nidi, della dimensione della colonia e della sincronia riproduttiva sulla probabilità di sopravvivenza delle uova e dei pulcini.

Per quanto riguarda le specie coloniali, il numero di coppie riproduttive (i.e. dimensione della colonia) fluttua tipicamente in relazione alla disponibilità di siti riproduttivi e delle aree di foraggiamento (Møller, 2002). In accordo con Danchin & Wagner (1997), la colonialità è il risultato di un compromesso tra costi e benefici, i quali possono variare in accordo alla specie, alle popolazioni e agli individui. La colonialità può avere, come detto precedentemente, numerosi benefici (Varela et al., 2007) ma anche dei costi come l’aumento delle interazioni agonistiche tra conspecifici (Serrano & Tella, 2007) e la riduzione della diversità genetica, amplificata dal rischio di accoppiamento tra consanguinei (Serrano et al., 2004). In particolare, per le specie coloniali che vivono in habitat fortemente antropizzati, l’intensificazione delle pratiche agricole, responsabile della frammentazione dell’habitat e della riduzione della dispersione (Martinez-Cruz et al., 2004), può rappresentare un ulteriore fattore determinante la riduzione della diversità genetica di una specie (Spear & Storfer, 2010). La comprensione degli effetti delle modificazioni degli habitat di origine antropica sulla struttura genetica delle popolazioni è fondamentale per mettere in atto efficaci strategie di conservazione.

Di conseguenza, il secondo obiettivo della tesi è quello di studiare gli effetti dell'agricoltura intensiva (i.e. disturbo antropico), della dimensione della colonia e dell'isolamento spaziale sulla diversità genetica di due sub-popolazioni di Grillaio misurata come parentela tra i pulcini appartenenti a differenti nidi.

Numerosi studi hanno collegato il declino di molte specie di uccelli legati ad ambienti pseudosteppici con i cambiamenti nelle pratiche agricole (Chamberlain et al., 1999; Siriwardena et al., 2000). Le modificazioni degli habitat di natura antropogenica possono, infatti, ridurre le risorse disponibili per le specie portando al declino e all'estinzione delle popolazioni (Sullivan et al., 2015). Nel 2000, lo studio della relazione tra l'andamento di 14 specie di uccelli in Inghilterra e i cambiamenti dell'uso del suolo legati all'agricoltura hanno evidenziato una bassa presenza di uccelli nelle aree ad agricoltura intensiva (Siriwardena et al., 2000). Al contrario, una componente chiave dell'agricoltura estensiva, la presenza di grandi aree destinate al pascolo, era, insieme con gli ambienti eterogenei, correlata positivamente con la presenza della maggior parte delle specie studiate. Per molte specie, comunque, non è ancora stata dimostrata una forte relazione tra i parametri demografici e l'agricoltura intensiva (Siriwardena et al., 2000, ma si veda Conover et al., 2011). In particolare, per le specie coloniali che vivono in ambiente agricolo, l'interazione tra l'intensificazione delle pratiche agricole e i meccanismi densità – dipendenti potrebbero influenzare le dinamiche di popolazione attraverso la riduzione della disponibilità alimentare (Catry et al., 2012).

Al di là dell'intensificazione delle pratiche agricole, è ampiamente accettato che gli habitat possano differire in qualità, e che alcune popolazioni vadano ad occupare habitat idonei (con elevata fitness) mentre altre si insedieranno in siti di bassa qualità (Tregenza, 1995; Oro, 2008). Però, poco è noto sulla eterogeneità della qualità degli habitat su scala ridotta all'interno di una popolazione (Oro, 2008). Nonostante la grande quantità

d'informazioni in letteratura sui tassi riproduttivi e sulle probabilità di sopravvivenza, pochi studi hanno comparato direttamente l'andamento demografico di una stessa specie in habitat differenti all'interno della stessa area (ma si veda Oro, 2008).

Per il terzo obiettivo della tesi, ho utilizzato dati demografici del Grillaio, specie chiave delle zone agricole del Mediterraneo, per comprendere l'importanza dei cambiamenti dell'uso del suolo e dei meccanismi densità – dipendenti sulla sua sopravvivenza e fecondità. Il passo successivo è stato identificare quali componenti del modello demografico influenzassero maggiormente il tasso di accrescimento della popolazione e fornire linee guida di conservazione al fine di migliorare l'idoneità degli habitat di una delle più grandi popolazioni italiane di Grillaio.

Infatti, un habitat eterogeneo intorno a un sito riproduttivo, può influenzare non solo la distribuzione e il successo riproduttivo di una specie ma anche altri aspetti tra cui la dieta e la disponibilità alimentare (Bretagnolle et al., 2011; Rioux Paquette et al., 2014). Una scarsa qualità dell'habitat può ostacolare le performance individuali in una certa stagione e influenzare la sopravvivenza e la riproduzione negli anni successivi attraverso un effetto *carry – over* (Norris et al., 2004; Harrison et al., 2011; Rioux Paquette et al., 2014). Risorse limitate possono ridurre, ad esempio, le riserve energetiche dei genitori al punto che questi potrebbero decidere di non portare più a termine la riproduzione o di non riprodursi affatto (Kowalczyk et al., 2014).

Al fine di spiegare i risultati ottenuti dall'analisi demografica e di sopravvivenza, ho analizzato in dettaglio la dieta del Grillaio in relazione all'uso del suolo intorno alle colonie di nidificazione. Questo approfondimento è stato necessario al fine di ottenere dei risultati chiave per la comprensione delle interazione habitat – dieta e quindi per la gestione e la conservazione delle specie (Kowalczyk et al., 2014).

Al di là degli effetti dell'agricoltura intensiva sulla demografia del grillaio, altri fattori di origine antropica, come l'aumento delle temperature, possono contribuire a determinare lo stato della specie in Sicilia e in generale la distribuzione delle popolazioni e delle comunità di uccelli (Walther et al., 2002; De Frenne et al., 2013). Tuttavia, la maggior parte degli effetti del *global warming* sono stati analizzati soltanto su scala ampia ma inevitabilmente con bassa risoluzione. Al contrario sarebbe necessario quantificare la combinazione tra fattori a differenti scale di osservazione e i loro effetti sulla fitness degli organismi (Varner & Dearing, 2014; De Marchi et al., 2015).

Gli uccelli che usano come nidi cavità preesistenti rappresentano un eccellente modello per analizzare la potenziale interazione tra le temperature registrate su micro scala (i.e. microclima) e su macro-scala. In particolare l'ultimo obiettivo della tesi è finalizzato a determinare se le temperature microclimatiche siano influenzate non solo dalla temperatura registrata su larga scala dalle stazioni meteorologiche ma anche da fattori biotici (e.g. il numero di pulcini) e/o abiotici (e.g. la tipologia di nido). Ho inoltre verificato la possibilità che la specie potesse cercare di mitigare le avverse condizioni microclimatiche modificando il comportamento o alcuni tratti della *life history*.

### **La specie studiata**

Il Grillaio è un piccolo rapace che vive in ambienti aperti e secchi di pseudosteppa del Paleartico (Cramp & Simmons, 1980). È un rapace coloniale facoltativo che si riproduce solitamente in colonie di 2 – 60 coppie (Forero et al., 1996; Serrano et al., 2004), di solito in associazione con le Taccole *Corvus monedula* e i Piccioni *Columba livia*. Nidifica in siti pre-esistenti come buchi nei muri o cavità nella roccia e sotto le tegole di edifici rurali (Negro & Hiraldo, 1993).

Era considerato uno dei più abbondanti rapaci della regione Paleartica ma negli ultimi cinquant'anni ha subito un rapido declino in tutto il suo areale, dall'Europa all'Asia fino

all'Africa (BirdLife International, 2011). Era praticamente scomparso in altri (Francia, Portogallo, Bulgaria) fino a quando concreti interventi di conservazione e protezione dell'habitat hanno migliorato i suoi contingenti riproduttivi (Iñigo & Barov, 2011; Birdlife international, 2011).



*Fig.1 Un maschio di Grillaio (a sinistra) e la femmina in volo (a destra).*

### **Le aree di studio**

Le ricerche di campo del mio dottorato si sono focalizzate su due aree che ospitano due delle più grandi popolazioni più grandi di Grillaio presenti in Sicilia: la Piana di Gela e l'area intorno ai Monti Sicani.

La Piana di Gela nel SE della Sicilia (Italia, 37°07'N, 14°19'E), è una delle più grandi piane in Italia (circa 474 km<sup>2</sup>). L'area è caratterizzata da pendii collinari in leggero declivio fino a 200 m. s.l.m., rilievi di calcarenite e gesso e calanchi di argilla e sabbia (Mascara & Sarà 2006). A causa delle limitate precipitazioni (350 mm/anno), il paesaggio agricolo è costituito da un mosaico di pseudosteppa dominato da campi di carciofi *Cynara* spp. e da colture non irrigue, soprattutto cereali, leguminose foraggere, vegetazione a gariga, incolti e pascoli (si veda l'Appendice 3 per maggiori dettagli sull'area di studio).

All'interno della Piana, numerosi edifici rurali, spesso parzialmente distrutti e abbandonati, ospitano nidi di Grillaio. Ciascuna colonia è solitamente costituita da un'unica struttura o, in casi eccezionali, da due o più edifici di piccole dimensioni vicini tra loro (i.e. < 30 m).

L'area dei Sicani (37° 44' N, 13° 19' E) invece, è localizzata a Nord – Ovest della Sicilia, con un'altitudine di  $626.2 \pm 34.93$  m (media  $\pm$  ES) per la presenza dei Monti Sicani. La maggior parte dell'area è composta da macchia mediterranea e campi di grano, ma una grande fetta dell'habitat è stato sostituito da coltivazioni intensive (si veda l'Appendice 2 per maggiori dettagli).

## **Bibliografia**

- Birdlife International (2011) Species fact sheet: *Falco naumanni*. <http://www.birdlife.org>.
- Boulinier, T., Danchin, E., (1997) The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in territorial migratory species. *Evolutionary Ecology* 11, 505-517.
- Bretagnolle, V., Villers, A., Denonfoux, L., Cornulier, T., Inchausti, P., Badenhauer, I. (2011) Rapid recovery of a depleted population of Little Bustards *Tetrax tetrax* following provision of alfalfa through an agri-environment scheme. *Ibis* 153, 4-1.
- Calsbeek, R., Sinervo, B. (2002) An experimental test of the ideal despotic distribution. *Journal of Animal Ecology* 71, 513–523.
- Campobello, D., Sarà, M., Hare, J.F. (2012) Under my wing: lesser kestrels and jackdaws derive reciprocal benefits in mixed-species colonies. *Behavioural Ecology* 23, 425-433.

- Catry, I., Amano, T., Franco, A.M.A., Sutherland, W.J. (2012) Influence of spatial and temporal dynamics of agricultural practices on the lesser kestrel. *Journal of Applied Ecology* 49, 99-108.
- Chamberlain, D.E., Wilson, J.D., Fuller, R.J. (1999) A comparison of bird populations on organic and conventional farmland in southern Britain. *Biological Conservation* 88, 307–320.
- Conover, R.R., S.J. Dinsmore, L.W. Burger, Jr. (2011) Effects of conservation practices on bird nest density and survival in intensive agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 141:126-132.
- Cramp, S., Simmons, K.E.L. (1980) *The birds of the Western Palearctic*. Vol. 2. Oxford University Press, Oxford.
- Danchin, E., Wagner, R.H. (1997) The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends Ecology and Evolution* 12, 342-347.
- De Frenne, P., Rodríguez-Sánchez, F., Coomes, D.A., Baeten, L., Verstraeten, G., Vellen, M., Bernhardt-Römermann, M., Brown, C.D., Brunet, J., Cornelis, J., Decocq, G.M., Dierschke, H., Eriksson, O., Gilliam, F.S., Hédli, R., Heinken, T., Hermy, M., Hommel, P., Jenkins, M.A., Kelly, D.L., Kirby, K.J., Mitchell, F.J.G., Naaf, T., Newman, M., Peterken, G., Petřík, P., Schultz, J., Sonnier, G., Van Calster, H., Waller, D.M., Walther, G.R., White, P.S., Woods, K.D., Wulf, M., Graae, B.J., Verheyen, K. (2013) Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings National Academy Science USA* 110, 18561-18565.
- De Marchi, G., Chiozzi, G., Dell'Omo, G., Fasola, M. (2015) Low incubation investment in the burrow-nesting crab plover *Dromas ardeola* permits extended foraging on a tidal food resource. *Ibis* 157, 31-43.



- Falcy, M. (2015) Density-dependent habitat selection of spawning Chinook salmon: broad-scale evidence and implications. *Journal of Animal Ecology* 84, 545–553.
- Forero, M.G., Tella, J.L., Donazar, J.A., Hiraldo, F. (1996) Can interspecific competition and nest site availability explain the decrease of lesser kestrel *Falco naumanni* populations? *Biological Conservation* 78, 289-293.
- Fretwell, S.D., Lucas, H.L. (1970) On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoriologica* 19, 16–36.
- Hakoyama (2001) The ideal free distribution when the resource is variable. *Behavioral Ecology* 14(1), 109–115.
- Harrison, X.A., Blount, J.D., Inger, R., Norris, D.R., Bearhop, S. (2011) Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *Journal of Animal Ecology* 80, 4–18.
- Holt, R.D. (1987) Population dynamics and evolutionary processes: the manifold roles of habitat selection. *Evolutionary Ecology* 1, 331–347.
- Iñigo, A., Barov, B. (2011) Action plan for the lesser kestrel *Falco naumanni* in the European Union. SEO-BirdLife & BirdLife International for the European Commission.
- Kowalczyk, N. D., Chiaradia, A., Preston, T. J., Reina, R. D. (2014) Linking dietary shifts and reproductive failure in seabirds: a stable isotope approach. *Functional Ecology* 28, 755–765.
- Marra, P. P. (2000) The role of behavioral dominance in structuring patterns of habitat occupancy in a migrant bird during the nonbreeding season. *Behavioral Ecology* 11, 299–308.

- Martinez-Cruz, B., Godoy, J.A., Negro, J.J. (2004) Population genetics after fragmentation: the case of the Spanish imperial eagle *Aquila adalberti*. *Molecular Ecology* 13, 2243–2255.
- Mascara, R., Sarà, M. (2006) Densità e biologia riproduttiva del Grillaio *Falco naumanni* nella piana di Gela (Sicilia). *Avocetta* 30, 51-59.
- Maynard Smith, J., (1982) *Evolution and the theory of games*. Cambridge: Cambridge University Press.
- McPeck, M.A., Rodenhouse, N.L., Holmes, R.T., Sherry, T.W. (2001) A general model of site-dependent population regulation: population-level regulation without individual-level interactions. *Oikos* 94,417–424.
- Moller, A.P. (2002) Parent–offspring resemblance in degree of sociality in a passerine bird. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 51, 276–281.
- Negro, J.J., Hiraldo, F. (1993) Nest-site selection and breeding success in the Lesser Kestrel *Falco naumanni*. *Bird Study* 40, 115-119.
- Norris, D. R., P. P. Marra, T. K. Kyser, T. W. Sherry, L. M. Ratcliffe. (2004) Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271, 59–64.
- Oro, D. (2008) Living in a ghetto within a local population: an empirical example of an ideal despotic distribution. *Ecology* 89:848-846.
- Pulliam, H. R., B. J. Danielson (1991) Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist* 137, S50–S66.
- Rendon, M. A., Garrido, A., Ramí' rez, J. M., Rendo' n, M., Martos, Amat J. A. (2001) Despotic establishment of breeding colonies of greater flamingos, *Phoenicopterus ruber*, in southern Spain. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50, 55–60.

- Rioux Paquette, S., Pelletier, F., Garant, D., Bélisle, M. (2014) Severe recent decrease of adult body mass in a declining insectivorous bird population. *Proceedings Royal Society B* 281, 20140649.
- Rodenhouse, N.L., Sherry, T.W. & Holmes, R.T. (1997) Site-dependent regulation of population size: a new synthesis. *Ecology*, 78, 2025–2042.
- Rohwer, S. (2004) Using age ratios to infer survival and despotic breeding dispersal in hybridizing warblers. *Ecology* 85, 423–431.
- Serrano, D., Forero, M.G., Donazar, J.A., Tella, J.L. (2004) Dispersal and social attraction affect colony selection and dynamics of lesser kestrels. *Ecology* 85, 3438–3447.
- Serrano, D., Tella J. L. (2007) The role of despotism and heritability in determining settlement patterns in the colonial lesser kestrel. *American Naturalist* 169, E53–E67.
- Siriwardena, G. M., Crick, H. Q. P., Baillie, S. R., Wilson, J. D. (2000) Agricultural land-use and the spatial distribution of granivorous lowland farmland birds. *Ecography* 23, 702–719.
- Spear, S.F., Storfer, A. (2010) Anthropogenic and natural disturbance lead to differing patterns of gene flow in the Rocky Mountain tailed frog, *Ascaphus montanus*. *Biological Conservation* 143, 778–786.
- Sullivan, M.J.P., Davies, R.G., Mossman, H.L., Franco, A.M.A. (2015) An anthropogenic habitat facilitates the establishment of non-native birds by providing underexploited resources. *Plos One* 10(8), e0135833.
- Sutherland, W.J., (1983) Aggregation and the ‘ideal free’ distribution. *Journal of Animal Ecology* 52, 821–828.
- Tregenza, T., (1994) Common misconceptions in applying the ideal free distribution. *Animal Behaviour* 47, 485–487.

- Varela, S.A.M., Danchin, E., Wagner, R.H. (2007) Does predation select for or against avian coloniality? – A comparative analysis. *Journal of Evolutionary Biology* 20, 1490-1503.
- Varner, J., Dearing, M.D. (2014) The importance of biologically relevant microclimates in habitat suitability assessments. *Plos One* 9, e104648.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389: 294 395.
- Ward. P., Zahavi, A. (1973) The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for food finding. *Ibis* 115, 517-534.

# Capitolo 1

**Obiettivo 1: Effetti dell'aggregazione spaziale dei nidi, della dimensione della colonia e della sincronia riproduttiva sulla fitness del Grillaio**



**Appendice 1: Di Maggio R., Campobello D., Sarà M. 2013. Nest aggregation and reproductive synchrony promote Lesser Kestrel *Falco naumanni* seasonal fitness. *Journal of Ornithology* 154:901–910.**

## **Introduzione**

Il valore adattativo della colonialità è stato argomento chiave di molti studi e uno sforzo considerevole è stato fatto per comprendere costi e benefici del vivere in gruppo (Danchin & Wagner, 1997; Brown & Brown, 2001) sebbene, ad oggi, nessuna teoria che spieghi l'evoluzione della colonialità è risultata interamente soddisfacente (Hoogland & Sherman, 1976 ma si veda Hare & Murie, 2007). La vicinanza spaziale tra i nidi, la dimensione della colonia e la sincronia riproduttiva sono stati proposti come i fattori principali responsabili dell'aumento delle difese e del successo di foraggiamento delle specie coloniali (Serrano et al., 2005; Sachs et al., 2007).

I benefici in termini di fitness devono superare i costi dell'aumento della competizione per le risorse (Bonal & Aparicio, 2008) e del rischio di trasmissione di parassiti e malattie (Serrano et al., 2004) associati con il vivere in gruppo. Potenziali benefici della colonialità includono una riduzione del rischio di predazione grazie a una più rapida individuazione dei predatori (Bijleveld et al., 2010; Brown & Brown, 1987), a una riduzione dell'investimento individuale nella vigilanza (Terhune & Brilliant 1996; Campobello et al., 2012) o infine è utile a confondere il predatore abbassando il rischio di predazione (Varela et al., 2007; Calabuig et al., 2010a).

Oltre al numero degli individui in una colonia, anche la distanza tra nidi ha importanti ripercussioni sul successo riproduttivo (Brown et al., 1990). Una distanza ridotta tra i nidi promuove lo scambio di informazioni, consentendo agli individui che non riescono a trovare cibo di acquisire informazioni dai conspecifici sulle nuove aree di foraggiamento (Ward & Zahavi, 1973; Campobello & Hare, 2007). Tuttavia, con il ridursi delle distanze tra nidi al di sotto di una certa soglia sono stati identificati effetti negativi come un aumento delle interazioni agonistiche (Serrano & Tella, 2007).

Vivere in gruppo può essere ancora più vantaggioso quando gli individui sono sincronizzati nella riproduzione. La sovrapposizione temporale tra un elevato numero di individui che si riproducono aumenta l'efficienza in termini sia di vigilanza che di difesa. Riproduttori asincroni (i.e. individui che nidificano prima o dopo la maggior parte dei membri di una colonia), sono lasciati da soli a difendere le uova e i pulcini (Hoogland & Sherman, 1976). Di conseguenza, questi individui di solito presentano una riduzione del tasso di schiusa e/o d'involo (Stokes & Boersma, 2000; Sachs et al., 2007). Se la riproduzione della maggior parte dei membri di una colonia è anche sincronizzata con il picco della disponibilità di cibo allora i vantaggi della colonialità risultano ancora maggiori (Both, 2010).

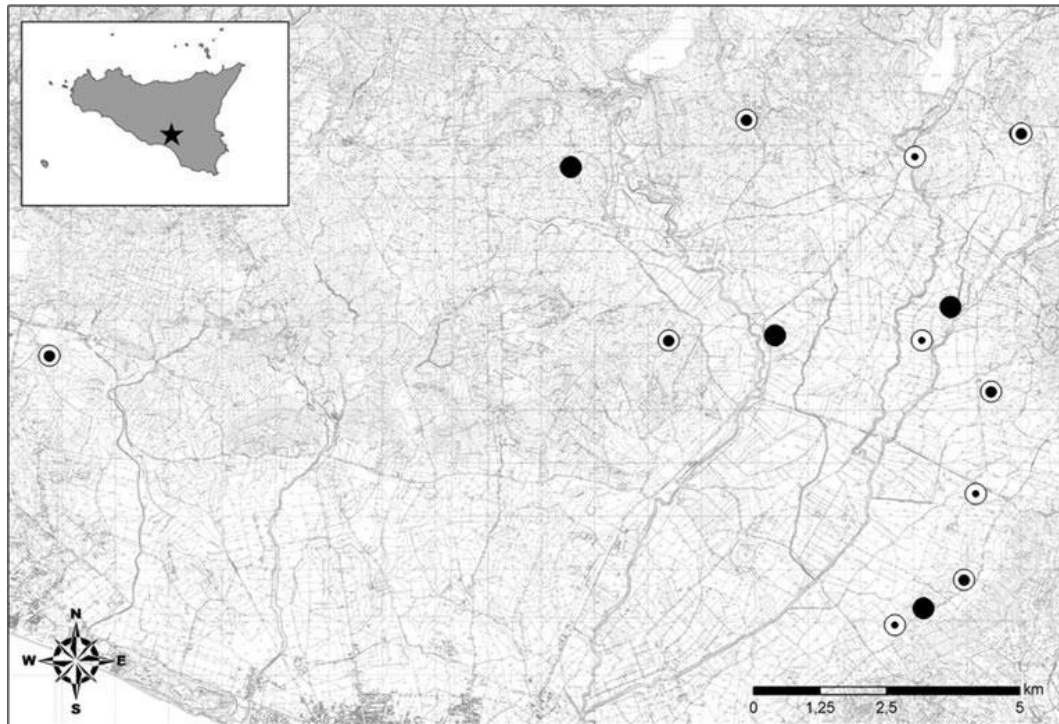
L'aumento del numero di conspecifici all'interno di una colonia, la loro vicinanza e la sincronia riproduttiva possono tuttavia imporre dei costi in termini di fitness (Stokes & Boersma, 2000). La vicinanza tra nidi può promuovere accoppiamenti al di fuori della coppia (Wagner, 1993), mentre un elevato numero di conspecifici può aumentare la competizione per le risorse (Danchin & Wagner, 1997; Sachs et al., 2007; Calabuig et al., 2010b). Rimane una questione aperta se questi tre fattori agiscono in modo sinergico o in antagonismo tra loro.

Adottando un approccio innovativo alla quantificazione delle distanze tra nidi, ho esaminato se quest'ultima, insieme alla dimensione della colonia e alla sincronia riproduttiva, agisse singolarmente o interagendo con le altre variabili nel determinare la sopravvivenza delle uova e dei pulcini di Grillaio nella Piana di Gela (Sicilia).

## Materiali & Metodi

### Quantificazione dei parametri coloniali

Lo studio è stato condotto tra aprile e luglio 2009-2010. I nidi di Grillaio sono stati inizialmente identificati osservando le colonie con binocoli 10 x 50 e cannocchiali 20 x 60. Sono state identificate 14 colonie di Grillaio nel 2009 e 12 nel 2010, distribuite all'interno della Piana con una distanza di  $7 \pm 0.5$  km (media  $\pm$  ES) tra loro (range: 0.6–1.9 km; Fig. 1, Appendice 1).



*Fig. 1* Mappa della Piana di Gela (Sicilia, Italia) in cui è mostrata la distribuzione spaziale delle colonie di Grillaio. Punti piccoli: 1–11 coppie; punti medi: 12–22 coppie; cerchi pieni: 23–33 coppie.

I potenziali nidi, sotto le tegole o dentro i buchi dei casolari, sono stati visitati solo quando almeno una coppia di Grillai ha mostrato un comportamento riproduttivo (i.e. un maschio che porta una preda alla femmina, copulazioni o visite ai nidi; Serrano et al., 2001; Sarà, 2010). Il controllo ai nidi ha consentito la quantificazione del numero totale delle



coppie riproduttive per colonia. A causa dell'incertezza sulla presenza di nidi in alcune facciate dei casolari, è stato necessario escludere alcune di queste dall'analisi. Sono state studiate in media  $2.9 \pm 0.4$  facciate per colonia con 127 nidi nel 2009 e 123 nel 2010. Nei due anni, il numero di nidi studiati ha rispecchiato il numero totale di nidi all'interno di ciascuna colonia (Correlazione di Spearman,  $r = 0.82$ ,  $p < 0.0001$ ,  $n = 26$ ) e di conseguenza è stato usato come indice del numero di coppie nidificanti in una colonia. Ciascun nido è stato visitato almeno tre volte durante la stagione: durante la deposizione e l'incubazione delle uova, la schiusa e l'involo dei pulcini. Durante questi controlli, ho registrato il numero delle uova e dei pulcini all'interno di ogni nido.

Il successo riproduttivo di ogni coppia è stato determinato attraverso l'analisi del tempo di sopravvivenza di ciascun uovo fino alla schiusa e di ciascun pulcino fino all'involo (Nur et al., 2004). L'identificazione dei vari stadi riproduttivi è stata effettuata a partire dai controlli ai nidi o attraverso un processo di retrodatazione standardizzato su: 7 giorni di deposizione, 29 giorni per l'incubazione e 29-32 giorni per la crescita dei pulcini (Cramp & Simmons, 1980). Uova o pulcini morti con evidenti segni di predazione sono stati registrati come predati. Tutte le uova non schiuse o scomparse e tutti i pulcini morti sono stati trattati come falliti il giorno corrispondente al punto centrale tra due visite consecutive (Mayfield, 1975; Serrano et al., 2001; Mascara & Sarà, 2006).

Per determinare il ruolo del numero e della prossimità dei conspecifici sul successo riproduttivo, ho testato l'effetto di tre fattori sulla fitness degli individui: Neighbour Index (NI, Campobello & Hare, 2007), la distanza dal vicino più prossimo (i.e. la distanza tra un nido e il nido più vicino; Negro & Hiraldo, 1993) e la dimensione della colonia (i.e. il numero di coppie nidificanti per facciata). Il primo indice, il NI, quantifica l'interazione tra il numero e la vicinanza tra i nidi e il nido di riferimento. La distanza dal vicino più prossimo e il

numero di coppie per facciata quantificano separatamente la vicinanza dei nidi e il numero di vicini. Per quantificare entrambi gli indici, è stato necessario calcolare le distanze tra i nidi. Per far questo, ciascuna facciata di una colonia è stata fotografata e le foto caricate sul software TechDig 2.0. A ciascuna foto è stato assegnato un set di assi cartesiani e un riferimento preso precedentemente sul campo (e.g. l'altezza di una porta, la distanza tra finestre etc.). La posizione di ciascun nido è stata segnata nelle foto, e le coordinate x –y sono state usate per calcolare le distanze a coppie tra i nidi (Fig. 2, Appendice 1).



*Fig.2 Facciata di una colonia ospitante nidi di Grillaio (cerchi rossi). Per calcolare le distanze tra nidi, un set di assi cartesiani (linee in rosso) e un riferimento metrico (linea in giallo) sono stati calcolati precedentemente sul campo.*

Il Neighbour Index è stato calcolato usando la formula:

$$NI \text{ nido}_n = \sum (1/\text{dist-nido}_n)$$

dove  $n$  è il numero di nidi e  $\text{dist-nido}$  è la distanza tra il nido di interesse e gli altri nidi della stessa facciata (Campobello & Hare, 2007). Un valore basso dell'indice indica un nido isolato, mentre un valore elevato di NI indica un nido circondato da molti conspecifici a breve distanza.

Per quantificare la sincronia riproduttiva, ho usato l'indice di sincronia (SI) come proposto da Kempnaers (1993) e da Class et al., (2011) e applicato alle singole colonie (Johnsen & Lifjeld, 2003; La Barbera et al., 2010). Ho calcolato tre indici: i) SI nido/pop come il numero di femmine fertili nella popolazione per ogni giorno corrispondente al periodo fertile della femmina di riferimento (Kempnaers, 1993; Class et al., 2011); ii) SI nido/col come il numero di femmine fertili nella colonia per ogni giorno corrispondente al periodo fertile della femmina di riferimento (Johnsen & Lifjeld, 2003; La Barbera et al., 2010); e iii) SI col come il numero di femmine fertili all'interno di ciascuna colonia durante il periodo fertile di tutte le femmine della colonia (Johnsen & Lifjeld, 2003; La Barbera et al., 2010). Questi indici quantificano la sincronia riproduttiva di ciascun nido rispetto all'intera popolazione (SI nido/pop), rispetto alla colonia (SI nido/col), e fornisce una stima della sincronia riproduttiva all'interno di ciascuna colonia (SI col). Il periodo fertile delle femmine corrisponde al periodo di tempo che va da 5 giorni antecedenti alla deposizione del primo uovo (Negro et al., 1992) fino alla fine del periodo di deposizione, per un totale di 12 giorni (Mougeot, 2004).

### **Analisi statistiche**

Ho verificato se le distanze tra i nidi differissero negli anni con una analisi della Varianza (ANOVA, Zar, 1999) in cui l'anno di studio è stato considerato come fattore fisso con due livelli, uno per ciascun anno di studio. Il tempo di sopravvivenza delle uova e dei pulcini è stato esaminato con un test di Kaplan – Meier (Kaplan & Meier, 1958; Nur et al., 2004; Bellia et al., 2011). Differenze nella sopravvivenza delle uova e dei pulcini tra gli anni sono state studiate usando il test Gehan – Wilcoxon, trattando l'anno di studio come fattore indipendente e il tempo di sopravvivenza come variabile dipendente (Cox & Oakes, 1984; Fox, 2001).

L'effetto della distanza tra nidi, della dimensione della colonia, la loro interazione e la sincronia riproduttiva sono stati quantificati conducendo test parametrici di sopravvivenza (Lognormal tests, Dempster et al., 1977), in cui NI, distanza dal vicino più prossimo, dimensione della colonia e sincronia sono stati trattati come fattori indipendenti e il tempo di sopravvivenza delle uova e dei pulcini come variabili dipendenti. Sono state infine create le curve di sopravvivenza in cui valori minimi e massimi dei predittori risultati significativi sono stati proiettati con il valore medio registrato nella popolazione.

Tutte le analisi sono state condotte usando STATISTICA 6.0 (Statsoft 2001).

## **Risultati**

Le distanze tra i nidi non differivano negli anni (ANOVA,  $F_{1,248} = 2.07$ ,  $p = 0.151$ ; 2009 media  $\pm$  ES:  $4.24 \pm 0.40$  m,  $n = 127$ ; 2010  $3.31 \pm 0.27$  m,  $n = 123$ ). La minima distanza tra nidi andava da 0.34 a 25.02 m e le facciate delle colonie ospitavano da 2 a 11 coppie ( $5.7 \pm 0.08$ ) con 1-23 coppie per colonia ( $10.0 \pm 1.10$ ). L'aggregazione tra i nidi misurata dal NI andava da 0.0004 (nidi isolati) fino a 0.0517 (nidi circondati da molti altri a breve distanza). Ciascuna femmina presentava una sovrapposizione del periodo fertile in media del 39% ( $\pm 0.9\%$ ) con le altre femmine fertili della popolazione e del 41% ( $\pm 1.2\%$ ) con le femmine fertili della propria colonia. Il 41% ( $\pm 0.7\%$ ) di tutti i nidi delle singole colonie si sovrapponeva al periodo fertile medio della colonia. Quest'ultimo indice di sincronia dipende dall'aggregazione dei nidi (NI) e indica che più numerose e vicine sono le coppie di Grillaio, più sono sincronizzate nella riproduzione (Spearman correlation test:  $r = 0.138$ ,  $p = 0.030$ ,  $n = 248$ ).

La proporzione di uova che sono sopravvissute alla schiusa era di  $0.88 \pm 0.01$  nel 2009 (Kaplan-Meier product limit,  $n = 564$ ) e di  $0.87 \pm 0.01$  nel 2010 ( $n = 583$ ), mentre la proporzione di pulcini che sono sopravvissuti era di  $0.69 \pm 0.03$  ( $n = 409$ ) e di  $0.77 \pm 0.02$

(n = 504) nel 2009 e nel 2010, rispettivamente. Non è stato riscontrato nessun effetto dell'anno di studio sulla sopravvivenza delle uova (Gehan's Wilcoxon test,  $WW = 1666$ ,  $p = 0.80$ ,  $n = 1147$ ) e dei pulcini ( $WW = -6201$ ,  $p = 0.20$ ,  $n = 913$ ), di conseguenza i due anni sono stati trattati insieme per le successive analisi statistiche.

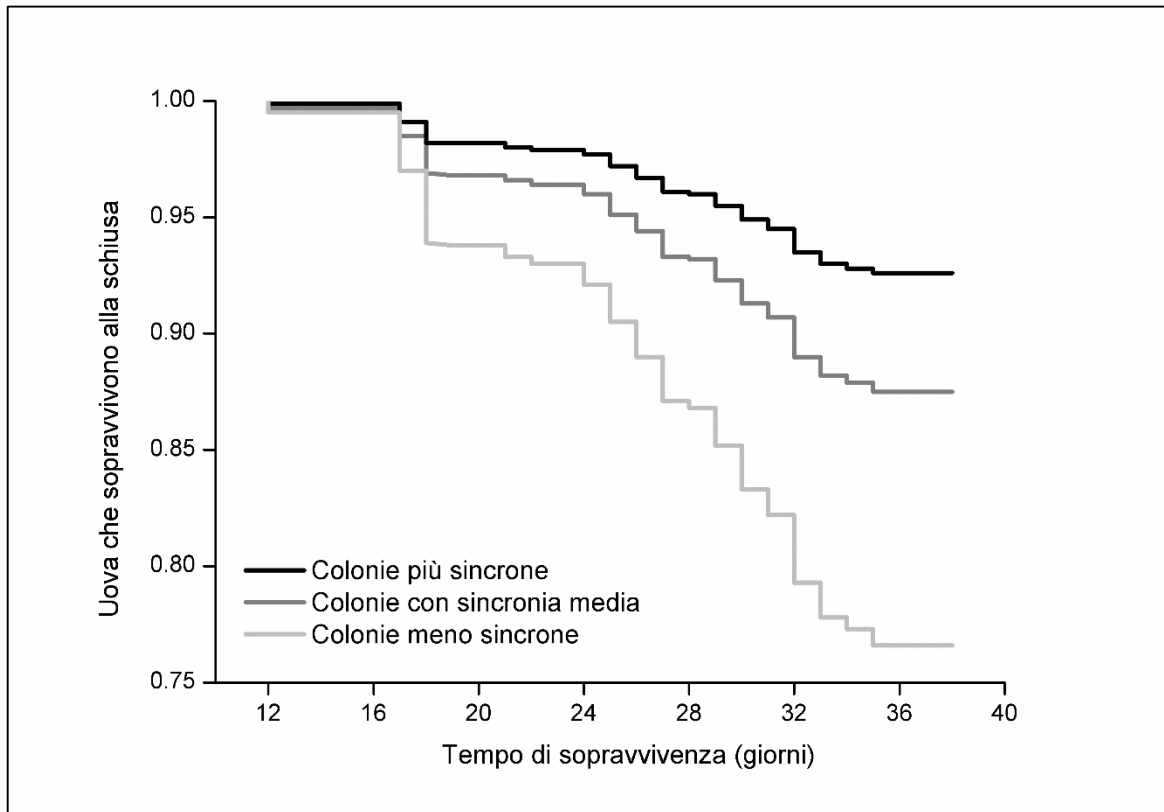
Tra le variabili considerate, solo la SI all'interno delle colonie (SI col) aveva un effetto significativo sulla sopravvivenza delle uova alla schiusa, indicando che nidi più sincroni all'interno delle colonie beneficiavano di un tasso di schiusa maggiore (Tabella 1, Appendice 1).

**Tabella 1** Effetti del Neighbour Index, della distanza del vicino più prossimo, del numero di coppie per facciata e della sincronia riproduttiva (SI) sul tempo di sopravvivenza delle uova di Grillaio nella Piana di Gela (Lognormal test,  $n = 1147$ ).

	$\chi^2$	$P$
Neighbour Index	1.50	0.2199
Distanza del vicino più prossimo	1.56	0.2111
Dimensione della colonia	3.27	0.0707
SI nido/pop	2.30	0.1292
SI nido/col	4.06	0.0439
SI col	8.43	0.0037

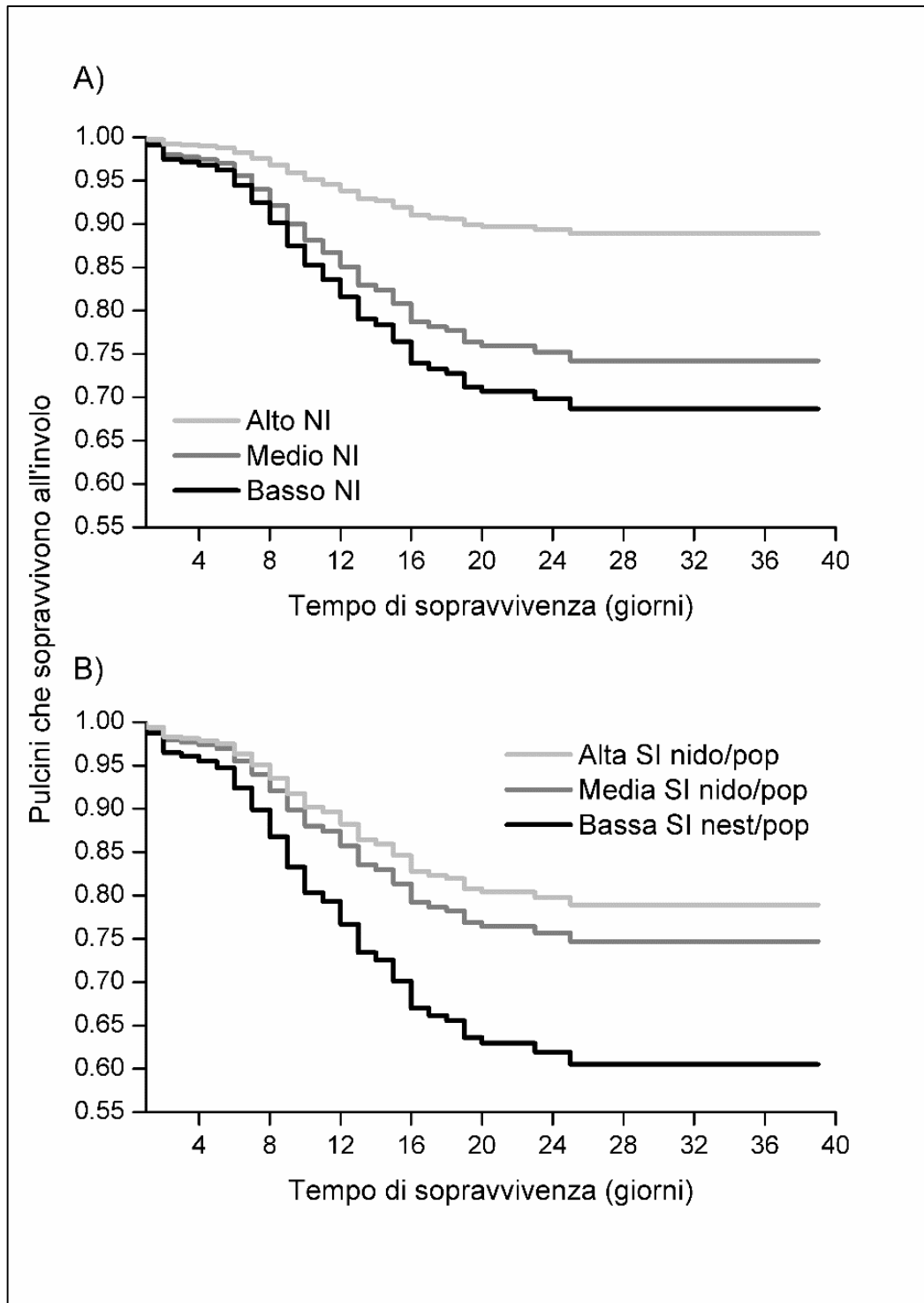
L'effetto positivo della sincronia riproduttiva sulla sopravvivenza delle uova è mostrato in Fig. 3, dove la curva media di sopravvivenza della popolazione è comparata con quelle risultanti dalle colonie più e meno sincrone. La sopravvivenza dei pulcini era invece influenzata dal NI (Tabella 2, Appendice 1). Poiché né la distanza dal vicino più prossimo,

né il numero di coppie per facciata influenzava la sopravvivenza (Tabella 2), questi risultati indicavano che la prossimità e il numero dei vicini agivano sulla sopravvivenza dei pulcini in modo interattivo piuttosto che individuale.



*Fig. 3 Curve di sopravvivenza delle uova di Grillaio calcolate con i valori minimi, medi e massimi di sincronia riproduttiva registrati nella popolazione della Piana di Gela (Sicilia).*

Contrariamente alla sopravvivenza delle uova, quella dei pulcini era anche influenzata positivamente dalla sincronia riproduttiva della popolazione (Tabella 2). In Fig.4 (Appendice 1) è mostrata la curva di sopravvivenza dei pulcini nei nidi più sincroni e più aggregati. Ulteriori dettagli sono presenti in Appendice 1.



*Fig.4 Curve di sopravvivenza dei pulcini di Grillaio calcolate con i valori minimi, medi e massimi di A) Neighbour Index (NI) e B) SI nido/pop, registrate nella Piana di Gela (Sicilia).*

**Tabella 2** Effetti del Neighbour Index, della distanza del vicino più prossimo, del numero di coppie per facciata, e della Sincronia Riproduttiva sul tempo di sopravvivenza dei pulcini di Grillaio nella Piana di Gela (Lognormal test,  $n = 913$ ).

	$\chi^2$	$p$
Neighbour Index	12.33	0.0004
Distanza del vicino più prossimo	0.55	0.4572
Dimensione della colonia	1.60	0.2065
SI nido/pop	4.86	0.0274
SI nido/col	3.33	0.0682
SI col	0.83	0.3627

## Discussione

Nella Piana di Gela, l'aggregazione tra i nidi e la sincronia riproduttiva aumentano il successo riproduttivo di una grande popolazione di Grillai nidificante nel suo tipico habitat pseudosteppico. Individui circondati da numerosi conspecifici a breve distanza e sincroni nella loro riproduzione, involano un numero maggiore di pulcini rispetto ai nidi isolati e asincroni.

Nell'area di studio, l'aggregazione tra i nidi e la dimensione della colonia non contribuiscono singolarmente all'aumento del successo riproduttivo ma interagiscono tra loro. Un legame opposto tra dimensione della colonia e distanza tra i nidi è stata riscontrata in una popolazione spagnola dove al di sopra di un certo numero di conspecifici si evidenziava un effetto negativo sul successo riproduttivo (Serrano et al., 2004). Colonie di grandi dimensioni, infatti, implicano una riduzione delle distanze tra i nidi vicini e un conseguente aumento delle interazioni agonistiche (Serrano & Tella, 2007).



In Spagna, le principali cause di fallimento della nidificazione sono la predazione (Serrano et al., 2004) e la mancanza di cibo per i pulcini (Bonal & Aparicio, 2008). La predazione è particolarmente intensa nelle piccole colonie maggiormente accessibili ai predatori (Serrano et al., 2004). A causa della loro attività prevalentemente diurna, i Grillai troverebbero difficoltoso identificare alcuni predatori terrestri come il Ratto (*Rattus rattus*; Serrano et al., 2004). Al contrario, i predatori aerei potrebbero essere più facili da identificare, e ciascun individuo mediante l'individuazione, la difesa e la dissuasione potrebbe aumentare l'efficienza anti-predatoria del gruppo (Brown et al., 1990; Westneat, 1992; Arroyo et al., 2001; Campobello & Sealy, 2011).

Risultati precedenti nella Piana di Gela hanno mostrato come il Grillaio attacca in gruppo potenziali predatori aerei (Campobello et al., 2012), come la Gazza (*Pica pica*), la Taccola (*Corvus monedula*) e il Corvo Imperiale (*Corvus corax*) responsabili di molti episodi di predazione (Campobello et al., 2012). Di conseguenza, l'ipotesi più attendibile è che un aumento delle difese anti-predatorie contribuisca a ridurre il fallimento della nidificazione dei nidi più aggregati.

I risultati potrebbero essere spiegati anche con un aumento dell'efficienza di foraggiamento tra le coppie con molti conspecifici a breve distanza. Infatti, le colonie potrebbero agire come centri di informazione e aumentare le opportunità di foraggiamento attraverso lo scambio di informazioni sulle migliori aree di caccia (Ward & Zahavi, 1973; Campobello & Hare, 2007).

Il successo riproduttivo è inoltre positivamente correlato con la sincronia riproduttiva. La sincronia riproduttiva all'interno della colonia determina un aumento della sopravvivenza delle uova mentre la sincronia a livello di popolazione aumenta la sopravvivenza dei pulcini. Vantaggi di tipo anti-predatorio e di foraggiamento risulterebbero vani se la riproduzione tra i nidi vicini non fosse temporalmente sovrapposta.

Infatti, individui che iniziano a riprodursi prima o dopo i conspecifici vicini sono di fatto isolati e non trarrebbero beneficio alcuno dalla diluizione del rischio di predazione (Varela et al., 2007), dall'aumento dell'individuazione del predatore (Wissel & Brandl, 1988; Westneat, 1992) o dalla sovrapposizione temporale tra il picco della disponibilità di cibo e il momento della riproduzione (Rodriguez et al., 2010; Møller et al., 2011).

Identificare le cause della mortalità delle uova e dei pulcini, incluso il tipo di predatore, determinare la disponibilità alimentare e la qualità della dieta del Grillaio sarebbero utili per portare alla luce i benefici della colonialità forniti dalla sincronia riproduttiva e dall'aggregazione tra i nidi.

## **Bibliografia**

- Arroyo, B., Mougeot, F., Bretagnole, V. (2001) Colonial breeding and nest defence in Montagu's Harrier (*Circus pygargus*). Behavioural Ecology Sociobiology 50, 109-115.
- Bellia, E., Campobello, D., Sarà, M. (2011) Great Tit (*Parus major*) breeding in fire-prone oak woods: differential effects of post-fire condition reproductive stages. Journal of Wildland Fire 20, 605-611.
- Bijleveld, A.I., Egas, M., van Gils, J.A., Piersma, T. (2010) Beyond the information centre hypothesis: communal roosting for information on food, predators, travel companions and mates? Oikos 119, 277-285.
- Bonal, R., Aparicio, J.M. (2008) Evidence of prey depletion around Lesser Kestrel *Falco naumanni* colonies and its short term negative consequences. Journal of Avian Biology 39,189-197.
- Both, C. (2010) Food availability, mistiming and climate change. In: Møller AP, Fiedler W, Berthold P (ed) Effects of climate change on birds. Oxford University Press, Oxford, pp. 129-147.
- Brown, C.R., Brown, M.B. (2001) Avian coloniality: progress and problems. Current Ornithology 16,1-82.
- Brown, C.R., Stutchbury, B.J., Walsh, P.D. (1990) Choice of colony size in birds. Trends Ecology and Evolution 12, 398-403.
- Brown, C.R., Brown, M.B. (1987) Group-living in Cliff Swallows as an advantage in avoiding predators. Behavioural Ecology and Sociobiology 21, 97-107.
- Calabuig, G., Ortego, J., Aparicio, J.M., Cordero, P.J. (2010a) Intercolony movements and prospecting behaviour in the colonial lesser kestrel. Animal Behaviour 79, 811-817.

- Calabuig, G., Ortego, J., Cordero, P.J., Aparicio, J.M. (2010b) Colony foundation in the lesser kestrel: patterns and consequences of the occupation of empty habitat patches. *Animal Behaviour* 80, 975-982.
- Campobello, D., Sarà, M., Hare, J.F. (2012) Under my wing: Lesser Kestrels and Jackdaws derive reciprocal benefits in mixed-species colonies. *Behavioural Ecology* 23, 425-433. doi:10.1093/beheco/arr207.
- Campobello, D., Sealy, S.G. (2011) Use of social over personal information enhances nest defense against avian brood parasitism. *Behavioural Ecology* 22, 422-428.
- Campobello, D., Hare, J.F. (2007) Information transfer determined by association of neighbours in European Bee-eater (*Merops apiaster*) colonies. *Ethology Ecology and Evolution* 19, 237-243.
- Class, A.M., Haruka, W., Lynn, S.E., Moore, I.T. (2011) The timing of life-history stages across latitudes in *Zonotricha* sparrows. *Condor* 113, 438-448.
- Cox, D.R., Oakes, D. (1984) *Analysis of survival data*. Chapman and Hall, London.
- Cramp, S., Simmons, K.E.L. (1980) *The birds of the Western Palaearctic*. Vol. 2. Oxford University Press, Oxford.
- Danchin, E., Wagner, R.H. (1997) The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends Ecology and Evolution* 12, 342-347.
- Dempster, A.P., Laird, N.M., Rubin, D.B. (1977) Likelihood from incomplete data via the EM Algorithm. *Journal Royal Statistical Society B* 39, 1-38.
- Fox, G.A. (2001) Failure-time analysis: studying times to events and rates at which events occur. In: Scheiner SM, Gurevitch J (ed) *Design and analysis of ecological experiments*. Oxford University Press, Oxford, pp. 235-266.

- Hare, J.F., Murie, J.O. (2007) Ecology, kinship and ground squirrel society: insights from comparative analyses. In: Wolff JO, Sherman W (ed) Rodents societies: an ecological and evolutionary perspectives. University of Chicago Press, Chicago, pp. 345-355.
- Hoogland, J.L., Sherman, P.W. (1976) Advantages and disadvantages of Bank Swallow (*Riparia riparia*) coloniality. Ecological Monograph 46, 33-58.
- Johnsen, A., Lifjeld, J.T. (2003) Ecological constraints on extra-pair paternity in the bluethroat. Oecologia 136, 476-483
- Kaplan, E., Meier, P.L. (1958) Nonparametric estimation from incomplete observations. Journal American Statistical Association 53, 457-481.
- Kempnaers, B. (1993) The use of a breeding synchrony index. Ornis Scandinavica 24, 84.
- La Barbera, K., Lambías, P.E., Cramer, E.R.A., Schaming, T.D., Lovette, I.J. (2010) Synchrony does not explain extrapair paternity rate variation in northern or southern house wrens. Behavioural Ecology 21, 773-780.
- Mascara, R., Sarà, M. (2006) Densità e biologia riproduttiva del Grillaio *Falco naumanni* nella piana di Gela (Sicilia). Avocetta 30, 51-59.
- Mayfield, H.F. (1975) Suggestions for calculating nest success. Wilson Bulletin 87, 456-466.
- Møller, A.P., Saino, N., Adamík, P., Ambrosini, R., Antonov, A., Campobello, D., Stokke, B.G., Fossøy, E., Lehikoinen, E., Martin- Vivaldi, M., Moksnes, A., Moskat, C., Røskaft, E., Rubolini, D., Schulze-Hagen, K., Soler, M., Shykoff, J.A. (2011) Rapid change in host use of the Common Cuckoo *Cuculus canorus* linked to climate change. Proceedings Royal Society B 278, 733-738. doi: 10.1098/rspb.2010.1592.
- Mougeot, F. (2004) Breeding density, cuckoldry risk and copulation behaviour during the fertile period in raptors: a comparative analysis. Animal Behaviour 67, 1067-1076.

- Negro, J.J., Donázar, J.A., Hiraldo, F. (1992) Copulatory behaviour in a colony of lesser kestrels: sperm competition and mixed reproductive strategies. *Animal Behaviour* 43, 921-930.
- Nur, N., Holmes, A.L., Geupel, G.R. (2004) Use of survival time analysis to analyze nesting success in birds: an example using Loggerhead Shrikes. *Condor* 106, 457-471.
- Rodriguez, C., Tapia, L., Kieny, F., Bustamante, J. (2010) Temporal changes in Lesser Kestrel (*Falco naumanni*) diet during the breeding season in Southern Spain. *Journal of Raptor Research* 44, 120-128.
- Sachs, L.L., Hughes, C.R., Nuechterlein, L.G., Buitron, D. (2007) Evolution of coloniality in birds: a test of the hypothesis with the Rednecked Grebe (*Podiceps grisegena*). *Auk* 124, 628-642.
- Sarà, M. (2010) Climate and land-use changes as determinants of Lesser Kestrel *Falco naumanni* abundance in Mediterranean cereal steppes (Sicily). *Ardeola* 57, 3-22.
- Serrano, D., Tella, J.L. (2007) The role of despotism and heritability in determining settlement patterns in the colonial lesser kestrel. *American Naturalist* 169, E53-E67.
- Serrano, D., Oro, D., Ursua, E., Tella, J.L. (2005a) Colony size selection determines adult survival and dispersal preferences: allee effects in a colonial bird. *American Naturalist* 166, 22-31.
- Serrano, D., Forero, M.G., Donazar, J.A., Tella, J.L. (2004) Dispersal and social attraction affect colony selection and dynamics of Lesser Kestrels. *Ecology* 85,3438-3447.
- Serrano, D., Tella, J.L., Forero, M.G., Donazar, J.A. (2001) Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: individual experience vs. conspecific cues. *Journal of Animal Ecology* 70, 568–578.
- Sokos, C.K., Mamolos, A. P., Kalburtji, K.L., Birtsas, P.K. (2013) Farming and wildlife in Mediterranean agroecosystems. *Journal for Nature Conservation* 21, 81-92.

- Statsoft Inc. (2001) STATISTICA for Windows. Statsoft Inc. Tulsa, OK.
- Stokes, D.L., Boersma, P.D. (2000) Nesting density and reproductive success in a colonial seabird, the Magellanic Penguin. *Ecology* 81, 2878-2891.
- Terhune, J.M., Brillant, S.W. (1996) Harbour Seal vigilance decreases over time since haul out. *Animal Behaviour* 51, 757-763.
- Varela, S.A.M., Danchin, E., Wagner, R.H. (2007) Does predation select for or against avian coloniality? – A comparative analysis *Journal of Evolutionary Biology* 20, 1490-1503.
- Wagner, R.H. (1993) The pursuit of extra-pair copulations by female birds: a new hypothesis of colony formation. *Journal of Theoretical Biology* 163, 333-346.
- Ward, P., Zahavi, A. (1973) The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for food finding. *Ibis* 115, 517-534.
- Westneat, D.F. (1992) Nesting synchrony by female Red-winged Blackbirds: effects on predation and breeding success. *Ecology* 73, 2284-2294.
- Wissel, C., Brandl, R. (1988) A model for the adaptive significance of partial reproductive synchrony within social units. *Evolutionary Ecology* 2, 102-114.
- Zar, J.H. (1999) *Biostatistical analysis*. Upper Saddle River, New Jersey.

# Nest aggregation and reproductive synchrony promote Lesser Kestrel *Falco naumanni* seasonal fitness

Rosanna Di Maggio · Daniela Campobello ·  
Maurizio Sarà

Received: 19 April 2012 / Revised: 22 February 2013 / Accepted: 2 April 2013 / Published online: 7 May 2013  
© Dt. Ornithologen-Gesellschaft e.V. 2013

**Abstract** Several factors promote coloniality by enhancing the fitness of colony members. In birds, spatial proximity among nests, breeder abundance and reproductive synchrony have been proposed as primary factors responsible for enhanced colonial defence and foraging success, which, in turn, enhance reproductive success. Whether these factors function synergistically or antagonistically remains, however, an open question due to the absence of an integrated analysis of their effects on fitness. We studied a large population of the Lesser Kestrel, *Falco naumanni*, a facultative colonial species, breeding in colonies of different sizes in their typical pseudo-steppe habitat. We quantified both the singular and interactive effects of nest distance, breeder abundance and reproductive synchrony on kestrel fitness measured as the time to survival of eggs to hatching and nestlings to fledging. Egg survival increased as reproductive stages became more synchronous with the timing of colony breeding, whereas nestling survival benefited from a higher synchrony with most nests in the entire population. Nestling survival was also positively affected by the interaction between nest distance and breeder abundance. Our results suggest that the presence of additional breeders in the colony is not sufficient *per se*, to trigger colonial advantages, but instead,

that synchronised reproduction among multiple breeding pairs nesting in close spatial proximity is necessary to realise those benefits. Our findings provide a novel perspective for future investigations that explore the mechanisms underlying fitness variation among Lesser Kestrel colonies and group-living species in general.

**Keywords** Lesser Kestrel · *Falco naumanni* · Nest distance · Nest aggregation · Breeding synchrony

## Zusammenfassung

**Nesterhäufung und reproduktive Synchronie begünstigen die saisonale Fitness beim Rötelfalke *Falco naumanni***

Verschiedene Faktoren begünstigen die Koloniebildung durch die Optimierung der Fitness der einzelnen Kolonienmitglieder. Es wurde angenommen, dass für die Koloniebildung bei Vögeln die räumliche Trennung der Nester, die Anzahl der Brüter, als auch die Synchronisierung der Reproduktion primäre Faktoren darstellen für eine verbesserte Koloniebehauptung und Nahrungssuche und somit auch den Erfolg der Fortpflanzung begünstigen. Ob diese Faktoren synergistisch oder antisynnergistisch wirken bleibt soweit offen, da bisher noch keine integrative Analyse auf deren Effekte auf die Fitness durchgeführt wurde. In dieser Studie wurde eine große Population des Rötelfalken, *Falco naumanni*, untersucht, eine fakultativ koloniebildende Art, die in verschiedenen Koloniegrößen in einem steppenartigen Habitat lebt. Quantifiziert wurden sowohl singuläre als auch interaktive Effekte der Nestdistanz, Brüter Häufigkeit und der reproduktiven Synchronie auf die Fitness der Rötelfalken, gemessen an der Überlebensrate der Eier, der Zeit vom Schlüpfen bis zum Nestling und zum

Communicated by T. Friedl.

**Electronic supplementary material** The online version of this article (doi:10.1007/s10336-013-0954-3) contains supplementary material, which is available to authorized users.

R. Di Maggio · D. Campobello (✉) · M. Sarà  
Department of Environmental Biology and Biodiversity,  
University of Palermo, Via Archirafi 18, 90123 Palermo, Italy  
e-mail: daniela.campobello@unipa.it;  
dcampo.unipa@gmail.com



Flüggewerden. Weiterhin konnte gezeigt werden, dass die Überlebensrate der Eier mit der Synchronisierung des Nistens in der Kolonie steigt, wohingegen das Überleben der Nestlinge ansteigt mit der Synchronisierung des Nistens der gesamten Population. Das Überleben der Nestlinge war außerdem positiv beeinflusst von der Interaktion zwischen dem Abstand der Nester und der Abundanz der Brüter. Unsere Ergebnisse lassen vermuten, dass die Anwesenheit zusätzlicher Brüter in der Kolonie allein nicht ausreicht, den Erfolg der Kolonie positiv zu beeinflussen, sondern dass stattdessen die synchronisierte Reproduktion vieler Brutpaare die in enger Nachbarschaft nisten, dafür von Nöten ist. Unsere Ergebnisse weisen neue Perspektiven für zukünftige Forschungsansätze auf, die sich mit den Mechanismen der Fitnessvariationen in Kolonien des Rötelfalken und anderen in Gruppen lebenden Arten befassen.

## Introduction

The adaptive value of group living has been the focus of several studies (Danchin and Wagner 1997; Rolland et al. 1998; Brown and Brown 2001). Considerable effort has focused on understanding the costs and benefits of coloniality (Danchin and Wagner 1997), although to date, no general model explaining the evolution of coloniality has proven entirely satisfactory (Hoogland and Sherman 1976 but see Hare and Murie 2007). Spatial proximity among nests, breeder abundance and temporal synchrony of nesting stages have been proposed as primary factors underlying enhanced colonial defence and foraging success in coloniality-breeding species (Murphy and Schauer 1996; Serrano et al. 2005a; Sachs et al. 2007).

Colonial breeders acquire fitness benefits that must outweigh the costs of both the increased competition for resources (Bonal and Aparicio 2008) and the increased risk of transmission of parasites and diseases (Serrano et al. 2004) associated with group living. Potential offsetting benefits of coloniality include a reduced risk of predation for individuals and their offspring (Bijleveld et al. 2010). An increase in the number of individuals residing in a colony may promote earlier detection of predators (Brown and Brown 1987), reduce individual investment in vigilance (Terhune and Brilliant 1996; Campobello et al. 2012) or serve to confuse or satiate presumptive predators, and therefore lower the predation risk (Oro 1996; Varela et al. 2007; Calabuig et al. 2010a).

Apart from the absolute number of individuals living together, the distance between nests also appears to have positive repercussions on reproductive success (Brown et al. 1990). Colonial individuals nesting close to each other benefit via reduced predation rates, which are

sometimes achieved through enhanced recruitment of individuals to mob predators (Hernández-Matías et al. 2003). A short distance between nests also promotes information transfer, allowing less successful foragers to glean information from neighbouring individuals regarding new food patches (Ward and Zahavi 1973; Weatherhead 1983; Campobello and Hare 2007). Negative effects, however, have been identified, with increased agonistic interactions occurring when neighbour distance shortens below a certain threshold (Serrano and Tella 2007).

Living in groups might be more advantageous when individuals synchronise the timing of breeding. Beyond swamping the capacity of predators to take vulnerable young (Varela et al. 2007), temporal overlap among a high number of breeders promotes heightened efficiency in terms of both vigilance and defence (Murphy and Schauer 1996). Asynchronous breeders, i.e. individuals nesting earlier or later than most colony members, are left by themselves to defend their eggs and nestlings (Hoogland and Sherman 1976; Campobello and Sealy 2010). As a consequence of less efficient individual nest defence in comparison to that by groups, these breeders often suffer decreased hatching and fledging success (Murphy and Schauer 1996; Stokes and Boersma 2000; Sachs et al. 2007). If reproduction of most colony members is also synchronised with the peak of food resource availability, colonial advantages may be enhanced further (Both 2010).

Clustering of nests, an increased number of breeding individuals and reproductive synchrony therefore enhance fitness, although these same factors might also impose fitness costs (Stokes and Boersma 2000). Proximity between breeders promotes extra-pair copulations (Wagner 1993), while a high number of colonial members promotes intense competition for resources (Danchin and Wagner 1997; Sachs et al. 2007; Calabuig et al. 2010b). Whether these three factors function synergistically or antagonistically remains an open question due to the absence of an integrated analysis of their effects on fitness.

In a Mediterranean area, we studied a large population of the Lesser Kestrel *Falco naumanni*, a facultative colonial raptor and a vulnerable species that only recently had its conservation status altered to “least concern” (Collar et al. 1994; IUCN 2011). The core population studied here, breeds in colony buildings surrounded by homogeneous and traditional agricultural crops (Sarà 2010; Triolo et al. 2011; Sarà et al. 2012). Mechanisms that affect population dynamics of this species have been studied in the Iberian peninsula (Negro and Hiraldo 1993; Serrano et al. 2005a; Ortego et al. 2007) but are still virtually unexplored in the remaining part of its Palearctic breeding range. In two different Spanish populations, colony abundance differentially affected the reproductive success of Lesser Kestrels because of different habitat composition surrounding the

different-sized colonies. In heterogeneous habitats, individuals in large colonies tended to produce more young (Serrano et al. 2004) but when colony nest availability was saturated, shorter distances between nests triggered increased agonistic interactions (Serrano and Tella 2007). In contrast, no colony size effect was detected on kestrel breeding performance in more homogeneous habitats (Calabuig et al. 2010b) and it is unknown whether nest distance and breeding synchrony affected kestrel reproductive success. By adopting an innovative approach to quantify distances among nests, we examined whether egg and nestling survival were affected by singular and interactive effects of nest distance, breeder abundance and reproductive synchrony on the fitness of Lesser Kestrels breeding in the Gela Plain (Italy).

## Methods

### Study species

The Lesser Kestrel is a small raptor that lives in open and dry cereal steppes of the Western Palaearctic (Cramp and Simmons 1980). It is a facultative colonial raptor that breeds in colonies of 2–60 pairs (Forero et al. 1996; Serrano et al. 2004), usually with Jackdaws *Corvus monedula* and Rock Pigeons *Columba livia*. The Lesser Kestrel is a secondary-cavity nester that finds its hole-nests in cliffs or wall crevices and under roof tiles of rural buildings (Negro and Hiraldo 1993). The Lesser Kestrel population in the Gela Plain, the largest in Sicily and one of the most important in Italy (Mascara and Sarà 2007), has grown consistently over the last decade (Sarà 2010).

### Study area

The Gela Plain in south-eastern Sicily (Italy, 37°07'N, 14°19'E), is one of the largest plains in Italy (about 474 km<sup>2</sup>). The area is characterised by gentle slopes up to 200 m a. s. l., limestone and gypsum hills and sand and clay badlands (Mascara and Sarà 2006). Due to limited precipitation (350 mm/year), the agricultural landscape is composed of a mosaic of pseudo-steppes dominated by artichoke *Cynara* spp. fields and non-irrigated, mainly cereal, crops, garigue vegetation, fallow land and pastures. Agriculture has rapidly changed with the intensification of farming practices in some areas of Sicily and populations of Lesser Kestrels have declined because of agricultural shifts, from traditional to woody crop cultivations (Sarà 2010). Contrary to the general Sicilian trend, in the Gela Plain, a more homogeneous agricultural composition and the maintenance of traditional crops, mostly artichokes and wheat (Triolo et al. 2011), have instead represented

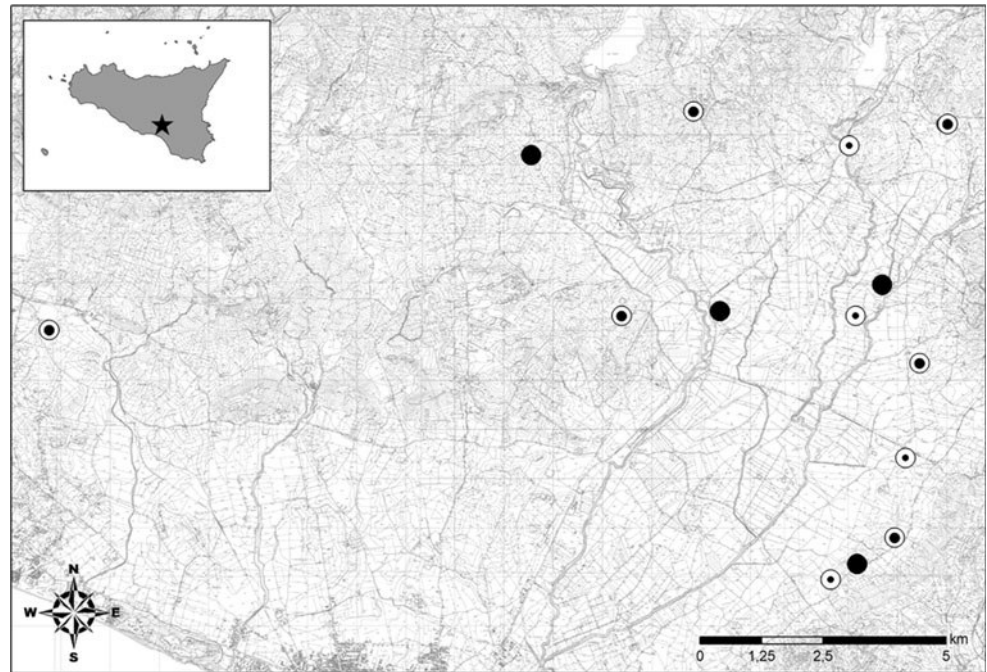
favourable conditions for an increase in the Lesser Kestrel population in the last decade (Sarà 2010). Across the plain, numerous rural buildings, often partially destroyed or abandoned, host Lesser Kestrel nests. Each colony building is usually composed of a single structure, or in rare cases, two or more small houses close to each other (i.e. <30 m apart). Colony buildings are comprised of different sides, representing different faces of the same structure.

### Quantification of colony parameters

Investigations were conducted between April and July in 2009 and 2010. Lesser Kestrel nests were first identified by observing colony structures with 10 × 50 binoculars and 20 × 60 spotting scopes. We identified 14 kestrel colonies in 2009 and 12 in 2010, distributed across the plain with a distance of  $7 \pm 0.5$  km (mean ± SE) between each other (range: 0.6–19 km; Fig. 1). When at least one pair of kestrels showed reproductive behaviour at the observed building (i.e. a male delivering prey to a female, copulation or the inspection of nest chambers; Serrano et al. 2001; Sarà 2010), potential nests inside crevices and under tiles were inspected. Nest checking allowed the quantification of the total number of breeding pairs per colony. We identified 462 nests ( $18 \pm 1.8$  per colony per year; range: 5–33) for which we could confirm the presence of at least one laid egg. Other potential nests could not be included in the analyses because of their inaccessibility. Because of the uncertainty about the presence of these nests, it was necessary to exclude some colony sides that potentially but not certainly contained nests. We therefore studied a mean of  $2.9 \pm 0.4$  sides per colony that included 127 nests in 2009 and 123 in 2010. Between years, the number of study nests mirrored the number of total active nests within each colony (Spearman rank order correlation,  $r = 0.82$ ,  $P < 0.0001$ ,  $n = 26$ ) and could therefore be used as an index of colony breeder abundance. Each nest was checked at least three times per season: during egg-laying/incubation and at hatching and fledging times. This schedule allowed the collection of sufficient data to ascertain reproductive success, while simultaneously minimising disturbance at the reproductive sites. During nest checks, we recorded the number of eggs and nestlings inside each nest. As part of a larger investigation, nestlings were marked with numbered aluminium and plastic coloured rings for remote identification of individuals.

The reproductive success of breeding pairs was determined by analyses of the survival time of each egg to hatching and nestling to fledging (Nur et al. 2004). The identification of various reproductive stages was derived from the data collected from nest checks or by a backdating process standardised on 7 days for laying, 29 days for incubation and 29–32 days for fledging periods (Cramp

**Fig. 1** Map of the Gela Plain (Sicily, Italy) showing the spatial distribution of Lesser Kestrel colonies. *Small dots* 1–11 pairs; *medium dots* 12–22 pairs; *full circles* 23–33 pairs



and Simmons 1980; Sarà unpubl.). Missing eggs and nestlings and those found with evident signs of predation were recorded as being predated. In some instances of unhatched eggs and nestlings found dead in the nest, we were unable to identify the exact cause of mortality which might have included thermoregulation failure and starvation, due to heavy spring rain and food depletion or inefficient foraging, respectively. Because of such an uncertainty, we could not perform separate analyses per mortality cause. All unhatched or missing eggs and dead or missing nestlings were treated as failed on the day corresponding to the midpoint between the last two consecutive visits (Mayfield 1975; Serrano et al. 2001; Mascara and Sarà 2006).

To determine the role of the number and proximity of conspecifics on reproductive success, we tested the effect of three factors: neighbour index (NI, Campobello and Hare 2007), nearest nest distance (NND, i.e. the shortest distance between the focal nest and its closest neighbouring nest; Negro and Hiraldo 1993) and breeder abundance (i.e. the number of breeding pairs per colony side) on individual fitness. The first index, NI, quantifies the interactive effect between the number of neighbours and their proximity to the focal nesting pair, NND and breeder abundance quantify separately the two variables of nest proximity and number of neighbours, respectively. To quantify both indices, it was necessary to calculate the distances between nests. To do this, colony sides were photographed with a Leica D-Lux 4 and colony photos were uploaded to the software TechDig 2.0. A set of Cartesian axes was assigned to each photo and the length of a reference previously measured in the field (e.g. height of a door, distance

between windows, etc.) was recorded. The position of each nest was marked on the photo, so that x–y coordinates were used to calculate Euclidean distances between each pair of nests (Fig. 2).

The neighbour index was calculated using the formula:

$$NI \text{ nest}_n = \sum_{i=1}^n (1/\text{dist-nest}_n)$$

where  $n$  is the nest number and  $\text{dist-nest}_n$ , the distance between the nest of interest and each of the other nests on the same colony side (Campobello and Hare 2007). A low value of the index indicates an isolated nest, while a high NI value indicates a nest surrounded by many other active nests in close proximity.

To quantify reproductive synchrony, we adopted the synchrony index (SI) as proposed by Kempnaers (1993) and Class et al. (2011) and applied it to single colonies (Johnsen and Lifjeld 2003; LaBarbera et al. 2010). We estimated three synchrony indices: (1) SI nest/pop as the proportion of fertile females in the population for each day of the focal female's fertile period (Kempnaers 1993; Class et al. 2011); (2) SI nest/col as the proportion of fertile females in the colony for each day of the focal female's fertile period (Johnsen and Lifjeld 2003; LaBarbera et al. 2010); and (3) SI col as the proportion of fertile females within each colony during the fertility period of all colony females (Johnsen and Lifjeld 2003; LaBarbera et al. 2010). The above indices thus quantified the breeding synchrony of each nest with respect to that of the entire population (SI nest/pop) and its colony (SI nest/col), and provided an estimate of the breeding





**Fig. 2** Side of one of the colonies that housed Lesser Kestrel nests (red circles). To calculate the distance between nests, a set of Cartesian axes (red lines) and a metric reference (yellow line) previously measured in the field were overlaid onto the digital photograph (colour figure online)

synchrony occurring within each colony (SI col). We considered the fertile period of kestrel females to be from 5 days prior the laying of the first egg (Negro et al. 1992) to the end of the laying period (Mougeot 2004), thus, for a total of 12 days. Although these three indices were correlated with each other (Spearman correlation,  $n = 248$ ,  $r = 0.62\text{--}0.70$ ,  $P < 0.001$ ), they showed a different response as independent factors to egg and nestling survival (see “Results”) and were therefore analysed singly.

Both the variables NND and NI showed a symmetrical and opposite response if correlated with the breeder abundance (Online Resource 1). Thus, as the number of neighbours increased, the nearest distance became shorter, while the mean distance with all the other nests increased. Because of the opposite and symmetrical correlations, distances and number of pairs were maintained as potential predictors to be tested.

#### Statistical analyses

We determined whether nest distances differed between years with an Analysis of Variance (ANOVA, Zar 1999) where the study year was the orthogonal fixed factor with two levels, one per study year. The survival time of eggs and nestlings was examined using the Kaplan–Meier product limit (Kaplan and Meier 1958; Nur et al. 2004; Bellia et al. 2011). Differences in egg and nestling survival between years were determined using the Gehan–Wilcoxon test, by treating the study year as an independent factor and

survival time as the dependent variable (Cox and Oakes 1984; Fox 2001).

The effect of nest distance, colony size, their interaction effect, and reproductive synchrony was quantified by conducting separate parametric survival tests (Lognormal tests, Dempster et al. 1977) where NI, NND, breeder abundance and SIs were treated as independent factors and egg and nestling survival times were the dependent variable. These models used the expectation maximisation algorithm (Dempster et al. 1977), where the normal distribution of the log-survival times was revealed by points of residual survival times arranged in a straight line. If a regression revealed a statistically significant effect, the survival curve obtained with the minimum and maximum predictor values recorded in the population was projected against the curve obtained with the mean predictor value.

To control for any confounding effect of the first laying day on the nestling survival we calculated the Julian date corresponding to first laying day for each nest and then we conducted a survival test by using Julian dates as independent factor and nestling survival time as dependent variable. Nestling survival was not affected by first laying day (log normal tests,  $\chi^2 = 6.45$ ,  $P = 0.096$ ,  $N = 913$ ), so we excluded a possible effect of the laying date on lesser kestrel nestling survival.

To control for any bias that might have been incurred by determining the survival of each egg and nestling, two separate nested ANOVAs (Underwood 1997), were conducted, using the proportion of eggs hatched and chicks fledged as dependent variables, year and colony size as

independent factors, and colony identity as a random term. Both colony size and identity were nested in year. Results revealed no effect of the year or colony size on either hatching or fledging rates (Online Resource 2), but colony identity did have an effect on both these rates (Online Resource 2). Post hoc tests revealed one single colony to be significantly different from the others in terms of hatching (Newman–Keuls test, between MS = 0.07,  $P = 0.023$  for 1 out of 24 pairwise comparisons) and fledging (between MS = 0.06,  $P < 0.010$  for all pairwise comparisons) values. Therefore, this colony was removed from the following analyses.

Finally, we tested the relationship between reproductive synchrony and level of nest aggregation by using linear regressions (Zar 1999) between SIs and all NI. All analyses were conducted using STATISTICA 6.0 software (Statsoft Inc. 2001).

## Results

Distances between nests did not differ (ANOVA,  $F_{1,248} = 2.07$ ,  $P = 0.151$ ) between 2009 (mean  $\pm$  SE:  $4.24 \pm 0.40$  m,  $n = 127$ ) and 2010 ( $3.31 \pm 0.27$  m,  $n = 123$ ). The shortest distance between nests ranged from 0.34 to 25.02 m and colony sides hosted 2–11 breeding pairs ( $5.7 \pm 0.08$ ) with 1–23 pairs per colony ( $10.0 \pm 1.10$ ). Nest aggregation measured by the NI ranged from 0.0004 (i.e. isolated nests) to 0.0517 (i.e. nests surrounded by many others within a short distance). Each female overlapped each day of its fertile period with a mean of 39 % ( $\pm 0.9$  %) of all other fertile females in the population and with 41 % ( $\pm 1.2$  %) of fertile females in its colony. Single colonies showed 41 % ( $\pm 0.7$  %) of all nests overlapping their breeding on each day of the kestrel fertility period. This last SI was dependent on nest clumping (i.e. NI), indicating that the more numerous and less distant were the pairs in the colony, the more synchronised was their breeding period (Spearman correlation test:  $r = 0.138$ ,  $P = 0.030$ ,  $n = 248$ ).

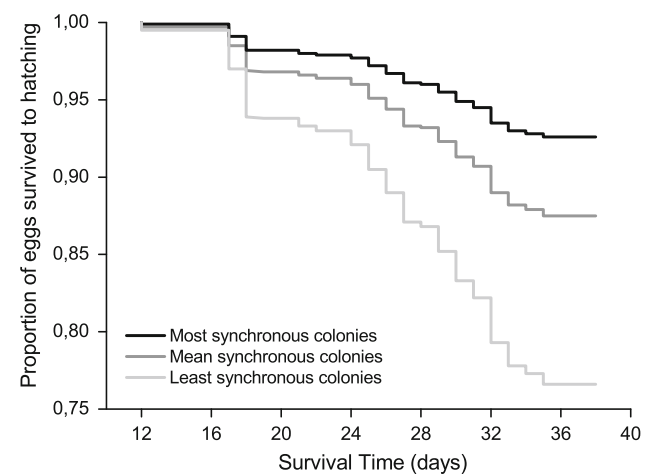
The cumulative proportion of eggs that survived to hatching was  $0.88 \pm 0.01$  in 2009 (Kaplan–Meier product limit,  $n = 564$ ) and  $0.87 \pm 0.01$  in 2010 ( $n = 583$ ), while the cumulative proportion of nestlings that survived was  $0.69 \pm 0.03$  ( $n = 409$ ) and  $0.77 \pm 0.02$  ( $n = 504$ ) in 2009 and 2010, respectively. There was no year effect on the survival of eggs (Gehan's Wilcoxon test, WW = 1666,  $P = 0.80$ ,  $n = 1147$ ) or nestlings (WW = -6201,  $P = 0.20$ ,  $n = 913$ ), allowing data for the two study years to be pooled for further analyses.

Among the independent variables examined, only SI within colonies (SI col) had a significant effect on egg survival to hatching, indicating that more synchronous nests within colonies benefited from a higher hatching rate

**Table 1** Effects of neighbour index, nearest nest distance, breeder abundance and breeding SI on the survival time of eggs of Lesser Kestrels breeding in the Gela Plain (Lognormal test,  $n = 1147$ )

	$\chi^2$	$P$
Neighbour index	1.50	0.2199
Nearest nest distance	1.56	0.2111
Breeder abundance	3.27	0.0707
SI nest/pop	2.30	0.1292
SI nest/col	4.06	0.0439
SI col	8.43	0.0037

SI nest/pop proportion of fertile females in the population for each fertile day of the focal nest, SI nest/col proportion of fertile females in the colony for each fertile day of the focal nest, SI col proportion of colony fertile females for each day of the kestrel fertility period



**Fig. 3** Survival curves of Lesser Kestrel eggs calculated with minimum, mean and maximum values of breeding SI col values recorded in the population of the Gela Plain (Sicily, Italy)

(Table 1). The positive effect of breeding synchrony on egg survival is shown in Fig. 3, where the survival curve of the population is compared with that resulting from the least or most synchronous colonies. Nestling survival was affected by NI (Table 2). Because neither the NND nor the breeder abundance affected nestling survival (Table 2), these results indicated that proximity and the number of neighbours affected the survival of nestlings via their interaction (i.e., quantified as NI), rather than as individual variables. Contrary to egg survival, nestling survival was also positively affected by population rather than colony breeding synchrony (Table 2). Figure 4 shows the higher survival of nestlings in the most clumped and synchronous nests.

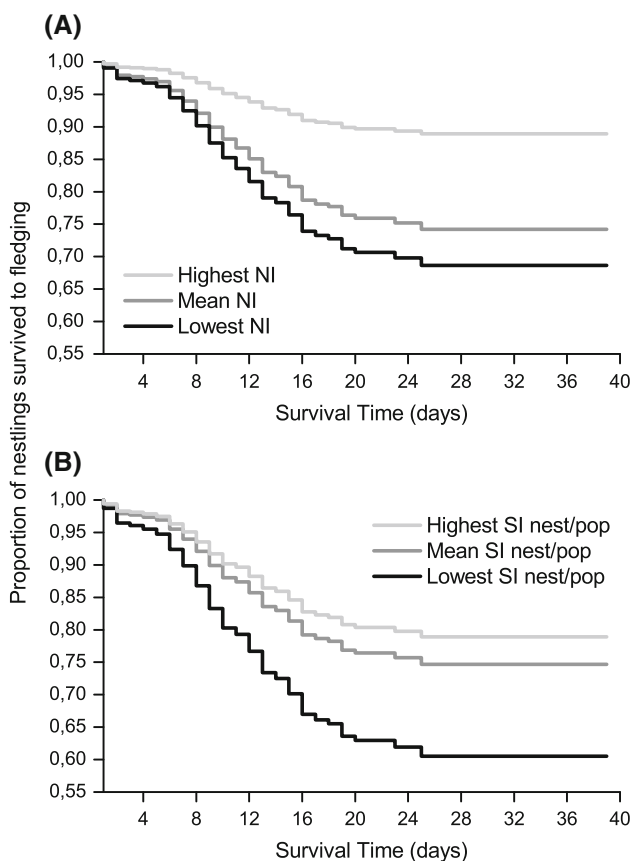
## Discussion

In the Gela Plain, nest clumping and reproductive synchrony enhanced the reproductive success of a large Lesser

**Table 2** Effects of neighbour index, nearest nest distance, breeder abundance and breeding SI on the survival time of nestlings of Lesser Kestrels breeding in the Gela Plain (Lognormal test,  $n = 913$ )

	$\chi^2$	$P$
Neighbour index	12.33	0.0004
Nearest nest distance	0.55	0.4572
Breeder abundance	1.60	0.2065
SI nest/pop	4.86	0.0274
SI nest/col	3.33	0.0682
SI col	0.83	0.3627

SI nest/pop proportion of fertile females in the population for each fertile day of the focal nest, SI nest/col proportion of fertile females in the colony for each fertile day of the focal nest, SI col proportion of colony fertile females for each day of the kestrel fertility period



**Fig. 4** Survival curves of Lesser Kestrel nestlings calculated with minimum, mean and maximum values of **a** NI and **b** breeding SI nest/pop, both recorded in the population of the Gela Plain (Sicily, Italy). The NI is a measure of nest aggregation that increases with the number of breeding neighbours and decreases with the distance between the focal nest and all conspecifics nesting on a colony side. SI nest/pop: proportion of fertile females in the population for each fertile day of the focal nest

Kestrel population nesting in its typical pseudo-steppe habitat. Breeding individuals surrounded by several conspecifics in close proximity and synchronised in their

reproduction, fledged more young than isolated and relatively asynchronous breeding pairs.

In Lesser Kestrels, colony size is strictly related to breeding experience. Dispersing individuals are often breeders at their first nesting attempt (Jovani et al. 2008; Serrano and Tella 2012). They are prevented from nesting in large colonies by philopatric pairs and then become founders of new small colonies (Serrano and Tella 2007; Calabuig et al. 2010b). Depending on the surrounding habitat, large and small colonies might offer different or similar bases for successful reproduction. In large colonies of one Spanish population occurring in good quality patches, adult kestrels benefited from higher reproductive output than yearlings in small colonies that insisted on habitats rendered suboptimal by a particularly high predation rate (Serrano and Tella 2007). On the contrary, in another population, philopatric individuals and founders nesting in large and small colonies, respectively, enjoyed a similar fitness, probably because of more homogeneous agricultural crops being present near to colony buildings (Calabuig et al. 2010b). The findings of the latter case study are consistent with our results, where a homogeneous land use cover across the Gela Plain (Sarà 2010) might have offered all colonies consistent foraging opportunities and resulted in a similar breeding performances irrespective of the colony size (Mascara and Sarà 2006).

In the Gela Plain, nest clumping and colony abundance did not contribute to higher reproductive success as single factors, but via their interactive effect. An opposite relationship between colony size and nest distance was found in one Spanish kestrel population where the increase of colony size beyond a certain threshold exerted a negative effect because of its repercussions on nest distance (Serrano et al. 2004). Larger colonies implied a shorter distance to the closest breeding neighbour and a consequent increase in agonistic interactions (Serrano and Tella 2007). As the colony became larger, we recorded the same decrease in the closest neighbour distance while the mean distance with the other breeding neighbours increased. This latter event might have compensated for the first effect, resulting in a non-significant single effect of nest distance on reproductive success.

In Spain, the main causes of kestrel nesting failure are predation (Serrano et al. 2004) and nestling starvation (Bonafant-Ucci and Aparicio 2008). Predation was particularly recorded in small colonies that were more accessible to predators (Serrano et al. 2004). In the Gela Plain, 88 % of colony structures are farmhouses with a similar status (i.e. abandoned buildings, partially in ruins with roof still present; Mascara and Sarà 2006; Sarà et al. 2012) which apparently eliminates predator access as a factor that differs between different-sized colonies. Because of their aerial and diurnal activity, Lesser Kestrels might find it

difficult to spot some terrestrial predators, such as Bank Rats (*Rattus rattus*; Serrano et al. 2004); however, the presence of aerial predators might be easier to identify, and the detection, deterrence and defence behaviours by each individual might improve the antipredator efficiency of the group (Brown et al. 1990; Westneat 1992; Arroyo et al. 2001; Campobello and Sealy 2011a, b). Previous findings at the Gela Plain showed that Lesser Kestrels group-mobbed potential aerial predators (Campobello et al. 2012), which is consistent with predation events by European Magpies (*Pica pica*), Jackdaws (*Corvus monedula*) and Common Ravens (*Corvus corax*) recorded during several observation sessions (Campobello et al. 2012, unpubl. data). Accordingly, a valid working hypothesis might test whether enhanced antipredator advantages contribute to the reduced nesting failure among densely clumped breeders found in this study.

The mechanisms underlying our results might also relate to improved foraging efficiency among pairs with many conspecifics breeding in close proximity. In another Spanish population, an important cause of mortality of kestrel nestlings was starvation, mostly recorded in large colonies more exposed to density-dependent food depletion (Bonal and Aparicio 2008). As mentioned above, a more homogeneous habitat composition in the Gela Plain (Sarà 2010; Triolo et al. 2011) might explain the nonsignificant effect of colony size on kestrel reproductive success. Instead, consistent hypotheses worth testing might include improved foraging opportunities and the exchange of information on the whereabouts of good hunting patches (Ward and Zahavi 1973; Campobello and Hare 2007).

In our study population, nest success was also positively correlated with reproductive synchrony. Synchrony at the colony and population level, however, played a different role in egg or nestling survival. Colony synchrony allowed a higher survival of eggs to hatching, while population synchrony increased the survival of nestlings until fledging. In other kestrel populations, age at first breeding has been found to affect synchrony, with yearlings nesting in small colonies being less synchronous and productive than adults (Serrano et al. 2004). A different age composition between differently sized colonies was not observed (M. Sarà unpubl. data), although a more specific study is warranted. Antipredator and/or foraging advantages facilitated by nest clustering would be rendered irrelevant if reproduction among those neighbouring breeding pairs did not overlap temporally. In fact, individuals that start breeding much earlier or later than their neighbours-to-be are effectively isolated breeders and as such, do not enjoy the possible benefits of dilution of predation risk (Varela et al. 2007), enhanced predator detection and deterrence (Wissel and Brandl 1988; Westneat 1992; Murphy and Schauer 1996) or temporal overlap between source peak demand and

habitat availability (Post and Forchhammer 2008; Campobello and Sealy 2009; Rodriguez et al. 2010; Møller et al. 2011).

Our results reveal how colonial factors, typically examined separately, act in concert to affect the fitness of Lesser Kestrels. The abundance of colonial breeders and nest aggregation interact to enhance fitness, although the mechanisms that underlie such benefits are still to be identified as antipredator and/or foraging advantages. Our results, however, revealed no effect of nest clumping on hatching success, which is consistent with the previously reported finding that egg hatchability is independent of colony size (Serrano et al. 2005b). Identifying the putative cause of nestling and egg mortality, including the type of predator, determining colonial age composition and comparing food availability and quality of kestrel diet relative to nestling status would all prove useful in disentangling the potential coloniality benefits provided by synchronous reproduction among tightly clustered breeding pairs.

**Acknowledgments** We thank Rosario Mascara, Stefano Triolo, Joëlle Tysseire and Laura Zanca for field assistance and Emilio Giudice and Rosario Mascara for field accommodation. An earlier version of the manuscript was greatly improved by suggestions of J. F. Hare and three anonymous reviewers. Language was revised by J. F. Hare and Proof-Reading-Service.com. Funding was provided by a Scientific Research Grant (ex-quota 60 %, year 2007, University of Palermo) to MS. This study complies with the current Italian laws regulating scientific research on animals.

## References

- Arroyo B, Mougeot F, Bretagnole V (2001) Colonial breeding and nest defence in Montagu's Harrier (*Circus pygargus*). *Behav Ecol Sociobiol* 50:109–115
- Bellia E, Campobello D, Sarà M (2011) Great Tit (*Parus major*) breeding in fire-prone oak woods: differential effects of post-fire condition reproductive stages. *Int J Wildland Fire* 20:605–611
- Bijleveld AI, Egas M, van Gils JA, Piersma T (2010) Beyond the information centre hypothesis: communal roosting for information on food, predators, travel companions and mates? *Oikos* 119:277–285
- Bonal R, Aparicio JM (2008) Evidence of prey depletion around Lesser Kestrel *Falco naumanni* colonies and its short term negative consequences. *J Avian Biol* 39:189–197
- Both C (2010) Food availability, mistiming and climate change. In: Møller AP, Fiedler W, Berthold P (eds) *Effects of climate change on birds*. Oxford University Press, Oxford, pp 129–147
- Brown CR, Brown MB (1987) Group-living in Cliff Swallows as an advantage in avoiding predators. *Behav Ecol Sociobiol* 21: 97–107
- Brown CR, Brown MB (2001) Avian coloniality: progress and problems. *Curr Ornithol* 16:1–82
- Brown CR, Stutchbury BJ, Walsh PD (1990) Choice of colony size in birds. *Trends Ecol Evol* 12:398–403
- Calabuig G, Ortego J, Aparicio JM, Cordero PJ (2010a) Intercolony movements and prospecting behaviour in the colonial lesser kestrel. *Anim Behav* 79:811–817



- Calabuig G, Ortego J, Cordero PJ, Aparicio JM (2010b) Colony foundation in the lesser kestrel: patterns and consequences of the occupation of empty habitat patches. *Anim Behav* 80:975–982
- Campobello D, Hare JF (2007) Information transfer determined by association of neighbours in European Bee-eater (*Merops apiaster*) colonies. *Ethol Ecol Evol* 19:237–243
- Campobello D, Sealy SG (2009) Avian brood parasitism in a Mediterranean region: hosts and habitat preferences of common cuckoos *Cuculus canorus*. *Bird Study* 56:389–400
- Campobello D, Sealy SG (2010) Enemy recognition of Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*): threats and reproductive value act independently in nest defence modulation. *Ethology* 116:498–508
- Campobello D, Sealy SG (2011a) Use of social over personal information enhances nest defense against avian brood parasitism. *Behav Ecol* 22:422–428
- Campobello D, Sealy S (2011b) Nest defence against avian brood parasites is promoted by egg-removal events in a cowbird-host system. *Anim Behav* 82:885–891
- Campobello D, Sarà M, Hare JF (2012) Under my wing: Lesser Kestrels and Jackdaws derive reciprocal benefits in mixed-species colonies. *Behav Ecol* 23:425–433. doi:10.1093/beheco/arr207
- Class AM, Haruka W, Lynn SE, Moore IT (2011) The timing of life-history stages across latitudes in *Zonotricha* sparrows. *Condor* 113:438–448
- Collar NJ, Crosby MJ, Stattersfield AJ (1994) Birds to watch 2: the world list of threatened birds. Cambridge. BirdLife International (BirdLife Conservation Series no. 4)
- Cox DR, Oakes D (1984) Analysis of survival data. Chapman and Hall, London
- Cramp S, Simmons KEL (1980) The birds of the Western Palaearctic, vol 2. Oxford University Press, Oxford
- Danchin E, Wagner RH (1997) The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends Ecol Evol* 12:342–347
- Dempster AP, Laird NM, Rubin DB (1977) Likelihood from incomplete data via the EM Algorithm. *J R Stat Soc B* 39:1–38
- Forero MG, Tella JL, Donazar JA, Hiraldo F (1996) Can interspecific competition and nest site availability explain the decrease of lesser kestrel *Falco naumanni* populations? *Biol Cons* 78:289–293
- Fox GA (2001) Failure-time analysis: studying times to events and rates at which events occur. In: Scheiner SM, Gurevitch J (eds) Design and analysis of ecological experiments. Oxford University Press, Oxford, pp 235–266
- Hare JF, Murie JO (2007) Ecology, kinship and ground squirrel society: insights from comparative analyses. In: Wolff JO, Sherman W (eds) Rodents societies: an ecological and evolutionary perspectives. University of Chicago Press, Chicago, pp 345–355
- Hernández-Matías A, Jover L, Ruiz X (2003) Predation on common tern eggs in relation to sub-colony size, nest aggregation and breeding synchrony. *Waterbirds* 26:280–289
- Hoogland JL, Sherman PW (1976) Advantages and disadvantages of Bank Swallow (*Riparia riparia*) coloniality. *Ecol Monogr* 46:33–58
- IUCN (2011) IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org). Accessed 19 April 2012
- Johnsen A, Lifjeld JT (2003) Ecological constraints on extra-pair paternity in the bluethroat. *Oecologia* 136:476–483
- Jovani R, Serrano D, Ursua E, Tella JL (2008) Truncated power laws reveal a link between low-level behavioral processes and grouping patterns in a colonial bird. *PLoS One* 3:e1992. doi:10.1371/journal.pone.0001992
- Kaplan E, Meier PL (1958) Nonparametric estimation from incomplete observations. *J Am Stat Assoc* 53:457–481
- Kempnaers B (1993) The use of a breeding synchrony index. *Ornis Scandinavica* 24:84
- LaBarbera K, Lambías PE, Cramer ERA, Schaming TD, Lovette IJ (2010) Synchrony does not explain extrapair paternity rate variation in northern or southern house wrens. *Behav Ecol* 21:773–780
- Mascara R, Sarà M (2006) Densità e biologia riproduttiva del Grillaio *Falco naumanni* nella piana di Gela (Sicilia). *Avocetta* 30:51–59
- Mascara R, Sarà M (2007) Censimento di specie d'uccelli steppico-cerealicole d'interesse comunitario nella Piana di Gela (*Sicilia sudorientale*) (*Aves*). *Nat Sicil* 4:27–39
- Mayfield HF (1975) Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bull* 87:456–466
- Møller AP, Saino N, Adamík P, Ambrosini R, Antonov A, Campobello D, Stokke BG, Fossøy E, Lehtikoinen E, Martin-Vivaldi M, Moksnes A, Moskat C, Røskaft E, Rubolini D, Schulze-Hagen K, Soler M, Shykoff JA (2011) Rapid change in host use of the common cuckoo *Cuculus canorus* linked to climate change. *Proc R Soc B* 278:733–738. doi:10.1098/rspb.2010.1592
- Mougeot F (2004) Breeding density, cuckoldry risk and copulation behaviour during the fertile period in raptors: a comparative analysis. *Anim Behav* 67:1067–1076
- Murphy EC, Schauer JH (1996) Synchrony in egg-laying and reproductive success of neighboring Common Murres, *Uria aalge*. *Behav Ecol Sociobiol* 39:245–258
- Negro JJ, Hiraldo F (1993) Nest-site selection and breeding success in the Lesser Kestrel *Falco naumanni*. *Bird Study* 40:115–119
- Negro JJ, Donazar JA, Hiraldo F (1992) Copulatory behaviour in a colony of lesser kestrels: sperm competition and mixed reproductive strategies. *Anim Behav* 43:921–930
- Nur N, Holmes AL, Geupel GR (2004) Use of survival time analysis to analyze nesting success in birds: an example using Loggerhead Shrikes. *Condor* 106:457–471
- Oro D (1996) The effects of trawler discard availability on the egg-laying and the breeding success of the Lesser Blackbacked Gull *Larus fuscus* in the western Mediterranean. *Mar Ecol Progr Ser* 132:43–46
- Ortego J, Aparicio JM, Calabuig G, Cordero PJ (2007) Increase of heterozygosity in a growing population of lesser kestrels. *Biol Lett* 3:585–588
- Post E, Forchhammer MC (2008) Climate change reduces reproductive success of an Arctic herbivore through trophic mismatch. *Philos Trans R Soc B* 363:2369–2375
- Rodriguez C, Tapia L, Kieny F, Bustamante J (2010) Temporal changes in Lesser Kestrel (*Falco naumanni*) diet during the breeding season in Southern Spain. *J Raptor Res* 44:120–128
- Rolland C, Danchin E, de Fraipont M (1998) The evolution of coloniality in birds in relation to food, habitat, predation, and life-history traits: a comparative analysis. *Am Nat* 151:514–529
- Sachs LL, Hughes CR, Nuechterlein LG, Buitron D (2007) Evolution of coloniality in birds: a test of the hypothesis with the Rednecked Grebe (*Podiceps grisegena*). *Auk* 124:628–642
- Sarà M (2010) Climate and land-use changes as determinants of Lesser Kestrel *Falco naumanni* abundance in Mediterranean cereal steppes (Sicily). *Ardeola* 57:3–22
- Sarà M, Campobello D, Zanca L (2012) Effects of nest and colony features on lesser kestrel (*Falco naumanni*) reproductive success. *Avian Biol Res* 5:209–217
- Serrano D, Tella JL (2007) The role of despotism and heritability in determining settlement patterns in the colonial lesser kestrel. *Am Nat* 169:E53–E67
- Serrano D, Tella JL (2012) Lifetime fitness correlates of natal dispersal distance in a colonial bird. *J Anim Ecol* 81:97–107
- Serrano D, Tella JL, Forero MG, Donazar JA (2001) Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel:



- individual experience vs. conspecific cues. *J Anim Ecol* 70:568–578
- Serrano D, Forero MG, Donazar JA, Tella JL (2004) Dispersal and social attraction affect colony selection and dynamics of Lesser Kestrels. *Ecology* 85:3438–3447
- Serrano D, Oro D, Ursua E, Tella JL (2005a) Colony size selection determines adult survival and dispersal preferences: allee effects in a colonial bird. *Am Nat* 166:22–31
- Serrano D, Tella JL, Ursúa E (2005b) Proximate causes and fitness consequences of hatching failure in Lesser Kestrels *Falco naumanni*. *J Avian Biol* 36:242–250
- Statsoft Inc. (2001) STATISTICA for windows. Statsoft Inc, Tulsa, OK
- Stokes DL, Boersma PD (2000) Nesting density and reproductive success in a colonial seabird, the Magellanic Penguin. *Ecology* 81:2878–2891
- Terhune JM, Brilliant SW (1996) Harbour seal vigilance decreases over time since haul out. *Anim Behav* 51:757–763
- Triolo S, Campobello D, Sarà M (2011) Diurnal habitat suitability for a Mediterranean steppeland bird, identified by Ecological Niche Factor Analysis. *Wildl Res* 38:152–162
- Underwood AJ (1997) Experiments in ecology. Their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Varela SAM, Danchin E, Wagner RH (2007) Does predation select for or against avian coloniality? A comparative analysis. *J Evol Biol* 20:1490–1503
- Wagner RH (1993) The pursuit of extra-pair copulations by female birds: a new hypothesis of colony formation. *J Theor Biol* 163:333–346
- Ward P, Zahavi A (1973) The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for food finding. *Ibis* 115:517–534
- Weatherhead P (1983) Two principal strategies in avian communal roosts. *Am Nat* 121:237–243
- Westneat DF (1992) Nesting synchrony by female Red-winged Blackbirds: effects on predation and breeding success. *Ecology* 73:2284–2294
- Wissel C, Brandl R (1988) A model for the adaptive significance of partial reproductive synchrony within social units. *Evol Ecol* 2:102–114
- Zar JH (1999) Biostatistical analysis. Upper Saddle River, New Jersey

## **Capitolo 2**

### **Obiettivo 2: Effetti del disturbo antropico, dell'isolamento spaziale e della dimensione della colonia sulla variabilità genetica del Grillaio**



**Appendice 2: Di Maggio R., Mengoni C., Mucci N., Campobello D., Randi E., Sarà M. 2014. Do not disturb the family: roles of colony size and human disturbance in the genetic structure of lesser kestrel. Journal of Zoology 295 (2), 108-115.**

## **Introduzione**

La comprensione dei meccanismi che influenzano la distribuzione degli animali gioca da sempre un ruolo fondamentale in ecologia, specialmente quando gli individui occupano ambienti disturbati e frammentati (Hanski, 1998). Da una prospettiva genetica, studi teorici hanno suggerito che alleli dannosi possono accumularsi più frequentemente in popolazioni piccole e isolate rispetto a quelle più grandi e non frammentate, aumentando la probabilità di *inbreeding* e di estinzione (Saccheri et al., 1998; Madsen et al., 1999).

La dispersione e la filopatria sono meccanismi fondamentali in grado di influenzare la struttura genetica delle popolazioni (Bank et al., 2002; Ando et al., 2011). La dispersione tra le popolazioni mantiene alti livelli di flusso genico e previene l'*inbreeding* mentre la filopatria conferisce familiarità con le aree di foraggiamento e con i conspecifici, evitando i costi di uno spostamento (Dieckmann et al., 1999). La propensione alla dispersione e alla filopatria può essere influenzata dall'isolamento e dalla frammentazione degli habitat. Questi ultimi, insieme con il numero e la dimensione delle popolazioni possono determinare costi genetici per le popolazioni, specialmente per le specie sociali (Temple et al., 2006).

Le specie coloniali mostrano generalmente un ampio range di dimensione della colonia, anche all'interno della stessa popolazione, determinati dalla disponibilità di cibo e di siti di nidificazione (Møller, 2002). Vivere in gruppo può innescare vantaggi in termini di fitness come la riduzione del tempo speso dal singolo individuo nella vigilanza (Campobello et al., 2012), o aumentare la probabilità di sopravvivenza (Di Maggio et al., 2013). Nonostante ciò, la vicinanza con i conspecifici impone dei costi come l'intensificazione della competizione per le risorse (Bonal & Aparicio, 2008; Calabuig et al., 2010) o la riduzione della diversità genetica aumentando il rischio di accoppiamenti tra consanguinei (Serrano et al., 2004).

I cambiamenti nell'uso del suolo e la frammentazione degli habitat rappresentano i determinanti fondamentali dell'attuale declino della biodiversità a causa della riduzione, distruzione e trasformazione degli habitat naturali (Bellia et al., 2011). La frammentazione dell'habitat aumenta la differenziazione genetica delle popolazioni e l'effetto negativo della deriva genetica riducendo la dispersione e aumentando la filopatria (Martinez-Cruz et al., 2004). Per le specie coloniali che vivono in ambiente pseudosteppico, l'intensificazione delle pratiche agricole (Sokos et al., 2013) può rappresentare un'altra causa della riduzione della diversità genetica. Ad esempio, la rana *Ascaphus montanus* modifica la dispersione in risposta al disturbo antropico (Spear & Storfer, 2010) ma nessuno ha ancora analizzato l'influenza dell'intensificazione agricola sulla diversità genetica.

Il Grillaio (si vedano Materiali & Metodi per una descrizione della specie) è un ottimo modello in cui analizzare gli effetti del disturbo antropico, della dimensione della colonia e dell'isolamento spaziale sulla parentela genetica tra pulcini perché le popolazioni sono costituite da molte colonie (Serrano et al., 2004; Sarà, 2010) ubicate in aree con un differente grado di disturbo antropico (Sarà et al., 2012).

Gli obiettivi di questo capitolo sono: 1) studiare la struttura genetica di due sub-popolazioni di Grillaio utilizzando la parentela tra pulcini e 2) valutare se la differenziazione genetica e la parentela siano determinate dall'isolamento spaziale. Infine, per spiegare i risultati ottenuti, ho verificato se il disturbo antropico, insieme con il numero e la vicinanza dei conspecifici, potesse avere un effetto nel determinare la parentela all'interno e tra le colonie. Per rispondere a queste domande, sono stati utilizzati i microsatelliti per descrivere la diversità genetica e la parentela (Manel et al., 2003).

## **Materiali & Metodi**

### **Quantificazione dei parametri coloniali**

Lo studio è stato condotto tra Aprile e Luglio 2011. Per questo studio, sono state scelte due colonie nell'area dei Sicani e otto colonie nella Piana di Gela (si vedano Materiali & Metodi per una descrizione delle aree di studio) che rappresentano, rispettivamente, il 10 e il 10.4% delle colonie totali conosciute (20 e 70, rispettivamente) nelle due aree.

Le colonie sono state visitate almeno tre volte durante la stagione riproduttiva. Ho utilizzato un protocollo standardizzato (Di Maggio et al., 2013; Appendice 1) per raccogliere i dati sulla biologia riproduttiva, sull'ecologia e sulla struttura delle colonie minimizzando il disturbo ai nidi. Ho classificato ciascuna colonia in termini di dimensione e disturbo antropico, mentre ciascun nido è stato caratterizzato in termini di isolamento spaziale. La dimensione della colonia, definita come il numero di coppie residenti e nidificanti all'interno delle colonie, è stabile negli anni di studio (i.e. 14 anni).

Il disturbo antropico è stato quantificato calcolando entro un raggio di 1 km da ciascuna colonia la percentuale di strade, tessuto urbano e aree ad agricoltura intensiva (si veda Appendice 2).

L'isolamento spaziale di ciascun nido è stato, invece, quantificato da due misure di distanze lineari calcolate a differenti scale: distanze intra – e inter-colonia e posizione geografica bidimensionale (2D) delle colonie. La prima misura lineare è la distanza tra un nido e tutti gli altri all'interno di una colonia o tra colonie diverse delle Piana di Gela e dei Sicani. Inoltre, il numero di coppie e la distanza all'interno della colonia sono stati combinati insieme nel Neighbour Index (NI; Campobello & Hare, 2007) per fornire un misura dell'interazione tra numero e prossimità dei conspecifici (si veda Appendice 1). Per calcolare le distanze lineari e geografiche, ho registrato le colonie con un GPS e riportato le posizioni sulle mappe di Google<sup>TM</sup> Earth.

## **Prelievi di sangue e analisi genetiche**

Per i prelievi di sangue sui pulcini di Grillaio sono state utilizzate delle cartine FTA<sup>TM</sup> Classic Cards (Whatman@BioScience), che consentono di ottenere circa 100  $\mu$ L di sangue. I campioni di sangue sono stati prelevati dalla vena brachiale dei pulcini.

Sono stati analizzati 70 pulcini: 12 appartenenti alla sub-popolazione dei Monti Sicani e 58 alla sub-popolazione di Gela. Il DNA genomico è stato estratto dai campioni e purificato con un kit ZR Genomic DNA II (Zymo Research).

I campioni sono stati genotipizzati utilizzando 12 marker microsatelliti specifici per il Grillaio: FND1\_2, FND1\_4, FND1\_5, FND1\_6, FND1\_7, FND1\_8, FND2\_1, FND2\_2, FND2\_3, FND2\_4, FND2\_5, e FND2\_6 (Ortego et al., 2008a). E' stato utilizzato il seguente protocollo di PCR: : un primo passaggio di denaturazione a 94°C per 3 min; 35 cicli a 94°C per 40 s, 55°C per 40 s, e 72°C per 40 s; e un ciclo finale a 60°C per 30 min.

Il software Genalex 6.1 (Peakall & Smouse, 2006) è stato usato per stimare la frequenza allelica per locus e per colonia, l'eterozigotità attesa e osservata, la deviazione dall'equilibrio di Hardy – Weinberg, il numero medio di alleli per locus e il numero di alleli privati per colonia. La struttura genetica delle colonie campionate è stata studiata utilizzando il programma Structure 2.0 (Pritchard et al., 2000), e i grafici ottenuti con Structure Harvester (Earl & vonHoldt, 2011).

## **Stima dei coefficienti di parentela**

I coefficienti di parentela ( $n = 2415$ ) stimati con Genalex rappresentano la parentela media a coppie tra pulcini appartenenti a differenti colonie (inter – colonia,  $n = 2170$ ), a nidi diversi di una stessa colonia (intra – colonia,  $n = 214$ ), e allo stesso nido (intra – nido,  $n = 31$ ). Ho testato la correlazione tra il logaritmo delle distanze lineari in metri e i coefficienti di parentela (Excoffier et al., 1992) effettuando un Mantel test (1967) con il software RStudio 0.98 (pacchetto ade4, Chessel et al., 2004). Un primo Mantel test ha valutato la correlazione

tra la parentela e le distanze lineari tra le colonie dei Sicani e della Piana di Gela. Successivamente, a causa dell'esiguo numero di campioni nella sub-popolazione dei Sicani, ho effettuato un secondo Mantel test considerando esclusivamente le colonie di Gela.

Ho inoltre studiato la correlazione tra la parentela degli individui in relazione alla posizione geografica delle colonie nella sub-popolazione di Gela (Double et al., 2005). Il software Genalex ha calcolato un coefficiente di correlazione basato sulle posizioni 2D delle colonie e il quadrato delle distanze genetiche. La matrice delle posizioni geografiche è stata calcolata dalle coordinate X e Y di ciascuna colonia. Tutti gli individui appartenenti a una colonia possedevano le stesse coordinate.

Infine, ho testato se la parentela intra – colonia fosse influenzata dalla dimensione della colonia, dal NI e disturbo antropico con un modello lineare generalizzato e misto (GLMM) (McCullagh & Searle, 2000). Per evitare fenomeni di pseudoreplicazione, l'identità della colonia è stata inclusa come fattore random (Millar & Anderson, 2004). Le analisi statistiche sono state effettuate con Statistica 8.0 (Statsoft).

## **Risultati**

Sono stati caratterizzati geneticamente 70 pulcini di Grillaio per un totale di 12 microsatelliti. Ciascun locus genico analizzato è risultato polimorfico con 63 alleli per la sub-popolazione dei Sicani e 110 per quella della Piana di Gela. Il numero medio di alleli per locus è stato di 7.5 e andava da 5.2 (Sicani) a 9.1 (Piana di Gela). Il valore medio di eterozigosità è stato di  $0.597 \pm 0.05$  (Media  $\pm$  ES) e andava da 0.56 (Sicani) a 0.63 (Piana di Gela) e non differiva tra le due sub-popolazioni (ANOVA,  $F_{1,22} = 0.53$ ,  $P = 0.47$ ). Sono stati ritrovati 53 alleli privati per la Piana di Gela e solo cinque per la sub-popolazione dei Sicani. Questa differenza è probabilmente dovuta al differente numero di campioni tra le due aree. Il test di Hardy –

Weinberg ha rilevato una deviazione significativa dall'equilibrio per un locus per i Sicani e di cinque loci per la Piana di Gela.

L'  $F_{st}$  medio è risultato molto basso (AMOVA,  $F_{st} = 0.025$ ,  $p = 0.03$ ), suggerendo solo una trascurabile, sebbene significativa, differenza tra le sub-popolazioni. Come ci si attendeva, la parentela tra pulcini appartenenti allo stesso nido (media  $\pm$  ES,  $0.438 \pm 0.047$ ;  $n = 31$ ) è risultata maggiore (unequal  $n$  Tukey HSD test,  $p < 0.001$ ) sia di quella inter – colonia (media  $\pm$  ES,  $-0.033 \pm 0.005$ ;  $n = 2170$ ) che di quella intra – colonia (media  $\pm$  ES,  $-0.001 \pm 0.005$ ;  $n = 214$ ), mentre le parentele intra e inter – colonia non mostrano differenze significative (unequal  $n$  Tukey HSD test,  $p = 0.383$ ).

Il risultato del Mantel test non ha evidenziato differenze significative nella parentela in relazione alle distanze lineari tra le 10 colonie della Piana di Gela e dei Sicani ( $r = 0.006$ ,  $p = 0.401$ ;  $n = 45$ , basato su 9999 permutazioni).

L'analisi dettagliata della sub-popolazione della Piana di Gela ha confermato la mancanza di differenze tra la parentela intra e inter – colonia (Fig. 1, Appendice 2). Inoltre, un secondo Mantel test ha evidenziato una mancanza di correlazione tra le distanze lineari tra le colonie e la parentela inter - colonia ( $r = -0.023$ ,  $p = 0.522$ ;  $n = 28$ , basato su 9999 permutazioni).



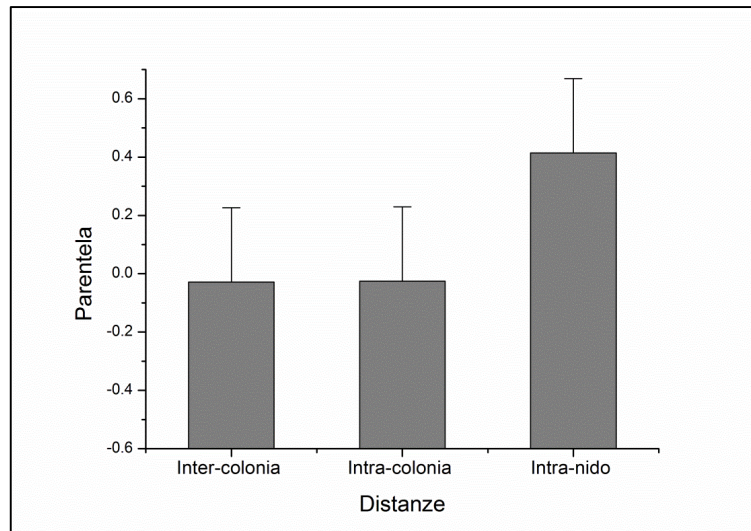


Fig. 1. Differente scala spaziale di parentela tra pulcini nella sub-popolazione della Piana di Gela. Nel dettaglio: parentela inter-colonia ( $-0.029 \pm 0.005$ , media  $\pm$  ES), parentela intra-colonia ( $-0.026 \pm 0.015$ ) e parentela all'interno del singolo nido ( $0.414 \pm 0.041$ ).

Contrariamente alle distanze lineari, l'analisi spaziale bidimensionale (2D; Fig.2, Appendice 2) ha evidenziato la presenza di un cluster di colonie formante un hotspot (*sensu* Peakall & Smouse, 2006) di individui geneticamente correlati.

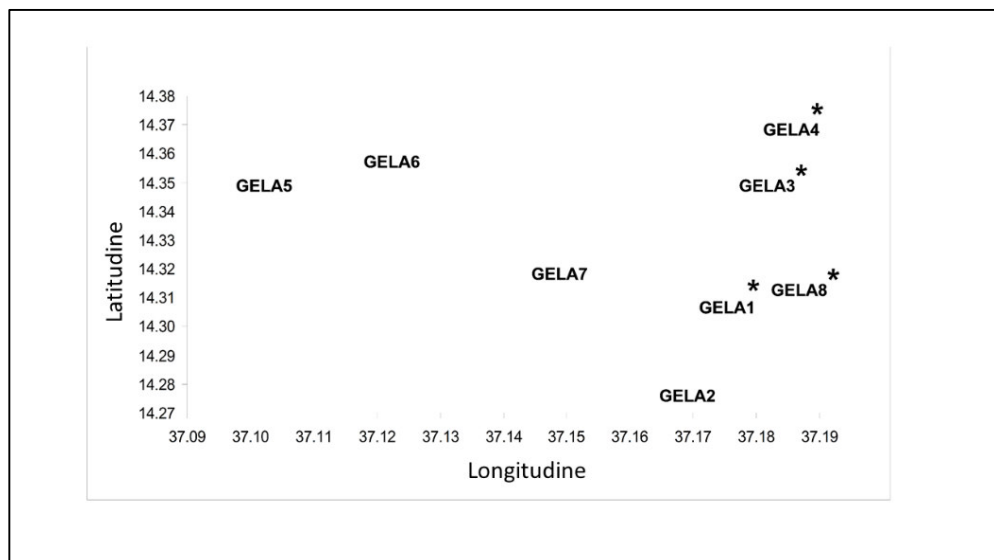


Fig. 2. Risultati dell'analisi spaziale 2D che mostrano l'autocorrelazione genetica dei campioni appartenenti alla sub-popolazione della Piana di Gela (2D LSA,  $P < 0.05$ ). Gli asterischi indicano la presenza di un cluster di autocorrelazione positiva tra le colonie.

I risultati del GLMM hanno evidenziato un effetto negativo sia della dimensione della colonia che del disturbo antropico (Tabella 1, Fig. 3, Appendice 2) nel determinare la parentela tra pulcini all'interno di una colonia, mentre sia la distanza intra-colonia che il NI non sono risultati significativi (Tabella 1, Appendice 2).

*Tabella 1. Risultati del GLMM che mostrano la relazione tra la parentela dei pulcini nella subpopolazione della Piana di Gela e 1) dimensione della colonia, 2) distanza intra-colonia, 3) Neighbour Index e disturbo antropico (N= 180). In grassetto i valori significativi. Per evitare la pseudoreplicazione, l'identità della colonia è stata inserita come fattore random.*

	<i>F</i>	<i>P</i>
<b>Parentela Intra-colonia</b>		
Intercetta	1.314	0.253
Dimensione della colonia	7.138	<b>0.008</b>
Distanza lineare	0.168	0.682
Neighbour index	0.908	0.342
Disturbo antropico	14.584	<b>&lt;0.001</b>

Le 4 colonie raggruppate dall'analisi 2D presentano inoltre un indice di disturbo antropico minore rispetto alle altre 4 colonie (2011,  $t = 744.95$ ;  $p < 0.01$ ;  $n = 8$ ). Questo risultato non dipende dalla dimensione della colonia dal momento che le colonie appartenenti o meno al cluster sono costituite da un numero simile di coppie sia nell'anno di studio (2011,  $t = 0.986$ ,  $p = 0.362$ ;  $n = 8$ ) che nel precedente (2010,  $t = 0.556$ ,  $p = 0.598$ ;  $n = 8$ ). Ulteriori dettagli sono disponibili in Appendice 2.

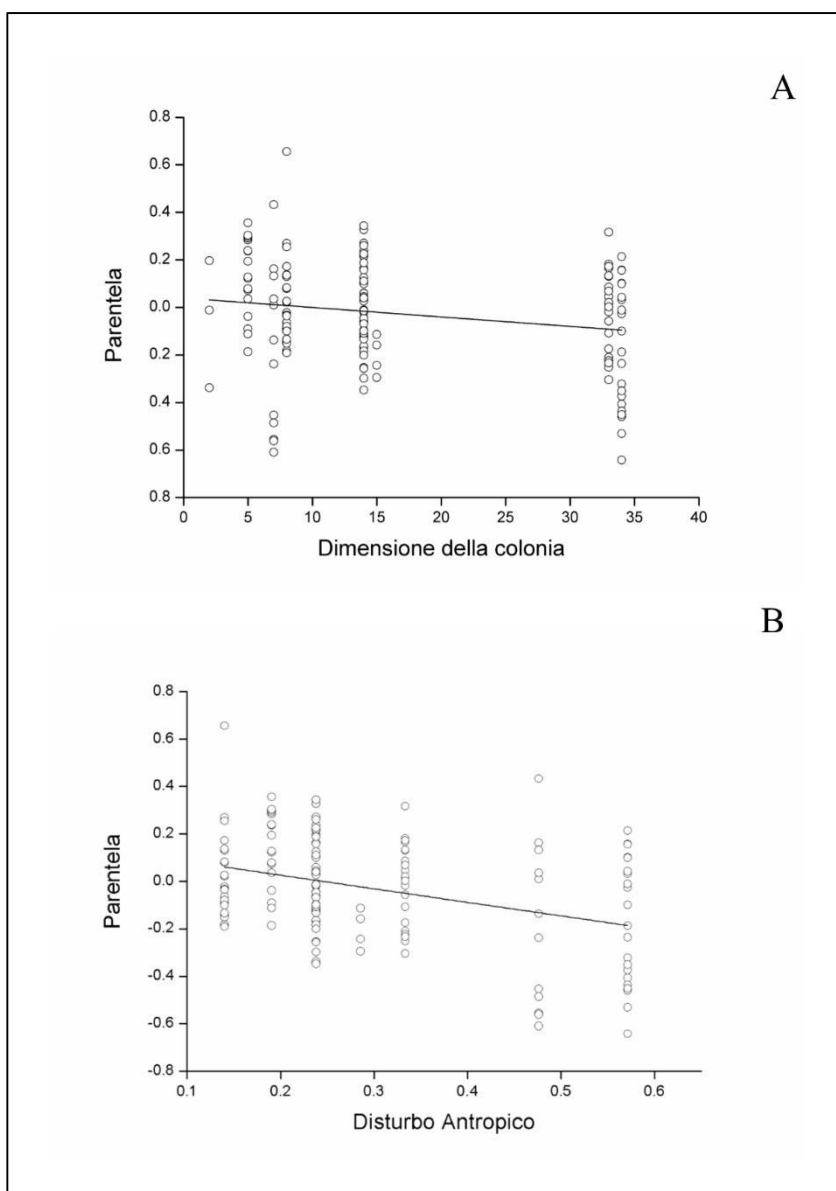


Fig. 3. Relazione tra la dimensione della colonia (A;  $r^2 = 0.038$ ,  $P = 0.008$ ), disturbo antropico (B;  $r^2 = 0.132$ ,  $P < 0.001$ ) e la parentela tra pulcini appartenenti alla sub-popolazione della Piana di Gela.

## Discussione

L'analisi dei microsatelliti ha rivelato una elevata parentela tra pulcini appartenenti allo stesso nido piuttosto che tra nidi differenti. Questo risultato conferma, come già evidenziato in Spagna, anche per l'Italia la bassa incidenza di accoppiamenti al di fuori della coppia e che quindi la monogamia effettiva è il sistema di accoppiamento realmente adottato da questa specie (Alcaide et al., 2005). L'analisi genetica ha mostrato inoltre solo una leggera

differenziazione tra le due sub-popolazioni studiate e nessuna dipendenza dalla distanza lineare tra colonie. I miei risultati sono in accordo con quelli riportati da Alcaide et al., (2009b) che mostra una bassa differenziazione genetica tra 4 distinte popolazioni di Grillaio spagnole. E' probabile infatti che pochi eventi di dispersione a lungo raggio siano sufficienti per collegare geneticamente aree distanti e rendere omogenee le frequenze alleliche. Similmente, i miei risultati possono essere spiegati dal fatto che le due aree di studio sono distanti circa 110 km, un valore molto al di sotto della distanza massima di dispersione giovanile fin qui registrata (136 km; Serrano et al., 2003).

Nelle colonie di Gela, le parentele intra e inter - colonia non differiscono statisticamente. I Grillai adulti sono generalmente filopatrici al loro sito riproduttivo, mentre i giovani tendono a disperdersi a breve distanza dalla loro colonia di nascita (Serrano et al., 2003), con un range di dispersione equivalente alla distanza media tra le 77 colonie della Piana di Gela (7 km). Questo network di colonie potrebbe favorire lo scambio di individui tra le colonie e rendere omogenee le parentele e spiegare i risultati ottenuti.

L'analisi di isolamento spaziale della sub-popolazione di Gela rivela la presenza di 4 colonie con una elevata omogeneità genetica. Dixon et al., (2007) hanno descritto un modello a isola per una popolazione di Orsi (*Ursus americanus floridanus*) che formavano cluster genetici discreti. In accordo, i miei risultati indicano che il Grillaio potrebbe seguire un pattern simile piuttosto che *l'isolation – by – distance* descritto da Ortego et al., (2008a, b) e da Alcaide et al., (2009a).

Nella Piana di Gela, la parentela all'interno delle colonie è negativamente influenzata dalla dimensione della colonia, con gli individui nati in colonie grandi meno imparentati rispetto a quelli nati in colonie di piccole dimensioni. Nelle colonie piccole potrebbe arrivare un ridotto numero di immigranti e questo, conseguentemente, potrebbe spiegare, insieme con il comportamento filopatrigo dei Grillai, la minore parentela nelle grandi colonie.

Inoltre, il disturbo antropico dovuto all'intensificazione delle pratiche è in grado di spiegare il cluster di individui geneticamente simili precedentemente descritto. Le 4 colonie formanti il cluster avevano il più basso livello di disturbo antropico nell'anno dello studio. Nella Piana di Gela, queste colonie si trovano ai confini dell'area, rispetto alle altre 4 che invece occupano la regione centrale (Sarà et al., 2012). E' coerente con i risultati che un aumento del disturbo dovuto alle pratiche agricole intensive vada a distruggere il comportamento filopatrino precedentemente riportato per la specie (Ortego et al., 2008a) allontanando gli individui dal loro sito di nascita e abbassando di conseguenza il livello di parentela.

In conclusione, i risultati mostrano una ridotta differenziazione genetica su grande scala geografica tra popolazioni di Grillaio nidificante in ambiente mediterraneo. A scala più piccola, individui maggiormente imparentati nidificano in piccole colonie e formano cluster nelle aree meno disturbate della Piana di Gela. Questo risultato induce a ipotizzare la presenza su effetti a lungo termine sulla variabilità genetica di popolazione e come questi possano apportare delle ripercussioni su sopravvivenza e dinamiche.

## Bibliografia

- Alcaide, M., Negro, J.J., Serrano, D., Tella, J.L. & Rodriguez, C. (2005) Extra-pair paternity in the lesser kestrel *Falco naumanni*: a re-evaluation using microsatellite markers. *Ibis* 147, 608–611.
- Alcaide, M., Serrano, D., Negro, J. J., Tella, J. L., Laaksonen, T., Muller, C., Gal, A. & Korpimaki, E. (2009a) Population fragmentation leads to isolation by distance but not genetic impoverishment in the philopatric lesser kestrel: a comparison with the widespread and sympatric Eurasian kestrel. *Heredity* 102, 190–198.
- Alcaide, M., Serrano, D., Tella, J.L. & Negro, J.J. (2009b) Strong philopatry derived from capture-recapture records does not lead to fine-scale genetic differentiation in lesser kestrels. *Journal of Animal Ecology* 78, 468-475.
- Ando, H., Kaneko, S., Suzuki, H., Horikoshi, K., Chiba, H. & Isagi, Y. (2011) Lack of genetic differentiation among subpopulations of the black-footed albatross on the Bonin Islands *Journal of Zoology* 283, 28-36.
- Banks, S., Skerratt, L. & Taylor, A. (2002) Female dispersal and relatedness structure in common wombats (*Vombatus ursinus*). *Journal of Zoology* 256, 389–399.
- Bellia, E., Campobello, D. & Sarà, M. (2011) Great tit (*Parus major*) breeding in fire-prone oak woods: differential effects of post-fire conditions on reproductive stages. *Journal of Wildlife Fire* 20, 605-611.
- Bonal, R. & Aparicio, J.M. (2008) Evidence of prey depletion around lesser kestrel *Falco naumanni* colonies and its short term negative consequences. *Journal of Avian Biology* 39,189–197.

- Calabuig, G., Ortego, J., Cordero, P.J. & Aparicio, J.M. (2010) Colony foundation in the lesser kestrel: patterns and consequences of the occupation of empty habitat patches. *Animal Behaviour* 80, 975–982.
- Campobello, D. & Hare, J.F. (2007) Information transfer determined by association of neighbours in European bee-eater (*Merops apiaster*) colonies. *Ethology Ecology Evolution* 19, 237–243.
- Campobello, D., Sarà, M. & Hare, J.F. (2012) Under my wing: lesser kestrels and jackdaws derive reciprocal benefits in mixed species colonies. *Behavioural Ecology* 23, 425–433.
- Chessel, D., Dufour, A.B. & Thioulouse, J. (2004) The ade4 package-I- One-table methods. *R News* 4, 5-10.
- Dieckmann, U., O’Hara, B., & Weisser, W. (1999) The evolutionary ecology of dispersal. *Trends Ecology and Evolution* 14, 88–90.
- Di Maggio, R., Compobello, D. & Sarà, M. (2013) Nest aggregation and reproductive synchrony promote lesser kestrel *Falco naumanni* seasonal fitness. *Journal of Ornithology* 154, 901–910.
- Dixon, J.D., Oli, M.K., Wooten, M.C., Eason, T.H., Mccown, J.W. & Cunningham, M.W. (2007) Genetic consequences of habitat fragmentation and loss: the case of the Florida black bear (*Ursus americanus floridanus*). *Conservation Genetics* 8, 455–464.
- Double, M.C., Peakall, R., Beck, N.R., Cockburn, A. (2005) Dispersal, philopatry and infidelity: dissecting local genetic structure in superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*). *Evolution* 59(3), 625–635.
- Earl, D. & von Holdt, B. (2011) Structure harvester: a website and program for visualizing structure output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* 4(2), 1-3.

- Excoffier, L., Smouse, P. E., & Quattro, J. M. (1992) Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131(2), 479-91.
- Hanski, I. (1998) Metapopulation dynamics. *Nature* 396, 41–49.
- Madsen, T., Shine, R., Olsson, M. & Wittzell, H. (1999) Conservation biology: restoration of an inbred adder population. *Nature* 402, 34–35.
- Manel, S., Schwartz, M.K., Luikart, G., Taberlet, P. (2003) Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends Ecology and Evolution* 18, 189 – 197.
- Mantel, N. (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27, 209–220.
- Martínez-Cruz, B., Godoy, J.A. & Negro, J.J. (2004) Population genetics after fragmentation: the case of the Spanish imperial eagle *Aquila adalberti*. *Molecular Ecology* 13, 2243–2255.
- McCullagh, P. & Searle, S.R. (2000) *Generalized Linear and Mixed Models*. New York: Wiley-Interscience.
- Millar, R. & Anderson, M. J. (2004) Remedies for pseudoreplication. *Fishery Research* 70, 397-407.
- Moller, A. P. (2002) Parent-offspring resemblance in degree of sociality in a passerine bird. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 51, 276–281.
- Ortego, J., Calabuig, G., Aparicio, J.M. & Cordero, P.J. (2008a) Genetic consequences of natal dispersal in the colonial lesser kestrel. *Molecular Ecology* 17, 2051–2059.
- Ortego, J., Aparicio, J.M., Cordero, P.J. & Calabuig, G. (2008b) Individual genetic diversity correlates with the size and spatial isolation of natal colonies in a bird metapopulation. *Proceedings of Royal Society London B*. 275, 2039–2047.



- Peakall, R. & Smouse, P.E. (2006) GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6, 288-295.
- Pritchard, J.K., Stephens, M. & Donnelly, P. (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155, 945–959.
- R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- RStudio (2012) RStudio: Integrated development environment for R (Version 0.96.122) Boston: MA.
- Saccheri, I., Kuussaari, M., Kankare, M., Vikman, P., Fortelius, W. & Hanski, I. (1998) Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 392, 491–494.
- Sarà, M. (2010) Climate and land-use changes as determinants of lesser kestrel *Falco naumanni* abundance in Mediterranean cereal steppes (Sicily). *Ardeola* 57, 3–22.
- Sarà, M., Campobello, D. & Zanca, L. (2012) Effects of nest and colony features on lesser kestrel (*Falco naumanni*) reproductive success. *Avian Biology Research* 5, 209–217.
- Serrano, D., Tella, J.L., Donázar, J.A. & Pomarol, M. (2003) Social and individual features affecting natal dispersal in the colonial lesser kestrel. *Ecology* 84, 3044–3054.
- Serrano, D., Forero, M.G., Donazar, J.A. & Tella, J.L. (2004) Dispersal and social attraction affect colony selection and dynamics of lesser kestrels. *Ecology* 85, 3438-3447.
- Sokos, C.K., Mamolos, A.P., Kalburtji, K.L. & Birtsas, P.K. (2013) Farming and wildlife in Mediterranean agroecosystems. *Journal for Nature Conservation* 21, 81– 92.
- Spear, S.F. & Storfer, A. (2010) Anthropogenic and natural disturbance lead to differing patterns of gene flow in the Rocky Mountain tailed frog, *Ascaphus montanus*. *Biological Conservation* 143, 778–786.
- Statsoft Inc. (2001) STATISTICA for Windows. Tulsa: Statsoft Inc.

Temple, H.J., Hoffman, J.I. & Amos, W. (2006) Dispersal, philopatry and intergroup relatedness: fine-scale genetic structure in the whitebreasted thrasher, *Ramphocinclus brachyurus*. *Molecular Ecology* 15, 3449–3458.

# Do not disturb the family: roles of colony size and human disturbance in the genetic structure of lesser kestrel

R. Di Maggio<sup>1</sup>, C. Mengoni<sup>2</sup>, N. Mucci<sup>2</sup>, D. Campobello<sup>1</sup>, E. Randi<sup>2,3</sup> & M. Sarà<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Department of Biological, Chemical and Pharmaceutical Sciences and Technologies, University of Palermo, Palermo, Italy

<sup>2</sup> Laboratorio di Genetica, Istituto per la Protezione e la Ricerca Ambientale (ISPRA), Bologna, Italy

<sup>3</sup> Department 18/Section of Environmental Engineering, Aalborg University, Aalborg, Denmark

## Keywords

lesser kestrel; genetic structure; colony size; human disturbance; microsatellites.

## Correspondence

Rosanna Di Maggio, Department of Biological, Chemical and Pharmaceutical Sciences and Technologies, University of Palermo, Via Archirafi 18, Palermo 90123, Italy. Tel: +39 3290842994  
Email: rosannadimaggio@gmail.com; rosanna.dimaggio01@unipa.it

Editor: Jean-Nicolas Volf

Received 8 April 2014; revised 25 July 2014; accepted 10 October 2014

doi:10.1111/jzo.12191

## Abstract

Dispersal and philopatry are fundamental processes influencing the genetic structure and persistence of populations, and might be affected by isolation and habitat perturbation. Habitat degradation induced by human activities could have detrimental consequences on the genetic structure of populations. Therefore, it is crucial to understand the role of human impact in promoting or disrupting the genetic structure. Here, we conducted a genetic analysis using 12 polymorphic microsatellite markers of 70 lesser kestrels *Falco naumanni* from 10 breeding colonies of two subpopulations in Sicily (southern Italy). Genetic differentiation between the two subpopulations was negligible, and linear distances played no role in the level of genetic relatedness recorded in the two sites. Linear distances between nests also resulted in no effects on the relatedness recorded within and between colonies in the largest subpopulation. Clusters of more-versus less-related individuals resulted when the two-dimensional positions of colonies (i.e., latitude and longitude) were tested as predictors of genetic proximity instead of linear distances. Specifically, analyses of colony features showed colony size and human disturbance as factors negatively affecting the relatedness among chicks from different nests. Regardless of colony size, less-related individuals were born in colonies located in the core of the agricultural plain, where we quantified a higher level of human disturbance. In contrast, more related individuals were in colonies located in the marginal, less disturbed, agricultural area. Given the high philopatry of this species, our results are consistent with disruption of colony fidelity related to intensification of agricultural practices. We discuss the possible implications of long-term effects of genetic variability in small and disturbed colonies on fitness and population viability.

## Introduction

Understanding the mechanisms that influence animal distribution plays a fundamental role in ecology, especially when individuals occupy fragmented and disturbed environments (Hanski, 1998). From a genetic perspective, theoretical studies have suggested that deleterious alleles might accumulate more frequently in small and isolated populations than in larger and non-fragmented ones, increasing inbreeding and extinction probabilities (Saccheri *et al.*, 1998; Madsen *et al.*, 1999).

Dispersal and philopatry are fundamental processes influencing the genetic structure of populations (Banks, Skerratt & Taylor, 2002; Ando *et al.*, 2011). Dispersal among populations maintains a higher level of gene flow and prevents inbreeding, whereas philopatry provides familiarity with foraging areas and conspecifics, avoiding travelling costs (Dieckmann, O'Hara & Weisser, 1999). Dispersal and philopatric predisposition might be affected by isolation and

habitat fragmentation. These two occurrences, together with the number and size of populations may, in turn, result in severe genetic costs of populations, especially in social species (Frankham, Ballou & Briscoe, 2002; Temple, Hoffman & Amos, 2006).

Colonial species typically show a wide range of colony sizes, even within a single population, generally determined by food or nest-site availability (Moller, 2002). Living in groups could trigger fitness advantages such as reducing individual investment in vigilance (Campobello, Sarà & Hare, 2012), or enhancing survival probability (Di Maggio, Campobello & Sarà, 2013). Nevertheless, proximity with conspecific may impose fitness costs via the intensification of competition for resources (Bonafant & Aparicio, 2008; Calabuig *et al.*, 2010) or depression of genetic diversity by increasing opportunities to mate with kin (Serrano *et al.*, 2004).

Land-use change and fragmentation represent major drivers of the current decline in biodiversity because of the

destruction, reduction and transformation of natural habitats (Bellia, Campobello & Sarà, 2011). A multi-scale level of investigation has been recommended to understand the role of human impact in promoting or disrupting the natural dynamics of dispersal or philopatry of species (Simmons, 1996). Habitat fragmentation enhances genetic differentiation of populations and increases the negative effects of genetic drift (Martinez-Cruz, Godoy & Negro, 2004) by reducing dispersal or increasing philopatry. For colonial species living in steppe-like habitats, intensification of farming practices (Sokos *et al.*, 2013) can be another potential driver of the reduction of genetic diversity of populations as a result of land-use change. *Ascapus montanus* frogs modify their dispersal pattern in response to human disturbance (Spear & Storfer, 2010), but nobody, to our knowledge, has analysed the influence of land-use intensification on genetic relatedness.

Lesser kestrel *Falco naumanni* is an excellent model species in which to investigate the effects of anthropogenic disturbance, colony size and spatial isolation on relatedness because populations are composed of several colonies (Serrano *et al.*, 2004; Sarà, 2010) that persist in areas with different degrees of disturbance (Sarà, Campobello & Zanca, 2012). Yet, colony size is known to affect the reproductive success of lesser kestrels differently (Serrano *et al.*, 2004; Calabuig *et al.*, 2008), and to enhance nestling survival via an interactive effect between breeder abundance and nest distance (Di Maggio *et al.*, 2013). Although genetic consequences of dispersal, size and spatial isolation of colonies of this species have been studied in the Iberian Peninsula (Ortego *et al.*, 2008a,b), they are still completely unexplored in the remaining part of the breeding range.

The aims of this study were to: (1) investigate the genetic structure of two lesser kestrel subpopulations using nestling relatedness; (2) evaluate whether a spatial pattern of genetic differentiation might be described; (3) estimate the relationship between nestling relatedness and spatial isolation. Finally, to explain the obtained results, we verified whether human disturbance, together with breeder abundance and proximity, might have affected patterns of inter- and intra-colony relatedness. Specifically, intensive agriculture in proximity of colonies could influence nest success at various levels (i.e., nest abandonment, eggs/chicks survival); therefore, altering the tendency of adults to return to the same site after a nest success (Serrano *et al.*, 2004). We hypothesized a negative effect of disturbance on nestling relatedness as a result of the disruption of philopatry previously reported in this species. To address our questions, we used microsatellite markers to describe individual genetic diversity and relatedness (Manel *et al.*, 2003).

## Materials and methods

### Study species

The lesser kestrel is a small raptor that lives in open and dry cereal steppes of the Western Palaearctic and breeds in colonies of two to 60 pairs (Cstry *et al.*, 2009). It is a secondary-cavity nester, which finds its nests in cliff holes, wall crevices

and under roof tiles of rural buildings (Sarà *et al.*, 2012). After a sharp decline in the 1950s (Birdlife International, 2004), the lesser kestrel recently has had its conservation status improved to 'least concern' because of conservation actions (Iñigo & Barov, 2011). Lesser kestrels in Sicily (southern Italy) are concentrated in two main subpopulations: one in the Sicani area and the other, the largest in Sicily and one of the most important in Italy, in the Gela Plain (Sarà, 2010; Sarà *et al.*, 2014).

### Study area

The Sicani area (37° 44' N, 13° 19' E) is located on the north-western part of Sicily, with an altitude of  $626.2 \pm 34.93$  m [mean  $\pm$  standard error (SE)] because of the presence of the Sicani Mountains. Most of the area is composed of Mediterranean xeric grasslands and wheat croplands, but large parts of this habitat are now being replaced by intensive cultivations (EEA, 2000). The Gela Plain in the south-eastern portion of Sicily (474 km<sup>2</sup>, 37° 07' N, 14° 19' E) is  $160.3 \pm 14.27$  m above sea level, and is a mosaic of pseudo-steppes dominated by artichoke (*Cynara* spp.) fields, wheat and leguminous cultivation (Triolo, Campobello & Sarà, 2011). Across the both sample areas, several farmhouses and rural buildings host numerous lesser kestrel nests inside wall crevices and under roof tiles (Di Maggio *et al.*, 2013).

### Quantification of colony parameters

Investigations were conducted between April and July 2011. For this study, we chose two colonies in the Sicani area and eight colonies in the Gela Plain that represent, respectively, 10 and 10.4% of total known colonies (20 and 77, respectively) of these two areas. The number of studied colonies mirrored the different colony abundance and species occupancy within each study area (Sarà, 2010), and therefore, the subsamples were representative of the lesser kestrel subpopulations. We visited each colony at least three times during the breeding season. We used a standardized protocol (Di Maggio *et al.*, 2013) to collect data on reproductive biology and ecology and colony structure by minimizing disturbance at the reproductive sites. We classified each colony in terms of size and human disturbance, whereas each nest was characterized by a measure of spatial isolation. Colony size, defined as the number of resident pairs nesting within colonies, proved to be stable across the long-term study period (i.e., 14 years, Supporting Information, Table S1). We quantified human disturbance in each colony as the percentage of roads, urban networks and intensive cultivated areas within a 1-km radius. We selected the following Corine Land Cover (EEA, 2000) related to agricultural intensification and here indicated as numbers in brackets according to a 3-level hierarchical classification system: urban fabric (1.1), road networks (1.2.2), permanent crops (2.2) and heterogeneous agricultural areas (2.4) using ArcGIS 9.0 (ESRI, 2004). Spatial isolation of each nest was quantified by two linear distance measurements determined at different scales: intra- and inter-colony distances and by the two-dimensional (2-D) geographic position of colonies.

The first linear measure was the distance between one nest and all the others within the colony, while the inter-colony distance was the linear measure between one colony and all the others in both the Gela Plain and Sicani. Furthermore, pair abundance and intra-colony distance were combined together in a neighbour index (NI; Campobello & Hare, 2007) to provide an interactive measure between number and proximity of conspecifics (i. e. the higher the index, the more and closer the pairs in proximity of the focal nest). To compute linear and geographic distances among colonies, we recorded coordinates of colonies with a Garmin (eTrex, Olathe, KS, USA) global positioning system device and then reported their positions on Google™ Earth maps (version 7.1, Google Inc., Mountain View, CA, USA).

### Blood sample collection and genetic analyses

To collect sufficient blood without causing stress to the nestlings, we used FTA™ Classic Cards (Whatman® BioScience, FTA™ Blood Collection Kit, Buckinghamshire, UK). They are made of a chemically treated paper with a circle designed to hold approximately 100 µL of blood, providing an effective matrix to preserve blood for DNA analysis. The FTA paper allowed us to store blood samples at room temperature without any special precaution or contamination. Blood samples (≈0.1 mL), obtained by puncture of the brachial vein of nestlings, were placed on the FTA cards and then stored in plastic bags until analysis.

We genotyped 70 lesser kestrel nestlings: 12 nestlings belonging to the Sicani subpopulation and 58 to the Gela Plain subpopulation. We used a ZR Genomic DNA II Kit (Zymo Research, Irvine, CA, USA) to extract and purify genomic DNA from the blood samples. The DNA samples were genotyped across 12 polymorphic microsatellite markers designed for *F. naumanni* species: FND1\_2, FND1\_4, FND1\_5, FND1\_6, FND1\_7, FND1\_8, FND2\_1, FND2\_2, FND2\_3, FND2\_4, FND2\_5, and FND2\_6 (Padilla *et al.*, 2009; Ortego *et al.*, 2008a). We used GIMLET 1.33 (Valiere, 2002) to perform two independent polymerase chain reaction (PCR) replicates to check the absence of allelic dropout or false alleles. We used the following PCR protocol: an initial denaturing step at 94°C for 3 min; 35 cycles at 94°C for 40 s, 55°C for 40 s, and 72°C for 40 s; and a final step at 60°C for 30 min. The PCR products were identified using an ABI 3130XL sequencer with GeneScan™-350 ROX (Life Technologies, Carlsbad, CA, USA) as a marker ladder. Allele sizes were scored with Genemapper 4.0 (Life Technologies).

GENALEX 6.1 (Peakall & Smouse, 2006) was used to estimate allele frequency by locus and colony, observed and expected unbiased heterozygosity, a chi-square test for deviations from Hardy–Weinberg equilibrium (HWE), mean number of alleles per locus, and number of private alleles per colony. Partitions of genetic diversity within and among colonies were computed by analysis of molecular variance (AMOVA, Excoffier, Smouse & Quattro, 1992) using PhiPT analogues of Wright's (1965) *F*-statistics.

The genetic structure of the sampled colonies was inferred using the Bayesian clustering procedures implemented in STRUCTURE 2.0 (Pritchard, Stephens & Donnelly, 2000), and graphs were obtained with STRUCTURE HARVEST (Earl & von Holdt, 2011). Structure was designed to identify the *K* number of distinct genetic populations (clusters) included in the sample, assuming HWE and linkage equilibrium within each subpopulation, and to assign the individuals to the inferred clusters. Burn-in periods of 30 000 steps followed by 100 000 Monte Carlo iterations were used to obtain convergence of the parameter values. Explorative analyses were performed first with *K* from 1 to 5 using all the samples ignoring sample locations. All simulations were independently replicated five times for each *K*, using the 'admixture' and the 'independent' allele frequency models (Falush, Stephens & Pritchard, 2003). The number of *K* populations was set at the value that maximized the increase in the posterior probability of the LnP(D) data according to the formula [ $\ln P(D)_{k} - \ln P(D)_{k-1}$ ] (Garnier *et al.*, 2004). We examined genetic relatedness using the mean correlation of genetic distances based on the estimator from Lynch & Ritland (1999).

### Modelling relatedness

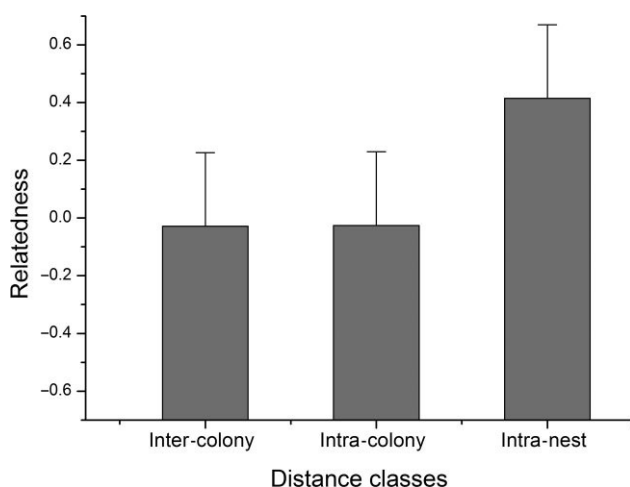
Relatedness coefficients estimated by GENALEX represented the mean relatedness of pair-wise combinations of nestlings from different colonies, from different nests within the same colony, and within the same nest ( $n = 2,415$ ). We therefore distinguished these three relatedness values to which, for brevity, we refer as inter-colony ( $n = 2,170$ ), intra-colony ( $n = 214$ ) and intra-nest relatedness ( $n = 31$ ), respectively. We tested the correlations between the logarithm of the linear distances in metres and PhiPT values (Excoffier *et al.*, 1992) by performing Mantel's (1967) tests with the software RStudio (2012) 0.98 (package ade4, Chessel, Dufour & Thioulouse, 2004). An initial Mantel test evaluated the correlation between relatedness and the corresponding linear distances among the 10 colonies of Sicani and Gela Plain subpopulations. Then, because of the small sample size of the Sicani subpopulation, we focussed on the Gela Plain subpopulation. In a second Mantel test, we fitted PhiPT values measured among Gela Plain colonies with the corresponding inter-colony linear distances. We also explored the correlation of genetic similarity between pairs of individuals in relation to their geographical positions in the Gela subpopulation (Double *et al.*, 2005). GENALEX computed the autocorrelation coefficient *r* based on the 2-D positions and squared genetic distance matrices (local spatial autocorrelation). The geographical position matrix was calculated from *X*- and *Y*-coordinates of each of the colonies sampled in the Gela Plain. All individual residents in the same colony were given identical coordinates.

Eventually, we tested whether intra-colony relatedness was predicted by colony size, NI, and human disturbance by a generalized linear mixed model (GLMM) (McCullagh & Searle, 2000). In order to control for potential non-independence of data represented by nestlings from the same

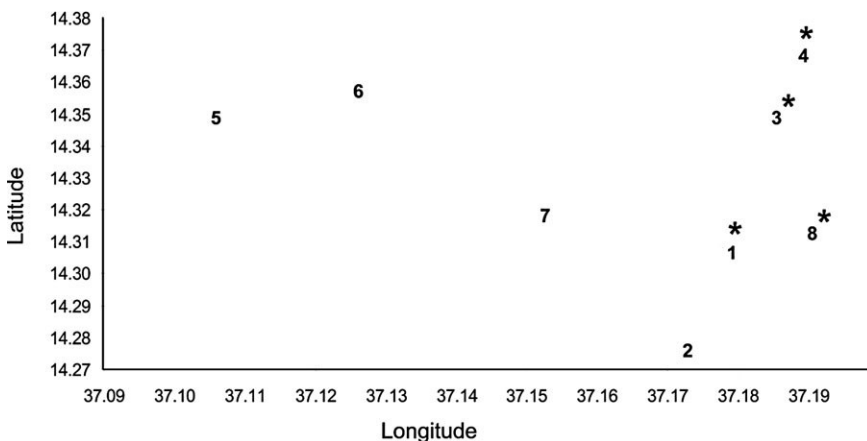
colony and avoid pseudoreplication, colony identity was included as a random effect (Millar & Anderson, 2004). Statistical analyses were performed with Statistica 8.0 (Statsoft Inc, 2001).

## Results

We genotyped 70 lesser kestrel nestlings and 12 overall microsatellite markers. Each locus analysed was polymorphic with 63 alleles for the Sicani subpopulation and 110 for the Gela Plain subpopulation. The mean number of alleles per locus was 7.5 and ranged from 5.2 (Sicani subpopulation) to 9.1 (Gela Plain subpopulation). The mean value of heterozygosity was  $0.597 \pm 0.05$  (mean  $\pm$  SE) and ranged from 0.56 (Sicani) to 0.63 (Gela Plain), with no difference between



**Figure 1** Different spatial scales of nestling relatedness in the Gela Plain subpopulation. In more detail: inter-colony relatedness ( $-0.029 \pm 0.005$ , mean  $\pm$  standard error), intra-colony relatedness ( $-0.026 \pm 0.015$ ) and intra-nest relatedness ( $0.414 \pm 0.041$ ).



**Figure 2** Results of the 2-D spatial genetic analysis showing heterogeneity in genetic autocorrelation across the Gela Plain subpopulation (2-D local spatial autocorrelation,  $P < 0.05$ ). Asterisks indicate a cluster of high positive autocorrelation among colonies. Such a cluster of colonies is located at the edge of the agricultural Gela Plain whereas the other four colonies (i.e. colonies 2, 5, 6 and 7, respectively) insist in the core agricultural area.

the two subpopulations (analysis of variance,  $F_{1,22} = 0.53$ ,  $P = 0.47$ ). We found 53 private alleles for the Gela and five for the Sicani subpopulations. This difference was probably due to the different sample size between subpopulations. Hardy–Weinberg tests showed a significant deviation from equilibrium for one locus for the Sicani subpopulation and five loci for the Gela Plain subpopulation.

Mean  $F_{st}$  values were very low (AMOVA,  $F_{st} = 0.025$ ,  $P = 0.03$ ), suggesting only a negligible, although statistically significant population differentiation. As expected, relatedness between nestlings belonging to the same nest (mean  $\pm$  SE,  $0.438 \pm 0.047$ ;  $n = 31$ ) was higher [unequal  $n$  Tukey's honest significant difference (HSD) test,  $P < 0.001$ ] than both inter-colony (mean  $\pm$  SE,  $-0.033 \pm 0.005$ ;  $n = 2,170$ ) and intra-colony relatedness (mean  $\pm$  SE,  $-0.001 \pm 0.005$ ;  $n = 214$ ), whereas inter- and intra-colony relatedness showed no significant difference (unequal  $n$  Tukey's HSD test,  $P = 0.383$ ).

The result of the Mantel test showed no significant difference in relatedness with respect to linear distance among the 10 colonies of the Gela Plain and Sicani subpopulations ( $R = 0.006$ ,  $P = 0.401$ ;  $n = 45$ , based on 9 999 permutations).

The detailed analysis of the Gela Plain subpopulation confirmed that intra- and inter-colony relatedness did not differ within and among colonies (Fig. 1). Furthermore, the Mantel test again showed a lack of correlation between linear distances of colonies and inter-colony relatedness ( $R = -0.023$ ,  $P = 0.522$ ;  $n = 28$ , based on 9,999 permutations). Contrary to linear distances, the 2-D spatial analysis, employing latitude and longitude (Fig. 2), showed the presence of a cluster of colonies corresponding to a hotspot (*sensu* Peakall & Smouse, 2006) of genetically related individuals.

Results of the GLMM evidenced that colony size and the human disturbance estimate both had a significant and negative effect (Table 1, Fig. 3) in determining intra-colony relatedness of nestlings, whereas intra-colony distance and NI did not affect nestling relatedness (Table 1).

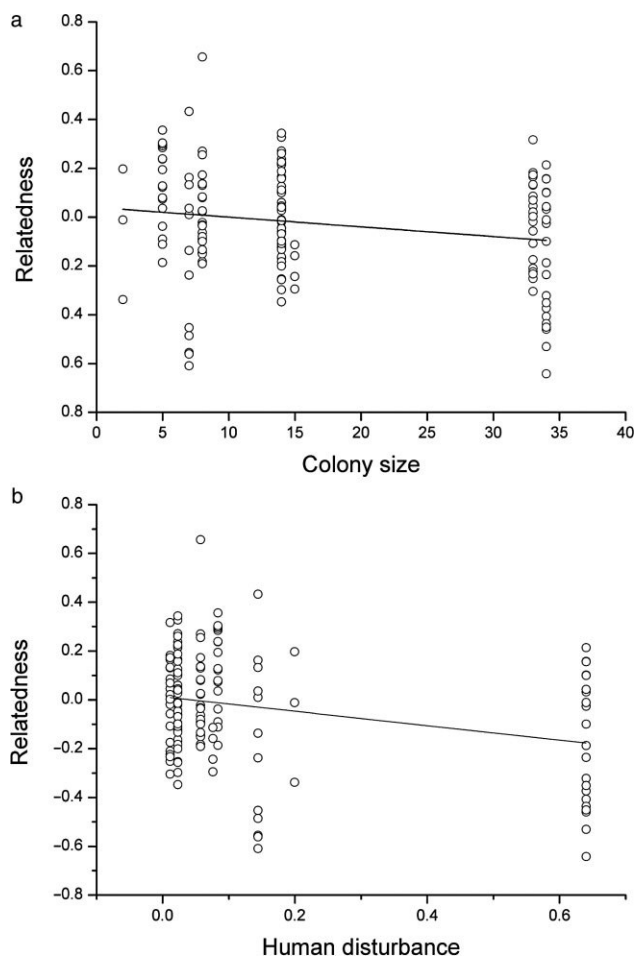
The four colonies clustered by the 2-D spatial analysis proved to have a statistically lower human disturbance index with respect to the other four colonies (2011,  $t = 744.95$ ;  $P < 0.01$ ;  $n = 8$ ). This result was not dependent on the effect of



**Table 1** Generalized linear mixed model results showing the relationship between nestling relatedness in the Gela Plain subpopulation and colony size, intra-colony distance, neighbour index and human disturbance ( $n = 180$ )

Intra-colony relatedness	<i>F</i>	<i>P</i>
Intercept	1.314	0.253
Colony size	7.138	<b>0.008</b>
Linear distance	0.168	0.682
Neighbour index	0.908	0.342
Human disturbance	14.584	<b>&lt;0.001</b>

Significant predictor *P*-values are indicated in bold. Colony identity was set as a random term to avoid pseudoreplication.



**Figure 3** Relationships between colony size (a);  $r^2 = 0.038$ ,  $P = 0.008$ , and human disturbance (b);  $r^2 = 0.132$ ,  $P < 0.001$ ) with relatedness among nestlings in the Gela Plain subpopulation.

colony size, as colonies within and outside the cluster were composed of a similar number of breeding pairs both in the year of the study (2011,  $t = 0.986$ ,  $P = 0.362$ ;  $n = 8$ ) and the previous one (2010,  $t = 0.556$ ,  $P = 0.598$ ;  $n = 8$ ).

## Discussion

Microsatellite analysis revealed, as showed in Spanish populations, a higher relatedness between chicks belonging to the same nest rather than between chicks of different nests. This finding would confirm also the low incidence of extra-pair paternity in lesser kestrels in southern Italy (Alcaide *et al.*, 2005). Genetic analyses showed only a slight genetic differentiation between our sampled subpopulations that fell within the range of values reported by Alcaide *et al.* (2009b). Nestling relatedness was, furthermore, not dependent on linear distances among colonies within subpopulations. Our results are consistent with Alcaide *et al.* (2009b), who showed low genetic differentiation among four geographically distinct populations and argued that a few long-distance dispersal events are sufficient to connect genetically distant patches and homogenize allele frequencies. Similarly, our low genetic differentiation might be explained by the fact that the Gela Plain and Sicani areas are approximately 110 km apart in distance, a value well within the maximum juvenile dispersal found so far (136 km; Serrano *et al.*, 2003).

In Gela colonies, intra- and inter-colony relatedness did not differ statistically. Adult lesser kestrels are philopatric to their previous breeding colony, and first-time breeders tend to disperse fairly close to their natal colony (Serrano *et al.*, 2003), with dispersal ranges equivalent to the average distance (7 km) among the 77 colonies of the Gela Plain. Such close network could facilitate exchange of individuals among colonies, homogenize the degree of relatedness, and, therefore, explain our results of comparable relatedness within and between colonies. In addition, the lack of any correlation among linear distance of colonies and nestling relatedness suggested a widespread gene flow. Either way, this lack of correlation is in contrast to results found by Ortego *et al.* (2008b), where lesser kestrels born in isolated colonies were genetically less diverse. These colonies received a lower number of immigrants, supporting the idea that reduced gene flow was responsible for the observed genetic pattern.

Spatial isolation analysis in the Gela Plain subpopulation revealed a 2-D scale pattern of genetic differentiation, with four colonies showing higher genetic similarity that clustered together on the basis of their geographical position. Dixon *et al.* (2007) suggested an island model for bear populations *Ursus americanus floridanus* segregating in discrete genetic clusters. Accordingly, our results indicated that lesser kestrel subpopulations might follow a similar pattern rather than the isolation-by-distance documented in Ortego *et al.* (2008a,b) and Alcaide *et al.* (2009a).

In the Gela Plain, intra-colony relatedness of lesser kestrels was negatively influenced by colony size; thus, individuals born in larger colonies were less related than those born in smaller ones. A lower number of immigrants could arrive at small colonies, which, consequently, may have a lower chance of being explored by prospectors (Calabuig *et al.*, 2010). The reduced number of potential immigrants, together with the philopatric behaviour of kestrels, could explain why relatedness is higher in small colonies than in large ones. Our results are thus consistent with the observed positive relationship

between individual genetic diversity and colony size (Ortego *et al.*, 2008b). In addition, neither the linear distance between nests in the same colony side nor the NI seemed to influence relatedness, suggesting that the main factors driving the genetic structure of colonial breeders act especially at a colony scale.

We found that human disturbance caused by agricultural intensification was able to explain the relatedness patterns predicted by 2-D geographic position. Our results hence provide a mechanism that might explain what was indicated by Dharmarajan *et al.* (2014) and Banks *et al.* (2013), thus that high levels of disturbance would promote lower relatedness. The four colonies clustered by 2-D analysis had a lower human disturbance estimate in the year of study. In the agricultural plain, these colonies occur at the edge with respect to the other four ones, categorized previously as insisting in the agricultural core (Sarà *et al.*, 2012). It is therefore consistent with our results that increased disturbance, because of intensification of agricultural practices, would disrupt the philopatric behaviour reported in lesser kestrels (Ortego *et al.*, 2008a) by driving relatives away from their natal sites with the consequent result of lower relatedness coefficients. If human disturbance prevents philopatry, our result would be consistent to imagine a paradoxical outcome where intense agricultural activities improve gene flow in kestrel populations and, on the contrary, low human presence would enhance inbreeding depression. However, gene flow among our subpopulations could be determined by other factors (i.e. immigration) acting alone or in interaction with human disturbance.

In conclusion, our results showed that genetic differentiation is low at a large geographical scale among populations of lesser kestrels nesting in a southern Mediterranean area. At a smaller spatial scale, we found evidence of more related individuals in small colonies and in clusters of colonies in the least-disturbed area of the agricultural plain. Accordingly, a topic to further address should examine what are the long-term effects and the incidence of such atypical source of genetic variability on population viability.

## Acknowledgements

We thank Antonio Fulco, Rosario Mascara, Stefano Triolo, Joëlle Tysseire and Laura Zanca for field assistance and Joaquín Ortego for useful comments on the paper. Language was revised by Proof-Reading-Service.com. Funding was provided by the Italian Ministry of Education, University and Research (PRIN 2010–2011, 20108 TZKHC). This study complies with the current Italian laws regulating scientific research on animals.

## References

- Alcaide, M., Negro, J.J., Serrano, D., Tella, J.L. & Rodriguez, C. (2005). Extra-pair paternity in the lesser kestrel *Falco naumanni*: a re-evaluation using microsatellite markers. *Ibis* **147**, 608–611.
- Alcaide, M., Serrano, D., Negro, J.J., Tella, J.L., Laaksonen, T., Muller, C., Gal, A. & Korpimäki, E. (2009a). Population fragmentation leads to isolation by distance but not genetic impoverishment in the philopatric lesser kestrel: a comparison with the widespread and sympatric Eurasian kestrel. *Heredity* **102**, 190–198.
- Alcaide, M., Serrano, D., Tella, J.L. & Negro, J.J. (2009b). Strong philopatry derived from capture-recapture records does not lead to fine-scale genetic differentiation in lesser kestrels. *J. Anim. Ecol.* **78**, 468–475.
- Ando, H., Kaneko, S., Suzuki, H., Horikoshi, K., Chiba, H. & Isagi, Y. (2011). Lack of genetic differentiation among subpopulations of the black-footed albatross on the Bonin Islands. *J. Zool.* **283**, 28–36.
- Banks, S., Skerratt, L. & Taylor, A. (2002). Female dispersal and relatedness structure in common wombats (*Vombatus ursinus*). *J. Zool.* **256**, 389–399.
- Banks, S.C., Cary, G.J., Smith, A.L., Davies, I.D., Driscoll, D.A., Gill, A.M., Lindenmayer, D.A. & Peakall, R. (2013). How does ecological disturbance influence genetic diversity? *Trends Ecol. Evol.* **28**, 670–679.
- Bellia, E., Campobello, D. & Sarà, M. (2011). Great tit (*Parus major*) breeding in fire-prone oak woods: differential effects of post-fire conditions on reproductive stages. *Int. J. Wildl. Fire* **20**, 605–611.
- Birdlife International (2004). *Birds in Europe. Population estimates, trends and conservation status*. Cambridge: Birdlife International.
- Bonal, R. & Aparicio, J.M. (2008). Evidence of prey depletion around lesser kestrel *Falco naumanni* colonies and its short term negative consequences. *J. Avian Biol.* **39**, 189–197.
- Calabuig, G., Ortego, J., Aparicio, J.M. & Cordero, P.J. (2008). Public information in selection of nesting colony by lesser kestrels: which cues are used and when are they obtained? *Anim. Behav.* **75**, 1611–1617.
- Calabuig, G., Ortego, J., Cordero, P.J. & Aparicio, J.M. (2010). Colony foundation in the lesser kestrel: patterns and consequences of the occupation of empty habitat patches. *Anim. Behav.* **80**, 975–982.
- Campobello, D. & Hare, J.F. (2007). Information transfer determined by association of neighbours in European bee-eater (*Merops apiaster*) colonies. *Ethol. Ecol. Evol.* **19**, 237–243.
- Campobello, D., Sarà, M. & Hare, J.F. (2012). Under my wing: lesser kestrels and jackdaws derive reciprocal benefits in mixed species colonies. *Behav. Ecol.* **23**, 425–433.
- Catry, I., Alcazar, R., Franco, A.M.A. & Sutherland, W.J. (2009). Identifying the effectiveness and constraints of conservation interventions: a case study of the endangered lesser kestrel. *Biol. Cons.* **142**, 2782–2791.
- Chessel, D., Dufour, A.B. & Thioulouse, J. (2004). The ade4 package-I- One-table methods. *R News* **4**, 5–10.
- Dharmarajan, G., Beasley, J.C., Fike, J.A. & Rhodes, O.E. Jr. (2014). Effects of landscape, demographic and behavioural factors on kin structure: testing ecological predictions in a mesopredator with high dispersal capability. *Anim. Conserv.* **17**, 225–234.



- Di Maggio, R., Campobello, D. & Sarà, M. (2013). Nest aggregation and reproductive synchrony promote lesser kestrel *Falco naumanni* seasonal fitness. *J. Ornithol.* **154**, 901–910.
- Dieckmann, U., O'Hara, B. & Weisser, W. (1999). The evolutionary ecology of dispersal. *Trends Ecol. Evol.* **14**, 88–90.
- Dixon, J.D., Oli, M.K., Wooten, M.C., Eason, T.H., McCown, J.W. & Cunningham, M.W. (2007). Genetic consequences of habitat fragmentation and loss: the case of the Florida black bear (*Ursus americanus floridanus*). *Conserv. Genet.* **8**, 455–464.
- Double, M.C., Peakall, R., Beck, N.R. & Cockburn, A. (2005). Dispersal, philopatry and infidelity: dissecting local genetic structure in superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*). *Evolution* **59**, 625–635.
- Earl, D. & von Holdt, B. (2011). Structure harvester: a website and program for visualizing structure output and implementing the Evanno method. *Conserv. Genet. Resour.* **4**, 1–3.
- ESRI. (2004). ArcGIS 9.0. Environmental Systems Research Institute, Redlands, California, USA. Available at <http://www.esri.com>
- European Environmental Agency (EEA). (2000). Corine land cover technical guide. Addendum. Available at <http://www.eea.europa.eu/publications/tech40add>
- Excoffier, L., Smouse, P.E. & Quattro, J.M. (1992). Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* **131**, 479–491.
- Falush, D., Stephens, M. & Pritchard, J.K. (2003). Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* **164**, 1567–1587.
- Frankham, R., Ballou, J.D. & Briscoe, D.A. (2002). *Introduction to conservation genetics*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Garnier, S., Alibert, P., Audiot, P., Prieur, B. & Rasplus, J.Y. (2004). Isolation by distance and sharp discontinuities in gene frequencies: implications for the phylogeography of an alpine insect species, *Carabus solieri*. *Mol. Ecol.* **13**, 1883–1897.
- Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature* **396**, 41–49.
- Iñigo, A. & Barov, B. (2011). *Action Plan for the lesser kestrel Falco naumanni in the European Union*. Madrid: SEO-BirdLife & BirdLife International for the European Commission.
- Lynch, M. & Ritland, K. (1999). Estimation of pairwise relatedness sample sizes in both accuracy and precision. The upward with molecular markers. *Genetics* **152**, 1753–1766.
- Madsen, T., Shine, R., Olsson, M. & Wittzell, H. (1999). Conservation biology: restoration of an inbred adder population. *Nature* **402**, 34–35.
- Manel, S., Schwartz, M.K., Luikart, G. & Taberlet, P. (2003). Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends Ecol. Evol.* **18**, 189–197.
- Mantel, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* **27**, 209–220.
- Martinez-Cruz, B., Godoy, J.A. & Negro, J.J. (2004). Population genetics after fragmentation: the case of the Spanish imperial eagle *Aquila adalberti*. *Mol. Ecol.* **13**, 2243–2255.
- McCullagh, P. & Searle, S.R. (2000). *Generalized linear and mixed models*. New York: Wiley-Interscience.
- Millar, R. & Anderson, M.J. (2004). Remedies for pseudoreplication. *Fish. Res.* **70**, 397–407.
- Moller, A.P. (2002). Parent–offspring resemblance in degree of sociality in a passerine bird. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **51**, 276–281.
- Ortego, J., Calabuig, G., Aparicio, J.M. & Cordero, P.J. (2008a). Genetic consequences of natal dispersal in the colonial lesser kestrel. *Mol. Ecol.* **17**, 2051–2059.
- Ortego, J., Aparicio, J.M., Cordero, P.J. & Calabuig, G. (2008b). Individual genetic diversity correlates with the size and spatial isolation of natal colonies in a bird metapopulation. *Proc. Biol. Sci.* **275**, 2039–2047.
- Padilla, J.A., Parejo, J.C., Salazar, J., Martínez-Trancón, M., Rabasco, A., Sansinforiano, E. & Quesada, A. (2009). Isolation and characterization of polymorphic microsatellite markers in lesser kestrel (*Falco naumanni*) and cross-amplification in common kestrel (*Falco tinnunculus*). *Conserv. Genet.* **10**, 1357–1360.
- Peakall, R. & Smouse, P.E. (2006). GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol. Ecol. Notes* **6**, 288–295.
- Pritchard, J.K., Stephens, M. & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155**, 945–959.
- RStudio (2012). *RStudio: integrated development environment for R (version 0.96.122)*. Boston, MA. Available at <http://www.rstudio.org/>.
- Saccheri, I., Kuussaari, M., Kankare, M., Vikman, P., Fortelius, W. & Hanski, I. (1998). Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* **392**, 491–494.
- Sarà, M. (2010). Climate and land-use changes as determinants of lesser kestrel *Falco naumanni* abundance in Mediterranean cereal steppes (Sicily). *Ardeola* **57**, 3–22.
- Sarà, M., Campobello, D. & Zanca, L. (2012). Effects of nest and colony features on lesser kestrel (*Falco naumanni*) reproductive success. *Avian Biol. Res.* **5**, 209–217.
- Sarà, M., Campobello, D., Zanca, L. & Massa, B. (2014). Food for flight: pre-migratory dynamics of the lesser kestrel *Falco naumanni*. *Bird Study* **61**, 29–41.
- Serrano, D., Tella, J.L., Donazar, J.A. & Pomarol, M. (2003). Social and individual features affecting natal dispersal in the colonial lesser kestrel. *Ecology* **84**, 3044–3054.

- Serrano, D., Forero, M.G., Donazar, J.A. & Tella, J.L. (2004). Dispersal and social attraction affect colony selection and dynamics of lesser kestrels. *Ecology* **85**, 3438–3447.
- Simmons, I.G. (1996). *Changing the face of the earth*. Oxford: Blackwell.
- Sokos, C.K., Mamos, A.P., Kalburtji, K.L. & Birtsas, P.K. (2013). Farming and wildlife in Mediterranean agroecosystems. *J. Nat. Conserv.* **21**, 81–92.
- Spear, S.F. & Storfer, A. (2010). Anthropogenic and natural disturbance lead to differing patterns of gene flow in the Rocky Mountain tailed frog, *Ascaphus montanus*. *Biol. Conserv.* **143**, 778–786.
- Statsoft Inc (2001). *STATISTICA for Windows*. Tulsa: Statsoft, Inc.
- Temple, H.J., Hoffman, J.I. & Amos, W. (2006). Dispersal, philopatry and intergroup relatedness: fine-scale genetic structure in the whitebreasted thrasher, *Ramphocinclus brachyurus*. *Mol. Ecol.* **15**, 3449–3458.
- Triolo, S., Campobello, D. & Sarà, M. (2011). Diurnal habitat suitability for a Mediterranean steppeland bird, identified by Ecological Niche Factor Analysis. *Wildlife Res.* **38**, 152–162.
- Valiere, N. (2002). GIMLET: a computer program for analysing genetic individual identification data. *Mol. Ecol. Notes* **2**, 377–379.
- Wright, S. (1965). The interpretation of population structure by *F*-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* **19**, 395–420.

## Supporting information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article at the publisher's web-site:

**Table S1.** Results of Wilcoxon matched pairs test ( $t = 11.0$ ,  $P = 0.173$ ,  $n = 10$ ) that show the consistent size between each colony size recorded in the study year (2011, Cs 2011) and colony size mean recorded across the long-term study period (i.e. from 2000 to 2014 except 2011, Cs study period) in the Gela Plain and Sicani subpopulations.

## Capitolo 3

### **Obiettivo 3: Studio della probabilità di sopravvivenza e modello demografico del Grillaio in ambiente pseudosteppico**



**Appendice 3: Di Maggio R., Tavecchia G., Campobello D., Sarà M. 2016. Habitat- and density-dependent demography of a colonial raptor in Mediterranean agro-ecosystems. Biological Conservation.**

## **Introduzione**

I cambiamenti dell'agricoltura, caratterizzati da un parte dall'intensificazione delle pratiche agricole nelle aree pianeggianti e costiere e dall'altra dall'abbandono delle aree marginali e meno produttive, stanno causando cambiamenti al paesaggio su scala globale (Donald et al., 2001; Baldi et al., 2013; Pe'er et al., 2014). Tutto questo sta promuovendo sistemi agricoli non idonei alla fauna (Brambilla et al., 2008), con la conseguente perdita di biodiversità in tutta Europa soprattutto per quanto riguarda gli uccelli tipici delle aree agricole (Butler et al., 2010; Sokos et al., 2013; Berg et al., 2015).

La politica agricola comune (PAC) attraverso gli schemi agro – ambientali (Agri-Environmental Scheme - AES) fornisce gli strumenti a supporto delle azioni di conservazione negli agro-ecosistemi e fa i conti con l'espansione del mercato dell'Unione Europea (Stoate et al., 2009; Sokos et al., 2013). Anche se l'Unione Europea riconosce la biodiversità come una priorità (European Commission, 2006), promuovendo l'agricoltura biologica e la protezione degli ambienti rurali (Pe'er et al., 2014), l'intensificazione agricola è ancora un processo in corso.

Modificazioni drammatiche si verificano nelle pseudosteppe del Mediterraneo, hotspot di biodiversità (Myers et al., 2000), tra cui la riduzione dei margini tra i campi e delle zone adibite a pascolo, la rimozione delle aree semi-naturali, l'aumento delle zone irrigue e l'abuso di biocidi, i quali contribuiscono al declino degli uccelli e degli altri animali legati a questi ambienti (Sirami et al., 2008; Gonzalez-Estebanez et al., 2011; Sokos et al., 2013; Chiatante et al., 2014).

Molti autori hanno dimostrato che le specie coloniali di ambiente pseudosteppico soffrono maggiormente l'attuale intensificazione delle pratiche agricole (Lane et al., 2001; Catry et al., 2012). Il declino di queste specie di uccelli e i cambiamenti agricoli sono legati

da meccanismi densità-dipendenti in cui la dimensione della colonia gioca un ruolo cruciale (Rodriguez et al., 2006).

E' infatti plausibile che l'intensificazione delle pratiche agricole possa esacerbare meccanismi densità-dipendenti tipici delle specie coloniali, di conseguenza le colonie più grandi, caratterizzate da una maggiore richiesta di cibo e da maggiori interazioni agonistiche (Serrano & Tella, 2007), potrebbero essere più vulnerabili alla riduzione della disponibilità di cibo in un ambiente agricolo in rapido cambiamento. In altre parole, la relazione tra cambiamenti agricoli e dimensione della colonia può avere serie implicazioni per la comprensione delle dinamiche di popolazione negli uccelli coloniali che vivono in ambiente pseudosteppico.

Ho quindi analizzato come diversi habitat agricoli e la dimensione della colonia potessero influenzare l'andamento demografico del Grillaio che nidifica in un ambiente pseudosteppico del Sud-Italia. Il Grillaio è un modello appropriato per lo studio delle relazioni tra specie e habitat in quanto indicatore biologico per il monitoraggio delle dinamiche di popolazione delle specie pseudosteppiche (Bustamante, 1997).

Nello specifico, ho voluto: i) quantificare l'effetto dell'uso del suolo sulla fecondità e sulla probabilità di sopravvivenza e la sua potenziale interazione con la dimensione della colonia; ii) identificare quale componente demografica avesse il peso maggiore nel determinare il tasso di accrescimento della popolazione e iii) fornire linee guida di conservazione per migliorare l'idoneità degli habitat per una delle più grandi popolazioni Italiane di Grillaio.

## **Materiali & Metodi**

Durante le stagioni riproduttive 2004 -2012 (con esclusione del 2008), una media di  $14 \pm 4$  (range 8 – 24; n = 28) colonie per anno sono state visitate nella Piana di Gela. La Piana, sin dal 1950, è caratterizzata da numerosi casolari e ruderi, parzialmente distrutti e abbandonati che ospitano attualmente l'84% delle colonie di Grillaio nell'area (Sarà, 2010). Le visite alle colonie sono state condotte periodicamente, dall'occupazione dei siti e deposizione delle uova (Aprile – Maggio), all'incubazione e schiusa (Maggio – Giugno) fino all'involo dei pulcini (Giugno – Luglio). Durante queste visite, sono stati catturati gli adulti nei nidi accessibili, registrati i parametri riproduttivi e inanellati i pulcini con anelli metallici e colorati per la lettura a distanza.

Nello stesso periodo, da due a quattro osservatori hanno condotto sessioni di rilettura degli anelli colorati degli uccelli inanellati negli anni precedenti della durata di un'ora per colonia con cannocchiali 20 x 60. Ogni anno, gli stessi osservatori hanno condotto due o tre sessioni di rilettura al mese in tre dormitori (un albero di pino e due piloni dell'elettricità) dove la maggior parte della popolazione si ritrova durante la notte. Una doppia osservazione degli stessi uccelli, nel dormitorio e nelle colonie, ha provato che molti individui nidificanti passando la notte al di fuori della colonia. Ho inoltre calcolato lo sforzo di rilettura come il numero di giorni passati in campo ogni anno, e questa variabile è stata utilizzata come predittore della probabilità di ricattura.

### **Caratterizzazione della tipologia di habitat**

La Piana di Gela (si veda Materiali & Metodi), a causa delle limitate precipitazioni, è composta da un mosaico di pseudosteppe dominato da campi di carciofo (*Cynara* spp.), in rotazione con grano (*Triticum* spp.) e aree adibite a incolto e pascolo (80.9%, Sarà, 2010). Attualmente, l'intensificazione agricola sta rapidamente cambiando l'area della Piana mediante la semina di colture irrigue dopo la raccolta del carciofo.

Una Analisi delle Componenti Principali è stata usata per riassumere le caratteristiche essenziali dell'uso del suolo entro un raggio di 1 km intorno alle colonie (Bonal & Aparicio, 2008). I risultati indicano che le colonie sono circondate da uno delle tre tipologie di habitat: arato, incolto e carciofeto e di conseguenza ho assegnato ciascuna colonie a uno di questi tre habitat per le successive analisi di sopravvivenza e di demografia (Soliveres et al., 2011).

### **Probabilità di sopravvivenza e di ricattura**

Abbiamo classificato ciascuna ricattura o rilettura per ogni anno assegnando un valore “1” quando l'animale veniva osservato e “0” quanto non veniva osservato (Burnham et al., 1987). Ho utilizzato i modelli di cattura – marcaggio – ricattura per stimare la probabilità di sopravvivenza ( $\phi$ ) e di ricattura ( $p$ ) (Burnham et al., 1987).

Gli uccelli sono stati suddivisi in sei gruppi in accordo con l'età di marcatura (due gruppi, inanellati da pulcini “J” e da adulti “A”) e in base all'habitat in cui sono stati inanellati (tre livelli: arato, carciofeto e incolto, denominati ARA, ART e GRA rispettivamente). Per gli uccelli inanellati da pulcini, ho considerato anche due classi di età, fino a un anno e oltre un anno di età, denominati “Age” nella notazione dei modelli. Circa il 70% degli uccelli inanellati come nidificanti sono fedeli al sito riproduttivo. Il basso livello di dispersione è congruo con i risultati provenienti da altre popolazioni (Serrano et al., 2001). Inoltre, nessun caso di emigrazione verso popolazioni confinanti è stato evidenziato durante lo studio, nonostante specifici monitoraggi di colonie al di fuori della Piana di Gela.

Oltre all'effetto dell'età e dell'habitat, ho considerato due variabili continue come predittori della sopravvivenza e della probabilità di ricattura, rispettivamente: i) dimensione della colonia (“Cs” nella notazione dei modelli) per verificare gli effetti densità-dipendenti, e ii) lo sforzo di ricattura, definito come il logaritmo decimale del numero di giorni di osservazione o di cattura effettuati ogni anno alle colonie di Grillaio (“Re” nei modelli) e usato per valutare lo sforzo di campionamento.

Il primo passo dell'analisi di sopravvivenza è stato un test di bontà di adattamento (Goodness-of-fit test, GOF) del modello generale Cormack-Jolly-Seber (CJS) con il software U-CARE 2.3 (Choquet et al., 2009). Il modello CJS assume che tutti i parametri varino nel tempo, di conseguenza, è stato introdotto un fattore con nove livelli corrispondenti agli anni di studio, sia per gli uccelli marcati da pulcini che per quelli marcati da adulti. Il GOF test include componenti sensibili a varie forme di eterogeneità come l'età, la presenza di animali inanellati e mai più riletti (Test 3SR) o una differente sensibilità alla cattura (Test 2CT; Tavecchia et al., 2008). Ho quindi considerato un set di modelli che sono stati contemporaneamente comparati e classificati con l' Akaike Information Criterion corretto per piccoli campioni (AICc; Burnham & Anderson, 2002; Grueber et al., 2011). Il modello con l'AICc più basso è considerato quello che fornisce il miglior compromesso tra la devianza del modello e la sua complessità. I modelli che differivano per meno di 2 punti di AICc sono stati considerati equivalenti (Burnham & Anderson, 2002; Grueber et al., 2011). In aggiunta all'AICc, ho stimato anche la devianza dei modelli e il peso dei predittori, che stimano l'importanza relativa di ciascuna variabile nei modelli e sono ottenuti sommando i valori di AICc di tutti i modelli in cui la variabile compare (Symonds & Moussalli, 2011). Tutte le analisi sono state effettuate con il programma MARK 7.1 (White & Burnham, 1999).

### **Fecondità**

Dati sulla riproduzione del Grillaio sono stati raccolti dal 2004 al 2012 (con eccezione del 2008). La Fecondità, i.e. il numero di pulcini involati per nido, è stata studiata in funzione dell'habitat (tre livelli), del tempo (nove livelli) e della dimensione della colonia usando modelli lineari generalizzati e misti (GLMM) con una distribuzione di Poisson e con l'identità della colonia come fattore random (McCullagh & Searle, 2000; Zuur et al., 2013).

Ho effettuato tutte le analisi di fecondità in R 3.0.2 (R Core Team, 2011) con il pacchetto lme4 (Bates et al., 2013). Sia la fecondità che la sopravvivenza variano al variare



della dimensione della colonia (vedi risultati). Di conseguenza, sono stati standardizzati [valore della variabile,  $v = (v - \min v)/(\max v - \min v)$ ] per consentire una diretta comparazione nella stessa scala con la dimensione della colonia (Milligan & Cooper, 1988).

### **Modello di popolazione**

Per stimare il tasso di accrescimento della popolazione in ciascun habitat, ho modificato il modello di popolazione precedentemente riportato per la specie da Hiraldo et al. (1996) e da Rodriguez & Bustamante (2003) considerando un campionamento post-riproduttivo. La formula generale del modello è la seguente:

$$N_{t+1}=MN_t$$

dove M è la matrice che incorpora dati sulla fecondità e sulle probabilità di sopravvivenza dei pulcini e degli adulti in un dato habitat (Caswell, 2001).  $N_t$  è un vettore costituito dal numero di individui in ciascuna classe di età al tempo t. Nel modello sono stati inclusi inoltre un parametro relativo al numero di giovani e di adulti che hanno provato a riprodursi negli anni di studio, “C0” e “C” rispettivamente.

Per ciascun habitat, ho calcolato il tasso di accrescimento della popolazione ( $\lambda$ ) e la sensibilità di  $\lambda$  alle variazioni dei parametri demografici (Caswell, 2001). L’analisi di sensibilità stima quale parametro demografico ha l’impatto maggiore sul tasso di accrescimento della popolazione (Caswell, 2001). I modelli di popolazione sono stati analizzati usando il pacchetto popbio (Stubben & Milligan, 2007) per il programma R (R Core Team, 2011). Tutti i risultati ottenuti sono mostrati come media  $\pm$  l’errore standard.

### **Risultati**

Sono state analizzate 2103 riletture/ricatture di Grillai marcati da pulcini e 175 di Grillai marcati da adulti. Il GOF test è risultato non significativo (GOF  $\chi^2 = 41.50$ ,  $df = 73$ ,  $p =$

0.99), dimostrando che i dati seguono gli assunti generali del modello CJS. Tre modelli sono rientrati all'interno di due punti di AICc e di conseguenza sono stati considerati equivalenti. Tutti e tre i modelli includono un effetto dell'habitat sulla sopravvivenza dei giovani e degli adulti. Grillai vissuti o nati in colonie circondate da un habitat arato avevano una probabilità di sopravvivenza più bassa di quei Grillai in colonie circondate da carciofeto o incolto (Modelli 1-3, Tabella 1, Appendice 3).

**Tabella 1** Modelli di probabilità di sopravvivenza e di ricattura di Grillai giovani ( $\phi_{Ju}$  and  $p_{Ju}$ ) e adulti ( $\phi_{Ad}$  and  $p_{Ad}$ ) inanellati in colonie appartenenti ad habitat differenti (arato, carciofeto e incolto) della Piana di Gela. Solo i primi dieci modelli sono stati riportati. Notazione dei modelli: dimensione della colonia (Cs), tempo (t) età (Age), habitat: arato (ARA), carciofeto (ART) e incolto (GRA), costante (.), sforzo di ricattura (Re).

Modelli	Sopravvivenza	Ricattura	AICc	$\Delta$ AICc	AICc w	Devianza	N Par
1	$\phi_J$ (ARA + ART = GRA+ t + Age), $\phi_A$ . (ARA + ART = GRA)	$p_J$ (Re) $p_A$ (Re)	1772.6	0	0.35	1732.2	20
2	$\phi_J$ (ARA + ART=GRA + t + Age + Cs), $\phi_A$ . (ARA + ART = GRA)	$p_J$ (Re) $p_A$ (Re)	1773.9	1.36	0.18	1731.5	21
3	$\phi_J$ (ARA + ART + GRA + t + Age), $\phi_A$ . (ARA + ART = GRA)	$p_J$ (Re) $p_A$ (Re)	1774.4	1.88	0.14	1732.1	21
4	$\phi_J$ (ARA+ ART = GRA + t + Age + Cs), $\phi_A$ . (ARA + ART = GRA +Cs)	$p_J$ (Re) $p_A$ (Re)	1774.8	2.23	0.11	1730.4	22
5	$\phi_J$ (ARA + ART+ GRA + t + Age), $\phi_A$ . (ARA+ ART + GRA)	$p_J$ (Re) $p_A$ (Re)	1775.4	2.88	0.08	1731.0	22
6	$\phi_J$ (ARA = ART = GRA + t + Age), $\phi_A$ . (ARA + ART = GRA)	$p_J$ (Re) $p_A$ (Re)	1776.8	4.22	0.04	1738.5	19
7	$\phi_J$ (ARA = GRA+ART + t + Age), $\phi_A$ . (ARA+ ART = GRA)	$p_J$ (Re) $p_A$ (Re)	1776.8	4.24	0.04	1736.5	20
8	$\phi_J$ (ARA = ART + GRA + t + Age), $\phi_A$ . (ARA + ART = GRA)	$p_J$ (Re) $p_A$ (Re)	1777.7	5.11	0.03	1737.3	20
9	$\phi_J$ (ARA = ART = GRA + t +Age), $\phi_A$ . (ARA + ART + GRA)	$p_J$ (Re) $p_A$ (Re)	1777.8	5.21	0.03	1737.4	20
10	$\phi_J$ (ARA = GRA +ART + t + Age), $\phi_A$ . (ARA + ARA = GRA)	$p_J$ (Re) $p_A$ (Re)	1787.5	14.89	0	1747.1	20

Gli ultimi due habitat presentavano gli stessi effetti sulla sopravvivenza dei giovani e degli adulti e sono stati trattati insieme nelle analisi successive. La probabilità di sopravvivenza media degli adulti è stata di  $0.30 \pm 0.08$  nelle colonie circondate da arato, di  $0.75 \pm 0.07$  in carciofeto, e di  $0.66 \pm 0.07$  in colonie circondate da incolto. Similmente, la probabilità di sopravvivenza dei giovani è stata più bassa nelle colonie circondate da arato ( $0.13 \pm 0.05$ ) rispetto al carciofeto ( $0.23 \pm 0.07$ ) e all'incolto ( $0.21 \pm 0.07$ ; Fig. 1, Appendice 3).

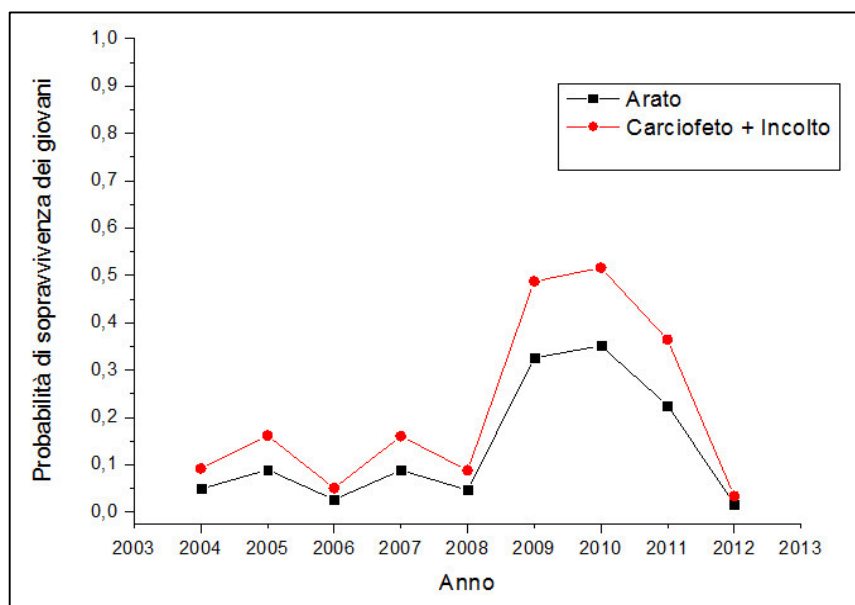


Fig. 1. Probabilità di sopravvivenza dei giovani di *Grillaia* nella Piana di Gela in relazione all'anno e all'habitat.

Nel caso dei giovani, i modelli in Tabella 1 includono un effetto dell'anno e dell'età insieme all'habitat. Inoltre, il secondo modello include anche un effetto positivo della dimensione della colonia sulla loro sopravvivenza ( $w = 0.29$ , predittore lineare:  $0.012 \pm 0.14$  dal modello 2, Fig. 2, Appendice 3).

Per quanto riguarda la probabilità di ricattura, gli adulti avevano una probabilità di essere riletti/ricatturati quasi tre volte superiore ( $0.18 \pm 0.04$ ) a quella dei giovani ( $0.07 \pm 0.02$ ).

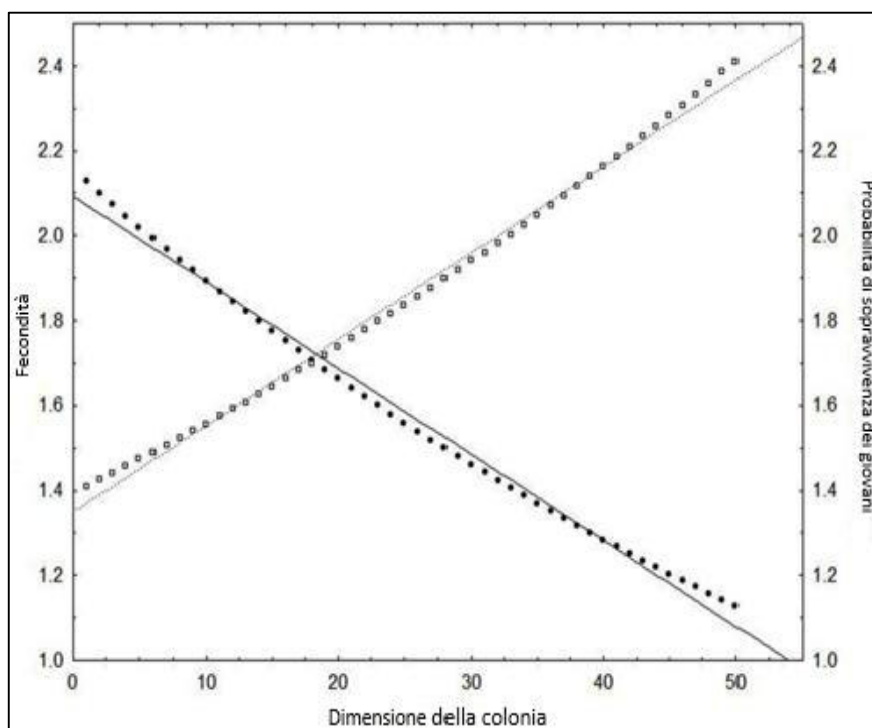


Fig. 2. Relazione tra la dimensione della colonia e la probabilità di sopravvivenza dei giovani (Modello 2, Tabella 1,  $N = 2103$ , punti neri) e la fecondità (Modello 1, Tabella 2,  $N=1001$ , punti bianchi).

### Fecondità

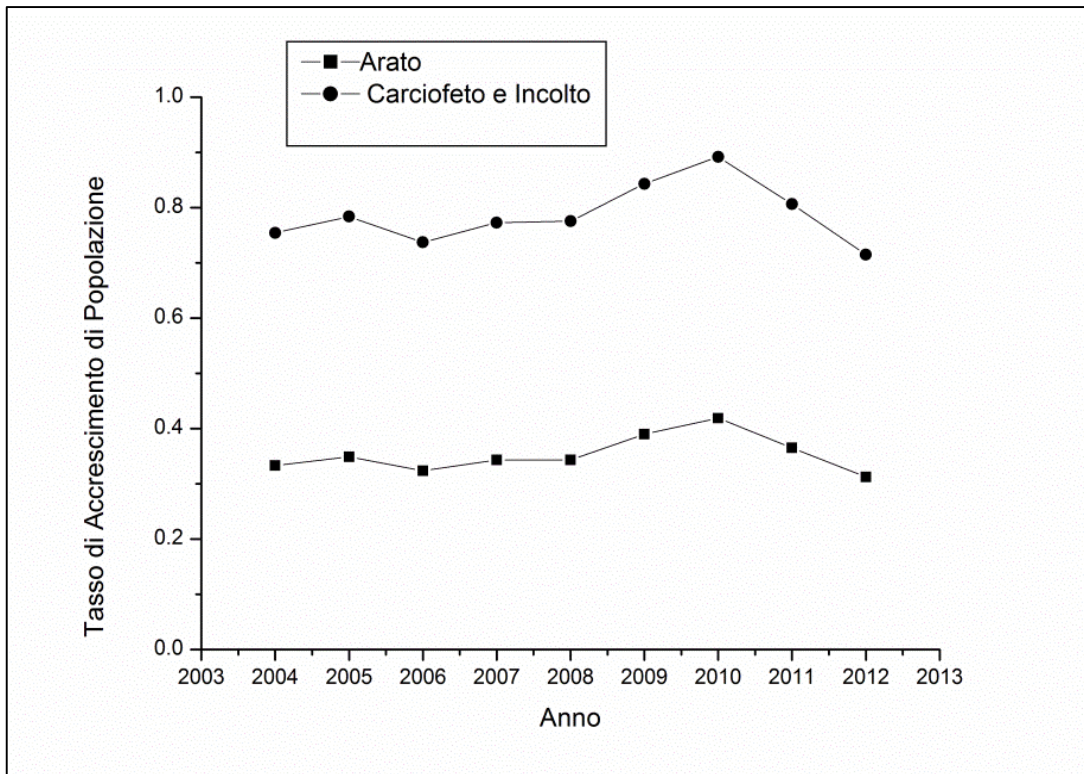
Nell'analisi sulla fecondità, il modello migliore prevede un effetto significativo dell'anno con una diminuzione del numero di pulcini da  $3.5 \pm 0.19$  nel 2004 a  $1.4 \pm 0.10$  nel 2012. Contrariamente all'analisi di sopravvivenza, l'effetto dell'habitat sul numero di pulcini involati non è risultato significativo e il modello migliore con l'AICc più basso (Modello 1, Tabella 2, Appendice 3) spiega la fecondità esclusivamente in funzione della dimensione della colonia (Fig. 2, Tabella 2, Appendice 3). Nell'area di studio, una dimensione della colonia di circa 18-20 coppie risulterebbe ottimale per raggiungere un compromesso tra fecondità e sopravvivenza dei giovani.

**Tabella 2** Risultati del GLMM in cui sono stati testati gli effetti della dimensione della colonia, dell'habitat e dell'anno sulla fecondità ( $n = 1001$  nidi). In grassetto il modello con il valore di AIC più basso. La colonia è stata inserita come fattore random. L'effetto interattivo è stato indicato con \* e l'effetto additivo con +; N Par = numero di parametri nel modello.

Rank	Modelli	AIC	$\Delta$ AIC	AIC w	N Par
<b>1</b>	<b>Fecondità ~ Anno + Dimensione colonia</b>	<b>3679.5</b>	<b>0</b>	<b>0.619</b>	<b>2</b>
	Fecondità ~ Anno + Dimensione colonia *				
2	Habitat	3681.0	1.5	0.293	3
	Fecondità ~ Anno + Dimensione colonia +				
3	Habitat	3683.4	3.9	0.088	3
4	Fecondità ~ Habitat + Anno	3696.9	17.4	0.000	2
5	Fecondità ~ Anno	3793.4	113.9	0.000	1
6	Fecondità ~ Dimensione colonia	3848.4	168.9	0.000	1
7	Fecondità ~ Habitat + Dimensione colonia	3851.6	172.1	0.000	2
8	Fecondità ~ Habitat	3884.4	204.9	0.000	1

### Modello di popolazione

Come detto precedentemente, le colonie circondate da incolto e carciofeto sono state trattate insieme per il calcolo del tasso di accrescimento di popolazione. Il tasso di accrescimento di popolazione ( $\lambda$ ) per le colonie in arato è stato di  $0.38 \pm 0.01$ , mentre per le colonie in carciofeto e incolto è stato di  $0.77 \pm 0.02$  (Fig. 3, Appendice 3).



*Fig. 3. Tasso di accrescimento della popolazione di Grillaio nel 2004-2012 (con eccezione del 2008) per gli habitat carciofeto, incolto e arato.*

L'analisi di sensibilità ed elasticità ha indicato che il tasso di accrescimento della popolazione risultava maggiormente sensibile alla sopravvivenza degli adulti seguita da quella dei giovani in tutti e tre gli habitat (Tabella 3).

**Tabella 3** Sensibilità ed elasticità del tasso di accrescimento della popolazione alle differenti componenti del modello demografico nei tre differenti habitat.

	<b>Definizione</b>	<b>Sensibilità</b>	<b>Elasticità</b>
<b>A) Arato</b>			
Fecondità giovani	<i>COFSO</i>	0.034	<0.001
Fecondità adulti	<i>CFSad</i>	0.249	0.140
Probabilità sopravvivenza giovani	<i>SO</i>	0.597	0.141
Probabilità sopravvivenza subadulti	<i>Ssub</i>	0.096	0.140
Probabilità di sopravvivenza adulti	<i>Sad</i>	0.717	0.576
<b>B) Carciofeto e Incolto</b>			
Fecondità giovani	<i>COFSO</i>	0.014	<0.001
Fecondità adulti	<i>CFSad</i>	0.116	0.074
Probabilità sopravvivenza giovani	<i>SO</i>	0.396	0.075
Probabilità sopravvivenza subadulti	<i>Ssub</i>	0.103	0.074
Probabilità di sopravvivenza adulti	<i>Sad</i>	0.851	0.776

## Discussione

In questo capitolo i dati ottenuti dalle riletture e ricatture degli individui sono stati utilizzati per identificare gli effetti dell'uso del suolo sulla probabilità di sopravvivenza e



fecondità del Grillaio. Sia la sopravvivenza che la probabilità di ricattura cambiano positivamente con l'età (si veda anche Prugnolle et al., 2003). Questo è probabilmente dovuto a un accesso alla riproduzione dipendente dall'età (Serrano & Tella, 2007), e dall'effetto delle piogge annuali nelle aree di svernamento africane che determinano una mortalità età-dipendente (Minhoub et al., 2010).

### **Effetto della dimensione della colonia sulla demografia del Grillaio**

La socialità negli uccelli è caratterizzata da un complesso pattern di costi e benefici (Danchin & Wagner, 1997; Di Maggio et al., 2013), il cui bilanciamento determina la variazione della dimensione della colonia (Brown et al., 2000). I miei risultati confermano il ruolo importante della dimensione della colonia nell'influenzare le dinamiche di popolazione del Grillaio, tipico uccello coloniale pseudosteppico.

I Grillai che vivono in grandi colonie acquisiscono dei benefici che superano i costi dell'aumento della competizione delle risorse (Bonal & Aparicio, 2008) e dell'aumento del rischio di trasmissione di parassiti (Serrano et al., 2004). Tra i benefici vediamo la riduzione del rischio di predazione (Serrano et al., 2005) e la riduzione dell'investimento individuale nella vigilanza (Campobello et al., 2012). Inoltre la dimensione della colonia è in grado di regolare i meccanismi di dispersione in cui il numero di conspecifici viene utilizzato come indicatore della qualità delle colonie (Serrano et al., 2001; Serrano & Tella, 2003).

Pressioni selettive opposte agiscono per esempio, nelle Sterne Comuni, *Sterna hirundo*, dove le colonie di maggiori dimensioni promuovono una elevata sopravvivenza ma riducono la qualità dei pulcini (Minias et al., 2015). Analogamente, è stato identificato un effetto opposto della dimensione della colonia sulla sopravvivenza dei giovani Grillai e sulla fecondità. Nei giovani, la dimensione della colonia determina un effetto positivo sulla sopravvivenza; nonostante ciò, il numero di conspecifici ha un effetto negativo sulla

fecondità con il numero di pulcini involati che diminuisce nelle colonie di grandi dimensioni. I miei risultati indicano un compromesso tra la probabilità di sopravvivenza e la fecondità, con un ridotto numero di pulcini ma di elevata qualità (i.e. con un vantaggio nella sopravvivenza) nelle grandi colonie. E' stato inoltre possibile stabilire un valore medio di dimensione della colonia (i.e.18-20 coppie) che rappresenta un buon compromesso fra fecondità e sopravvivenza e che potrà essere usato come baseline per esperimenti futuri.

### **Effetto dell'uso del suolo sulla demografia del Grillaio**

In questo studio l'uso del suolo ha un effetto molto forte nel determinare la probabilità di sopravvivenza degli adulti e il tasso di accrescimento della popolazione. Gli adulti che vivevano in colonie circondate da incolto e carciofeto avevano il 50% di probabilità in più di sopravvivere rispetto ai conspecifici che vivevano in colonie circondate da arato. I campi di carciofi e gli incolti hanno caratteristiche molto diverse tra loro ma determinano la stessa sopravvivenza degli adulti. Gli incolti, inclusi i margini e i pascoli, sono tipici elementi dell'agricoltura tradizionale estensiva, particolarmente importanti per i Grillai (Franco et al., 2004) e per la fauna in generale (Moreira et al., 2005; Zamora et al., 2007).

Al contrario, i campi di carciofo sono una coltura tipica dell'area di studio, e rappresenta un habitat di foraggiamento inusuale per i Grillai (García et al., 2006; Catry et al., 2014). Le dinamiche temporali di coltivazione del carciofo lo rendono probabilmente idoneo per il Grillaio. Durante l'inverno, quando i Grillai sono assenti dall'area, i carciofi sono caratterizzati da una intensa attività antropica relativa alla preparazione del campo, all'impianto dei carciofi e all'uso di fertilizzanti e biocidi (Lo Giudice et al., 2014). I campi vengono poi abbandonati a fine aprile dopo la raccolta delle piante e successivamente usati dai Grillai come terreni di caccia.

Al contrario, i campi di cereali determinavano la più bassa sopravvivenza dei Grillai, confermando la cattiva qualità di questo habitat. Questo è probabilmente dovuto all'altezza della copertura vegetazionale che determina un difficile accesso alle prede insieme con l'utilizzo di macchinari per la semina e l'aratura che contribuiscono a ridurre la biomassa presente nel terreno (Garcia et al., 2006; Catry et al., 2012). Solo durante la mietitura, i cereali rappresentano una buona area di foraggiamento a causa dell'aumento improvviso, ma di breve durata, della disponibilità di cibo (Catry et al., 2014).

### **Gestione e conservazione degli habitat agricoli**

I valori calcolati di sopravvivenza e fecondità nella Piana di Gela predicono un declino della popolazione. Come suggerito già da Hiraldo et al. (1996), l'andamento demografico del Grillaio è guidato dalla classe degli adulti. Di conseguenza, le azioni di conservazione che si basano sui fattori che determinano la sopravvivenza degli adulti sarebbero le più mirate per una corretta gestione della popolazione (Ehrlén et al., 2001; Sarà et al., 2014). La sopravvivenza degli adulti nell'incolto e nel carciofeto (0.66-0.75) assume valori comparabili con le altre popolazioni europee di Grillaio (0.67-0.72: Hiraldo et al., 1996; Prugnolle et al., 2003; Serrano et al., 2005). Al contrario, la sopravvivenza degli adulti nelle colonie circondate da arato (0.30) è la più bassa finora riscontrata nella specie. Inoltre, il tasso di accrescimento di popolazione indica un trend negativo di tutta la popolazione in ogni habitat, sebbene più marcato nell'arato.

Di conseguenza, la strategia di conservazione più efficace dovrebbe agire sulle cause dirette della mortalità degli adulti, ritornando a pratiche agricole estensive come quelle osservate all'inizio dello studio. In aggiunta, dovrebbero essere considerati gli effetti positivi di colture non tradizionali come il carciofo nella Piana di Gela o l'alfalfa (*Medicago sativa*) in Spagna (Ursua et al., 2005). Queste azioni di conservazione

dovrebbero essere comprese in una AES in modo da ridurre l'intensificazione agricola e il disturbo antropico e aumentare l'eterogeneità degli habitat.

## **Bibliografia**

- Baldi, A., Batary, P., Kleijn, D. (2013) Effects of grazing and biogeographic regions on grassland biodiversity in Hungary – analysing assemblages of 1200 species. *Agricultural Ecosystems and Environment* 166, 28-34.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker B. (2013) lme4: Linear-mixed Effects Models Using S4 Classes. Available at: <http://cran.r-project.org/package=lme4>.
- Berg, A., Wretenberg, J., Zmihorski, M., Hiron, M., Pärt, T. (2015) Linking occurrence and changes in local abundance of farmland bird species to landscape composition and land-use changes. – *Agricultural Ecosystems and Environment* 204, 1-7.
- Bonal, R., Aparicio, J.M. (2008) Evidence of prey depletion around lesser kestrel *Falco naumanni* colonies and its short term negative consequences. *Journal of Avian Biology* 39,189-197.
- Brambilla, M., Guidali, F., Negri, I. (2008) The importance of an agricultural mosaic for Cirl Buntings *Emberiza cirlus* in Italy. *Ibis* 150, 628-632.
- Brown, C.R , Brown, M.B.B., Danchin, E. (2000) Breeding habitat selection in cliff swallows: the effect of conspecific reproductive success on colony choice. *Journal of Animal Ecology* 69, 133-142.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer Verlag.

- Burnham, K.P., Anderson, D.R., White, G.C., Brownie, C., Pollock, K.H. (1987) Design and analysis of fish survival experiments based on capture-release. American Fishery Society Monograph 5, 1-437.
- Bustamante, J. 1997. Predictive models for lesser kestrel *Falco naumanni* distribution, abundance and extinction in southern Spain. Biological Conservation 80, 153-160.
- Butler, S. J., Boccaccio, L., Gregory, R. D., Vorisek, P., Norris, K. (2010) Quantifying the impact of land-use change on European farmland bird populations. Agricultural Ecosystems and Environment 137, 348-357.
- Campobello, D., Sarà, M., Hare, J.F. (2012) Under my wing: lesser kestrels and jackdaws derive reciprocal benefits in mixed species colonies. Behavioural Ecology 23, 425-433.
- Caswell, H. (2001) Matrix population models: Construction, analysis, and interpretation. Sinauer Associates.
- Catry, I., Amano, T., Franco, A.M.A., Sutherland, W.J. (2012) Influence of spatial and temporal dynamics of agricultural practices on the lesser kestrel. Journal of Applied Ecology 49, 99-108.
- Catry, I., Franco, A.M.A., Moreira, F. (2014) Easy but ephemeral food: exploring the trade-offs of agricultural practices in the foraging decisions of lesser kestrels on farmland. Bird Study 1, 1-10.
- Chiatante, G., Brambilla, M., Bogliani, G. (2014) Spatially explicit conservation issues for threatened bird species in Mediterranean farmland landscapes. Journal for Nature Conservation 22, 103-112.

- Choquet, R., Lebreton, J.D., Gimenez, O., Reboulet, A.M., Pradel, R. (2009) U-CARE: utilities for performing goodness of fit tests and manipulating capture-recapture data. *Ecography* 32, 1071–1074.
- Danchin E., Wagner R.H. (1997) The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends Ecology and Evolution* 12,342-347.
- Donald, P.F., Green, R.E., Heath, M.F. (2001) Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings Royal Society London B.* 268, 25-29.
- Ehrlén, J., van Groenendael, J., de Kroon, H. (2001) Reliability of elasticity analysis: reply to Mills et al., *Conservation Biology* 15, 278-280.
- Franco, A.M.A., Catry, I., Sutherland, W.J., Palmeirim, J. (2004) Do different habitat preference methods produce the same conservation recommendations for lesser kestrels? *Animal Conservation* 7, 291-300.
- García, J. T., Morales, M. B., Martínez, J., Iglesias, L., García de la Morena, E., Suárez, F., Viñuela, J. (2006) Foraging activity and use of space by lesser kestrel *Falco naumanni* in relation to agrarian management in central Spain. *Bird Conservation International* 16, 83-95.
- González-Estébanez, F.J., García-Tejero, S., Mateo-Tomás, P., Olea, P.P. (2011) Effects of irrigation and landscape heterogeneity on butterfly diversity in Mediterranean farmlands. *Agricultural Ecosystems and Environment* 144, 262-270.
- Grueber, C.E., Laws, R.J., Nakagawa, S., Jamieson, I.G. (2011) Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology* 24, 699-711.

- Hiraldo, F., Negro, J.J., Donázar, J.A., Gaona, P. (1996) A demographic model for a population of the endangered lesser kestrel in southern Spain. *Journal of Animal Ecology* 33, 1085-1093.
- Lane, S.J., Alonso, J.C., Martin, C.A., (2001) Habitat preferences of great bustard *Otis tarda* flocks in the arable steppes of central Spain: are potentially suitable areas unoccupied? *Journal of Applied Ecology* 38, 193-203.
- Lo Giudice, A., Mbohwa, C., Clasadonte, M.T., Ingraio, C. (2014) Life Cycle Assessment Interpretation and Improvement of the Sicilian Artichokes Production. *International Journal of Environmental Research* 8, 305-316.
- McCullagh, P., Searle, S.R. (2000) *Generalized Linear and Mixed Models*. Wiley-Interscience.
- Milligan, G.W., Cooper, M.C. (1988) A study of standardization of variables in cluster analysis. *Journal of Classification* 5, 181-204.
- Mihoub, J., Gimenez O., Pilard, P., Sarrazin, F. (2010) Challenging conservation of migratory species: Sahelian rainfalls drive first-year survival of the vulnerable Lesser Kestrel *Falco naumanni*. *Biological Conservation* 143, 839-847.
- Minias, P., Włodarczyk, R., Janiszewski, T. (2015) Opposing selective pressures may act on the colony size in a waterbird species. *Evolutionary Ecology* 29, 283-297.
- Moreira, F., Beja, P., Morgado, R., Reino, L., Gordinho, L., Delgado, A., Borralho, R. (2005) Effects of field management and landscape context on grassland wintering birds in Southern Portugal. *Agricultural Ecosystems and Environment* 109, 59-74.

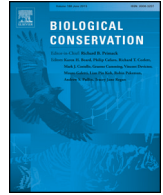
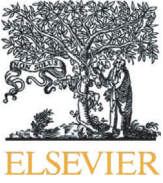
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities *Nature* 403, 853-858.
- Pe'er, G., Dicks, L.V., Visconti, P., Arlettaz, R., Báldi, A., Benton, T.G., Collins, S., Dieterich, M., Gregory, R.D., Hartig, F., Henle, K., Hobson, P. R., Kleijn, D., Neumann, R.K., Robijns, T., Schmidt, J., Shwartz, A., Sutherland, W.J., Turbe, A., Wulf, F., Scott, A.V. (2014) EU agricultural reform fails on biodiversity. *Science* 344, 6188.
- Prugnolle, F., Pilard, P., Brun, L., Tavecchia, G. (2003) First-year and adult survival of the endangered lesser kestrel *Falco naumanni* in southern France. *Bird Study* 50, 68-72.
- R Development Core Team (2011) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rodríguez, C., Bustamante, J. (2003) The effect of weather on lesser kestrel breeding success: can climate change explain historical population declines? –*Journal of Animal Ecology* 72, 793-810.
- Rodríguez, C., Johst, K., Bustamante, J. (2006) How do crop types influence breeding success in lesser kestrels through prey quality and availability? A modelling approach. *Journal of Applied Ecology* 43, 587-597.
- Sarà, M. (2010) Climate and land-use changes as determinants of lesser kestrel *Falco naumanni* abundance in Mediterranean cereal steppes (Sicily). *Ardeola* 57, 3-22.
- Sarà, M., Campobello, D., Zanca L., Massa B. (2014) Food for flight: pre-migratory dynamics of the lesser kestrel *Falco naumanni*. *Bird Study* 61, 29-41.



- Serrano, D., Tella, J.L., Forero, M.G., Donázar J.A. (2001) Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: individual experience vs. conspecific cues. *Journal of Animal Ecology* 70, 568-578.
- Serrano, D., Forero, M.G., Donázar, J.A., Tella, J.L. (2004) The role of dispersal and conspecific cues on breeding site selection and colony dynamics of lesser kestrels. *Ecology* 85, 3438-3447.
- Serrano, D., Oro, D., Ursua, E., Tella, J.L. (2005) Colony size selection determines adult survival and dispersal preferences: Allee effects in a colonial bird. *American Naturalist* 166, 22-31.
- Serrano, D., Tella, J.L. (2003) Dispersal within a spatially structured population of lesser kestrels: the role of spatial isolation and conspecific attraction. *Journal of Animal Ecology* 72, 400-410.
- Serrano, D., Tella, J.L. (2007) The Role of Despotism and Heritability in Determining Settlement Patterns in the Colonial Lesser Kestrel. *American Naturalist* 169, 53-67.
- Symonds, M.R.E., Moussalli, A. (2011) A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's Information Criterion. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 65, 13-21.
- Sirami, C., Brotons, L., Burfield, I., Fonderflick, J., Martin, J. L. (2008) Is land abandonment having an impact on biodiversity? A meta-analytical approach to bird distribution changes in the north-western Mediterranean. *Biological Conservation* 141, 450-459.

- Sokos, C.K., Mamolos, A. P., Kalburtji, K.L., Birtsas, P.K. (2013) Farming and wildlife in Mediterranean agroecosystems. *Journal for Nature Conservation* 21, 81-92.
- Soliveres, S., García-Palacios, P., Castillo-Monroy, A.P., Maestre, F.T., Escudero, A., Valladares, F. (2011) Temporal dynamics of herbivory and water availability interactively modulate the outcome of a grass-shrub interaction in a semi-arid ecosystem. *Oikos* 120, 710-719.
- Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzog, I., van Doorn, A., de Snoo, G.R., Rakosy, L., Ramwell, C., (2009) Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – a review. *Journal of Environmental Management* 91, 22-46.
- Stubben, C.J., Milligan, B.G. (2007) Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software* 22, 1-23.
- Tavecchia, G., Minguéz, E., De León, A., Louzao, M., Oro, D. (2008) Living close, doing differently: small-scale asynchrony in demography of two species of seabirds. *Ecology* 89, 77-85.
- Ursua, E., Serrano, D., Tella, J.L. (2005) Does land irrigation actually reduce foraging habitat for breeding lesser kestrels? The role of crop types. *Biological Conservation* 122, 643-648.
- White, G.C., Burnham, K.P. (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46, 120-129.
- Zamora, J., Verdù, J.R., Galante, E. (2007) Species richness in Mediterranean agroecosystems: spatial and temporal analysis for biodiversity conservation. *Biological Conservation* 134, 113-121.

Zuur, A.F., Hilbe, J. M., Ieno, E. (2013) A Beginner's Guide to GLM and GLMM with R: a frequentist and Bayesian perspective for ecologists. Highland Statistics.



# Habitat- and density-dependent demography of a colonial raptor in Mediterranean agro-ecosystems



Rosanna Di Maggio<sup>a,\*</sup>, Daniela Campobello<sup>a</sup>, Giacomo Tavecchia<sup>b</sup>, Maurizio Sarà<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Section of Animal Biology, Dept. STEBICEF – University of Palermo, Via Archirafi 18, Palermo, Italy

<sup>b</sup> Population Ecology Group, IMEDEA (CSIC-UIB), c. M. Marquès 21, 07190 Esporles, Spain

## ARTICLE INFO

### Article history:

Received 12 April 2015

Received in revised form 31 October 2015

Accepted 11 November 2015

Available online xxxx

### Keywords:

Agricultural intensification

Capture–recapture model

Colony size

Farmland birds

Land-use

Lesser kestrel

## ABSTRACT

Agricultural intensification is considered the major cause of decline in farmland bird populations, especially in the Mediterranean region. Food shortage increased by the interaction between agricultural intensification and density-dependent mechanisms could influence the population dynamics of colonial birds. We used demographic data on lesser kestrels (*Falco naumanni*), a key species of Mediterranean pseudo-steppes, to understand the importance of land-use changes and density-dependent mechanisms in the light of its fluctuating conservation status in the Western Palearctic. Our analysis indicated an important influence of land uses (artichokes, arable and grassland fields) and colony size on kestrel survival rates. The strong habitat effect revealed the unsuitability of intensive arable lands with respect to extensive grasslands for lesser kestrels. Notably, artichokes, a winter-intensive crop, proved to be a high-quality habitat as they were associated with survival values equal to those of grassland. This is likely due to prey availability and reveals that non-traditional crops may provide suitable habitats for lesser kestrels. Information theory gave strong support to the negative influence of colony size on fecundity, albeit a small one, for its positive effect on survival probability. The estimated population growth rate was negative for all three habitats, indicating a decline over time and urging conservation actions in all of the areas studied. This decline was much higher in colonies surrounded by arable fields. In sensitivity analyses,  $\lambda$  indicated that adult survival was the parameter with the greatest effect on population growth, followed by survival of fledglings and fecundity. Our study showed how the costs and benefits of group living interact with agricultural intensification to drive species demography. In addition, we integrated significant information on one of the largest lesser kestrel populations to fine tune the most effective conservation strategy to prevent the collapse of the species in a relevant part of its range.

© 2015 Elsevier Ltd. All rights reserved.

## 1. Introduction

The polarization of agriculture, with the intensification of farming practices in flat and coastal areas and the abandonment of less productive and marginal lands, is causing great landscape changes on a global scale (Donald et al., 2001; Baldi et al., 2013; Pe'er et al., 2014). This polarization is promoting wildlife-unfriendly farming systems (Brambilla et al., 2008), with a consequent loss of biodiversity in Europe, especially in regard to farmland birds (Butler et al., 2010; Sokos et al., 2013; Berg et al., 2015). Common Agricultural Policy (CAP) through the agri-environmental schemes (AES) provides the major mechanisms to support conservation actions in agro-ecosystems and faces the challenges of the expansion of the EU common market (Stoate et al., 2009; Sokos et al., 2013). Even if the EU recognizes biodiversity as a priority and modifies agricultural policies to stop and reverse the biodiversity loss (European Commission, 2006), agricultural intensification is still an

ongoing process. The reformed CAP for 2014–20 provided new environmental prescriptions such as organic farming and protection of traditional rural landscape, which have been argued to be too weak to benefit biodiversity (Pe'er et al., 2014).

Dramatic modifications occurred in Mediterranean pseudo-steppes, a global biodiversity hotspot (Myers et al., 2000), such as the reduction in fallow land and field margins, removal of semi-natural patches, increase in irrigated lands, and abuse of biocides, all of which seem to contribute to the decline of farmland birds and other wildlife (Sirami et al., 2008; Gonzalez-Estebanez et al., 2011; Sokos et al., 2013; Chiantante et al., 2014).

It has been suggested that avian species breeding in pseudo-steppes and aggregating in breeding colonies would suffer the most from the current intensification of farming practices (Lane et al., 2001; Catry et al., 2012). The causal link between the decline of such avian species and agricultural changes has been proposed to operate via density-dependent mechanisms, where colony size plays a crucial role (Rodríguez et al., 2006). In many cases, spatial arrangement between food and nest-site availability determines the number of breeders within colonies, i.e. colony size (Rodríguez et al., 2006). Moreover, food

\* Corresponding author.

E-mail address: [rosannadimaggio@gmail.com](mailto:rosannadimaggio@gmail.com) (R. Di Maggio).

depletion due to intraspecific competition, a density-dependent mechanism, regulates colony size and, ultimately, the population growth rate (Lewis et al., 2001; Forero et al., 2002). It is thus likely that agricultural intensification would exacerbate density-dependent effects, so we might expect large colonies, characterized by higher food demand and increased levels of agonistic interactions (Serrano and Tella, 2007), to be more vulnerable to food depletion when placed in fast changing agro-ecosystems. In other words, the relationship between agricultural changes and colony size may have serious implications, still poorly known, for the understanding of population dynamics in colonial birds living in a pseudo-steppe habitat.

Here, we investigate how different agricultural habitats and colony sizes may drive the demography of the colonial lesser kestrel *Falco naumanni*, breeding in a pseudo-steppe of southern Italy. The lesser kestrel is an appropriate model for the study of species–habitat relationships because of its role as biological indicator for the monitoring of population dynamics of pseudo-steppe avian species (Bustamante, 1997). The demography of lesser kestrel populations was first investigated in Spain (Hiraldó et al., 1996) with the aim of estimating the probability of species extinction and evaluating different management actions. Monitoring lesser kestrel populations beyond the Iberian peninsula might provide further indications for preserving steppe wildlife and setting management strategies applicable not only on the local but also on the regional scale within Europe (Kolb, 2000; Sarà, 2010). The species has recently been downgraded from the ‘Vulnerable’ to the ‘Least Concern’ IUCN category (Iñigo and Barov, 2011) but population trends are highly variable across its range, including local cases of population decline (Iñigo and Barov, 2011). In reality, where management measures were applied, the lesser kestrel has improved its conservation status (Catry et al., 2012), while in areas of the Palearctic range (e.g. Italy), without effective conservation strategies, populations are fluctuating (Sarà, 2010). To allow full conservation recovery across the range, it would be necessary to identify, assess, and ultimately prevent the factors affecting the lesser kestrel’s fluctuating demography, especially in rapidly human-altered environments and in the light of the six-year reporting cycle under Article 12 of the Birds Directive 2009/147/EC and the 2020 review of the European lesser kestrel Action Plan.

In this study, we aimed to i) quantify the effect of land uses on fecundity and survival probability, and its potential interaction with colony size; ii) identify which demographic component was more important in determining the population growth rate; and iii) provide conservation guidelines to improve habitat suitability for one of the largest Italian populations of lesser kestrels.

Lesser kestrels tend to forage close to the breeding colony (García et al., 2006). As a consequence, we expect a direct influence of habitat around the colonies on survival and fecundity. In particular, we expect both parameters to be higher in territories characterized by extensive agriculture with expected high food availability (García et al., 2006). Previous works have found higher survival probability in large colonies compared with medium or small ones and concluded that colony size was the causative factor (see, for example, Serrano et al., 2005). Because for a given colony size, per capita food availability would depend on the total amount of resources, we also explored the simultaneous effect of colony size, habitat type and their interaction, i.e. the relative effect of colony size according to the habitat considered.

## 2. Methods

### 2.1. Study species and data collection

The lesser kestrel is a small raptor that lives in pseudo-steppes of the Western Palearctic and spends the winter in West Africa (Iñigo and Barov, 2011). It is a facultative colonial species that usually breeds in association with jackdaws *Corvus monedula* and rock pigeons *Columba livia* (Campobello et al., 2012, 2015). From spring to summer between

2004 and 2012 (with the exception of 2008), an average of  $14 \pm 4$  (range 8–24;  $N = 28$ ) colonies per year were visited in an area of 474 km<sup>2</sup> corresponding to the Gela Plain in southern Sicily (Italy, 37° 07′ N, 14° 19′ E). The Gela Plain hosts one of the most important lesser kestrel breeding populations in Italy, with colony sizes ranging from 1 to 45 pairs (Sarà et al., 2012). Since the 1950s, the human population has shifted from the villages to the main two cities in the area, and the rural past of the Gela Plain is characterized by several farmhouses and rural buildings, partially destroyed or abandoned, that currently host 84% of the lesser kestrel colonies occurring in the area (the remaining 16% nesting in cliffs; Sarà, 2010). We defined a breeding colony as a man-made building with at least one pair of kestrels performing some reproductive behavior at the site (i.e. a male delivering prey to a female, copulation or inspection of nest chambers) (Di Maggio et al., 2013; 2014). Visits to the colonies were conducted periodically, at the time of site occupation and egg-laying (April–May), incubation and hatching (May–June), and fledging (June–July). During these visits, we captured breeding adults in accessible nests, recorded reproductive parameters, and ringed nestlings using metal and darvic rings with unique alphanumeric codes. We carefully inspected colony buildings looking for dead birds, and checked their sex, age, and whenever possible, causes of death. During the same periods, 2 to 4 experienced observers conducted resighting sessions of one hour per colony with 20 × 60 spotting scopes to check lesser kestrels marked in previous years. Every year, the same observers conducted two to three resighting sessions per month in three roosts (one on a pine-tree, two on electric pylons) where most of the population gathered at night. Birds at the roosts were neither breeding juveniles of the past year nor breeding adults. Double records of the same birds, in the roost and at the colony, proved that many breeders spent the night outside of their colony. Adults were also observed there after having failed to reproduce (M. Sarà, unpublished results). We recorded the sampling effort as the number of days spent in the field per year, and used this covariate as a predictor of resighting probability. Since our data encompass both physical recaptures and resighting of individuals, we addressed them with the general term of ‘encounters’ (Serrano et al., 2005).

### 2.2. Habitat types

The Gela Plain, due to limited precipitation (350 mm/yr), is composed of a mosaic of pseudo-steppes dominated by artichoke fields (*Cynara* spp.), in rotation with wheat (*Triticum* spp.) and leguminous cultivations (80.9%, Triolo et al., 2011). The rest of the area contains pastures and xeric vegetation, predominantly graminaceous plants and Mediterranean shrubs (*Stipa capensis* and *Hyparrhenia hirta*; 10.7%) and small artificial Eucalyptus and pine stands (3.7%; Sarà et al., 2012). Previous landscape analysis revealed a strong decrease in Mediterranean shrublands and grasslands from 1867 to 2000, replaced by arable lands, vineyards and greenhouses (Russo et al., 2009). Historically, the cultivation of cotton was predominant in the area until the latter half of the past century when it was gradually replaced by artichokes in the 1960s–80s. Today, agricultural intensification is increasingly changing the core area of the Gela Plain with irrigated crops implanted after the artichoke harvest. Nonetheless, the Gela Plain includes a Special Protection Area (SPA, ITA050001) and a Site of Community Importance (SCI, ITA050011) and constitutes an Important Bird Area (IBA 166; Gariboldi et al., 2000). A Principal Component Analysis (PCA) was used to summarize the essential land-use characteristics within an area of radius 1 km around each colony (Bonai and Aparicio, 2008; online Appendix A1). Results indicated that the habitat surrounding the colonies was characterized by one of the three main habitat types (arable, artichoke or grassland (Table A1 and Fig. A1) and thus we assigned each colony to one of these habitats for survival and demographic modeling (Soliveres et al., 2011; Fig. A2). PCA was calculated using STATISTICA 8.0 ([www.statsoft.com](http://www.statsoft.com)).

### 2.3. Survival and recapture probabilities

Marked birds were encountered near (i.e. roosts) or within their breeding colonies. We coded these observations in encounter histories (Burnham et al., 1987), in which for each year after the marking a “1” coded for an encounter event and a “0” indicated when a given bird was not seen. We used capture–recapture models to estimate local survival ( $\varphi$ ) and recapture probabilities ( $p$ ), from these histories (Burnham et al., 1987). We sorted birds into six groups according to age at marking (two groups, originally marked as fledglings and breeding adults are hereafter referred to as juveniles and adults, ‘J’ and ‘A’ subscripts in model notation, respectively) and habitat at marking (three levels were obtained from the PCA: arable, artichoke and grassland, noted ‘ARA’, ‘ART’ and ‘GRA’ in model notation, respectively). For birds marked as juveniles, we also considered two age classes, 1 yr old and > 1 yr, noted ‘Age’ in model notation. A small quota (4.4% out of a total  $N = 2103$ ) of juveniles was observed later as breeders. Possible change in habitat across individual lifespan could be accommodated into a multisite/multistate framework (e.g. Tavecchia et al., 2002). However, our data was too sparse to apply this modeling framework; therefore, the habitat at marking assigned to juvenile birds represented their natal habitat. A total of 72.3% of birds marked as breeders was faithful to its breeding habitat. The low breeding dispersal is congruent with findings in other populations (cf. Serrano et al., 2001 in which 71.6% of breeding lesser kestrels were recruited into the same colony or settled in colonies within their previous foraging habitats). Moreover, no cases of adult emigration to neighboring populations were detected during the study period, in spite of specific monitoring of the colonies outside the Gela Plain. As most records come from birds remaining in the same breeding colony or habitat, we considered their habitat at marking only and we were confident that the relatively few known dispersal cases ignored here would not bias our results. In addition to the effect of age and habitat effects, we considered two continuous covariates as predictors of survival and recapture probabilities, respectively: i) colony size (‘Cs’ in model notation) used to assess the potential density-dependent effects, and defined as the sum of the breeding pairs occupying a colony in each year; and ii) resighting effort, expressed as the decimal logarithm of the number of days of observation or capture carried out each year at lesser kestrel colonies (‘Re’ in model notation), and used to assess the sampling effort. The analysis began with a goodness-of-fit test (GOF) of the general Cormack–Jolly–Seber model (CJS) with software U-CARE 2.3 (Choquet et al., 2009). The CJS model assumes all parameters to be time dependent, so we introduced a 9-level factor corresponding to the years of study and implemented it for birds marked as fledglings as well as for those marked as adults. The GOF test includes components sensitive to different sources of heterogeneity, such as age, presence of transient animals (Test 3SR) or trap-heterogeneity (Test 2CT; Tavecchia et al., 2008). We then considered a candidate set of a priori defined multiple models, that we simultaneously compared using model information theory (IT, Grueber et al., 2011). In particular, we used the Akaike Information Criterion corrected for small sample size (AICc; Burnham and Anderson, 2002) for ranking the models coming from the considered predictors of survival and recapture probabilities. The model with the lowest AICc value was considered to provide the best fit between model deviance and model complexity. Models differing by less than two AICc points were considered to receive nearly identical support from the data (Burnham and Anderson, 2002; Grueber et al., 2011). In addition to AICc values, we estimated model deviances for each model and predictor weights. The latter two estimated the relative importance of each variable in the model set, and were obtained by summing the AIC weights of all models in which a given variable appeared (Symonds and Moussalli, 2011). To account for model selection uncertainty, we calculated the weighted average and the standard errors of parameter estimates by full-model averaging (Symonds and Moussalli, 2011). Model selection, parameter estimate, model deviance, AICc value, and

AIC weight were calculated using the program MARK 7.1 (White and Burnham, 1999).

Finally, only 10 of the 68 birds found dead ( $7.55 \pm 4.69$  per year, Table A2) were marked, so we were not able to correct for the recovery probability using capture–recapture–recovery methods (e.g. Tavecchia et al., 2012). Therefore, we investigated the relative importance of each cause of death conditional on the recovery event, i.e. using only birds that had been recovered. This conditional approach assumes that a dead bird is equally likely to be found regardless of the cause of death.

### 2.4. Fecundity

Breeding data were collected from 2004 to 2012 (except for 2008). Fecundity, i.e. the number of fledglings per nest, was modeled as a function of habitat (3-level factor), time (9-level factor) and colony size (covariate, ‘Cs’) using a Generalized Linear Mixed Model with a Poisson distribution (GLMM, McCullagh and Searle, 2000). As in survival modeling, we compared and selected models using the IT approach. GLMM was used to control for potential non-independence of data represented by fledglings and adults from the same nest and/or colony (Millar and Anderson, 2004; Zuur et al., 2013). To select which effect to include in the random part of the model, we evaluated nest and colony identities, first taken alone and then together, in order to select the random effect with the lowest AIC (Krackow and Tkadlec, 2001); the latter proved to be colony identity. Once the random structure was set, we modeled the fixed part as a function of year, colony size and habitat type (Zuur et al., 2013). We conducted all fecundity analyses in R 3.0.2 (R Development Core Team, 2011) with the R package lme4 (Bates et al., 2013). Both fecundity (expressed as the N of fledglings) and survival (0–1 probability) varied with colony size (see results). Therefore, they were standardized to their range [variable value,  $v = (v - \min v) / (\max v - \min v)$ ] to allow direct comparison on the same scale of the colony size effect (Milligan and Cooper, 1988).

### 2.5. Population modeling

To estimate the expected population growth rate in each habitat, we slightly modified the age-structured population model formerly reported for the species by Hiraldo et al. (1996) and Rodríguez and Bustamante (2003) by considering a post-breeding census. The general formulation for the matrix projection model takes the following form:

$$N_{t+1} = \mathbf{M}N_t$$

where  $\mathbf{M}$  is the population projection matrix (Caswell, 2001, 2007) incorporating data on fecundity and survival probabilities of fledgling and older birds in a given habitat (Table A3).  $N_t$  is the vector with abundance of individuals in each class of the life-cycle ages at time  $t$ . The matrix  $\mathbf{M}$  contains the age- and habitat-dependent survival and fecundity parameters as estimated from individual life-history and colony monitoring (Supplementary material, Table A3). We assumed a balanced sex ratio at fledgling (Negro and Hiraldo, 1992) and included a parameter for the proportion of juveniles and adults that attempted to breed, ‘Co’ and ‘C’, respectively. These two parameters were estimated by raw data as in Hiraldo et al. (1996). For each habitat, we calculated the asymptotic population growth rate ( $\lambda$ ) as the maximum real eigenvalue of  $\mathbf{M}$ , the stable age distribution, and the sensitivity and elasticity of  $\lambda$  to variations in demographic rates (Caswell, 2001). The stable age distribution represented the numerical contribution in terms of individuals of each age class to the stable age. The sensitivity of  $\lambda$  indicates which demographic parameter has the largest impact on the growth rate of our study population, whereas the elasticity of  $\lambda$  estimates the effect of a proportional change in a key demographic parameter (i.e. vital rate) on the population growth rate (Caswell, 2001). Matrix population models were analyzed using the package popbio (Stubben and Milligan, 2007) for program R (R Development Core Team, 2011). All results



obtained from survival, fecundity and population modeling are given as mean ± standard error, unless otherwise indicated.

### 3. Results

#### 3.1. Habitat and colony size-dependent survival

We analyzed the encounter histories of 2103 lesser kestrels marked as fledglings (776 in colonies surrounded by arable fields, 548 by artichoke fields and 779 by grasslands) and 175 birds marked as adult breeders (75 in arable, 52 in artichoke and 48 in grassland colonies).

The result of the GOF test was not significant ( $GOF \chi^2 = 41.50, df = 73, p = 0.99$ ), meaning that our data met the general assumption of the CJS model. Three models ranked within the two points of AICc and were equally considered to give the best support to lesser kestrel survival. The first model showed a relatively high AICc weight (0.35) with respect to the second (0.18) and third (0.14; Table 1). All of these models included a habitat effect in the survival probability of both juvenile and adult birds. Lesser kestrels living or born in colonies surrounded by arable habitat had a lower probability of survival than those in colonies surrounded by artichoke and grassland habitats (Models 1–3, Table 1). The latter two habitats had the same effect on the survival of both adults and juveniles and were treated together in further analyses. Average survival probability for adults was  $0.30 \pm 0.08$  in arable colonies,  $0.75 \pm 0.07$  in artichoke, and  $0.66 \pm 0.07$  in grassland colonies. Similarly, survival probability for juveniles was lower in arable ( $0.13 \pm 0.05$ ) than in artichoke ( $0.23 \pm 0.07$ ) and grassland colonies ( $0.21 \pm 0.07$ ; Fig. 1).

Model averaging yielded the highest predictor weight of habitat ( $w = 0.99$ ) on adult survival, followed by colony size ( $w = 0.11$ ), which had no effect on survival. In the case of juveniles, the models in Table 1 included a time and age effect, together with habitat; survival was predicted from the model averaged effects of the year of study ( $w = 0.99, Fig. 1$ ), age ( $w = 0.99$ ) and habitat ( $w = 0.93$ ). Nevertheless, information theory gave some support for a positive effect of colony size on predicting juvenile survival ( $w = 0.29, linear predictor: 0.012 \pm 0.14$  from model 2, Fig. 2); this factor was included only in the second ranked model. The inclusion of recapture effort led to a reduction of AICc value (Table 1), as the first model not including the recapture effort [ $p_j(t) p_A(t)$ ] ranked in the 12th position with a zero AICc weight. The logit-linear predictor for the recapture effort was  $1.13 \pm 0.38$ . Adults had a nearly 3-fold higher average recapture probability ( $0.18 \pm 0.04$ ) than juveniles ( $0.07 \pm 0.02$ ; Fig. A3). The most frequent cause of death among the 68 dead lesser kestrels was poisoning (26.47%) followed by birds that were stuck under unstable roof tiles (19.12%; Table A2).

#### 3.2. Fecundity

The model selection procedure retained year as a significant source of variation in the number of fledglings, which passed from an average of  $3.5 \pm 0.19$  fledglings in 2004 to  $1.4 \pm 0.10$  in 2012 (Fig. A4). Contrary

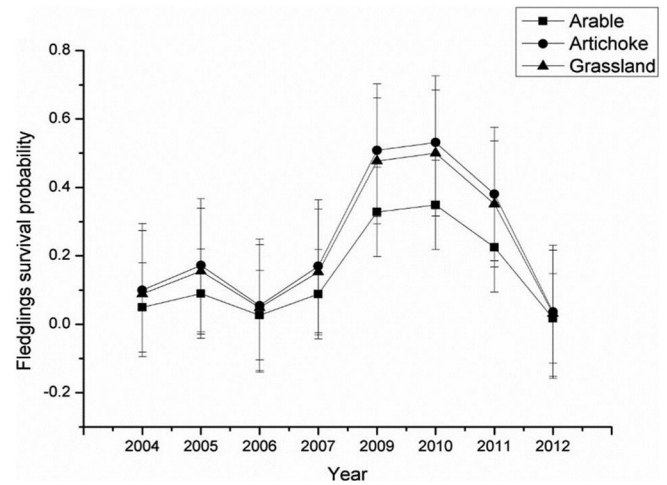


Fig. 1. Survival probability of juvenile lesser kestrels in the Gela Plain (N = 2103) in relation to natal habitat and year.

to survival analysis, the effect of habitat on the number of fledglings was not significant, and the best model with the lowest AICc (Model 1, Table 2) explained fecundity as a negative function of colony size and year but not of their interaction (Fig. 2, Table 2). In our study area, a colony size of around 18–20 pairs would produce the optimal trade-off between fecundity and juvenile survival.

#### 3.3. Population modeling

Following the previous results, we also treated artichoke and grassland colonies together when modeling habitat-dependent growth. The estimated population growth rate ( $\lambda$ ) for arable colonies was  $0.38 \pm 0.01$ , whereas for artichoke and grassland colonies it was  $0.77 \pm 0.02$  (Fig. 3). Sensitivity and elasticity analyses indicated that the population growth rate showed the highest sensitivity and elasticity to adult survival, followed by changes in juvenile survival and then in adult fecundity in both habitat types (Table 3). The stable age distribution was dominated by the adult class and showed similar values in all colony habitats (proportion of adults: 0.59 for arable and 0.57 for artichoke and grassland).

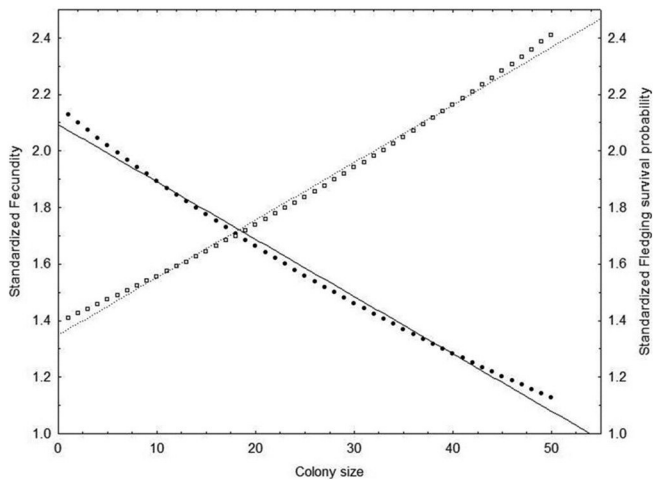
### 4. Discussion

Mechanistic models linking land-use and demography can be used to explore population responses to land-use change if robust estimates of habitat-dependent vital rates are available (Stephens et al., 2003). This approach has the advantage that assumptions concerning ecological mechanisms are amenable to evaluation, and it identifies the most appropriate land-management strategy for biodiversity conservation (Mattison and Norris, 2005). Here, long-term colony monitoring and

Table 1

Capture–recapture models estimating survival and recapture probabilities of juveniles ( $\phi_j$  and  $p_j$ , respectively) and adults ( $\phi_A$  and  $p_A$ , respectively) lesser kestrels in different colony habitats of the Gela Plain. Only the first 10 top-ranked models have been reported. Model notation: colony size (Cs), time (t), age (Age), habitat: arable (ARA), artichoke (ART) and grassland (GRA), constant (.), additive effect (+), recapture effort (Re), N Par = number of model parameters.

Model	Survival	Recapture	AICc	$\Delta AICc$	AICc w	Deviance	N Par
1	$\phi_j (ARA + ART = GRA + t + Age), \phi_A (ARA + ART = GRA)$	$p_j (Re) p_A(Re)$	1772.6	0	0.35	1732.2	20
2	$\phi_j (ARA + ART = GRA + t + Age + Cs), \phi_A (ARA + ART = GRA)$	$p_j (Re) p_A(Re)$	1773.9	1.36	0.18	1731.5	21
3	$\phi_j (ARA + ART + GRA + t + Age), \phi_A (ARA + ART = GRA)$	$p_j (Re) p_A(Re)$	1774.4	1.88	0.14	1732.1	21
4	$\phi_j (ARA + ART = GRA + t + Age + Cs), \phi_A (ARA + ART = GRA + Cs)$	$p_j (Re) p_A(Re)$	1774.8	2.23	0.11	1730.4	22
5	$\phi_j (ARA + ART + GRA + t + Age), \phi_A (ARA + ART + GRA)$	$p_j (Re) p_A(Re)$	1775.4	2.88	0.08	1731.0	22
6	$\phi_j (ARA = ART = GRA + t + Age), \phi_A (ARA + ART = GRA)$	$p_j (Re) p_A(Re)$	1776.8	4.22	0.04	1738.5	19
7	$\phi_j (ARA = GRA + ART + t + Age), \phi_A (ARA + ART = GRA)$	$p_j (Re) p_A(Re)$	1776.8	4.24	0.04	1736.5	20
8	$\phi_j (ARA = ART + GRA + t + Age), \phi_A (ARA + ART = GRA)$	$p_j (Re) p_A(Re)$	1777.7	5.11	0.03	1737.3	20
9	$\phi_j (ARA = ART = GRA + t + Age), \phi_A (ARA + ART + GRA)$	$p_j (Re) p_A(Re)$	1777.8	5.21	0.03	1737.4	20
10	$\phi_j (ARA = GRA + ART + t + Age), \phi_A (ARA + ART = GRA)$	$p_j (Re) p_A(Re)$	1787.5	14.89	0	1747.1	20



**Fig. 2.** Relationship between colony size and juvenile survival probability (Model 2, Table 1,  $N = 2103$ , solid line and black dots) and fecundity (Model 1, Table 2,  $N = 1001$ , dotted line and white squares). Juvenile survival probability and fecundity were standardized dividing by range to have both variables with the same order of magnitude and to plot them on colony size.

individual capture–recapture data were used to identify the effect of land use on fecundity and survival probabilities of lesser kestrels. In our study area, both survival and recapture probability changed positively with age (see also Prugnolle et al., 2003). This is probably due to age-dependent access to reproduction in high quality colonies (Bellia et al., 2011; Serrano and Tella, 2007), and to the effect of annual rainfall patterns on age-dependent mortality in overwintering areas (Mihoub et al., 2010). Not surprisingly, the demography of migratory birds mostly depends on both wintering and breeding habitat quality (see below), which is critical in determining individual fitness (e.g. Gunnarsson et al., 2005). Population growth of farmland birds is often habitat specific (e.g. Arlt et al., 2008) and yet, density dependence plays a crucial role in colonial species (Serrano et al., 2005).

#### 4.1. Effect of colony size on lesser kestrel demography

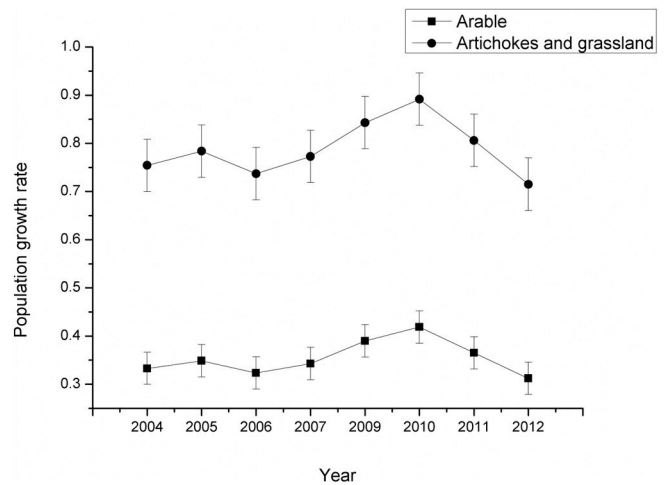
Sociality elicits a complex interplay of costs and benefits (Danchin and Wagner, 1997; Campobello and Hare, 2007; Di Maggio et al., 2013), and the unequal fitness payoffs of living in a group drive the variation in avian colony size (Brown et al., 2000). Our findings confirm colony size as an important driver of population dynamics of colonial birds as summarized here for a renowned model species such as the lesser kestrel.

Lesser kestrels living in larger colonies acquire fitness benefits that prevail over the costs of both the increased competition for resources (Bonal and Aparicio, 2008) and the increased risk of transmission of parasites and diseases associated with group living (Serrano et al., 2004). Further benefits of living in large colonies include the reduced risk of

**Table 2**

Results of GLMM testing for the role of colony size, habitat and year on fecundity ( $N = 1001$  nests). In bold the model with the lowest AIC value. Colony Id was fitted as a random term. Interactive effect marked as \* and additive effect as +; N Par = number of model parameters.

Rank	Model	AIC	$\Delta$ AIC	AIC w	N Par
<b>1</b>	<b>Fecundity ~ year + colony size</b>	<b>3679.5</b>	<b>0</b>	<b>0.619</b>	<b>2</b>
2	Fecundity ~ year + colony size * habitat	3681.0	1.5	0.293	3
3	Fecundity ~ year + colony size + habitat	3683.4	3.9	0.088	3
4	Fecundity ~ habitat + year	3696.9	17.4	0.000	2
5	Fecundity ~ year	3793.4	113.9	0.000	1
6	Fecundity ~ colony size	3848.4	168.9	0.000	1
7	Fecundity ~ habitat + colony size	3851.6	172.1	0.000	2
8	Fecundity ~ habitat	3884.4	204.9	0.000	1



**Fig. 3.** Estimated lesser kestrel population growth rate in 2004–2012 (with the exception of 2008) for artichoke, grassland and arable habitats.

predation for adults and their offspring (Serrano et al., 2005) and the reduction of individual investment in vigilance (Campobello et al., 2012). Moreover, colony size regulates the dispersal of lesser kestrels, which use the number of conspecifics as a cue to colony quality and tend to move to large colonies (Serrano et al., 2001; Serrano and Tella, 2003). Earlier studies found colony size to be positively associated with reproductive success in this species (Serrano and Tella, 2007), and nestling survival was higher in large colonies (Serrano et al., 2001), due to the interaction between nest distance and breeder abundance (Di Maggio et al., 2013). On the other hand, living in large groups imposes significant costs (e.g. Szostek et al., 2014), as lesser kestrels experience density-dependent food depletion in large colonies (Bonal and Aparicio, 2008). First-breeding birds are forced to emigrate from natal sites due to social interactions with adults in colonies at carrying capacity (Serrano and Tella, 2007), and the increase in colony size beyond a certain threshold exerts a negative effect because of its repercussions on nest distance (Serrano et al., 2004).

Opposite selection pressures are thus acting on colony size as in common terns *Sterna hirundo*, where large colonies promote higher survival but reduce the quality of chicks (Minias et al., 2015). Similarly, we detected an opposite colony size effect in juvenile survival and fecundity. In juveniles, colony size plays a small positive effect on survival; however, colony size has a negative effect on fecundity, as the number of fledglings decreased more in large colonies than in small ones. Alternatively, juveniles born into large colonies might be more philopatric than those born into small ones. This hypothesis cannot be ruled out but in view of the negative effect of colony size on fecundity, it would

**Table 3**

Sensitivity and elasticity of different vital rates on population growth rates for lesser kestrels living in arable, artichoke and grassland habitats of the Gela Plain. Estimates and definitions of vital rates are given in online Table A3.

Matrix element	Definition	Sensitivity	Elasticity
<b>A) Arable</b>			
1-year bird fecundity	COFSO	0.034	<0.001
Adult fecundity	CFSad	0.249	0.140
First-year survival probability	SO	0.597	0.141
1-year bird survival probability	Ssub	0.096	0.140
Adult survival probability	Sad	0.717	0.576
<b>B) Artichoke and grassland</b>			
1-year bird fecundity	COFSO	0.014	<0.001
Adult fecundity	CFSad	0.116	0.074
First-year survival probability	SO	0.396	0.075
1-year bird survival probability	Ssub	0.103	0.074
Adult survival probability	Sad	0.851	0.776



imply a maladaptive behavior. Our findings more likely indicated a trade-off between the survival probability of offspring and fecundity, with a lower number of high-quality juveniles (i.e. with a small survival advantage in the first year) produced in larger colonies. The combination of density-dependent fertility with the small effect that density has on juvenile survival allowed us to quantify the optimal colony size. This is almost a midpoint value conditional on the range of colony sizes settled by lesser kestrels in the Gela Plain under the environmental conditions of 2004–2012. Nevertheless, it establishes a baseline for further experimental design on the selection of a medium colony size, such as the optimal size for group living in farmland birds.

#### 4.2. Effect of land uses on lesser kestrel demography

The elevated biodiversity in Mediterranean agro-ecosystems requires special management practices on a local scale (Sokos et al., 2013). In our study we found that land use had a very strong effect on adult survival probability and population growth rate. Adult lesser kestrels living in colonies surrounded by grassland and artichoke fields had 50% higher survival probabilities than conspecifics living in arable colonies. Though grasslands and artichoke fields are quite different land uses, adult lesser kestrels experienced equivalent survival probabilities in these two habitats. Grasslands, including set-aside and fallow lands, are extensive landscape elements of traditional farming particularly important for the lesser kestrel (Franco et al., 2004) and wildlife conservation (Moreira et al., 2005; Zamora et al., 2007). In contrast, the artichoke field is a distinctive crop type of the study area, and is an unusual foraging habitat for the lesser kestrel in Southern Europe (García et al., 2006; Catry et al., 2014). The temporal dynamics of cultivation (Catry et al., 2012), makes artichoke fields suitable for lesser kestrels. During the winter, when lesser kestrels are absent from the area, artichoke fields are disturbed by the human activities related to intensive cultivation, such as preparation of the field, artichoke planting, and heavy use of fertilizers and biocides (Lo Giudice et al., 2014). The fields are abandoned after the harvest in late April to early May, and provide an abundance of prey and biomass to lesser kestrels during the breeding season (Di Maggio et al., unpublished results).

In our study area, cereal fields grant the lowest survival to lesser kestrels, confirming the poor quality of this land use due to tall vegetation cover that provides low accessibility to prey, and to biocide use, mechanical plowing, and mowing, which reduce prey biomass (García et al., 2006; Catry et al., 2012). Only during harvesting, cereals represent a good foraging habitat for the ephemeral increase in food supply (Catry et al., 2014). In our study area, arable fields prove to be the land use providing the lowest invertebrate and vertebrate richness and biomass (Di Maggio et al., unpublished results).

#### 4.3. Conservation implications and management of farmland habitats

The current values of vital rates found in the Gela Plain predict a decline of the lesser-kestrel population. As in Hiraldo et al. (1996), our findings suggest that lesser kestrel demography is driven by the adult class (but see Prugnolle et al., 2003). Adult survival is the vital rate contributing the most to the sensitivity and elasticity of the population growth rate, followed by juvenile survival and adult fecundity. Conservation practices working on the basis of explicit factors affecting adult survival would thus be the most decisive for correct population management of the lesser kestrel across the Palearctic range (Ehrlén et al., 2001; Sarà et al., 2014). Adult survival probabilities in grassland and artichoke colonies (0.66–0.75) are comparable to those of other lesser kestrel populations (0.67–0.72: Hiraldo et al., 1996; Prugnolle et al., 2003; Serrano et al., 2005). Contrarily, adult survival in arable colonies (0.30) of the Gela Plain is the lowest recorded in demographic studies of the species so far. The asymptotic growth rate indicated a negative population trend ( $\lambda < 1$ ) across the study period for every land-use, although it was much more marked in the arable colonies. Agricultural

intensification in the Gela Plain is reducing the extent of grasslands, and extending the irrigated crop season with a much more massive use of biocides. Their use is particularly dangerous in June, when lesser kestrels are raising their nestlings as indicated by the large number of poisoned females recorded dead inside failed nests. Accordingly, the most effective strategy to prevent the collapse of the lesser kestrel population in the Gela Plain should be based on land-use management and on the direct causes of adult mortality, to return to the extensive agricultural practices observed at the beginnings of the study. Although maintaining low-intensity farming is still the main recommendation for this species (García et al., 2006; Catry et al., 2012), the positive effects of irrigated non-traditional crops, such as artichoke in the Gela Plain, or alfalfa *Medicago sativa* fields in Spain (Ursua et al., 2005), on lesser kestrel demography bring forward new management options when socio-economics pressure makes irrigation unavoidable. Conservation actions should be encompassed in an AES implemented to reduce agricultural intensification and human disturbance and enhance habitat heterogeneity (Whittingham, 2007). Specifically, the AES should promote organic farming in the area and artichoke cultivation with low input of biocides to make more compatible irrigated crops with lesser kestrel conservation. Uncut strips of cereals and grasslands should be left as buffers around arable colonies to improve prey availability and reduce adult and nestling starvation (Catry et al., 2014). Because there was no interaction between habitat type and colony size, all of these conservation actions would be equally effective when applied to all colonies, irrespective of colony size.

Experimental manipulations of land uses with simultaneous monitoring of pseudo-steppe species, such as the lesser kestrel, would provide fine-tuned indications, not only for wide-scale conservation strategies on one bio-indicator of a vulnerable habitat but also for management actions able to improve sustainability in agricultural practices.

#### Acknowledgments

We thank V. Italiano, R. Mascara, S. Triolo, J. Tysseire, and L. Zanca for the field assistance and A. Sanz-Aguilar for the useful comments on the paper. Language was revised by Proof-Reading-Service.com. Funding was provided by the Italian Ministry of Education, University and Research (PRIN 2010–2011, 20108 TZKHC). This study complies with the current Italian laws regulating scientific research on animals.

#### Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2015.11.016>.

#### References

- Arlt, D., Forslund, P., Jeppsson, T., Pärt, T., 2008. Habitat-specific population growth of farmland bird. *PLoS One* 3, e3006.
- Baldi, A., Batary, P., Kleijn, D., 2013. Effects of grazing and biogeographic regions on grassland biodiversity in Hungary – analysing assemblages of 1200 species. *Agr Ecosyst Environ* 166, 28–34.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., 2013. lme4: linear-mixed effects models using Eigen and Eigen. Available at: <http://cran.r-project.org/package=lme4>.
- Bellia, E., Campobello, D., Sarà, M., 2011. Great tit (*Parus major*) breeding in fire-prone oak woods: differential effects of post-fire conditions on reproductive stages. *Int. J. Wildland Fire* 20, 605–611.
- Berg, A., Wretenberg, J., Zmihorski, M., Hiron, M., Pärt, T., 2015. Linking occurrence and changes in local abundance of farmland bird species to landscape composition and land-use changes. *Agr Ecosyst Environ* 204, 1–7.
- Bonal, R., Aparicio, J.M., 2008. Evidence of prey depletion around lesser kestrel *Falco naumanni* colonies and its short term negative consequences. *J. Avian Biol.* 39, 189–197.
- Brambilla, M., Guidali, F., Negri, I., 2008. The importance of an agricultural mosaic for Cirl Buntings *Emberiza cirlus* in Italy. *Ibis* 150, 628–632.
- Brown, C.R., Brown, M.B.B., Danchin, E., 2000. Breeding habitat selection in cliff swallows: the effect of conspecific reproductive success on colony choice. *J. Anim. Ecol.* 69, 133–142.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-theoretic Approach*. Springer Verlag.

- Burnham, K.P., Anderson, D.R., White, G.C., Brownie, C., Pollock, K.H., 1987. Design and analysis of fish survival experiments based on capture–release. *Am. Fish. Soc. Monogr.* 5, 1–437.
- Bustamante, J., 1997. Predictive models for lesser kestrel *Falco naumanni* distribution, abundance and extinction in southern Spain. *Biol. Conserv.* 80, 153–160.
- Butler, S.J., Boccaccio, L., Gregory, R.D., Vorisek, P., Norris, K., 2010. Quantifying the impact of land-use change on European farmland bird populations. *Agr. Ecosyst. Environ.* 137, 348–357.
- Campobello, D., Hare, J.F., 2007. Information transfer determined by association of neighbours in European bee-eater (*Merops apiaster*) colonies. *Ethol. Ecol. Evol.* 19, 237–243.
- Campobello, D., Sarà, M., Hare, J.F., 2012. Under my wing: lesser kestrels and jackdaws derive reciprocal benefits in mixed species colonies. *Behav. Ecol.* 23, 425–433.
- Campobello, D., Hare, J.H., Sarà, M., 2015. Social phenotype extended to communities: expanded multilevel social selection analysis reveals fitness consequences of interspecific interactions. *Evolution*. <http://dx.doi.org/10.1111/evo.12629>.
- Caswell, H., 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates.
- Caswell, H., 2007. Sensitivity analysis of transient population dynamics. *Ecol. Lett.* 10, 1–15.
- Catry, I., Amano, T., Franco, A.M.A., Sutherland, W.J., 2012. Influence of spatial and temporal dynamics of agricultural practices on the lesser kestrel. *J. Appl. Ecol.* 49, 99–108.
- Catry, I., Franco, A.M.A., Moreira, F., 2014. Easy but ephemeral food: exploring the trade-offs of agricultural practices in the foraging decisions of lesser kestrels on farmland. *Bird Study* 1, 1–10.
- Chiatante, G., Brambilla, M., Bogliani, G., 2014. Spatially explicit conservation issues for threatened bird species in Mediterranean farmland landscapes. *J. Nat. Conserv.* 22, 103–112.
- Choquet, R., Lebreton, J.D., Gimenez, O., Reboulet, A.M., Pradel, R., 2009. U-CARE: utilities for performing goodness of fit tests and manipulating capture–recapture data. *Ecography* 32, 1071–1074.
- Danchin, E., Wagner, R.H., 1997. The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends Ecol. Evol.* 12, 342–347.
- R Development Core Team, 2011. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Di Maggio, R., Campobello, D., Sarà, M., 2013. Nest aggregation and reproductive synchrony promote lesser kestrel *Falco naumanni* seasonal fitness. *J. Ornithol.* 154, 901–910.
- Di Maggio, R., Mengoni, C., Mucci, N., Campobello, D., Randi, E., Sarà, M., 2014. Do not disturb the family: roles of colony size and human disturbance in the genetic structure of lesser kestrel. *J. Zool.* 295, 108–115.
- Donald, P.F., Green, R.E., Heath, M.F., 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 268, 25–29.
- Ehrlén, J., van Groenendael, J., de Kroon, H., 2001. Reliability of elasticity analysis: reply to mills et al. – *conserv. Biol.* 15, 278–280.
- European Commission, 2006. Halting the loss of biodiversity by 2010 – and beyond, sustaining ecosystem services for human well-being Accessed 1 Dec 2013. <http://ec.europa.eu/environment/>.
- Forero, M.G., Tella, J.L., Hobson, K.A., Bertellotti, M., Blanco, G., 2002. Conspecific food competition explains variability in colony size: a test in Magellanic penguins. *Ecology* 83, 3466–3475.
- Franco, A.M.A., Catry, I., Sutherland, W.J., Palmeirim, J., 2004. Do different habitat preference methods produce the same conservation recommendations for lesser kestrels? *Anim. Conserv.* 7, 291–300.
- García, J.T., Morales, M.B., Martínez, J., Iglesias, L., García de la Morena, E., Suárez, F., Viñuela, J., 2006. Foraging activity and use of space by lesser kestrel *Falco naumanni* in relation to agrarian management in central Spain. *Bird Conserv. Int.* 16, 83–95.
- Gariboldi, A., Rizzi, V., Casale, T., 2000. Aree importanti per l'avifauna in Italia. *LIPU-BirdLife*.
- González-Estébanez, F.J., García-Tejero, S., Mateo-Tomás, P., Olea, P.P., 2011. Effects of irrigation and landscape heterogeneity on butterfly diversity in Mediterranean farmlands. *Agr. Ecosyst. Environ.* 144, 262–270.
- Grueber, C.E., Laws, R.J., Nakagawa, S., Jamieson, I.G., 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *J. Evol. Biol.* 24, 699–711.
- Gunnarsson, T.G., Gill, J.A., Newton, J., Potts, P.M., Sutherland, W.J., 2005. Seasonal matching of habitat quality and fitness in a migratory bird. *Proc. Biol. Sci.* 272, 2319–2323.
- Hiraldo, F., Negro, J.J., Donazar, J.A., Gaona, P., 1996. A demographic model for a population of the endangered lesser kestrel in southern Spain. *J. Appl. Ecol.* 33, 1085–1093.
- Iñigo, A., Barov, B., 2011. Action Plan for the Lesser Kestrel *Falco naumanni* in the European Union. SEO-BirdLife, BirdLife International for the European Commission.
- Kolb, K.H., 2000. Are umbrella and target species useful instruments in nature conservation? Experiences from a black grouse habitat in the Rhon Biosphere Reserve. *Cah. Ethol.* 20, 481–504.
- Krackow, S., Tkadlec, E., 2001. Analysis of brood sex ratios: implications of offspring clustering. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50, 293–301.
- Lane, S.J., Alonso, J.C., Martin, C.A., 2001. Habitat preferences of great bustard *Otis tarda* flocks in the arable steppes of central Spain: are potentially suitable areas unoccupied? *J. Appl. Ecol.* 38, 193–203.
- Lewis, S., Sherratt, T.N., Hamer, K.C., Wanless, S., 2001. Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* 412, 816–819.
- Lo Giudice, A., Mbohwa, C., Clasadonte, M.T., Ingrao, C., 2014. Life cycle assessment interpretation and improvement of the Sicilian artichokes production. *Int. J. Environ. Res.* 8, 305–316.
- Mattison, E.H.A., Norris, K., 2005. Bridging the gaps between agricultural policy, land-use and biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 20, 610–616.
- McCullagh, P., Searle, S.R., 2000. *Generalized Linear and Mixed Models*. Wiley-Interscience.
- Mihoub, J., Gimenez, O., Pilard, P., Sarrazin, F., 2010. Challenging conservation of migratory species: Sahelian rainfalls drive first-year survival of the vulnerable lesser kestrel *Falco naumanni*. *Biol. Conserv.* 143, 839–847.
- Millar, R., Anderson, M.J., 2004. Remedies for pseudoreplication. *Fish. Res.* 70, 397–407.
- Milligan, G.W., Cooper, M.C., 1988. A study of standardization of variables in cluster analysis. *J. Classif.* 5, 181–204.
- Minias, P., Włodarczyk, R., Janiszewski, T., 2015. Opposing selective pressures may act on the colony size in a waterbird species. *Evol. Ecol.* 29, 283–297.
- Moreira, F., Beja, P., Morgado, R., Reino, L., Gordinho, L., Delgado, A., Borralho, R., 2005. Effects of field management and landscape context on grassland wintering birds in Southern Portugal. *Agr. Ecosyst. Environ.* 109, 59–74.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Negro, J.J., Hiraldo, F., 1992. Sex ratios in broods of the lesser kestrel *Falco naumanni*. *Ibis* 134, 190–191.
- Pe'er, G., Dicks, L.V., Visconti, P., Arlettaz, R., Báldi, A., Benton, T.G., Collins, S., Dieterich, M., Gregory, R.D., Hartig, F., Henle, K., Hobson, P.R., Kleijn, D., Neumann, R.K., Robijns, T., Schmidt, J., Shwartz, A., Sutherland, W.J., Turbe, A., Wulf, F., Scott, A.V., 2014. EU agricultural reform fails on biodiversity. *Science* 344, 6188.
- Prugnolle, F., Pilard, P., Brun, L., Tavecchia, G., 2003. First-year and adult survival of the endangered lesser kestrel *Falco naumanni* in southern France. *Bird Study* 50, 68–72.
- Rodríguez, C., Bustamante, J., 2003. The effect of weather on lesser kestrel breeding success: can climate change explain historical population declines? *J. Anim. Ecol.* 72, 793–810.
- Rodríguez, C., Johst, K., Bustamante, J., 2006. How do crop types influence breeding success in lesser kestrels through prey quality and availability? A modelling approach. *J. Appl. Ecol.* 43, 587–597.
- Russo, P., Carullo, L., Tomaselli, G., 2009. Analisi del paesaggio rurale delle aree “natura 2000” di Gela per la comprensione delle dinamiche storiche di trasformazione. *Ricerca ed innovazione nell'ingegneria dei biosistemi agro territoriali*. Doppiovoce, pp. 1–10.
- Sarà, M., 2010. Climate and land-use changes as determinants of lesser kestrel *Falco naumanni* abundance in Mediterranean cereal steppes (Sicily). *Ardeola* 57, 3–22.
- Sarà, M., Campobello, D., Zanca, L., 2012. Effects of nest and colony features on lesser kestrel (*Falco naumanni*) reproductive success. *Avian Biol. Res.* 5, 209–217.
- Sarà, M., Campobello, D., Zanca, L., Massa, B., 2014. Food for flight: pre-migratory dynamics of the lesser kestrel *Falco naumanni*. *Bird Study* 61, 29–41.
- Serrano, D., Tella, J.L., 2003. Dispersal within a spatially structured population of lesser kestrels: the role of spatial isolation and conspecific attraction. *J. Anim. Ecol.* 72, 400–410.
- Serrano, D., Tella, J.L., 2007. The role of despotism and heritability in determining settlement patterns in the colonial lesser kestrel. *Am. Nat.* 169, 53–67.
- Serrano, D., Tella, J.L., Forero, M.G., Donazar, J.A., 2001. Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: individual experience vs. conspecific cues. *J. Anim. Ecol.* 70, 568–578.
- Serrano, D., Forero, M.G., Donazar, J.A., Tella, J.L., 2004. The role of dispersal and conspecific cues on breeding site selection and colony dynamics of lesser kestrels. *Ecology* 85, 3438–3447.
- Serrano, D., Oro, D., Ursua, E., Tella, J.L., 2005. Colony size selection determines adult survival and dispersal preferences: allee effects in a colonial bird. *Am. Nat.* 166, 22–31.
- Sirami, C., Brotons, L., Burfield, I., Fonderflick, J., Martin, J.L., 2008. Is land abandonment having an impact on biodiversity? A meta-analytical approach to bird distribution changes in the north-western Mediterranean. *Biol. Conserv.* 141, 450–459.
- Sokos, C.K., Mamolos, A.P., Kalburtji, K.L., Birtsas, P.K., 2013. Farming and wildlife in Mediterranean agroecosystems. *J. Nat. Conserv.* 21, 81–92.
- Soliveres, S., García-Palacios, P., Castillo-Monroy, A.P., Maestre, F.T., Escudero, A., Valladares, F., 2011. Temporal dynamics of herbivory and water availability interactively modulate the outcome of a grass–shrub interaction in a semi-arid ecosystem. *Oikos* 120, 710–719.
- Stephens, P.A., Freckleton, R.P., Watkinson, A.R., Sutherland, W.J., 2003. Predicting the response of farmland bird populations to changing food supplies. *J. Appl. Ecol.* 40, 970–983.
- Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzog, I., van Doorn, A., de Snoo, G.R., Rakosy, L., Ramwell, C., 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – a review. *J. Environ. Manage.* 91, 22–46.
- Stubben, C.J., Milligan, B.G., 2007. Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *J. Stat. Softw.* 22, 1–23.
- Symonds, M.R.E., Moussalli, A., 2011. A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's Information Criterion. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65, 13–21.
- Szostek, K.L., Becker, P.H., Meyer, B.C., Sudmann, S.R., Zint, H., 2014. Colony size and not nest density drives reproductive output in the common tern *Sterna hirundo*. *Ibis* 156, 48–59.
- Tavecchia, G., Pradel, R., Lebreton, J.D., Biddau, L., Mingozzi, T., 2002. Sex-biased survival and breeding dispersal probability in a patchy population of the Rock sparrow *Petronia petronia*. *Ibis* 144, 79–87.
- Tavecchia, G., Minguez, E., De León, A., Louzao, M., Oro, D., 2008. Living close, doing differently: small-scale asynchrony in demography of two species of seabirds. *Ecology* 89, 77–85.
- Tavecchia, G., Adrover, J., Muñoz Navarro, A., Pradel, R., 2012. Modelling mortality causes in longitudinal data in the presence of tag loss: application to raptor poisoning and electrocution. *J. Appl. Ecol.* 49, 297–305.
- Triolo, S., Campobello, D., Sarà, M., 2011. Diurnal habitat suitability for a Mediterranean steppe bird, identified by Ecological Niche Factor Analysis. *Wildl. Res.* 38, 152–162.
- Ursua, E., Serrano, D., Tella, J.L., 2005. Does land irrigation actually reduce foraging habitat for breeding lesser kestrels? The role of crop types. *Biol. Conserv.* 122, 643–648.

- White, G.C., Burnham, K.P., 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46, 120–129.
- Whittingham, M.J., 2007. Will agri-environment schemes deliver substantial biodiversity gain, and if not why not? *J. Appl. Ecol.* 44, 1–5.
- Zamora, J., Verdú, J.R., Galante, E., 2007. Species richness in Mediterranean agro-ecosystems: spatial and temporal analysis for biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 134, 113–121.
- Zuur, A.F., Hilbe, J.M., Ieno, E., 2013. *A Beginner's Guide to GLM and GLMM with R: a frequentist and Bayesian perspective for ecologists*. Highland Statistics.

## Capitolo 4

### Obiettivo 4: Studio della variabilità della dieta del Grillaio in relazione all'habitat





## **Introduzione**

Le popolazioni di molte specie di uccelli legati ad ambienti agricoli, rappresentanti una grande parte dell'avifauna Europea, hanno sofferto un drammatico declino negli ultimi decenni soprattutto nel bacino del Mediterraneo (Donald et al., 2001; Sokos et al., 2013). Le cause di questo declino sono state identificate nei cambiamenti nelle pratiche agricole, come la forte meccanizzazione, l'aumento dell'uso dei fertilizzanti e dei biocidi, e l'abbandono delle aree meno produttive e marginali (Benton et al., 2003; Donald et al., 2001; Fuller et al., 1995; Newton, 2004). Inoltre, l'intensificazione agricola ha condotto alla riduzione dei rifugi e delle aree di riproduzione degli invertebrati che rappresentano il cuore della dieta della maggior parte di questi uccelli (Benton et al., 2003; Boatman et al., 2004; Genghini et al., 2006).

Un habitat di particolare interesse è rappresentato dalle pseudosteppe del Mediterraneo, un hotspot di biodiversità (Myers et al., 2000; Blondel et al., 2010). Le pseudosteppe sono composte da un mosaico di campi di cereali, stoppie, arati e incolti e, nonostante la sua natura fortemente influenzata dall'uomo, supportano una importante comunità di uccelli di ambienti aperti. Sfortunatamente, anche le pseudosteppe sono state recentemente modificate in molte aree dell'Europa del Sud contribuendo al declino di molte specie di uccelli e di altri taxa (Donald et al., 2001; Sirami et al., 2008; Sokos et al., 2013; Chiatante et al., 2014; Loos et al., 2014).

Al fine di intraprendere opportune misure di conservazione, i benefici ecologici di certi usi del suolo dovrebbero essere analizzati non solo su larga ma anche scala più piccola (Johst et al., 2002). Infatti, l'habitat che circonda un sito riproduttivo e la sua eterogenea distribuzione delle risorse possono influenzare la distribuzione, la

riproduzione e la dieta di molti uccelli (Bretagnolle et al., 2011; Rioux Paquette et al., 2014). Una scarsa qualità dell'habitat può ostacolare le performance individuali in una data stagione e influenzare la sopravvivenza e la riproduzione negli anni successivi attraverso un effetto *carry – over* (Norris et al., 2004; Harrison et al., 2011; Rioux Paquette et al., 2014). Risorse limitate possono ridurre, ad esempio, le riserve energetiche dei genitori al punto che questi potrebbero decidere di non portare a termine la riproduzione o di non riprodursi affatto (Kowalczyk et al., 2014). In questo contesto, una conoscenza accurata della dieta nei differenti usi del suolo delle specie che vivono in ambienti mutevoli e antropizzati è fondamentale per la comprensione delle interazioni tra habitat e disponibilità di cibo e per la conservazione e gestione degli uccelli (Bijlsma, 2013; Kowalczyk et al., 2014).

L'obiettivo principale di questa quarta parte della tesi è di determinare la dieta del Grillaio durante la stagione riproduttiva e di compararne la composizione e la diversità in tre differenti habitat semi-naturali che variano nell'intensità delle attività agricole, e dove nessuna misura di conservazione è stata introdotta finora.

In Spagna, i primi studi sul Grillaio (Bustamante, 1997; Parr et al., 1995; Donazar et al., 1993; Tella et al., 1998) hanno evidenziato che la mancanza di cibo durante la stagione riproduttiva, determinata dai cambiamenti agricoli (Franco et al., 2004), era il fattore più importante responsabile della mortalità dei pulcini e del declino della popolazione Iberica (Negro et al., 1993). Al di fuori della Penisola Iberica, dove gli Ortoteri costituiscono la maggior parte della dieta (Catry et al., 2011), la dieta del Grillaio non è ancora nota. Ho ipotizzato che un habitat eterogeneo, tipico dell'area di studio, possa determinare una variabilità della dieta all'interno della popolazione.

## **Materiali & Metodi**

### **Raccolta delle borre e identificazione delle prede**

Sono state raccolte 988 borre durante cinque anni di studio (2006, 2007, 2010, 2012 e 2013) in 26 colonie ( $38 \pm 28$  per colonia, media  $\pm$  ES) della Piana di Gela durante tutta la stagione riproduttiva dei Grillai, dalla metà di Aprile fino alla fine di Giugno. Ogni colonia è stata visitata almeno tre volte per stagione, per rimuovere i residui delle borre degli anni precedenti e per raccogliere le borre appena prodotte in prossimità o all'interno dei nidi. Dopo la raccolta, le borre sono state conservate a temperatura ambiente, circa 20°C, in buste di plastica fino all'analisi in laboratorio.

Per ciascuna borra, i singoli resti delle prede sono stati assegnati a differenti taxa utilizzando guide tassonomiche e chiavi dicotomiche (Franco & Andrada, 1977; Rizzo & Massa, 1995; Massa, 2011). I frammenti degli insetti sono stati identificati a livello specifico attraverso la comparazione con esemplari presenti nelle collezioni entomologiche (Rizzo & Massa, 1995) e con esemplari raccolti nell'area di studio (Massa, 2011). Le borre sono state analizzate in laboratorio con uno stereomicroscopio Wild M5. Ciascun frammento è stato isolato e per ogni borra è stato contato il numero totale di frammenti. Questi, sono stati divisi in 11 categorie tassonomiche: Roditori, Rettili, Uccelli, Coleotteri Scarabaeidae, Coleotteri Carabidae, altri Coleotteri, Ortoteri Tettigoniidae, Ortoteri Acrididae, Ortoteri Gryllidae, altri Ortoteri e altri Insetti.

Ho usato tre variabili per descrivere la dieta del Grillaio: i) biomassa ingerita (espressa come il peso di una preda in una borra sul peso totale delle prede misurato durante lo studio, %) calcolata basandosi sulle biomasse delle prede ottenute sul campo e su dati già pubblicati (Rodriguez et al., 2010; Sumasgutner et al., 2014), ii) il numero di prede per borra, calcolato sul numero di resti in una borra associabili a una categoria tassonomica ben precisa (Bonal & Aparicio, 2008; Sumasgutner et al., 2014) e iii)

l'ampiezza della dieta (B) come indice della specializzazione della dieta, calcolata seguendo l'indice di Levin (Levin 1968) come  $B = 1/\sum p_i^2$ , dove  $p_i$  è il numero di resti appartenenti a una tipologia di preda  $i$  in una borra.

Ho inoltre calcolato la biomassa ingerita differenziata nelle 11 categorie tassonomiche elencate precedentemente in modo da descrivere più accuratamente la dieta del Grillaio. Per ciascun anno e mese di studio ho inoltre calcolato: iv) il pasto medio, come rapporto tra la biomassa ingerita e il numero totale di borre, v) il numero medio di prede per borra come il rapporto tra il numero totale di prede e il numero totale di borre e vi) il peso medio di una borra calcolato come il rapporto tra la biomassa ingerita e il numero di prede per borra (Massa & Sarà, 1982).

### **Analisi statistiche**

Ho usato Modelli lineari generalizzati (GLMs) con una distribuzione normale e di Poisson per testare gli effetti dell'anno di studio (cinque livelli), del mese di studio (tre livelli, aprile, maggio e giugno) e dell'habitat [(tre livelli, arato (ARA), carciofeto (ART) e incolto (GRA)] sulla dieta del Grillaio. Il test Tukey's HSD *post hoc* è stato utilizzato per esaminare le differenze nell'ampiezza della dieta, nella biomassa ingerita e nel numero di prede per borra tra anni successivi, mesi e habitat. Per la classificazione dei modelli ho usato l' Akaike Information criterion (AIC; Burnham & Anderson, 2002). Il modello con il più basso valore di AIC è stato considerato il miglior compromesso tra la complessità del modello e la sua devianza.

Ho condotto le analisi in R 3.0.2 (R Core Team 2013) con il pacchetto R lme4 (Bates et al., 2013) e con STATISTICA 10.0 (Statsoft Inc., 2001).



## Risultati

Sono state analizzate 4706 prede in 988 borre raccolte in cinque anni ( $198 \pm 128$  ES borre per anno). La dieta del Grillaio risulta equamente divisa tra Coleotteri (40%) e Ortotteri (41%; Tabella 1). I due ordini di insetti formano il cuore della dieta (81%). Roditori e altri vertebrati rappresentano il 9% delle prede e il 72% della biomassa ingerita, soprattutto per quanto riguarda i Rettili (35%, Tabella 1). Gli Ortotteri sono secondi ai Vertebrati in termini di biomassa ingerita (16%) seguiti dai Coleotteri (8%). Tra i Coleotteri, *Pentodon bidens* è la preda dominante (53%) mentre *Grylloderes brunneri* (16%) e *Aiolopus strepens* (16%) sono gli Ortotteri dominanti.

*Tabella 1* Frequenza e contributo in termini di biomassa ingerita (%) delle prede trovate in 98 borre di Grillaio analizzate.

Taxon	Numero di Prede	Numero di Prede (%)	Biomassa Ingerita (Kg)	Biomassa Ingerita (%)
Roditori	184	4%	3.18	23%
Rettili	158	3%	4.75	35%
Uccelli	83	2%	1.93	14%
<b>Totale</b>				
<b>Vertebrati</b>	<b>425</b>	<b>9%</b>	<b>9.86</b>	<b>72%</b>
Scarabaeidae	1047	22%	0.75	6%
Carabidae	309	7%	0.16	1%
Altri Coleotteri	515	11%	0.24	2%
<b>Totale</b>				
<b>Coleotteri</b>	<b>1871</b>	<b>40%</b>	<b>1.14</b>	<b>8%</b>
Tettigoniidae	663	14%	1.19	9%
Acrididae	607	13%	0.33	2%
Gryllidae	310	7%	0.08	1%
Altri Ortotteri	344	7%	0.52	4%
<b>Totale</b>				
<b>Ortotteri</b>	<b>1924</b>	<b>41%</b>	<b>2.13</b>	<b>16%</b>
Altri insetti	486	10%	0.49	4%
<b>Totale</b>	<b>4706</b>		<b>13.62</b>	

La Figura 1 mostra il numero annuo di prede per borra, il peso medio di una preda e il pasto medio di un Grillaio. In generale, le tre variabili mostrano un declino durante il periodo di studio soprattutto nell'ultimo anno e con un picco nel 2007. Il pasto medio era di 14.91 grammi, il numero medio di prede per borra era di 5.18 individui mentre il peso medio di una preda era di 2.88 grammi.

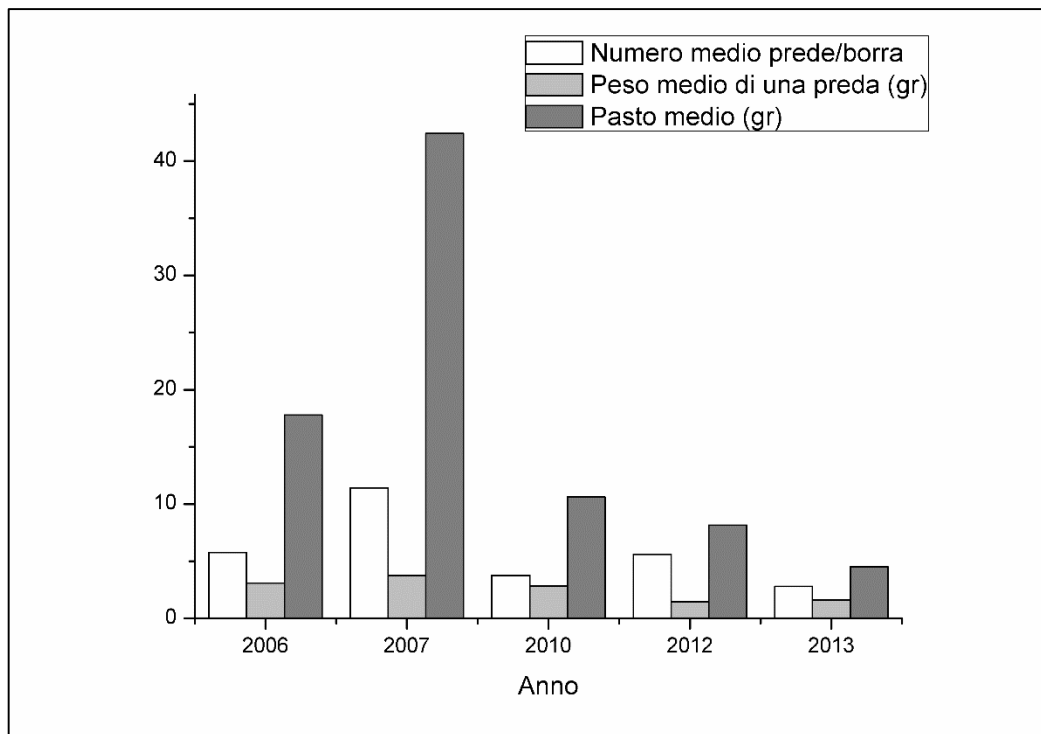


Fig. 1. Differenza annuale di i) numero medio di prede/borra, ii) peso medio di una preda (gr) e iii) pasto medio (gr) (n = 988).

### **Variazione della dieta durante la stagione riproduttiva**

L'analisi GLM ha mostrato che la biomassa ingerita, il numero delle prede e l'ampiezza della dieta variavano durante la stagione riproduttiva. La biomassa ingerita diminuiva in aprile ( $F_{1,2} = 3.65$ ,  $p = 0.026$ , Fig.2) mentre mostrava risultati simili in maggio e giugno (Tukey HSD test,  $p = 0.60$ ). Il numero di prede per borra aumentava con l'avanzare della stagione riproduttiva da aprile a maggio ( $F_{1,2} = 15.32$ ,  $p < 0.001$ , Fig.2). L'ampiezza della

dieta era minore in giugno e aprile e aveva un picco a maggio ( $F_{1,2}=16.12$ ,  $p < 0.001$ , Fig.2).

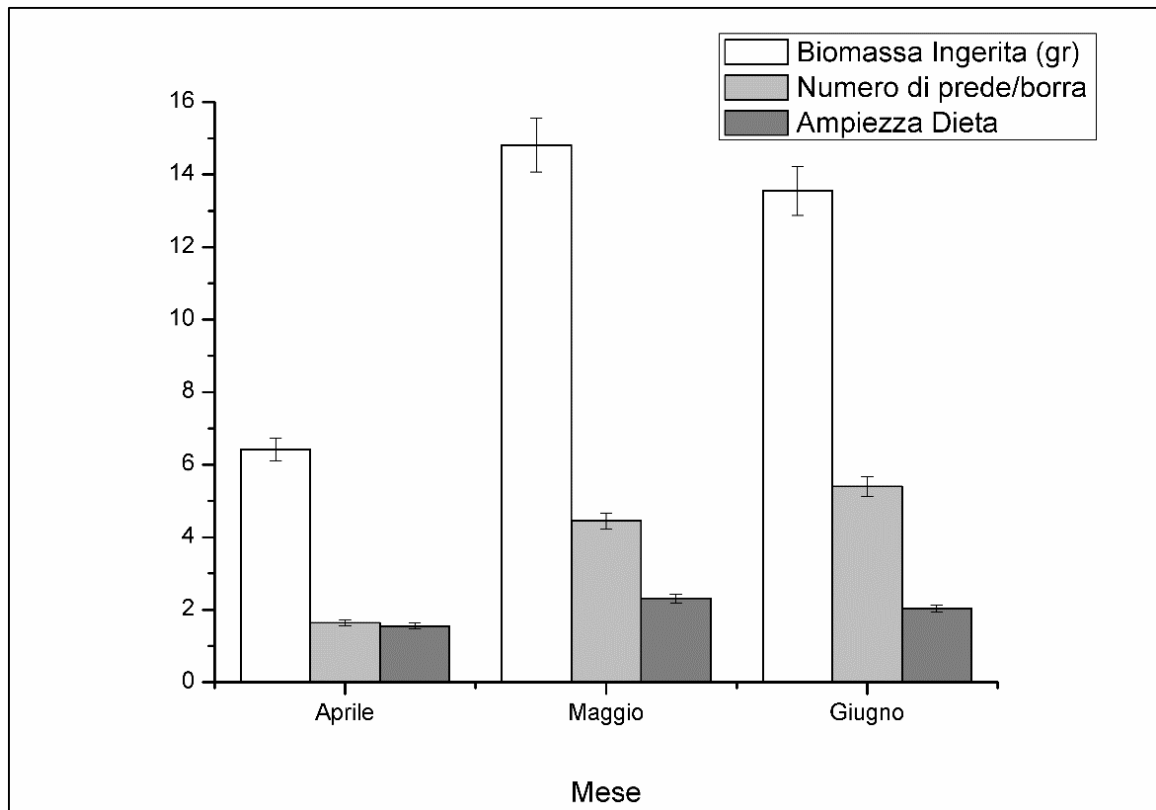


Fig. 2. Variazione mensile di i) biomassa ingerita, ii) numero di prede/borra e iii) ampiezza della dieta ( $n = 988$ ) durante la stagione riproduttiva.

### Differenza della dieta tra gli anni e gli habitat

L'ampiezza della dieta variava in funzione dell'interazione tra anno e habitat ( $F_{1,8} = 6.94$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 988$ ; Tabella 2A) con un leggero aumento nelle colonie circondate da carciofeto e incolto. L'analisi statistica ha inoltre rivelato una interazione significativa dell'habitat e dell'anno di studio nel determinare la biomassa ingerita (Tabella 2B) con una elevata biomassa nel 2007 ( $F_{1,4} = 104.83$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 988$ ; Fig.3A) e negli habitat con prevalenza di carciofeto e incolto ( $F_{1,2} = 3.33$ ,  $p = 0.04$ ,  $n = 988$ ; Fig.3B).

**Tabella 2** Ruolo dell'habitat e dell'anno nel predire: i) ampiezza della dieta, ii) biomassa ingerita e iii) numero di prede per borra (GLM; n=988).

	Modelli	Estimate ± SE	AIC	ΔAIC
<b>A)</b>				
<b>1</b>	<b>Ampiezza Dieta ~ Habitat * Anno</b>	<b>0.040 ± 0.01</b>	<b>2849.27</b>	<b>0</b>
2	Ampiezza Dieta ~ Anno		2854.57	5.3
3	Ampiezza Dieta ~ Habitat		2937.82	88.55
<b>B)</b>				
<b>1</b>	<b>Biomassa Ingerita ~ Habitat * Anno</b>	<b>0.448 ± 0.24</b>	<b>8489.33</b>	<b>0</b>
2	Biomassa Ingerita ~ Anno		8489.45	0.12
3	Biomassa Ingerita ~ Habitat		8737.4	248.07
<b>C)</b>				
<b>1</b>	<b>Numero di Prede ~ Habitat * Anno</b>	<b>-0.178 ± 0.06</b>	<b>5650.23</b>	<b>0</b>
2	Numero di prede ~ Anno		5656.93	6.7
3	Numero di prede ~ Habitat		5880.75	230.52

La biomassa ingerita media era simile nelle colonie circondate da carciofeto ( $19.25 \pm 1.45$  gr) e da incolto ( $19.35 \pm 0.95$  gr) mentre diminuisce nelle colonie circondate da arato ( $16.08 \pm 1.45$  gr; Fig. 3B). Inoltre, il maggior numero di prede è stato riscontrato nel 2007 ( $F_{1,4} = 116.42$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 988$ ) e nelle colonie circondate da incolto ( $F_{1,2} = 4.45$ ,  $p = 0.01$ ,  $n = 988$ ). Il numero medio di prede per borra è stato di  $6.17 \pm 0.23$  nell'incolto mentre era simile nel carciofeto ( $5.18 \pm 0.35$ ) e nell'arato ( $5.34 \pm 0.23$ ).

Infine, la tipologia di habitat influenzava anche la variazione della biomassa ingerita nelle 11 categorie tassonomiche in cui è stata differenziata (MANOVA;  $F_{7,171}$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 988$ ; Fig. 4).

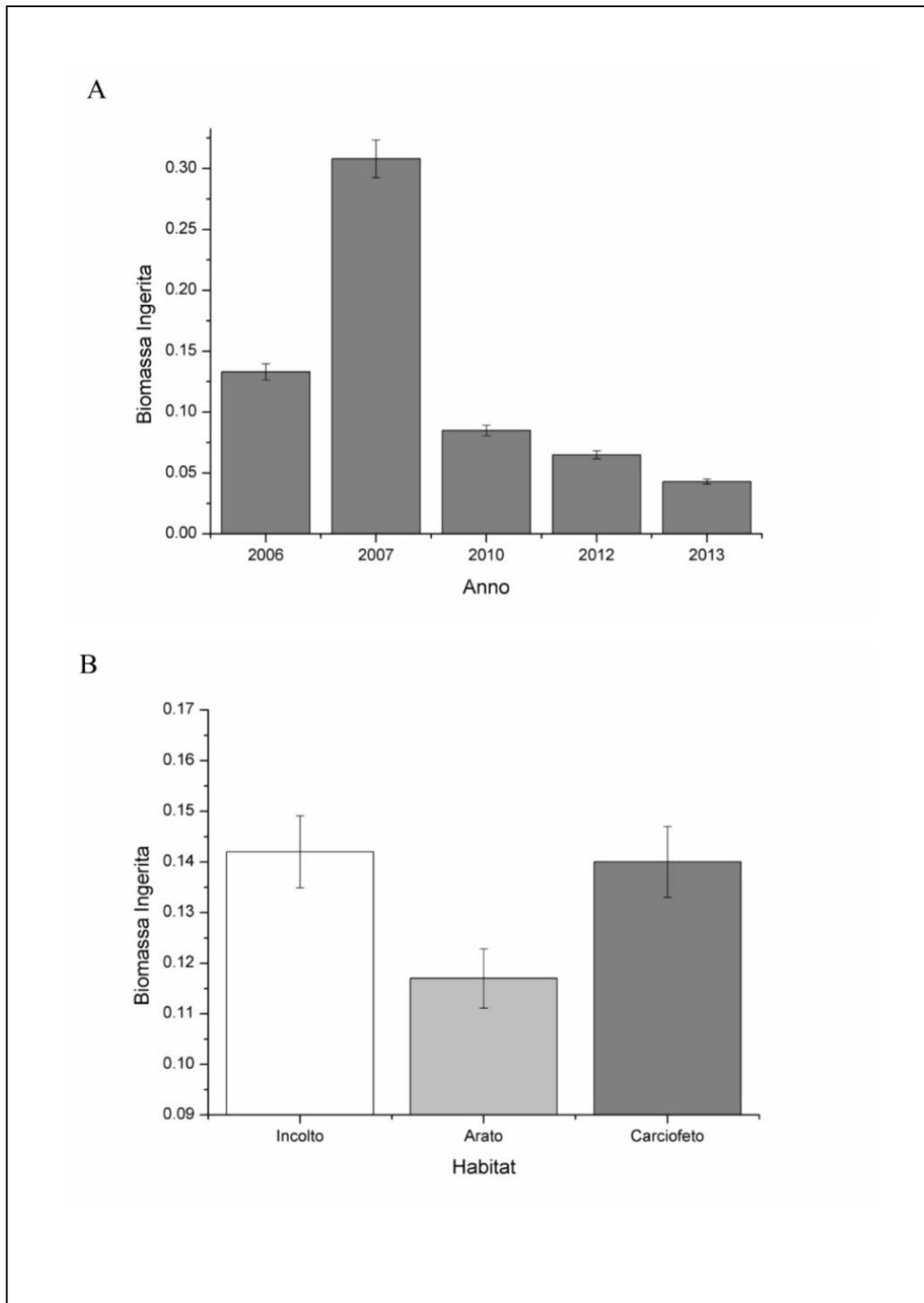


Fig.3. Biomassa ingerita (%) in funzione dell'anno (A) e dell'habitat (B) (n = 988).

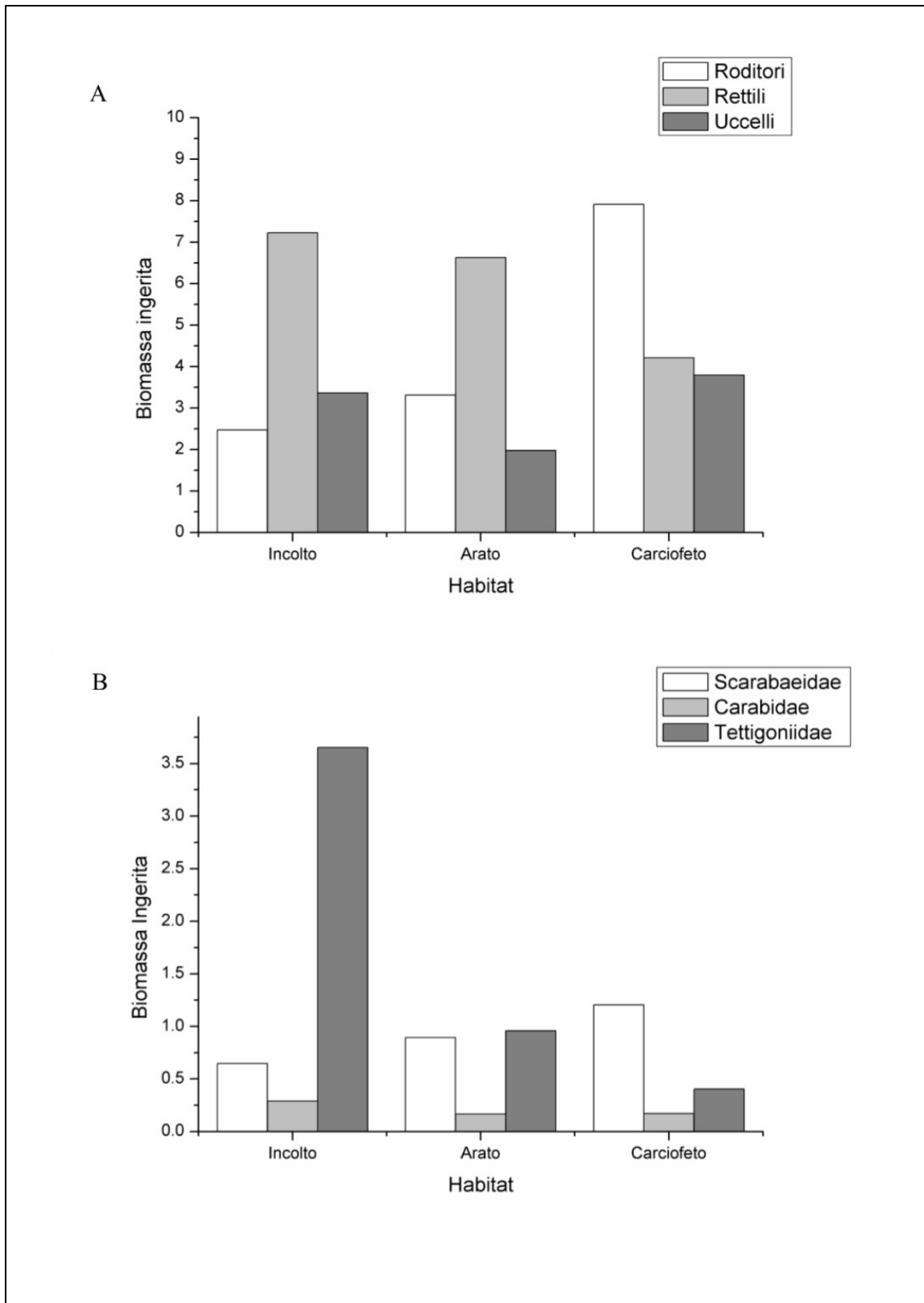


Fig. 4. A) Biomassa ingerita relativamente a Vertebrati (Roditori, Rettili e Uccelli) (grammi) e B) Invertebrati (Scarabeidi, Carabidi e Tettigoniidi) in funzione dell'habitat (n = 988).

## **Discussione**

Questo studio ha mostrato come la dieta del Grillaio vari durante la stagione riproduttiva e risulti fortemente influenzata dalla tipologia di habitat presente nella Piana di Gela.

### **Variazione annuale e stagionale della dieta**

Contrariamente a Perez-Granados (2010) e Rodriguez et al., (2010) la dieta del Grillaio è equamente divisa tra Coleotteri e Ortoteri mentre la maggior parte della biomassa è rappresentata da Vertebrati. L'analisi mostra inoltre una grande fluttuazione delle prede durante la stagione riproduttiva e durante gli anni di studio. Questo è in accordo con risultati precedenti (Capitolo 3) in cui il numero dei pulcini involati da una coppia diminuiva negli anni passando da una media di 3.5 pulcini nel 2004 a 1 nel 2012 (Di Maggio et al., in stampa).

Il declino delle popolazioni di uccelli insettivori, come il Grillaio, è un fenomeno ben documentato e su larga scala (Razeng & Watson, 2015). Questo declino può essere attribuito alla riduzione del numero delle prede (i.e. artropodi) causato dalla perdita degli habitat (Zanette et al., 2000, Rioux Paquette et al., 2014) e a cambiamenti nelle pratiche agricole (Britschgi et al., 2006). La riduzione della biomassa ingerita può essere dovuta anche all'aumento del numero di pesticidi usati in agricoltura (Hallmann et al., 2014) i quali influenzando negativamente le comunità di invertebrati determinano una distruzione della catena alimentare che, in ultima analisi, influenza anche gli uccelli insettivori.

### **Variazione della dieta in funzione dell'habitat**

Nella Piana di Gela, l'habitat ha l'effetto maggiore nel determinare la dieta del Grillaio soprattutto per quanto riguarda il numero delle prede e la biomassa ingerita. In particolare, la biomassa era maggiore nelle colonie circondate da carciofeto e incolto mentre il numero di prede era maggiore soltanto negli incolti. Questi risultati non fanno altro che

concordare e supportare i risultati sulla sopravvivenza e sull'andamento demografico precedentemente descritti in questa tesi (Capitolo 3).

I carciofeti rappresentano una tipica coltivazione dell'area di studio; i campi vengono abbandonati dopo la raccolta fornendo abbondanza di prede al Grillaio durante la stagione riproduttiva. Triolo et al., (2011) hanno dimostrato che l'Occhione (*Burhinus oedicnemus*) mostrava una preferenza per i campi di carciofo quando questi erano stati raccolti e poi abbandonati. Purtroppo, attualmente, l'intensificazione delle pratiche agricole sta determinando un cambiamento della Piana di Gela con l'impianto di colture irrigue dopo la raccolta dei carciofi che potrebbero rappresentare una ulteriore minaccia per la sopravvivenza della popolazione di Grillaio nell'area.

### **Implicazioni di conservazione**

Il declino delle popolazioni di uccelli legati ad ambienti pseudosteppici è stato da sempre attribuito ai cambiamenti delle politiche agricole (Donald et al., 2001; 2006). Sin dalla loro prima applicazione, queste politiche agricole hanno promosso la conversione degli habitat naturali e degli incolti in campi coltivati su larga scala, con l'uso di pesticidi e grandi macchinari agricoli (Sanderson et al., 2013). La conseguenza immediata di queste attività è stata la drastica riduzione dell'eterogeneità dei campi e della biodiversità degli habitat soprattutto per quanto riguarda gli uccelli (Herkert, 1997; Geiger et al., 2014). Al fine di invertire questa situazione, gli agro-ecosistemi mediterranei richiederebbero specifiche azioni di conservazione e gestione a livello locale (Sokos et al., 2013). L'aumento di margini tra i campi, il mantenimento di un mosaico di colture a rotazione, insieme con una riduzione dell'abbandono dei campi meno redditizi sono le principali raccomandazioni per la conservazione delle popolazioni di Grillaio e degli uccelli pseudosteppici in generale.



Inoltre, strisce di terreno incolto dovrebbero essere lasciate tra i campi di cereali in modo da aumentare la disponibilità di cibo e diminuire l'inedia dei pulcini in quell'habitat. Infine, la presenza di un elevato numero di Grillai nei campi di carciofi ha determinato la drastica riduzione del numero di roditori nei campi contribuendo a una attività di derattizzazione che potrebbe rappresentare un aiuto indiretto agli agricoltori.

## **Bibliografia**

- Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D. (2003) Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecology and Evolution* 18, 182–188.
- Bijlsma, R.G. (2013) Silent winter: the loss of birds from Veluwe's arable land. *Limosa* 86 (3), 108-121.
- Blondel, J.J., Aronson, J., Bodiou, J.Y., Boeuf, G. (2010) *The Mediterranean Region: Biological Diversity in Space and Time*. Oxford University Press.
- Boatman, N.D., Brickle, N.W., Hart, J.D., Milsom, T.P., Morris, A.J., Murray, A.W.A., Murray, K., Robertson, P.A. (2004) Evidence for the indirect effects of pesticides on farmland birds. *Ibis* 146 (Suppl. 2), doi: 10.1111/j.1474-919x.2004.00347.x.
- Bonal, R., Aparicio, J.M. (2008) Evidence of prey depletion around Lesser Kestrel *Falco naumanni* colonies and its short term negative consequences. *Journal of Avian Biology* 39,189-197.
- Bretagnolle, V., Villers, A., Denonfoux, L., Cornulier, T., Inchausti, P., Badenhausser, I. (2011) Rapid recovery of a depleted population of Little Bustards *Tetrax tetrax* following provision of alfalfa through an agri-environment scheme. *Ibis* 153, 4-1.
- Britschgi, A., Spaar, R., Arlettaz, R. (2006) Impact of grassland farming intensification on the breeding ecology of an indicator insectivorous passerine, the Whinchat *Saxicola rubetra*: lessons for overall Alpine meadowland management. *Biological Conservation* 130, 193–205.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer Verlag.

- Bustamante, J. (1997) Predictive models for Lesser Kestrel *Falco naumanni* distribution, abundance and extinction in southern Spain. *Biological Conservation* 80, 153-160.
- Catry, I., Franco, A.M.A., Sutherland, W.J. (2011) Adapting conservation efforts to face climate change: modifying nest-site provisioning for Lesser Kestrels. *Biological Conservation* 144, 1111-1119.
- Chiatante, G., Brambilla, M., Bogliani, G. (2014) Spatially explicit conservation issues for threatened bird species in Mediterranean farmland landscapes. *Journal of Nature Conservation* 22, 103-112.
- Donald, P. F., Sanderson, F. J., Burfield, J. I., van Bommel, F. P. J. (2006) Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990–2000. *Agriculture Ecosystems & Environment* 116, 189–196.
- Donald, P.F., Green, R.E., Heath, M.F. (2001) Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings Royal Society London B*. 268, 25-29.
- Donázar, J.A., Negro, J. J., Hiraldo F (1993) Foraging habitat selection, land-use changes and population decline in the Lesser Kestrel *Falco naumanni*. *Journal of Applied Ecology* 30, 515–522.
- Franco, A., Andrada, J. (1977) Alimentación y selección de presa en *Falco naumanni*. *Ardeola*, 23, 137-187.

- Franco, A.M.A., Catry, I., Sutherland, W.J., Palmeirim, J. (2004) Do different habitat preference methods produce the same conservation recommendations for lesser kestrels? *Animal Conservation* 7, 291-300.
- Fuller, R.J., Gregory, R.D., Gibbons, D.W., Marchant, J.H., Wilson, J.D., Baillie, S.R., Carter, N. (1995) Population declines and range contractions among lowland farmland birds in Britain. *Conservation Biology* 9, 1425-1441.
- Geiger, F., Hegemann, A., Gleichman, M., Flinks, H., De Snoo, G.R., Prinz, S., Tieleman, B.I., Berendse, F. (2014) Habitat use and diet of Skylarks (*Alauda arvensis*) wintering in an intensive agricultural landscape of the Netherlands. *Journal of Ornithology* 15, 507–518
- Genghini, M., Gellini, S., Gustin, M., (2006) Organic and integrated agriculture: the effects on bird communities in orchard farms in northern Italy. *Biodiversity Conservation* 15, 3077–309.
- Hallmann, R.P.B., Foppen, C.A.M., van Turnhout, H., de Kroon, E. J. (2014) Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations *Nature*, 511, 341–343.
- Harrison, X.A., Blount, J.D., Inger, R., Norris, D.R., Bearhop, S. (2011) Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *Journal of Animal Ecology* 80, 4–18.
- Herkert, J. R. (1997) Bobolink *Dolichonyx oryzivorus* population decline in agricultural landscapes in the Midwestern USA. *Biological Conservation* 80, 107–112.
- Johst, K., Brandl, R., Eber, S. (2002) Metapopulation persistence in dynamic landscapes: the role of dispersal distance. *Oikos* 98, 263–270.

- Kowalczyk, N. D., Chiaradia, A., Preston, T. J., Reina, R. D. (2015) Environmental variability drives shifts in the foraging behaviour and reproductive success of an inshore seabird. *Oecologia* doi: 10.1007/s00442-015- 3294-6.
- Levin, R. (1968) Evolution in changing environments; some theoretical explorations. Princeton, N.J. Princeton University Press.
- Loos, J., Dorresteijn, I., Hanspach, J., Fust, P., Rakosy, L., Fischer, J. (2014) Low-intensity agricultural landscapes in Transylvania support high butterfly diversity: implications for conservation. *PloS One* 9, e103256.
- Massa, B., Sarà, M. (1982) Dieta comparata del Barbagianni (*Tyto alba* Scopoli) in ambienti boschivi, rurali e suburbani della Sicilia. *Naturalista siciliano* 6, 3-15.
- Massa, B. (2011) Gli Ortotteri di Sicilia: check-list commentata. *Biogeographia* 30, 567–626.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J. 2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.
- Negro, J. J., Donazar, J.A., Hiraldo, F., Hernandez, M., Fernandez, M. (1993) Organochlorine and heavy metal contamination in non-viable eggs and its relation to breeding success in a Spanish population of Lesser Kestrels (*Falco naumanni*). *Environmental Pollution* 82, 201-205.
- Newton, I. (2004) The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis* 146, 579–600.
- Norris, D. R., P. P. Marra, T. K. Kyser, T. W. Sherry, L. M. Ratcliffe. (2004) Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271, 59–64.

- Parr, S.J., Collin, P., Silk, S., Wilbraham, J., Williams, N.P. Yarar, M. (1995) A baseline survey of Lesser Kestrels *Falco naumanni* in central Turkey. *Biological Conservation* 72, 45–53.
- Perez – Granados, C. (2010) Diet of adult Lesser Kestrels *Falco naumanni* during the breeding season in Central Spain. *Ardeola* 57(2), 443-448.
- R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Razeng, E., Watson, D. M. (2015) Nutritional composition of the preferred prey of insectivorous birds: popularity reflects quality. *Journal of Avian Biology* 46, 89–96.
- Rioux Paquette, S., Pelletier, F., Garant, D., Be´lisle, M. (2014) Severe recent decrease of adult body mass in a declining insectivorous bird population. *Proceedings Royal Society B* 281, 20140649.
- Rizzo, M.C., Massa, B. (1995) Morfologia mandibolare degli Ortoteri in relazione alla posizione trofica. *Phytophaga* 6, 205–222.
- Rodriguez, C., Tapia, L., Kieny, F., Bustamante, J. (2010) Temporal changes in Lesser Kestrel (*Falco naumanni*) diet during the breeding season in southern Spain. *Journal of Raptor Research*, 44, 120-128.
- Sanderson, F.J., Kucharz, M., Jobda, M., Donald, P.F. (2013) Impacts of agricultural intensification and abandonment on farmland birds in Poland following EU accession. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 168, 16–24.

- Sirami, C., Brotons, L., Burfield, I., Fonderflick, J., Martin, J. L. (2008) Is land abandonment having an impact on biodiversity? A meta-analytical approach to bird distribution changes in the north-western Mediterranean. *Biological Conservation* 141, 450-459.
- Sokos, C.K., Mamolos, A. P., Kalburtji, K.L., Birtsas, P.K. (2013) Farming and wildlife in Mediterranean agroecosystems. *Journal of Nature Conservation* 21, 81-92.
- Statsoft Inc. (2001) *STATISTICA for Windows*. Tulsa: Statsoft Inc.
- Sumasgutner, P., Nemeth, E., Tebb, G., Krenn, H. W., & Gamauf, A. (2014) Hard times in the city—Attractive nest sites but insufficient food supply lead to low reproductive rates in a bird of prey. *Frontiers in Zoology* 11, 48.
- Tella, J.L., Forero, M.G., Hiraldo, F., Donázar, J.A. (1998) Conflicts between Lesser Kestrel conservation and European agricultural policies as identified by habitat use analyses. *Conservation Biology* 12, 593–604.
- Triolo, S., Campobello, D., Sarà, M. (2011) Diurnal habitat suitability for a Mediterranean steppeland bird, identified by Ecological Niche Factor Analysis. *Wildlife Research* 38, 152-162.
- Zanette, L., Doyle, P., Trémont, S. (2000) Food shortage in small fragments: evidence from an area-sensitive passerine. *Ecology* 81(6), 1654–1666.

## Capitolo 5

### Obiettivo 5: Effetti di fattori biotici e abiotici sulle temperature all'interno di nidi di Grillaio



Campobello D., Lindstrom J., Di Maggio R., Sarà M. The interplay of micro- and macro-habitat features as a tool to detect climate-driven constraints affecting conservation status of cavity nesters. *Animal Conservation*. In revisione.



## **Introduzione**

Una parte sempre più estesa della letteratura scientifica dimostra gli effetti del riscaldamento globale indotto dall'uomo sulla struttura e sulla distribuzione delle popolazioni e delle comunità di tutti i taxa (Walther et al., 2002; De Frenne et al., 2013). Un ostacolo nello sviluppo di una chiara conoscenza di questi effetti è dato dal fatto che gli organismi vanno generalmente alla ricerca di condizioni locali idonee (microhabitat), mentre i modelli di distribuzione delle specie (MDS) si basano su dati climatici su larga scala (Potter et al., 2013; Varner & Dearing, 2014). Gli effetti del riscaldamento globale e l'interazione con altre fonti di stress sono stati tipicamente esaminati o su larga scala o su scala ridotta, anche se un crescente numero di lavori ha sottolineato l'urgenza di esplorare meccanismi e dinamiche di fattori a differente scala di osservazione (De Marchi et al., 2015). Recentemente, Varner & Dearing (2014) hanno mostrato che esiste una sostanziale differenza tra le temperature misurate nelle stazioni metereologiche, usate nei MDS, e le temperature del microhabitat, quelle che vengono effettivamente percepite dagli individui. Conseguentemente, aree considerate non idonee dai classici modelli di distribuzione delle specie, diventano ottimi rifugi in un'analisi a maggiore risoluzione (Pearman et al., 2008; Pliscoff et al., 2014).

Analisi su larga scala dei cambiamenti climatici non riflettono la reale vulnerabilità degli organismi nei confronti dei cambiamenti climatici e di altri fattori di stress ai quali sono esposti su scala spazio – temporale ridotta (Parmesan, 2006). D'altro canto, l'analisi delle caratteristiche del microhabitat non forniscono di per se alcuna indicazione su quale aspetto ambientale è importante per preservare gli organismi dal *global change* (Lindström & Forchhammer, 2010). Nonostante il tentativo di Varner & Dearing (2014) di integrare caratteristiche dell'habitat sia su larga scala che su scala ridotta, le loro analisi non considerano i potenziali effetti interattivi o cumulativi tra i vari

fattori. In quest'ultima parte della tesi, ho usato dati sul Grillaio, uccello nidificante all'interno di cavità pre-esistenti, che rappresenta un modello eccellente per lo studio delle interazioni tra fattori biotici e abiotici registrati sia su larga scala (i.e. sito riproduttivo) che su scala ridotta (i.e. cavità-nido).

Le temperature del nido influenzano sia direttamente che indirettamente tutti gli stadi riproduttivi degli uccelli (Ardia et al., 2010; De Marchi et al., 2015). Contrariamente alle aree temperate (Ardia et al., 2010), nelle regioni più calde, alte temperature all'interno del nido possono influenzare negativamente il tasso di schiusa delle uova (Lei et al., 2014) e la crescita dei pulcini (Catry et al., 2011).

Tratti comportamentali, come la selezione del sito riproduttivo, possono rappresentare una misura valida per mitigare le avverse condizioni di nidificazione quando microambienti idonei sono disponibili per i riproduttori (Ardia et al., 2010; De Marchi et al., 2015). La selezione del sito riproduttivo dovrebbe essere infatti sotto una forte pressione selettiva (Both & Visser, 2001; Gienapp et al., 2006). Risorse di elevata qualità sono infatti limitate in natura. Sin dalla prima definizione dell' *Ideal Free Distribution*, ci sono molte evidenze che mostrano come, quando le risorse variano per qualità, le migliori sono occupate per prime mentre le altre sono utilizzate solo successivamente (Fretwell & Lucas, 1970; Pulliam & Danielson, 1991).

In questo studio, ho esaminato le potenziali interazioni tra le temperature registrate su larga scala (i.e. dalle stazioni meteorologiche) e su scala ridotta (i.e. attraverso dei termometri all'interno dei nidi) in una popolazione di Grillaio che nidifica nella Piana di Gela (Sicilia). La riproduzione e la dimensione delle popolazioni di Grillaio è influenzata da fattori ambientali, sia su larga scala che su scala ridotta, come le piogge o l'orientamento dei nidi (Rodríguez & Bustamante, 2003; Sarà, 2010; Catry et al., 2011), sebbene non sia ancora chiaro se le due scale di misurazione siano collegate e se gli

individui rispondano alla variazione di temperatura tra i nidi. Inoltre, i Grillai rappresentano un modello eccezionale per rispondere a queste domande e fornire indicazioni di conservazione. Dal momento che il Grillaio si trova in uno stato di conservazione altalenante (Sarà, 2010; Iñigo & Barov, 2011) e a causa di una improvvisa riduzione dei siti riproduttivi sono stati aggiunti siti artificiali per fornire più opportunità riproduttive.

## **Materiali & Metodi**

Lo studio è stato condotto per un periodo di nove anni, da aprile a luglio 2004-2013 con eccezione del 2008 per un totale di 1.157 nidi monitorati in 35 colonie. Ciascun nido è stato controllato da tre a sei volte per stagione in modo da registrare la tipologia di nido (Box [B], Buco [H], Tegola [T]), le caratteristiche del nido (volume cm<sup>3</sup>), l'esposizione e il primo giorno di deposizione. Inoltre, sono stati quantificati il numero di pulcini trovati nei nidi e la loro età (Sarà et al., 2012).

Il SIAS (Servizio Informativo Agro-meteorologico Siciliano) è un sistema regionale di 96 stazioni meteorologiche automatiche che registrano la temperatura, l'umidità e la velocità del vento ogni ora. Ho usato una di queste stazioni localizzata a 70 m s. l. m. in prossimità della Piana di Gela (4112703N; 440838E) e a circa 2-8 km dalle colonie di Grillaio per ottenere le temperature orarie durante la stagione riproduttiva. Negli ultimi quattro anni di studio, 2010-2013, in 11 colonie, sono stati posizionati 100 termologger HOBO U12-012 (Onset Computer Corporation, Bourne, MA, USA) che registravano ogni ora la temperatura, all'interno di 108 nidi (23 in 2010, 23 in 2011, 25 in 2012, 37 in 2013) di cui dieci nelle cassette nido (Box), 46 nei buchi

dei muri e 52 sotto le tegole. Otto di questi nidi sono falliti all'inizio della stagione e i termologger sono stati riposizionati in altri otto nidi. Nel 74% dei casi, i termologger hanno registrato la temperatura sin dal primo giorno di deposizione del primo uovo fino all'involto dei pulcini o al fallimento del nido, mentre nel resto dei nidi la temperatura è stata registrata partendo dal primo fino al 34esimo giorno dalla deposizione del primo uovo. Questo è dovuto al fatto che non è stato sempre possibile stabilire l'esatta posizione dei nidi. Una volta rimossi dai nidi i dati sono stati scaricati con il software HOBO (versione 3.7.0).

### **Analisi statistiche**

Ho usato Modelli lineari misti (e.g. Zuur et al., 2009) per studiare il ruolo di fattori biotici e abiotici registrati a differenti scale di osservazione per predire il microclima del nido. Ho usato una distribuzione normale con la temperatura del nido come variabile di risposta. Per la classificazione e comparazione dei modelli, ho usato l'Akaike's Information Criterion (AIC, e.g. Symonds & Moussalli, 2011) e il Likelihood Ratio Testing (LRT). Le analisi sono state effettuate con il software R 3.0.1 (R Core Team, 2013) e il pacchetto lme4 (Bates et al., 2013). Prima di eseguire le analisi, è stata controllata la co-linearità tra i predittori utilizzando il *Variance Inflation Factor* (VIF) e escludendo tutti quei valori con un VIF maggiore di due (Zuur et al., 2009). In particolare, ho esaminato la potenziale dipendenza della temperatura oraria del nido dalle seguenti variabili: temperatura ambientale oraria (AmbT, C°, continua), volume del nido (cm<sup>3</sup>), tipologia di nido (Box[B], Buco [H], Tegola [T]), esposizione del nido (categorica, due livelli, Fresco e Caldo), numero di pulcini (numerica, 1-5), età dei pulcini (categorica: a = 1-7, b = 8-14, c = 15-21, d = 22-28 giorni dopo la schiusa). La temperatura ambientale è stata registrata dalle stazioni meteorologiche della Piana di Gela. Un nido è stato classificato come "Fresco" se esposto a Ovest, Nord-Ovest, Nord, Nord- Est, mentre è

stato classificato come “Caldo” se esposto a Est, Sud-Est, Sud e Sud –Ovest. Ciascuna classe di età dei pulcini ha una durata di sette giorni ed è stata determinata dalla dimensione dei pulcini e dalla crescita delle penne registrate durante il controllo ai nidi. L’identità del nido, della colonia e dell’anno sono stati trattati come fattori random dei modelli (Millar & Anderson, 2004). In accordo con i risultati ottenuti, i Grillai dovrebbero preferire i nidi sotto le tegole, più freschi rispetto agli altri (si vedano i risultati). Dal momento che i tetti dei casolari in cui nidifica il Grillaio stanno crollando, ho ipotizzato che le tegole potessero essere una risorsa limitante e, di conseguenza, sarebbero state utilizzate per prime mentre gli altri nidi sarebbe rimasti a disposizione degli altri conspecifici. Nei casolari non è possibile verificare l’idoneità di ciascuna tegola come nido per i Grillai e di conseguenza, non è possibile stimare il numero totale di nidi disponibili. Senza una quantificazione della disponibilità non è possibile verificare una preferenza verso un particolare nido. Nonostante ciò, ho verificato se gli organismi che per primi iniziavano a riprodursi preferivano nidificare sotto le tegole utilizzando una ANOVA a una via, dove il primo giorno di deposizione rappresentava la variabile di risposta e la tipologia di nido (due livelli: buco e tegola) la variabile indipendente. Ho escluso le colonie con cassette nido perché posizionate solo da 4 anni e di conseguenza non comparabili con gli altri anni.

## **Risultati**

Durante la stagione riproduttiva, le temperature all’interno del nido erano influenzate dalle temperature ambientali. Il modello che include soltanto questa variabile, però, si colloca al 25esimo posto nella Tabella 1, indicando che la temperatura ambientale da sola è insufficiente a spiegare la variazione delle temperature microclimatiche. Il modello migliore include, insieme alle temperature ambientali, anche l’età dei pulcini, il numero,

la tipologia del nido e l'interazione tra numero ed età dei pulcini (Tabella 1). I nidi con un elevato numero di pulcini diventavano più caldi al crescere dei pulcini stessi (Figura 1A).

Per esempio, quando la temperatura ambientale media era tra 25 e 26°C, un nido con pulcini giovani (età a e b) raggiungeva una media giornaliera di 27.9°C (n = 53) mentre nidi con pulcini più grandi (età c e d, n = 96) raggiungevano una temperatura giornaliera di 28.7°C. Con la stessa temperatura ambientale, nidi con 1-2 pulcini giovani (età a) raggiungevano temperature di 27.0°C (n = 5) mentre raggiungevano temperature di 30°C con 5 pulcini grandi (età d, n = 10). Le cassette nido (box) rappresentano i nidi più caldi (temperatura media giornaliera  $\pm$  ES,  $24.9 \pm 0.1^\circ\text{C}$ , n = 630), le tegole il nido più fresco ( $21.7 \pm 0.1^\circ\text{C}$ , n = 3036) e i buchi avevano una temperatura intermedia ( $22.7 \pm 0.1^\circ\text{C}$ , n = 2625; Fig. 1B).

**Tabella 1** Set completo dei modelli risultanti dall'analisi GLMMs. In quest'analisi sono stati testati fattori abiotici (caratteristiche del nido e temperature) e biotici (numero ed età dei pulcini) sulla temperatura registrata all'interno di 108 nidi di Grillaio.

N Modelli	Modelli	Estimate	ES	AIC	ΔAIC	AIC weight	Numero di Parametri
<b>1</b>	<b>AmbT+ Età_pulc + N_Pulc +Tipo_nido+ N_Pulc * Età_pulc</b>			<b>192348.50</b>	<b>0.00</b>	<b>0.69</b>	<b>13</b>
	AmbT	0.611	0.00				
	Età_pulc_b	1.143	0.10				
	Età_pulc_c	1.217	0.10				
	Età_pulc_d	2.027	0.11				
	N_Pulc	0.043	0.03				
	Tipo_nido_buco	-0.388	0.45				
	Tipo_nido_tegola	-2.358	0.46				
	Età_pulcb* N_Pulc	-0.021	0.03				
	Età_pulcc* N_Pulc	0.312	0.03				
	Età_pulcd* N_Pulc	0.294	0.04				
2	Amb_T + Età_pulc+ N_Pulc + Tipo_nido + Esposizione + Età_pulc* N_Pulc			192350.40	1.90	0.27	14
3	Amb_T + Età_pulc+ N_Pulc + Tipo_nido + Esposizione + Età_pulc* N_Pulc + Tipo_nido * Esposizione			192353.90	5.40	0.05	16

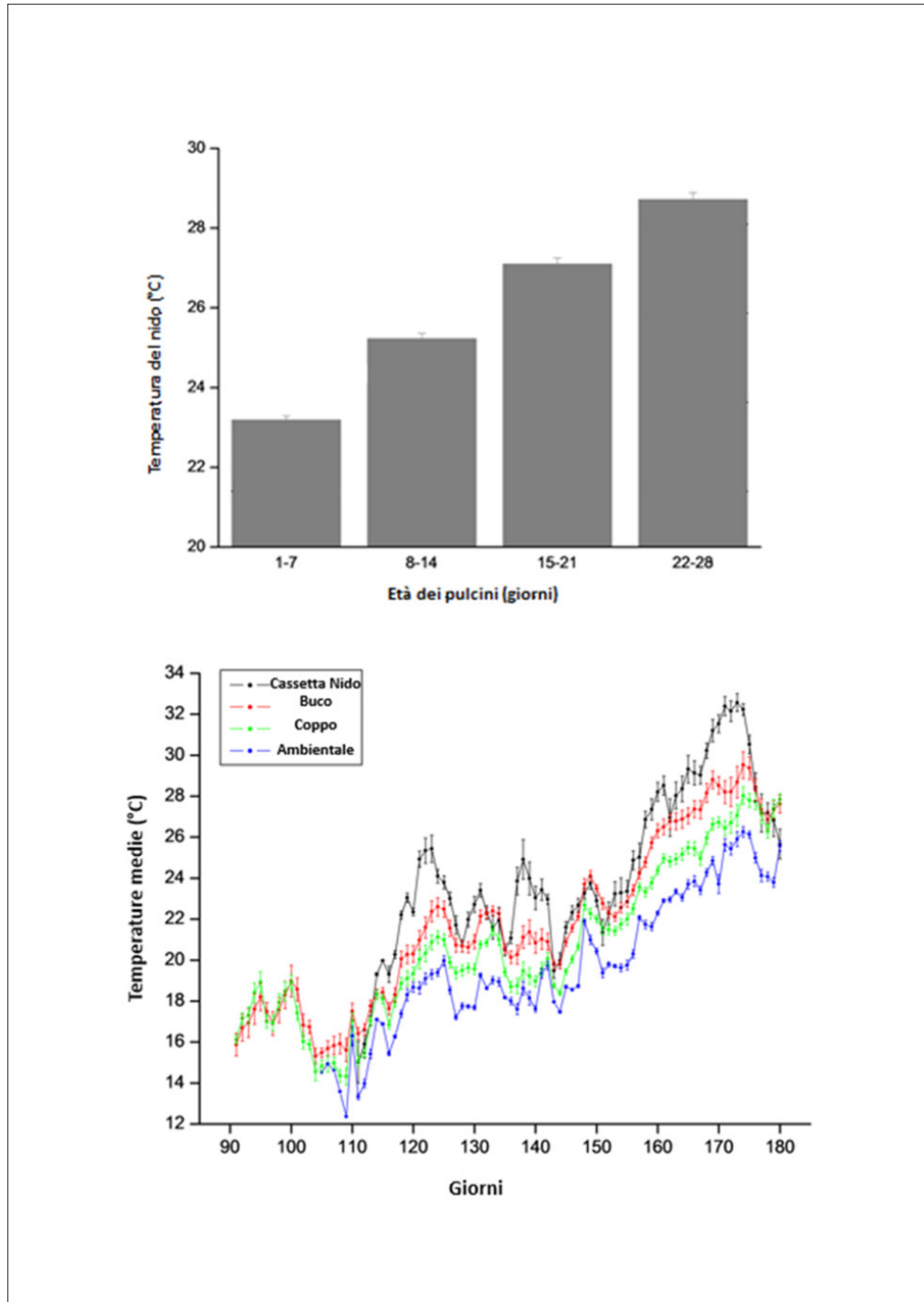
4	Amb_T + Età_pulc+ N_Pulc + Esposizione + Età_pulc* N_Pulc	192384.80	36.30	0.00	12
5	Amb_T + Età_pulc+ N_Pulc + Età_pulc* N_Pulc	192385.80	37.30	0.00	11
6	Amb_T + Età_pulc+ N_Pulc + Tipo_nido	192520.50	172.00	0.00	10
7	Amb_T + Età_pulc+ N_Pulc + Tipo_nido + Esposizione	192522.40	173.90	0.00	11
8	Amb_T + Età_pulc+ N_Pulc + Tipo_nido + Esposizione + Tipo_nido * Esposizione	192526.00	177.50	0.00	13
N Modelli	Modelli	AIC	ΔAIC	AIC weight	Numero di Parametri
9	Amb_T + Età_pulc+ Tipo_nido	192549.30	200.80	0.00	9
10	Amb_T + Età_pulc+ Tipo_nido + Esposizione	192551.10	202.60	0.00	10
11	Amb_T + Età_pulc+ Tipo_nido + Esposizione + Tipo_nido * Esposizione	192554.40	205.90	0.00	12
12	Amb_T + Età_pulc+ N_Pulc + Esposizione	192556.10	207.60	0.00	10
13	Amb_T + Età_pulc+ N_Pulc	192557.20	208.70	0.00	8
14	Amb_T + Età_pulc+ Esposizione	192585.60	237.10	0.00	8
15	Amb_T + Età_pulc	192587.20	238.70	0.00	7
16	Amb_T + N_Pulc + Tipo_nido	196190.10	3841.60	0.00	7
17	Amb_T + N_Pulc + Tipo_nido + Esposizione	196191.10	3842.60	0.00	8
18	Amb_T + N_Pulc + Tipo_nido + Esposizione + Tipo_nido * Esposizione	196191.90	3843.40	0.00	10



19	Amb_T + N_Pulc + Esposizione	196228.40	3879.90	0.00	6
20	Amb_T + N_Pulc	196231.80	3883.30	0.00	5
21	Amb_T + Tipo_nido	714760.00	522411.50	0.00	6
22	Amb_T + Tipo_nido + Esposizione	714761.40	522412.90	0.00	7
23	Amb_T + Tipo_nido + Esposizione + Tipo_nido * Esposizione	714762.70	522414.20	0.00	9
24	Amb_T + Esposizione	714808.00	522459.50	0.00	5
25	Amb_T	714811.90	522463.40	0.00	4

---

Amb\_T = temperature ambientale oraria °C; Età\_pulc= età dei pulcini, (a = più giovani, d = più grandi); N\_Pulc= numero di pulcini (1-5);  
 Tipo\_nido = tipologia di nido



*Fig. 1. Fattori biotici (età dei pulcini), A) e abiotici (temperatura ambientale per tipologia di nido, B) come migliori predittori della temperatura del nido.*

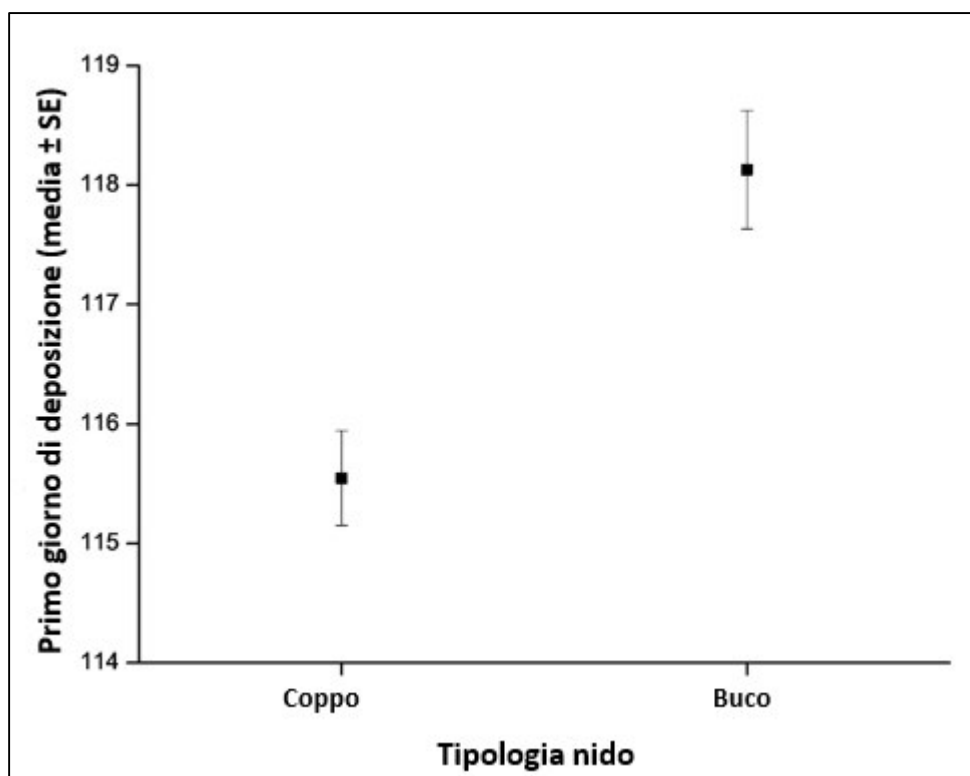


Fig. 2. Inizio della nidificazione, espresso come primo giorno di deposizione di 837 nidi di Grillaio nidificanti in 16 colonie durante nove stagioni riproduttive (2004- 2013 con l'eccezione del 2008).

Un sottocampione di 837 nidi in 16 colonie ha mostrato come le coppie che occupavano le tegole avevano cominciato a riprodursi per prime (il giorno giuliano di inizio della deposizione nelle tegole era  $115 \pm 0.4$  mentre nei buchi era  $118 \pm 0.5$ ;  $F_{1,835} = 17.0$ ,  $p < 0.0001$ , Fig. 2) rispetto a quelle nidificanti nei buchi in accordo con una preferenza per le tegole.

## Discussione

In questo studio, la temperatura del nido (i.e. microclima) dipende sia da fattori biotici che abiotici. Il microclima è, non a sorpresa, dipendente dalle temperature ambientali registrate dalle stazioni meteorologiche vicine. Nonostante ciò, queste non sono in grado di predire da sole le condizioni all'interno del nido che, invece, sono determinate sia dalla

tipologia del nido che dal numero e dall'età dei pulcini. Le condizioni microclimatiche più fresche si riscontravano nelle tegole dei tetti che venivano occupate dagli individui che per primi iniziavano a nidificare. Al contrario e paradossalmente, con l'aumento delle temperature nell'ultima parte della stagione riproduttiva, gli individui che si riproducevano tardivamente occupavano i buchi dei muri dove si raggiungevano le temperature più elevate. Di conseguenza, le tegole potrebbero rappresentare una risorsa limitata preferita dai primi riproduttori con le coppie che si riproducono successivamente costrette a occupare i nidi rimanenti. Questo sarebbe in linea con la *Ideal Pre-emptive Distribution* teorizzata da Pulliam & Danielson (1991) in accordo alla quale, i territori migliori sono occupati per primi e non sono più disponibili per gli altri.

Gli studi sui cambiamenti climatici solitamente si soffermano sugli effetti delle temperature su larga scala (Skagen & Adams, 2012; Pliscoff et al., 2014). Alcuni aspetti fisiologici, come lo stress alle alte temperature, sono stati recentemente integrati in modelli meccanicistici che però includevano solo le temperature ambientali e non quelle microclimatiche (Angilletta et al., 2006). In questo studio è mostrato come le condizioni ambientali del microclima rappresentano componenti fondamentali nella valutazione dell'ambiente in cui un organismo vive e devono essere necessariamente integrate nei Modelli di Distribuzione delle Specie in modo da poter fare delle previsioni realistiche sulla distribuzione futura delle specie (Ardia et al., 2010).

Lo stress termico può ridurre le performance fisiologiche delle organismi e persino la sopravvivenza, soprattutto al di sopra di una specifica soglia (Violle et al., 2007; Oswald & Arnold, 2012). Alte temperature inducono disidratazione sia nelle uova che nei pulcini (Catry et al., 2001). Può inoltre determinare un effetto negativo a cascata quando i genitori, spendendo meno tempo al nido, aumentano il rischio di infezioni microbiche e di predazione per le uova e diminuiscono la sincronia di schiusa

determinando un potenziale aumento della mortalità dei pulcini (Cook et al., 2005). In accordo, lavori precedenti hanno dimostrato una riduzione del tasso di schiusa e di involo all'aumentare delle temperature (Catry et al., 2001).

La selezione del sito riproduttivo è un tratto comportamentale molto efficace nel mitigare gli effetti del surriscaldamento. I Grillai sono capaci di valutare la differente qualità dei siti riproduttivi come mostrato nelle popolazioni spagnole (Serrano & Tella, 2007). Questa specie è inoltre caratterizzata da una distribuzione dispotica, con gli individui adulti e con maggiore esperienza che monopolizzano le risorse migliori mentre i giovani vengono relegati nelle colonie di bassa qualità (Serrano & Tella, 2007). Come detto precedentemente, i risultati sono coerenti con una limitazione delle tegole probabilmente per un graduale ma costante crollo delle strutture che ospitano i Grillai.

Basandosi sui risultati ottenuti e sulla conoscenza della specie, le temperature nei siti di nidificazione dei Grillai aumenteranno (IPCC, 2014). Di conseguenza, la migliore misura di conservazione dovrebbe essere quella di mantenere e ristrutturare le strutture in cui nidifica la specie, sebbene questo implichi costi proibitivi.

Nelle scenario globale dell'aumento delle temperature, la riduzione della tipologia di nido migliore potrebbe plausibilmente influenzare l'andamento della popolazione. Il declino dovuto al deterioramento della qualità dell'habitat potrebbe infatti essere esacerbato dalla mancanza di siti di nidificazione ottimali. Meccanismi microevolutivi potrebbero modificare tratti comportamentali sottoposti a pressioni selettive in modo da massimizzare la fitness in risposta ai cambiamenti ambientali (Visser, 2008). Dai risultati mostrati, anche la riduzione delle covate potrebbero rendere più freschi i nidi. La riduzione del numero di uova deposte, però, è un tratto non facilmente modificabile nel breve periodo soprattutto per i rapaci (Cooper et al., 2005), sensibili soprattutto al primo giorno di deposizione (Daan et al., 1990).

In conclusione, le previsioni future sulla distribuzione delle specie e delle comunità dovrebbe integrare anche un'analisi su scala ridotta. Il Grillaio sembrerebbe essere un sistema ideale per creare modelli a livello individuale e non di popolazione. Studi futuri dovrebbero essere indirizzati verso un'analisi dettagliata delle risposte fisiologiche delle uova e dei pulcini al surriscaldamento e alla quantificazione delle differenze tra le tipologie di nidi dal punto di vista microclimatico al fine di migliorare le attuali azioni di gestione.

## Bibliografia

- Angilletta, M.J., Oufiero, C.E., Leache, A.D. (2006) Direct and indirect effects of environmental temperature on the evolution of reproductive strategies: an information-theoretic approach. *American Naturalist*, 168, E123-E135.
- Ardia, D.R., Pérez, J.H., Clotfelter, E.D. (2010) Experimental cooling during incubation leads to reduced innate immunity and body condition in nestling tree swallows. *Proceedings of the Royal Society Series B*, 277, 1881-1888.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S. (2013) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.0-5. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Both, C., Visser, M.E. (2001) Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*, 411, 296-298.
- Catry, I., Franco, A.M.A., Sutherland, W.J. (2011) Adapting conservation efforts to face climate change: modifying nest-site provisioning for lesser kestrels. *Biological Conservation*, 144, 1111-1119.
- Cook, M.I., Beissinger, S.R., Toranzos, G.A. (2005) Microbial infection affects egg viability and incubation behavior in a tropical passerine. *Behavioral Ecology*, 16, 30-36.
- Cooper, C.B., Hochachka, W.M., Butcher, G., Dhondt, A.A. (2005) Seasonal and latitudinal trends in clutch size: thermal constraints during laying and incubation. *Ecology*, 86, 2018-2031.
- Daan, S., Dijkstra, C., Tinbergen, J.M. (1990) Family planning in the kestrel (*Falco tinnunculus*): the ultimate control of covariation of laying date and clutch size. *Behaviour*, 114, 83-116.

- De Frenne, P., Rodríguez-Sánchez, F., Coomes, D.A., Baeten, L., Verstraeten, G., Vellen, M., Bernhardt-Römermann, M., Brown, C.D., Brunet, J., Cornelis, J., Decocq, G.M., Dierschke, H., Eriksson, O., Gilliam, F.S., Hédli, R., Heinken, T., Hermy, M., Hommel, P., Jenkins, M.A., Kelly, D.L., Kirby, K.J., Mitchell, F.J.G., Naaf, T., Newman, M., Peterken, G., Petřík, P., Schultz, J., Sonnier, G., Van Calster, H., Waller, D.M., Walther, G.-R., White, P.S., Woods, K.D., Wulf, M., Graae, B.J., Verheyen, K. (2013) Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 110, 18561-18565.
- De Marchi, G., Chiozzi, G., Dell'Omo, G., Fasola M. 2015. Low incubation investment in the burrow-nesting crab plover *Dromas ardeola* permits extended foraging on a tidal food resource. *Ibis*, 157, 31-43.
- Fretwell, S. D., Lucas, H. L. (1970) On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19, 16-36.
- Gienapp, P., Postma, E., Visser, M.E. (2006) Why breeding time has not responded to selection for earlier breeding in a songbird population. *Evolution*, 60, 2381-2388.
- Iñigo, A., Barov, B. (2011) Action Plan for the lesser kestrel *Falco naumanni* in the European Union. – SEO-BirdLife, BirdLife International for the European Commission.
- IPCC (2014). Fifth Assessment Report. <https://www.ipcc.ch/report/ar5>
- Lei, B.R., Green, J.A., Pichegru, L. (2014) Extreme microclimate conditions in artificial nests for Endangered African Penguins. *Bird Conservation International*, 24, 201-213.



- Lindström, J., Forchhammer, M. C. (2010) Time-series analyses. In: Effects of Climate Change on Birds. (Møller, A. P., Fiedler, W. & Berthold, P. Eds). Oxford University Press, New York, NY. pp. 57-66.
- Oswald, S.A., Arnold, J.M. (2012) Direct impacts of climatic warming on heat stress in endothermic species: seabirds as bioindicators of changing thermoregulatory constraints. *Integrative Zoology*, 7, 121-136.
- Parnesan, C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 37, 637-669.
- Pearman, P.B., Guisan, A., Broennimann, O., Randin, C.F. (2008) Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 149-158.
- Plissock, P., Luebert, F., Hilger, H.H., Guisan, A. (2014) Effects of alternative sets of climatic predictors on species distribution models and associated estimates of extinction risk: A test with plants in an arid environment. *Ecological Modelling*, 288, 166-177.
- Potter, K.A., Woods, H.A., Pincebourde, S. (2013). Microclimatic challenges in global change biology. *Global Change Biology*, 19, 2932-2939.
- Pulliam, H.R., Danielson, B.J. (1991). Sources, sinks and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist*, 137, 50–66.
- R Core Team 2013 R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rodríguez, C., Bustamante, J. (2003) The effect of weather on lesser kestrel breeding success: can climate change explain historical population declines? *Journal of Animal Ecology*, 72, 793-810.

- Sarà, M. (2010) Climate and land-use changes as determinants of lesser kestrel *Falco naumanni* abundance in Mediterranean cereal steppes (Sicily). *Ardeola (Special)*, 57, 3-22.
- Serrano, D., Tella, J.L. (2007) The role of despotism and heritability in determining settlement patterns in the colonial lesser kestrel. *American Naturalist* 169, 53-67.
- Skagen, S.K., Adams, A.A.Y. (2012) Weather effects on avian breeding performance and implications of climate change. *Ecological Applications*, 22, 1131-1145.
- SIAS (2015, July 8) Servizio Informativo Agrometeorologico Siciliano. Retrieved from <http://www.sias.regione.sicilia.it/>
- Symonds, M.R.E., Moussalli, A. (2011) A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 13-21.
- Varner, J., Dearing, M.D. (2014) The importance of biologically relevant microclimates in habitat suitability assessments. *Plos One*, 9, e104648.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892.
- Visser, M.E. (2008) Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society Series B*, 275, 649-659 .
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389-395.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M. (2009) *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York, New York, USA.

## **Risultati generali & Conclusioni**

L'approccio seguito in questa tesi abbraccia numerosi argomenti come la distribuzione del Grillaio, i fattori che determinano la sua probabilità di sopravvivenza, la dieta e il microclima. In una delle sub-popolazioni oggetto di questo studio (i.e. la Piana di Gela), l'aggregazione dei nidi e la sincronia riproduttiva aumentano la sopravvivenza delle uova e dei pulcini dei Grillai che nidificano nel loro tipico habitat pseudosteppico. Gli individui che nidificano circondati da molti conspecifici a breve distanza e sincronizzati nella riproduzione, involano più pulcini rispetto alle coppie più isolate e asincrone (**Capitolo 1**).

Numerosi studi hanno evidenziato risultati contrastanti dell'effetto della dimensione della colonia sul successo riproduttivo e sulla dispersione del Grillaio (Serrano et al., 2004; Serrano & Tella, 2007; Calabuig et al., 2010). Gli individui che si disperdono sono spesso al loro primo tentativo di riproduzione (Jovani et al., 2008; Serrano & Tella, 2012). Essi non possono nidificare in colonie grandi a causa della presenza delle coppie filopatriche e territoriali e, di conseguenza, possono diventare fondatori di nuove piccole colonie (Serrano & Tella, 2007, Calabuig et al., 2010).

I miei risultati mostrano che, nella Piana di Gela, l'aggregazione dei nidi e la dimensione della colonia non contribuiscono singolarmente ad aumentare il successo riproduttivo, ma agiscono in sinergia per influenzare la fitness dei Grillai. I meccanismi che sottendono questi risultati possono essere correlati con un aumento dell'efficienza di foraggiamento e/o con un aumento dei vantaggi anti-predatori, che è coerente con l'ipotesi dello scambio di informazione per la localizzazione di buone aree di foraggiamento (Ward & Zahavi, 1973; Campobello & Hare, 2007).

Le informazioni sulle aree di foraggiamento non risultano più affidabili quando le attività di origine antropica cambiano rapidamente gli habitat (Aparicio et al., 2007). Le

attività umane possono modificare negativamente l'habitat intorno a una colonia ed avere conseguenze negative su innumerevoli caratteristiche di una popolazione tra cui la struttura genetica e la parentela tra individui. Nel **Capitolo 2**, ho condotto un'analisi genetica di due sub-popolazioni di Grillaio e non sono state riscontrate differenze di parentela né all'interno della colonia né tra colonie diverse. Questo risultato descrive la presenza di una network di colonie che potrebbe facilitare lo scambio di individui e rendere di conseguenza più omogeneo il livello di parentela. Inoltre, l'analisi bidimensionale (**Capitolo 2**) ha evidenziato la presenza di una struttura genetica a isola (già descritto da Dixon et al., 2007) in cui gli individui meno imparentati si ritrovavano in colonie localizzate al centro della piana agricola dove è stato quantificato il maggiore livello di disturbo antropico. Al contrario, le colonie localizzate ai margini della Piana, la zona meno disturbata, erano caratterizzate da una elevata parentela tra pulcini. Di conseguenza, è coerente con i miei risultati che l'aumento del disturbo antropico, dovuto all'intensificazione delle pratiche agricole, potrebbe influenzare il comportamento filopatrino del Grillaio (Ortego et al., 2008) spingendo gli individui lontano dalle colonie di nascita e di conseguenza riducendone la parentela.

Le pratiche agricole intensive hanno altre conseguenze negative sulla popolazione di Grillaio della Piana di Gela. Nel **Capitolo 3**, il monitoraggio a lungo termine della popolazione e l'analisi delle riletture/ricatture degli individui hanno evidenziato una forte influenza sia dell'uso del suolo che della dimensione della colonia sull'andamento demografico dei Grillai e inoltre come questi due fattori interagiscano per determinare la demografia della specie. In questo studio, ho riscontrato un effetto opposto della dimensione della colonia sulla sopravvivenza dei giovani e sulla fecondità. Nei giovani Grillai, la dimensione della colonia gioca un ruolo positivo sulla probabilità di sopravvivenza, ma ha, invece, un forte effetto negativo sulla fecondità con il numero di

pulcini per coppia che si riduce all'aumentare del numero di coppie presenti. Questi risultati consentono inoltre di identificare un valore ottimale medio (i.e. 18-20 coppie) che rappresenta un buon compromesso tra la sopravvivenza dei giovani e la fecondità, con un basso numero di giovani con una maggiore sopravvivenza nelle colonie di maggiori dimensioni.

L'uso del suolo ha inoltre un effetto molto forte sulla probabilità di sopravvivenza degli adulti e sul tasso di accrescimento della popolazione (**Capitolo 3**). Questo effetto dell'habitat ha rivelato la inadeguatezza per il Grillaio delle aree ad agricoltura intensiva rispetto alle aree incolte. Quest'ultime rappresentano elementi tradizionali del paesaggio importanti per il Grillaio e per gli uccelli pseudosteppici (Franco et al., 2004; Catry et al., 2014). Inoltre, anche il carciofeto, tipica coltura invernale, rappresenterebbe un habitat di elevata qualità grazie alla disponibilità di prede.

Il tasso di accrescimento della popolazione indica un declino della popolazione in tutti e tre gli habitat studiati, sebbene ridotto nelle colonie circondate da incolto e carciofeto e molto più alto nelle colonie che si trovano in aree arate. L'analisi di sensibilità ed elasticità ha evidenziato che la sopravvivenza degli adulti rappresenta il parametro con il maggiore effetto sul tasso di accrescimento della popolazione, suggerendo che l'andamento demografico è guidato dalla classe degli adulti. Di conseguenza, la strategia di conservazione migliore dovrebbe basarsi sulla gestione degli usi del suolo nell'area e sulle cause dirette della mortalità degli adulti in modo da ritornare alle pratiche agricole estensive presenti all'inizio dello studio e promuovere colture non tradizionali come i carciofeti.

Questo è particolarmente importante alla luce dei risultati mostrati nel **Capitolo 4** dove la tipologia dell'habitat ha l'effetto maggiore sulla dieta del Grillaio soprattutto per quello che riguarda la biomassa ingerita e il numero di prede nelle borre. Nello specifico,

la biomassa ingerita è risultata maggiore negli habitat a prevalenza di incolto e carciofeto mentre il numero di prede per borra è risultata maggiore solo nell'incolto. Come detto precedentemente, questi risultati concordano con a quelli relativi alla sopravvivenza e al tasso di accrescimento della popolazione (**Capitolo 3**) e consentono di concludere che i carciofeti possono rappresentare habitat idonei per il Grillaio grazie all'elevata disponibilità di prede e alla maggiore accessibilità dovuta alla struttura della vegetazione.

Dall'altro canto, gli habitat a prevalenza di cerealicolo rappresentano gli habitat peggiori per il Grillaio in quanto l'altezza delle copertura della vegetazione determina una bassa accessibilità alle prede e l'uso dei biocidi, insieme con l'utilizzo dei macchinari, riduce la biomassa delle prede (Garcia et al., 2006). Infatti, come mostrato da Catry et al., (2014) soltanto durante la mietitura, i cereali rappresentano un habitat ottimale per l'aumento temporaneo della disponibilità di cibo.

Infine, nel **Capitolo 5**, ho studiato la possibile interazione di fattori biotici e abiotici nel determinare il microclima del Grillaio. Ho trovato che le caratteristiche macroclimatiche da sole (i.e. temperatura ambientale registrata nelle stazioni meteorologiche) non sono in grado di predire le temperature all'interno del nido le quali risultano influenzate anche dalla tipologia di nido (con le tegole più fresche rispetto agli altri nidi) insieme al numero e all'età dei pulcini. Questi risultati mostrano il vantaggio di integrare caratteristiche ambientali su scala ridotta all'interno di modelli predittivi della distribuzione del Grillaio sebbene sembra che quest'ultimo non sia in grado di modificare la dimensione della covata o la selezione del sito riproduttivo in accordo alle differenti temperature dei nidi. Nonostante ciò, gli individui che iniziano a riprodursi per primi nidificano preferenzialmente sotto le tegole piuttosto che dentro ai buchi, indicando che le tegole potrebbero rappresentare una risorsa limitata ma preferita. Questo è coerente con la *Ideal Pre-emptive Distribution* di Pulliam & Danielson (1991), in accordo alla quale i

territori migliori sono occupati per primi e non risultano più disponibili per gli altri. Similmente, come secondo modo per far fronte ai nidi con alte temperature, i Grillai non riducono il numero di uova deposte. Questo è probabilmente dovuto al fatto che questi effetti della temperatura sono troppo recenti per aver innescato risposte evolutive o, parallelamente, è possibile che limitazioni di tipo ecologico prevengano questi adattamenti.

In conclusione, i risultati di questa tesi di dottorato confermano il ruolo della dimensione della colonia come un driver importante della dinamica di uccelli coloniali. Inoltre, mostrano come la distribuzione e la sopravvivenza dei Grillai seguano un complesso pattern che coinvolge fattori biotici e abiotici e che questa specie è suscettibile ai cambiamenti climatici e alle modificazioni dell'habitat. Questo dimostra la sensibilità del Grillaio alle condizioni ecologiche e il suo ruolo come "Sentinella alata" dei cambiamenti globali dell'ambiente (Wormworth & Şekerciöđlu, 2011). Nonostante debbano essere considerati altri aspetti, questa tesi ha fornito dei risultati che possono essere considerati utili per la realizzazione di misure di conservazione con lo scopo di rallentare e fermare il declino degli uccelli pseudosteppici.

## Bibliografía

- Aparicio, J.M., Bonal, R., Munoz, A. (2007) Experimental test on public information use in the colonial lesser kestrel. *Evolutionary Ecology* 21, 783–800.
- Calabuig, G., Ortego, J., Cordero, P.J., Aparicio, J.M. (2010) Colony foundation in the lesser kestrel: patterns and consequences of the occupation of empty habitat patches. *Animal Behaviour* 80, 975-982.
- Campobello, D., Hare, J.F. (2007) Information transfer determined by association of neighbours in European Bee-eater (*Merops apiaster*) colonies. *Ethology Ecology and Evolution* 19, 237-243.
- Catry, I., Franco, A.M.A., Moreira, F. (2014) Easy but ephemeral food: exploring the trade-offs of agricultural practices in the foraging decisions of lesser kestrels on farmland. *Bird Study* 1, 1-10.
- Dixon, J.D., Oli, M.K., Wooten, M.C., Eason, T.H., Mccown, J.W., Cunningham, M.W. (2007) Genetic consequences of habitat fragmentation and loss: the case of the Florida black bear (*Ursus americanus floridanus*). *Conservation Genetics* 8, 455–464.
- Franco, A.M.A., Catry, I., Sutherland, W.J., Palmeirim, J. (2004) Do different habitat preference methods produce the same conservation recommendations for lesser kestrels? *Animal Conservation* 7, 291-300.
- García, J. T., Morales, M. B., Martínez, J., Iglesias, L., García de la Morena, E., Suárez, F., Viñuela, J. (2006) Foraging activity and use of space by lesser kestrel *Falco naumanni* in relation to agrarian management in central Spain. *Bird Conservation International* 16, 83-95.
- Jovani, R., Serrano, D., Ursua, E., Tella, J.L. (2008) Truncated power laws reveal a link between low-level behavioral processes and grouping patterns in a colonial bird. *PLoS One* 3, e1992. doi: 10.1371/journal.pone.0001992.



- Ortego, J., Calabuig, G., Aparicio, J.M., Cordero, P.J. (2008) Genetic consequences of natal dispersal in the colonial lesser kestrel. *Molecular Ecology* 17, 2051–2059.
- Pulliam, H.R., Danielson, B.J. (1991) Sources, sinks and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist* 137, 50–66.
- Serrano, D., Forero, M.G., Donazar, J.A., Tella, J.L. (2004) Dispersal and social attraction affect colony selection and dynamics of lesser kestrels. *Ecology* 85, 3438-3447.
- Serrano, D., Tella, J.L. (2007) The role of despotism and heritability in determining settlement patterns in the colonial lesser kestrel. *American Naturalist* 69, E53-E67.
- Serrano, D., Tella, J.L. (2012) Lifetime fitness correlates of natal dispersal distance in a colonial bird. *Journal of Animal Ecology* 81, 97-107.
- Ward, P., Zahavi, A. (1973) The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for food finding. *Ibis* 115, 517-534.
- Wormworth, J., Şekercioğlu, C. (2011) *Winged sentinels. Birds and climate change.* Cambridge University Press, Cambridge, UK.

## **Ringraziamenti**

Per prima cosa vorrei ringraziare il prof. Maurizio Sarà per avermi dato la possibilità di svolgere la tesi di dottorato nel suo laboratorio e per avermi guidato nell'intricato mondo dei rapaci... e dei rapaciologi!

Un ringraziamento particolare va a Daniela Campobello per il continuo supporto scientifico e morale. Non credo che questa tesi di dottorato avrebbe visto la luce senza il suo contributo costante. Grazie per avermi stimolato ogni giorno a fare di meglio.

Grazie anche a Giacomo Tavecchia, per la pazienza con cui mi ha dedicato il suo tempo a Maiorca e per la più buona paella che abbia mai mangiato!

Grazie a tutti quelli che hanno contribuito alla raccolta dei dati nella soleggiata (molto soleggiata!) Piana di Gela: Laura Zanca, Rosario Mascara, Totò Bondì, Stefano Triolo, Joelle Tysseire, Enrico Bellia, Mathia Coco, Vincenzo Italiano, Camillo Cusimano.

Infine, un ringraziamento va alla mia famiglia "vecchia" e "nuova" per avermi supportato e soprattutto sopportato durante questi anni.