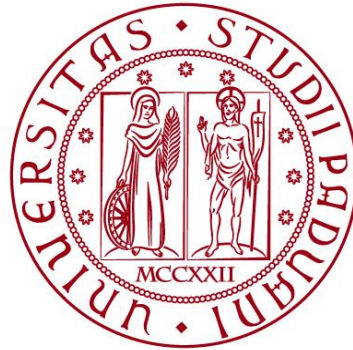


UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA

Corso di Laurea magistrale in Biologia Evoluzionistica



TESI DI LAUREA

Comportamento parentale e successo riproduttivo in
relazione alla temperatura al nido in falco grillaio
(*Falco naumanni*)

Relatore: Prof. Andrea Augusto Pilastro
Dipartimento di Biologia

Correlatore: Dott. Alejandro Corregidor-Castro
Dipartimento di Biologia

Laureanda: Chiara Favaretto

ANNO ACCADEMICO 2022/2023

Indice

Abstract	1
Introduzione	2
1.1 Il cambiamento climatico	2
1.2 Il riscaldamento climatico	3
1.3 Effetti del cambiamento climatico sulle specie animale	5
1.4 Risposte morfologiche	8
1.5 Risposte ecologiche ed etologiche	9
1.6 Effetti del cambiamento climatico sugli uccelli	10
1.7 Progetto di ricerca	14
Materiali e Metodi	15
2.1 Il falco grillaio	15
2.1.1 Habitat	16
2.1.2 Ecologia	16
2.1.3 Dieta	17
2.1.4 Minacce	18
2.2 Area di ricerca e metodi di campo	18
2.2.1 Registrazione dei dati	20
2.3 Analisi video	22
2.4 Analisi statistiche	23
2.4.1 Analisi della temperatura nei gruppi sperimentali	23
2.4.2 Analisi dell'investimento parentale dei due sessi	24
2.4.3 Analisi del successo di schiusa	24
Risultati	26
3.1 Temperatura dei gruppi sperimentali	26
3.2 Investimento parentale	29
3.2.1 Media di tempo trascorso nel nido	29
3.2.2 Media di tempo trascorso nel nido in relazione alla temperatura massima	30

3.3	Successo di schiusa	32
3.3.1	Successo di schiusa in relazione alla temperatura massima	33
	Discussione	34
4.1	Temperatura dei gruppi sperimentali	34
4.2	Investimento parentale	34
4.3	Successo di schiusa	37
	Conclusioni	39
	Bibliografia	41

Abstract

L'incremento delle temperature e l'aumento della frequenza delle ondate di calore che caratterizzano la nostra epoca stanno avendo drastiche conseguenze su ecosistemi e biodiversità. Per far fronte a tali cambiamenti, molte specie stanno attuando strategie di compensazione e sopravvivenza che comprendono risposte ecologiche, etologiche, fisiologiche e morfologiche. Studiare come le specie reagiscono al cambiamento climatico in corso è fondamentale per poterne predire il futuro e, se necessario, attuare progetti di conservazione.

Questo studio ha come obiettivo l'analisi dell'effetto dell'incremento delle temperature sulla fase d'incubazione di un piccolo rapace nidificante nell'area mediterranea, il falco grillaio (*Falco naumanni*). I nidi artificiali da esso utilizzati sono stati sottoposti ad una manipolazione termica al fine di verificarne le conseguenze sulle cure parentali degli adulti durante la fase di cova e sul successo di schiusa. La differenza di temperatura media osservata tra i nidi ombreggiati, più freschi, e di controllo è pari a 2°C, mentre è stata registrata una differenza molto maggiore in termini di temperatura massima (6.1°C).

Il monitoraggio ha evidenziato come generalmente gli esemplari maschi trascorrono più tempo nel nido, mentre in ambedue i sessi è stato osservato un maggior investimento energetico nei nidi di controllo rispetto a quelli ombreggiati. L'effetto della temperatura si è reso evidente anche sul successo di schiusa, mostrando una correlazione negativa tra la percentuale di pulcini nati e la temperatura registrata all'interno del nido. Tali risultati dimostrano la pericolosità delle ondate di calore durante la fase d'incubazione e come questo fattore possa influire sul comportamento degli adulti. Rappresentano inoltre una prova concreta della seria minaccia che il grillaio e tantissime altre specie presenti nell'area mediterranea si troveranno ad affrontare ad un livello sempre più intenso nel prossimo futuro.

Introduzione

1.1 Il cambiamento climatico

I cambiamenti climatici hanno sempre avuto un ruolo importante nella storia del nostro pianeta. Nel corso di milioni di anni la Terra ha infatti sperimentato fluttuazioni climatiche causate da vari fattori, come le variazioni nella radiazione solare, l'attività vulcanica, cambiamenti nella composizione dell'atmosfera e dei cambiamenti geomorfologici della crosta terrestre. Tuttavia, quello che stiamo osservando negli ultimi 150 anni è un cambiamento climatico determinato dall'attività umana, che si sta verificando molto più rapidamente di quanto non sia avvenuto in passato (Trenberth, 2018). Sebbene l'effetto serra sia un processo essenziale per mantenere la temperatura del pianeta entro limiti favorevoli alla vita, l'intensificazione di questo dovuto alle attività antropiche ha determinato un'alterazione dell'equilibrio naturale con conseguenti danni per ecosistemi e specie, e dunque per l'umanità stessa. L'effetto serra antropico è nettamente aumentato con l'avvento della rivoluzione industriale nella seconda metà del '700, periodo nel quale ingenti quantità di gas serra, in particolare anidride carbonica (CO₂), metano (CH₄) e ossido nitroso (N₂O), sono state prodotte (Oertel et al., 2016). Le conseguenze di tale processo si sono manifestate con un aumento delle temperature nella bassa atmosfera delle aree terrestri e degli oceani. Con il progressivo riscaldamento del clima, il ghiaccio marino artico, la coltre di neve nell'emisfero settentrionale e i ghiacciai stanno subendo un significativo ritiro, causando l'innalzamento del livello del mare (Mimura, 2013). Inoltre, anche la frequenza delle precipitazioni e il livello di evaporazione si stanno alterando (Konapala et al., 2020).

Il cambiamento climatico rappresenta una delle minacce più grandi anche per la biodiversità. Mantenere ecosistemi sani e diversificati è di vitale importanza, in quanto essi svolgono molteplici ruoli fondamentali, inclusi i servizi di mitigazione del cambiamento climatico, di aumento della resilienza e di assorbimento del carbonio. Il loro declino, unito a quello delle specie, può compromettere la capacità

di assorbimento del carbonio, aumentando l'accumulo di CO₂ atmosferica e contribuendo così al cambiamento climatico (Cao & Woodward, 1998).

L'aumento della resilienza delle comunità umane ai cambiamenti climatici è un altro servizio fornito da ecosistemi sani. Ad esempio, le barriere coralline e le mangrovie fungono da difese naturali contro gli eventi estremi, come inondazioni e tempeste, riducendo i danni e proteggendo le comunità costiere. Inoltre, essi forniscono risorse alimentari, idriche e mediche essenziali (Boelee et al., 2011).

I cambiamenti climatici, insieme ad altre minacce come la perdita di habitat, la deforestazione e l'inquinamento, interagiscono sinergicamente creando un ciclo di feedback negativo in cui il declino delle specie e l'alterazione degli ecosistemi contribuisce a intensificare il cambiamento climatico, che a sua volta minaccia ulteriormente la biodiversità (Field et al., 2007). Attualmente, il cambiamento climatico sta minacciando più di 10,970 specie (circa il 25%) inserite nella "IUCN Red List of Threatened Species". Queste specie rischiano di condividere lo stesso destino di un roditore endemico dell'isola Bramble Cay (*Melomys rubicola*), per il quale il cambiamento climatico è stato identificato come causa diretta di estinzione, in seguito alla distruzione del suo habitat dovuta all'innalzamento dei livelli del mare (IUCN, 2015).

1.2 Il riscaldamento climatico

L'aumento della temperatura è una delle principali conseguenze del cambiamento climatico che sta producendo alterazioni significative sulla biodiversità e sugli ecosistemi. Questo fenomeno è implicato nelle modificazioni dei sistemi climatici, nell'aumento dell'intensità dei cicloni, nell'alterazione del regime delle precipitazioni, nella maggior frequenza di ondate di calore e piogge torrenziali, nonché nello scioglimento dei ghiacci e nell'innalzamento del livello del mare. La temperatura superficiale della Terra è aumentata, a causa dell'attività antropica, in media di circa 1.1°C rispetto a quella registrata prima dell'inizio dell'era industriale, e questo riscaldamento è stato maggiore negli ambienti terrestri (+1.59°C) (IPCC, 2021; Fig. 1).

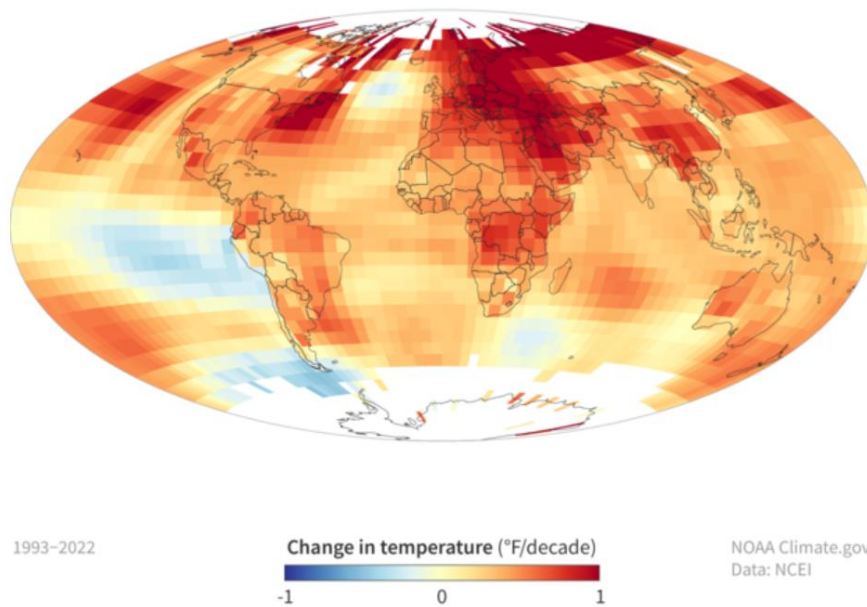


Figura 1. Mappa che mostra i cambiamenti osservati nella temperatura superficiale media globale tra il 1993 e il 2022, in gradi Fahrenheit ($33.8^{\circ}\text{F} = 1^{\circ}\text{C}$) per decennio. Durante questo periodo di tempo solo alcune località, principalmente situate negli oceani dell'emisfero australe, hanno registrato un raffreddamento, mentre la maggior parte del pianeta ha sperimentato un aumento della temperatura (colori giallo, arancione, rosso). Source: NOAA Climate.gov

Come evidenziato nella Figura 2, l'andamento della temperatura globale varierà a seconda dell'RCP ("representative concentration pathway") intrapreso, ossia in base al livello di emissioni di carbonio rilasciate negli anni. I vari RCPs sono determinati da diverse possibili politiche energetiche e scenari di crescita economica. Nel migliore dei casi (RCP 2.6), il riscaldamento globale potrebbe essere mantenuto sotto i 2°C , grazie ad un taglio netto alle emissioni di CO_2 , oltre ad una diminuzione dei livelli di CH_4 e di SO_2 . Tuttavia, si stima che le temperature probabilmente supereranno di 1.5°C i livelli preindustriali entro il 2027 (WMO, 2023).

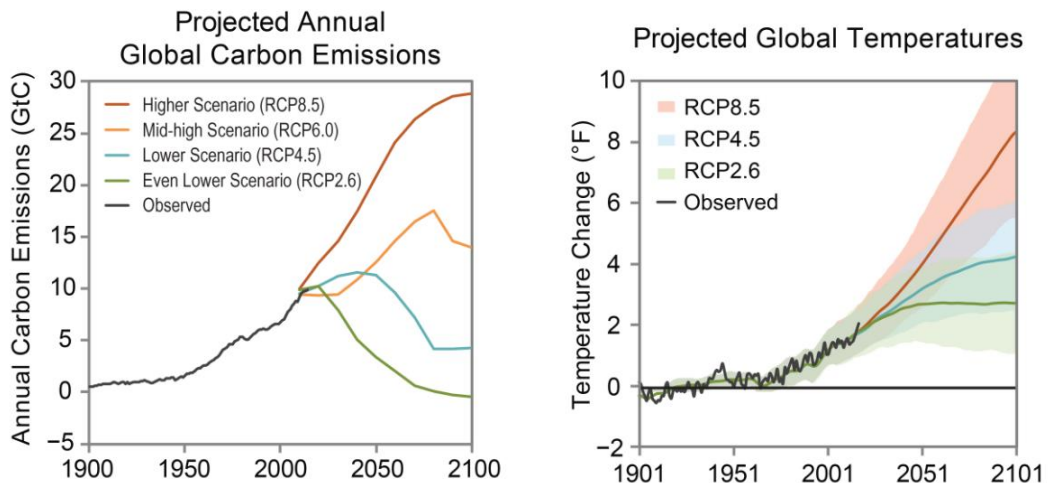


Figura 2. A sinistra, grafico che rappresenta ipotetici andamenti futuri relativi alle emissioni di carbonio (RCPs), A destra, grafico che rappresenta l'aumento di temperatura previsto rispetto alla media del periodo 1901-1960, che dipenderà dall'RCP effettivamente seguito. Source: 2017 Climate Science Special Report, U.S. Global Change Research Program.

1.3 Effetti del cambiamento climatico sulle specie animale

L'effetto dei cambiamenti climatici sulle specie e sulla loro capacità di spostarsi verso nuovi territori è un argomento di grande interesse e importanza nella ricerca scientifica. I cambiamenti climatici possono mutare a tal punto le caratteristiche ambientali all'interno dell'areale di distribuzione di una specie da non essere più adatti a garantire la sopravvivenza. Gli effetti della temperatura possono essere diretti, per esempio quando valori elevati di T determinano scompensi fisiologici o sono incompatibili con alcune fasi vitali degli organismi (Gillooly et al., 2002; Alfonso et al., 2020), oppure indiretti, per esempio perché modificano la disponibilità di cibo o la sincronizzazione tra cicli vitali e andamenti stagionali (Both, 2010; Kharouba et al., 2018). Gli organismi hanno, in questi casi, tre possibili risposte, non mutualmente esclusive tra loro: andare incontro all'estinzione locale o generale, spostarsi verso aree geografiche con condizioni climatiche più favorevoli, o adattarsi alle nuove condizioni (Hoffmann & Sgrò, 2011; Cahill et al., 2013). L'adattamento può derivare dalla plasticità fenotipica (ad esempio da una risposta fisiologica, morfologica o comportamentale, determinata dalle nuove

condizioni ambientali e che compensa, almeno in parte, il loro effetto sulla fitness), oppure da un cambiamento evolutivo, laddove alcuni individui in una popolazione possiedano caratteristiche ereditabili che li rendono più adatti alle nuove condizioni ambientali (Hoffmann & Sgrò, 2011).

Estinzione. Quando l'aumento di temperatura non viene compensato da cambiamenti di areale (ad esempio di distribuzione altitudinale) o da cambiamenti fisiologici, morfologici ed etologici, la conservazione delle specie non è garantita e si può andare incontro ad un irreversibile declino delle popolazioni e alla loro estinzione. Secondo uno studio condotto dall'Università dell'Arizona, circa il 60-70% delle specie di piante e animali considerate potrebbe soccombere alle temperature massime annue previste nei prossimi 50 anni (Román-Palacios & Wiens, 2020). Un esempio sono le tartarughe marine verdi (*Chelonia mydas*), nelle quali le alte temperature a cui sono sottoposte le uova durante l'incubazione determinano lo sbilanciamento del sex ratio dei nuovi nati a favore delle femmine; quest'ultime, in alcune spiagge, risultano essere il 99% dei nuovi nati. Se queste condizioni permangono, la specie rischia quindi l'estinzione (IUCN, 2004).

Cambiamento di areale geografico. Per non soccombere a cambiamenti climatici e ambientali deleteri, le specie possono spostarsi verso nuovi territori che si rendono disponibili per effetto del cambiamento climatico. Tale abilità dipende da vari fattori, come la capacità di dispersione, la disponibilità di corridoi ecologici, la presenza di ostacoli fisici o barriere geografiche e la competizione con altre specie già presenti nelle nuove aree. Inoltre, le specie potrebbero dover affrontare sfide aggiuntive a causa delle modifiche indotte dall'uomo nel paesaggio, come la frammentazione degli habitat o la presenza di infrastrutture che ne impediscono il movimento. Un esempio di come tali fattori possano avere una grande influenza sulle specie è il caso del rospo comune (*Bufo bufo*) e del rospo smeraldino (*Bufo balearicus*) i quali, a seguito di cambiamenti nei loro habitat, si stanno ibridando in zone dell'Italia meridionale (IUCN, 2020).

Adattamento. Se una specie non è in grado di spostarsi abbastanza velocemente in un nuovo territorio, l'alternativa è adattarsi al nuovo ambiente. Per essere classificata come una “risposta adattativa al cambiamento climatico”, un

cambiamento fenotipico osservato nel tempo in una popolazione deve soddisfare tre condizioni: innanzitutto, deve verificarsi un cambiamento climatico prolungato nel tempo, il quale deve essere associato ad una variazione di tratto fenotipico nella popolazione, e infine la modificazione del tratto in questione deve portare un beneficio in termini di fitness. Perché questo sia possibile, la base genetica della specie deve essere sufficientemente ampia da consentire lo sviluppo di varianti genetiche vantaggiose per affrontare le nuove condizioni (Radchuk et al., 2019).

Quando si parla di adattamento, bisogna tenere in considerazione anche fenomeni come le simbiosi, in quanto le specie presenti in un ecosistema spesso dipendono le une dalle altre. Ciò significa che anche le specie che sono interconnesse a quelle che mutano e si spostano, devono muoversi o adattarsi di conseguenza per mantenere tali interazioni (Oliver & Higashi, 2021). I coralli stanno subendo un rapido declino proprio a causa della perdita di simbiosi tra i loro polipi e le zooxantelle, ossia alghe unicellulari fotosintetizzanti. Tale fenomeno, detto sbiancamento (bleaching), e altre malattie sono dovute all'innalzamento delle temperature del mare e alla sua progressiva acidificazione (Hughes et al., 2017). In alcuni casi, la natura dei rapporti simbiotici può subire delle modifiche in risposta all'aumento delle temperature, come un passaggio da mutualismo a parassitismo, o viceversa, mentre in altri casi possono nascere nuove collaborazioni tra organismi (Six, 2009).

I processi vitali di molte specie devono essere, inoltre, sincronizzati. Cambiamenti nei tempi delle stagioni o delle condizioni climatiche possono alterare tale sincronizzazione, rendendo più difficile anche il processo di adattamento. A questo riguardo, uno studio del 2018 ha dimostrato come il periodo in cui si verificano alcuni eventi chiave del ciclo vitale di molte specie sia significativamente diverso da quello rilevato 40 anni fa, con conseguenti modificazioni del periodo stagionale in cui specie diverse interagiscono (Kharouba et al., 2018). In particolare, è stato rilevato che gli eventi primaverili nell'emisfero boreale sono diventati più precoci, con avanzamenti medi stimati che vanno da 4.4 a 5.5 giorni per decennio (Thackeray et al., 2010). Questa asincronia ecologica potrebbe risultare dannosa sia per la fitness individuale che per l'intera popolazione delle specie coinvolte nel disallineamento trofico (Thackeray et al., 2010). Un esempio sono gli impollinatori, che devono essere presenti al momento giusto per impollinare le piante, le quali

però stanno a loro volta subendo cambiamenti fenologici come una fioritura anticipata. Questo è il caso di una pianta a fiore originaria dell'isola giapponese Hokkaido (*Corydalis ambigua*,) e dei suoi impollinatori, i bombi, i quali nidificano nel terreno e vi trascorrono l'inverno. La fioritura di questa pianta è regolata dallo scioglimento delle nevi, che a causa del riscaldamento globale sta avvenendo sempre più in anticipo, ma i bombi rimangono ibernati sino a quando la temperatura del terreno non raggiunge almeno i 6°C, cosa che non accade necessariamente in seguito al disgelo. Questo comporta un disallineamento temporale tra i fiori, che sbocciano troppo presto, e gli impollinatori, che una volta svegliati trovano la pianta con un successo riproduttivo nettamente diminuito (Kudo & Takashi, 2013).

Nonostante il processo di adattamento, dunque, sia complesso e non sempre possibile, sono molte le specie in cui variazioni fisiologiche, ecologiche, morfologiche e comportamentali sono avvenute in risposta all'alterazione delle condizioni ambientali. Grazie alle strategie di adattamento, il numero effettivo di specie che rischiano l'estinzione potrebbe passare dal 60-70% al 15-30% (Román-Palacios & Wiens, 2020).

1.4 Risposte morfologiche

Diversi studi hanno dimostrato come, in relazione ad un aumento della temperatura, gli animali endotermi possono rispondere con variazioni di tipo morfologico, soprattutto per quanto riguarda le dimensioni delle appendici (Ryding et al., 2021). La regola di Allen afferma che gli animali che popolano ambienti a clima caldo tendono ad avere appendici di dimensioni relativamente maggiori, al fine di facilitare lo scambio di calore e migliorare la capacità di termoregolazione. Le grandi orecchie degli elefanti africani sono un esempio di questo adattamento, in quanto permettono di dissipare il calore in eccesso. È stato osservato un aumento delle dimensioni di zampe, orecchie, ali e coda anche in altri mammiferi come soricidi e pipistrelli (Ryding et al., 2021).

Un altro esempio di adattamento morfologico in risposta (indiretta) al cambiamento climatico è rappresentato da due specie di bombo (*Bombus balteatus* e *B. sylvicola*) che abitano le Montagne Rocciose del Colorado: la lingua di questi impollinatori si è accorciata del 24% rispetto a 40 anni fa. L'organo, più corto e meno specializzato,

è più funzionale a ricavare cibo da una più vasta gamma di piante, vista la diminuzione della quantità di fiori disponibili, causata dall'aumento delle temperature (Christmas et al., 2021).

I cambiamenti morfologici però non sempre sono cambiamenti evolutivi, ma possono risultare dalla plasticità fenotipica: l'iguana marina delle Galapagos (*Amblyrhynchus cristatus*), per esempio, è in grado di assorbire parte della materia ossea per modulare le dimensioni corporee, riducendo la propria lunghezza fino al 20% a seconda della disponibilità di cibo determinata dalle fluttuazioni climatiche. L'alimentazione di questo animale, infatti, dipende dall'oceano, il che lo rende suscettibile ai cambiamenti causati da El Niño (ENSO – El Niño-Southern Oscillation), fenomeno climatico che porta ad un riscaldamento delle acque dell'Oceano Pacifico Centrale ed Orientale. Grazie a tale strategia, l'iguana marina delle Galapagos aumenta del 90% le proprie probabilità di sopravvivenza durante i periodi caldi (Osterloff, 2020).

1.5 Risposte ecologiche ed etologiche

In relazione ad un aumento delle temperature, sono state osservate variazioni nell'ecologia di diverse specie. Le principali risposte ecologiche degli animali al cambiamento climatico prevedono spostamenti geografici verso aree con condizioni climatiche più favorevoli, modifiche nell'uso delle risorse e nei metodi di foraggiamento, alterazioni nel ciclo riproduttivo, cambiamenti nei pattern di migrazione. Ad esempio, le rondini arboricole bicolore del Nord America (*Tachycineta bicolor*) stanno iniziando a riprodursi in periodi più precoci (Ardia et al., 2006), mentre il salmone Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) si sta spostando verso i fiumi artici (Eiler et al., 2015).

Il cambiamento climatico ha effetto anche sull'aspetto etologico: una metanalisi effettuata da Gunn et al., (2021) ha comparato 192 studi riguardanti l'impatto che il riscaldamento globale sta avendo sul comportamento animale, analizzando più di 100 specie (tra crostacei, pesci, mammiferi e uccelli). I cinque tratti presi in considerazione nello studio sono il livello di socialità, aggressività, coraggio, attività giornaliera e la tendenza ad esplorare. Tutti questi fattori hanno mostrato un'alterazione dovuta alle elevate temperature; in particolare, si è notato che in

presenza di temperature elevate gli animali tendono ad essere più aggressivi, specialmente durante la stagione riproduttiva. Viceversa, essi hanno mostrato di essere più prudenti e meno tendenti all'esplorazione, riducendo la ricerca di nuove fonti di cibo e sfruttando le risorse già disponibili, anche se scarse. Questa tendenza comportamentale verso un approccio più conservativo potrebbe aumentare la resistenza delle specie ai cambiamenti antropici, permettendogli di adattarsi a condizioni non ottimali (Geffroy et al., 2020).

1.6 Effetti del cambiamento climatico sugli uccelli

Il cambiamento climatico comporta una serie di modifiche negli ecosistemi, tra cui alterazioni delle temperature, modelli di precipitazione, disponibilità delle risorse alimentari e degli habitat. Questi cambiamenti possono avere un impatto significativo sulle diverse specie di uccelli in modi sia diretti che indiretti (Rodenhouse et al., 2007).

Impatto diretto. L'impatto diretto riguarda l'effetto che l'aumento delle temperature sta avendo sulla morfologia, sull'ecologia e sul comportamento degli uccelli (Ceresa et al., 2021). Dal punto di vista morfologico, sembra che il riscaldamento del pianeta stia provocando negli uccelli una variazione delle dimensioni corporee e della lunghezza delle ali. In accordo con la legge di Bergmann, secondo cui a temperature più fredde consegue un aumento della massa corporea, uno studio ha dimostrato che gli uccelli amazzonici sembrano aver risposto alla crisi climatica alleggerendosi e, in un terzo del campione, è stato individuato anche un aumento della lunghezza delle ali. Questi cambiamenti (probabilmente di tipo evolutivo) sono stati attribuiti al vantaggio nella termoregolazione delle dimensioni corporee ridotte associato all'aumento delle temperature (Jirinec et al., 2021). Questi risultati sono stati confermati da un altro studio effettuato su specie migratrici del Nord America, suggerendo che l'allungamento relativo delle ali possa essere un adattamento compensativo della diminuzione delle dimensioni corporee in specie che compiono lunghi voli di migrazione. Un corpo più piccolo, infatti, richiede costi metabolici più elevati per sostenere il volo (Van Burskirk et al., 2010; Weeks et al., 2019). Sebbene numerose ricerche abbiano ottenuto i medesimi risultati, altre hanno ottenuto risultati opposti:

alcune specie della California hanno registrato un lieve incremento della massa corporea e della lunghezza delle ali nel corso di 40 anni, probabilmente giustificabile dalla variabilità del cambiamento climatico e da motivazioni legate alla produttività primaria negli ambienti in cui vivono le specie analizzate (Goodman et al., 2011). Nel caso dell'usignolo comune (*Luscinia megarhynchos*) è stato addirittura osservato un accorciamento delle ali che, sebbene svantaggioso per la migrazione, potrebbe risultare vantaggioso dal punto di vista riproduttivo in ambienti con temperature elevate ed eventi di siccità sempre più frequenti (Remacha et al., 2020).

Oltre alle dimensioni del corpo e delle ali, anche le dimensioni delle appendici sono influenzate dalle condizioni climatiche e ambientali, in particolare il becco, tratto caratterizzato da grande plasticità. In risposta ad un aumento delle temperature, il fringuello terricolo medio delle Galapagos (*Geospiza fortis*) ha subito un aumento delle dimensioni del becco (Ryding et al., 2021), così come diverse specie di pappagalli australiani (Campbell-Tennant et al., 2015), evidenziando come questo organo sia fondamentale nella termoregolazione e nella dissipazione del calore (Symonds & Tattersall, 2010; Fig. 3).

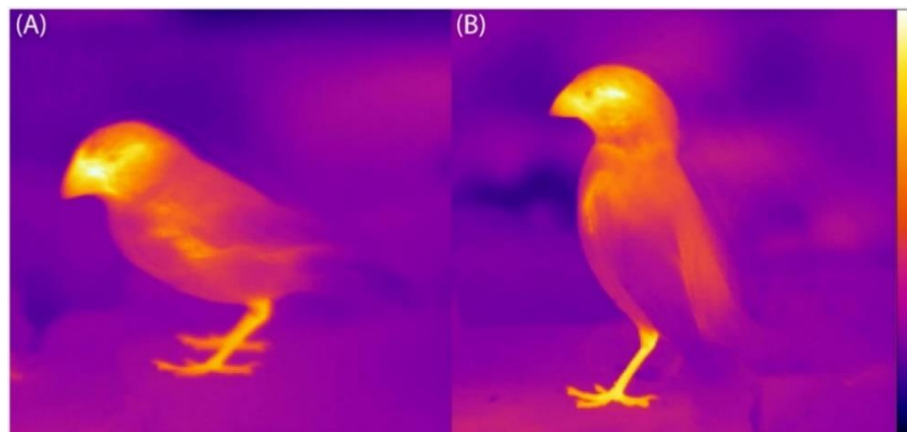


Figura 3. Dissipazione del calore attraverso il becco del fringuello terricolo medio (*Geospiza fortis*) (A) e del fringuello terricolo piccolo (*Geospiza fuliginosa*) (B). A destra, la scala della temperatura va da 15°C (in nero) a 40°C (in bianco). Da: Tattersall et al., (2018). Thermoregulatory windows in Darwin's finches. *Functional Ecology*

La conformazione del becco viene influenzata anche da fattori indirettamente collegati all'aumento delle temperature: le dimensioni di quest'organo nel fringuello terricolo medio (*Geospiza fortis*) sono cambiate anche in relazione alle dimensioni dei semi, le quali dipendono dalle precipitazioni. A seguito di anni di siccità sulle Galapagos, con scarsa disponibilità di semi piccoli, gli uccelli con il becco di dimensioni minori hanno registrato una sopravvivenza ridotta (Grant & Grant, 2006).

Per quanto riguarda l'aspetto ecologico, nel tentativo di evitare le alte temperature gli uccelli stanno rispondendo ai cambiamenti climatici modificando gli schemi di migrazione, partendo in periodi più precoci ogni primavera (Horton et al., 2019), e la scelta dell'habitat, traslando il proprio areale sempre più a nord, (Saunders et al., 2022), specialmente le specie migratorie (Rushing et al., 2020). In zone montuose, inoltre, gli uccelli tendono a spostarsi ad altitudini più elevate (Neate-Clegg et al., 2021). La scelta dell'areale e del luogo di nidificazione sono di cruciale importanza per garantire la sopravvivenza non solo degli adulti ma anche dei pulcini, i quali, essendo vincolati al nido, subiscono passivamente le condizioni a cui sono sottoposti (Rauter et al., 2002).

Il cambiamento climatico è una delle influenze principali nelle modificazioni etologiche negli uccelli, assieme ad altri fattori come la perdita degli habitat, l'urbanizzazione e l'interazione con specie invasive (Crick, 2004). È stato appurato che gli uccelli stanno anticipando le migrazioni primaverili a causa delle più elevate temperature, ma sembra che tale anticipazione non sia sufficiente ad evitare il disallineamento fenologico con le risorse su cui fanno affidamento, poiché molte specie iniziano la migrazione basandosi sulla lunghezza del giorno e non sulla temperatura. Questo significa che le specie migratorie, una volta raggiunti i territori di riproduzione e nidificazione, e una volta iniziato l'allevamento dei pulcini, potrebbero non trovare le risorse necessarie, come insetti e piante, che hanno avuto il picco di abbondanza prima del loro arrivo (Mayor et al., 2017). Tale disallineamento può tradursi in una riduzione del potenziale e del successo riproduttivo. Queste condizioni potrebbero portare gli uccelli ad effettuare un cambiamento di dieta o di habitat, a seconda delle prede disponibili, il cui comportamento potrebbe variare al fronteggiare nuovi predatori (Mayor et al., 2017). Il disallineamento non riguarda solamente le interazioni preda-predatore, ma

anche le relazioni tra gli individui della stessa specie. L'albatros (*Diomedeidae*), ad esempio, è un animale monogamo che sta mutando questa caratteristica a causa dell'innalzamento delle temperature, fenomeno ritenuto il principale responsabile della difficoltà di crescita degli organismi alla base della loro catena alimentare, come il fitoplancton. Questa complicazione nel reperire cibo rallenta il ritorno degli albatros alla colonia riproduttiva e al proprio partner, con conseguente effetto negativo sulla riproduzione (Gillies, 2021).

Impatto indiretto. L'impatto indiretto riguarda l'effetto che il cambiamento climatico sta avendo sugli ecosistemi e, di conseguenza, sugli uccelli che li abitano (Rodenhouse et al., 2007). La siccità e i sempre più frequenti incendi causati dal riscaldamento globale sono tra i fenomeni responsabili della distruzione degli habitat e delle aree di nidificazione, causando numerosi disagi a specie come il gallo della salvia (*Centrocercus urophasianus*), il cui territorio sta subendo una riduzione del 94% (Audubon, n.d.). Oltre gli incendi, anche alluvioni e tempeste violente stanno provocando la distruzione e la frammentazione di diversi habitat, così come l'innalzamento del livello dei mari. È proprio a causa di quest'ultimo che le zone di nidificazione del passero codacuta (*Ammospiza caudacuta*) stanno venendo sommerse dall'alta marea (Wittenberg, 2020).

Le elevate temperature provocano inoltre il diffondersi di malattie contagiose, in quanto la siccità induce l'aggregazione di un grande numero di uccelli nei siti con disponibilità di acqua. Gli animali, aventi un sistema immunitario compromesso dalle condizioni ambientali stressanti, sono inoltre più vulnerabili alle infezioni causate dalle zanzare, la cui numerosità è favorita dal clima caldo. Nelle isole Hawaiiiane, la malaria aviaria si sta espandendo con queste modalità (Bryce, 2015). Un altro impatto indiretto, e molto complesso, è quello determinato dalle nuove interazioni con altre specie, le quali entrano in contatto a causa del cambiamento climatico. Un esempio è il caso degli alci (*Alces alces*) che in Arizona si stanno trattenendo a quote più elevate grazie alla diminuzione del manto nevoso, consumando la vegetazione presente nel territorio e rendendola dunque non sufficiente per i passeriformi della zona (ScienceDaily, 2012).

1.7 Progetto di ricerca

Comprendere gli effetti del cambiamento climatico sulle specie è di fondamentale importanza per poter attuare politiche di conservazione della biodiversità e protezione degli ecosistemi. A tale scopo, nel seguente studio viene analizzato il falco grillaio (*Falco naumanni*), una specie protetta dall'Unione Europea e classificata come specie "a rischio minimo" nella IUCN Red List (IUCN, 2021).

Il falco grillaio nidifica, in Europa, nell'area mediterranea, zona che sta fronteggiando un rapidissimo aumento delle temperature. Le conseguenze di questo riscaldamento sono in corso di studio in una popolazione che nidifica nella città di Matera, dove una grande colonia di falco grillaio si riproduce in ambiente urbano. Il falco grillaio utilizza normalmente cavità in edifici rurali abbandonati, e a Matera in edifici storici. Se disponibili, esso utilizza anche cassette nido artificiali, caratteristica che permette lo studio sperimentale degli effetti dell'innalzamento delle temperature su questa specie durante la riproduzione.

Lo studio ha due obiettivi:

- 1) Verificare se vi sono variazioni comportamentali nei falchi adulti in relazione alla temperatura esterna e interna al nido, durante il periodo di cova. A questo scopo, per disaccoppiare, almeno parzialmente, le temperature esterne e quelle interne al nido, un gruppo di cassette nido sono state schermate dalla luce del sole diretta e il comportamento degli adulti che nidificano in queste cassette è stato confrontato con quelli di adulti nidificanti in cassette nido non manipolate (controlli). Questa manipolazione ha un effetto di riduzione delle temperature massime all'interno del nido, in particolare in occasione di ondate di calore, quando le temperature esterne superano significativamente le massime registrate nei decenni precedenti. L'ipotesi è che gli adulti dei nidi non protetti trascorrono più tempo all'esterno, dedicandosi al foraggiamento o alla termoregolazione individuale che potrebbero aumentare le loro probabilità di sopravvivenza e riproduzione futura, a scapito del successo riproduttivo corrente. È stato quindi confrontato il tempo trascorso dagli adulti all'interno del nido durante il periodo di cova in nidi ombreggiati e nidi di controllo,

analizzando anche le eventuali differenze di comportamento tra maschi e femmine.

- 2) Verificare se vi sia una correlazione tra le temperature interne al nido e il successo di schiusa, come conseguenza diretta di temperature troppo elevate.

I risultati ottenuti in questo studio rappresentano un importante tassello nella conoscenza degli effetti delle ondate di calore sulla riproduzione del falco grillaio, conoscenza che può contribuire a prevedere meglio gli effetti del cambiamento climatico su questa e su altre specie di uccelli che vivono in area mediterranea o in altri territori con simili condizioni ambientali. Conoscere le risposte degli animali alla crisi climatica è la chiave per la loro conservazione in un pianeta in continua evoluzione, in cui le minacce per la biodiversità stanno diventando sempre più preoccupanti.

Materiali e metodi

2.1 Il falco grillaio

Il falco grillaio è un piccolo rapace appartenente alla famiglia dei Falconidi. La sua lunghezza misura dai 27 ai 33 cm, l'apertura alare raggiunge un massimo di 70-72 cm mentre il peso varia a seconda del sesso, con la femmina che può arrivare a 160 g, mentre il peso del maschio si aggira sui 140 g. Questa specie è caratterizzata da un elevato dimorfismo sessuale per quanto riguarda il piumaggio: il maschio presenta una colorazione rosso mattone a livello del dorso, color crema con piccole macchie nere sul petto, mentre testa e coda sono grigio ardesia; la femmina presenta una colorazione complessivamente più uniforme, con la parte superiore marrone chiaro barrata con striature orizzontali più scure (Fig. 4).



Figura 4. Esemplare maschio (a sinistra) e femmina (a destra)

Source: Via Pontica Foundation. <https://viapontica.org/en/>

2.1.1 Habitat

Il falco grillaio è una specie adattata a territori caldi e aridi con scarsa vegetazione erbacea, come savane, praterie, steppe, aree coltivate, zone di pascolo e ambienti rocciosi. Predilige aree pianeggianti o collinari che non superino i 500 m di quota. È diffuso in Nord Africa, Europa meridionale e Asia centrale, dove nidifica, mentre durante l'inverno si concentra in zone sud-sahariane (popolazioni occidentali) e in Africa subequatoriale (popolazioni orientali). Più della metà della popolazione europea nidifica in Spagna, mentre il 20% nidifica in Italia in zone della Pianura Padana, Lazio, Molise, Puglia, Basilicata, Calabria, Sardegna e Sicilia (Sarà et al., 2019).

2.1.2 Ecologia

È una specie filopatra che inizia lo spostamento verso le zone di riproduzione attorno alla fine di febbraio (Sarà et al., 2019; Calabuig et al., 2008). I grillai nidificano in colonie, ed essendo una specie monogama formano coppie stabili per l'intera stagione riproduttiva.

Tra la fine di aprile e l'inizio di giugno avviene la deposizione delle uova, le quali possono variare da 3 a 5 e vengono covate da entrambi i genitori di giorno e solo dalla femmina durante la notte (Donázar, 1992; Hernández-Pliego et al., 2017). La schiusa avviene dopo circa 28 giorni in maniera asincrona, con distanza di giorni

tra le varie uova, determinando una notevole differenza di dimensione tra pulcini appartenenti allo stesso nido (Podofilini et al., 2018). Tra quest'ultimi, essendoci competizione per le risorse portate al nido dai genitori, risultano penalizzati gli ultimi nati, che non sempre quindi raggiungono l'età adulta (Romano et al., 2022). Tuttavia, anche la sopravvivenza dei pulcini più grandi non è da considerarsi scontata, dipendendo strettamente dalle condizioni atmosferiche e dalla disponibilità di risorse nei pressi della colonia (Corregidor-Castro et al., 2023). Le elevate temperature e le ondate di calore che si verificano in maniera sempre più frequente e intensa con il riscaldamento climatico sono infatti una delle principali minacce per i pulcini, che essendo vincolati al nido non hanno possibilità di spostarsi in aree più fresche.

Le cure parentali vengono effettuate da entrambi i genitori fino a quando i pulcini avranno raggiunto la fase dell'involo, circa un mese dopo la schiusa, quando essi saranno in grado di seguire i genitori e di compiere infine la migrazione dopo circa 6-8 settimane dall'involo (Ananian, 2009). Tra fine luglio e l'inizio di agosto i falchi grillai abbandonano le proprie colonie e si radunano in gruppi numerosi in aree ricche di cibo per poter ingrassare e recuperare la condizione fisica adeguata ad affrontare la migrazione autunnale che ha inizio a fine agosto e si conclude a novembre (Sarà et al. 2019).

2.1.3 Dieta

La dieta del falco grillaio ne determina il nome in quanto è composta principalmente da insetti quali grilli, locuste, coleotteri, cavallette e grillitalpa, i quali rappresentano circa l'80% della sua alimentazione. A questi, si aggiungono uccelli, piccoli mammiferi come il topo comune, e rettili quali lucertole e orbettini. Il grillaio caccia sia da posatoio, utilizzando la tecnica dell'agguato, sia tramite voli perlustrativi. Tra le sue più comuni tecniche di foraggiamento, si registra quella dello "spirito santo", ossia la sospensione stabile in aria che gli permette di individuare le prede dall'alto. L'elevata attività predatoria di questi uccelli (circa 160 insetti al giorno per coppia di falchi) costituisce inoltre un valido aiuto per l'agricoltura (Rodríguez et al., 2010).

2.1.4 Minacce

A partire dalla metà del XX secolo, questa specie ha subito un drastico declino che si è trasformato in una lenta ripresa a partire dagli anni 2000, anche grazie a programmi di salvaguardia. Nonostante ciò, il grillaio continua ad affrontare una serie di minacce e fattori limitanti: il suo declino a livello europeo è dovuto principalmente alla perdita dell'habitat e alla diminuzione delle prede causate dall'intensificazione delle pratiche agricole, specialmente riguardanti colture irrigue come mais, girasole e ulivi, nonché all'uso di pesticidi e prodotti chimici che possono danneggiare direttamente il grillaio e la sua catena alimentare (Iñigo & Barov, 2010). Un'altra problematica è stata identificata nella riduzione di siti idonei alla riproduzione causata dal rimodellamento di aree urbane e edifici storici, i quali forniscono cavità adatte a fungere da nido (Franco et al., 2005).

2.2 Area di ricerca e metodi di campo

Lo studio ha avuto luogo nella città di Matera (40°66' N, 16°61' E) durante i mesi di maggio, giugno e luglio. Il centro abitato rappresenta un sito di nidificazione ottimale per il falco grillaio grazie alle cavità presenti in edifici e pareti rocciose. L'idoneità della città alla riproduzione della specie è inoltre associata alla presenza del Parco della Murgia che ne delimita il confine sud, in quanto è l'habitat ideale per l'attività di foraggiamento di questi rapaci. Oltre ai nidi naturali, Matera ospita circa 300 cassette nido artificiali installate per favorire la riproduzione del grillaio, posizionate tipicamente su tetti di edifici pubblici quali il Genio Civile, la Provincia di Matera, la Biblioteca "T. Stigliani", le Poste, l'Istituto Comprensivo "Torraca" e l'Istituto Comprensivo "G. Marconi". Per questo studio sono stati analizzati i nidi localizzati in Genio Civile e Provincia.

Le cassette nido sono costituite da un parallelepipedo (300 x 300 x 370 mm) ricavato da canne fumarie in cemento e chiuso alle estremità posteriore e anteriore da due pannelli di legno (300 x 300 x 20 mm). Il pannello frontale presenta un foro (~ 65 mm di diametro) per consentire l'ingresso dei grillai al nido ed è agganciato ad un sistema a molla che ne permette l'apertura da parte dei ricercatori, mentre quello posteriore è fisso e caratterizzato da 5 fori (~ 10 mm) che garantiscono un'appropriata ventilazione. Le cassette nido poggiano su una piastrella in cemento

di circa 4 cm che fornisce un maggior isolamento dal calore del tetto e dall'acqua piovana stagnante che potrebbe danneggiare le parti in legno. Un'uguale piastrella è invece posizionata in maniera inclinata sulla facciata posteriore per limitare il surriscaldamento del nido grazie all'effetto ombreggiante. Al suo interno vi è un substrato formato da materiale organico derivante dalle stagioni precedenti, integrato artificialmente con della torba nel caso il nido ne fosse sprovvisto o carente. Le cassette nido sono numerate e posizionate lungo il perimetro dei tetti ad una distanza di circa 2 metri (Fig. 5). La loro manutenzione è stata svolta durante l'ultima settimana di febbraio, antecedentemente l'arrivo dei primi esemplari.

Le cassette nido sono state divise in due gruppi sperimentali: "Ombreggiato", ossia nidi forniti di una copertura formata da pannelli di compensato dello spessore di 5 mm, la quale dista 50 mm da ogni lato della cassetta nido al fine di permettere il flusso d'aria (Fig. 6), e "Controllo" che invece ne erano sprovvisti e dunque completamente esposti alla luce del sole (Fig. 7). Ogni nido in esame, appartenente ad una delle due categorie sperimentali, è stato accoppiato ad un nido della categoria opposta nel quale la schiusa delle uova è avvenuta nello stesso momento (Corregidor-Castro et al., 2023). Questo passaggio è fondamentale ai fini della ricerca in quanto nidi appartenenti alla stessa diade hanno iniziato la cova nello stesso momento e sono dunque confrontabili al netto di differenze legate alla stagionalità che potrebbero influire sul comportamento dei genitori.



Figura 5. Disposizione delle cassette nido, a 2 metri di distanza tra loro



Figura 6. Cassette nido “Ombreggiato”



Figura 7. Cassette nido “Controllo”

2.2.1 Registrazione dei dati

All'interno dei nidi presi in esame è stato installato un data logger per registrare la temperatura (Elitech RC-5+, Elitech, UK), agganciato con una corda ai fori del pannello di legno posteriore per mantenerlo in posizione (Fig. 8).

All'esterno dei nidi in analisi, a circa 2 metri dal foro di ingresso, sono state posizionate delle fototrappole sensore passivo infrarossi (Boly Scout Guard BG310-M, Shenzhen, China) alimentate da 2 batterie al litio 18650, collegate a pannelli solari. Ogni fototrappola, marcata con un numero identificativo, è stata assicurata ad un supporto in legno, a sua volta tenuto in posizione da blocchi di cemento (Fig. 9). Questo strumento ha permesso di monitorare soprattutto l'attività degli adulti, come la frequenza delle visite al nido sia in periodo di cova che dopo

la schiusa. Le temperature esterne sono state ottenute da una vicina stazione meteo (<http://www.centrofunzionalebasilicata.it/>, stazione meteo di Matera).

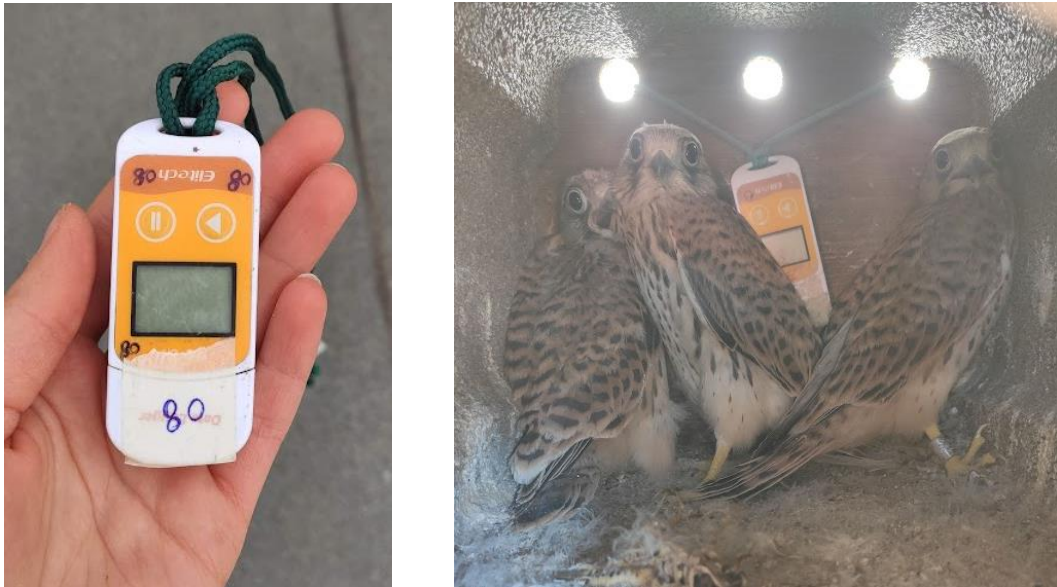


Figura 8. Data logger agganciato al pannello posteriore del nido



Figura 9. Fototrappola posizionata a due metri di distanza dal nido

L'arrivo del grillaio a maggio determina l'inizio della raccolta dati sul campo. Durante il periodo della deposizione, i nidi vengono controllati ogni due giorni per effettuare il conteggio delle uova, oltre che alla verifica dell'eventuale presenza di prede (Podofilini et al., 2018; Corregidor-Castro et al., 2023).

Gli esemplari adulti vengono prelevati per permetterne l'identificazione (se già inanellati) e per effettuare l'eventuale inanellamento con anello recante un codice alfanumerico unico. Tutti gli adulti catturati sono stati misurati: lunghezza del tarso

lungo e corto, dimensione del becco, lunghezza dell'ala e delle penne, massa corporea, estensione della placca di incubazione e presenza di parassiti come *Crataerina pallida* (Fig, 10).



Figura 10. Misurazione delle penne (a sinistra) e della placca di incubazione (a destra) in un esemplare maschio adulto

2.3 Analisi video

A partire dal 20 maggio fino al 9 giugno per ogni nido sono stati registrati un numero variabile di giorni consecutivi (dai 3 ai 5), ciascuno avente a sua volta un numero variabile di video, effettuati sia di giorno che di notte, della durata di 30 secondi. Il totale di video ottenuti dai 18 nidi presi in esame è stato pari 10781.

Per ogni registrazione, attivata dalla percezione di movimento da parte della fototrappola, viene presa nota di una serie di dati: numero identificativo del nido, data, ora e minuto della registrazione, evento (dove 1 corrisponde alla presenza di un adulto e 0 ad una registrazione a vuoto), azione compiuta dall'adulto (“entrata”, “uscita”, “appollaiato”), sesso dell'adulto. Tali dati sono stati successivamente integrati con quelli relativi alla temperatura interna al nido, ottenuta con i dataloggers, e alla temperatura esterna presente nelle giornate di registrazione.

A seguire, sono stati calcolati gli intervalli di tempo (in minuti) trascorso all'interno del nido da ciascun esemplare maschio e femmina. Nelle analisi sono stati considerati solamente gli intervalli appartenenti alla fascia oraria 5:00 – 20:00 in quanto durante la notte la cova è svolta solamente dalla femmina (Donazer et al., 1992; Hernández-Pliego et al., 2017). Tale fascia oraria è stata determinata sulla base degli orari dell'alba e del tramonto a Matera, durante il periodo analizzato.

2.4 Analisi statistiche

Il campione statistico, costituito da 18 nidi, è stato suddiviso in due gruppi sperimentali, Controllo e Ombreggiato. Ad ogni nido controllo è stato accoppiato un nido ombreggiato in base alla data di inizio della cova, formando così 9 diadi.

I nidi appartenenti alla stessa diade presentavano lo stesso numero di giorni di registrato, al fine di permetterne il confronto. La creazione di tali diadi ha avuto lo scopo di permettere il confronto tra nidi di gruppi sperimentali diversi, caratterizzati però dalle stesse condizioni stagionali e di posizione sul tetto.

I dati ottenuti dall'analisi video sono stati inseriti in un database realizzato tramite *Microsoft Excel*®), controllati e successivamente processati utilizzando il programma *R Studio* (versione 4.3.0; R Core Team, 2023). Le analisi statistiche effettuate utilizzano un livello di significatività pari a $\alpha=0,05$ e i valori dei risultati sono stati riportati inserendo il valore medio delle variabili \pm l'errore standard (SE). I modelli lineari misti (LMM) sono stati effettuati con il pacchetto *lme4* (Bates et al., 2014), mentre gli elementi grafici rappresentanti i risultati delle analisi sono stati realizzati con il pacchetto *ggplot2* (Wickham, 2016).

2.4.1 Analisi della temperatura nei gruppi sperimentali

Innanzitutto, è stata verificata la presenza di una differenza in temperature interne tra i nidi di controllo e ombreggiati. Dopo aver calcolato la temperatura media e massima interna nei due gruppi sperimentali, sia durante il giorno (5:00 – 20:00) che durante la notte (20:00 – 5:00), è stata testata la significatività della differenza con due modelli lineari misti, dove la temperatura (media nel primo caso e massima nel secondo) costituisce la variabile dipendente; oltre al gruppo sperimentale, è stata aggiunta come variabile indipendente la data (Jday), al fine di tenere in

considerazione gli effetti stagionali e le tendenze temporali che influenzano la temperatura; la diade, infine, è inclusa come fattore random di cui vengono stimati gli effetti casuali. Quest'ultima variabile viene impostata come fattore random in tutte le successive analisi in quanto riflette la struttura a coppie del progetto sperimentale (Corregidor-Castro et al., 2023), permettendo il confronto fra nidi in cui l'unica differenza è rappresentata dalla temperatura intera.

2.4.2 Analisi dell'investimento parentale dei due sessi

Lo studio relativo all'effetto della temperatura sulle cure parentali si divide in due analisi: con la prima è stata calcolata la media di tempo (in ore) trascorso dagli adulti all'interno del nido, differenziando tra i due sessi e gruppi sperimentali. La media giornaliera deriva dalla somma degli intervalli di tempo di ogni adulto (per nido e per giorno), espressa in ore. Successivamente è stata verificata la significatività della differenza utilizzando un modello LMM avente come variabile dipendente la media del tempo trascorso nel nido da maschi e femmine (per ogni nido e giorno), come variabili indipendenti il gruppo sperimentale ed il sesso dell'adulto, e come variabile casuale la diade.

Per indagare più in profondità un'eventuale relazione tra il comportamento degli adulti e la temperatura, è stata effettuata una seconda analisi in cui è stata messa in correlazione la percentuale di tempo passato a covare durante il giorno con le temperature massime registrate all'interno del nido. La percentuale viene calcolata rapportando il numero di ore di cova con il numero di ore totale che costituiscono il giorno (in questo caso, 15 ore).

Il modello lineare misto presenta come variabile dipendente la percentuale di tempo dedicato alla cova, come variabili indipendenti il gruppo sperimentale, il sesso dell'adulto e la temperatura massima registrata, infine il nido e la diade sono state impostate come variabili casuali.

2.4.3 Analisi del successo di schiusa

L'ultima analisi effettuata riguarda l'effetto della temperatura sul successo di schiusa. Dopo aver calcolato la media del successo di schiusa dei due gruppi sperimentali, è stata verificata la significatività della differenza con due modelli

LMM. Entrambi sono caratterizzati dal successo di schiusa (calcolato come numero di uova schiuse sul totale delle uova deposte) come variabile dipendente e dalla diade come variabile casuale, mentre differiscono per quanto riguarda la variabile indipendente: nel primo è rappresentata dal gruppo sperimentale, nel secondo dalla temperatura massima registrata.

Risultati

3.1 Temperatura dei gruppi sperimentali

La temperatura media (T media) del gruppo Controllo e Ombreggiato è stata calcolata come media delle temperature interne ai nidi registrate con i data loggers tra il 20/05/2022 e il 9/06/2022. Viene inoltre evidenziata la temperatura massima (T max) registrata nei due gruppi sperimentali nel medesimo periodo (Tab.1).

Tabella 1. Temperature rilevate nei gruppi sperimentali durante il giorno.

Esperimento	T media	T max
Controllo	33.0 ± 0.8°C	48.0 ± 0.9°C
Ombreggiato	31.0 ± 0.9°C	41.9 ± 0.7°C

Tabella 2. Stime dei coefficienti nel modello lineare misto relativo alla T media diurna. Dimensione campione: 134 osservazioni, 18 nidi; R2 = 0.064.

Coefficiente	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Ombreggiato	-2.255	0.732	-3.082	0.003
Jday	0.099	0.100	0.988	0.325

Tabella 3. Stime dei coefficienti nel modello lineare misto relativo alla T max diurna. Dimensione campione: 134 osservazioni, 18 nidi; R2 = 0.113.

Coefficiente	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Ombreggiato	-3.626	0.844	-4.296	<0.001
Jday	0.045	0.108	0.421	0.674

L'LMM evidenzia come la differenza tra le temperature medie dei nidi di controllo e degli ombreggiati risulti significativa durante il giorno, con una diminuzione di 2 gradi nel gruppo Ombreggiato rispetto al Controllo (p-value: 0.003; Fig. 11A). Altrettanto significativa risulta la differenza in temperature massime registrate, con uno scarto di 6.1 gradi tra i due gruppi sperimentali (p-value < 0.001; Fig. 11B).

Sebbene l'effetto della data (Jday) non sia risultato significativo, in entrambi i casi assume un valore positivo, indicando che con il passare dei giorni, aumenta la temperatura.

Tabella 4. Temperature rilevate nei gruppi sperimentali durante la notte.

Esperimento	T media	T max
Controllo	24.0 ± 0.4°C	31.6 ± 1.0°C
Ombreggiato	24.7 ± 0.4°C	30.8 ± 0.6°C

Tabella 5. Stime dei coefficienti nel modello lineare misto relativo alla T media notturna. Dimensione campione: 94 osservazioni, 18 nidi; R2 = 0.191.

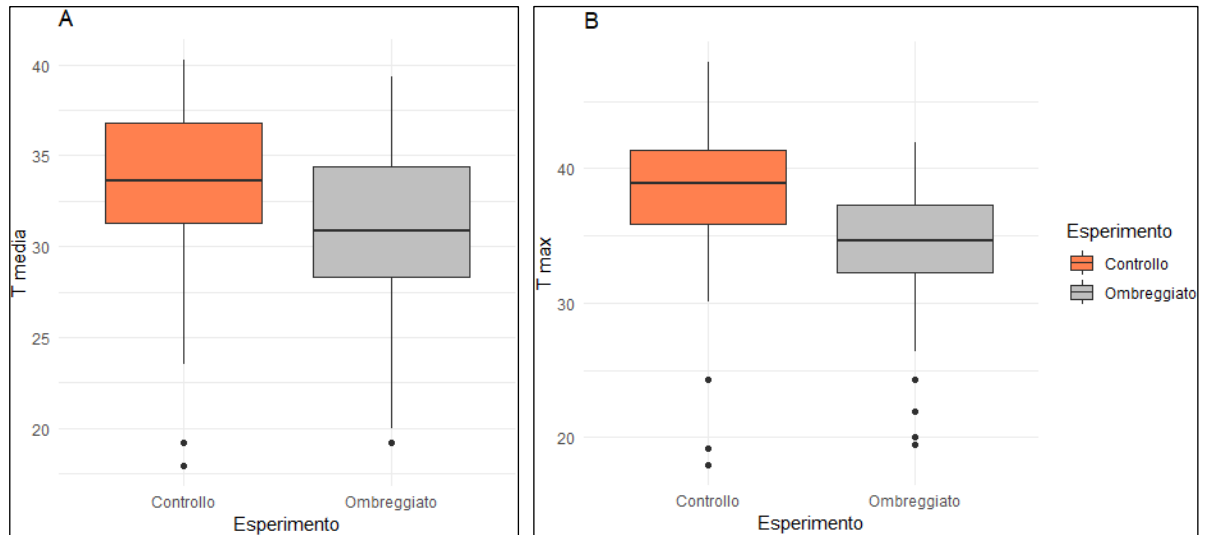
Coefficiente	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Ombreggiato	0.834	0.541	1.539	0.127
Jday	0.210	0.048	4.302	<0.001

Tabella 6. Stime dei coefficienti nel modello lineare misto relativo alla T max notturna. Dimensione campione: 94 osservazioni, 18 nidi; R2 = 0.119.

Coefficiente	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Ombreggiato	0.635	0.574	1.106	0.271
Jday	0.170	0.053	3.209	0.002

Lo stesso modello evidenzia come, durante le ore notturne, non vi sia una differenza significativa né in temperatura media (p-value: 0.12; Tab. 4; Fig. 11C) né in temperatura massima (p-value: 0.27; Tab. 4; Fig. 11D) tra gruppo Controllo e Ombreggiato. Tuttavia, l'effetto della data si è dimostrato significativo sia nel caso della temperatura media notturna (p-value < 0.001), sia nel caso della massima notturna (p-value: 0.002), ad indicare come entrambe i valori di temperatura aumentino con il passare dei giorni.

Giorno



Notte

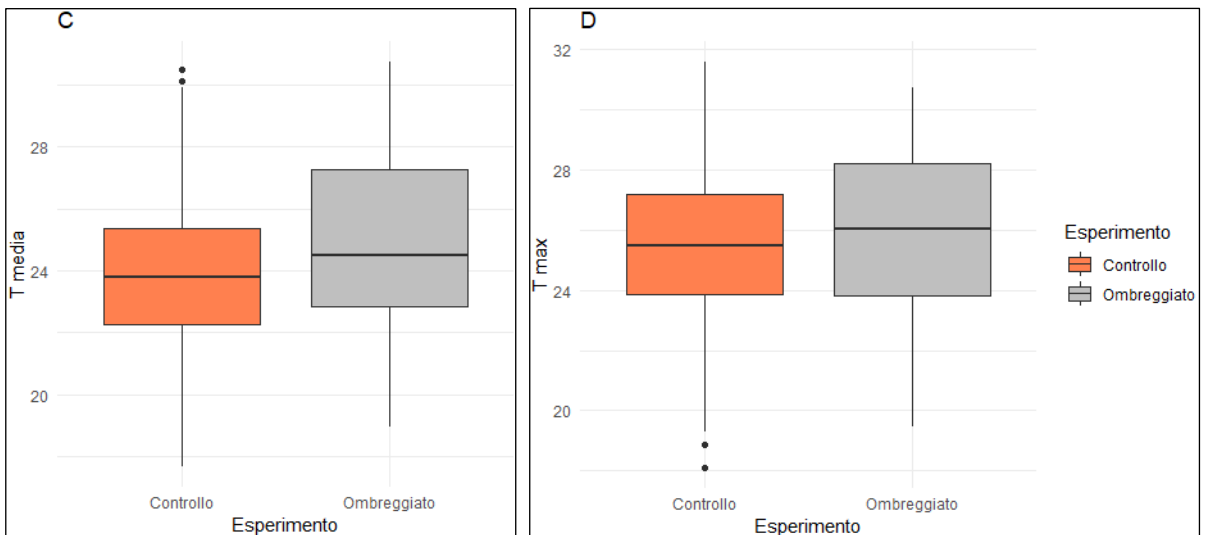


Figura 11. Differenza di temperatura tra gruppo Controllo e Ombreggiato. In alto, temperatura media (\pm SE) (A) e massima (\pm SE) (B) registrata durante il giorno nei due gruppi sperimentali. In basso, temperatura media (\pm SE) (C) e massima (\pm SE) (D) registrata durante la notte nei due gruppi sperimentali.

3.2 Investimento parentale

3.2.1 Media di tempo trascorso nel nido

Nelle analisi per verificare l'investimento parentale sono state tenute in considerazione solamente le ore diurne (5:00 – 20:00), poiché durante la notte la cova è svolta esclusivamente dalla femmina. L'inclusione del tempo di cova notturno nelle analisi, dunque, causerebbe un bias a favore della femmina. Nell'arco della giornata invece, esemplari maschi e femmine si alternano nell'attività di cova.

Tabella 7. Media giornaliera di ore trascorse all'interno del nido, divisa per gruppi sperimentali e sesso. Nella colonna di destra, la percentuale di tempo trascorso nel nido sul totale delle 15 ore giornaliere considerate.

Esperimento	Adulto	Media di ore nel nido	Tempo in percentuale
Controllo	F	4.51 ± 0.5	30.1%
	M	6.13 ± 0.7	40.9%
Ombreggiato	F	3.37 ± 0.3	22.5%
	M	5.96 ± 0.5	39.7%

Tabella 8. Stime dei coefficienti nel modello lineare misto relativo alla media di tempo trascorso nel nido da maschi e femmine. Dimensione campione: 244 osservazioni, 18 nidi; R² = 0.126.

Coefficiente	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Ombreggiato	-0.426	0.365	-1.168	0.244
M	2.141	0.365	5.860	<0.001

Il modello evidenzia che, sebbene la differenza tra le medie dei due gruppi sperimentali non risulti statisticamente significativa (p-value: 0.24), vi è una tendenza da parte di entrambi i sessi a trascorrere meno tempo all'interno dei nidi ombreggiati (Tab 7; Fig. 13).

Il secondo risultato ottenuto da questa analisi è l'evidenza di una differenza significativa tra il tempo trascorso nel nido dagli esemplari dei due sessi. In

particolare, la media di tempo dei maschi risulta superiore di 2.14 ore rispetto a quella delle femmine, in entrambi i gruppi sperimentali (p-value < 0.001; Fig. 12).

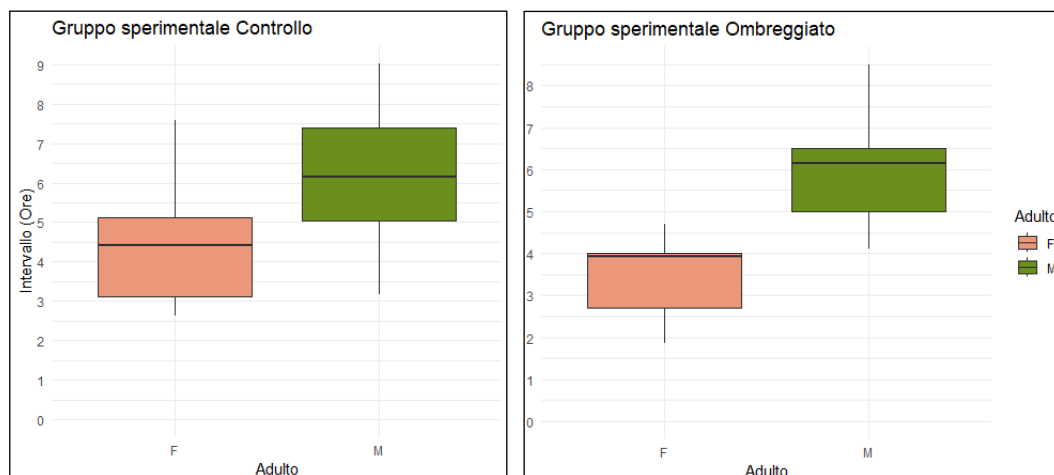


Figura 12. Media del tempo in ore trascorso all'interno dei nidi di controllo e ombreggiati (\pm SE), divisa secondo il sesso.

3.2.2 *Media di tempo trascorso nel nido in relazione alla temperatura massima*

Il modello riconferma il risultato ottenuto nella precedente analisi: gli esemplari maschi trascorrono più tempo nel nido rispetto alle femmine (p-value < 0.001).

Il secondo risultato ottenuto evidenzia una correlazione positiva tra il tempo trascorso all'interno del nido, da parte di entrambi i sessi, e la massima temperatura interna registrata (p-value < 0.001; Fig. 14; Fig. 15).

Tabella 9. Stime dei coefficienti nel modello lineare misto relativo alla media di tempo trascorso nel nido da maschi e femmine, tenendo in considerazione la T max. Dimensione campione: 268 osservazioni, 18 nidi; R2 = 0.192.

Coefficiente	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Ombreggiato	$-3.271e^{-04}$	$2.484e^{-02}$	-0.013	0.990
M	$1.437e^{-01}$	$2.367e^{-02}$	6.073	<0.001
T max	$1.025e^{-02}$	$2.158e^{-03}$	4.748	<0.001

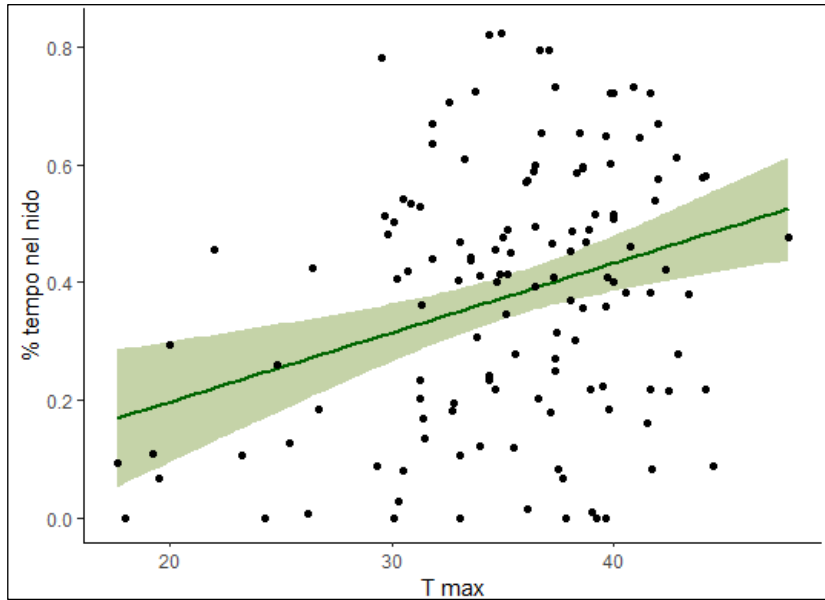


Figura 14. Correlazione tra la percentuale di tempo trascorsa nel nido dai maschi e la massima temperatura registrata all'interno del nido.

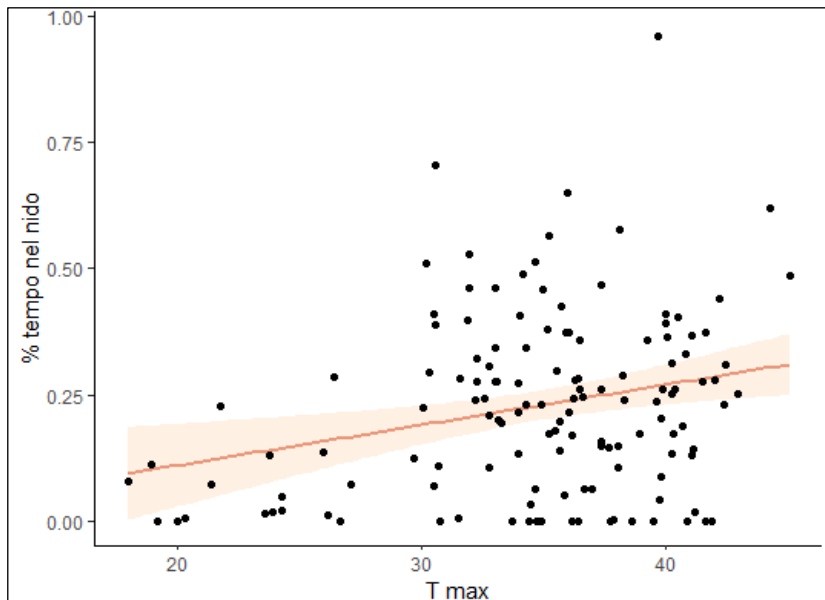


Figura 15. Regressione lineare tra la percentuale di tempo trascorsa nel nido dalle femmine e la massima temperatura registrata all'interno del nido.

3.3 Successo di schiusa

È stato analizzato il successo di schiusa nei due gruppi sperimentali, e dunque l'indiretta correlazione tra il successo di schiusa e la temperatura media presente all'interno del nido.

Tabella 10. Media delle proporzioni del successo di schiusa nei due gruppi sperimentali.

Esperimento	Successo di schiusa
Controllo	51.7 ± 0.1%
Ombreggiato	76.1 ± 0.1%

Tabella 11. Stime dei coefficienti nel modello lineare misto relativo al successo di schiusa. Dimensione campione: 18 nidi; R² = 0.100.

Coefficiente	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Ombreggiato	0.244	0.178	1.371	0.189

Nonostante la differenza tra gruppo Controllo e Ombreggiato non risulti statisticamente significativa (p-value: 0.18), è stata rilevata una leggera tendenza raffigurante un incremento del successo di schiusa al diminuire della temperatura. In particolare, si registra un incremento del 24% nei nidi ombreggiati rispetto ai controlli (Tab. 10; Fig. 16).

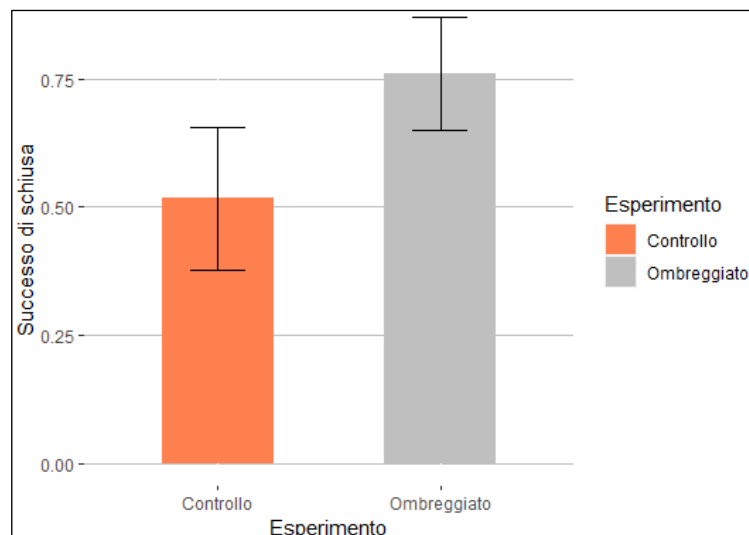


Figura 16. Successo di schiusa nei due gruppi sperimentali (± SE).

3.3.1 *Successo di schiusa in relazione alla temperatura massima*

È stata inoltre indagata un'eventuale relazione tra il successo di schiusa e la massima temperatura registrata all'interno del nido.

Tabella 12. Stime dei coefficienti nel modello lineare misto relativo al successo di schiusa, tenendo in considerazione la T max. Dimensione campione: 18 nidi; R2 = 0.205.

Coefficiente	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
T max	-0.053	0.025	-2.095	0.052

Tale analisi sembra evidenziare una correlazione negativa tra le due variabili: all'aumentare delle temperature, il successo di schiusa diminuisce di circa 0.05 unità (Fig. 17). Il risultato ottenuto è molto vicino al limite di significatività (p-value: 0.05), il che suggerisce che potrebbe esserci un'effettiva relazione tra le variabili considerate.

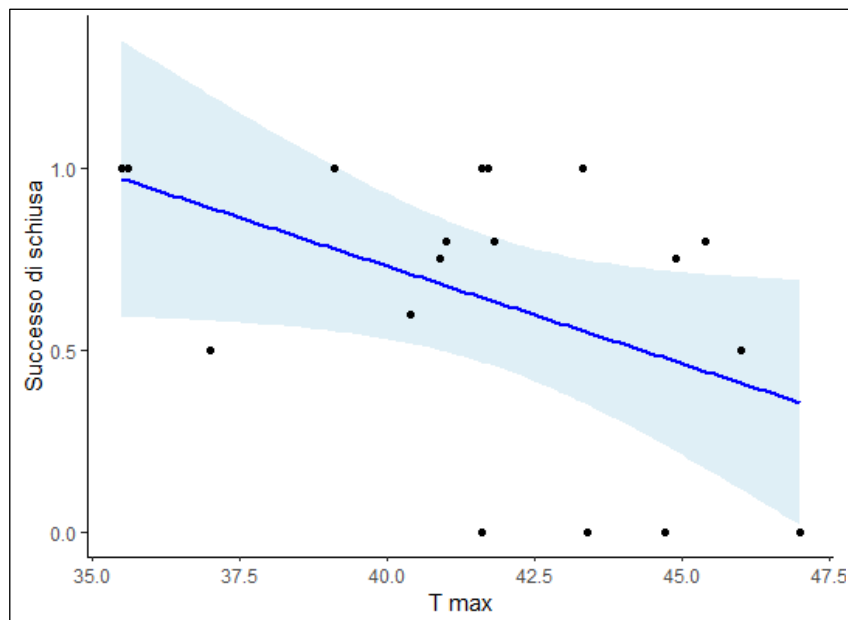


Figura 17. Correlazione tra successo di schiusa e la massima temperatura registrata all'interno del nido.

Discussione

Questo studio mira ad analizzare l'effetto dell'innalzamento delle temperature sul comportamento degli esemplari adulti durante la fase d'incubazione e sul successo di schiusa nel falco grillaio, una specie protetta dall'Unione Europea e classificata "a rischio minimo" nella IUCN Red List in quanto minacciata dall'aumento delle temperature causato dal cambiamento climatico.

4.1 Temperatura dei gruppi sperimentali

Il primo obiettivo è stato quello di verificare se le coperture in compensato applicate ai nidi permettessero un abbassamento della temperatura interna, rispetto ai nidi non manipolati (controllo) nei quali le temperature rispecchiano l'incremento naturale che si sta verificando a causa del riscaldamento climatico.

I risultati ottenuti mostrano come ci sia una differenza significativa tra i due gruppi sperimentali durante le ore diurne, sia in termini di temperatura media ($\pm 2^{\circ}\text{C}$) che in termini di temperatura massima ($\pm 6^{\circ}\text{C}$). Non sono presenti invece differenze durante le ore notturne.

L'esistenza di un'effettiva differenza di temperatura tra i due gruppi sperimentali ha posto le basi per le analisi successive, i cui risultati vengono descritti a seguire.

4.2 Investimento parentale

Il risultato del monitoraggio evidenzia che entrambi i sessi sono coinvolti nella cova durante l'arco della giornata, mentre è svolta solamente dalla femmina durante la notte, come evidenziato anche da altri studi (Donazer et al., 1992; Hernández-Pliego et al., 2017). In particolare, il maschio risulta trascorrere all'interno del nido in media circa due ore in più rispetto alla femmina. Tale risultato è sorprendente rispetto a quanto descritto in altri lavori svolti sulla stessa specie: nello studio di Donazer et al., (1992) non è stata individuata una differenza tra le ore di cova svolte dai due sessi durante il giorno, mentre viene osservata la sola presenza della femmina durante la notte. Il maggior investimento nelle cure parentali da parte del maschio osservato durante la fase d'incubazione sembra essere in contrasto anche

con le conoscenze generali sul gruppo dei rapaci, nei quali la femmina solitamente si dedica maggiormente alla cura diretta della prole, come la cova, mentre il maschio si occupa principalmente dell'approvvigionamento del cibo al nido (Hernández-Pliego et al., 2017; Kujala et al., 2022).

Lo studio di Serrano et al., (2005) ha tuttavia dimostrato che elevate temperature inducono gli esemplari femmine in condizioni di salute non ottimali a sacrificare gli sforzi di incubazione piuttosto che la propria condizione fisica, come riscontrato anche in altre ricerche (Smith et al., 1989; Mallory, 1993). Un altro fattore collegato al comportamento delle femmine potrebbe essere la dimensione della covata (Serrano et al., 2005): quando il numero delle uova è superiore a quattro, il livello di energia richiesto per l'incubazione è molto alto (Moreno et al., 1991). In questi casi, la condizione fisica della femmina potrebbero venirne influenzata negativamente (Jones, 1987; Moreno & Carlson, 1989), così come la sua presenza al nido (Wiebe & Martin, 2000).

Nonostante ci sia un'asimmetria nel tempo trascorso nel nido tra i due sessi, la differenza tra il tempo complessivo dedicato all'incubazione nei due gruppi sperimentali non risulta significativa (media del tempo nei nidi di controllo: ~10 ore; media del tempo negli ombreggiati: ~9 ore) grazie a quello che si può supporre essere un effetto di compensazione mediato dagli esemplari maschi. Anche in altre specie di rapaci, come il falco pellegrino (*Falco peregrinus*), è stata individuata una correlazione positiva tra la temperatura ambientale e il tempo trascorso nel nido da parte del maschio il quale, occupandosi della cova, apporterebbe benefici alla compagna, rafforzando il legame di coppia (Zuberogitia et al., 2018). Gli esemplari maschi, inoltre, presentano una placca incubatrice meno sviluppata rispetto alle femmine (Bartlett et al., 2005; Zuberogitia et al., 2018), il che potrebbe essere un vantaggio dal momento in cui, durante l'incubazione, la necessità non è più quella di aumentare la temperatura delle uova, ma ridurla a causa delle elevate temperature ambientali.

Considerando singolarmente la percentuale di tempo trascorsa da maschi e femmine all'interno del nido, risulta in entrambi i casi maggiore nei nidi di controllo rispetto a quelli ombreggiati. All'aumentare delle temperature aumenta la presenza al nido da parte di entrambi i sessi, risultato in disaccordo con l'ipotesi iniziale dello studio secondo cui temperature elevate nel nido avrebbero scoraggiato i genitori a

dedicarsi all'incubazione (Walters, 2016; van de Ven et al., 2020). Per gli adulti, infatti, investire le proprie energie nella cova non è una scelta scontata: il classico trade-off tra cure parentali e sopravvivenza individuale è ancora più marcato in presenza di condizioni termicamente stressanti (Weimerskirch, 1995; Santos & Nakagawa, 2012). Questo è dovuto al fatto che elevate temperature determinano conseguenze negative anche per la fitness dei genitori dal momento in cui essi sono costretti a trascorre più tempo nel nido per proteggere le uova, investendo in tal modo più energie nel processo di termoregolazione e rinunciando, inoltre, al proprio sostentamento (meno tempo da dedicare all'attività di foraggiamento e al riposo), (Mallory, 2009; Santos & Nakagawa, 2012).

La dedizione degli adulti per la cova osservata in questo studio potrebbe essere spiegata dal fatto che le uova incustodite si equilibrano alle condizioni ambientali: in ambienti caldi ed aridi, come quello presente nella città di Matera, gli embrioni sono esposti al rischio di ipertermia e il tasso di perdita di acqua delle uova aumenta significativamente (Walsberg & Schimidt 1992; Packard & Packard, 1993; Serrano et al., 2005). Essendo gli embrioni più suscettibili alle elevate temperature, piuttosto che a quelle molto basse (Webb, 1987; Conway & Martin, 2000), la maggiore presenza dei genitori ai nidi non manipolati, con temperature più alte, potrebbe costituire una tecnica di protezione delle uova dalle elevate temperature circostanti (Serrano et al., 2005; DuRant, 2019). Strategie simili sono state osservate in altre specie di uccelli: la tortora luttuosa (*Zenaida macroura*), che nidifica nel Deserto del Sonora, utilizza la tecnica del "raffreddamento evaporativo" per abbassare la propria temperatura corporea durante l'incubazione al fine di mantenere la temperatura delle uova al di sotto della soglia critica ($\leq 40^{\circ}\text{C}$) (Walsberg & Voss-Roberts, 1983); nel fraticello americano (*Sternula antillarum*) è stata osservato un maggior investimento nel processo di termoregolazione delle uova quando la temperatura ambientale è più alta (Snowden, 2018).

L'insieme di questi dati fornisce la prova di come gli uccelli riescano a regolare finemente il comportamento relativo all'incubazione. Tale plasticità rappresenta una caratteristica fondamentale per far fronte alle variazioni di temperatura che potrebbero risultare deleterie per le uova (DuRant et al., 2019).

4.3 Successo di schiusa

Uno degli obiettivi dello studio è analizzare come la temperatura influenza il successo di schiusa nel falco grillaio. I risultati mostrano una percentuale di schiusa maggiore nei nidi ombreggiati (76.1%) rispetto ai nidi di controllo (51.7%), ma la differenza tra i due gruppi sperimentali non è risultata significativa. Il successo di schiusa tende tuttavia ad aumentare al diminuire della temperatura, e la seconda analisi effettuata in relazione alla temperatura massima registrata all'interno del nido conferma, sebbene con un p-value al limite della significatività, una correlazione negativa tra le due variabili. Nello studio di Corregidor-Castro et al., (2023) è stato osservato che temperature massime attorno ai 44°C sono associate ad una percentuale di fallimento di schiusa pari al 50%. La non significatività del risultato ottenuto in questo studio potrebbe quindi essere verosimilmente giustificabile dalle ridotte dimensioni del campione analizzato.

Questi risultati si allineano a quanto è già noto sull'importanza del ruolo della temperatura durante la fase d'incubazione (Wegge & Rolstad, 2017; DuRant et al., 2019; Higgott et al., 2020): temperatura e umidità all'interno del nido possono avere un grande impatto sul successo di schiusa, causando la perdita d'acqua da parte delle uova (Walsberg & Schimidt 1992; Packard & Packard, 1993), la riduzione del tasso di sviluppo e la morte dell'embrione (Webb, 1987). Sebbene la resistenza embrionale al calore sia specie-specifica, molteplici studi hanno stimato che generalmente, esponendo le uova per un breve periodo ad elevate temperature, il tetto massimo tollerabile sia rappresentato dai 41°C, mentre prolungando il tempo di esposizione si scende a 39°C (Webb, 1987).

Sembra inoltre che la temperatura abbia un effetto diverso a seconda delle fasi di incubazione: è stato rilevato che il successo di schiusa viene compromesso maggiormente da ondate di calore che si verificano durante fasi critiche dello sviluppo dell'embrione, come il periodo prossimo alla schiusa, piuttosto che da costanti temperature elevate durante l'intera incubazione (Corregidor-Castro et al., 2023).

Per di più, il fattore temperatura è collegato a molteplici variabili che concorrono a determinare il successo di schiusa nel falco grillaio, come la dimensione della covata (Matysioková & Remeš, 2010) e il volume delle uova (Serrano et al., 2005).

Come descritto precedentemente, quando il numero di uova è superiore a quattro, il dispendio energetico richiesto per la cova aumenta significativamente (Moreno et al., 1991); se la femmina non è in buone condizioni fisiche, in presenza di temperature elevate, potrebbe trovarsi costretta a lasciare il nido incustodito per procurarsi cibo, lasciando le uova esposte alle temperature circostanti (Serrano et al., 2005). Inoltre, una covata numerosa viene coperta meno efficacemente dal corpo dell'adulto, il quale non riesce a fare da scudo a tutte le uova in maniera uniforme, lasciando quelle periferiche esposte al calore esterno (Borlotti & Wiebe, 1993).

Per quanto riguarda il ruolo del volume delle uova nel successo di schiusa, la maggior parte degli studi svolti non ha evidenziato un collegamento tra le due variabili (Smith et al., 1995; Wiebe & Bortolotti, 1995; Clifford & Anderson 2002). Lo studio sul falco grillaio di Serrano et al., (2005) ha ottenuto però un risultato opposto: uova grandi, con un basso rapporto superficie-volume, sembrano conferire agli embrioni vantaggi in termini di termoregolazione, essendo meno suscettibili alle fluttuazioni di temperatura. Il maggior successo di schiusa registrato potrebbe tuttavia dipendere anche dal fatto che uova di maggiori dimensioni conferiscono vantaggi anche dal punto di vista nutrizionale, caratteristica che aumenta la resilienza embrionale (Järvinen & Väisänen, 1983).

Conclusioni

Questo studio ha permesso di evidenziare come alcuni aspetti dell'ecologia del falco grillaio vengono influenzati negativamente dalle elevate temperature che stanno caratterizzando sempre di più la zona mediterranea.

L'analisi svolta mostra una differenza tra maschi e femmine nell'attività di cova durante il giorno. Contrariamente a quanto atteso e descritto in altri studi, sono gli esemplari maschi a dedicarsi maggiormente all'incubazione, risultato che potrebbe essere interpretabile come un meccanismo di compensazione per la scarsa cura parentale fornita dalle femmine in condizioni ambientali stressanti.

Un altro risultato sorprendente è quello relativo al tempo trascorso all'interno dei nidi appartenenti ai due gruppi sperimentali: entrambi i sessi investono più tempo nei nidi di controllo, più caldi, rispetto a quelli ombreggiati, evidenziando come i genitori siano disposti a sacrificare la propria condizione fisica a favore della prole, fungendo da scudo termoregolatore per le uova.

Nonostante queste strategie di compensazione, il successo di schiusa rimane più alto nei nidi ombreggiati, evidenziando l'effettiva presenza di una correlazione negativa tra temperature elevate e schiusa. Quest'ultima potrebbe essere ulteriormente influenzata anche da altre variabili indirettamente collegate alla temperatura, come dimensione della covata e volume delle uova.

I risultati ottenuti in questo studio forniscono l'evidenza di come l'aumento delle temperature rappresenti un concreto pericolo per il grillaio sia per quanto riguarda la fitness degli adulti, i quali sono costretti ad allocare più energie nelle strategie di dissipazione del calore e nel processo di termoregolazione delle uova, diminuendo di conseguenza l'investimento nella propria condizione fisica, sia per quanto riguarda il suo successo riproduttivo, influenzando negativamente non solo la schiusa ma anche la sopravvivenza di pulcini (Corregidor-Castro et al., 2023).

Questa analisi vuole essere un contributo alla salvaguardia del falco grillaio poiché utile alla pianificazione di misure atte a promuovere l'espansione di questa specie in aree termicamente più permissive. Questo progetto, inoltre, dimostra come l'applicazione di coperture in legno sia un metodo semplice ed efficace per abbassare la temperatura all'interno delle cassette nido, favorendo la sopravvivenza

della colonia materana, e come l'integrazione di strutture per la salvaguardia delle specie in contesto urbano sia possibile e necessaria per far fronte all'incremento delle temperature dovuto al cambiamento climatico che sta minacciando non solo il grillaio, ma numerose altre specie dell'area mediterranea.

Bibliografia

- Alfonso, S., Gesto, M., & Sadoul, B. (2020). Temperature increase and its effects on fish stress physiology in the context of global warming. *Journal of Fish Biology*, 98(6), 1496–1508.
- Ananian, V. (2009). On the distribution and ecology of the Lesser Kestrel *Falco naumanni* in Armenia. *researchgate.net*.
- Ardia, D. R., Cooper, C. B., & Dhondt, A. A. (2006). Warm temperatures lead to early onset of incubation, shorter incubation periods and greater hatching asynchrony in tree swallows *Tachycineta bicolor* at the extremes of their range. *Journal of Avian Biology*, 37(2), 137–142.
- Bates, D. M., Mächler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. C. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1).
- Bartlett, T. L., Mock, D. W., & Schwagmeyer, P. L. (2005). Division of labor: incubation and biparental care in house sparrows (*Passer domesticus*). *The Auk*, 122(3): 835-842.
- Boelee, E., Atapattu, S. S., Barron, J., Bindraban, P., Bunting, S. W., Coates, D., Descheemaeker, K., Eriyagama, N., Finlayson, C. M., & Gordon, L. (2011). Ecosystems for water and food security. *RePEc: Research Papers in Economics*.
- Bortolotti, G. R., & Wiebe, K. L. (1993). Incubation Behaviour and Hatching Patterns in the American Kestrel *Falco sparverius*. *Ornis Scandinavica*, 24(1), 41.
- Both, C. (2010). Food availability, mistiming, and climatic change. *Effects of Climate Change on Birds*, 129–147.
- Bryce, E. (2015, November 16). How to Protect Hawaii's Rarest Birds From Avian Malaria. *Audubon*. <https://www.audubon.org/news/how-protect-hawaiis-rarest-birds-avian-malaria>
- Cahill, A., Aiello-Lammens, M. E., Fisher-Reid, M. C., Hua, X., Karanewsky, C. J., Ryu, H. Y., Sbeglia, G. C., Spagnolo, F., Waldron, J. B., Warsi, O., & Wiens, J. J. (2013). How does climate change cause extinction? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1750), 20121890.

- Calabuig, G., Ortego, J., Cordero, P. J., & Aparicio, J. M. (2008). Causes, consequences and mechanisms of breeding dispersal in the colonial lesser kestrel, *Falco naumanni*. *Animal Behaviour*, *76*(6), 1989–1996.
- Campbell-Tennant, D. J. E., Gardner, J. L., Kearney, M. R., & Symonds, M. R. E. (2015). Climate-related spatial and temporal variation in bill morphology over the past century in Australian parrots. *Journal of Biogeography*, *42*(6), 1163–1175.
- Cao, M., & Woodward, F. I. (1998). Dynamic responses of terrestrial ecosystem carbon cycling to global climate change. *Nature*, *393*(6682), 249–252.
- Ceresa, F., Kranebitter, P., Monrós, J. S., Rizzolli, F., & Brambilla, M. (2021). Disentangling direct and indirect effects of local temperature on abundance of mountain birds and implications for understanding global change impacts. *PeerJ*, *9*, e12560.
- Christmas, M. J., Jones, J. C., Olsson, A., Wallerman, O., Bunikis, I., Kierczak, M., Whitley, K. M., Sullivan, I., Geib, J. C., Miller-Struttman, N. E., & Webster, M. T. (2021). A genomic and morphometric analysis of alpine bumblebees: Ongoing reductions in tongue length but no clear genetic component. *Molecular Ecology*, *31*(4), 1111–1127.
- Clifford, L. D., & Anderson, D. J. (2002). Clutch size variation in the Nazca booby: a test of the egg quality hypothesis. *Behavioral Ecology*, *13*(2), 274–279.
- Conseguenze dei cambiamenti climatici*. (n.d.). Climate Action.
https://climate.ec.europa.eu/climate-change/consequences-climate-change_it
- Conway, C. J., & Martin, T. E. (2000). Evolution of passerine incubation behaviour: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution*, *54*(2), 670–685.
- Corregidor-Castro, A., Morinay, J., McKinlay, S. E., Ramellini, S., Assandri, G., Bazzi, G., Glavaschi, A., De Capua, E. L., Grapputo, A., Romanò, A., Morganti, M., Cecere, J. G., Pilastro, A., & Rubolini, D. (2023). Experimental nest cooling reveals dramatic effects of heatwaves on reproduction in a Mediterranean bird of prey. *Global Change Biology*, *29*(19), 5552–5567.
- Crick, H. Q. P. (2004). The impact of climate change on birds. *Ibis*, *146*, 48–56.

- Donázar, J. A., Negro, J. J., & Hiraldo, F. (1992). Functional Analysis of Mate-Feeding in the Lesser Kestrel *Falco naumanni*. *Ornis Scandinavica*, 23(2), 190.
- DuRant, S. E., Hopkins, W. A., Hepp, G. R., & Walters, J. R. (2013). Ecological, evolutionary, and conservation implications of incubation temperature-dependent phenotypes in birds. *Biological Reviews*, 88(2), 499–509.
- DuRant, S. E., Willson, J. D., & Carroll, R. B. (2019). Parental Effects and Climate Change: Will Avian Incubation Behavior Shield Embryos from Increasing Environmental Temperatures? *Integrative and Comparative Biology*, 59(4), 1068–1080.
- Eiler, J. H., Evans, A. N., & Schreck, C. B. (2015). Migratory Patterns of Wild Chinook Salmon *Oncorhynchus tshawytscha* Returning to a Large, Free-Flowing River Basin. *PLOS ONE*, 10(4), e0123127.
- Falco naumanni*. The IUCN Red List of Threatened Species of 2018.
<https://www.iucnredlist.org>
- Field, C. B., Lobell, D. B., Peters, H. A., & Chiariello, N. R. (2007). Feedbacks of terrestrial ecosystems to climate change. *Annual Review of Environment and Resources*, 32(1), 1–29.
- Franco, A. M. A., Marques, J. T., & Sutherland, W. J. (2005). Is nest-site availability limiting Lesser Kestrel populations? A multiple scale approach. *Ibis*, 147(4), 657–666.
- Geffroy, B., Alfonso, S., Sadoul, B., & Blumstein, D. T. (2020). A world for reactive phenotypes. *Frontiers in Conservation Science*, 1.
- Gillies, N. (2021, December 2). Climate change is making monogamous albatrosses divorce. *The Conversation*.
- Gillooly, J. F., Charnov, E. L., West, G. B., Savage, V. M., & Brown, J. H. (2002). Effects of size and temperature on developmental time. *Nature*, 417(6884), 70–73.
- Goodman, R. E., LeBuhn, G., Seavy, N. E., Gardali, T., & Bluso-Demers, J. D. (2011). Avian body size changes and climate change: warming or increasing variability? *Global Change Biology*, 18(1), 63–73.

- Grant, P. R., & Grant, B. R. (2006). Evolution of character displacement in Darwin's Finches. *Science*, 313(5784), 224–226.
- Guide to North American Birds*. (n.d.). Audubon. <https://www.audubon.org/field-guide/bird/greater-sage-grouse>
- Gunn, R. L., Hartley, I. R., Algar, A. C., Niemelä, P. T., & Keith, S. A. (2021). Understanding behavioural responses to human-induced rapid environmental change: a meta-analysis. *Oikos*, 2022(4).
- Hernández-Pliego, J., Rodríguez, C., & Bustamante, J. (2017). A few long versus many short foraging trips: different foraging strategies of lesser kestrel sexes during breeding. *Movement Ecology*, 5(1).
- Higgott, C., Evans, K. L., & Hatchwell, B. J. (2020). Incubation in a temperate passerine: Do environmental conditions affect incubation period duration and hatching success? *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8.
- Hoffmann, A. A., & Sgrò, C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470(7335), 479–485.
- Horton, K. G., La Sorte, F. A., Sheldon, D., Lin, T., Winner, K., Bernstein, G., Maji, S., Hochachka, W. M., & Farnsworth, A. (2019). Phenology of nocturnal avian migration has shifted at the continental scale. *Nature Climate Change*, 10(1), 63–68.
- Hughes, T. P., Kerry, J. T., Álvarez-Noriega, M., Álvarez-Romero, J. G., Anderson, K. D., Baird, A. H., Babcock, R. C., Beger, M., Bellwood, D. R., Berkelmans, R., Bridge, T. C. L., Butler, I. R., Byrne, M., Cantin, N. E., Comeau, S., Connolly, S. R., Cumming, G. S., Dalton, S., Díaz-Pulido, G., . . . Wilson, S. K. (2017). Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature*, 543(7645), 373–377.
- IPCC, 2021: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, In press, doi:10.1017/9781009157896.
- IPCC, 2022: Summary for Policymakers [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, M. Tignor, A. Alegría, M. Craig, S.

Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem (eds.)]. In: *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, pp. 3-33, doi:10.1017/9781009325844.001.

IUCN. 2021. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-2.
<https://www.iucnredlist.org>.

Järvinen, A., & Väisänen, R. (1983). Egg Size and Related Reproductive Traits in a Southern Passerine *Ficedula hypoleuca* Breeding in an Extreme Northern Environment. *Ornis Scandinavica*, 14(4), 253.

Jirinec, V., Burner, R. C., Amaral, B. R. D., Bierregaard, R. O., Fernández-Arellano, G., Hernández-Palma, A., Johnson, E. I., Lovejoy, T. E., Powell, L. L., Rutt, C. L., Wolfe, J. D., & Stouffer, P. C. (2021). Morphological consequences of climate change for resident birds in intact Amazonian rainforest. *Science Advances*, 7(46).

Kharouba, H. M., Ehrlén, J., Gelman, A., Bolmgren, K., Allen, J. M., Travers, S. E., & Wolkovich, E. M. (2018). Global shifts in the phenological synchrony of species interactions over recent decades. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(20), 5211–5216.

Konapala, G., Mishra, A. K., Wada, Y., & Mann, M. (2020). Climate change will affect global water availability through compounding changes in seasonal precipitation and evaporation. *Nature Communications*, 11(1).

Kudo, G., & Ida, T. (2013). Early onset of spring increases the phenological mismatch between plants and pollinators. *Ecology*, 94(10), 2311–2320.

Kujala, I., Pöysä, H., & Korpimäki, E. (2022). Poor reproductive success of polygynously mated female birds with obligatory bi-parental care: a result of deceptive behaviour of males? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 76(10).

Mallory, M. L. (1993). Incubation rhythms and mass loss of common goldeneyes. *The Condor*, 95(4), 849–859.

Mallory, M. L. (2009). Incubation scheduling by northern fulmars (*Fulmarus glacialis*) in the Canadian High Arctic. *Journal of Ornithology*, 150(1):175–181.

- Matysioková, B., & Remeš, V. (2010). Responses to increased costs of activity during incubation in a songbird with female-only incubation: does feather colour signal coping ability? *Journal of Ornithology*, *152*(2), 337–346.
- Mayor, S. J., Guralnick, R., Tingley, M. W., Otegui, J., Withey, J. C., Elmendorf, S. C., Andrew, M. E., Leyk, S., Pearse, I. S., & Schneider, D. C. (2017). Increasing phenological asynchrony between spring green-up and arrival of migratory birds. *Scientific Reports*, *7*(1).
- Mimura, N. (2013). Sea-level rise caused by climate change and its implications for society. *Proceedings of the Japan Academy. Series B, Physical and Biological Sciences*, *89*(7), 281–301.
- Maple syrup, moose, and the impacts of climate change in the north. (2012, November 12). ScienceDaily.
<https://www.sciencedaily.com/releases/2012/11/121120122045.htm>
- Neate-Clegg, M. H. C., Jones, S., Tobias, J., Newmark, W. D., & Şekerciöğlü, Ç. H. (2021). Ecological correlates of elevational range shifts in tropical birds. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *9*.
- Oertel, C., Matschullat, J., Zurba, K., Zimmermann, F., & Erasmi, S. (2016). Greenhouse gas emissions from soils—A review. *Geochemistry*, *76*(3), 327–352.
- Oliver, K. M., & Higashi, C. (2021). Symbiosis in a rapidly changing world. In *Advances in environmental microbiology* (pp. 263–296).
- Osterloff, E. (2020). Marine iguanas: the incredible shrinking lizards of the Galápagos. *Natural History Museum*.
<https://www.nhm.ac.uk/discover/shrinking-galapagos-marine-iguanas.html>
- Packard, M. J., & Packard, G. C. (1993). Water loss from eggs of domestic fowl and calcium status of hatchlings. *Journal of Comparative Physiology B-biochemical Systemic and Environmental Physiology*, *163*(4), 327–331.
- Podofillini, S., Cecere, J. G., Griggio, M., Curcio, A., De Capua, E. L., Fulco, E., Pirrello, S., Saino, N., Serra, L., Visceglia, M., & Rubolini, D. (2018). Home, dirty home: effect of old nest material on nest-site selection and breeding performance in a cavity-nesting raptor. *Current Zoology*.
- Radchuk, V., Reed, T. E., Teplitsky, C., Van De Pol, M., Charmantier, A., Hassall, C., Adamík, P., Adriaensen, F., Ahola, M., Arcese, P., Avilés, J. M., Balbontín, J., Berg, K. S., Borràs, A., Burthe, S. J., Clobert, J.,

- Dehnhard, N., De Lope, F., Dhondt, A. A., . . . Kramer-Schadt, S. (2019). Adaptive responses of animals to climate change are most likely insufficient. *Nature Communications*, *10*(1).
- Rauter, C. M., Reyer, H., & Bollmann, K. (2002). Selection through predation, snowfall and microclimate on nest-site preferences in the Water Pipit *Anthus spinoletta*. *Ibis*, *144*(3), 433–444.
- Remacha, C., Rodríguez, C. R., De La Puente, J., & Pérez-Tris, J. (2020). Climate change and maladaptive wing shortening in a long-distance migratory bird. *The Auk*, *137*(3).
- Rodenhouse, N. L., Matthews, S. N., McFarland, K. P., Lambert, J. D., Iverson, L. R., Prasad, A., Sillett, T. S., & Holmes, R. T. (2007). Potential effects of climate change on birds of the Northeast. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, *13*(5–6), 517–540.
- Rodríguez, 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*(2), 120–128.
- Romano, A., Morganti, M., Assandri, G., Bazzi, G., Corregidor-Castro, A., Morinay, J., Cecere, J. G., Pilastro, A., & Rubolini, D. (2022). Sibling competition for food and kin selection in nestlings of a colonial raptor. *Animal Behaviour*, *194*, 233–238.
- Román-Palacios, C., & Wiens, J. J. (2020). Recent responses to climate change reveal the drivers of species extinction and survival. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *117*(8), 4211–4217.
- Rushing, C. S., Royle, J. A., Ziolkowski, D. J., & Pardieck, K. L. (2020). Migratory behavior and winter geography drive differential range shifts of eastern birds in response to recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *117*(23), 12897–12903.
- Ryding, S., Klaassen, M., Tattersall, G. J., Gardner, J. L., & Symonds, M. R. E. (2021). Shape-shifting: changing animal morphologies as a response to climatic warming. *Trends in Ecology and Evolution*, *36*(11), 1036–1048.
- Santos, E. S. A., & Nakagawa, S. (2012). The costs of parental care: a meta-analysis of the trade-off between parental effort and survival in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, *25*, 1911–1917.

- Sarà, M., Bondi, S., Bermejo, A., Bourgeois, M., Bouzin, M., Bustamante, J., De La Puente, J., Evangelidis, A., Frassanito, A., Fulco, E., Giglio, G., Gradev, G., Griggio, M., López-Ricaurte, L., Kordopatis, P., Marin, S., Martínez, J. A., Mascara, R., Mellone, U., . . . Rubolini, D. (2019). Broad-front migration leads to strong migratory connectivity in the lesser kestrel (*Falco naumanni*). *Journal of Biogeography*, *46*(12), 2663–2677.
- Saunders, S. P., Meehan, T. D., Michel, N. L., Bateman, B. L., DeLuca, W. V., Deppe, J. L., Grand, J., LeBaron, G. S., Taylor, L., Westerkam, H., Wu, J. X., & Wilsey, C. B. (2022). Unraveling a century of global change impacts on winter bird distributions in the eastern United States. *Global Change Biology*, *28*(7), 2221–2235.
- ScienceDaily. *Dramatic links found between climate change, elk, plants, and birds*. (2012, January 11).
<https://www.sciencedaily.com/releases/2012/01/120110140235.htm>
- Serrano, D., Tella, J. L., & Ursúa, E. (2005). Proximate causes and fitness consequences of hatching failure in lesser kestrels *Falco naumanni*. *Journal of Avian Biology*, *36*(3), 242–250.
- Six, D. L. (2009). Climate change and mutualism. *Nature Reviews Microbiology*, *7*(10), 686.
- Smith, H. G., Källander, H., Hultman, J., & Sanzén, B. (1989). Female nutritional state affects the rate of male incubation feeding in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *24*(6), 417–420.
- Smith, H. G., Ohlsson, T., & Wettermark, K. J. (1995). Adaptive significance of egg size in the European starling: experimental tests. *Ecology*, *76*(1), 1–7.
- Snowden R. (2018). Least Tern nest thermoregulation in response to environmental temperature and human disturbance (master's thesis)
- State of the Climate: Global Climate Report for 2022*. NOAA National Centers for Environmental Information (2023).
<https://www.ncei.noaa.gov/access/monitoring/monthly-report/global/202213>.
- Symonds, M. R. E., & Tattersall, G. J. (2010). Geographical Variation in Bill Size across Bird Species Provides Evidence for Allen's Rule. *The American Naturalist*, *176*(2), 188–197.

- Tattersall, G. J., Chaves, J. A., & Danner, R. M. (2017). Thermoregulatory windows in Darwin's finches. *Functional Ecology*, 32(2), 358–368.
- Trenberth, K. E. (2018). Climate change caused by human activities is happening and it already has major consequences. *Journal of Energy and Natural Resources Law*, 36(4), 463–481.
- Van Buskirk, J., Mulvihill, R. S., & Leberman, R. C. (2010). Declining body sizes in North American birds associated with climate change. *Oikos*, 119(6), 1047–1055.
- van De Ven, T. M. F. N., McKechnie, A. E., Er, Ş., & Cunningham, S. J. (2020). High temperatures are associated with substantial reductions in breeding success and offspring quality in an arid-zone bird. *Oecologia*, 193(1), 225–235.
- Walsberg, G. E., & Voss-Roberts, K. A. (1983). Incubation in desert-nesting doves: Mechanisms for egg cooling. *Physiological Zoology*, 56(1), 88–93.
- Walsberg, G. E., & Schmidt, C. A. (1992). Effects of variable humidity on embryonic development and hatching success of mourning doves. *The Auk*, 109(2), 309–314.
- Walters, L. A., Webber, J. A., Jones, B. A., & Volker, C. L. (2016). Taking a break: The relationship between ambient temperature and nest attendance patterns of incubating Carolina Chickadees (*Parus carolinensis*). *The Wilson Journal of Ornithology*, 128(4): 719-726.
- Webb, D. (1987). Thermal tolerance of avian embryos: a review. *The Condor*, 89(4), 874.
- Weeks, B. C., Willard, D. E., Zimová, M., Ellis, A. A., Witynski, M. L., Hennen, M., & Winger, B. M. (2019). Shared morphological consequences of global warming in North American migratory birds. *Ecology Letters*, 23(2), 316–325.
- Wegge, P., & Rolstad, J. (2017). Climate change and bird reproduction: warmer springs benefit breeding success in boreal forest grouse. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1866), 20171528.
- Weimerskirch, H. (1995). Regulation of foraging trips and incubation routine in male and female wandering albatrosses. *Oecologia*, 102(1): 37-43.

- Wiebe, K. L., & Bortolotti, G. R. (1995). Egg size and clutch size in the reproductive investment of American Kestrels. *Journal of Zoology*, 237(2), 285–301.
- Wittenberg, A. (2020, April 2). Sea Change: As Sea Levels Rise, Can Saltmarshes Be Saved? *TheCronellLab*.
- Wuebbles, D. J., Fahey, D., Hibbard, K. A., Dokken, D. J., Stewart, B. C., & Maycock, T. (2017). *Climate Science Special Report: Fourth National Climate Assessment, Volume I*.
- World Weather Organization. <https://worldweather.wmo.int/it/dataguide.html>.
- Zuberogitia, I., Martínez, J. E., Larrea, M., & Zabala, J. (2018). Parental investment of male Peregrine Falcons during incubation: influence of experience and weather. *Journal of Ornithology*, 159(1): 275-282.