



ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΙΩΑΝΝΙΝΩΝ
ΣΧΟΛΗ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ ΥΓΕΙΑΣ
ΤΜΗΜΑ ΒΙΟΛΟΓΙΚΩΝ ΕΦΑΡΜΟΓΩΝ &
ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΩΝ
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΜΟΡΙΑΚΗΣ ΟΙΚΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ
ΓΕΝΕΤΙΚΗΣ ΤΗΣ ΔΙΑΤΗΡΗΣΗΣ

Προμεταναστευτική Οικολογία,
Φυλογεωγραφία και Γενετική της
Διατήρησης του απειλούμενου
είδους αρπακτικού *Falco naumanni*
στα Βαλκάνια

Διδακτορική Διατριβή

Αναστάσιος Μπούνας

Βιολόγος





UNIVERSITY OF IOANNINA
SCHOOL OF HEALTH SCIENCES
DEPARTMENT OF BIOLOGICAL APPLICATIONS
& TECHNOLOGY
MOLECULAR ECOLOGY AND CONSERVATION
GENETICS LAB

Premigratory Ecology,
Phylogeography and Conservation
Genetics of the threatened raptor
Falco naumanni in the Balkans

PhD Thesis

Anastasios Bounas

Biologist



Προτεινόμενη βιβλιογραφική αναφορά:

Μπούνας Α., 2018. *Προμεταναστευτική οικολογία, φυλογεωγραφία και γενετική της διατήρησης του απειλούμενου είδους αρπακτικού Falco naumanni στα Βαλκάνια*. Διδακτορική διατριβή, Πανεπιστήμιο Ιωαννίνων, Τμήμα Βιολογικών Εφαρμογών και Τεχνολογιών, Ιωάννινα. 174 σελ.

Recommended citation:

Bounas A., 2018. *Premigratory ecology, phylogeography and conservation genetics of the threatened raptor Falco naumanni in the Balkans*. PhD Thesis, University of Ioannina, Department of Biological Applications and Technology, Ioannina. 174 p.

Επταμελής Εξεταστική Επιτροπή:

Σωτηρόπουλος Κων/νος, Επίκουρος Καθηγητής (Επιβλέπων)

Πανεπιστήμιο Ιωαννίνων

Λεονάρδος Ιωάννης, Καθηγητής (μέλος Συμβουλευτικής Επιτροπής)

Πανεπιστήμιο Ιωαννίνων

Κωτούλας Γεώργιος, Ερευνητής (μέλος Συμβουλευτικής Επιτροπής)

Ελληνικό Κέντρο Θαλάσσιων Ερευνών

Μαμούρης Ζήσης, Καθηγητής

Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας

Καζαντζίδης Σάββας, Ερευνητής

Ινστιτούτο Δασικών Ερευνών, ΕΛ.Γ.Ο. «Δήμητρα»

Γκιώκας Σίνος, Αναπληρωτής Καθηγητής

Πανεπιστήμιο Πατρών

Ακριώτης Τριαντάφυλλος, Επίκουρος Καθηγητής

Πανεπιστήμιο Αιγαίου

Τμήματα της παρούσας διατριβής χρηματοδοτήθηκαν από το Ίδρυμα Α.Γ. Λεβέντη μέσω της χορήγησης ερευνητικής υποτροφίας.

Πρόλογος

Ποτέ δεν φανταζόμουν πως η αγάπη μου για τα πουλιά και η περιέργεια μου για τη βιολογία τους θα με οδηγούσε στην εκπόνηση αυτής της διατριβής. Ήταν για μένα μια συναρπαστική εμπειρία, γεμάτη εικόνες, καταστάσεις και συγκινήσεις που δεν θα άλλαζα για τίποτε. Αν και η εκπόνηση μιας διδακτορικής διατριβής θεωρείται ατομική διαδρομή, νιώθω πραγματικά τυχερός που όχι μόνο δεν ένιωσα μόνος ούτε στιγμή αλλά πολλοί άνθρωποι μου στάθηκαν και με βοήθησαν, ο καθένας με τον τρόπο του, και χωρίς αυτούς τίποτε δεν θα είχε πραγματοποιηθεί. Θέλω λοιπόν να τους ευχαριστήσω αν και σε κάποιες περιπτώσεις μπορεί ένα ευχαριστώ να μην είναι αρκετό.

Ευχαριστώ θερμά το φίλο Κωνσταντίνο Σωτηρόπουλο, Επίκουρο καθηγητή του Πανεπιστημίου Ιωαννίνων και επιβλέποντα αυτής της διατριβής, για την εμπιστοσύνη που μου έδειξε, το συνεχές του ενδιαφέρον και την άμεση στήριξη του όποτε χρειάστηκε κατά τη διάρκεια όλων αυτών των χρόνων και σε όλα τα στάδια της διατριβής. Είμαι σίγουρος πως το επίπεδο αυτής της δουλειάς θα ήταν κατά πολύ χαμηλότερο χωρίς την επιστημονικού ήθους καθοδήγησή του.

Τον Γεώργιο Κωτούλα, Ερευνητή Α' του Ελληνικού Κέντρου Θαλάσσιων Ερευνών και μέλος της συμβουλευτικής επιτροπής, ευχαριστώ θερμά για την φιλοξενία και την εμπιστοσύνη που μου έδειξε κατά την πραγματοποίηση των γενετικών αναλύσεων στο Εργαστήριο Γενετικής του ΕΛ.ΚΕ.Θ.Ε. Τον ευχαριστώ για την παροχή πολύτιμης γνώσης και την εγκάρδια υποστήριξη του που πολλές φορές λειτούργησε αγχολυτικά.

Τον Καθηγητή του Πανεπιστημίου Ιωαννίνων και μέλος της συμβουλευτικής επιτροπής, Ιωάννη Λεονάρδο για την κριτική του ματιά, το ενδιαφέρον και τις παρατηρήσεις του, που συνέβαλλαν στην ολοκλήρωση της παρούσας διατριβής.

Τον Καθηγητή του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας Ζήση Μαμούρη, τον Ερευνητή του Ινστιτούτου Δασικών Ερευνών Σάββα Καζαντζίδη, τον Αναπληρωτή Καθηγητή του Πανεπιστημίου Πατρών Σίνο Γκιώκα και τον Επίκουρο Καθηγητή του Πανεπιστημίου Αιγαίου Τριαντάφυλλο Ακριώτη, ευχαριστώ θερμά για την τιμή που μου έκαναν να συμμετέχουν στην επταμελή εξεταστική επιτροπή και να κρίνουν τη δουλειά μου.

Εγκάρδιες ευχαριστίες οφείλω στο φίλο και συνεργάτη Δημήτρη Τσαπάρη για τη βοήθεια που μου παρείχε κατά τη διάρκεια των γενετικών αναλύσεων στο ΕΛ.ΚΕ.Θ.Ε. Χωρίς το μεράκι του και την οργανωτική του σκέψη, είμαι σίγουρος πως θα χανόμουν στον λαβύρινθο των εργαστηριακών και υπολογιστικών αναλύσεων. Επίσης ευχαριστώ τους τεχνικούς Βάσω Τερζόγλου, την Κατερίνα Οικονομάκη και το Στέλιο Δαριβιανάκη του εργαστηρίου Γενετικής του ΕΛ.ΚΕ.Θ.Ε. καθώς, παρόλο που ήμουν επισκέπτης σε έναν άγνωστο για μένα χώρο, με έκαναν από την πρώτη στιγμή να νιώσω οικεία, σαν χρόνια μέλος του εργαστηρίου.

Ιδιαίτερη μνεία και θερμές ευχαριστίες οφείλω σε όλους όσους βοήθησαν στη συλλογή των δειγμάτων, βασική συνιστώσα αυτής της δουλειάς. Ευχαριστώ τους συνεργάτες Maurizio Sarà από το Πανεπιστήμιο του Παλέρμο, Airam Rodríguez από το Βιολογικό Σταθμό της Doñana, Ron Efrat από το Πανεπιστήμιο της Ιερουσαλήμ, Nayden Chakarov από το Πανεπιστήμιο του Μπίλεφελντ, Marco Gustin από την Ιταλική Ορνιθολογική Εταιρεία (LIPU), Kresimir Mikulic από την M.K.O. BIOM και Gradimir Gradev από τη M.K.O. Green Balkans οι οποίοι επωμίστηκαν τη συλλογή δειγμάτων Κιρκινεζιών σε όλη την κατανομή του είδους και με εμπιστεύτηκαν για την ανάλυσή τους. Επίσης ευχαριστώ όλους τους συνεργάτες του προγράμματος LIFE για το Κιρκινέζι που υλοποιήθηκε στην περιοχή της Θεσσαλίας και ιδιαίτερα τους Κωνσταντίνο Βλαχόπουλο, Άγγελο Ευαγγελίδη, Σταύρο Πολύμερο, Παναγιώτη Κορδοπάτη και Θάνο Καστρίτη για την βοήθεια τους στο πεδίο κάθε φορά που επισκέφθηκα την περιοχή. Ευχαριστώ τα κέντρα περίθαλψης ANIMA και Δράση για την Άγρια Ζωή και συγκεκριμένα τους Μαρία Γανωτή, Ειρήνη Γιαννακάκη, Πηνελόπη Καραγιάννη και Σταύρο Καλπάκη για την συλλογή δειγμάτων από τραυματισμένα πουλιά. Τέλος ένα μεγάλο ευχαριστώ σε όλους τους κατοίκους των οικισμών που φιλοξενούν Κιρκινέζια ανά την Ελλάδα για την βοήθειά τους, τον Γιάννη Γατσώρη, Δημήτρη Ναστόπουλο, Νάσσο Παπαστυλιανού αλλά και όλους τους υπόλοιπους που χωρίς να ξέρω τα ονόματά τους, μου άνοιξαν ευχαρίστως τα σπίτια τους (και συγκεκριμένα τις στέγες τους) και τους είμαι υπόχρεος γι' αυτό.

Ευχαριστίες οφείλω στους Ελισάβετ-Ασπασία Τόλη, Κωνσταντίνο Μουστάκα, Δήμητρα Μούσσα, Έμιλυ-Αλεξία Διδασκάλου, Ευσταθία Ζηκίδου, Κωνσταντίνο Βλαχόπουλο, Ρήγα Τσιακίρη, Γιώργο Βάκη και Δημήτρη Βαβύλη που με βοήθησαν στις εργασίες πεδίου και τις

προκαταρκτικές αναλύσεις. Σε όλους τους φοιτητές που πέρασαν από το Εργαστήριο Μοριακής Οικολογίας και Γενετικής της Διατήρησης του Πανεπιστημίου Ιωαννίνων για την συμπαράστασή τους και επίσης στον Παναγιώτη Μαγκλάρα του Εργαστηρίου Γενετικής και Μοριακής Βιολογίας για τη βοήθεια που μου προσέφερε. Στην φίλη μου Victoria Saravia για την υπομονή της, την έμπνευση και την ανεκτίμητη βοήθειά της στα στάδια της συγγραφής.

Αφανείς ήρωες σε όλο αυτό το ταξίδι, η αδερφή μου Ανδρομάχη και οι γονείς μου, Νικόλαος και Φωτούλα, πάντα ενθάρρυναν τις επιλογές μου και πίστεψαν σε εμένα ενώ παράλληλα με στήριξαν οικονομικά, ψυχολογικά και συναισθηματικά σε όλα τα στάδια της παρούσας δουλειάς. Χωρίς την αμέριστη συμπαράστασή τους, δεν θα ήταν δυνατό να πραγματοποιηθεί τίποτα. Τους ευχαριστώ βαθιά και τους αφιερώνω αυτή τη διατριβή.

Από καρδιάς ευχαριστώ τη σύντροφό μου Έλλη και τους καρδιακούς μου φίλους, που πολλές φορές παραμέλησα λόγω των πουλιών...

Περιεχόμενα

Κεφάλαιο 1: Γενική Εισαγωγή	1
1.1. Διατήρηση των μεταναστευτικών ειδών: μια σφαιρική προσέγγιση	3
1.2. Το Κιρκινέζι (<i>Falco naumanni</i> , Fleischer, 1818) ως οργανισμός μοντέλο	7
1.3. Σκοπός της διατριβής	11
1.4. Βιβλιογραφία	13
Κεφάλαιο 2: Η προμεταναστευτική συγκέντρωση των Κιρκινεζιών	
(<i>Falco naumanni</i>) στην πόλη των Ιωαννίνων	15
2.1. Εισαγωγή	17
2.2. Μεθοδολογία	19
2.3. Αποτελέσματα	21
2.4. Συζήτηση	23
2.5. Βιβλιογραφία	27
Κεφάλαιο 3: Μεταναστευτικά πρότυπα και φιλοπάτριά συμπεριφορά	
του Κιρκινεζιού (<i>Falco naumanni</i>) στην Ανατολική Ευρώπη	29
3.1. Εισαγωγή	31
3.2. Μεθοδολογία	33
3.2.1. Πρότυπα μετανάστευσης	33
3.2.2. Φιλοπατρία	34
3.3. Αποτελέσματα	37
3.4. Συζήτηση	41
3.5. Βιβλιογραφία	45

Κεφάλαιο 4: Συγκριτική μελέτη της διαίτας και της στρατηγικής τροφοληψίας

του Κιρκινεζιού (*Falco naumanni*) κατά την αναπαραγωγική και την

προμεταναστευτική περίοδο	49
4.1. Εισαγωγή	51
4.2. Μεθοδολογία	53
4.2.1. Περιοχή μελέτης	53
4.2.2. Συλλογή εμεσμάτων και αναγνώριση λείας	53
4.2.3. Στατιστικές αναλύσεις	54
4.3. Αποτελέσματα	57
4.3.1. Σύσταση της διαίτας	57
4.3.2. Στρατηγική τροφοληψίας	60
4.4. Συζήτηση	63
4.5. Βιβλιογραφία	67

Κεφάλαιο 5: Φυλογεωγραφικά πρότυπα και γενετική δομή των πληθυσμών του

Κιρκινεζιού (<i>Falco naumanni</i>)	71
5.1. Εισαγωγή	73
5.2. Μεθοδολογία	75
5.2.1. Συλλογή δειγμάτων και απομόνωση DNA	75
5.2.2. Ενίσχυση μικροδορυφόρων και γονοτύπηση	76
5.2.3. Γενετικές αναλύσεις	76
5.3. Αποτελέσματα	81
5.3.1. Γενετική ποικιλότητα	81
5.3.2. Γενετική δομή πληθυσμών	82
5.4. Συζήτηση	93
5.5. Βιβλιογραφία	99

Κεφάλαιο 6: Προσδιορισμός της προέλευσης των Κιρκινεζιών (<i>Falco naumanni</i>) στις προμεταναστευτικές συγκεντρώσεις των Βαλκανίων με τη χρήση μοριακών δεικτών	105
6.1. Εισαγωγή	107
6.2. Μεθοδολογία	111
6.2.1. Συλλογή δειγμάτων	111
6.2.2. Ενίσχυση μικροδορυφόρων και γονοτύπηση	111
6.2.3. Ανάλυση δεδομένων	113
6.3. Αποτελέσματα	117
6.4. Συζήτηση	123
6.5. Βιβλιογραφία	127
Κεφάλαιο 7: Συμπεράσματα	133
Περίληψη	139
Ευρετήριο Εικόνων	143
Ευρετήριο Πινάκων	147
Summary	149
Index of Figures	153
Index of Tables	157

Κεφάλαιο 1

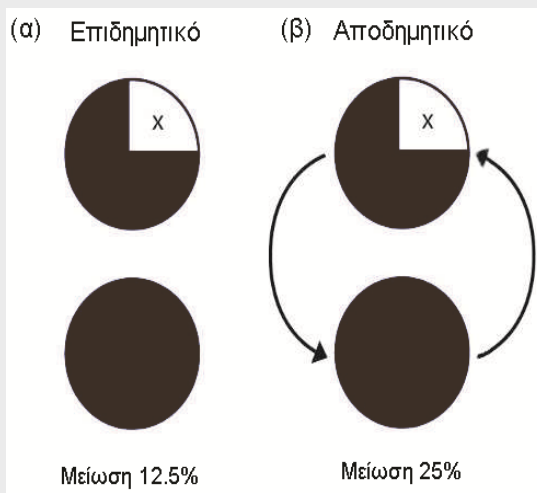
Γενική εισαγωγή



1.1. Διατήρηση των μεταναστευτικών ειδών: μια σφαιρική προσέγγιση

Τα περισσότερα σχέδια διατήρησης έχουν την τάση να θεωρούν τους κύριους διαχειριστικούς στόχους, είτε αυτοί είναι είδη, είτε οικοσυστήματα, ως στατικούς στο χώρο και το χρόνο [1]. Πέραν της εντυπωσιακής παγκόσμιας αλλαγής στους ρυθμούς μεταβολής του μεγέθους των πληθυσμών ιδιαίτερα σε αυτούς των θηρευτών, επιπλέον πάνω από το 12% των σπονδυλοζώνων παγκοσμίως πραγματοποιούν μετακινήσεις σε μεγάλες αποστάσεις και απαντώνται σε όλες τις Ηπείρους και τους Ωκεανούς [2]. Τέτοιες μετακινήσεις μπορεί να περιλαμβάνουν προβλέψιμες μεταναστεύσεις ειδών αλλά και μη-αναμενόμενες νομαδικές κινήσεις που διαμορφώνονται με βάση τη διαθεσιμότητα των πόρων σε συγκεκριμένες περιοχές. Εκεί τα είδη επιτελούν σημαντικές οικοσυστημικές λειτουργίες όπως για παράδειγμα τη ρύθμιση του μεγέθους των πληθυσμών λείας και μέσω αυτής, του προφίλ των τροφικών πλεγμάτων και της δομής και δυναμικής της βιοποικιλότητας. Γι' αυτό και έχει προταθεί ότι η διατήρηση της «κίνησης» ως διεργασία, ίσως να είναι εξίσου σημαντική με τη διατήρηση των ειδών καθεαυτά [3]. Καθώς οι απειλές που αντιμετωπίζουν τα είδη στα διάφορα στάδια του κύκλου ζωής τους μπορούν να επηρεάσουν ολόκληρο τον αναπαραγωγικό πληθυσμό, ειδικά των μεταναστευτικών ειδών [4] (Ένθετο 1.1), οι διαχειριστικές δράσεις οφείλουν να στοχεύουν διαφορετικούς τύπους ενδiciaτημάτων σε

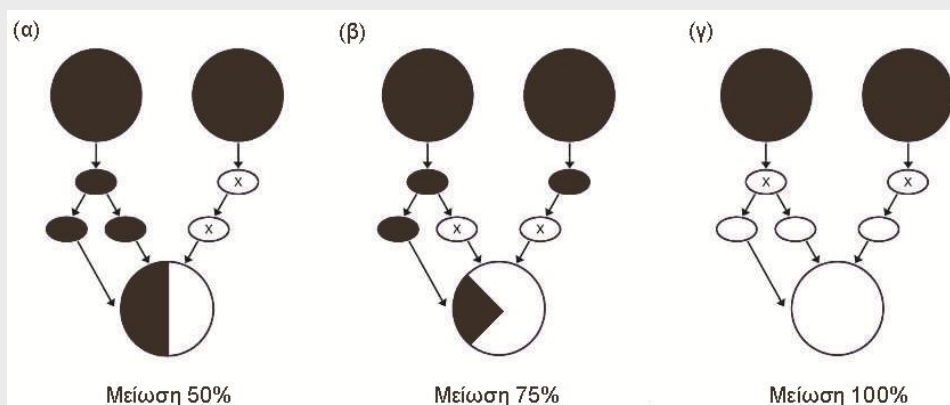
Ένθετο 1.1



Σε αυτό το θεωρητικό παράδειγμα, έστω ότι εντοπίζεται απώλεια ενός ογδού (12.5%) του συνολικού διαθέσιμου ενδiciaτηματος ενός είδους, που χρησιμοποιεί δύο περιοχές. Αν θεωρήσουμε ότι η ποιότητα του ενδiciaτηματος και η αφθονία του πληθυσμού έχουν ομοιόμορφη κατανομή εντός και μεταξύ των δυο περιοχών, μπορούμε να προβλέψουμε ότι ένα επιδημητικό είδος (α) θα γνωρίσει μείωση του ενός ογδού (12.5%) του πληθυσμού του ως αποτέλεσμα της απώλειας ενδiciaτηματος. Όταν ένα είδος μεταναστεύει μεταξύ των δύο αυτών περιοχών (β), προβλέπεται μείωση του ενός τετάρτου (25%) του πληθυσμού, αφού όλα τα άτομα του πληθυσμού θα διέλθουν από την περιοχή που έχει επηρεαστεί από την απώλεια του ενδiciaτηματος, σε κάποιο στάδιο της ζωής τους.

Τροποποιημένο από Runge *et al.* 2014 [4]

Ένθετο 1.2



Η χρήση συγκεκριμένων μεταναστευτικών διαδρόμων ή ενδιάμεσων σταθμών καθιστά τα είδη ευάλωτα στις αλλαγές του ενδιαίτηματος σε μικρές περιοχές, έστω και αν αυτές χρησιμοποιούνται για μικρό χρονικό διάστημα. Η μείωση της ποιότητας ή της διαθεσιμότητας των μικρών αυτών σταθμών μπορεί να οδηγήσει σε δυσανάλογα μεγάλες απώλειες πληθυσμών. Σε αυτό το παράδειγμα παρουσιάζονται τρία σενάρια (α, β, γ) στα οποία δύο αναπαραγωγικοί πληθυσμοί ενός μεταναστευτικού είδους περνούν από ενδιάμεσους σταθμούς κατά το ταξίδι τους για τις περιοχές διαχείμασης. Σε κάθε ένα από τα σενάρια, χάνονται δύο ενδιάμεσοι σταθμοί. Ο αντίκτυπος της απώλειας για κάθε πληθυσμό εξαρτάται και από τη χωρική κατανομή των ενδιάμεσων σταθμών

Τροποποιημένο από Runge et al. 2014 [4]

συγκεκριμένες εποχές. Όταν δε τα είδη χρησιμοποιούν διάφορες περιοχές ως ενδιάμεσους σταθμούς κατά τη μετανάστευση, η έστω και μικρής κλίμακας απώλεια του ενδιαίτηματος θα μπορούσε θεωρητικά να οδηγήσει στην γρήγορη εξαφάνιση των πληθυσμών [5] (Ένθετο 1.2).

Η ανάγκη για μια πιο σφαιρική προσέγγιση στη διατήρηση των αποδημητικών ειδών έχει αρχίσει να γίνεται αντιληπτή όσον αφορά τα μεταναστευτικά πουλιά. Για πολλές γενιές η ανθρωπότητα έχει γοητευτεί και εμπνευστεί από τα ταξίδια των πουλιών με τις κύριες θεωρίες για τη μετανάστευση τους να διατυπώνονται από τον Αριστοτέλη και έπειτα τον Σουηδό Αρχιεπίσκοπο Olaus Magnus κατά το 16^ο αιώνα. Παρόλο που οι παραπάνω θεωρίες περί μεταλλαγών των ειδών (π.χ. ο Φοινίκουρος μεταλλάσσεται σε Κοκκινολαίμη το χειμώνα) ή της διαχείμασης των χελιδονιών κάτω από τη λάσπη στον βυθό των λιμνών αποδείχθηκαν λανθασμένες και μπορεί σήμερα να ακούγονται αστείες, εξίσου εντυπωσιακές περιπτώσεις ανακαλύφθηκαν με την πρόοδο της επιστήμης. Τα πουλιά έχουν βρεθεί να εκτελούν αξιοσημείωτα ταξίδια, όπως αυτό της Θαλασσολιμόζας (*Limosa lapponica*) η οποία διανύει απόσταση άνω των 10000 χιλιομέτρων χωρίς καμία στάση [6], ενώ το Αρκτικογλάρονο

(*Sterna paradisaea*), κατά τη διάρκεια της ζωής του θα ταξιδέψει αποστάσεις που ισοδυναμούν με τρεις φορές την απόσταση μεταξύ γης και σελήνης [7]. Τα μεταναστευτικά πουλιά παίζουν σημαντικό ρόλο στη ροή ενέργειας, στη μεταφορά θρεπτικών, στις αλληλεπιδράσεις θηρευτή-λείας και τη δομή του τροφικού πλέγματος εντός και μεταξύ οικοσυστημάτων [8]. Όμως πλέον, περισσότερα από τα μισά είδη αποδημητικών πουλιών στον κόσμο έχουν γνώρισε μείωση των πληθυσμών τους κατά τα τελευταία 30 χρόνια [9].

Η Γενετική Πληθυσμών αποτελεί σημαντικό εργαλείο στη Βιολογία της Διατήρησης. Άλλωστε η γενετική ποικιλότητα συνιστά μια από τις θεμελιώδεις συνιστώσες της βιοποικιλότητας που χρήζει άμεσης προστασίας, όπως έχει προταθεί και από την IUCN [10], ενώ συγχρόνως στη γενετική δομή μπορεί να αποτυπώνονται με αναγνωρίσιμο τρόπο διαφορετικά δημογραφικά, συμπεριφορικά και εξελικτικά πρότυπα. Η αναγκαιότητα της προστασίας της γενετικής ποικιλότητας εξηγείται από δύο λόγους. Πρώτον, η γενετική ποικιλότητα είναι απαραίτητη για την προσαρμογή ενός είδους στις διαρκώς μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές συνθήκες καθώς αντανakλά το εξελικτικό του δυναμικό και κατά δεύτερον, χαρακτηρες οι οποίοι έχουν συνδεθεί με την αρμοστικότητα (fitness), φαίνεται να συσχετίζονται άμεσα με τη γενετική ποικιλότητα [11]. Η απώλεια της γενετικής ποικιλότητας λοιπόν, μπορεί να οδηγήσει σε μείωση της αναπαραγωγικής αρμοστικότητας ατόμων ή πληθυσμών θέτοντας έτσι σε κίνδυνο ακόμη και την επιβίωση τους [12]. Επιπλέον, είναι ευρέως αποδεκτό ότι ελάχιστα είδη συγκροτούνται σε έναν ενιαίο, γενετικά ομογενοποιημένο και παμμικτικό πληθυσμό [13]. Η χωρική ασυνέχεια των ενδιαιτημάτων, οι τοπικές εξαφανίσεις και η ικανότητα διασποράς των ατόμων ενός είδους είναι παράγοντες που μπορούν να ερμηνεύσουν την ύπαρξη ποικίλων πληθυσμιακών δομών σε διάφορες γεωγραφικές κλίμακες [14]. Κατά συνέπεια, η διερεύνηση της γενετικής δομής, καθώς και η εκτίμηση της έκτασης της γενετικής διαφοροποίησης και των επιπέδων της γονιδιακής ροής μεταξύ των πληθυσμών κρίνεται απαραίτητη προς την κατεύθυνση του αποτελεσματικότερου σχεδιασμού διαχειριστικών δράσεων.

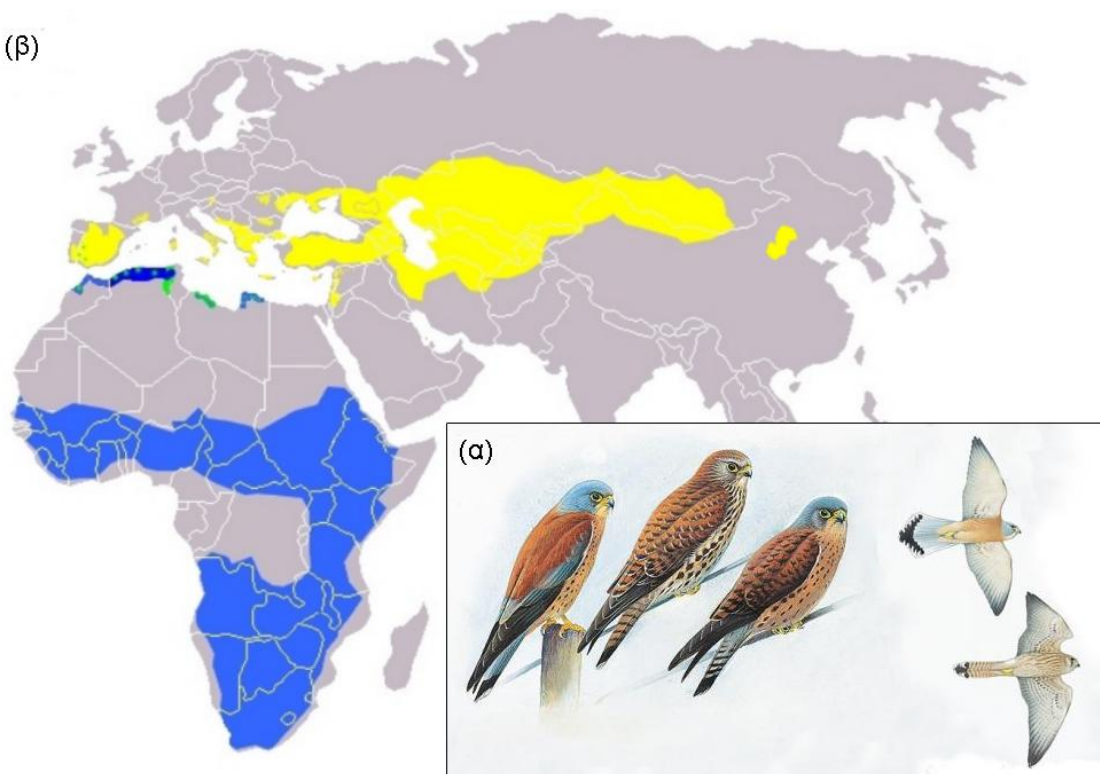
Τόσο στη θεωρία όσο και στην πράξη, η σφαιρική προσέγγιση στη διατήρηση των μεταναστευτικών ειδών βρίσκεται σε πολύ πρώιμο στάδιο. Η γενετική συνιστώσα συχνά παραβλέπεται από τις διεθνείς πολιτικές διατήρησης [15], ενώ είναι ελάχιστα τα παραδείγματα

διαχειριστικών πρακτικών που λαμβάνουν υπόψη τα διαφορετικά στάδια ζωής των μεταναστευτικών πουλιών καθώς και στοιχεία της γενετικής των πληθυσμών τους. Μια τέτοια προσέγγιση επιχειρείται στην παρούσα διατριβή, εστιάζοντας στο μεταναστευτικό είδος πουλιού, Κιρκινέζι (*Falco naumanni*).

1.2. Το Κιρκινέζι (*Falco naumanni*, Fleischer, 1818) ως οργανισμός μοντέλο

Το Κιρκινέζι είναι ένα μικρό μεταναστευτικό γεράκι, το οποίο συνήθως ζει και αναπαράγεται κατά ομάδες (αποικίες), φωλιάζοντας κατά κύριο λόγο σε τρύπες ψηλών κτιρίων. Τυπικό παράδειγμα χώρων φωλεοποίησης είναι εκκλησίες και καθεδρικοί ναοί, εγκαταλελειμμένα κτίρια αλλά και πολυκατοικίες που έχουν κεραμοσκεπή, έτσι ώστε η φωλιά να προφυλάσσεται από τις δυσμενείς καιρικές συνθήκες αλλά και από τους πιθανούς θηρευτές. Γεννά 3-5 αυγά (περί τα τέλη Απριλίου στην περιοχή της Μεσογείου) αλλά σε κάποιες περιπτώσεις έως και 7-8, τα οποία επωάζουν για 28-29 ημέρες [16]. Το είδος έχει σχετικά ευρεία κατανομή αφού αναπαράγεται στο νότιο τμήμα της δυτικής Παλαιαρκτικής, από τη Μεσόγειο και τη Μέση Ανατολή έως την κεντρική Ασία, τις στέπες της Μογγολίας και την Κίνα ενώ διαχειμάζει στην υποσαχάρια Αφρική [17] (Εικόνα 1.1).

(β)



Εικόνα 1.1: (α) Απεικόνιση του Κιρκινεζιού (© I. Lewington, Birds of Armenia Project). Από αριστερά προς τα δεξιά: ενήλικο αρσενικό, ενήλικο θηλυκό, υπενήλικο αρσενικό και πτήση αρσενικού και θηλυκού αντίστοιχα. (β) Χάρτης εξάπλωσης του Κιρκινεζιού (Birdlife International 2018). Με κίτρινο απεικονίζονται οι περιοχές αναπαραγωγής και με μπλε οι περιοχές διαχείμασης. Με πράσινο σημειώνονται οι περιοχές όπου το είδος έχει μόνιμη παρουσία καθ' όλη τη διάρκεια του έτους (resident).

Μετά το τέλος της αναπαραγωγικής περιόδου, το είδος ακολουθεί μια προμεταναστευτική συμπεριφορά, εγκαταλείποντας τις αποικίες του ταξιδεύοντας σε περιοχές όπου σταθμεύει καθ' όλη τη διάρκεια του καλοκαιριού και προετοιμάζεται για το τελικό ταξίδι στην Αφρική. Στις περιοχές αυτές άτομα από διαφορετικές αναπαραγωγικές αποικίες σχηματίζουν μεγάλα σμήνη και διανυκτερεύουν (κουρνιάζουν) μαζί σε δέντρα. Λόγω της παραπάνω συμπεριφοράς, η στρατηγική μετανάστευσης του είδους έχει χαρακτηριστεί ως 'διακοπτόμενη' (intermittent or split migration) [18]. Κατά τη μετανάστευση τα Κιρκινέζια πετούν σε μικρές ομάδες είτε σε σμήνη εκατοντάδων ατόμων, που συχνά διασχίζουν τη Μεσόγειο θάλασσα [19].

Μια σημαντική πτυχή της βιολογίας του είδους είναι η εμφάνιση έντονης φιλοπατρίας στις θέσεις φωλεοποίησης. Στην Ισπανία, όπου η διασπορά των νεαρών Κιρκινεζιών μελετήθηκε μέσω δακτυλιώσεων, βρέθηκε ότι το 57% των πουλιών επιστρέφει στην ίδια αποικία ενώ το 43% διασπείρεται. Ωστόσο, το 90% των διασπειρόμενων ατόμων βρέθηκε σε αποικίες σε απόσταση μικρότερη των 30 χιλιομέτρων από εκεί που γεννήθηκαν [20], ενώ η μέση απόσταση διασποράς βρέθηκε να είναι 1,6 χιλιόμετρα. Σε άλλη έρευνα [21] διαπιστώθηκε ότι η γειτνίαση με άλλες αποικίες ευνοεί τη διασπορά ενώ εμφανίζεται η τάση να φωλιάσουν εντός της περιοχής τροφοληψίας του προηγούμενου έτους. Παρόλα αυτά έχουν εντοπιστεί άτομα να διασπείρονται σε μεγάλες αποστάσεις [22] γεγονός που ερμηνεύει την απουσία σημαντικής γενετικής διαφοροποίησης μεταξύ των πληθυσμών του είδους [23].

Στην περιοχή της Παλαιαρκτικής το είδος προτιμά ενδιαιτήματα όπως ημι-ερήμους, στέπες, ψευδοστέπες και καλλιεργούμενες εκτάσεις όπου τρέφεται κυρίως με αρθρόποδα [24]. Η δίαιτά του βασίζεται σε Ορθόπτερα, Κολεόπτερα αλλά και μέλη της Τάξης των Σκολοπενδρόμορφων [16]. Συμπληρωματικά τρέφεται και με μικροθηλαστικά και σαύρες, κυρίως κατά την περίοδο πριν την ωοτοκία [25] ενώ κατά την περίοδο της επώασης καθώς και κατά τις πρώτες μέρες της ανάπτυξης των νεοσσών φαίνεται να προτιμά τον Κρεμμυδοφάγο (*Gryllotalpa gryllotalpa*), ένα Ορθόπτερο πλούσιο σε λίπος.

Το Κιρκινέζι γνώρισε μια ραγδαία μείωση του ευρωπαϊκού πληθυσμού του κατά τη δεκαετία του 1950, λόγω της εντατικοποίησης της γεωργίας, των αλλαγών στη χρήση της γης και της επακόλουθης υποβάθμισης των ενδιαιτημάτων του που είχε ως αποτέλεσμα τη

μείωση της διαθέσιμης τροφής [26]. Η μείωση αυτή οδήγησε στην ολική εξαφάνιση πολλών εθνικών πληθυσμών κυρίως στην κεντρική και ανατολική Ευρώπη όπως για παράδειγμα στην Αυστρία, τη Σλοβενία, τη Σερβία, τη Βουλγαρία και την Ουκρανία αλλά και την εξαφάνιση αποικιών στις υπόλοιπες χώρες. Σήμερα, ο συνολικός ευρωπαϊκός πληθυσμός φαίνεται να έχει σταθεροποιηθεί λόγω των διαχειριστικών δράσεων που εφαρμόστηκαν κατά τις προηγούμενες δεκαετίες στην Ιβηρική χερσόνησο, η οποία φιλοξενεί και τον μεγαλύτερο αριθμό ζευγαριών του είδους (42% του ευρωπαϊκού πληθυσμού). Εξαιτίας της αύξησης του πληθυσμού το είδος πλέον κατατάσσεται στη χαμηλότερη κατηγορία κινδύνου (Μειωμένου Ενδιαφέροντος - Least Concern) σύμφωνα με τα κριτήρια της IUCN. Ωστόσο, στην κεντρική και ανατολική Ευρώπη, όπου το είδος εμφανίζει κατακερματισμένη κατανομή, θεωρείται πληθυσμιακά 'εξαντλημένο' (Depleted) και χρήζει άμεσης διατήρησης [27]. Οι μεγαλύτεροι πληθυσμοί στην παραπάνω περιοχή απαντώνται στην Ιταλία και την Ελλάδα (η κάθε χώρα φιλοξενεί από 18% του ευρωπαϊκού πληθυσμού που υπολογίζεται στα 31.000-38.000 ζευγάρια) ενώ μικρότεροι πληθυσμοί έχουν απομείνει στην Κροατία, την Π.Γ.Δ.Μ. και την Ευρωπαϊκή Τουρκία. Η κατανομή του είδους ακολουθεί το ίδιο πρότυπο και εντός του ελλαδικού χώρου, με έναν μεγάλο πληθυσμό να εκτείνεται σε όλο το θεσσαλικό κάμπτο ενώ μικρότερες αποικίες απαντώνται στη βόρεια, τη δυτική, τη Στερεά Ελλάδα και την Πελοπόννησο.

1.3. Σκοπός της διατριβής

Η συνδυαστική μελέτη της προμεταναστευτικής οικολογίας και της γενετικής πληθυσμών κρίνεται απαραίτητη για την σφαιρική προσέγγιση στη διατήρηση του είδους. Άλλωστε η αποσαφήνιση των οικολογικών αναγκών και κινήσεων ενός είδους κατά τα διαφορετικά στάδια του κύκλου ζωής του θα προσφέρει σημαντικές πληροφορίες που θα αποτελέσουν τη βάση για την προστασία του και τη σωστή διαχείριση των ενδιαιτημάτων που διαβιεί. Αν και προηγούμενες μελέτες έχουν παράγει σημαντικά αποτελέσματα προς την κατεύθυνση της διατήρησης των αναπαραγωγικών πληθυσμών του είδους, η προμεταναστευτική περίοδος, παρά τη μεγάλη οικολογική της σημασία, αποτελεί μια σχετικά άγνωστη πτυχή του ετήσιου κύκλου ζωής των πουλιών. Το γεγονός αυτό λειτούργησε ως έναυσμα για την εκπόνηση αυτής της διατριβής.

Σκοπός της παρούσας διατριβής είναι η μελέτη της προμεταναστευτικής συμπεριφοράς και δυναμικής, με στόχο τη διερεύνηση της σημασίας των προμεταναστευτικών περιοχών για τη διατήρηση του είδους, καθώς και την περιγραφή, ανάλυση και ερμηνεία των χωρικών προτύπων της γενετικής ποικιλότητας και της δομής των πληθυσμών του Κιρκινεζιού σε συνάρτηση με χαρακτηριστικά του κύκλου ζωής του.

Όσον αφορά στη προμεταναστευτική συμπεριφορά του είδους, θα περιγραφεί για πρώτη φορά η προμεταναστευτική συγκέντρωση των Κιρκινεζιών στην πόλη των Ιωαννίνων. Θα επιχειρηθεί η εκτίμηση του αριθμού των πουλιών που επισκέπτονται την περιοχή, τόσο μεταξύ των ετών, όσο και εντός της προμεταναστευτικής περιόδου, καθώς και ο εντοπισμός των θέσεων διανυκτέρευσης και τροφοληψίας, με σκοπό την κατανόηση πιθανών απειλών και την ανάδειξη περαιτέρω ερευνητικών κατευθύνσεων. Για να μελετηθεί η συνδεσιμότητα των πληθυσμών μέσω της διασποράς των ατόμων τους, βασική συνιστώσα που διαμορφώνει τη γενετική δομή των πληθυσμών, χρησιμοποιήθηκαν δεδομένα επανευρέσεων δακτυλιωμένων πουλιών ώστε να εκτιμηθεί ο βαθμός της φιλοπατρίας του είδους. Επιπρόσθετα, σε μια προσπάθεια να αποσαφηνιστούν τα πρότυπα μετανάστευσης του είδους στη Βαλκανική χερσόνησο, γίνεται ανάλυση δεδομένων «Επιστήμης των πολιτών» (Citizen-science data). Μια από της κυρίαρχες υποθέσεις που έχει διαμορφωθεί σχετικά με τη δημιουργία των

προμεταναστευτικών συγκεντρώσεων είναι η μεταβαλλόμενη δυναμική της χωρικής κατανομής των τροφικών πόρων. Για την εξέταση της παραπάνω υπόθεσης θα διενεργηθεί μια συγκριτική μελέτη της διαίτας του είδους μεταξύ της αναπαραγωγικής και της προμεταναστευτικής περιόδου, στην ίδια όμως περιοχή, έτσι ώστε να διερευνηθούν υφιστάμενες μεταβολές στη σύνθεση της διαίτας και της στρατηγικής τροφοληψίας του είδους. Κύριος στόχος είναι ο εντοπισμός σημαντικών θέσεων τροφοληψίας του Κιρκινεζιού στα διαφορετικά στάδια της ζωής του.

Όσον αφορά στη μελέτη των γενετικών χαρακτηριστικών του είδους, γίνεται χρήση μοριακών δεικτών (μικροδορυφόρων) με σκοπό την αναγνώριση των προτύπων της γενετικής ποικιλότητας και της γονιδιακής ροής μεταξύ των πληθυσμών, υπό τη βασισμένη σε δημογραφικά ιστορικά δεδομένα υπόθεση, τα οποία πολύ πιθανόν να έχουν διαμορφωθεί από τη μείωση και τον ακόλουθο κατακερματισμό της κατανομής του είδους. Η πληροφορία που θα παραχθεί στοχεύει στον εντοπισμό πληθυσμών ή περιοχών που χρήζουν ιδιαίτερης διαχείρισης. Τέλος, γίνεται μια πρωτότυπη προσπάθεια ταυτοποίησης της προέλευσης των Κιρκινεζιών που επισκέπτονται τις προμεταναστευτικές συγκεντρώσεις των Βαλκανίων, με τη χρήση μοριακών δεικτών. Η αποσαφήνιση των κινήσεων των πουλιών κατά τη διάρκεια αυτής της περιόδου γίνεται με σκοπό την παραγωγή σημαντικής γνώσης όσον αφορά στην προμεταναστευτική συμπεριφορά αλλά και στην ανάδειξη της σημασίας διατήρησης των προμεταναστευτικών περιοχών.

Συνδυάζοντας όλες τις παραπάνω προσεγγίσεις, η παρούσα μελέτη αποσκοπεί στην παραγωγή γνώσης που θα συμβάλλει στον αποτελεσματικότερο σχεδιασμό διαχειριστικών πρακτικών και στρατηγικών διατήρησης του είδους στην περιοχή της Μεσογείου. Τα συμπεράσματα της διατριβής ρίχνουν φως σε άγνωστες ως τώρα πτυχές της βιολογίας του είδους, ενώ ο συνδυασμός τους υπό το πλαίσιο της Βιολογίας Διατήρησης, αναδεικνύει τη σημασία της παρούσας διατριβής ως πρώτης ύλης για την ανάπτυξη ολοκληρωμένων προτάσεων διατήρησης προς την κατεύθυνση της ανάκαμψης των πληθυσμών του Κιρκινεζιού.

1.4. Βιβλιογραφία

1. Pressey, R.L., et al., *Conservation planning in a changing world*. Trends in Ecology & Evolution, 2007. **22**(11): p. 583-592.
2. Robinson, R.A., et al., *Travelling through a warming world: climate change and migratory species*. Endangered Species Research, 2009. **7**(2): p. 87-99.
3. Shuter, J.L., et al., *Conservation and management of migratory species*. Animal migration (eds Milner-Gulland E.J., Fryxell J.M., Sinclair A.R.E.), 2011: p. 172-206.
4. Runge, C.A., et al., *Conserving mobile species*. Frontiers in Ecology and the Environment, 2014. **12**(7): p. 395-402.
5. Weber, T.P., A.I. Houston, and B.J. Ens, *Consequences of habitat loss at migratory stopover sites: a theoretical investigation*. Journal of Avian Biology, 1999: p. 416-426.
6. Battley, P.F., et al., *Contrasting extreme long-distance migration patterns in bar-tailed godwits *Limosa lapponica**. Journal of Avian Biology, 2012. **43**(1): p. 21-32.
7. Egevang, C., et al., *Tracking of Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2010. **107**(5): p. 2078-2081.
8. Bauer, S. and B.J. Hoyer, *Migratory animals couple biodiversity and ecosystem functioning worldwide*. Science, 2014. **344**(6179): p. 1242552.
9. Kirby, J.S., et al., *Key conservation issues for migratory land-and waterbird species on the world's major flyways*. Bird Conservation International, 2008. **18**(1): p. S49.
10. McNeely, J.A., et al., *Conserving the world's biological diversity*. 1990: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources.
11. Reed, D.H. and R. Frankham, *Correlation between fitness and genetic diversity*. Conservation Biology, 2003. **17**(1): p. 230-237.
12. Frankham, R., D.A. Briscoe, and J.D. Ballou, *Introduction to conservation genetics*. 2002: Cambridge University Press.
13. Balloux, F. and N. Lugon-Moulin, *The estimation of population differentiation with microsatellite markers*. Molecular Ecology, 2002. **11**(2): p. 155-165.
14. Waples, R.S. and O. Gaggiotti, *What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity*. Molecular Ecology, 2006. **15**(6): p. 1419-1439.
15. Laikre, L., *Genetic diversity is overlooked in international conservation policy implementation*. Conservation Genetics, 2010. **11**(2): p. 349-354.
16. Negro, J., *Lesser kestrel *Falco naumanni**. BWP Update, 1997. **1**: p. 49-56.
17. Cramp, S. and K. Simmons, *Birds of the Western Palearctic, Vol. 2*. 1980, Oxford University Press, Oxford.
18. Newton, I., *The migration ecology of birds*. 2010: Access Online via Elsevier.

19. Meyer, S.K., R. Spaar, and B. Bruderer, *Sea crossing behaviour of falcons and harriers at the southern Mediterranean coast of Spain*. Avian Science, 2003. **3**(2/3): p. 153-162.
20. Negro, J.J., F. Hiraldo, and J.A. Donazar, *Causes of natal dispersal in the lesser kestrel: inbreeding avoidance or resource competition?* Journal of Animal Ecology, 1997: p. 640-648.
21. Serrano, D., et al., *Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: individual experience vs. conspecific cues*. Journal of Animal Ecology, 2001. **70**(4): p. 568-578.
22. Prugnolle, F., et al., *First-year and adult survival of the endangered Lesser Kestrel Falco naumanni in southern France: Local first-year survival is higher in La Crau than in Spain with a high proportion of first-year birds returning to their natal area*. Bird Study, 2003. **50**(1): p. 68-72.
23. Alcaide, M., et al., *Strong philopatry derived from capture–recapture records does not lead to fine-scale genetic differentiation in Lesser Kestrels*. Journal of Animal Ecology, 2009. **78**: p. 468-475.
24. Del Hoyo, J., A. Elliot, and J. Sargatal (eds.), 1994. *Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. New World Vultures to Guinea-fowl*. Lynx Edicions, Barcelona.
25. Donazar, J.A., J.J. Negro, and F. Hiraldo, *Functional analysis of mate-feeding in the Lesser Kestrel Falco naumanni*. Ornis Scandinavica, 1992. **23**: p. 190-194.
26. Inigo, A. and B. Barov, *Action Plan for the Lesser Kestrel (Falco naumanni) in the European Union*. 2010. p. 55.
27. BirdLife International, *European birds of conservation concern: populations, trends and national responsibilities*. 2017, Cambridge, UK: BirdLife International.

Κεφάλαιο 2

Η προμεταναστευτική συγκέντρωση των Κιρκινεζιών (*Falco naumanni*) στην πόλη των Ιωαννίνων



Βασισμένο στο:

Bounas A., Tsiakiris R., Vlachopoulos K., Bukas N., Stara K. & Sotiropoulos K. 2016. Large premigratory roost of Lesser Kestrels (*Falco naumanni*) in Ioannina city, Greece: trends, roost characteristics and implications for conservation. *Journal of Raptor Research* 50:416-421.

2.1. Εισαγωγή

Η περίοδος μεταξύ της πτέρωσης των νεοσσών και της αναχώρησής τους για τη φθινοπωρινή μετανάστευση είναι κρίσιμη για την επιβίωσή τους, καθώς αυτά τα νεαρά άτομα υπολείπονται εμπειρίας τόσο στην εύρεση τροφής όσο και στην αποφυγή των θηρευτών [1]. Επιπρόσθετα, η περίοδος αυτή θεωρείται μεγάλης οικολογικής σημασίας τόσο για τα νεαρά όσο και για τα ενήλικα άτομα καθώς τότε πρέπει να αποθηκεύσουν τα απαραίτητα αποθέματα λίπους και να αλλάξουν το πτέρωμα τους πριν μεταναστεύσουν. Η περίοδος αυτή μπορεί να διαρκέσει αρκετούς μήνες, ανάλογα με το είδος, στο Κιρκινέζι όμως διαρκεί έως και δύο μήνες [2]. Μετά τη λήξη της αναπαραγωγικής περιόδου, και της ταχείας – μόλις εντός πέντε ημερών – ανεξαρτητοποίησης των νεαρών πουλιών από τους γονείς τους [3], το είδος μετακινείται σε μεγάλες αποστάσεις προς τις λεγόμενες προμεταναστευτικές περιοχές, όπου και λαμβάνει χώρα η προετοιμασία για τη φθινοπωρινή μετανάστευση προς την Αφρική [4]. Τέτοιες συναθροίσεις Κιρκινεζιών κατά την προμεταναστευτική περίοδο έχουν αναφερθεί σε αρκετές περιοχές της Ισπανίας [2, 5] και της Ιταλίας [6]. Ωστόσο, στη Βαλκανική χερσόνησο μόνο μία τέτοια συγκέντρωση έχει αναφερθεί, στη νότια Αλβανία, όπου έχουν καταγραφεί 4000 – 6000 πουλιά [7].

Οι δράσεις διατήρησης για τα μεταναστευτικά είδη πουλιών συνήθως εστιάζουν στις περιόδους αναπαραγωγής και διαχείμασης, αγνοώντας σε μεγάλο βαθμό τα υπόλοιπα στάδια ζωής των πουλιών όταν μετακινούνται σε διαφορετικές περιοχές όπου προετοιμάζονται ή σταθμεύουν κατά τη μετανάστευση [8]. Λόγω της μείωσης των πληθυσμών του Κιρκινεζιού στα τέλη του 20^{ου} αιώνα, οι διαχειριστικές δράσεις που εφαρμόστηκαν στις αναπαραγωγικές περιοχές του είδους κυρίως στην Ιβηρική χερσόνησο και τη Γαλλία κατάφεραν έως ένα βαθμό την ανάκαμψη μεγάλου μέρους του πληθυσμού. Παρόλα αυτά, στην κεντρική και την ανατολική Ευρώπη όπου η κατάσταση του είδους θεωρείται «εξαντλημένη» (depleted) [9], κρίνεται απαραίτητη η υλοποίηση στοχευμένων δράσεων διατήρησης με στόχο την ανάκαμψη του είδους στην περιοχή. Κατά συνέπεια, η στοχευμένη μελέτη των προμεταναστευτικών περιοχών μπορεί να προσφέρει σημαντικές πληροφορίες για το σχεδιασμό αποτελεσματικών δράσεων διατήρησης [10].

Στο παρόν κεφάλαιο περιγράφεται μια μεγάλη προμεταναστευτική συγκέντρωση Κιρκινεζιών στην πόλη των Ιωαννίνων, και δίνονται στοιχεία για το μέγεθος της συγκέντρωσης αυτής καθώς και για τις περιοχές διανυκτέρευσης (κούρνιας) και τροφοληψίας των πουλιών στην περιοχή. Αυτή είναι μια πρώτη ματιά σε αυτή την εντυπωσιακή συμπεριφορά του είδους, και η πληροφορία που παρέχεται μπορεί να χρησιμοποιηθεί ως ένα πρώτο βήμα στην κατανόηση και ερμηνεία της, στο προσδιορισμό των πιθανών απειλών, στην ανάπτυξη νέων ερευνητικών στόχων και το σχεδιασμό αποτελεσματικών διαχειριστικών μέτρων για το είδος.

2.2. Μεθοδολογία

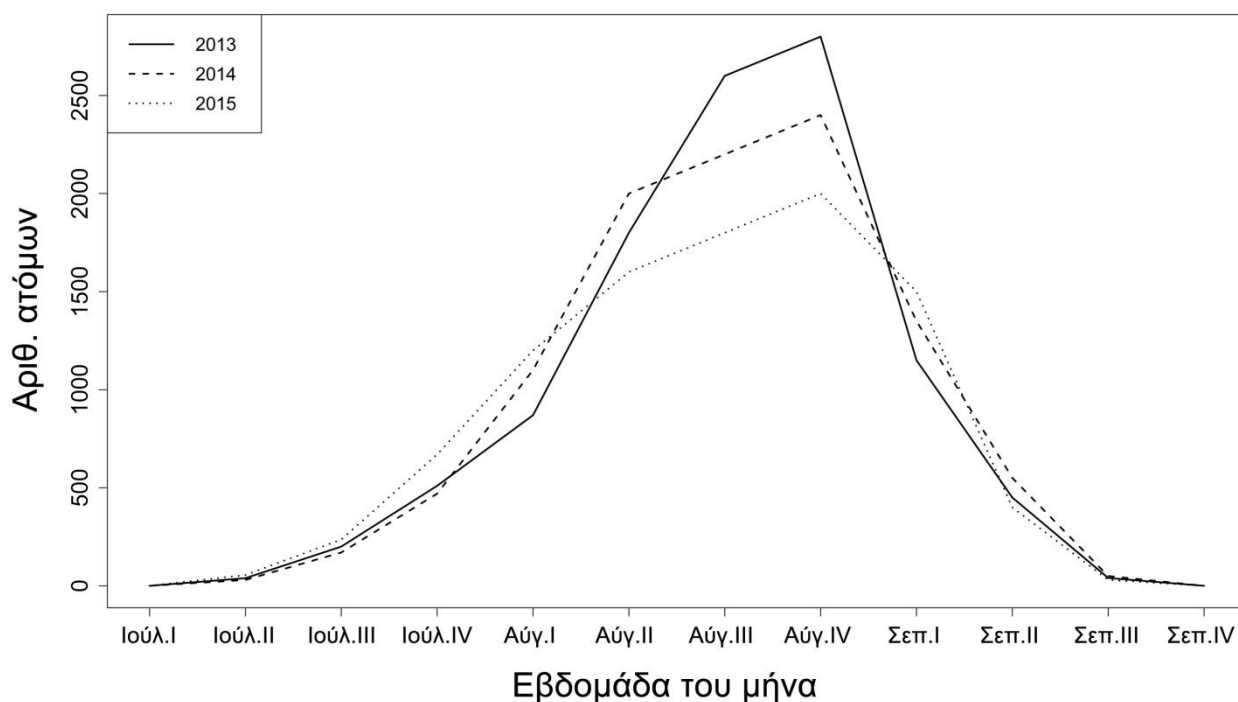
Τα Ιωάννινα είναι η μεγαλύτερη πόλη της Ηπείρου και φιλοξενεί περίπου 100000 κατοίκους. Είναι χτισμένη στις όχθες της λίμνης Παμβώτιδας σε υψόμετρο 470 μέτρων, στην λεκάνη που δημιουργείται από τη δυτική πλευρά της οροσειράς της Πίνδου. Ολόκληρη η πόλη έχει χαρακτηριστεί ως Ζώνη Ειδικής Προστασίας (SPA, Special Protection Area) για την ορνιθοπανίδα (GR2130012) ενώ η λίμνη Παμβώτιδα ανήκει στο δίκτυο Natura 2000 ως Τόπος Κοινοτικής Σημασίας (SCI, Site of Community Importance). Τα κτίρια της πόλης φιλοξενούν ένα μικρό αναπαραγωγικό πληθυσμό Κιρκινεζιών, περί τα 60 ζευγάρια.

Από το 2000 ως το 2012 (με εξαίρεση τα έτη 2006 και 2007) ανακτήθηκαν δεδομένα καταμετρήσεων του μέγιστου αριθμού πουλιών στις παραλίμνιες κούρνιες του είδους από σημείο θέας στο κάστρο της πόλης. Τα δεδομένα παραχωρήθηκαν από τους τοπικούς συνεργάτες Ρ. Τσιακίρη, Κ. Στάρα, Ν. Μπούκα και Κ. Βλαχόπουλο. Από το 2013 έως το 2015 πραγματοποιήθηκαν εβδομαδιαίες καταμετρήσεις, κατά το διάστημα από τα μέσα Ιουλίου μέχρι τα τέλη Σεπτεμβρίου, από το ίδιο σημείο θέας. Οι μετρήσεις διαρκούσαν πέντε ώρες (5:00-10:00 μμ) καθώς τότε τα πουλιά επιστρέφουν στις νυχτερινές κούρνιες από τις περιοχές τροφοληψίας [11]. Επίσης, η εκτίμηση της θέσης των περιοχών τροφοληψίας έγινε μέσω παρακολούθησης της πορείας των πουλιών από νωρίς το πρωί (6:00 πμ) όταν εγκαταλείπουν την κούρνια. Περιοχές προς τις παραπάνω κατευθύνσεις διερευνήθηκαν για τον εντοπισμό Κιρκινεζιών.

Τέλος, εντοπίστηκαν τα δέντρα που χρησιμοποιούνται από τα Κιρκινέζια, είτε με άμεση παρατήρηση ατόμων να κουρνιάζουν, είτε με τον ταυτόχρονο εντοπισμό φτερών και εμεσμάτων κάτω από τα δέντρα [12]. Για κάθε δέντρο, αναγνωρίστηκε το είδος και καταγράφηκαν η διάμετρος (diameter at breast height; cm), το ύψος (m) και η διάμετρος του θόλου (m), όπως αυτά δίνονται στην ηλεκτρονική πλατφόρμα διαχείρισης αστικών δέντρων (<http://urbantreemanagement.teiep.gr/>).

2.3. Αποτελέσματα

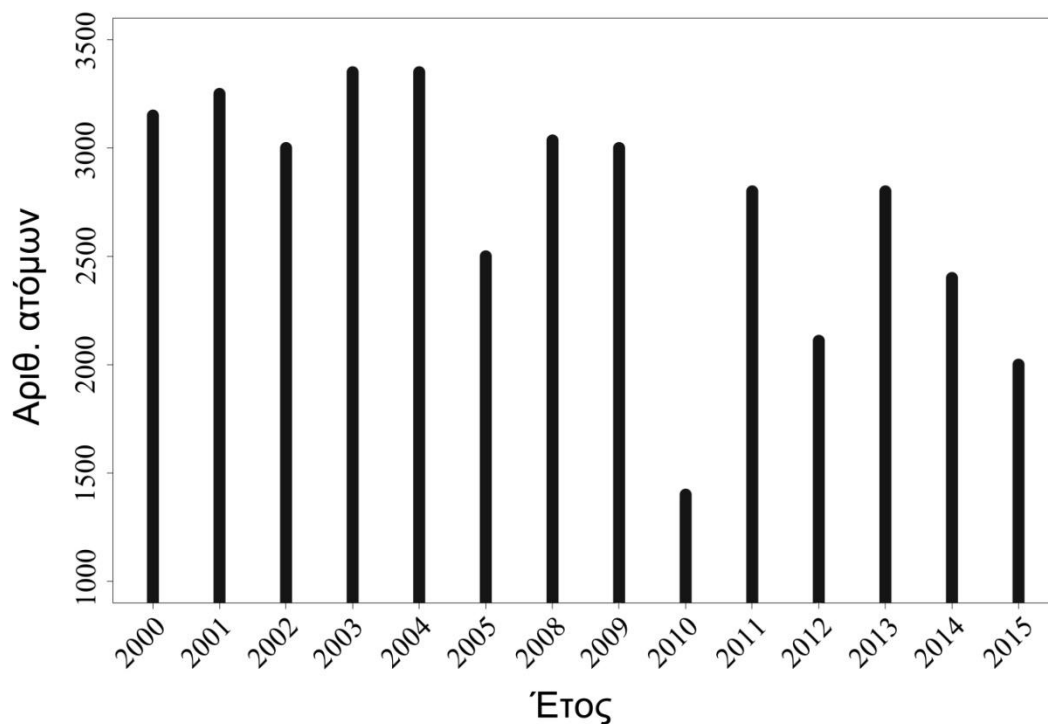
Όπως αναφέρθηκε προηγουμένως η πόλη των Ιωαννίνων φιλοξενεί έναν αναπαραγωγικό πληθυσμό Κιρκινεζιών και έτσι κάποια από αυτά τα πουλιά ήδη χρησιμοποιούν τις παραλίμνιες νυχτερινές κούρνιες από τον Μάρτιο έως τον Ιούλιο. Παρατηρήθηκε μια αξιοσημείωτη διαφορά στη χρήση των θέσεων διανυκτέρευσης κατά τη δεύτερη εβδομάδα του Ιουλίου, όταν οι πρώτες ομάδες (20-50 άτομα) Κιρκινεζιών σε μετανάστευση φτάνουν στην περιοχή κάθε χρόνο. Ο αριθμός των ατόμων αυξάνεται σταδιακά έως τη δεύτερη εβδομάδα του Αυγούστου ενώ έπειτα παραμένει σχετικά σταθερός έως τα τέλη Αυγούστου. Στη συνέχεια παρατηρείται μια απότομη μείωση του αριθμού των πουλιών με τις τελευταίες ομάδες Κιρκινεζιών να αναχωρούν από τις κούρνιες στα τέλη Σεπτεμβρίου (Εικόνα 2.1). Το παραπάνω πρότυπο ήταν σταθερό και για τα τρία χρόνια των εβδομαδιαίων καταμετρήσεων



(2013-2015).

Εικόνα 2.1: Εβδομαδιαίες μετρήσεις Κιρκινεζιών κατά την προμεταναστευτική περίοδο στην πόλη των Ιωαννίνων για τα έτη 2013-2015.

Σε διάστημα 15 χρόνων, οι προμεταναστευτικές κούρνιες σχηματίστηκαν κάθε καλοκαίρι και ο μέσος αριθμός Κιρκινεζιών τον Αύγουστο ήταν 2710 ± 154 άτομα. Ο μέγιστος αριθμός ατόμων παρατηρήθηκε το 2003 και το 2004 με σχεδόν 3500 πουλιά να συγκεντρώνονται στην πόλη (Εικόνα 2.2).



Εικόνα 2.2: Μέγιστος αριθμός προμεταναστευτικών ατόμων που παρατηρήθηκαν κάθε χρόνο (έλλειψη διαθέσιμων δεδομένων για το 2006 και 2007).

Κιρκινέζια καταγράφηκαν να τρέφονται γύρω από την πόλη, σε λιβάδια σχετικά κοντά στις θέσεις διανυκτέρευσης (8 χλμ.) αλλά και σε μεγαλύτερες αποστάσεις, σε βοσκοτόπια και αλπικά λιβάδια των γύρω ορεινών όγκων, έως και 34 χλμ. μακριά σε υψόμετρο άνω των 2200 μέτρων.

Εντοπίστηκαν 37 δέντρα που χρησιμοποιούνται από τα πουλιά κατά τη προμεταναστευτική περίοδο, στην παραλίμνια περιοχή της πόλης. Είναι ενδιαφέρον ότι παρόλο που υπάρχουν διάφορα είδη δέντρων στην περιοχή όπως Πεύκα (*Pinus* spp.) και Βελανιδιές (*Quercus* spp.), τα Κιρκινέζια φαίνεται να δείχνουν μια ισχυρή προτίμηση στα πλατάνια (*Platanus orientalis*). Όλες λοιπόν οι θέσεις διανυκτέρευσης του είδους

καταγράφηκαν σε ώριμα πλατάνια με μέση διάμετρο 66 cm, μέσο ύψος 17,5 m και μέση διάμετρο θόλου 8 m.

2.4. Συζήτηση

Οι πρώτες αφίξεις των Κιρκινεζιών στην περιοχή των Ιωαννίνων συμβαίνουν στα μέσα Ιουλίου αλλά ο κύριος όγκος των πουλιών καταφθάνει αργότερα με την κορύφωση του φαινομένου από τη δεύτερη εβδομάδα του Αυγούστου έως το τέλος του μήνα. Αυτό το διάστημα διαρκεί 20 ημέρες κάτι που συμβαίνει και στις προμεταναστευτικές συγκεντρώσεις της Σικελίας [6]. Αντίθετα, η διάρκεια της προμεταναστευτικής συγκέντρωσης στα Ιωάννινα είναι αρκετά μεγαλύτερη από την αντίστοιχη στη Γαλλία [13] όπου τα Κιρκινέζια συγκεντρώνονται στις περιοχές για 5-7 ημέρες μόνο. Θα πρέπει να σημειωθεί ότι παρόλο που οι καταμετρήσεις διαρκούσαν μέχρι τη νύχτα (10:00 μμ), υπάρχει μια πιθανότητα υποεκτίμησης του αριθμού των ατόμων, αφού τα Κιρκινέζια μπορεί να καταφτάνουν στις νυχτερινές κούρνιες μετά τη δύση του ηλίου [14].

Ένα εύλογο συμπέρασμα που προκύπτει από την καταγραφή αυτού του μεγάλου αριθμού πουλιών στην πόλη των Ιωαννίνων είναι πως τα περισσότερα από αυτά τα άτομα προέρχονται από άλλες αναπαραγωγικές περιοχές του είδους. Και αυτό γιατί τα 60 ζευγάρια της πόλης, ακόμη και αν καθένα από αυτά μεγαλώσει τρία νεαρά, δεν δικαιολογούν την ύπαρξη 3000 πουλιών στην περιοχή. Η ύπαρξη μια μεγάλης προμεταναστευτικής συγκέντρωσης, μόλις 70 χλμ. βορειοδυτικά των Ιωαννίνων [7] θα μπορούσε να εξηγήσει σε κάποιο βαθμό τον μεγάλο αριθμό πουλιών στην πόλη αφού μέρος του προμεταναστευτικού σμήνους της Αλβανίας πιθανόν να κινείται νότια ώστε τελικά να ενσωματωθεί στην συγκέντρωση των Ιωαννίνων. Παρότι λίγες, υπάρχουν ενδείξεις μακρινών προμεταναστευτικών κινήσεων του είδους, επιβεβαιώνοντας έτσι τη διακοπτόμενη μετανάστευση του είδους: άτομα που αναπαράγονται στην Πορτογαλία και την Ισπανία κινούνται ανατολικά σε περιοχές της Γαλλίας πριν την μετανάστευση [13, 15], ενώ πουλιά από τη Σικελία έχουν βρεθεί να κινούνται βόρεια στην ηπειρωτική Ιταλία [6] κατά τη διάρκεια της προμεταναστευτικής περιόδου. Περαιτέρω έρευνα στην περιοχή των Βαλκανίων θα

μπορούσε λοιπόν να δώσει απάντηση στο ενδιαφέρον ερώτημα της προέλευσης των Κιρκινεζιών στις συγκεντρώσεις της Αλβανίας και των Ιωαννίνων.

Ένας από τους κύριους λόγους για τους οποίους συμβαίνει η διακοπτόμενη μετανάστευση του είδους είναι η αναζήτηση ευνοϊκών θέσεων τροφοληψίας όπου τα πουλιά βρίσκουν επαρκή τροφή ώστε να προετοιμαστούν όχι μόνο για το ταξίδι της μετανάστευσης αλλά και για να αλλάξουν το πτέρωμα τους (πετερόρροια), μια διαδικασία που είναι εξαιρετικά απαιτητική ενεργειακά [4]. Αυτό φαίνεται να ισχύει και στην περίπτωση των Ιωαννίνων, μιας και η πλειονότητα των απόμων στις κούρνιες είχε σημάδια πετερόρροιας σε μεγάλο βαθμό. Ενώ τα Κιρκινέζια έχουν εντοπιστεί να κυνηγούν κυρίως σε αγροτικές εκτάσεις και σε σχετικά κοντινές αποστάσεις (όχι μεγαλύτερες των 9 χλμ.) από τις θέσεις διανυκτέρευσης [16-18], στην περιοχή των Ιωαννίνων βρέθηκαν μεγάλες ομάδες πουλιών (>100 άτομα) να τρέφονται στα αλπικά λιβάδια περιφερειακά του λεκανοπεδίου, συχνά καλύπτοντας αποστάσεις άνω των 20 χιλιομέτρων. Αυτή η συμπεριφορά θα μπορούσε να αντανakλά την υψηλότερη αφθονία ορθόπτερων στα μεγαλύτερα υψόμετρα κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού [19]. Τέτοιες περιοχές λοιπόν μπορούν να εξασφαλίσουν στα πουλιά επάρκεια τροφής σε αυτό το κρίσιμο στάδιο του κύκλου ζωής τους και για το λόγο αυτό θεωρούνται υψηλής σημασίας για την επιβίωση και τη διατήρηση των προμεταναστευτικών Κιρκινεζιών [2].

Σε άλλες περιοχές τα Κιρκινέζια συνήθως σχηματίζουν τις κούρνιες τους σε δέντρα, κυρίως σε Ευκαλύπτους [6] και Πεύκα [20] αλλά περιστασιακά έχουν παρατηρηθεί και σε πυλώνες ηλεκτρισμού [5]. Στην πόλη των Ιωαννίνων το είδος βρέθηκε να κουρνιάζει αποκλειστικά σε Πλατάνια. Πέρα από τους πιθανούς λόγους αυτής της συμπεριφοράς, οι οποίοι είναι αδύνατο να ερευνηθούν επί του παρόντος, η πληροφορία αυτή είναι σημαντική για την αναγνώριση μιας σοβαρής απειλής: η ασθένεια του μεταχρωματικού έλκους των πλατάνων (canker stain) που προκαλείται από το μύκητα *Ceratocystis platani* εξαπλώνεται με ραγδαίους ρυθμούς στην Ελλάδα και ειδικότερα στην Ήπειρο [21, 22]. Από τη στιγμή που δεν υπάρχει θεραπεία παρά μόνον ανασχεση της εξάπλωσης του μύκητα μέσω της νέκρωσης και απομάκρυνσης του δέντρου, μια πιθανή εξάπλωση του παθογόνου αυτού στην πόλη των Ιωαννίνων θα μπορούσε να επηρεάσει τις προμεταναστευτικές κούρνιες με απρόβλεπτες και πιθανά ανυπολόγιστες συνέπειες στον πληθυσμό των Κιρκινεζιών.

Τέτοιες μεγάλες συγκεντρώσεις πουλιών σε συγκεκριμένες περιοχές μπορούν να εκθέσουν ολόκληρους πληθυσμούς σε σοβαρό κίνδυνο, κυρίως λόγω των αλλαγών στη χρήση γης και την καταστροφή των ενδιαιτημάτων. Είναι εμφανές από τα παραπάνω αποτελέσματα ότι η προστασία τόσο των θέσεων διανυκτέρευσης, ειδικά εφόσον αυτές βρίσκονται σε μια αναπτυσσόμενη αστική περιοχή, όσο και των περιοχών τροφοληψίας είναι απαραίτητη για τη διατήρηση του είδους σε αυτή την κρίσιμη φάση του κύκλου ζωής του.

2.5. Βιβλιογραφία

1. Anders, A.D., J. Faaborg, and F.R. Thompson III, *Postfledging dispersal, habitat use, and home-range size of juvenile Wood Thrushes*. The Auk, 1998: p. 349-358.
2. Olea, P.P., et al., *Premigratory communal roosts of the Lesser Kestrel in the boreal summer*. Journal of Raptor Research, 2004. **38**: p. 278-282.
3. Bustamante, J. and J.J. Negro, *The post-fledging dependence period in the Lesser Kestrel Falco naumanni*. Journal of Raptor Research, 1994. **28**(3): p. 158-163.
4. Olea, P.P., *Postfledging dispersal in the endangered Lesser Kestrel Falco naumanni*. Bird Study, 2001. **48**: p. 110-115.
5. Ursua, E. and J.L. Tella. *Unusual large communal roosts of Lesser Kestrel in two electric substations of Northern Spain: implications for the conservation of Spanish population*. in *Abstracts of the 4th Eurasian Congress on Raptors*. 2001.
6. Sarà, M., et al., *Food for flight: pre-migratory dynamics of the Lesser Kestrel Falco naumanni*. Bird Study, 2014. **61**(1): p. 29-41.
7. Minias, P., et al., *Large Roost of Lesser Kestrels in Southeastern Albania*. Journal of Raptor Research, 2009. **43**(2): p. 166-167.
8. Martin, T.G., et al., *Optimal conservation of migratory species*. PLoS One, 2007. **2**(8): p. e751.
9. BirdLife International, *European birds of conservation concern: populations, trends and national responsibilities*. 2017, Cambridge, UK: BirdLife International.
10. Inigo, A. and B. Barov, *Action Plan for the Lesser Kestrel (Falco naumanni) in the European Union*. 2010. p. 55.
11. Sutherland, W.J., I. Newton, and R. Green, *Bird ecology and conservation: a handbook of techniques*. Vol. 1. 2004: Oxford University Press.
12. Ceballos, O. and J.A. Donazar, *Roost-tree characteristics, food habits and seasonal abundance of roosting Egyptian Vultures in Northern Spain*. Raptor Research, 1990. **24**(1-2): p. 19-25.
13. Lelong, V. and C. Riols. *Suivi des dortoirs postnuptiaux du Faucon crécerellette dans le sud de la France de 2003 a 2008*. in *Actes du VII Congrès International sur le Faucon crécerellette*. 2009.
14. Kopij, G., *Food of the Lesser Kestrel (Falco naumanni) in its winter quarters in South Africa*. Journal of Raptor Research, 2002. **36**(2): p. 148-152.
15. Catry, I., et al., *Individual variation in migratory movements and winter behaviour of Iberian Lesser Kestrels Falco naumanni revealed by geolocators*. Ibis, 2011. **153**(1): p. 154-164.
16. de Frutos, A. and P.P. Olea, *Importance of the premigratory areas for the conservation of lesser kestrel: space use and habitat selection during the post-fledging period*. Animal Conservation, 2008. **11**(3): p. 224-233.

17. De Frutos, A., P.P. Olea, and R. Vera, *Analyzing and modelling spatial distribution of summering lesser kestrel: the role of spatial autocorrelation*. Ecological Modelling, 2007. **200**(1): p. 33-44.
18. De Frutos, Á., et al., *The role of fallow in habitat use by the Lesser Kestrel during the post-fledging period: inferring potential conservation implications from the abolition of obligatory set-aside*. European Journal of Wildlife Research, 2010. **56**(4): p. 503-511.
19. Antonatos, S., et al., *Seasonal population fluctuation and spatial distribution of Orthoptera in two grassland areas of Attica–Greece*. Journal of Natural History, 2014. **48**(11-12): p. 661-674.
20. Sigismondi, A., et al., *Status e problemi di conservazione della popolazione di Grillaio Falco naumanni nelle Murge*. Avocetta, 2003. **27**(1): p. 44-44.
21. Ocasio-Morales, R.G., P. Tsopelas, and T.C. Harrington, *Origin of Ceratocystis platani on native Platanus orientalis in Greece and its impact on natural forests*. Plant Disease, 2007. **91**(7): p. 901-904.
22. Tsopelas, P. and N. Soulioti. *Canker stain disease: a major threat to natural stands of oriental plane in Greece*. in *16th National Forestry Conference*. 2013.

Κεφάλαιο 3

Μεταναστευτικά πρότυπα και φιλοπάτρια συμπεριφορά του
Κιρκινεζιού (*Falco naumanni*) στην Ανατολική Ευρώπη



Βασισμένο στο:

Bounas A., Pannucio M., Evangelidis A., Sotiropoulos K. & Barboutis C. 2016. The migration of the Lesser Kestrel (*Falco naumanni*) in Eastern Europe – a ringing recovery and direct observation approach. *Acrocephalus* 37:49-56.

3.1. Εισαγωγή

Χρόνο με το χρόνο ένας τεράστιος αριθμός πουλιών μεταναστεύει μεταξύ των περιοχών αναπαραγωγής στη Δυτική Παλαιαρκτική και των περιοχών διαχείμασης στην Αφρική [1]. Τα πουλιά που μεταναστεύουν δια μέσω της βαλκανικής χερσονήσου και συγκεκριμένα πάνω από την Ελλάδα, έρχονται αντιμέτωπα με ένα σημαντικότερο οικολογικό φράγμα, τη Μεσόγειο θάλασσα. Η απόσταση των 280 χιλιομέτρων που χωρίζει το νοτιότερο άκρο της Ελλάδας (Κρήτη) από τις ακτές της Αφρικής έχει διαμορφώσει ως ένα βαθμό τις μεταναστευτικές οδούς πολλών ειδών (κυρίως αρπακτικών πουλιών). Έτσι συγκλίνουν μέσω των Βαλκανίων στην ανατολική Μεσόγειο και τη Μέση Ανατολή αποφεύγοντας με αυτό τον τρόπο τη διάσχιση των θαλάσσιων περιοχών [2, 3]. Παρόλα αυτά κάποια είδη αρπακτικών πουλιών, μεταξύ αυτών και το Κιρκινέζι (*Falco naumanni*), διασχίζουν τη Μεσόγειο [4-6].

Η δακτυλίωση των πουλιών έχει αδιαμφισβήτητα προσφέρει σημαντικά δεδομένα όσον αφορά στη βιολογία τους και συγκεκριμένα των μετακινήσεων και των μεταναστευτικών τους διαδρομών [7]. Η συνεχής αύξηση των δακτυλιωτικών σταθμών στην Ευρώπη σε συνδυασμό με τη δυνατότητα διαχείρισης μεγάλων βάσεων δεδομένων έχουν καταστήσει τις επανευρέσεις δακτυλιωμένων πουλιών κύρια πηγή για μελέτες στην οικολογία, την ηθολογία και τη διατήρηση των πληθυσμών τους [8, 9]. Επιπρόσθετα, τα τελευταία χρόνια έχει πολλές φορές επισημανθεί η σημασία της Επιστήμης των Πολιτών (Citizen Science), καθώς οι πλούσιες σε πληροφορία ηλεκτρονικές πλατφόρμες έχουν τη δυνατότητα να προσφέρουν σημαντικές πληροφορίες σε οικολογικές μελέτες [10, 11] αλλά και συγκεκριμένα στη μελέτη της μετανάστευσης των πουλιών [12].

Παρόλο που το Κιρκινέζι θεωρείται ένα από τα πιο καλά μελετημένα είδη, ο κύριος όγκος της έρευνας έχει λάβει χώρα στην Ιβηρική χερσόνησο ενώ η πληροφορία που υπάρχει από την ανατολική Ευρώπη σχετικά με τις μεταναστευτικές κινήσεις και τη φιλοπατρία του είδους είναι ελάχιστη. Σε αυτό το κεφάλαιο, συνδυάζονται δεδομένα επανευρέσεων δακτυλιωμένων πουλιών, παρατηρήσεις από δυο ηλεκτρονικές βάσεις δεδομένων Επιστήμης των Πολιτών καθώς και δεδομένα από καταμετρήσεις αρπακτικών στην Ελλάδα, με στόχο: 1) την περιγραφή της φαινολογίας της μετανάστευσης και των μεταναστευτικών οδών του είδους

στην Ελλάδα, 2) τον εντοπισμό τυχόν προμεταναστευτικών κινήσεων του είδους στα Βαλκάνια και 3) την εκτίμηση της φιλοπάτριας συμπεριφοράς του είδους στην ανατολική Ευρώπη.

Η επίτευξη των παραπάνω στόχων αναμένεται να συμβάλλει στην καλύτερη κατανόηση της μεταναστευτικής συμπεριφοράς του είδους στην περιοχή μελέτης αλλά και να προσφέρει κάποιες πρώτες ενδείξεις σχετικά με τη συνδεσιμότητα των πληθυσμών μέσω της διασποράς των ατόμων.

3.2. Μεθοδολογία

3.2.1. Πρότυπα μετανάστευσης

Συνολικά μας παραχωρήθηκαν δεδομένα 996 επανευρέσεων δακτυλιωμένων Κιρκινεζιών από το Ευρωπαϊκό Κέντρο Δακτυλίωσης (EURING Data Bank) [13] καλύπτοντας ένα διάστημα 79 χρόνων (1934-2013). Η πλειονότητα των επανευρέσεων αφορούσαν στη δυτική Ευρώπη και συγκεκριμένα στην Ιβηρική χερσόνησο, ενώ μόνο 77 επανευρέσεις είχαν εντοπιστεί στην ανατολική Ευρώπη. Αυτές οι 77 παρατηρήσεις φιλτραρίστηκαν περαιτέρω με βάση την ακρίβεια των αναφερθέντων συντεταγμένων και ημερομηνίας (χρησιμοποιήθηκαν καταγραφές για τις οποίες η ημερομηνία επανεύρεσης ήταν ακριβής μέσα σε διάστημα δύο εβδομάδων και η ακρίβεια των συντεταγμένων δεν απέκλινε πάνω από 50 km). Για τη μελέτη της φθινοπωρινής μετανάστευσης χρησιμοποιήθηκαν καταγραφές ατόμων (n=19) που δακτυλιώθηκαν κατά την αναπαραγωγική περίοδο (Απρίλιος-Ιούλιος) και επανευρέθηκαν από τα τέλη Αυγούστου ως τον Οκτώβριο του ίδιου ή των επομένων χρόνων. Καταγραφές για τις οποίες η απόσταση μεταξύ της περιοχής δακτυλίωσης και της περιοχής επανεύρεσης ήταν μικρότερη των 30 χιλιομέτρων δεν λήφθηκαν υπόψη στην ανάλυση έτσι ώστε να αποκλειστούν τυχόν τοπικές προμεταναστευτικές κινήσεις. Αντίστοιχα η μελέτη της εαρινής μετανάστευσης βασίστηκε σε άτομα (n=11) που δακτυλιώθηκαν κατά την αναπαραγωγική περίοδο (Απρίλιος-Ιούλιος) και επανευρέθηκαν μεταξύ Φεβρουαρίου και Απριλίου των επομένων χρόνων. Οι καταγραφές στις οποίες η απόσταση επανεύρεσης ήταν μικρότερη των 50 χλμ., απορρίφθηκαν ώστε να αποφευχθεί η ενδεχόμενη λανθασμένη θεώρηση τυχόν αναπαραγωγικών διασπορών των ατόμων ως μεταναστευτικές κινήσεις. Όλοι οι παραπάνω χειρισμοί των δεδομένων και η ανάλυση τους πραγματοποιήθηκαν μέσω της R 3.2.2. [14], με τη χρήση του πακέτου “birdring” [15]. Η κατεύθυνση του κάθε ατόμου (βασισμένη στα σημεία δακτυλίωσης-επανεύρεσης) παραχωρήθηκε επίσης από το EURING, και αναπαραστάθηκε γραφικά με τη βοήθεια του πακέτου της R “circular” [16]. Τυχόν διαφορές στη διάμεσο και τη διακύμανση των κατευθύνσεων μεταξύ της φθινοπωρινής και της εαρινής μετανάστευσης

ελέγχθηκαν με τη χρήση της μη-παραμετρικής δοκιμασίας Mardia-Watson-Wheeler. Συνοψίζοντας λοιπόν, η ανάλυση βασίστηκε σε 30 άτομα του είδους τα οποία δακτυλιώθηκαν και επανευρέθηκαν μεταξύ των ετών 1947-2002 σε 10 χώρες (Αλβανία, Αυστρία, Κροατία, Τσεχία, Π.Γ.Δ.Μ., Γερμανία, Ελλάδα, Ιταλία, Μάλτα και Σλοβενία).

Για τη διερεύνηση των μεταναστευτικών προτύπων του Κιρκινεζιού στον ελλαδικό χώρο, συλλέχθηκαν παρατηρήσεις Κιρκινεζιών σε μετανάστευση κατά τους εαρινούς (Φεβρουάριος-Μάιος) και τους φθινοπωρινούς μήνες (Αύγουστος-Οκτώβριος) των ετών 2001-2013. Τα δεδομένα ανακτήθηκαν από την ηλεκτρονική βάση δεδομένων “Ορνιθοτόπος” της Ελληνικής Ορνιθολογικής Εταιρείας, την ηλεκτρονική πλατφόρμα Observation.org, από βιβλιογραφικές αναφορές [17, 18] καθώς και από προσωπική επικοινωνία με παρατηρητές. Οι παραπάνω παρατηρήσεις θεωρήθηκαν ότι αφορούν σε άτομα σε μετανάστευση εφόσον αυτά καταγράφηκαν μακριά από αναπαραγωγικές αποικίες του είδους, έλαβαν χώρα στο αντίστοιχο χρονικό διάστημα που αναφέρεται παραπάνω και τα πουλιά παρατηρήθηκαν σε κατάσταση ενεργής μετανάστευσης ακολουθώντας την αναμενόμενη μεταναστευτική πορεία. Η περιγραφή της φαινολογίας της φθινοπωρινής μετανάστευσης του είδους βασίστηκε σε καταμετρήσεις αρπακτικών κατά την περίοδο 2006-2015 στον Ορνιθολογικό Σταθμό Αντικυθήρων και στο όρος Όλυμπος. Για την εαρινή μετανάστευση χρησιμοποιήθηκαν καταμετρήσεις από το Διεθνές Αερολιμένα Αθηνών “Ελ. Βενιζέλος”. Όλες οι τιμές αναφέρονται ως ενδιάμεση ημερομηνία μετανάστευσης και ενδοτεταρτημοριακό εύρος (median date and interquartile range). Οι χάρτες και τα γραφήματα σχεδιάστηκαν με το λογισμικό QGIS v. 2.12.3. και του πακέτου της R “ggplot2” [19] αντίστοιχα.

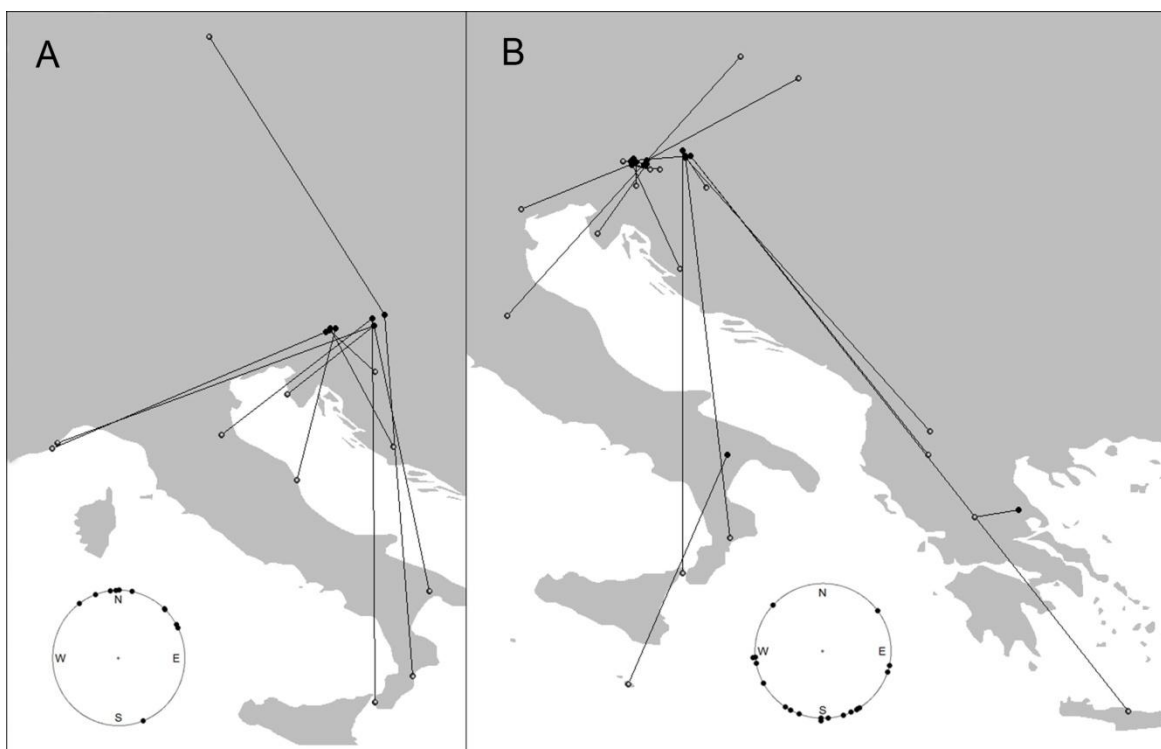
3.2.2. Φιλοπατρία

Η φιλοπατρία συμπεριφορά του Κιρκινεζιού εξετάστηκε σε δύο διακριτές ηλικιακές κλάσεις: η πρώτη αφορά σε πουλιά που δακτυλιώθηκαν ως νεοσσοί στη φωλιά τους και επέστρεψαν να φωλιάσουν κατά τα επόμενα έτη ενώ η δεύτερη σε πουλιά που δακτυλιώθηκαν μετά το πρώτο έτος της ζωής τους (υπενήλικα και ενήλικα) και επέστρεψαν να

αναπαραχθούν κατά τα επόμενα έτη. Στην περίπτωση που κάποιο άτομο επέστρεψε να αναπαραχθεί στην αποικία που δακτυλιώθηκε (≤ 1 χλμ.) θεωρήθηκε φιλοπάτριο. Τα πρωτογενή δεδομένα προήλθαν από επανευρέσεις σημεισμένων ατόμων ανά την Ελλάδα καθώς και από τη βάση δεδομένων του EURING. Χρησιμοποιήθηκαν παρατηρήσεις ατόμων με βάση την περιοχή δακτυλίωσης (απορρίφθηκαν τα πουλιά που δακτυλιώθηκαν στην Ισπανία, καθώς έχει γίνει ήδη ανάλυσή τους [24]), καθώς και την ακρίβεια των συντεταγμένων της τοποθεσίας επανεύρεσης. Παρατηρήσεις που αφορούσαν σε νεκρά πουλιά συμπεριλήφθηκαν στην ανάλυση μόνο όταν συνοδεύονταν από πληροφορία σχετικά με το χρόνο θανάτου. Συνολικά χρησιμοποιήθηκαν δεδομένα που αφορούσαν σε 22 νεαρά και 16 ενήλικα άτομα τα οποία προέρχονταν από αποικίες της Αυστρίας, της Γαλλίας, της Ελλάδας, της Ιταλίας και της Πολωνίας.

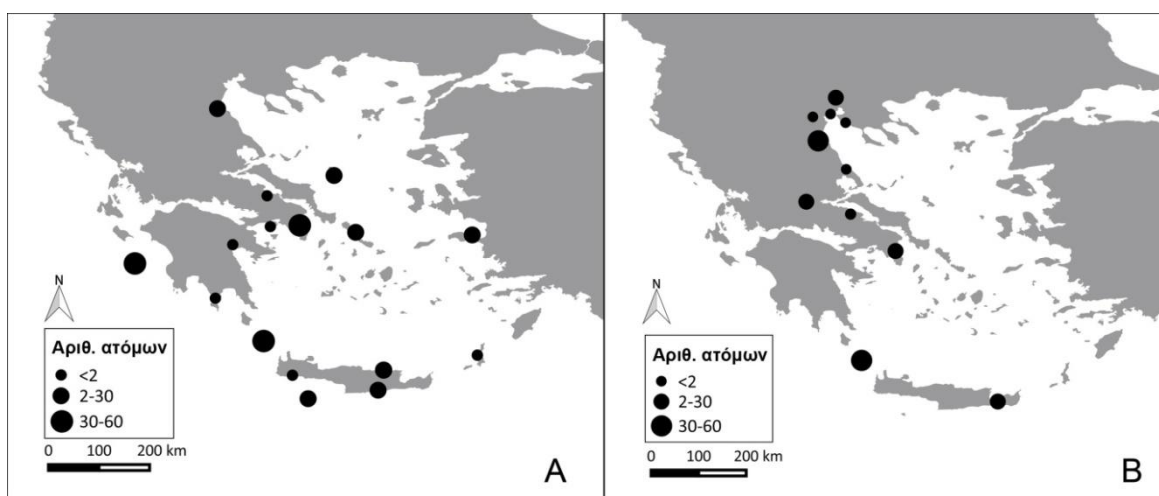
3.3. Αποτελέσματα

Κατά τη φθινοπωρινή μετανάστευση, δακτυλιωμένα πουλιά βρέθηκαν να μεταναστεύουν μέσω της Ιταλικής και της Βαλκανικής χερσονήσου ενώ την άνοιξη είχαμε παρατηρήσεις μόνο από την Ιταλική χερσόνησο (Εικόνα 3.1). Η μέση κατεύθυνση της μετανάστευσης ήταν $185,5^{\circ} \pm 31^{\circ}$ (95% CI) και (95% CI) για το φθινόπωρο και την άνοιξη αντίστοιχα. Σε καμία από τις δύο εποχές δεν βρέθηκαν σημαντικές διαφορές στον μέσο άξονα ή τη διακύμανση της κατεύθυνσης μετανάστευσης (Mardia-Watson-Wheeler test: $W=1,4$, $df=2$, $p=0,49$). Κάποιες από τις παραπάνω φθινοπωρινές επανευρέσεις έχουν ένα ξεχωριστό ενδιαφέρον, αφού άτομα βρέθηκαν να κινούνται με βορειοανατολική ή δυτική κατεύθυνση στις αρχές του Αυγούστου, υποδεικνύοντας έτσι πιθανές προμεταναστευτικές κινήσεις.



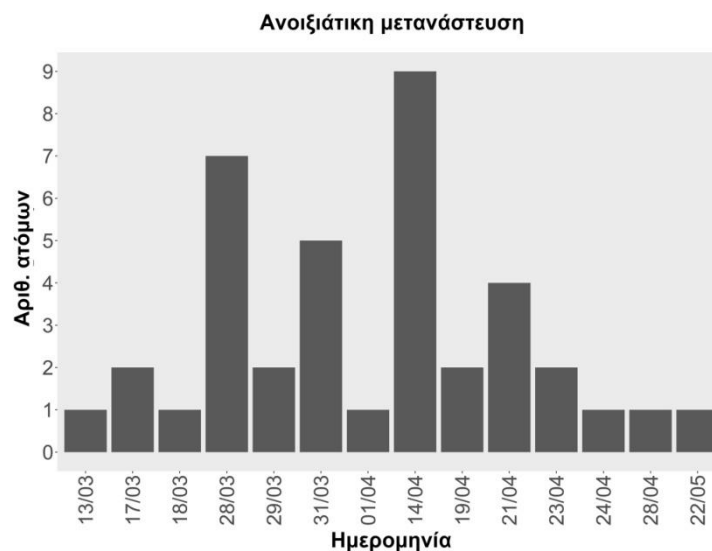
Εικόνα 3.1: Επανευρέσεις δακτυλιωμένων Κιρκινεζιών (*Falco naumanni*) κατά τη χρονική περίοδο 1947-2002 και οι κατευθύνσεις των μεταναστευτικών κινήσεων τους για την (Α) εαρινή μετανάστευση (Φεβρουάριος-Απρίλιος, $n=11$ επανευρέσεις) και (Β) φθινοπωρινή μετανάστευση (Αύγουστος-Οκτώβριος, $n=19$ επανευρέσεις). Οι γραμμές ενώνουν την τοποθεσία δακτυλίωσης (έντονη μαύρη κουκκίδα) με την τοποθεσία επανεύρεσης (κουκκίδα χωρίς γέμισμα).

Από τις ηλεκτρονικές βάσεις δεδομένων συλλέχθηκαν παρατηρήσεις από 181 άτομα του είδους σε 13 διαφορετικές τοποθεσίες κατά την εαρινή μετανάστευση και 115 άτομα σε 10 τοποθεσίες κατά τη φθινοπωρινή. Το είδος φαίνεται να μεταναστεύει σε ευρύ μέτωπο, κυρίως την άνοιξη, διερχόμενο πάνω από τη δυτική και την ανατολική Ελλάδα καθώς και από κάποια νησιά του Αιγαίου. Αντίθετα, το φθινόπωρο, η μετανάστευση φαίνεται να εκτελείται σε ελαφρώς στενότερο μέτωπο καθώς τα περισσότερα άτομα καταγράφηκαν να ακολουθούν τη διαδρομή μέσω ηπειρωτικής Ελλάδας-Αντικυθήρων-Κρήτης (Εικόνα 3.2).

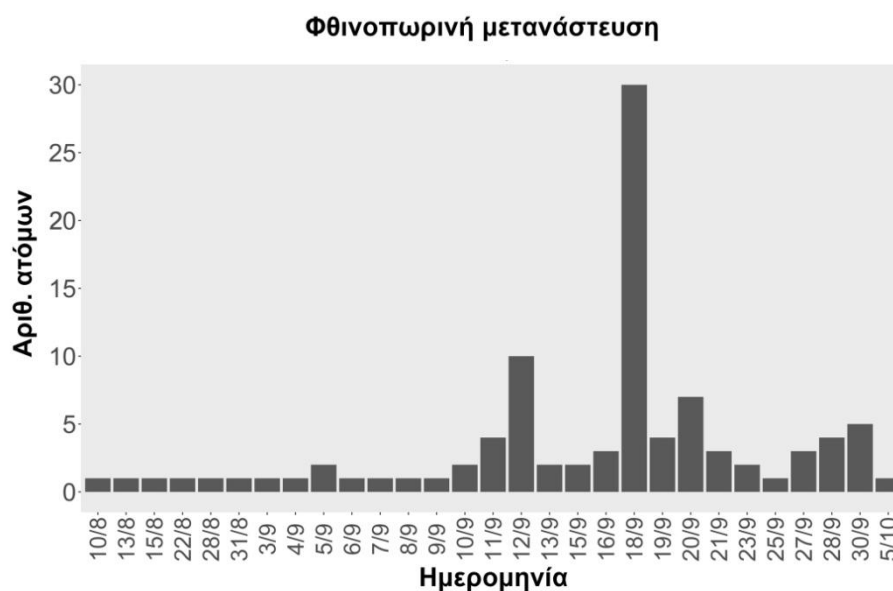


Εικόνα 3.2: Παρατηρήσεις ατόμων Κιρκινεζιών (*Falco naumanni*) κατά την μετανάστευσή τους πάνω από την Ελλάδα, με βάση δεδομένα από τα έτη 1958-2013. (Α) άνοιξη και (Β) φθινόπωρο.

Από τις καταμετρήσεις αρπακτικών βρέθηκε ότι την άνοιξη ο κύριος όγκος των ατόμων του είδους μεταναστεύει μέσω της Ελλάδας από τον Μάρτιο έως τα μέσα Μαΐου με μία μικρή κορύφωση κατά τα μέσα Απριλίου ($n=39$, ενδιάμεση ημερομηνία = 14 Απριλίου, ενδοτεταρτημοριακό εύρος = 28 Μαρτίου – 19 Απριλίου, Εικόνα 3.3). Το φθινόπωρο η μετανάστευση διαρκεί από την αρχή του Αυγούστου έως την αρχή του Οκτωβρίου, φτάνοντας την αιχμή στα μέσα Σεπτεμβρίου ($n=101$, ενδιάμεση ημερομηνία = 18 Σεπτεμβρίου, ενδοτεταρτημοριακό εύρος = 12-20 Σεπτεμβρίου, Εικόνα 3.4).



Εικόνα 3.3: Αριθμός ατόμων που καταγράφηκαν σε συγκεκριμένες ημερομηνίες κατά την εαρινή μετανάστευση των ετών από 2006 έως 2015.



Εικόνα 3.4: Αριθμός ατόμων που καταγράφηκαν σε συγκεκριμένες ημερομηνίες κατά τη φθινοπωρινή μετανάστευση των ετών από 2006 έως 2015.

Όσον αφορά στη φιλοπάτρια συμπεριφορά του είδους, από τα 22 δακτυλιωμένα νεαρά άτομα που επανευρέθηκαν, τα 15 (68,2%) επέστρεψαν στην αποικία που δακτυλιώθηκαν. Τα υπόλοιπα επτά έδειξαν μια τάση διασποράς προς τα νοτιοδυτικά και μάλιστα σε μεγάλες αποστάσεις. Δύο άτομα δακτυλιωμένα στη Γαλλία βρέθηκαν να φωλιάζουν σε απόσταση 464 και 369 χλμ. αντίστοιχα στην Ισπανία, δύο άτομα που δακτυλιώθηκαν στην Αυστρία

επέστρεψαν να αναπαραχθούν σε αποικίες της Ιταλίας, σε απόσταση 974 και 684 χλμ. αντίστοιχα, ενώ τα υπόλοιπα τρία άτομα βρέθηκαν σε σχετικά κοντινές αποικίες από εκεί που γεννήθηκαν (23, 28 και 60 χλμ. αντίστοιχα). Από τα 16 ενήλικα άτομα μόνο το ένα έδειξε συμπεριφορά διασποράς (17 χλμ. μακριά από την αποικία που δακτυλιώθηκε). Έτσι, η αναλογία φιλοπατρίας/διασποράς για τα νεαρά και τα ενήλικα άτομα διέφερε σημαντικά ($\chi^2 = 3,64$, $df = 1$, $p < 0,05$).

3.4. Συζήτηση

Από την ανάλυση των δεδομένων δεν προέκυψε κάποια ένδειξη ότι τα Κιρκινέζια χρησιμοποιούν διαφορετικούς μεταναστευτικούς διαδρόμους την άνοιξη και το φθινόπωρο (βροχοειδής μετανάστευση, loop migration), στην ανατολική Ευρώπη. Πριν τη φθινοπωρινή μετανάστευση εντοπίστηκαν κινήσεις ιδιαίτερης σημασίας, και συγκεκριμένα: ένα νεαρό άτομο που δακτυλιώθηκε στην Αυστρία, επανευρέθηκε έπειτα από 54 ημέρες στην Αλβανία στα μέσα του Αυγούστου έχοντας διανύσει 793 χλμ. Ένα ενήλικο θηλυκό άτομο επίσης δακτυλιωμένο στην Αυστρία επανευρέθηκε στην Π.Γ.Δ.Μ. στις 20 Ιουλίου του ίδιου χρόνου, 750 χλμ. νοτιοανατολικά από την αναπαραγωγική του αποικία ενώ ένα νεαρό άτομο που δακτυλιώθηκε στην Κεντρική Ελλάδα, κινήθηκε δυτικά και βρέθηκε 100 χλμ. μακριά στα μέσα του Ιουλίου. Από τη στιγμή που οι παραπάνω ημερομηνίες επανευρέσεων είναι αρκετά πρώιμες για να υποδηλώνουν την πλήρη μετανάστευση του είδους και επιπρόσθετα οι περιοχές που επανευρέθηκαν τα άτομα διατηρούν προμεταναστευτικές συγκεντρώσεις του είδους [20-22], συνάγεται ότι αυτές οι κινήσεις αντικατοπτρίζουν τη συνάντηση πουλιών από μακρινές αναπαραγωγικές αποικίες σε συγκεκριμένες περιοχές κατά την προμετανάστευση. Τέτοιου είδους κινήσεις (συμπεριλαμβανομένων κάποιων με κατεύθυνση προς βορρά, αντίθετα με την αναμενόμενη κατεύθυνση της φθινοπωρινής μετανάστευσης), έχουν αναφερθεί και στην Ιβηρική χερσόνησο [23-25].

Οι παρατηρήσεις ατόμων σε μετανάστευση πάνω από την Ελλάδα επιβεβαιώνουν τη στρατηγική μετανάστευσης σε ευρύ μέτωπο (broad-front migration) που έχει προταθεί για το είδος σε άλλες περιοχές της κατανομής του [6, 26]. Όμως, παρόλο που την άνοιξη το είδος βρέθηκε να διασχίζει όλη τη χώρα κάτι τέτοιο δε φαίνεται να συμβαίνει και το φθινόπωρο όπου τα Κιρκινέζια βρέθηκαν να μεταναστεύουν σε στενότερο μέτωπο. Αυτή η συμπεριφορά έρχεται να συμφωνήσει με τις αναφορές από την κεντρική Μεσόγειο όπου το είδος παρατηρείται συχνά κατά τη διάρκεια της εαρινής μετανάστευσης σε διάφορες περιοχές, τόσο σε μικρά νησιά της Τυρρηνικής θάλασσας όσο και κατά μήκος των ακτών της Αδριατικής [27, 28]. Αντιθέτως, το φθινόπωρο, οι παρατηρήσεις των ατόμων σε ενεργή μετανάστευση συγκεντρώνονται στο στενό της Μεσσίνα με τουλάχιστον 750 Κιρκινέζια να διέρχονται

ετησίως [29]. Μέρος του ιδίου μεταναστευτικού σμήνους παρατηρείται ακολούθως πάνω από τη Μάλτα οδεύοντας προς τις ακτές της Λιβύης [30]. Παραδόξως, το αντίστροφο πρότυπο έχει αναφερθεί στην Ιβηρική χερσόνησο, όπου τα Κιρκινέζια μεταναστεύουν σε ευρύ μέτωπο το φθινόπωρο ενώ την άνοιξη διέρχονται πιο συγκεντρωμένα μέσω του στενού του Γιβραλτάρ [31]. Αυτό το στενότερο μέτωπο που ακολουθεί το είδος κατά τη φθινοπωρινή μετανάστευση στην Ελλάδα ενδέχεται να διαμορφώνεται αρχικά από τις μεγάλες προμεταναστευτικές συγκεντρώσεις των Βαλκανίων ενώ στη συνέχεια τα πουλιά κατευθύνονται νότια ακολουθώντας χερσαίες εκτάσεις, συγκλίνοντας έτσι στη διαδρομή Αττική- Αντικύθηρα-Κρήτη, και από εκεί διασχίζουν το οικολογικό φράγμα της θάλασσας της Μεσογείου.

Η εκτίμηση της έκτασης και της κορύφωσης της μεταναστευτικής περιόδου του Κιρκινεζιού στην Ελλάδα συμφωνεί σε μεγάλο βαθμό με αντίστοιχες έρευνες στην Ιταλική χερσόνησο, όπου η εαρινή μετανάστευση ξεκινά τον Μάρτιο, κορυφώνεται από τις αρχές έως τα μέσα Απριλίου και διαρκεί ως τις πρώτες μέρες του Μαΐου. Φυσικά κάποιες μικρές ετήσιες μεταβολές της κορύφωσης της μετανάστευσης είναι αναμενόμενες [32-34]. Αντίθετα, στην Ιβηρική χερσόνησο η μετανάστευση λαμβάνει χώρα νωρίτερα, από τις αρχές Φεβρουαρίου έως τα μέσα Απριλίου [25, 35]. Τα πουλιά που διέρχονται αργοπορημένα μέσω της Ελλάδας στα τέλη Απριλίου μέχρι τα μέσα Μαΐου πιθανόν να περιλαμβάνουν μη αναπαραγόμενα άτομα καθώς και άτομα που κατευθύνονται στις πιο βόρειες αποικίες του είδους (π.χ. Κροατία) όπου η αναπαραγωγή συμβαίνει αργότερα, κατά τον Ιούνιο [36]. Το φθινόπωρο τα Κιρκινέζια μεταναστεύουν μέσω της Ελλάδας από τον Αύγουστο έως τις αρχές Οκτωβρίου με το μεγαλύτερο όγκο διέλευσης στα μέσα Σεπτεμβρίου, νωρίτερα από ότι στην Ισπανία [31, 35] αλλά την ίδια χρονική περίοδο με τα πουλιά που χρησιμοποιούν τους κοντινότερους μεταναστευτικούς διαδρόμους της κεντρικής Μεσογείου [37] και της δυτικής Μαύρης Θάλασσας [38].

Θα πρέπει σε αυτό το σημείο να σημειωθεί ότι οι αναλύσεις που βασίζονται σε επανευρέσεις δακτυλιωμένων πουλιών έχουν μειονεκτήματα αφενός λόγω των χαμηλών ποσοστών επανευρέσεων, αφετέρου λόγω της ακανόνιστης χωρικής κατανομής των παρατηρήσεων [39]. Συνεπώς, αυτές οι αναλύσεις δεν παρέχουν μια ολοκληρωμένη εικόνα της μετανάστευσης των πουλιών αλλά μάλλον μια γενικότερη εικόνα των μεταναστευτικών

προτύπων. Σε αυτή τη μελέτη, τα ελάχιστα διαθέσιμα δεδομένα επανευρέσεων χρησιμοποιήθηκαν συμπληρωματικά έτσι ώστε να εκτιμηθούν τυχόν κινήσεις ατόμων σε μεγάλες αποστάσεις. Ο συνδυασμός παρατηρήσεων και καταμετρήσεων αρπακτικών θεωρήθηκε η κατάλληλη μέθοδος για την αποτελεσματικότερη περιγραφή της μετανάστευσης του είδους στην ανατολική Ευρώπη.

Τα αποτελέσματα δείχνουν πως τα ενήλικα άτομα επιστρέφουν πιστά στην αναπαραγωγική τους αποικία, ενώ τα νεαρά άτομα έχουν την τάση να διασπείρονται, συχνά σε μεγάλες αποστάσεις. Το παραπάνω πρότυπο υποδεικνύει την εκδήλωση φιλοπάτριας συμπεριφοράς κατά την οποία τα άτομα επιστρέφουν στον τόπο της πρώτης αναπαραγωγής τους παρά στον τόπο όπου γεννήθηκαν. Γενικά υπάρχουν ενδείξεις ότι η πιθανότητα διασποράς μειώνεται με την αύξηση της ηλικίας στα Κιρκινέζια [40, 41] ενώ η διασπορά των νεαρών ατόμων σε μεγάλες αποστάσεις μπορεί να συμβαίνει συχνότερα από ότι αναμένεται [42]. Αυτή η υποεκτίμηση της διασποράς των νεαρών ατόμων πιθανόν να οφείλεται σε μειονέκτημα της μεθόδου εκτίμησης μέσω των επανευρέσεων δακτυλιωμένων πουλιών: εφόσον η ένταση της δακτυλίωσης ποικίλει από περιοχή σε περιοχή, οι κινήσεις διασποράς σε μεγάλες αποστάσεις μπορεί να είναι δύσκολο να εντοπιστούν. Διάφοροι παράγοντες που πυροδοτούν τη διασπορά των νεαρών ατόμων έχουν προταθεί έως τώρα. Για παράδειγμα, η αύξηση της πυκνότητας ενός πληθυσμού μπορεί συχνά να οδηγήσει σε αυξημένη διασπορά [43]. Ωστόσο, υψηλά ποσοστά διασποράς των νεαρών ατόμων (έως και 83%) έχουν παρατηρηθεί σε γεωγραφικά απομονωμένους πληθυσμούς του είδους [44]. Τέτοιου είδους κινήσεις διασποράς στην περιοχή της νότιο-ανατολικής Ευρώπης, όπου το είδος παρουσιάζει κατακερματισμένη κατανομή, είναι πιθανόν αφενός να προάγουν τη γενετική ροή μεταξύ των απομονωμένων πληθυσμών, αφετέρου να μειώνουν την πιθανότητα ενδογαμίας με τις επακόλουθες αρνητικές συνέπειές της [45] στους μικρούς πληθυσμούς.

3.5. Βιβλιογραφία

1. Berthold, P., *Bird migration: a general survey*. Vol. 12. 2001: Oxford University Press on Demand.
2. Panuccio, M., N. Agostini, and G. Premuda, *Ecological barriers promote risk minimisation and social learning in migrating short-toed snake eagles*. *Ethology Ecology & Evolution*, 2012. **24**: p. 74-80.
3. Schindler, S., et al., *At the crossroads from Asia to Europe: spring migration of raptors and black storks in Dadia National Park (Greece)*. *Journal of Natural History*, 2015. **49**(5-8): p. 285-300.
4. Lucia, G., et al., *Raptor migration at Antikythira, in southern Greece*. *British Birds*, 2011. **104**(5): p. 266.
5. Panuccio, M., N. Agostini, and C. Barboutis, *Raptor migration in Greece: a review*. *Avocetta*, 2013. **37**: p. 1-7.
6. Meyer, S.K., R. Spaar, and B. Bruderer, *Sea crossing behaviour of falcons and harriers at the southern Mediterranean coast of Spain*. *Avian Science*, 2003. **3**(2/3): p. 153-162.
7. Bairlein, F., *Results of bird ringing in the study of migration routes and behaviour*. *Ardea*, 2001. **89**(1): p. 7-19.
8. Fransson, T., *To analyse ringing recoveries in a national atlas- examples from the Swedish project*. *Ardea*, 2001. **89**(1): p. 21-30.
9. Baillie, S., *The contribution of ringing to the conservation and management of bird populations: a review*. *Ardea*, 2001. **89**(1): p. 167-184.
10. Silvertown, J., *A new dawn for citizen science*. *Trends in ecology & evolution*, 2009. **24**(9): p. 467-471.
11. Dickinson, J.L., B. Zuckerberg, and D.N. Bonter, *Citizen science as an ecological research tool: challenges and benefits*. *Annual review of ecology, evolution and systematics*, 2010. **41**: p. 149-72.
12. Hurlbert, A.H. and Z. Liang, *Spatiotemporal variation in avian migration phenology: citizen science reveals effects of climate change*. *PLoS One*, 2012. **7**(2): p. e31662.
13. Du Feu, C., et al., *EURING Data Bank geographical index 2009*. See <http://www.euring.org/edb> (accessed 4 June 2012), 2009.
14. R Core Team, *R: a language and environment for statistical computing*. *R Foundation for Statistical Computing*. 2015.
15. Korner-Nievergelt, F. and R.A. Robinson, *Introducing the R-package 'birdring'*. *Ringing & Migration*, 2014. **29**(1): p. 51-61.
16. Agostinelli, C. and U. Lund, *R package circular: Circular Statistics (version 0.4-3)*. CA: Department of Environmental Sciences, Informatics and Statistics, Ca'Foscari

- University, Venice, Italy. UL: Department of Statistics, California Polytechnic State University, San Luis Obispo, California, USA, 2011: p. 1.
17. Vaughan, R., *Notes on autumn migration in Greece and Crete*. Ibis, 1960. **102**(1): p. 87-92.
 18. Panuccio, M., N. Agostini, and G. Bogliani. *Mount-Olympus: a new raptor migration bottle-neck in northern Greece*. in *XVI Italian Ornithological Congress. Proceedings of the XVI Italian Ornithological Congress*. 2011.
 19. Wickham, H. and W. Chang, *ggplot2: An Implementation of the Grammar of Graphics*. 2015. URL <http://CRAN.R-project.org/package=ggplot2>. R package version, 2015. **1**(1).
 20. Thorpe, W. and P. Holmes, *XXIX.—Notes on the Birds of Lakes Ochrid, Malik, and Prespa and adjacent parts of Yugoslavia, Albania, and Greece*. Ibis, 1936. **78**(3): p. 557-580.
 21. Minias, P., et al., *Large Roost of Lesser Kestrels in Southeastern Albania*. Journal of Raptor Research, 2009. **43**(2): p. 166-167.
 22. Bounas, A., et al., *Large Premigratory Roost of Lesser Kestrels (Falco naumanni) in Ioannina City, Greece: Trends, Roost Characteristics, and Implications for Conservation*. Journal of Raptor Research, 2016. **50**(4): p. 416-421.
 23. Bustamante, J. and J.J. Negro, *The post-fledging dependence period in the Lesser Kestrel Falco naumanni*. Journal of Raptor Research, 1994. **28**(3): p. 158-163.
 24. Olea, P.P., *Postfledging dispersal in the endangered Lesser Kestrel Falco naumanni*. Bird Study, 2001. **48**: p. 110-115.
 25. Catry, I., et al., *Individual variation in migratory movements and winter behaviour of Iberian Lesser Kestrels Falco naumanni revealed by geolocators*. Ibis, 2011. **153**(1): p. 154-164.
 26. Alon, D., et al., *Soaring-bird migration over northern Israel in autumn*. British Birds, 2004. **97**(4): p. 160-182.
 27. Panuccio, M., N. Agostini, and B. Massa, *Spring raptor migration over Ustica, southern Italy*. British Birds, 2004. **97**: p. 400-403.
 28. Premuda, G., U. Mellone, and L. Cocchi, *Osservazioni sulle modalita della migraziane primaverile dei rapaci a Capo d'Otranto*. AVOCETTA-PARMA-, 2004. **28**(1): p. 33-36.
 29. Agostini, N., M. Panuccio, and C. Pasquaretta, *Morphology, flight performance, and water crossing tendencies of Afro-Palearctic raptors during migration*. 2015.
 30. Sammut, M. and E. Bonavia, *Autumn raptor migration over Buskett, Malta*. British Birds, 2004. **97**: p. 318-322.
 31. Liminana, R., et al., *Mapping the migratory routes and wintering areas of Lesser Kestrels Falco naumanni: new insights from satellite telemetry*. Ibis, 2012. **154**: p. 389-399.

32. Corso, A., *Raptor migration across the Strait of Messina, southern Italy*. British Birds, 2001. **94**(4): p. 196-202.
33. Giordano, A., et al., *The spring migration of the Lesser Kestrel Falco naumanni on the Straits of Messina, data from 1991 to 2008.*, in *Conres International sur le Faucon crecerellette*. 2008.
34. Premuda, G., et al., *Spring raptor migration along the Adriatic coast (Italy): a comparative study over three sites*. Avocetta, 2008. **32**: p. 13-20.
35. Rodriguez, A., et al., *Geolocators map the wintering grounds of threatened Lesser Kestrels in Africa*. Diversity and Distributions, 2009. **15**(6): p. 1010-1016.
36. Mikulic, K., et al., *The return of the Lesser Kestrel (Falco naumanni) as a breeding bird to Croatia*. Acrocephalus, 2013. **34**(156/157): p. 71-74.
37. Galea, C. and B. Massa, *Notes on the raptor migration across the central Mediterranean*. Conservation Studies on Raptors, ICBP Technical Publication, 1985. **5**: p. 257-261.
38. Michev, T., et al., *The autumn migration of soaring birds at Bourgas Bay, Bulgaria*. British Birds, 2011. **104**(1): p. 16-37.
39. Perdeck, A., *The analysis of ringing data: pitfalls and prospects*. Die Vogelwarte, 1977. **29**: p. 33-44.
40. Serrano, D., et al., *Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: individual experience vs. conspecific cues*. Journal of Animal Ecology, 2001. **70**(4): p. 568-578.
41. Calabuig, G., et al., *Causes, consequences and mechanisms of breeding dispersal in the colonial lesser kestrel, Falco naumanni*. Animal behaviour, 2008. **76**(6): p. 1989-1996.
42. Prugnolle, F., et al., *First-year and adult survival of the endangered Lesser Kestrel Falco naumanni in southern France: Local first-year survival is higher in La Crau than in Spain with a high proportion of first-year birds returning to their natal area*. Bird Study, 2003. **50**(1): p. 68-72.
43. Negro, J.J., F. Hiraldo, and J.A. Donazar, *Causes of natal dispersal in the lesser kestrel: inbreeding avoidance or resource competition?* Journal of Animal Ecology, 1997: p. 640-648.
44. Serrano, D. and J.L. Tella, *Dispersal within a spatially structured population of lesser kestrels: the role of spatial isolation and conspecific attraction*. Journal of Animal Ecology, 2003. **72**(3): p. 400-410.
45. Frankham, R., D.A. Briscoe, and J.D. Ballou, *Introduction to conservation genetics*. 2002: Cambridge university press.

Κεφάλαιο 4

Συγκριτική μελέτη της διαίτας και της στρατηγικής τροφοληψίας του Κιρκινεζιού (*Falco naumanni*) κατά την αναπαραγωγική και την προμεταναστευτική περίοδο



Βασισμένο στο:

Bounas A. & Sotiropoulos K. 2017. Change of feeding strategy prior to migration: a comparative diet analysis in the Lesser Kestrel (*Falco naumanni*). *Avian Biology Research* 10:27-35.

4.1. Εισαγωγή

Πληροφορίες σχετικά με το τι, το πότε και το πού τρέφεται ένα πουλί, θεωρούνται εξαιρετικά σημαντικές για την περιγραφή και κατανόηση του οικολογικού του θώκου (ecological niche). Ο οικολογικός θώκος έχει οριστεί ως ένας υπερχώρος (hypervolume) που περιλαμβάνει πολλές μεταβλητές κάθε μια από τις οποίες μπορεί να θεωρηθεί ως ένα σημείο σε έναν πολυδιάστατο χώρο, όπου η κάθε διάσταση παριστάνεται από ένα φάσμα διαθέσιμων πόρων [1]. Μια σημαντική πτυχή του οικολογικού θώκου είναι οι διαφορετικοί τροφικοί πόροι που χρησιμοποιούνται από ένα είδος, δηλαδή το εύρος του τροφικού θώκου (feeding niche breadth). Ο υπολογισμός του εύρους του τροφικού θώκου αποτελεί παράμετρο-κλειδί για την εκτίμηση του βαθμού εξειδίκευσης της διαίτας των ειδών σε δεδομένες συνθήκες διαθεσιμότητας πόρων [2], δίνοντας έτσι μια εικόνα των αλληλεπιδράσεων ενός είδους μέσα στο οικοσύστημα. Επιπλέον, η κατανόηση της θέσης ενός είδους μέσα σε ένα τροφικό δίκτυο είναι απαραίτητη καθώς η σύνθεση της διαίτας του μπορεί να χρησιμοποιηθεί ως δείκτης για την εκτίμηση της ποιότητας του ενδιαιτήματος.

Η διαίτα του Κιρκινεζιού έχει μελετηθεί εκτεταμένα κατά τη διάρκεια της αναπαραγωγικής περιόδου [3-7], όπου έχει βρεθεί να αποτελείται κυρίως από ασπόνδυλα (Ορθόπτερα και Κολεόπτερα), και συμπληρωματικά από μικροθηλαστικά και σαύρες [8] ιδιαίτερα κατά την περίοδο πριν την ωοτοκία [9]. Υπάρχουν επίσης μελέτες που εστιάζουν στην προμεταναστευτική περίοδο, υπογραμμίζοντας τη σημασία των Ορθόπτερων στη διαίτα των πουλιών [10-12] καθώς και μελέτες στις περιοχές διαχείμασης του είδους [13-16]. Παρόλο που οι παραπάνω μελέτες παρέχουν πολύτιμες πληροφορίες για τη διαίτα του είδους στα διαφορετικά στάδια του κύκλου ζωής του, δεν υπάρχουν έως σήμερα έρευνες που να συγκρίνουν τις αλλαγές στη διαίτα μεταξύ περιόδων σε σχέση με τις ενεργειακές ανάγκες του κάθε σταδίου, τη διαθεσιμότητα διαφόρων τύπων τροφής κατά τον εποχικό κύκλο και την ακόλουθη σχέση τους με τη στρατηγική τροφοληψίας του Κιρκινεζιού.

Σε αυτό το κεφάλαιο θα περιγραφεί η σύνθεση της διαίτας του Κιρκινεζιού με βάση την ανάλυση εμετικών σύμπτων (pellets) που συλλέχθηκαν στην πόλη των Ιωαννίνων, τόσο κατά την αναπαραγωγική όσο και κατά την προ-μεταναστευτική περίοδο. Στόχοι της μελέτης

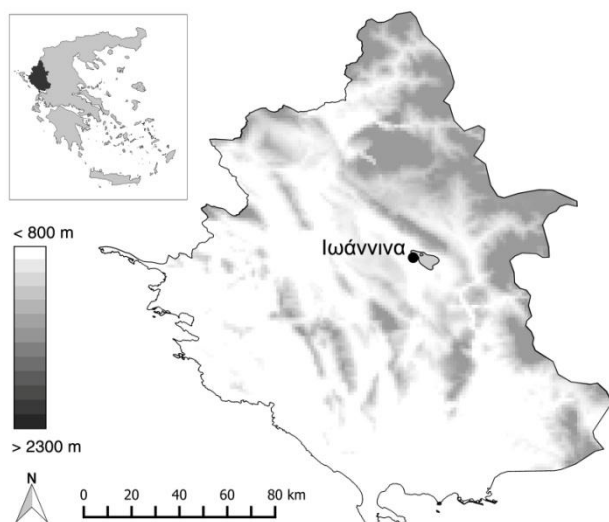
είναι: α) η διερεύνηση πιθανών αλλαγών στη δίαίτα και στη στρατηγική τροφοληψίας του είδους μεταξύ δυο διακριτών σταδίων του κύκλου ζωής του και β) η διερεύνηση των ετήσιων προτύπων τροφοληψίας κατά την προμεταναστευτική περίοδο. Τα αποτελέσματα αναμένεται να συμβάλλουν στην αποτελεσματικότερη διατήρηση του είδους και ειδικότερα στη διατήρηση του συγκεκριμένου πληθυσμού μέσω: α) της ανίχνευσης των κυρίων παραμέτρων και τη σκιαγράφηση (έστω), ενός γενικού μοντέλου της κάλυψης των ενεργειακών αναγκών του είδους και β) του προσδιορισμού κρίσιμων χρονικών περιόδων του κύκλου ζωής του είδους.

4.2. Μεθοδολογία

4.2.1. Περιοχή μελέτης

Η έρευνα πραγματοποιήθηκε στην πόλη των Ιωαννίνων (Εικόνα 4.1), η οποία φιλοξενεί 60 αναπαραγωγικά ζευγάρια του είδους καθώς και μια μεγάλη προμεταναστευτική συγκέντρωση [17]. Η περιοχή, εκτός από το αστικό τοπίο της πόλης των Ιωαννίνων, καλύπτεται κυρίως από ανοιχτές εκτάσεις, λιβάδια και βοσκοτόπια ενώ το αγροτικό τοπίο διαμορφώνεται από ένα μωσαϊκό ετήσιων καλλιεργειών γύρω από τη λίμνη Παμβώτιδα, εκτενείς καλλιέργειες

δημητριακών και εναλλασσόμενες καλλιέργειες με συχνή αγρανάπαυση. Επιπρόσθετα, οι ορεινές περιοχές γύρω από την πόλη καλύπτονται από χαμηλή βλάστηση (υποαλπικά και αλπικά λιβάδια, φρύγανα).



Εικόνα 4.1: Χάρτης της Ηπείρου και τοποθεσία της περιοχής μελέτης. Οι σκιασμένες περιοχές βρίσκονται σε υψόμετρο μεταξύ 800 και 2300 μέτρων.

4.2.2. Συλλογή εμεσμάτων και αναγνώριση λείας

Για τους σκοπούς της μελέτης συλλέχθηκαν εμετικά σύμπληκτα Κίρκινεζιών από τη μεγαλύτερη αναπαραγωγική αποικία του είδους στο κέντρο της πόλης, για έξι συνεχή έτη (2010-2015). Για την αποφυγή όχλησης της αποικίας, τα σύμπληκτα συλλέχθηκαν κατά τους μήνες Σεπτέμβριο-Οκτώβριο κάθε έτους, περίοδος που τοποθετείται χρονικά μετά το τέλος της αναπαραγωγικής περιόδου, οπότε τα πουλιά είχαν εγκαταλείψει τις φωλιές τους. Πριν

από την έναρξη της αναπαραγωγικής περιόδου του 2010, η αποικία καθαρίστηκε από εμετικά σύμπληκτα και υπολείμματα λείας των προηγούμενων ετών. Για τις προμεταναστευτικές περιόδους των ετών 2013-2015 τα δείγματα συλλέγονταν σε εβδομαδιαία βάση για το διάστημα από τα τέλη του Ιουλίου έως την πρώτη εβδομάδα του Σεπτεμβρίου. Μόνο ακέραια σύμπληκτα συλλέγονταν ενώ για την αποφυγή ανάμιξης τους αποθηκεύονταν χωριστά σε πλαστικές συσκευασίες. Στη συνέχεια αποξηραίνονταν και αποθηκεύονταν με ναφθαλίνη έως την ανάλυσή τους. Με τη χρήση στερεοσκοπίου (Nikon SMZ445), οι σιαγώνες των εντόμων τοποθετήθηκαν σε ζεύγη, ενώ τα κεφάλια, τμήματα άκρων και άλλα μέρη των εντόμων απομονώθηκαν ώστε να υπολογιστεί ο συνολικός αριθμός των ατόμων της λείας σε κάθε εμετικό σύμπληκτο. Η αναγνώριση των υπολειμμάτων έγινε με τη βοήθεια οδηγών πεδίου και ταξινομικών κλειδών [18-21], με σύγκριση τους με τη συλλογή Ορθόπτερων και Κολεόπτερων της περιοχής (Κ.Βλαχόπουλος) καθώς και τη γνώμη των ειδικών σε ψηφιακές φωτογραφίες των υπολειμμάτων που ήταν δύσκολο να αναγνωριστούν. Παρόλο που κάποια άτομα λείας ήταν δυνατόν να αναγνωριστούν σε επίπεδο είδους, για τις ανάγκες αυτής της μελέτης κατηγοριοποιήθηκαν όλα τα δείγματα σε επίπεδο οικογένειας. Επειδή τα γεράκια καταναλώνουν τη λεία τους (όσον αφορά τα σπονδυλωτά) μόνο μερικώς, και έτσι ελάχιστα κόκκαλα μπορεί να περιέχονται στα εμετικά σύμπληκτα, η παρουσία τριχών θεωρήθηκε δείκτης κατανάλωσης μικροθηλαστικών [6].

4.2.3. Στατιστικές αναλύσεις

Για τη μελέτη της σύνθεσης της δίαιτας, το ποσοστό συμμετοχής κάθε ομάδας λείας υπολογίστηκε ως ο λόγος του αριθμού ατόμων λείας κάθε ταξινομικής ομάδας προς τον συνολικό αριθμό ατόμων λείας που βρέθηκαν στα εμετικά σύμπληκτα. Η ποικιλοότητα της δίαιτας ποσοτικοποιήθηκε χρησιμοποιώντας το δείκτη εύρους τροφικού θώκου του Levins [22] για τις 13 διαφορετικές ομάδες λείας που αναγνωρίστηκαν. Ο δείκτης υπολογίστηκε ως: $B = 1/\sum p_i^2$ όπου p_i το ποσοστό της λείας i στη δίαιτα του Κίρκινεζιού. Για την εκτίμηση της στρατηγικής τροφοληψίας του είδους στις δυο διαφορετικές περιόδους χρησιμοποιήθηκε η τροποποιημένη μέθοδος Costello [23, 24], παριστάνοντας γραφικά τη συχνότητα

παρατήρησης (ποσοστό των εμεσμάτων που περιέχουν ένα είδος λείας) με την αφθονία συγκεκριμένης λείας (prey-specific abundance, ποσοστό ενός είδους λείας σε σχέση με όλα τα άτομα λείας αλλά μόνο στα σύμπληκτα που περιείχαν το συγκεκριμένο είδος λείας [24]). Η μέθοδος αυτή χρησιμοποιήθηκε συμπληρωματικά με τον δείκτη εύρους τροφικού θώκου με σκοπό να βελτιωθεί η ανάλυση της στρατηγικής τροφοληψίας του είδους αλλά και να εξεταστούν τυχόν διαφορές στην τροφοληψία στο επίπεδο των ατόμων Κιρκινεζιών, μιας και ο τροφικός θώκος ενός πληθυσμού είναι προϊόν των στρατηγικών τροφοληψίας των ατόμων του [25]. Αφού ελέγχθηκε ότι τα δεδομένα ακολουθούν κανονική κατανομή, χρησιμοποιήθηκαν πίνακες συνάφειας χ^2 για τη μελέτη διαφορών στη συχνότητα παρατήρησης των ομάδων λείας μεταξύ των διαφορετικών χρόνων καθώς και ο έλεγχος Wilcoxon-Mann-Whitney (W) για τον εντοπισμό διαφορών στη συχνότητα και την αφθονία των ομάδων λείας μεταξύ των δύο περιόδων (αναπαραγωγή-προμεταναστευση). Όλες οι στατιστικές αναλύσεις έγιναν με την R 3.2.2 και τα γραφήματα σχεδιάστηκαν με το πακέτο της R "ggplot2". Ως επίπεδο στατιστικής σημαντικότητας τέθηκε το $p=0.05$ και τα αποτελέσματα παρουσιάζονται ως μέση τιμή $\pm$ τυπική απόκλιση (mean $\pm$ SD).

4.3. Αποτελέσματα

Συνολικά συλλέχθηκαν και αναλύθηκαν 1040 εμετικά σύμπληκτα, εκ των οποίων τα 735 ($122,5 \pm 21,6$ σύμπληκτα/έτος) αφορούν στην αναπαραγωγική περίοδο έξι ετών (2010-2015), ενώ τα υπόλοιπα 305 αφορούν στην προμεταναστευτική περίοδο των ετών 2013-2015 ($101,6 \pm 7,8$ σύμπληκτα/έτος). Συνολικά αναγνωρίστηκαν 8920 άτομα λείας σε όλα τα εμετικά σύμπληκτα, από τα οποία τα 5210 καταναλώθηκαν κατά την αναπαραγωγική περίοδο ($868,3 \pm 127,7$ /έτος) και τα 3710 κατά την προμεταναστευτική περίοδο ($1236,6 \pm 134,4$ /έτος). Τα άτομα λείας ταξινομήθηκαν σε 14 ομάδες (Πίνακας 4.1).

4.3.1. Σύσταση της διαίτας

Κατά την αναπαραγωγική περίοδο τα Κιρκινέζια βρέθηκαν να τρέφονται κατά κανόνα με Ορθόπτερα ($71,7 \pm 4,3\%$) με τις οικογένειες Gryllidae και Tettigoniidae να εμφανίζουν τα υψηλότερα ποσοστά συμμετοχής στη διαίτα του είδους ($32,1 \pm 8,6\%$ και $30,4 \pm 3,7\%$ αντίστοιχα). Τα Κολεόπτερα ήταν η δεύτερη πιο άφθονη λεία που καταναλώθηκε ($23,7 \pm 4,0\%$ της διαίτας), με τις οικογένειες Carabidae και Geotrupidae να εμφανίζουν τα υψηλότερα ποσοστά συμμετοχής ($8,1 \pm 1,6\%$ και $4,1 \pm 1,5\%$ αντίστοιχα). Οι υπόλοιπες ομάδες λείας συμμετείχαν σε ποσοστό $<5\%$ στη διαίτα του είδους (Πίνακας 4.1).

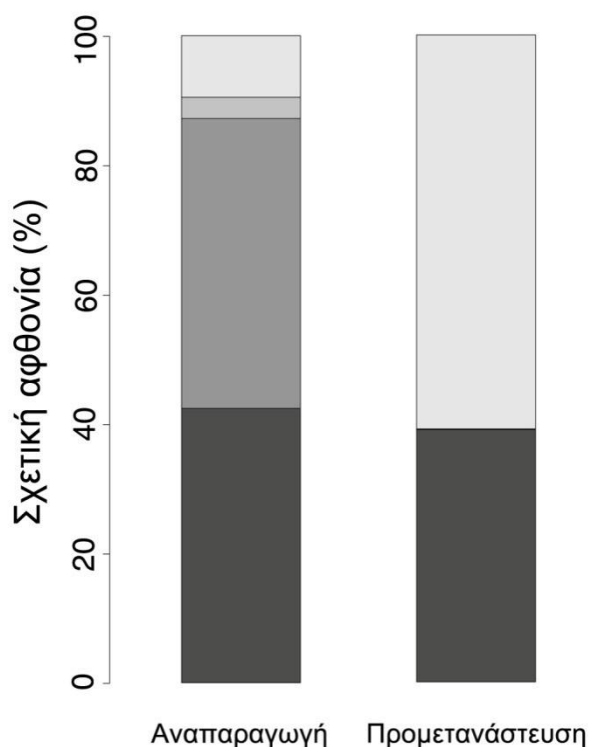
Ο δείκτης εύρους τροφικού θώκου (Levins, B) βρέθηκε να είναι υψηλός και γενικά σταθερός μεταξύ των ετών της μελέτης ($4,12 \pm 0,5$), αντικατοπτρίζοντας έτσι ένα πληθυσμό-θηρευτή με υψηλή ποικιλότητα λείας στη διαίτά του και ευρύ τροφικό θώκο κατά την αναπαραγωγική περίοδο. Δεν βρέθηκαν σημαντικές διαφορές στη συχνότητα κατανάλωσης τόσο των Ορθόπτερων ($\chi^2 = 4,4$, $df = 5$, $p = 0,49$) όσο και των Κολεόπτερων ($\chi^2 = 3,1$, $df = 5$, $p = 0,5$) μεταξύ των έξι αναπαραγωγικών ετών.

Πίνακας 4.1: Ομάδες λείας που αναγνωρίστηκαν στα εμετικά σύμπληκτα Κιρκινεζιών σε όλα τα έτη της δειγματοληψίας και για τις δύο περιόδους. Δίνεται η συχνότητα παρατήρησης (F%) και το ποσοστό συμμετοχής της κάθε κατηγορίας λείας στη δίαιτα του είδους (%).

	Αναπαραγωγική Περίοδος														Προμεταναστευτική Περίοδος							
	2010		2011		2012		2013		2014		2015		Όλα τα έτη		2013		2014		2015		Όλα τα έτη	
	F%	%	F%	%	F%	%	F%	%	F%	%	F%	%	F%	%	F%	%	F%	%	F%	%	F%	%
Orthoptera	98	75	96,3	70,3	98,2	72,6	96,5	67	94,1	67,2	97,9	78	96,8	71,7	100	95,7	100	95,9	100	95,6	100	95,4
<i>Tettigoniidae</i>	51	33,7	48	23,9	49,4	30,3	59,2	32,3	48,8	32,4	51	27,8	51,2	30,4	97,8	34,1	99	33,6	94,4	46,7	97	37,2
<i>Gryllidae</i>	42	26,3	58	40,6	50	35,3	48,5	21	51,2	30,4	53,2	43,5	50,4	32,1	2,2	0,1	0	0	0	0	0,65	0,1
<i>Gryllotalpidae</i>	10,8	5,3	7,5	2,6	11,2	3	6	1,3	1	0,1	3,2	0,7	6,6	2,3	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acrididae</i>	17,8	9,7	17,7	3,2	20,7	4	19,9	12,4	19,3	4,3	20,4	6	19,3	6,9	97,8	61,5	97	62,3	92,4	48,9	95,7	58,1
Coleoptera	74,3	18,4	76,1	25,1	79	23,8	78,4	28,8	76,7	27,1	83,6	19,9	78	23,7	24,7	3,6	38,5	3,5	29,6	3,9	30,9	4,2
<i>Scarabaeidae</i>	13,4	2,5	15,7	2,9	19,8	3,1	22,2	3,8	16,8	3,7	15,2	2,1	17,2	3	4,3	0,3	1,9	0,1	3,7	0,35	3,3	0,3
<i>Carabidae</i>	31,2	6	37,3	7,3	44	7,7	43,8	9,7	44,5	10,5	53,3	8	42,3	8,1	6,5	0,5	0,9	0,6	3,7	0,35	3,7	0,3
<i>Curculionidae</i>	4,4	0,6	3	0,5	5,4	1,4	5,2	1,6	7,5	1,1	5,4	0,8	5,1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Geotrupidae</i>	12,7	1,8	24,6	5	17,2	2,6	29,9	4,9	29,4	5,7	28,1	4,9	23,6	4,1	1	0,07	0	0,4	7,4	1	2,8	0,3
<i>Tenebrionidae</i>	4,4	0,8	7,5	1,2	3,4	0,6	3,4	0,6	4,2	0,7	5,4	0,7	4,7	0,7	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coleoptera spp.</i>	29,9	6,7	33,5	8,2	37,9	8,4	34,2	8,2	21,8	5,4	23,9	3,4	30,2	6,8	17,2	2,73	30,7	2,4	16,6	2,2	21,5	3,3
Dermaptera	16,5	5,2	6	1,5	3,5	0,9	8,5	1,4	7,5	3,1	6,5	1,1	8	2,1	0	0	0	0,35	0	0	0	0
<i>Forficulidae</i>	16,5	5,2	6	1,5	3,5	0,9	8,5	1,4	7,5	3,1	6,5	1,1	8	2,1	0	0	0	0,35	0	0	0	0
Dictyoptera	7,6	1,3	6	1,1	0	0	1,7	0,2	0	0	0	0	2,5	0,5	2,1	0,1	0	0,15	0	0	0,7	0,1
<i>Mantidae</i>	7,6	1,3	6	1,1	0	0	1,7	0,2	0	0	0	0	2,5	0,5	2,1	0,1	0	0,15	0	0	0,7	0,1
Chilopoda	3,2	0,5	5,2	1	5,2	0,9	14,5	2,2	11,8	2	3,3	0,4	7,2	1,2	7,5	0,6	0	0	1,8	0,35	3,1	0,3
<i>Scolopendridae</i>	3,2	0,5	5,2	1	5,2	0,9	14,5	2,2	11,8	2	3,3	0,4	7,2	1,2	7,5	0,6	0	0	1,8	0,35	3,1	0,3
Mammalia	4,4	0,6	6	1	12	1,8	3,4	0,4	4,2	0,6	5,4	0,6	5,9	0,8	0	0	1	0,1	0,9	0,15	0,6	0,1
Σύνολο απόμων λείας	1107		804		785		890		870		754		5210		1352		1269		1089		3710	
Αριθμός εμεσμάτων	157		134		116		117		119		92		735		93		104		108		305	
Δείκτης εύρους τροφικού θώκου	4,34		3,64		3,73		4,76		4,14		3,34		4,12		1,91		1,90		2,09		1,98	

Ομοίως, η δίαιτα του είδους κατά την προμεταναστευτική περίοδο συνίσταται κυρίως από Ορθόπτερα αλλά με πολύ υψηλότερο ποσοστό συμμετοχής ($95,4 \pm 0,2\%$). Ωστόσο, κατά τη διάρκεια αυτής της περιόδου τα Κιρκινέζια τρέφονται κυρίως με ακρίδες της οικογένειας Acrididae ($58,1 \pm 7,5\%$) και Tettigoniidae ($37,2 \pm 7,4\%$) ενώ οι υπόλοιπες οικογένειες Ορθόπτερων είναι σχεδόν απύσες από τα δείγματα (Εικόνα 4.2). Στη δίαιτα επίσης περιλαμβάνονται και Κολεόπτερα ($4,2 \pm 0,2\%$) αλλά τα υπολείμματα ήταν κατακερματισμένα σε μεγάλο βαθμό οπότε και δεν κατέστη εφικτή η αναγνώρισή τους σε επίπεδο οικογένειας. Όλες οι υπόλοιπες ομάδες λείας συνεισφέρουν σε πολύ μικρό βαθμό στη δίαιτα του είδους

(Πίνακας 4.1). Η τιμή του δείκτη Levins βρέθηκε να είναι πολύ χαμηλότερη κατά την προμετανάστευση ($B = 1,98 \pm 0,1$) υποδεικνύοντας ένα σχετικά στενό εύρος τροφικού θώκου. Όπως και στην αναπαραγωγική περίοδο, δεν υπήρχαν σημαντικές διαφορές στη σύσταση της διαίτας μεταξύ των προμεταναστευτικών ετών ($\chi^2_{\text{orth}} = 3,3$, $df = 2$, $p = 0,18$, $\chi^2_{\text{col}} = 1,2$, $df = 2$, $p = 0,54$).

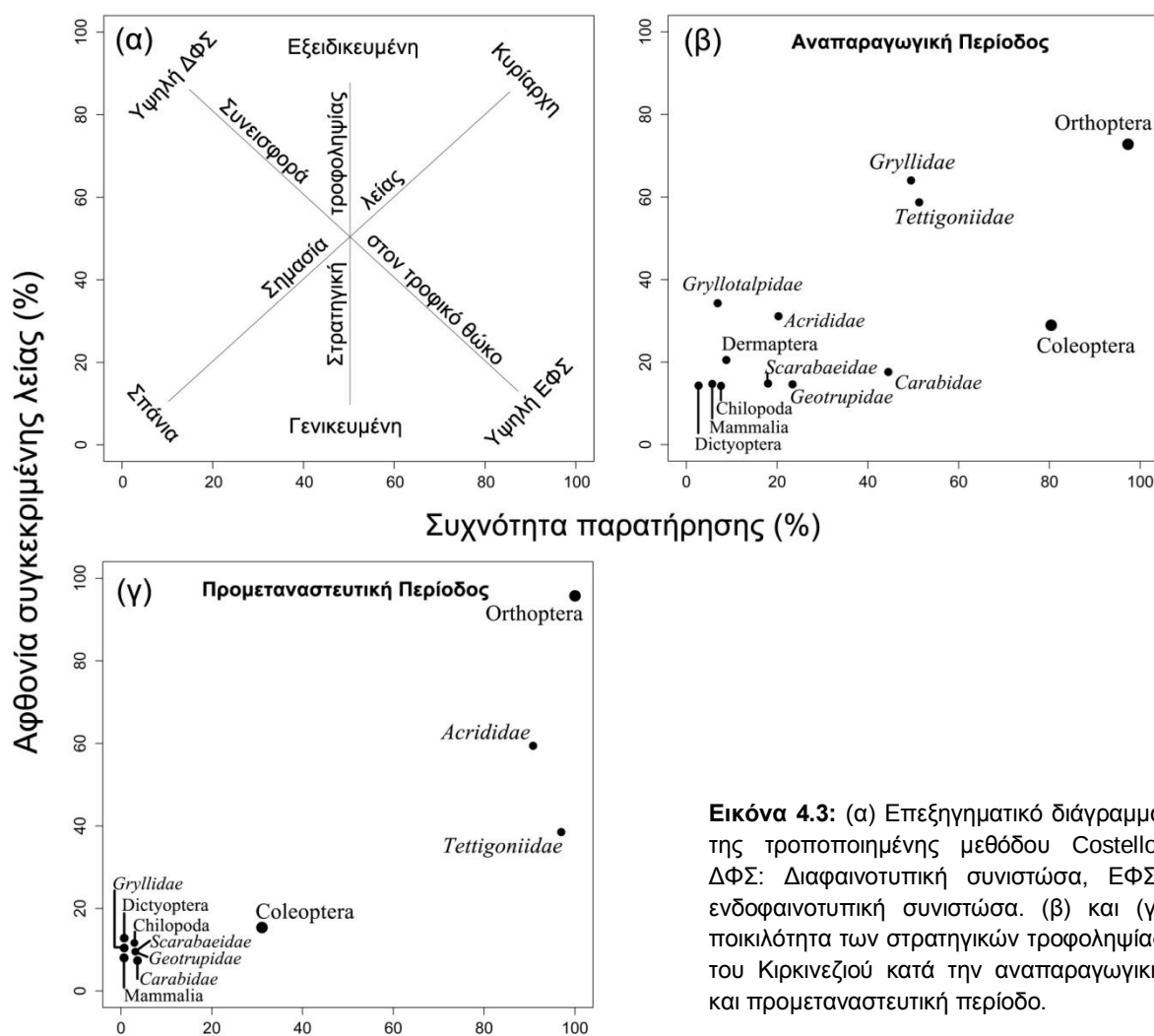


Εικόνα 4.2: Συμμετοχή των διαφορετικών οικογενειών Ορθόπτερων στη σύσταση της διαίτας του Κιρκινεζιού κατά την αναπαραγωγική (2010-2015) και την προμεταναστευτική (2013-2015) περίοδο.

Τέλος, η σύσταση της διαίτας βρέθηκε να διαφέρει σημαντικά μεταξύ των δύο περιόδων, όσον αφορά στη συχνότητα ($W_{\text{orth}} = 30370$, $p < 0,001$, $W_{\text{col}} = 173180$, $p < 0,001$) και στην αφθονία ($W_{\text{orth}} = 27795$, $p < 0,001$, $W_{\text{col}} = 164220$, $p < 0,001$) των Ορθόπτερων και Κολεόπτερων που καταναλώθηκαν.

4.3.2. Στρατηγική τροφοληψίας

Σύμφωνα με το επεξηγηματικό διάγραμμα των Amundsen et al. [24] (Εικόνα 4.3α) κατά την αναπαραγωγική περίοδο τα Κιρκινέζια φαίνεται να ακολουθούν μια μικτή στρατηγική τροφοληψίας, με εναλλαγές μεταξύ ευρυφαγίας και στενοφαγίας σε διαφορετικών τύπων λεία (Εικόνα 4.3β). Τα Ορθόπτερα (οικογένειες Gryllidae και Tettigoniidae) αποτελούν την

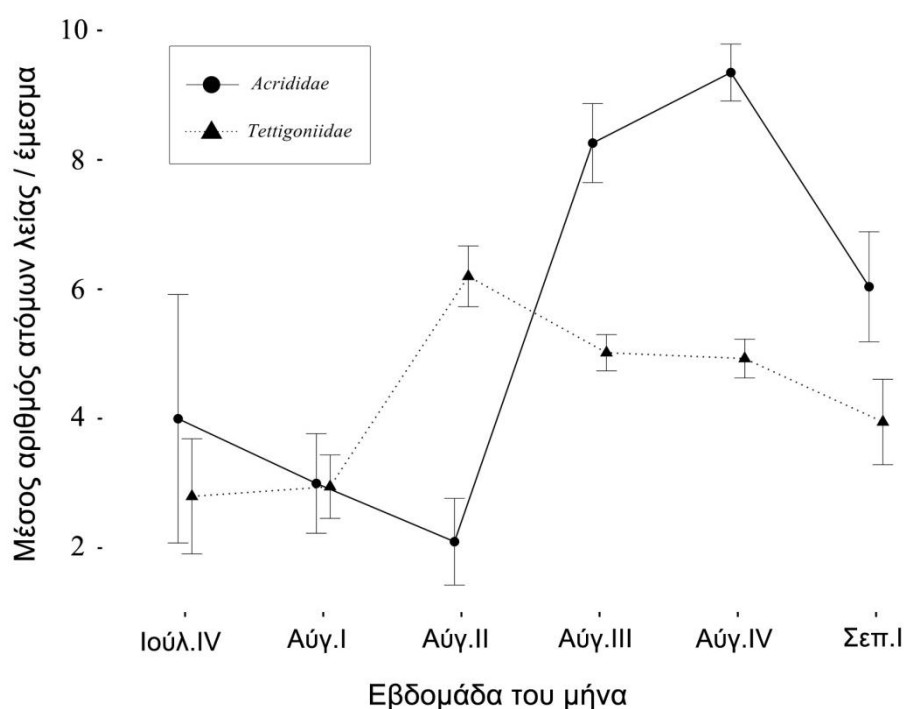


Εικόνα 4.3: (α) Επεξηγηματικό διάγραμμα της τροποποιημένης μεθόδου Costello. ΔΦΣ: Διαφαινοτυπική συνιστώσα, ΕΦΣ: ενδοφαινοτυπική συνιστώσα. (β) και (γ) ποικιλότητα των στρατηγικών τροφοληψίας του Κιρκινεζιού κατά την αναπαραγωγική και προμεταναστευτική περίοδο.

κυρίαρχη λεία με περιστασιακή κατανάλωση και άλλων ομάδων. Η θέση των σημείων των ειδών της λείας πάνω στο γράφημα (χαμηλή αφθονία με υψηλή συχνότητα παρατήρησης, κάτω δεξιά γωνία) δίνει μια ένδειξη της ενδοφαινοτυπικής συνιστώσας στο εύρος του τροφικού θώκου. Αυτό υποδεικνύει ότι τα περισσότερα άτομα του πληθυσμού χρησιμοποιούν πολλούς διαφορετικούς πόρους ταυτόχρονα [26]. Αντιθέτως, πριν τη μετανάστευση φαίνεται

μια σαφής εξειδίκευση του πληθυσμού στην θήρευση Ορθόπτερων: όλα τα άτομα τρέφονται με την κυρίαρχη λεία ενώ κάποια από αυτά συμπεριλαμβάνουν στη δίαιτα τους και μικρά ποσοστά άλλων τύπων λείας (Εικόνα 4.3γ).

Τέλος, εξετάστηκαν οι εβδομαδιαίες αλλαγές στη μέση αφθονία των ατόμων λείας ανά εμετικό σύμπληκτο όσον αφορά στις οικογένειες *Acrididae* και *Tettigoniidae* κατά την προμεταναστευτική περίοδο (Εικόνα 4.4). Στην αρχή της περιόδου (τέλη Ιουλίου) τα πουλιά τρέφονται εξίσου και με τις δύο οικογένειες Ορθόπτερων. Αξιοσημείωτη είναι η μεγάλη διακύμανση του μέσου αριθμού ακρίδων (*Acrididae*) που απαντώνται σε κάθε σύμπληκτο κατά το μήνα Ιούλιο. Η οικογένεια *Tettigoniidae* φαίνεται να είναι η πιο συχνή λεία κατά τις επόμενες εβδομάδες ως την τρίτη εβδομάδα του Αυγούστου όπου έπειτα η κατανάλωση ακρίδων βρίσκεται στην κορύφωση της με μεγάλους αριθμούς ατόμων να παρατηρούνται σε κάθε εμετικό σύμπληκτο.



Εικόνα 4.4: Εβδομαδιαία μεταβολή (και τυπικό σφάλμα) του μέσου αριθμού ατόμων των οικογενειών *Acrididae* και *Tettigoniidae* που καταναλώνονται κατά την προμεταναστευτική περίοδο.

4.4. Συζήτηση

Η εκτίμηση της σύστασης της δίαιτας ενός είδους μέσω της ανάλυσης εμεσμάτων, μπορεί πολλές φορές να είναι προβληματική [27], ιδίως στα γεράκια (Falconiformes) τα οποία διαμελίζουν τη τροφή τους και τη χωνεύουν σε μεγαλύτερο βαθμό συγκριτικά με άλλα είδη [28]. Αυτό παρατηρείται και στην παρούσα μελέτη καθώς υπολείμματα λείας που παρατηρήθηκαν στις φωλιές κατά τη συλλογή των εμεσμάτων (π.χ. σαύρες και νυχτοπεταλούδες) δεν βρέθηκαν μέσα στα εμετικά σύμπληκτα με αποτέλεσμα την αδυναμία εκτίμησης της συνεισφοράς τους στη δίαιτα του είδους. Επίσης, η μέτρηση της βιομάζας των ειδών λείας με βάση τα ευρήματα των εμεσμάτων είναι πολύ πιθανόν να υπερεκτιμηθεί ειδικά σε μικρά αρπακτικά, τα οποία σπάνια καταναλώνουν ολόκληρη τη λεία τους. Για τον λόγο αυτό, αλλά και λόγω της έλλειψης διαθέσιμων δεδομένων βιομάζας για τα είδη λείας της περιοχής μελέτης, δεν επιχειρήθηκε ο υπολογισμός της συνεισφοράς των ειδών στη δίαιτα εκφρασμένης ως βιομάζα. Παρά τα παραπάνω μειονεκτήματα, η ανάλυση των εμεσμάτων επιλέχθηκε για τον σκοπό αυτής της έρευνας καθώς επέτρεψε τη σύγκριση στην κατανάλωση των διαφόρων ομάδων λείας. Άλλωστε, τα περιεχόμενα των εμεσμάτων θεωρούνται ακριβής δείκτης όσον αφορά τις αλλαγές στη χρήση συγκεκριμένων πόρων [29].

Τα Κιρκινέζια βρέθηκαν να τρέφονται κυρίως με έντομα αλλά και λίγα μικροθηλαστικά, με τα Ορθόπτερα και τα Κολεόπτερα να είναι οι κυρίαρχες λείες κατά την αναπαραγωγική περίοδο. Παρόλο που οι διαφορετικές χρήσεις γης μπορούν να διαμορφώσουν ανάλογα τη δίαιτα του είδους [5, 8], τα αναπαραγόμενα Κιρκινέζια στα Ιωάννινα ακολουθούν τα ίδια πρότυπα διατροφής με αυτά που έχουν παρατηρηθεί στην Ισπανία [6], στη Γαλλία [10] και στο Ισραήλ [7]. Γενικότερα, η σύνθεση της δίαιτας κατά την αναπαραγωγή ήταν σταθερή σε όλα τα έτη της μελέτης, με μικρές διακυμάνσεις στη συχνότητα κατανάλωσης συγκεκριμένων ομάδων λείας όπως οι Κρεμμυδοφάγοι (Gryllotalpidae) και τα Δερμάπτερα (Forficulidae). Αυτές οι διακυμάνσεις μπορούν να αποδοθούν στις διαφορετικές καιρικές συνθήκες που επικρατούν στην περιοχή κάθε χρόνο, επηρεάζοντας με αυτό τον τρόπο την τοπική τους αφθονία [30, 31]. Το υψηλό ποσοστό συμμετοχής των Γρύλλων (Gryllidae) στη δίαιτα του είδους υποδηλώνει ότι σε κάποιο στάδιο της αναπαραγωγικής περιόδου τα Κιρκινέζια αναζητούν τροφή σε μη-κατακερματισμένους ξηρικούς λειμώνες, ένα ενδιαίτημα άρρηκτα

συνδεδεμένο με την υψηλή αφθονία των Γρύλλων [32]. Τέτοιες περιοχές εντοπίζονται περιφερειακά της πόλης των Ιωαννίνων σε αποστάσεις μόλις 2-3 χιλιομέτρων. Ωστόσο, το ακριβές στάδιο της περιόδου αυτής δεν είναι δυνατό να προσδιοριστεί χρονικά καθώς η συλλογή των εμεσμάτων έγινε μετά το τέλος της αναπαραγωγής με αποτέλεσμα να μην είναι εφικτός ο προσδιορισμός της χρονικής ακολουθίας της καταναλωθείσας λείας. Θα πρέπει να σημειωθεί ότι εφόσον η συγκεκριμένη αποικία βρίσκεται στο κέντρο του αστικού ιστού, οι κινήσεις τροφοληψίας των πουλιών αναμένεται να περιορίζονται σημαντικά. Ανάλογες μελέτες σε αστικές αποικίες [33, 34] έχουν δείξει ότι η κάλυψη μεγάλων αποστάσεων για την εύρεση τροφής μπορούν να οδηγήσουν σε χαμηλούς ρυθμούς μεταφοράς λείας στη φωλιά με αποτέλεσμα την αυξημένη θνησιμότητα των νεοσσών λόγω ασιτίας [3]. Έτσι λοιπόν τα πουλιά φαίνεται να περιορίζονται σε συγκεκριμένα ενδιαίτηματα κοντά στην πόλη ώστε να βρουν αρκετή τροφή, μια συμπεριφορά που αντανακλάται και από την υψηλή ποικιλότητα της δίαιτας κατά την αναπαραγωγική περίοδο και τη μικτή στρατηγική τροφοληψίας με ευρύ τροφικό θώκο που ακολουθεί ο πληθυσμός των Κιρκινεζιών.

Αντίθετα κατά την προμεταναστευτική περίοδο, η σύσταση της δίαιτας βρέθηκε να είναι αρκετά ομοιογενής, υποδηλώνοντας μια εξειδικευμένη στρατηγική τροφοληψίας ως προς τα Ορθόπτερα. Συγκριτικά με την αναπαραγωγική περίοδο φαίνεται μια μεγάλη αλλαγή στη σύσταση της δίαιτας και στην ποικιλότητα της λείας, τόσο στη συχνότητα, όσο και στον αριθμό των Ορθόπτερων που καταναλώνονται, με τις ακρίδες (Acrididae) να κυριαρχούν στη δίαιτα κυρίως στο δεύτερο μισό του Αυγούστου. Ανάλογης έντασης θήρευση κατά την προμετανάστευση έχει παρατηρηθεί και στη Σικελία όπου τα Κιρκινέζια τρέφονται με μεγάλους αριθμούς Γρύλλων (*Grylloderes brunneri*) με εκτιμήσεις να κάνουν λόγο για κατανάλωση περισσότερων από δυο εκατομμύρια γρύλλων σε διάστημα ενός μήνα [12]. Αναλογικά στην περίπτωση των Ιωαννίνων, αν θεωρήσουμε ένα μέσο αριθμό 2300 προμεταναστευτικών πουλιών παρόντων κατά το δεύτερο μισό του Αυγούστου [17] και την ημερήσια παραγωγή 1,8 εμετικών σύμπηκτων ανά άτομο [35], όπου το κάθε ένα περιέχει κατά μέσο όρο εννιά ακρίδες, εκτιμάται ότι πάνω από μισό εκατομμύριο ακρίδες καταναλώνονται μέσα σε μισό μήνα. Αυτή η τεράστια κατανάλωση ακριδών πιθανόν να αντικατοπτρίζει κινήσεις τροφοληψίας των πουλιών προς τις ορεινές περιοχές περιμετρικά της πόλης των Ιωαννίνων (Εικόνα 4.1). Και αυτό γιατί η αφθονία των Acrididae έχει βρεθεί να

παραμένει σε υψηλά επίπεδα στις ορεινές περιοχές κατά τα τέλη Αυγούστου, ενώ κατά το ίδιο διάστημα εμφανίζεται ιδιαιτέρως μειωμένη στις πεδινές περιοχές [36]. Άλλωστε, τέτοιες κινήσεις Κιρκινεζιών σε ορεινές περιοχές την περίοδο πριν τη μετανάστευση δεν είναι ασυνήθιστες και έχουν παρατηρηθεί τόσο στην περιοχή μελέτης (βλ. Κεφάλαιο 2) όσο και στη Βουλγαρία [37] και την Ιταλία [12].

Έχουν προταθεί δύο υποθέσεις σχετικά με τη διακοπτόμενη μετανάστευση του είδους στη νότια Ευρώπη (χωρίς βέβαια η μια να αποκλείει την άλλη). Κατά την πρώτη υπόθεση (post-fledging exploration hypothesis), τα πουλιά εξερευνούν νέες περιοχές συλλέγοντας έτσι πληροφορίες για πιθανές μελλοντικές θέσεις αναπαραγωγής [38]. Κατά τη δεύτερη υπόθεση, τα πουλιά αναζητούν ευνοϊκές περιοχές τροφοληψίας, δηλαδή περιοχές με υψηλή αφθονία τροφικών πόρων, έτσι ώστε να αυξήσουν τα ενεργειακά τους αποθέματα πριν τη μετανάστευση [11, 38]. Η τελευταία υπόθεση φαίνεται ερμηνεύει την αυξημένη παρουσία των Κιρκινεζιών στην περιοχή των Ιωαννίνων πριν τη μετανάστευση, με τα πουλιά να εκμεταλλεύονται την τοπικά υψηλή αφθονία Ορθόπτερων. Παρουσιάζει εξαιρετικό ενδιαφέρον δε, ότι παρόμοια στρατηγική τροφοληψίας με υψηλή κατανάλωση ακριδών, έχει αναφερθεί στις περιοχές διαχείμασης του είδους στη νότια Αφρική πριν την έναρξη της εαρινής μετανάστευσης [13].

Ενώ τα Ορθόπτερα έχουν βρεθεί να είναι η κύρια λεία του Κιρκινεζιού κατά την προμεταναστευτική περίοδο, φαίνεται ότι διαφορετικά τάξα είναι σημαντικά ανάλογα με την περιοχή. Για παράδειγμα, οι Κρεμμυδοφάγοι είναι η κύρια λεία στη Γαλλία, οι Γρύλοι στη Σικελία ενώ στην παρούσα μελέτη οι Ακρίδες βρέθηκαν να είναι η κυρίαρχη λεία των Κιρκινεζιών. Έτσι λοιπόν υπογραμμίζεται η μοναδικότητα της κάθε προμεταναστευτικής συγκέντρωσης και η σημασία των διαφορετικών ενδιαιτημάτων που εκμεταλλεύεται το είδος κατά τη διάρκεια αυτής της περιόδου. Για το λόγο αυτό η λεπτομερής μελέτη των προμεταναστευτικών κινήσεων μαζί με την αξιολόγηση των περιοχών τροφοληψίας του είδους μέσω της εκτίμησης της διαθεσιμότητας λείας, θα πρέπει να τεθούν ως προτεραιότητες ώστε να σχεδιαστούν στοχευμένες δράσεις διατήρησης για το είδος κατά την προμεταναστευτική περίοδο.

4.5. Βιβλιογραφία

1. Hutchinson, G.E., *Cold spring harbor symposium on quantitative biology*. Concluding remarks, 1957. **22**: p. 415-427.
2. Segurado, P., et al., *Estimating species tolerance to human perturbation: expert judgment versus empirical approaches*. Ecological indicators, 2011. **11**(6): p. 1623-1635.
3. Tella, J.L., et al., *Costs and benefits of urban nesting in the Lesser Kestrel*, in *Raptors in Human Landscapes*, D.M. Bird, D. Varland, and J.J. Negro, Editors. 1996, Academic Press: London. p. 53-60.
4. Choisy, M., et al., *Régime et comportement alimentaires du faucon crécerellette Falco naumanni en Crau en période prénuptiale*. Alauda, 1999. **67**(2): p. 109-118.
5. Granados, C.P., *Diet of adult lesser kestrels "falco naumanni" during the breeding season in central Spain*. Ardeola, 2010. **57**(2): p. 443-448.
6. Rodríguez, C., et al., *Temporal changes in lesser kestrel (Falco naumanni) diet during the breeding season in southern Spain*. Journal of Raptor Research, 2010. **44**(2): p. 120-128.
7. Kopij, G. and I. Liven-Schulman, *Diet of the Lesser Kestrel, Falco naumanni, in Israel: (Aves: Falconiformes)*. Zoology in the Middle East, 2012. **55**(1): p. 27-34.
8. Parr, S.J., M.g.Ñ. Naveso, and M. Yarar, *Habitat and potential prey surrounding lesser kestrel (Falco naumanni) colonies in central Turkey*. Biological Conservation, 1997. **79**(2): p. 309-312.
9. Donazar, J.A., J.J. Negro, and F. Hiraldo, *Functional analysis of mate-feeding in the Lesser Kestrel Falco naumanni*. Ornis Scandinavica, 1992. **23**: p. 190-194.
10. Lepley, M., et al., *Régime et comportement alimentaires du faucon crécerellette Falco naumanni en Crau en période de reproduction et post-reproduction*. Alauda, 2000. **68**(3): p. 177-184.
11. de Frutos, A. and P.P. Olea, *Importance of the premigratory areas for the conservation of lesser kestrel: space use and habitat selection during the post-fledging period*. Animal Conservation, 2008. **11**(3): p. 224-233.
12. Sarà, M., et al., *Food for flight: pre-migratory dynamics of the Lesser Kestrel Falco naumanni*. Bird Study, 2014. **61**(1): p. 29-41.
13. Kok, O.B., A.C. Kok, and C.A. Van Ee, *Diet of the migrant Lesser Kestrels Falco naumanni in their winter quarters in South Africa*. Acta Ornithologica, 2000. **35**(2): p. 147-151.
14. Kopij, G., *Food of the Lesser Kestrel (Falco naumanni) in its winter quarters in South Africa*. Journal of Raptor Research, 2002. **36**(2): p. 148-152.
15. Pilard, P., J.-M. Thiollay, and G. Rondeau, *Données sur l'hivernage du Faucon crécerellette Falco naumanni en Afrique de l'ouest*. Alauda, 2004. **72**(4): p. 323-328.

16. Kopij, G., *Seasonal and annual dietary changes in Lesser Kestrels Falco naumanni wintering in Lesotho*. Ostrich, 2007. **78**(3): p. 615-619.
17. Bounas, A., et al., *Large Premigratory Roost of Lesser Kestrels (Falco naumanni) in Ioannina City, Greece: Trends, Roost Characteristics, and Implications for Conservation*. Journal of Raptor Research, 2016. **50**(4): p. 416-421.
18. Willemse, F., *Catalogue of the Orthoptera of Greece*. Catalogue of the Orthoptera of Greece., 1984.
19. Willemse, F., *A key to the Orthoptera species of Greece*. 1985: Hellenic Zoological Society.
20. Willemse, F., *Supplementary notes on the Orthoptera of Greece*. 1985: Hellenic Zoological Society.
21. Chinery, M., *Collins guide to the insects of Britain and western Europe*. 1986: Collins.
22. Levins, R., *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. 1968: Princeton University Press.
23. Costello, M., *Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis*. Journal of fish biology, 1990. **36**(2): p. 261-263.
24. Amundsen, P.A., H.M. Gabler, and F. Staldvik, *A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data—modification of the Costello (1990) method*. Journal of fish biology, 1996. **48**(4): p. 607-614.
25. Bolnick, D.I., et al., *Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width*. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 2010. **277**(1689): p. 1789-1797.
26. Pianka, E.R., *Evolutionary ecology*. 1978: Pearson Education Ltd, UK.
27. Redpath, S.M., et al., *Assessing raptor diet: comparing pellets, prey remains, and observational data at hen harrier nests*. The Condor, 2001. **103**(1): p. 184-188.
28. Bird, D.M., et al., eds. *Raptor Research and Management Techniques*. 2007, Hancock House. 463.
29. Engel, K.A. and L.S. Young, *Spatial and temporal patterns in the diet of Common Ravens in southwestern Idaho*. Condor, 1989: p. 372-378.
30. Kharboutli, M.S. and T. Mack, *Tolerance of the striped earwig (Dermaptera: Labiduridae) to hot and dry conditions*. Environmental Entomology, 1993. **22**(3): p. 663-668.
31. Catry, I., A. Franco, and W.J. Sutherland, *Landscape and weather determinants of prey availability: implications for the Lesser Kestrel Falco naumanni*. Ibis, 2012. **154**(1): p. 111-123.
32. Hochkirch, A., et al., *Translocation of an endangered insect species, the field cricket (Gryllus campestris Linnaeus, 1758) in northern Germany*. Biodiversity and Conservation, 2007. **16**(12): p. 3597-3607.
33. Liven-Schulman, I., et al., *Causes of population declines of the Lesser Kestrel Falco naumanni in Israel*. Ibis, 2004. **146**(1): p. 145-152.

34. Sumasgutner, P., et al., *Hard times in the city—attractive nest sites but insufficient food supply lead to low reproduction rates in a bird of prey*. *Frontiers in zoology*, 2014. **11**(1): p. 48.
35. Aparicio, J., *Utilizacion de egagropilas de cernicalos (Falco tinnunculus y Falco naumanni) como indicadores de la biomasa diaria ingerida*. *Ardeola*, 1990. **37**: p. 85-106.
36. Antonatos, S., et al., *Seasonal population fluctuation and spatial distribution of Orthoptera in two grassland areas of Attica—Greece*. *Journal of Natural History*, 2014. **48**(11-12): p. 661-674.
37. Daskalova, G., et al., *Observations of the lesser kestrel (Falco naumanni) in Bulgaria during the period of post-breeding dispersal*. *Slovak Raptor Journal*, 2016. **10**(1): p. 95-100.
38. Olea, P.P., *Postfledging dispersal in the endangered Lesser Kestrel Falco naumanni*. *Bird Study*, 2001. **48**: p. 110-115.

Κεφάλαιο 5

Φυλογεωγραφικά πρότυπα και γενετική δομή των πληθυσμών του
Κιρκινεζιού (*Falco naumanni*)



Βασισμένο στο:

Bounas A., Tsaparis D., Efrat R., Gradev G., Gustin M., Mikulic K., Rodriguez A., Sarà M., Kotoulas G. & Sotiropoulos K. (2018). Genetic structure of a patchily distributed philopatric migrant: implications for management and conservation. *Conservation Genetics*, in press.

5.1. Εισαγωγή

Η αδιαμφισβήτητη σημασία της γενετικής ποικιλότητας για την εξέλιξη και την επιβίωση των ειδών, καθώς και η αναγνώριση των κινδύνων που πηγάζουν από την ελάττωσή της - μέσω ιστορικών και σύγχρονων διεργασιών- στους φυσικούς πληθυσμούς, κατέστησε τη μελέτη και διατήρησή της ως έναν εκ των βασικών στόχων της Γενετικής της Διατήρησης [1, 2]. Ο κατακερματισμός και η επακόλουθη υποδιαίρεση των πληθυσμών μπορεί να επηρεάσει σημαντικά τα δημογραφικά τους χαρακτηριστικά και να μεταβάλλει σημαντικά τα πρότυπα της γενετικής τους δομής. Ανάλογα με το βαθμό κατακερματισμού και την ικανότητα διασποράς ενός είδους, μερικά ή ολικά εμπόδια στη συνδεσιμότητα των πληθυσμών πιθανόν να οδηγήσουν σε αυξημένη διαφοροποίηση τους καθώς και στη μείωση του τοπικού δραστικού πληθυσμιακού μεγέθους τους [3]. Τέτοιοι λοιπόν απομονωμένοι πληθυσμοί, είναι ευαίσθητοι στη συνδυασμένη επίδραση της τυχάιας γενετικής παρέκκλισης (genetic drift) και της ενδογαμίας (inbreeding), παράγοντες που μπορούν να οδηγήσουν σε απώλεια γενετικής ποικιλότητας αλλά και πιθανή μείωση της αρμοστικότητάς τους, υπονομεύοντας κατ' αυτόν τον τρόπο το προσαρμοστικό τους δυναμικό και τη βιωσιμότητά τους σε ένα συνεχώς μεταβαλλόμενο περιβάλλον [4]. Λαμβάνοντας υπόψη την κατανομή των κατακερματισμένων πληθυσμών στο χώρο, οι παραπάνω επιπτώσεις αναμένεται να είναι πιο εμφανείς στους περιφερειακούς υποπληθυσμούς που το μέγεθος τους μπορεί να ποικίλλει έντονα στο χρόνο σε αντίθεση με τους κεντρικούς [5, 6]. Προκειμένου λοιπόν να σχεδιαστούν και να εφαρμοστούν κατάλληλες διαχειριστικές δράσεις για τη διατήρηση της γενετικής ποικιλότητας είναι απαραίτητο να εκτιμηθεί η γενετική δομή και ο βαθμός διαφοροποίησης μεταξύ των πληθυσμών. Για παράδειγμα, ο εντοπισμός Διαχειριστικών Μονάδων (Management Units, MUs) [7-9] είναι μια πολύτιμη προσέγγιση για την αναγνώριση πληθυσμών ή περιοχών όπου τοπικά στοχευμένες δράσεις είναι αναγκαίες για την βραχυπρόθεσμη διαχείριση ενός είδους.

Παλαιότερες μελέτες σχετικές με τη γενετική δομή του Κιρκινεζιού, τόσο σε μεγάλη όσο και σε μικρή χωρική κλίμακα [10-16], έχουν αναδείξει διαφοροποίηση μεταξύ των ασιατικών και ευρωπαϊκών πληθυσμών. Όσον αφορά στους πληθυσμούς της Δυτικής Παλαιαρκτικής, οι πιο απομακρυσμένοι πληθυσμοί φαίνεται να είναι περισσότερο διαφοροποιημένοι σε σχέση με

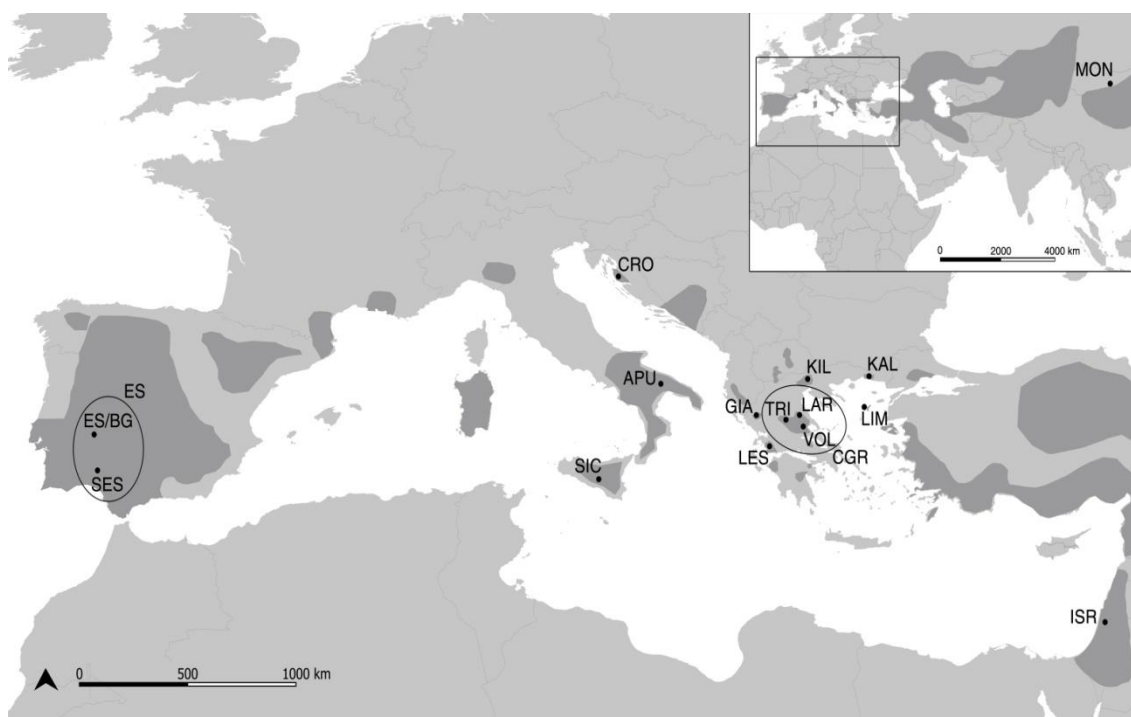
γειτονικούς, δηλαδή τα πρότυπα της γενετικής διαφοροποίησης ακολουθούν το μοντέλο της «απομόνωσης λόγω απόστασης» (isolation by distance), ενώ οι πληθυσμοί διατηρούν υψηλά επίπεδα γενετικής ποικιλότητας [10, 14]. Τόσο το μέγεθος, όσο και η έκταση της γεωγραφικής απομόνωσης των πληθυσμών αποτελούν παράγοντες ικανούς να μεταβάλλουν τα επίπεδα της γονιδιακής ροής μεταξύ των πληθυσμών διαμορφώνοντας έτσι διακριτά πρότυπα γενετικής διάρθρωσης σε τοπικό επίπεδο [12, 15]. Ωστόσο, η περιορισμένη γονιδιακή ροή μεταξύ πληθυσμών δεν είναι απαραίτητο να προκύπτει από φυσικούς φραγμούς στη διασπορά ενός είδους, και πόσο μάλλον σε πουλιά, αλλά θα μπορούσε να αποδοθεί και στη φιλοπάτρια συμπεριφορά. Πράγματι, το Κιρκινέζι επιδεικνύει ισχυρή φιλοπατρία επιστρέφοντας να αναπαραχθεί κοντά στην περιοχή που γεννήθηκε ή αναπαράχθηκε κατά τον προηγούμενο χρόνο [17-19]. Η συνδυαστική επίδραση της φιλοπάτριας συμπεριφοράς και του κατακερματισμού των πληθυσμών ενδέχεται να ελαττώνει περαιτέρω το βαθμό συνδεσιμότητας μεταξύ των πληθυσμών [20].

Σε αυτό το κεφάλαιο διερευνώνται τα φυλογεωγραφικά πρότυπα και η γενετική δομή των πληθυσμών του Κιρκινεζιού σε διαφορετικές χωρικές κλίμακες. Συγκεκριμένα, μελετώνται τα επίπεδα και τα πρότυπα οργάνωσης της γενετικής ποικιλότητας σε ολόκληρη την κατανομή του είδους (σε παγκόσμια κλίμακα), ενώ στη συνέχεια η έρευνα εστιάζεται στην περιοχή της κεντρικής και ανατολικής Μεσογείου όπου λόγω της ιστορικής μείωσης των πληθυσμών του το είδος πλέον εμφανίζει ασυνεχή/κατακερματισμένη κατανομή. Στόχος της μελέτης είναι να διερευνηθεί και να επισημανθεί η επίδραση του κατακερματισμού της κατανομής του είδους και της επακόλουθης μείωσης του μεγέθους των πληθυσμών, στα πρότυπα της γενετικής ποικιλότητας και της γονιδιακής ροής. Τα αποτελέσματα αναμένεται να συμβάλλουν σημαντικά στον προσδιορισμό περιοχών και πληθυσμών που χρήζουν προστασίας και διατήρησης προς την κατεύθυνση ενός ολοκληρωμένου σχεδιασμού δράσεων για την εξασφάλιση της βιωσιμότητας του είδους.

5.2. Μεθοδολογία

5.2.1. Συλλογή δειγμάτων και απομόνωση DNA

Συνολικά συλλέχθηκαν 295 δείγματα από 12 αναπαραγωγικές θέσεις του είδους στην κεντρική και την ανατολική Μεσόγειο καθώς και από τη Μογγολία, και δύο περιοχές της Ισπανίας (Εικόνα 5.1). Τα άτομα που προέρχονται από την Εξτρεμαδούρα της Ισπανίας (ES/BG) μεταφέρθηκαν το 2013 στη Βουλγαρία για την επανεισαγωγή του είδους, καθώς αυτό είχε εξαφανιστεί από τη χώρα. Κατά το χρονικό διάστημα 2013-2016 λήφθηκαν δύο σταγόνες αίματος ($\approx 50\mu\text{l}$) από συνολικά 295 μη-συγγενικά άτομα Κιρκινεζιών οι οποίες αποθηκεύθηκαν σε κάρτες συλλογής αίματος (Nucleocards). Η απομόνωση γενετικού υλικού έγινε με τη χρήση του kit απομόνωσης Nucleospin Tissue (Macherey-Nagel) σύμφωνα με το συνοδευτικό πρωτόκολλο του κατασκευαστή.



Εικόνα 5.1: Γεωγραφική θέση των πληθυσμών του Κιρκινεζιού από τους οποίους συλλέχθηκαν τα δείγματα της μελέτης. SES: Ανδαλουσία, ES/BG: Εξτρεμαδούρα, APU: Απουλία, SIC: Σικελία, CRO: Κροατία, GIA: Ιωάννινα, LES: Αγρίνιο, TRI: Τρίκαλα, LAR: Λάρισα, VOL: Βόλος, KIL: Κιλκίς, KAL: Κομοτηνή, LIM: Λήμνος, ISR: Ισραήλ, MON: Μογγολία. Οι σκιασμένες περιοχές απεικονίζουν την κατανομή του είδους (τροποποιήθηκε από το BirdLife International). Θέσεις δειγματοληψίας σε περιοχές όπου το είδος έχει συνεχή κατανομή φαίνονται με μαύρο κύκλο (ES: Ισπανία, CGR: Θεσσαλία).

5.2.2. Ενίσχυση μικροδορυφόρων και γονοτύπηση

Κάθε άτομο γονοτυπήθηκε για συνολικά 18 μικροδορυφορικούς γενετικούς τόπους. Επτά από αυτούς είχαν αναπτυχθεί για τον Πετρίτη (*Falco peregrinus*) [13, 21] ενώ οι υπόλοιποι 11 αναπτύχθηκαν για το Κιρκινέζι [22, 23]. Λεπτομέρειες για τους μικροδορυφορικούς δείκτες που χρησιμοποιήθηκαν σε αυτή τη μελέτη δίνονται στον πίνακα 5.1. Οι τόποι ενισχύθηκαν μέσω αντίδρασης PCR χρησιμοποιώντας πρόσθιους εκκινητές σημασμένους με φθορίζουσες χρωστικές και το KAPA2G Fast Multiplex PCR Kit (Kapa Biosystems). Ο τελικός όγκος της κάθε αντίδρασης ήταν 12.5μl και περιείχε 2pM από κάθε εκκινητή και 1x KAPA2G Mix. Το θερμοκρασιακό προφίλ της PCR ήταν το εξής: ένα αρχικό στάδιο προεπώασης στους 95 °C για 3', 30 κύκλοι των 15'' στους 95°C (αποδιάταξη), 30'' στους 60°C (υβριδοποίηση), 30'' στους 72°C (επιμήκυνση) και ένα τελικό στάδιο επιμήκυνσης διάρκειας 10' στους 72°C. Τα προϊόντα των αντιδράσεων PCR αναλύθηκαν σε αυτόματο αλληλουχητή ABI 3730xl και το μέγεθος των αλληλομόρφων εκτιμήθηκε από τα χρωματογραφήματα που παρήχθησαν για κάθε άτομο με τη βοήθεια του προγράμματος STRand v.2.4.59 [24]. Επιπρόσθετα, ένα υποσύνολο 50 δειγμάτων επαναγονοτυπήθηκε ώστε να εκτιμηθούν τυχόν λάθη λόγω επιλεκτικής ενίσχυσης ενός εκ των δύο αλληλομόρφων (allele dropout). Έλεγχος για τυχόν λάθη στη γονοτύπηση των ατόμων λόγω της ύπαρξης σιωπηλών αλληλομόρφων (null alleles) πραγματοποιήθηκε για όλους του μικροδορυφορικούς τόπους και όλους τους πληθυσμούς με τη βοήθεια του προγράμματος Micro-Checker [25]. Δύο από τους γενετικούς τόπους (Fnd1.2 και Fnd2.1) βρέθηκαν να είναι ύποπτοι για παρουσία σιωπηλών αλληλομόρφων οπότε και αποκλείστηκαν από τις περαιτέρω αναλύσεις.

5.2.3. Γενετικές αναλύσεις

Για την εκτίμηση της γενετικής ποικιλότητας κάθε αναπαραγωγικού πληθυσμού υπολογίστηκαν οι ακόλουθοι δείκτες με τη χρήση του προγράμματος GenAlEx 6.5 [26]: αλληλική ποικιλότητα (μέσος αριθμός αλληλομόρφων ανά γενετικό τόπο - A), αριθμός ιδιωτικών αλληλομόρφων (P), παρατηρούμενη ετεροζυγωτία (H_o), αναμενόμενη ετεροζυγωτία (H_e) και συντελεστής ενδογαμίας (F_{is}).

Πίνακας 5.1: Μικροδορυφορικοί δείκτες και οι εκκινητές που χρησιμοποιήθηκαν για την ενίσχυσή τους. Τα χαρακτηριστικά των δεικτών (μέγεθος και αριθμός αλληλομόρφων) βασίζονται στην παρούσα μελέτη. F: πρόσθιος εκκινητής, R: αναστροφος εκκινητής, Tm: θερμοκρασία υβριδοποίησης.

Τόπος	Εκκινητές (5'→3')	Μοτίβο επαναλήψεων	Tm	Χρωστική	Μήκος αλληλομόρφων (bp)	Αριθμός αλληλομόρφων	Αναφορά
Fp5	F: CCGTTCTGGAGTCAAAAC R: CATGCAGCACTTTATTTCAG	(GT)11	55	FAM	95-109	7	<i>Nesje et al. 2000</i>
Fp31	F: ATCACCTGCACATAGCTG R: TTTAGCTCCTCTCTCTCAC	(CA)17	55	FAM	125-143	9	
Fp46-1	F: TTAGCCTCGCAGCTTCAG R: GTAATGAAAAGTCTTTGGGG	(CA)11	55	FAM	116-140	13	
Fp79-4	F: TGGCTTCTCTTATCAGTAAC R: GGCTGGGTGGAATTAAAG	(CA)16	55	ROX	127-193	28	
Fp86-2	F: GTAAATAAGCCTCCAAAAGG R: CATGCTTCCTGATTACTTC	(CA)11	55	ROX	140-146	4	
Fp89	F: CTCTGCCCTGAATACTTAC R: GAATCTTGTTTGCATTGGAG	(AT)12	55	ROX	120-126	4	
CI347	F: TGTGTGTGTAAGGTTGCCAAA R: CGTTCTCAACATGCCAGTTT	(TA)13(CA)7	55	FAM	105-125	11	<i>Alcaide et al. 2008</i>
Fnd1.2	F: GCAGTCTTGAGATGGCTTT R: TGAAGTGTGACTCCGCTATGA	(TA)8 (GA)9	55	HEX	147-175	13	<i>Padilla et al. 2009</i>
Fnd1.3	F: GCCTAAGGTTTCCCTCAGCTA R: TCATCAGACTGCAAACTGGA	(AG)5	55	FAM	196-224	12	
Fnd1.4	F: AGCTGAAGCCAACCTGGTAA R: CATGTCCTTGCCTGAGGAAC	(AG)11	55	FAM	237-243	4	
Fnd1.6	F: ATTTGTGGCAAACCAGAGGA R: CCCACATTTTCCAAACAAGG	(GATG)13 N4 (GATG)3 N30 (GA)13	55	ROX	286-384	38	
Fnd1.7	F: TACCGTCCTTGTTCCGGAAGT R: CTACAGTCTGCCCCAAGAA	(CT)10	55	HEX	230-242	7	
Fnd1.8	F: CAGTGACGCCTGAAAGATGA R: GCTTGGAAGTCCTCTGCTG	(TC)12	55	ROX	180-196	8	
Fnd2.1	F: AGTCATGGCTTCCGATCAAG R: TCAGGCAGCCTTATTTTGG	(TG)9	55	ROX	NA	NA	
Fnd2.3	F: CAAGCAGGGTGAAAATCCAT R: GTTTTCCCTCATTGCCTGAA	(AC)12	55	TAMRA	217-255	18	
Fnd2.4	F: ACCACAGGTGCTTTTTCACA R: AAAAGAAATGGTGGCAGGTG	(AT)10 N23 (CA)5 AG (CA)4	55	FAM	165-179	6	
Fnd2.6	F: TCCGGTGTTACATTCCCATT R: AAGCCCCCTTCTACACAGCA	(GT)8	55	HEX	201-239	18	
Fn1-11	F: TTCTATTGTAGGAATCCTGGAAA CTT R: GGCTGTTATTTATTGGAAGAGTG A	(AG)15...((TG) XTC)Y	59	HEX	244-390	35	<i>Ortego et al. 2007</i>

Καθώς ο αριθμός των δειγμάτων που χρησιμοποιήθηκαν διαφέρει μεταξύ των πληθυσμών που αναλύθηκαν, υπολογίστηκε επιπλέον η διορθωμένη τιμή της αλληλικής ποικιλότητας (A_r , Allelic richness), η οποία είναι ανεξάρτητη από το δειγματοληπτικό μέγεθος και βασίζεται στη μέθοδο της αραίωσης (rarefaction), με τη χρήση του προγράμματος FSTAT 2.9.3.2 [27]. Τα γονοτυπικά δεδομένα ελέγχθηκαν για ανισορροπία σύνδεσης (linkage disequilibrium) καθώς και για αποκλίσεις από την ισορροπία Hardy-Weinberg (HWE), σε κάθε γενετικό τόπο και σε κάθε πληθυσμό, με τη χρήση του λογισμικού Genepop 4.2 [28], εφαρμόζοντας τις προτεινόμενες ρυθμίσεις για τις αλυσίδες Markov. Για να διερευνηθεί εάν κάποιος πληθυσμός έχει πρόσφατα διέλθει από στενωπό (bottleneck), πραγματοποιήθηκαν δοκιμασίες Wilcoxon (καθώς ο αριθμός των γενετικών τόπων είναι < 20) με τη χρήση του λογισμικού BOTTLENECK v.1.2 [29]. Ως μοντέλο εξέλιξης μικροδορυφόρων, επιλέχθηκε το μοντέλο των «δύο φάσεων» (Two-phase model, TPM). Καθώς οι μικροδορυφορικοί δείκτες που χρησιμοποιήθηκαν σε αυτή τη μελέτη αποτελούνται από δινουκλεοτιδικές επαναλήψεις οι οποίες τείνουν να ακολουθούν το μοντέλο των «απειρών αλληλομόρφων» (infinite allele model, IAM) [30], το μοντέλο «δύο φάσεων» ρυθμίστηκε ώστε να ακολουθεί κατά 95% το IAM και κατά 5% το μοντέλο των «βαθμιαίων μεταλλάξεων» (SMM -stepwise mutation model) [31]. Επιπρόσθετα πραγματοποιήθηκε η δοκιμασία ποιοτικού ελέγχου παραμόρφωσης των αλληλικών συχνοτήτων [32]. Η παραπάνω δοκιμασία βασίζεται στη γραφική απεικόνιση της κατανομής των αλληλικών συχνοτήτων για το σύνολο των γενετικών τόπων, σε 10 κατηγορίες με διαστήματα της τάξης του 0,1. Στην περίπτωση κατά την οποία ένας πληθυσμός έχει διέλθει πρόσφατα από στενωπό θα παρουσιάσει μια διαφοροποιημένη εικόνα του ιστογράμματος σε σχέση με την αναμενόμενη φυσιολογική (σχήμα L). Τα ιστογράμματα κατασκευάστηκαν στην R 3.2.2 ενώ οι αλληλικές συχνότητες υπολογίστηκαν με το πακέτο της R “Gstudio” [33].

Για τη διερεύνηση της ανιχνεύσιμης γενετικής δομής πραγματοποιήθηκε ανάλυση Μπεϋζιανής ομαδοποίησης στο πρόγραμμα Structure 2.3.4 [34]. Η ανάλυση πραγματοποιήθηκε τόσο για το σύνολο των ατόμων όσο και για το υποσύνολο των ατόμων που προέρχονται από τους πληθυσμούς της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου. Και στις δύο αναλύσεις χρησιμοποιήθηκαν συνδυαστικά τα μοντέλα «ανάμειξης» (admixture model) και των «εξαρτημένων αλληλικών συχνοτήτων» (correlated allele frequencies). Η

περιοχή προέλευσης του κάθε ατόμου ορίστηκε εκ των προτέρων στο μοντέλο ομαδοποίησης [35] καθώς με αυτό τον τρόπο το μοντέλο αφενός παραμένει αμερόληπτο και αφετέρου γίνεται πιο ευαίσθητο στον εντοπισμό της υφιστάμενης γενετικής δομής σε περιπτώσεις χαμηλής γενετικής διαφοροποίησης μεταξύ των πληθυσμών, κάτι που είναι αναμενόμενο στα πουλιά. Η κάθε ανάλυση πραγματοποιήθηκε με 10^6 επαναλήψεις MCMC (MCMC iterations), από τις οποίες οι πρώτες 250000 απορρίφθηκαν ως περίοδος αστάθειας των τιμών πιθανοφάνειας (burn-in period) ενώ η όλη διαδικασία επαναλήφθηκε 20 φορές για κάθε έναν από τους αριθμούς ομάδων K (K=1 έως K=15 για το σύνολο των ατόμων, K=1 έως K=12 για τα άτομα της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου). Τα γραφήματα της ομαδοποίησης των δειγμάτων με βάση τις τιμές του συντελεστή συμμετοχής (q) σε κάθε προτεινόμενη ομάδα K, σχεδιάστηκαν με το λογισμικό Distruct [36]. Η επιλογή του πιο πιθανού αριθμού ομάδων (K) βασίστηκε εκτός από την τιμή εκ των υστέρων πιθανοφάνειας (posterior probability) και στη στατιστική διαδικασία υπολογισμού του δείκτη ΔK. Ο δείκτης αυτός έχει προταθεί [37] ως ένας αμερόληπτος τρόπος επιλογής του αριθμού των ομάδων καθώς λαμβάνει υπόψη όχι μόνο την τιμή πιθανοφάνειας αλλά και τη διακύμανσή της μεταξύ διαδοχικών τιμών του K. Για τον υπολογισμό του ΔK χρησιμοποιήθηκε το διαδικτυακό πρόγραμμα Structure Harvester [38] ενώ παρουσιάζονται όλες οι περιπτώσεις υψηλής πιθανοφάνειας που μπορούν να ερμηνευθούν βιολογικά [39].

Ως μέτρο της μεταξύ των πληθυσμών γενετικής διαφοροποίησης, υπολογίστηκαν οι δείκτες F_{st} μεταξύ όλων των ζευγών πληθυσμών στο λογισμικό Arlequin 3.5.1.3 [40], ενώ η στατιστική τους ισχύ ελέγχθηκε εφαρμόζοντας 10000 αντιμεταθέσεις (permutations). Επιπρόσθετα υπολογίστηκαν οι τιμές του δείκτη D_{est} (Jost's D), μεταξύ όλων των ζευγών πληθυσμών, με το πακέτο "DEMEtics" [41], ενώ τα επίπεδα σημαντικότητας εκτιμήθηκαν με τη διαδικασία bootstrap εφαρμόζοντας 1000 επαναδειγματοληψίες. Ο εν λόγω δείκτης γενετικής διαφοροποίησης έχει βρεθεί πως αποδίδει καλύτερα στις περιπτώσεις όπου χρησιμοποιούνται μικροδορυφορικοί τόποι με διαφορετικό αριθμό αλληλομόρφων [41]. Οι τιμές σημαντικότητας (p-values) διορθώθηκαν και για τους δυο δείκτες με τη μέθοδο B-H [42]. Με τη βοήθεια του λογισμικού IBDWS 3.23 [43] ελέγχθηκε κατά πόσον οι πληθυσμοί του Κιρκινεζιού ακολουθούν το πρότυπο της «απομόνωσης λόγω απόστασης» (Isolation by Distance, IBD), μέσω δοκιμασιών Mantel μεταξύ των πινάκων των γενετικών αποστάσεων

($F_{st}/[1-F_{st}]$) και των μεταξύ τους γεωγραφικών αποστάσεων ($\log km$), με χρήση 30000 τυχαιοποιήσεων. Η ανάλυση έγινε για το σύνολο των δεδομένων και για τους πληθυσμούς της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου.

Τέλος, οι πληθυσμοί της Μεσογείου ομαδοποιήθηκαν σύμφωνα με τα αποτελέσματα του Structure και των δεικτών διαφοροποίησης (F_{st} και D_{est}), και υπολογίστηκε η κατεύθυνση και η έκταση της μεταξύ τους γονιδιακής ροής με τη χρήση της λειτουργίας “divMigrate” [44] στο πακέτο της R “diveRsity” [45]. Η μέθοδος προσφέρει μια σχετική εκτίμηση της γονιδιακής ροής μέσω της κατασκευής ενός γραφήματος όπου οι πληθυσμοί απεικονίζονται ως κόμβοι σε ένα δίκτυο. Το μέγεθος και η ένταση των συνδέσεων μεταξύ των κόμβων-πληθυσμών είναι ανάλογο με το επίπεδο της γονιδιακής ροής μεταξύ τους. Κατά συνέπεια, πληθυσμοί που συνδέονται με υψηλά επίπεδα γονιδιακής ροής απεικονίζονται κοντά στο δισδιάστατο χώρο, δίνοντας έτσι και μια πληροφορία για τη γενετική δομή τους [44]. Η γενετική απόσταση μεταξύ των πληθυσμών υπολογίστηκε με βάση τον δείκτη Nm [46], ενώ η ύπαρξη ασύμμετρης γονιδιακής ροής μεταξύ των πληθυσμών ελέγχθηκε με τη διαδικασία bootstrap εφαρμόζοντας 1000 επαναδειγματοληψίες.

5.3. Αποτελέσματα

5.3.1. Γενετική ποικιλότητα

Όλοι οι μικροδορυφορικοί δείκτες εμφάνισαν υψηλά επίπεδα πολυμορφισμών σε όλους τους πληθυσμούς, με τον αριθμό αλληλομόρφων / γενετικό τόπο να κυμαίνεται από τέσσερα (γενετικοί τόποι Fnd1.4, Fr86-2, Fr89) έως 38 (Fnd1.6, βλ. Πίνακα 5.1). Παρότι δεν εντοπίστηκαν σημαντικές διαφορές στη διορθωμένη αλληλική ποικιλότητα (A_r) μεταξύ των αναπαραγωγικών πληθυσμών, οι δύο νησιωτικοί πληθυσμοί της Κροατίας και της Λήμνου εμφάνισαν τις χαμηλότερες τιμές. Οι τιμές της μέσης παρατηρούμενης (H_o) και της μέσης αναμενόμενης (H_e) ετεροζυγωτίας ήταν παρόμοιες ενώ ο συντελεστής ενδογαμίας (F) ήταν χαμηλός σε όλους τους πληθυσμούς (Πίνακας 5.2). Ιδιωτικά αλληλόμορφα εντοπίστηκαν σε χαμηλή συχνότητα σε όλους τους αναπαραγωγικούς πληθυσμούς με εξαίρεση εκείνους της Κροατίας (CRO), της Κομοτηνής (KAL) και των Τρικάλων (TRI). Αποκλίσεις από την ισορροπία Hardy-Weinberg παρατηρήθηκαν σε τρεις πληθυσμούς (CRO, ISR, MON), για δύο, έναν και τρεις γενετικούς τόπους αντίστοιχα. Καθώς οι παραπάνω γενετικοί τόποι δεν εμφάνισαν συστηματική απόκλιση από την ισορροπία στο σύνολο των πληθυσμών, συμπεριλήφθηκαν στις περαιτέρω αναλύσεις. Παράλληλα, η ανάλυση για την ύπαρξη ανισορροπίας σύνδεσης προέβη αρνητική για όλα τα ζεύγη γενετικών τόπων στο σύνολο των πληθυσμών. Σύμφωνα με τις δοκιμασίες Wilcoxon για τη διερεύνηση στενωπών, οι πληθυσμοί της Σικελίας (SIC), του Αργινίου (LES), της Λήμνου (LIM) και του Ισραήλ (ISR) βρέθηκαν να είναι ύποπτοι για ενδεχόμενη πρόσφατη διέλευση από στενωπό (Πίνακας 5.3). Αντιθέτως, ο ποιοτικός έλεγχος της κατανομής των συχνοτήτων δεν υποστηρίζει το παραπάνω αποτέλεσμα, καθώς τα ιστογράμματα έδειξαν φυσιολογική εικόνα σχήματος L. Ωστόσο, με τη χρήση αυτής της μεθόδου παρατηρήθηκε η εγκαθίδρυση ενός αλληλομόρφου (allele fixation) εντός του πληθυσμού της Κροατίας (Εικόνα 5.2).

Πίνακας 5.2: Δείκτες γενετικής ποικιλότητας και τυπικά σφάλματα (σε παρένθεση). n: αριθμός δειγμάτων, A: αλληλική ποικιλότητα, Ar: διορθωμένη αλληλική ποικιλότητα, Ho: παρατηρούμενη ετεροζυγωτία, He: αναμενόμενη ετεροζυγωτία, P: αριθμός ιδιωτικών αλληλομόρφων, Fis: συντελεστής ενδογαμίας.

Κωδικός	Περιοχή	n	A	Ar	Ho	He	P	Fis
SES	Ανδαλουσία	19	7,1 (0,9)	5,4 (0,6)	0,635 (0,037)	0,696 (0,037)	1	0,082 (0,041)
ES/BG	Εξτρεμαδούρα	25	8,3 (1,3)	5,6 (0,7)	0,674 (0,040)	0,699 (0,037)	6	0,029 (0,037)
APU	Απούλια	44	9,4 (1,5)	5,5 (0,6)	0,669 (0,038)	0,707 (0,036)	3	0,053 (0,025)
SIC	Σικελία	12	5,9 (0,8)	5,1 (0,6)	0,682 (0,038)	0,667 (0,041)	2	-0,045 (0,045)
CRO	Κροατία	14	5,6 (0,6)	4,7 (0,5)	0,654 (0,048)	0,650 (0,048)	0	-0,023 (0,043)
GIA	Ιωάννινα	24	7,6 (1,1)	5,2 (0,6)	0,634 (0,051)	0,654 (0,048)	2	0,036 (0,031)
LES	Αγρίνιο	16	6,7 (0,8)	5,4 (0,6)	0,603 (0,058)	0,684 (0,042)	2	0,136 (0,047)
TRI	Τρίκαλα	20	7,6 (1,3)	5,5 (0,7)	0,626 (0,056)	0,680 (0,046)	0	0,087 (0,046)
LAR	Λάρισα	20	7,4 (1,1)	5,4 (0,6)	0,669 (0,053)	0,680 (0,044)	1	0,024 (0,045)
VOL	Βόλος	20	7,6 (1,2)	5,5 (0,7)	0,678 (0,051)	0,662 (0,048)	1	-0,027 (0,035)
KIL	Κιλκίς	13	6,4 (0,9)	5,3 (0,7)	0,621 (0,062)	0,661 (0,048)	1	0,067 (0,064)
KAL	Κομοτηνή	20	7,1 (1,077)	5,3 (0,6)	0,689 (0,053)	0,677 (0,046)	0	-0,019 (0,040)
LIM	Λήμνος	11	5,1 (0,6)	4,8 (0,5)	0,661 (0,060)	0,667 (0,041)	1	0,024 (0,060)
ISR	Ισραήλ	20	7,3 (1,1)	5,5 (0,7)	0,619 (0,062)	0,682 (0,042)	5	0,124 (0,055)
MON	Μογγολία	17	7,2 (1,0)	5,4 (0,6)	0,585 (0,057)	0,655 (0,049)	10	0,155 (0,046)

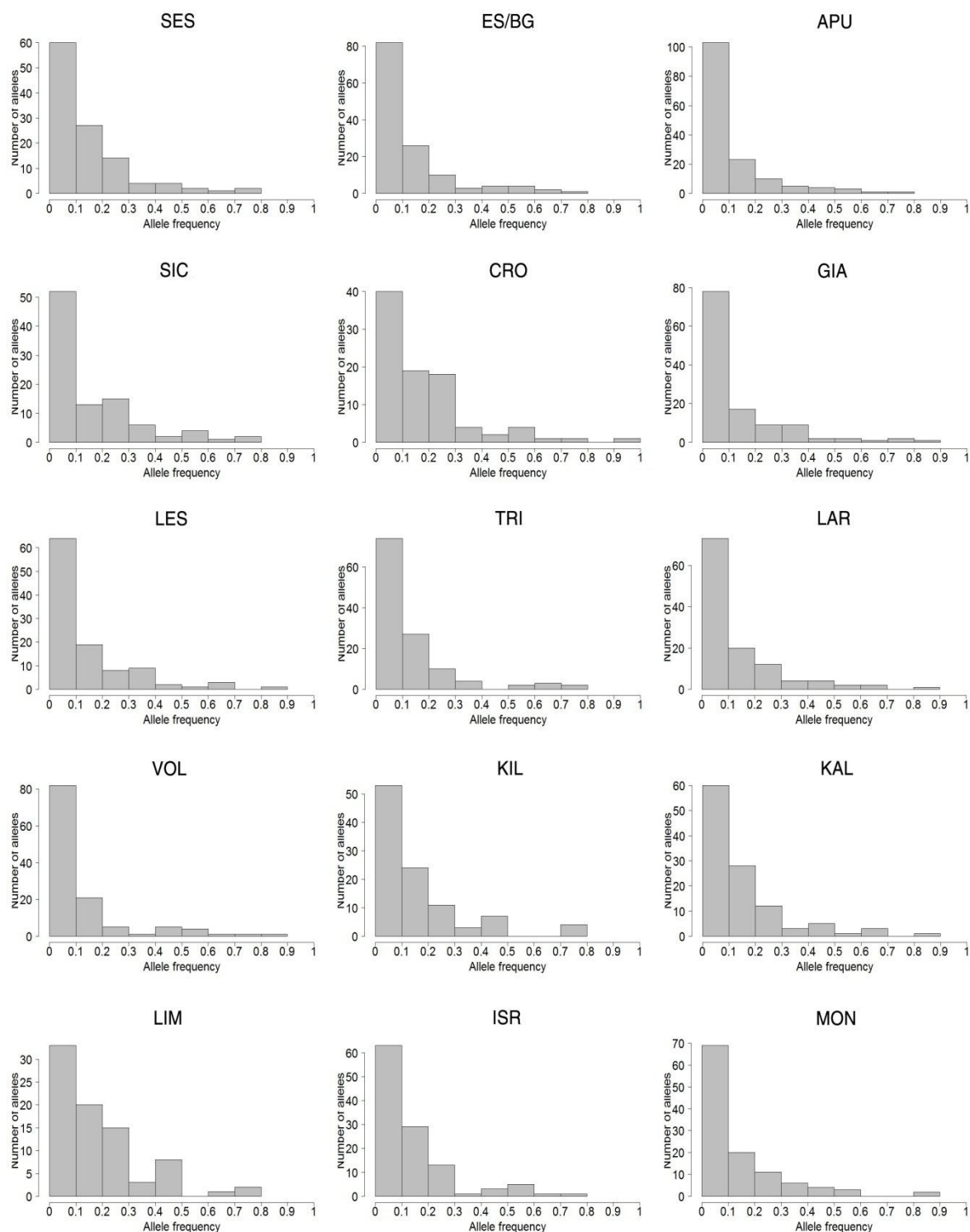
5.3.2. Γενετική δομή πληθυσμών

Τα αποτελέσματα της ανάλυσης με το πρόγραμμα Structure υποδεικνύουν την ύπαρξη σημαντικής γενετικής δομής στο είδος. Η ομαδοποίηση των πληθυσμών σε γονιδιακές δεξαμενές ήταν συνεπής τόσο για το σύνολο των ατόμων όσο και για τα άτομα από την κεντρική και την ανατολική Μεσόγειο. Για το σύνολο των ατόμων, ο δείκτης ΔΚ υπέδειξε την ύπαρξη δύο γενετικών ομάδων (K=2) σε αντίθεση με την τιμή της μέγιστης πιθανοφάνειας

Πίνακας 5.3: Αποτελέσματα των δοκιμασιών Wilcoxon για την ανίχνευση πρόσφατων στενωπών στους αναπαραγωγικούς πληθυσμούς του Κιρκινεζιού. Η ανάλυση βασίστηκε στο μοντέλο των «δύο φάσεων» (TPM: 95% IAM και 5% SMM). Οι τιμές σημαντικότητας $p < 0,05$ (δίνονται με έντονη γραφή) υποδεικνύουν διέλευση των αντίστοιχων πληθυσμών από πρόσφατη στενωπό.

Κωδικός	Περιοχή	p (TPM)	Κατανομή αλληλικών συχνοτήτων
SES	Ανδαλουσία	0,113	Σχήμα-L
ES/BG	Εξτρεμαδούρα	0,097	Σχήμα -L
APU	Απούλια	0,137	Σχήμα -L
SIC	Σικελία	0,006	Σχήμα -L
CRO	Κροατία	0,137	Σχήμα -L
GIA	Ιωάννινα	0,316	Σχήμα -L
LES	Αγρίνιο	0,039	Σχήμα -L
TRI	Τρίκαλα	0,096	Σχήμα -L
LAR	Λάρισα	0,078	Σχήμα -L
VOL	Βόλος	0,148	Σχήμα -L
KIL	Κιλκίς	0,052	Σχήμα -L
KAL	Κομοτηνή	0,105	Σχήμα -L
LIM	Λήμνος	0,004	Σχήμα -L
ISR	Ισραήλ	0,005	Σχήμα -L
MON	Μογγολία	0,231	Σχήμα -L

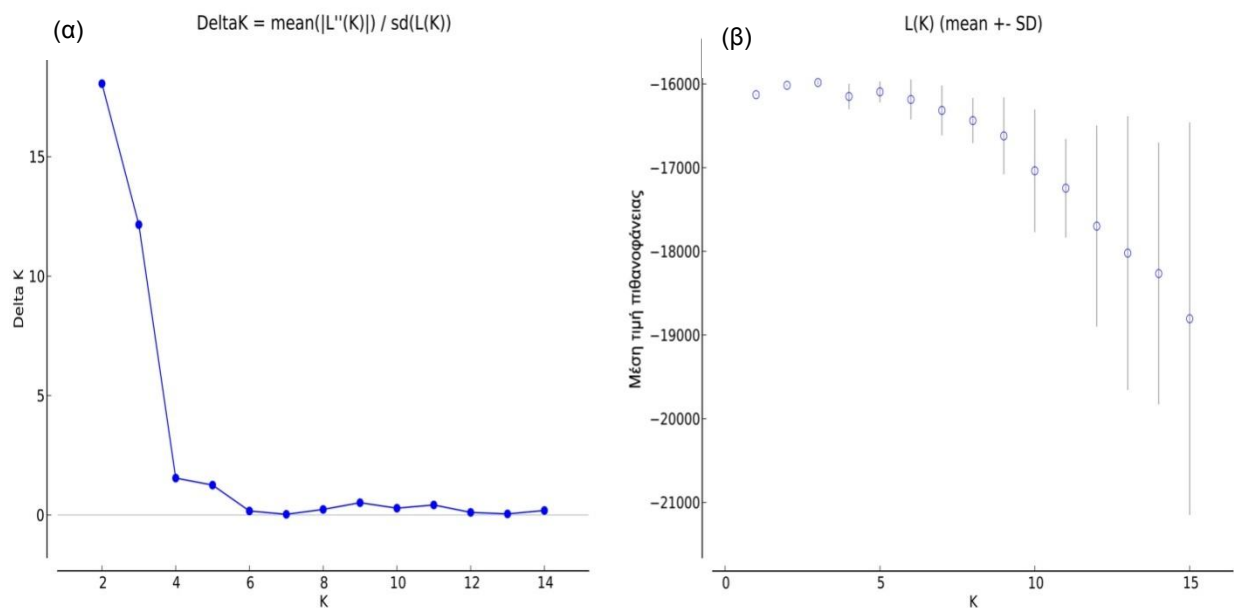
που υπέδειξε τρεις ($K=3$) (Πίνακας 5.4, Εικόνα 5.3). Για $K=2$ το μοντέλο ανάμειξης υπέδειξε δυο «γονιδιακές δεξαμενές», όπου όλοι οι ευρωπαϊκοί πληθυσμοί -πλην της Λήμνου- να ομαδοποιούνται στη μία, ενώ η Λήμνος ομαδοποιείται μαζί με τη Μογγολία σε μια ασιατική/ανατολική ομάδα (Εικόνα 5.4). Αυτή η ασιατική γονιδιακή δεξαμενή φαίνεται να αντιπροσωπεύεται σε όλους τους πληθυσμούς από τη Μογγολία έως την κεντρική Ελλάδα, ενώ απουσιάζει πλήρως από τους υπόλοιπους ευρωπαϊκούς πληθυσμούς. Τα άτομα από το Ισραήλ, φαίνεται να έχουν στοιχεία και από τις δύο παραπάνω δεξαμενές. Για $K=3$, τα άτομα των πληθυσμών της Αδριατικής (Κροατία, Απούλια και Σικελία) δημιουργούν μια κοινή ομάδα ενώ ο πληθυσμός του Ισραήλ συνεχίζει να εμφανίζει μεικτή καταγωγή. Τέλος για $K=5$ τα άτομα της Λήμνου διαχωρίζονται από αυτά της Μογγολίας ενώ τα άτομα από τη δυτική Ελλάδα (Ιωάννινα και Αγρίνιο) ομαδοποιούνται μαζί. Οι αναπαραγωγικοί υποπληθυσμοί της Ισπανίας και της Θεσσαλίας δεν φαίνεται να διαφοροποιούνται εμφανίζοντας πανομοιότυπα ποσοστά συμμετοχής (q) σε όλες τις «γονιδιακές δεξαμενές» (Εικόνα 5.4).



Εικόνα 5.2: Ποιοτικός έλεγχος της κατανομής των αλληλικών συχνοτήτων σε 15 αναπαραγωγικούς πληθυσμούς του Κιρκινεζιού. Ο πληθυσμός της Κροατίας (CRO) είναι ο μόνος στον οποίο παρατηρείται συχνότητα αλληλομόρφου στην κατηγορία 0,9-1, ενδεικτικό της εγκαθίδρυσης αλληλομόρφου (allele fixation). Οι συντομογραφίες των πληθυσμών αντιστοιχούν στους κωδικούς του πίνακα 5.2.

Πίνακας 5.4: Μέσες τιμές πιθανοφάνειας (MeanLnPK) και ΔΚ μετά από 20 επαναληπτικές αναλύσεις για κάθε υποψήφιο αριθμό γενετικών ομάδων (K) και για όλους τους πληθυσμούς. StdevLnPK: η τυπική απόκλιση της μέσης τιμής. Με έντονη γραφή επισημαίνονται οι υψηλότερες τιμές.

K	Επαναλήψεις	MeanLnP(K)	StdevLnP(K)	Delta K
1	20	-16128,13	0,54	NA
2	20	-16016,10	4,38	18,06
3	20	-15983,14	16,38	12,16
4	20	-16149,40	143,04	1,55
5	20	-16094,36	116,67	1,25
6	20	-16185,59	230,66	0,17
7	20	-16315,99	289,09	0,03
8	20	-16437,64	261,98	0,23
9	20	-16620,76	451,11	0,51
10	20	-17037,07	724,61	0,28
11	20	-17245,22	581,23	0,42
12	20	-17698,90	1193,25	0,11
13	20	-18020,71	1627,52	0,04
14	20	-18265,28	1555,70	0,19
15	20	-18805,89	2337,11	NA



Εικόνα 5.3: Αποτελέσματα της Μπεϋζιανής ανάλυσης ομαδοποίησης για το σύνολο των ατόμων όλων των πληθυσμών. (α) Οι τιμές του δείκτη ΔΚ για κάθε υποψήφιο αριθμό γενετικών ομάδων (η τιμή K=2 προκρίνεται ως η πιο πιθανή περίπτωση). (β) Μέση τιμή πιθανοφάνειας για 20 επαναλήψεις και για κάθε υποψήφιο αριθμό γενετικών ομάδων.

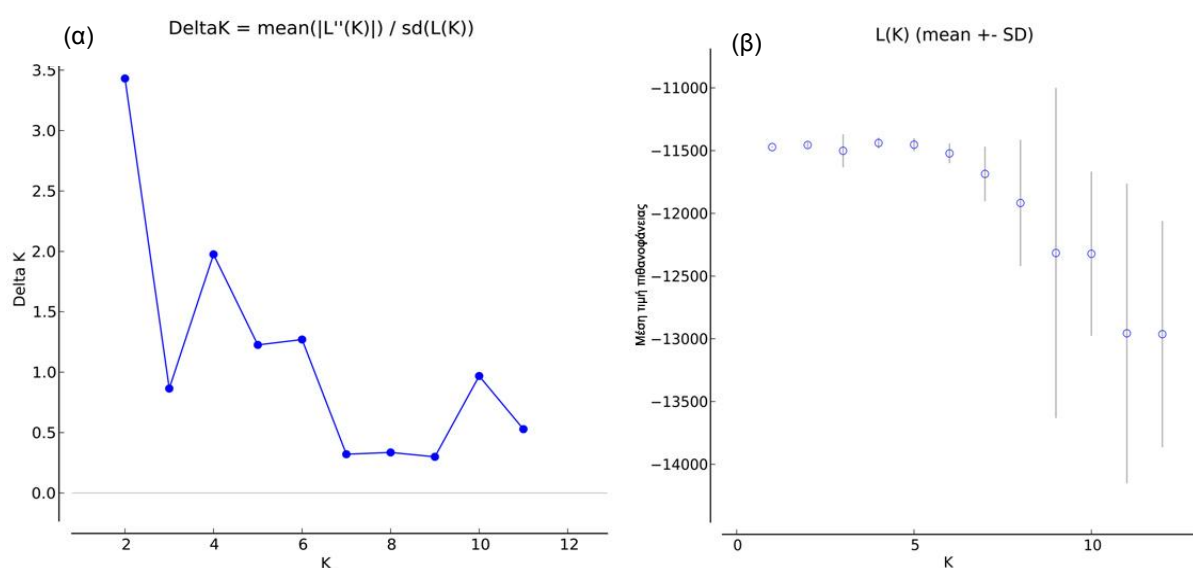


Εικόνα 5.4: Ιστογράμματα των ποσοστών συμμετοχής (q) για κάθε εκτιμώμενο K . Κάθε στήλη αντιπροσωπεύει ένα άτομο ενώ με μαύρες γραμμές διαχωρίζονται οι πληθυσμοί. Τα επάνω τρία ιστογράμματα προέκυψαν από τα αποτελέσματα ομαδοποίησης ($K=2,3,5$) για το σύνολο των ατόμων από όλους τους πληθυσμούς, ενώ τα κάτω προέκυψαν από τα αποτελέσματα ομαδοποίησης ($K=2,4,5$) για το υποσύνολο των ατόμων από τους πληθυσμούς της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου.

Η ανάλυση του υποσυνόλου των ατόμων από τους πληθυσμούς της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου, υπέδειξε ως πιθανότερη την ύπαρξη δύο γενετικών ομάδων με βάση το δείκτη ΔK ($K=2$) και τεσσάρων με βάση τη μέγιστη τιμή πιθανοφάνειας ($K=4$) (Πίνακας 5.5, Εικόνα 5.5). Ωστόσο, η προτεινόμενη πληθυσμιακή δομή ήταν συνεπής με την προηγούμενη ανάλυση: τα άτομα που προέρχονται από τους πληθυσμούς της Κροατίας και της Λήμνου οργανώνονται σε δύο διακριτές γενετικές ομάδες όπως επίσης και τα άτομα των πληθυσμών της δυτικής Ελλάδας. Για $K=5$ τα άτομα της Σικελίας σχηματίζουν μια επιπλέον διακριτή γενετική ομάδα. Και σε αυτή την ανάλυση φαίνεται ότι δεν υπάρχει περαιτέρω γενετική διάρθρωση στον κεντρικό πληθυσμό της Θεσσαλίας (Εικόνα 5.4).

Πίνακας 5.5: Μέσες τιμές πιθανοφάνειας (MeanLnPK) και ΔK μετά από 20 επαναληπτικές αναλύσεις για κάθε υποψήφιο αριθμό γενετικών ομάδων (K) για το υποσύνολο των ατόμων από τους πληθυσμούς της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου. StdevLnP(K): η τυπική απόκλιση της μέσης τιμής. Με έντονη γραφή επισημαίνονται οι υψηλότερες τιμές.

K	Επαναλήψεις	MeanLnP(K)	StdevLnP(K)	Delta K
1	20	-11472.12	0.41	NA
2	20	-11455.46	18.39	3.43
3	20	-11501.90	126.00	0.86
4	20	-11439.44	38.37	1.97
5	20	-11452.79	45.93	1.22
6	20	-11522.43	73.87	1.26
7	20	-11685.88	211.84	0.32
8	20	-11917.28	497.74	0.33
9	20	-12315.70	1309.96	0.29
10	20	-12321.92	649.42	0.96
11	20	-12956.77	1189.40	0.52
12	20	-12963.47	897.04	NA

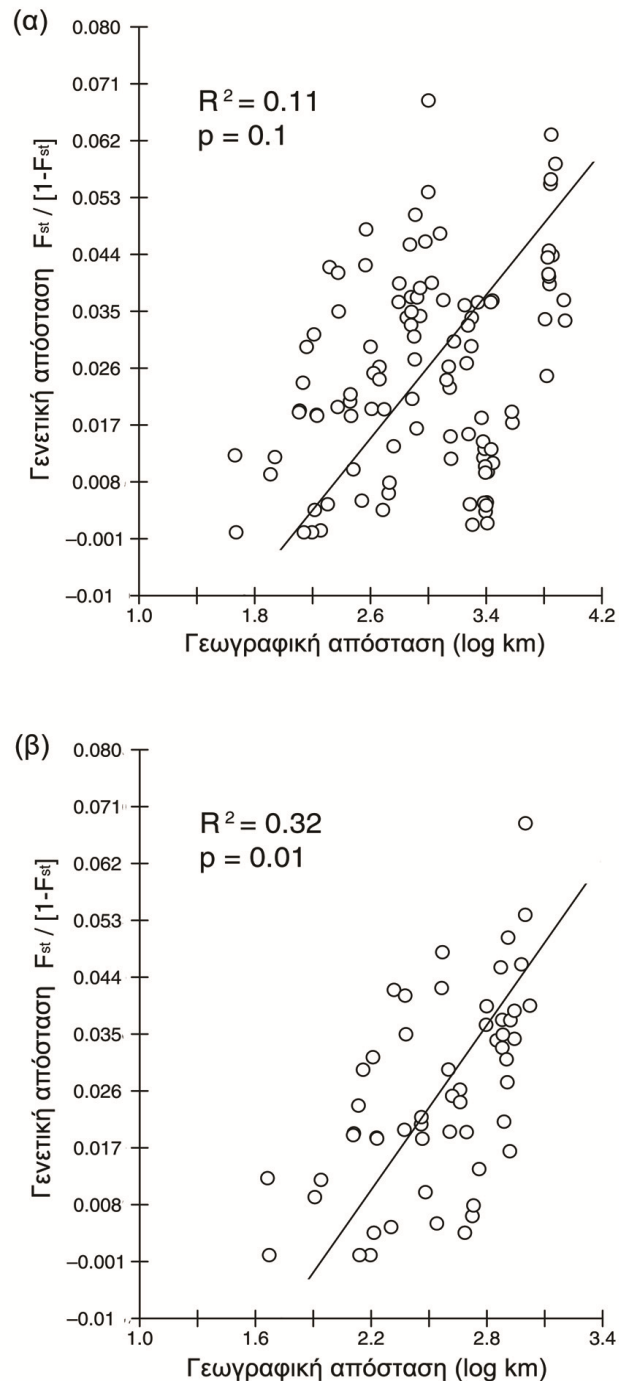


Εικόνα 5.5: Αποτελέσματα της Μπεϋζιανής ανάλυσης ομαδοποίησης για το υποσύνολο των ατόμων από τους πληθυσμούς της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου. (α) Οι τιμές του δείκτη ΔK για κάθε υποψήφιο αριθμό γενετικών ομάδων (η τιμή K=2 προκρίνεται ως η πιο πιθανή περίπτωση και ακολουθεί η τιμή K=4). (β) Μέση τιμή πιθανοφάνειας για 20 επαναλήψεις και για κάθε υποψήφιο αριθμό γενετικών ομάδων.

Οι τιμές των δεικτών F_{st} και D_{est} για κάθε ζεύγος πληθυσμών, παρουσίασαν υψηλή συσχέτιση μεταξύ τους (Pearson's correlation: $r = 0,94$, $p < 0,001$) και ουσιαστικά ενισχύουν τις ομαδοποιήσεις από την ανάλυση του Structure. Οι τιμές των δεικτών διαφοροποίησης βρέθηκαν χαμηλές αλλά στατιστικά σημαντικές, στην πλειονότητα των περιπτώσεων (Πίνακας 5.6), και κυμάνθηκαν από 0 έως 6% (F_{st}) και από 0 έως 18% (D_{est}). Καμία διαφοροποίηση δεν βρέθηκε μεταξύ των πληθυσμών εντός των περιοχών όπου το είδος εμφανίζει συνεχή κατανομή (υποπληθυσμοί της Ισπανίας και της Θεσσαλίας), όπως και μεταξύ του πληθυσμού του Κιλκίς και της Θεσσαλίας. Σχετικά χαμηλή διαφοροποίηση παρατηρήθηκε μεταξύ των κύριων (κεντρικών, core) πληθυσμών της Ευρώπης (Ισπανία, Απούλια και Θεσσαλία). Αντιθέτως, οι πληθυσμοί της Μογγολίας και του Ισραήλ εμφανίζονται ως οι πλέον διαφοροποιημένοι σε σχέση με τους υπόλοιπους, όπως επίσης και οι μικροί περιφερειακοί πληθυσμοί της Μεσογείου. Χαρακτηριστικό παράδειγμα είναι οι δύο νησιωτικοί πληθυσμοί της Κροατίας και της Λήμνου, όπου παρατηρήθηκαν οι υψηλότερες τιμές διαφοροποίησης (D_{est}) σε σχέση με όλους τους άλλους πληθυσμούς (Πίνακας 5.6). Τα αποτελέσματα των ελέγχων Mantel για το σύνολο των πληθυσμών, έδειξαν ότι οι πληθυσμοί του είδους δεν φαίνεται να ακολουθούν το πρότυπο της απομόνωσης λόγω απόστασης (IBD, $r = 0,33$, $p = 0,1$, Εικόνα 5.6α). Αντίθετα, στην περίπτωση των πληθυσμών της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου βρέθηκε σημαντική συσχέτιση των γεωγραφικών και γενετικών αποστάσεων ($r = 0,57$, $p = 0,01$, Εικόνα 5.6β).

Λόγω της απουσίας περαιτέρω γενετικής διάρθρωσης των πληθυσμών της Θεσσαλίας και του Κιλκίς, τα άτομα των παραπάνω πληθυσμών ομαδοποιήθηκαν (CGR) ώστε να εκτιμηθούν τα δίκτυα γονιδιακής ροής μεταξύ των πληθυσμών της Μεσογείου. Η αποτύπωση του δικτύου (Εικόνα 5.7) αντικατοπτρίζει τα αποτελέσματα των προηγούμενων αναλύσεων, με τους κεντρικούς πληθυσμούς της μελέτης (APU, CGR) να τοποθετούνται κοντά στον δισδιάστατο χώρο, γεγονός που υποδηλώνει υψηλά επίπεδα γονιδιακής ροής και σχετικά χαμηλή διαφοροποίηση μεταξύ τους. Οι πληθυσμοί των Ιωαννίνων (GIA) και της Κομοτηνής (KAL) εμφανίζουν υψηλά επίπεδα γονιδιακής ροής με τους κεντρικούς πληθυσμούς, ενώ όλοι οι υπόλοιποι περιφερειακοί πληθυσμοί φαίνεται να έχουν περιορισμένη ανταλλαγή γονιδίων με τους υπόλοιπους. Θα πρέπει να σημειωθεί ότι ως γενικό πρότυπο, άτομα από τους περιφερειακούς πληθυσμούς φαίνεται να τροφοδοτούν με επικοινωνίες μόνο τους κεντρικούς

πληθυσμούς ενώ διακρίνεται ένας σχετικά υψηλός βαθμός απομόνωσης μεταξύ τους (βλ. αστεροειδές δίκτυο στην Εικόνα 5.7). Παρόλα αυτά δεν εντοπίστηκε στατιστικά σημαντική ασύμμετρη γονιδιακή ροή μεταξύ κανενός ζεύγους πληθυσμών.

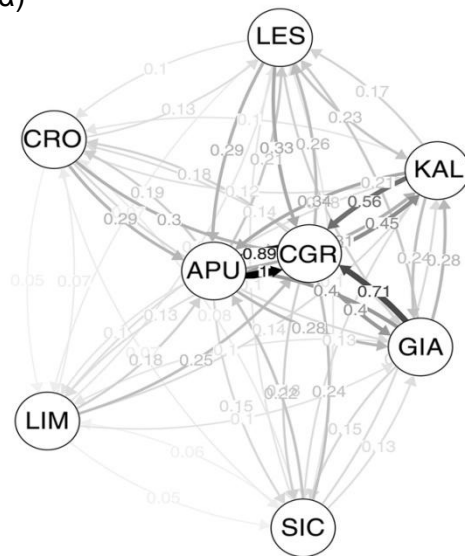


Εικόνα 5.6: Συσχέτιση των γενετικών και των γεωγραφικών αποστάσεων για (α) όλα τα ζεύγη πληθυσμών της μελέτης και (β) για τα ζεύγη πληθυσμών της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου.

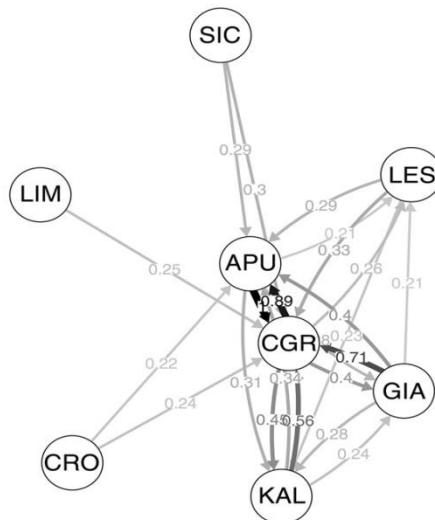
Πίνακας 5.6: Τιμές D_{est} (άνω τριγωνικός πίνακας) και F_{st} (κάτω τριγωνικός πίνακας) ανά ζεύγος πληθυσμών. Με έντονη γραφή δίνονται οι στατιστικά σημαντικές τιμές μετά τη διορθωμένη τιμή σημαντικότητας με τη μέθοδο B-H ($p < 0,039$). Οι συντομογραφίες των πληθυσμών αντιστοιχούν στους κωδικούς του πίνακα 5.2.

	SES	ES/BG	APU	SIC	CRO	GIA	LES	TRI	LAR	VOL	KIL	KAL	LIM	ISR	MON
SES	-	0,018	0,038	0,099	0,132	0,048	0,053	0,014	0,030	0,053	0,016	0,027	0,147	0,059	0,093
ES/BG	0,000	-	0,035	0,096	0,138	0,056	0,049	0,015	0,046	0,003	0,029	0,041	0,160	0,069	0,126
APU	0,001	0,004	-	0,100	0,103	0,076	0,072	0,014	0,021	0,041	0,030	0,052	0,143	0,054	0,121
SIC	0,026	0,035	0,029	-	0,167	0,105	0,128	0,111	0,099	0,108	0,069	0,096	0,175	0,115	0,183
CRO	0,033	0,032	0,026	0,048	-	0,152	0,117	0,101	0,112	0,146	0,117	0,130	0,191	0,117	0,168
GIA	0,012	0,018	0,019	0,035	0,044	-	0,077	0,027	0,078	0,065	0,026	0,054	0,143	0,088	0,151
LES	0,013	0,014	0,019	0,038	0,033	0,029	-	0,065	0,084	0,072	0,050	0,067	0,183	0,074	0,158
TRI	0,003	0,005	0,004	0,033	0,027	0,009	0,023	-	0,000	0,035	0,000	0,000	0,100	0,030	0,110
LAR	0,005	0,010	0,006	0,032	0,036	0,019	0,030	0,000	-	0,027	0,005	0,028	0,153	0,064	0,112
VOL	0,010	0,004	0,013	0,030	0,037	0,018	0,018	0,012	0,012	-	0,015	0,047	0,132	0,080	0,121
KIL	0,001	0,009	0,008	0,016	0,034	0,004	0,018	0,000	0,000	0,004	-	0,037	0,136	0,020	0,095
KAL	0,011	0,013	0,021	0,038	0,044	0,025	0,024	0,005	0,010	0,021	0,019	-	0,092	0,088	0,085
LIM	0,035	0,035	0,036	0,051	0,064	0,041	0,046	0,020	0,034	0,040	0,039	0,019	-	0,152	0,143
ISR	0,017	0,019	0,015	0,029	0,035	0,029	0,022	0,015	0,026	0,024	0,012	0,035	0,045	-	0,094
MON	0,032	0,035	0,042	0,055	0,060	0,052	0,053	0,038	0,039	0,043	0,039	0,024	0,042	0,033	-

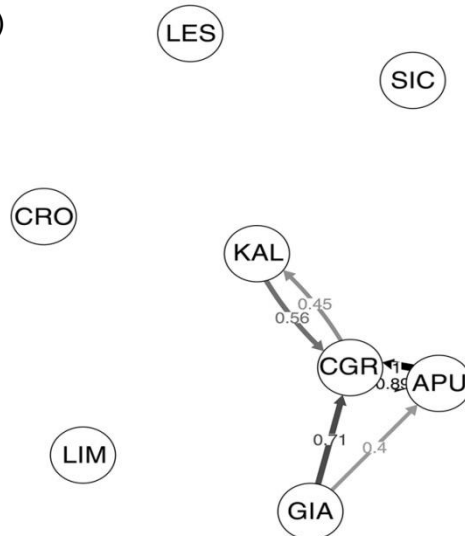
(α)



(β)



(γ)



Εικόνα 5.7: Δίκτυο σχετικής γονιδιακής ροής μεταξύ των πληθυσμών της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου. (α) όλες οι τιμές σχετικής ροής (β) τιμές > 0,2 (γ) υψηλές τιμές σχετικής ροής > 0,4. Η ένταση της σκίασης και το πάχος των γραμμών σύνδεσης αυξάνουν σε συνθήκες αυξημένης γονιδιακής ροής.

5.4. Συζήτηση

Τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης, με βάση γονοτυπικά δεδομένα πολλαπλών μικροδορυφορικών γενετικών τόπων, δείχνουν πως οι πληθυσμοί του είδους συγκροτούν δύο κύριες γονιδιακές δεξαμενές με σαφείς γεωγραφικές κατανομές. Η πρώτη περιλαμβάνει τα άτομα των ευρωπαϊκών πληθυσμών ενώ η δεύτερη εμφανίζει ασιατική κατανομή περιλαμβάνοντας κατά κανόνα τα άτομα από τη Μογγολία. Ιδιαίτερο ενδιαφέρον παρουσιάζει ο –γεωγραφικά ενδιάμεσος– πληθυσμός από το Ισραήλ, στον οποίο αντιπροσωπεύονται και οι δύο γονιδιακές δεξαμενές. Το παραπάνω φυλογεωγραφικό πρότυπο συμφωνεί και υποστηρίζει περαιτέρω τα αποτελέσματα παλαιότερης μελέτης [10], η οποία με βάση αλληλουχίες του μιτοχονδριακού γονιδίου του κυτοχρώματος b έδειξε σαφή διαφοροποίηση μεταξύ των ευρωπαϊκών και των ασιατικών πληθυσμών, ενώ ο πληθυσμός του Ισραήλ φαίνεται γενετικά αναμειγμένος φέροντας απλότυπους και των δυο γεωγραφικών περιοχών. Μια πρόσφατη ενδιαφέρουσα μελέτη [47] αποκάλυψε επιπλέον σημαντικές φαινοτυπικές διαφορές μεταξύ των ευρωπαϊκών και των ασιατικών πληθυσμών, ενώ τα άτομα από τη Μέση Ανατολή (συμπεριλαμβανομένου του Ισραήλ) επιδεικνύουν ενδιάμεση μορφολογία πτερώματος. Σύμφωνα με τα παραπάνω, το Ισραήλ, λόγω της γεωγραφικής του θέσης στη συμβολή δύο κύριων μεταναστευτικών διαδρόμων, φαίνεται πως δέχεται πουλιά από διαφορετικούς πληθυσμούς (τόσο ευρωπαϊκούς όσο και ασιατικούς) τα οποία επιλέγουν να αναπαραχθούν εκεί. Τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης έδειξαν πως στην ασιατική γονιδιακή δεξαμενή συμπεριλαμβάνονται και τα άτομα από τη Λήμνο, ενώ αυτή εκτείνεται δυτικότερα με μικρότερη αντιπροσώπευση στους πληθυσμούς της κεντρικής Ελλάδας. Αυτό υποδηλώνει ενδεχομένως την ενσωμάτωση ασιατικών Κιρκινεζιών στους ελληνικούς πληθυσμούς, ως αποτέλεσμα διασποράς ατόμων από τους πληθυσμούς της Μικράς Ασίας προς τη δύση. Ωστόσο, για να ελεγχθεί η εγκυρότητα της παραπάνω υπόθεσης, κρίνεται απαραίτητη η ανάλυση επιπλέον δειγμάτων από ενδιάμεσες γεωγραφικά περιοχές, όπως η Τουρκία και η Μέση Ανατολή.

Όσον αφορά στους μεγάλους κεντρικούς πληθυσμούς του είδους στην Ευρώπη (Ισπανία, περιοχή Απούλια της Ιταλίας και Θεσσαλία) βρέθηκαν να διαφοροποιούνται ελάχιστα μεταξύ τους σύμφωνα με τον δείκτη F_{st} , κάτι που είχε προταθεί και στο παρελθόν από Ισπανούς

ερευνητές [13]. Ωστόσο αυτό δεν θα πρέπει να θεωρηθεί ένδειξη για έναν παμμικτικό ευρωπαϊκό πληθυσμό καθώς η ανίχνευση μεγάλου αριθμού ιδιωτικών αλληλομόρφων σε καθέναν από αυτούς υποδεικνύει περιορισμένη γονιδιακή ροή μεταξύ τους. Η χαμηλή αυτή γενετική διαφοροποίηση ενδέχεται να οφείλεται στα χαρακτηριστικά και τις ιδιότητες του εν λόγω δείκτη. Συχνά ο δείκτης F_{st} δεν μπορεί να αποδώσει την πραγματική διαφοροποίηση στις περιπτώσεις πληθυσμών που έχουν σπάνια αλληλόμορφα, υψηλή γενετική ποικιλότητα και παρόμοιες αλληλικές συχνότητες [48-50]. Αντίθετα, ο δείκτης D_{est} εμφάνισε συγκριτικά υψηλότερες τιμές διαφοροποίησης μεταξύ των πληθυσμών, συμπεριλαμβανομένων και των κεντρικών (Ισπανία, Απούλια). Στην περιοχή της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου, όλοι οι πληθυσμοί εμφανίζονται να διαφοροποιούνται σημαντικά μεταξύ τους ακολουθώντας μάλιστα το πρότυπο της «απομόνωσης λόγω απόστασης» (IBD). Στο σημείο αυτό θα πρέπει να επισημανθεί πως η Μπεϋζιανή ανάλυση ομαδοποίησης με το πρόγραμμα Structure έχει βρεθεί συχνά να υπερεκτιμά την υφιστάμενη γενετική δομή σε σύνολα δεδομένων που ακολουθούν το παραπάνω πρότυπο διαφοροποίησης [51]. Συνεπώς, η ύπαρξη αυτού του προτύπου διαφοροποίησης μπορεί να ερμηνεύσει το μεγάλο αριθμό γενετικών ομάδων που προτείνονται για την περιοχή της Μεσογείου (Εικόνα 5.4). Τέτοιες συσχετίσεις μεταξύ των γενετικών και των γεωγραφικών αποστάσεων έχουν βρεθεί για το είδος, τόσο σε μικρή [12] όσο και σε μεγάλη [14] χωρική κλίμακα, και είναι πιθανόν να οφείλονται στην εξαρτώμενη-από-την-απόσταση συμπεριφορά διασποράς του Κιρκινεζιού [18, 52]. Παρότι η ύπαρξη επαρκούς γονιδιακής ροής μεταξύ των πληθυσμών, σε συνδυασμό με το μεγάλο δραστικό μέγεθός τους είναι παράγοντες ικανοί να αποτρέψουν τη γενετική τους υποβάθμιση λόγω της δράσης της γενετικής παρέκκλισης, κάτι τέτοιο φαίνεται να ισχύει μερικώς στην παρούσα μελέτη. Παρόλο που έχουν καταγραφεί κινήσεις διασποράς στην κεντρική και την ανατολική Μεσόγειο, ικανές να διευκολύνουν τη γονιδιακή ροή μεταξύ των πληθυσμών [19] (βλ. Κεφάλαιο 3), οι κινήσεις αυτές αφορούν σε παλαιότερη χρονική περίοδο, στη δεκαετία του '50, όταν το είδος εμφάνιζε συνεχή κατανομή στην περιοχή. Πλέον, η μειωμένη διασπορά λόγω της κατακερματισμένης κατανομής του είδους, σε συνδυασμό με τον υψηλό βαθμό φιλοπατρίας και τη σχετικά μικρή διάρκεια γενιάς του (μέση διάρκεια ζωής 4-6 χρόνια, [53, 54]), μπορεί να έχει οδηγήσει στην ολοένα και συχνότερη επιστροφή των πουλιών (individual turnover) στις αναπαραγωγικές τους αποικίες προκαλώντας κατ' αυτόν τον τρόπο σχετικά

γρήγορες αλλαγές στις συχνότητες των αλληλομόρφων και συνεπώς στην παρατηρούμενη γενετική δομή των πληθυσμών.

Τέσσερεις από τους πληθυσμούς που συμπεριλήφθηκαν στην παρούσα έρευνα βρέθηκαν να εμφανίζουν ενδείξεις πρόσφατης διέλευσης από στενωπό, ενδεχομένως ως αποτέλεσμα της μεγάλης τοπικής μείωσης των πληθυσμών του είδους. Αυτή η υπόθεση ενισχύεται και από τα διαθέσιμα δημογραφικά δεδομένα, όπως για παράδειγμα για τον πληθυσμό του Ισραήλ ο οποίος εκτιμάται πως διατηρεί σήμερα λιγότερο από το 10% του μεγέθους που είχε πριν το 1950 [55]. Ωστόσο, ο πληθυσμός διατηρεί υψηλά επίπεδα γενετικής ποικιλότητας που ίσως οφείλεται στην ανάμιξη πουλιών των δύο μεγάλων «γονιδιακών δεξαμενών». Ανάλογες ενδείξεις διέλευσης από στενωπό εντοπίστηκαν και σε τρεις περιφερειακούς πληθυσμούς της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου (Σικελία, Αργίνιο και Λήμνος). Ωστόσο, οι εν λόγω πληθυσμοί παρότι βρέθηκαν να διαφοροποιούνται και να επιδεικνύουν σχετικά χαμηλά επίπεδα γονιδιακής ροής με τους υπόλοιπους πληθυσμούς, εμφανίζουν παρόμοια επίπεδα γενετικής ποικιλότητας με αυτούς. Από τα παραπάνω μπορούμε να υποθέσουμε πως οι περιοχές της Μεσογείου επηρεάστηκαν διαφορετικά από την ιστορική μείωση των πληθυσμών. Για παράδειγμα, τα Κιρκινέζια των Ιωαννίνων και της Κομοτηνής διατηρούν υψηλά επίπεδα γονιδιακής ροής με τους κεντρικούς πληθυσμούς, μια διεργασία που μπορεί να εκμηδενίσει τυχόν επιπτώσεις μιας στενωπού στον πληθυσμό παρόλη τη μείωση του μεγέθους του. Επιπρόσθετα, η δυνητικά μεγάλη επίδραση της γενετικής παρέκκλισης θα μπορούσε να διαμορφώσει την παρατηρούμενη γενετική δομή των πληθυσμών, κάτι που είναι εμφανές στον πληθυσμό της Κροατίας. Ο πληθυσμός αυτός έχει μικρό μέγεθος (μόνο 25 αναπαραγωγικά ζευγάρια) και ανακαλύφθηκε πρόσφατα [56]. Ο πληθυσμός αυτός δεν εμφανίζει ίχνη διέλευσης από στενωπό, έχει έλλειψη σπάνιων και ιδιωτικών αλληλομόρφων, εμφανίζει εγκαθίδρυση αλληλομόρφου και παράλληλα διατηρεί σχετικά υψηλή ετεροζυγωτία. Δεδομένης της έλλειψης ιστορικών δεδομένων για τον πληθυσμό αυτό, θα μπορούσαμε να υποθέσουμε ότι είναι ένας πληθυσμός που ιδρύθηκε πρόσφατα και βρίσκεται υπό την επίδραση της γενετικής παρέκκλισης, καθώς η ετεροζυγωτία δεν επηρεάζεται σε μεγάλο βαθμό από την απώλεια των σπάνιων αλληλομόρφων [57]. Ενώ όμως η ιδιαιτερότητα του πληθυσμού της Κροατίας μπορεί να αποδοθεί στην μεγάλη γεωγραφική του απόσταση από τους υπόλοιπους (400-500 χλμ. από τους κοντινότερους γεωγραφικά), κάτι τέτοιο δεν μπορεί

να ερμηνεύσει την περίπτωση του πληθυσμού της Λήμνου, ο οποίος βρίσκεται κοντά τόσο στους πληθυσμούς της Μικράς Ασίας όσο και της ηπειρωτικής Ελλάδας. Ίσως βέβαια ο νησιωτισμός να παίζει κάποιον ρόλο στην απομόνωση του συγκεκριμένου πληθυσμού [58], είτε λόγω της μειωμένης διασποράς είτε λόγω της χρήσης διαφορετικών μεταναστευτικών διαδρομών.

Τέλος, θα πρέπει να ληφθεί υπ' όψη ότι η γενετική δομή των μεταναστευτικών πουλιών δεν μπορεί να προσδιοριστεί αποκλειστικά και μόνο με βάση τη γεωγραφική τους θέση και το στάδιο της ζωής τους [59]. Παρόλη την έντονη φιλοπάτρια συμπεριφορά του, το Κιρκινέζι είναι ένας οργανισμός που θεωρητικά δεν περιορίζεται από γεωγραφικούς φραγμούς. Φραγμοί στη διασπορά όμως μπορούν να δημιουργούνται από άλλους παράγοντες, όπως παράγοντες που σχετίζονται με τη μη-αναπαραγωγική κατανομή του είδους [60]. Για παράδειγμα, η χρήση διαφορετικών περιοχών διαχείμασης [61], διαφορετικών μεταναστευτικών οδών, διαφορετικών προμεταναστευτικών συγκεντρώσεων, καθώς και διαφορές στη φαινολογία της αναπαραγωγής ενδέχεται να οδηγούν σε επιλεκτικές διασταυρώσεις (assortative mating), επιδρώντας έτσι στη γενετική δομή των πληθυσμών [62, 63]. Δεδομένης της συνεχούς προόδου στον τομέα της γενετικής, μελλοντικές μελέτες που θα συμπεριλαμβάνουν τους παραπάνω παράγοντες αναμένεται να προσφέρουν σημαντικά δεδομένα για τις υποκείμενες διεργασίες που διαμορφώνουν την γενετική δομή των πληθυσμών.

Αντίκτυπος στη διατήρηση του είδους

Σύμφωνα με τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης, φαίνεται πως η γενετική δομή των πληθυσμών της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου αντανakλά ως ένα βαθμό τη δημογραφική τους μείωση και τον επακόλουθο κατακερματισμό της κατανομής του είδους, χωρίς ωστόσο να διαφαίνονται σαφείς ενδείξεις εκτεταμένης απώλειας γενετικής ποικιλότητας και συνεπώς άμεσος κίνδυνος γενετικής διάβρωσης. Για το λόγο αυτό συνίσταται η αντιμετώπιση των πληθυσμών της περιοχής ως μια ενιαία διαχειριστική μονάδα. Ωστόσο, οι περιφερειακοί πληθυσμοί, και ειδικά ο πληθυσμός της Κροατίας, θα πρέπει να θεωρηθούν ως αυξημένου ενδιαφέροντος καθώς η περιορισμένη ανταλλαγή γονιδίων με τους υπόλοιπους σε

συνάρτηση με το μικρό τους μέγεθος θα μπορούσε να οδηγήσει σε ενδογαμία. Συνεπώς μια μεικτή στρατηγική διατήρησης, η οποία θα διασφαλίζει μεν την υπάρχουσα υψηλή γενετική ποικιλότητα των κεντρικών πληθυσμών της Ιταλίας και της Ελλάδας, ενώ παράλληλα θα στοχεύει στην ανάκαμψη των περιφερειακών πληθυσμών που έχουν διέλθει από στενωπό, κρίνεται κατάλληλη για τη διατήρηση του είδους. Ως μέτρο πρόληψης των αρνητικών συνεπειών της τυχαίας γενετικής παρέκκλισης στη γενετική ποικιλότητα των περιφερειακών πληθυσμών, κρίνεται απαραίτητη η εφαρμογή διαχειριστικών δράσεων που θα αυξάνουν το μέγεθός τους καθώς και το βαθμό διασποράς των ατόμων μεταξύ τους, προάγοντας κατ' αυτόν τον τρόπο τη φυσική εξάπλωση των πληθυσμών και τη δημιουργία νέων αποικιών. Η ανάληψη και υλοποίηση τέτοιων δράσεων μπορεί να αποτελέσει σημαντική πρόκληση. Παρόλο που η εποίκιση μιας νέας περιοχής από τα Κιρκινέζια θεωρείται δύσκολη χωρίς να προϋπάρχουν εκεί εγκατεστημένα άτομα του είδους [18], χωρίς ωστόσο να είναι ανέφικτη [64], θα μπορούσε ενδεχομένως να αποκαταστήσει τη συνδεσιμότητα μεταξύ των πληθυσμών, προσομοιάζοντας κατ' αυτό τον τρόπο την ιστορική συνεχή κατανομή του είδους.

Σε αυτή την κατεύθυνση, θα μπορούσε να συμβάλλει η μετεγκατάσταση ατόμων (translocation) από τους κεντρικούς πληθυσμούς, είτε στους περιφερειακούς, είτε σε κενές περιοχές για τη δημιουργία νέων αποικιών. Οι μετεγκαταστάσεις έχουν προταθεί ως αποτελεσματικότερες για την ίδρυση πληθυσμών συγκριτικά με προσπάθειες φυσικής εξάπλωσης των ήδη υπαρχόντων [65]. Βέβαια, τέτοιες δράσεις χρειάζονται και την απαιτούμενη προσοχή. Όπως αναφέρθηκε στην εισαγωγή του κεφαλαίου, άτομα ισπανικής προέλευσης μετεγκαταστάθηκαν στη Βουλγαρία, στο πλαίσιο δράσεων ενός προγράμματος LIFE (LIFE11 NAT/BG/360 Project) που στόχευε στην επανεισαγωγή του είδους στη χώρα. Βασιζόμενοι μόνο στα αποτελέσματα από την ανάλυση των μικροδορυφορικών δεικτών της παρούσας μελέτης, η παραπάνω δράση μπορεί –εκ πρώτης όψεως- να θεωρηθεί επιτυχημένη καθώς ο εν λόγω πληθυσμός παρουσιάζει υψηλά επίπεδα ποικιλότητας και χαμηλή διαφοροποίηση από τους υπόλοιπους. Ωστόσο, οι ερμηνείες περί της αποτελεσματικότητας της συγκεκριμένης δράσης, στη βάση αναλύσεων μικροδορυφόρων οι οποίοι αποτελούν δείκτες ουδέτερους στη φυσική επιλογή, δεν μπορούν να προβλέψουν τις ενδεχόμενες προσαρμοστικές και εξελικτικές συνέπειες αυτής της δράσης. Τα Κιρκινέζια της

Ιβηρικής χερσονήσου ακολουθούν εντελώς διαφορετική μεταναστευτική οδό από εκείνα των Βαλκανίων και θεωρείται πιθανό να διαθέτουν διαφορετικές προσαρμογές [66]. Κατά συνέπεια, τα όποια μελλοντικά προγράμματα διατήρησης που θα προβλέπουν μετεγκαταστάσεις ατόμων θα πρέπει να βασίζονται τόσο στη γενετική όσο και στην προσαρμοστική ομοιότητα μεταξύ πληθυσμών [67]. Στο μεταξύ, και καθώς η επιτυχία των παραπάνω δράσεων θα κριθεί σε βάθος χρόνου, η παρακολούθηση των δημογραφικών και γενετικών παραμέτρων των περιφερειακών πληθυσμών του Κιρκινεζιού θα ήταν άκρως επιθυμητή.

5.5. Βιβλιογραφία

1. Frankham, R., D.A. Briscoe, and J.D. Ballou, *Introduction to conservation genetics*. 2002: Cambridge university press.
2. Allendorf, F.W. and G. Luikart, *Conservation and the genetics of populations*. 2009: John Wiley & Sons.
3. Fahrig, L., *Effects of habitat fragmentation on biodiversity*. Annual review of ecology, evolution, and systematics, 2003. **34**(1): p. 487-515.
4. Amos, W. and A. Balmford, *When does conservation genetics matter?* Heredity, 2001. **87**(3): p. 257-265.
5. Vucetich, J.A. and T.A. Waite, *Spatial patterns of demography and genetic processes across the species' range: null hypotheses for landscape conservation genetics*. Conservation genetics, 2003. **4**(5): p. 639-645.
6. Hanski, I. and O.E. Gaggiotti, *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*. 2004: Academic Press.
7. Moritz, C., *Defining 'evolutionarily significant units' for conservation*. Trends in ecology & evolution, 1994. **9**(10): p. 373-375.
8. Taylor, B. and A. Dizon, *First policy then science: why a management unit based solely on genetic criteria cannot work*. Molecular Ecology, 1999. **8**(s1).
9. Palsbøll, P.J., M. Berube, and F.W. Allendorf, *Identification of management units using population genetic data*. Trends in Ecology & Evolution, 2007. **22**(1): p. 11-16.
10. Wink, M., H. Sauer-Gurth, and D. Pepler, *Phylogeographic relationships of the Lesser Kestrel (*Falco naumanni*) in breeding and wintering quarters inferred from nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene*. Raptors worldwide, 2004: p. 505-510.
11. Ortego, J., et al., *Individual genetic diversity correlates with the size and spatial isolation of natal colonies in a bird metapopulation*. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 2008. **275**(1646): p. 2039-2047.
12. Ortego, J., et al., *Genetic consequences of natal dispersal in the colonial lesser kestrel*. Molecular Ecology, 2008. **17**(8): p. 2051-2059.
13. Alcaide, M., et al., *Extensive polymorphism and geographical variation at a positively selected MHC class II B gene of the lesser kestrel (*Falco naumanni*)*. Molecular Ecology, 2008. **17**(11): p. 2652-2665.
14. Alcaide, M., et al., *Population fragmentation leads to isolation by distance but not genetic impoverishment in the philopatric Lesser Kestrel: a comparison with the widespread and sympatric Eurasian Kestrel*. Heredity, 2008. **102**(2): p. 190-198.
15. Alcaide, M., et al., *Strong philopatry derived from capture–recapture records does not lead to fine-scale genetic differentiation in Lesser Kestrels*. Journal of Animal Ecology, 2009. **78**: p. 468-475.

16. Di Maggio, R., et al., *Do not disturb the family: roles of colony size and human disturbance in the genetic structure of lesser kestrel*. Journal of Zoology, 2014.
17. Negro, J.J., F. Hiraldo, and J.A. Donazar, *Causes of natal dispersal in the lesser kestrel: inbreeding avoidance or resource competition?* Journal of Animal Ecology, 1997: p. 640-648.
18. Serrano, D. and J.L. Tella, *Dispersal within a spatially structured population of lesser kestrels: the role of spatial isolation and conspecific attraction*. Journal of Animal Ecology, 2003. **72**(3): p. 400-410.
19. Bounas, A., et al., *The Migration of the Lesser Kestrel Falco naumanni in Eastern Europe-A Ringing Recovery and Direct Observation Approach*. Acrocephalus, 2016. **37**(168-169): p. 49-56.
20. Greenwood, P.J., *Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals*. Animal behaviour, 1980. **28**(4): p. 1140-1162.
21. Nesje, M., et al., *Genetic relationships in the peregrine falcon (Falco peregrinus) analysed by microsatellite DNA markers*. Molecular Ecology, 2000. **9**(1): p. 53-60.
22. Ortego, J., et al., *Novel highly polymorphic loci and cross-amplified microsatellites for the lesser kestrel Falco naumanni*. Ardeola, 2007. **54**(1): p. 101-108.
23. Padilla, J.A., et al., *Isolation and characterization of polymorphic microsatellite markers in lesser kestrel (Falco naumanni) and cross-amplification in common kestrel (Falco tinnunculus)*. Conservation Genetics, 2009. **10**(5): p. 1357-1360.
24. Toonen, R.J. and S. Hughes, *Increased throughput for fragment analysis on an ABI Prism® 377 automated sequencer using a membrane comb and STRand software*. Biotechniques, 2001. **31**(6): p. 1320-1325.
25. Van Oosterhout, C., et al., *MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data*. Molecular Ecology Notes, 2004. **4**(3): p. 535-538.
26. Peakall, R. and P.E. Smouse, *GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update*. Bioinformatics, 2012. **28**: p. 2537-2539.
27. Goudet, J., *FSTAT version 2.9. 3.2, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices*. Institute of Ecology, Lausanne, Switzerland. Website <http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm> [accessed 20 August 2012], 2002.
28. Rousset, F., *genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux*. Molecular ecology resources, 2008. **8**(1): p. 103-106.
29. Piry, S., G. Luikart, and J.-M. Cornuet, *Computer note. BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective size using allele frequency data*. Journal of heredity, 1999. **90**(4): p. 502-503.
30. Cornuet, J.M. and G. Luikart, *Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data*. Genetics, 1996. **144**(4): p. 2001-2014.

31. Cristescu, R., et al., *Detecting bottlenecks using BOTTLENECK 1.2.02 in wild populations: the importance of the microsatellite structure*. Conservation Genetics, 2010. **11**(3): p. 1043-1049.
32. Luikart, G., et al., *Distortion of allele frequency distributions provides a test for recent population bottlenecks*. Journal of Heredity, 1998. **89**(3): p. 238-247.
33. Dyer, R., *GSTUDIO: Analyses and functions related to the spatial analysis of genetic marker data*. R package version, 2014. **3**(1).
34. Pritchard, J.K., M. Stephens, and P. Donnelly, *Inference of population structure using multilocus genotype data*. Genetics, 2000. **155**(2): p. 945-959.
35. Hubisz, M.J., et al., *Inferring weak population structure with the assistance of sample group information*. Molecular ecology resources, 2009. **9**(5): p. 1322-1332.
36. Rosenberg, N.A., *DISTRUCT: a program for the graphical display of population structure*. Molecular Ecology Notes, 2004. **4**(1): p. 137-138.
37. Evanno, G., S. Regnaut, and J. Goudet, *Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study*. Molecular ecology, 2005. **14**(8): p. 2611-2620.
38. Earl, D.A. and B.M. Vonholdt, *STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method*. Conservation genetics resources, 2012. **4**(2): p. 359-361.
39. Meirmans, P.G., *Seven common mistakes in population genetics and how to avoid them*. Molecular ecology, 2015. **24**(13): p. 3223-3231.
40. Excoffier, L. and H.E. Lischer, *Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows*. Molecular ecology resources, 2010. **10**(3): p. 564-567.
41. Gerlach, G., et al., *Calculations of population differentiation based on GST and D: forget GST but not all of statistics!* Molecular Ecology, 2010. **19**(18): p. 3845-3852.
42. Benjamini, Y. and Y. Hochberg, *Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing*. Journal of the royal statistical society. Series B (Methodological), 1995: p. 289-300.
43. Jensen, J.L., A.J. Bohonak, and S.T. Kelley, *Isolation by distance, web service*. BMC genetics, 2005. **6**(1): p. 13.
44. Sundqvist, L., et al., *Directional genetic differentiation and relative migration*. Ecology and evolution, 2016. **6**(11): p. 3461-3475.
45. Keenan, K., et al., *diveRsity: an R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors*. Methods in Ecology and Evolution, 2013. **4**(8): p. 782-788.
46. Alcalá, N., J. Goudet, and S. Vuilleumier, *On the transition of genetic differentiation from isolation to panmixia: what we can learn from GST and D*. Theoretical population biology, 2014. **93**: p. 75-84.

47. Corso, A., et al., *Geographical plumage variation in Lesser Kestrel*. Dutch Birding, 2016. **38**: p. 271-292.
48. Hedrick, P.W., *Perspective: highly variable loci and their interpretation in evolution and conservation*. Evolution, 1999: p. 313-318.
49. Meirmans, P.G. and P.W. Hedrick, *Assessing population structure: FST and related measures*. Molecular Ecology Resources, 2011. **11**(1): p. 5-18.
50. Jakobsson, M., M.D. Edge, and N.A. Rosenberg, *The relationship between FST and the frequency of the most frequent allele*. Genetics, 2013. **193**(2): p. 515-528.
51. Frantz, A., et al., *Using spatial Bayesian methods to determine the genetic structure of a continuously distributed population: clusters or isolation by distance?* Journal of Applied Ecology, 2009. **46**(2): p. 493-505.
52. Serrano, D., et al., *Social and individual features affecting natal dispersal in the colonial lesser kestrel*. Ecology, 2003. **84**(11): p. 3044-3054.
53. Newton, I. and P. Olsen, *Birds of prey*. 1990, London: Merehurst Press.
54. Negro, J., *Lesser kestrel Falco naumanni*. BWP Update, 1997. **1**: p. 49-56.
55. Liven-Schulman, I., et al., *Causes of population declines of the Lesser Kestrel Falco naumanni in Israel*. Ibis, 2004. **146**(1): p. 145-152.
56. Mikulic, K., et al., *The return of the Lesser Kestrel (Falco naumanni) as a breeding bird to Croatia*. Acrocephalus, 2013. **34**(156/157): p. 71-74.
57. Allendorf, F.W., *Genetic drift and the loss of alleles versus heterozygosity*. Zoo biology, 1986. **5**(2): p. 181-190.
58. Frankham, R., *Do island populations have less genetic variation than mainland populations?* Heredity, 1997. **78**(3).
59. Esler, D., *Applying metapopulation theory to conservation of migratory birds*. Conservation Biology, 2000. **14**(2): p. 366-372.
60. Szczys, P., S.A. Oswald, and J.M. Arnold, *Conservation implications of long-distance migration routes: Regional metapopulation structure, asymmetrical dispersal, and population declines*. Biological Conservation, 2017. **209**: p. 263-272.
61. Rodriguez, A., et al., *Using major histocompatibility complex markers to assign the geographic origin of migratory birds: examples from the threatened lesser kestrel*. Animal Conservation, 2011. **14**(3): p. 306-313.
62. Casagrande, S., et al., *Genetic differences between early-and late-breeding Eurasian kestrels*. Evolutionary Ecology Research, 2006. **8**(6): p. 1029-1038.
63. Friesen, V.L., *Speciation in seabirds: why are there so many species... and why aren't there more?* Journal of Ornithology, 2015. **156**(1): p. 27-39.
64. Calabuig, G., et al., *Colony foundation in the lesser kestrel: patterns and consequences of the occupation of empty habitat patches*. Animal Behaviour, 2010. **80**(6): p. 975-982.
65. Morandini, V., et al., *Natural expansion versus translocation in a previously human-persecuted bird of prey*. Ecology and evolution, 2017.

66. Pulido, F., *The genetics and evolution of avian migration*. Bioscience, 2007. **57**(2): p. 165-174.
67. Edmands, S., *Between a rock and a hard place: evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management*. Molecular Ecology, 2007. **16**(3): p. 463-475.

Κεφάλαιο 6

Προσδιορισμός της προέλευσης των Κιρκινεζιών (*Falco naumanni*) στις προμεταναστευτικές συγκεντρώσεις των Βαλκανίων με τη χρήση μοριακών δεικτών



Βασισμένο στο:

Bounas A., Tsaparis D., Gustin M., Mikulic K., Sarà M., Kotoulas G. & Sotiropoulos K. (under review). Convergent movements of birds originating from multiple breeding populations highlight the conservation importance of pre-migratory sites.

6.1. Εισαγωγή

Οι κινήσεις των οργανισμών στο χώρο και το χρόνο αποτελεί ένα πεδίο έρευνας που ανέκαθεν γοήτευε την επιστημονική κοινότητα. Ιδιαίτερα στην περίπτωση των μεταναστευτικών πουλιών που εξακολουθούν από την αρχαιότητα να γοητεύουν τις κοινωνίες, τέτοια γνώση εμπλουτίζει την κοινή εμπειρία και παίζει ρόλο στη παραγωγή πολιτισμού, παράγοντα αποφασιστικού στη εφαρμογή πολιτικών διατήρησης ειδών και οικοτόπων. Η ενδελεχής ταυτοποίηση των κινήσεων αυτών μπορεί να παρέχει σημαντικές πληροφορίες και ερμηνεία για τη δομή των πληθυσμών και τη δυναμική των κοινοτήτων και των οικοσυστημάτων [1-3]. Για το λόγο αυτό, έχει αναπτυχθεί ένας μεγάλος αριθμός εξωγενών όσο και ενδογενών δεικτών, για διαφορετικούς οργανισμούς [4-6]. Όσον αφορά στα πουλιά, η χρήση εξωγενών δεικτών (extrinsic markers) μέσω δακτυλιώσεων και τηλεμετρίας, έχει συμβάλει τα μέγιστα στην κατανόηση των διαδρομών, των στρατηγικών και μηχανισμών της μετανάστευσης αλλά και στην εκτίμηση της θνησιμότητας και της διασποράς των ατόμων, βοηθώντας έτσι στην αποτελεσματικότερη διατήρηση των πληθυσμών των μεταναστευτικών πουλιών [7-12]. Παρά τον πλούτο της πληροφορίας που παρέχουν, οι παραπάνω μέθοδοι έχουν μειονεκτήματα κυρίως λόγω της ανάγκης επανεύρεσης ή επανασύλληψης των ατόμων ειδικά στις περιπτώσεις όπου τα ποσοστά των πουλιών που θα επανευρεθούν είναι πολύ χαμηλά [13]. Αν και για τη δορυφορική τηλεμετρία δεν απαιτείται επανασύλληψη των ατόμων, οι πομποί, λόγω μάζας και μεγέθους, μπορούν να χρησιμοποιηθούν μόνο σε μεγάλου μεγέθους πουλιά ενώ όταν χρειάζεται πληροφορία από πολλά άτομα το κόστος είναι τουλάχιστον αποτρεπτικό. Στον αντίποδα, η χρήση ενδογενών δεικτών (intrinsic markers) απαιτούν μόνο μια αρχική σύλληψη του οργανισμού, αλλά για να παρέχουν πληροφορία θα πρέπει να διαφέρουν μεταξύ των πληθυσμών [14]. Τα σταθερά ισότοπα και οι μοριακοί δείκτες είναι οι πιο συχνοί ενδογενείς δείκτες που έχουν χρησιμοποιηθεί για τη μελέτη των κινήσεων των πουλιών κατά τις τελευταίες δεκαετίες [15, 16].

Η χρήση των μοριακών δεικτών, όπως είναι δείκτες του μιτοχονδριακού DNA, πολυμορφισμοί του πυρηνικού DNA, μικροδορυφόροι, μονονουκλεοτιδικοί πολυμορφισμοί (SNPs), προϋποθέτει την ύπαρξη ανιχνεύσιμης γενετικής δομής στους πληθυσμούς. Εφόσον

υπάρχουν διαφορές μεταξύ των ατόμων, εντός και μεταξύ των διαφορετικών πληθυσμών, ή όταν η γενετική ποικιλοότητα που καταγράφεται ακολουθεί κάποιο γεωγραφικό πρότυπο, τότε θεωρητικά η προέλευση ενός άγνωστου δείγματος μπορεί να προσδιοριστεί με τη χρήση των δοκιμασιών κατάταξης (assignment tests) [16-18]. Η παραπάνω προσέγγιση έχει χρησιμοποιηθεί για να διαλευκάνει περιπτώσεις λαθροθηρίας [19-21], παράνομες μετατοπίσεις ατόμων [22], ακόμη και μια περίπτωση νοθείας σε ένα διαγωνισμό ψαρέματος [23]. Όσον αφορά στη μετανάστευση των πουλιών, η χρήση μοριακών δεικτών έχει εφαρμοστεί σε μεγάλη χωρική κλίμακα, κυρίως σε περιπτώσεις όπου στόχος ήταν η διερεύνηση της αντιστοίχισης των περιοχών αναπαραγωγής με τις περιοχές διαχείμασης των πληθυσμών (migratory connectivity) [4, 24]. Ελάχιστες είναι ωστόσο οι μελέτες που έχουν επιχειρήσει να ταυτοποιήσουν τη γεωγραφική προέλευση των ατόμων που συγκεντρώνονται στις περιοχές στάθμευσης κατά την μετανάστευση [25-27], καθώς η συχνά χαμηλή γενετική διαφοροποίηση μεταξύ των πληθυσμών των μεταναστευτικών πουλιών πρακτικά καθιστά τις δοκιμασίες κατάταξης ανεπιτυχείς [28]. Τα μεταναστευτικά πουλιά αντιμετωπίζουν πληθώρα δυσμενών συνθηκών κατά το ταξίδι τους ικανών να επηρεάσουν τους αναπαραγωγικούς τους πληθυσμούς [29]. Για το λόγο αυτό η μελέτη των κινήσεων καθ' όλη τη διάρκεια του κύκλου ζωής τους είναι απαραίτητη αφενός για να εκτιμηθούν οι πιθανές επιπτώσεις των απειλών που αντιμετωπίζουν σε τοπικό επίπεδο στη δυναμική ολόκληρων πληθυσμών [30], αφετέρου για το σχεδιασμό βέλτιστων πρακτικών διατήρησης για τα μεταναστευτικά είδη πουλιών [31, 32].

Το Κιρκινέζι (*Falco naumanni*) είναι ένα μεταναστευτικό είδος, το οποίο εμφανίζει έντονη προμεταναστευτική συμπεριφορά (βλ. Κεφάλαιο 2). Μετά την αναπαραγωγική περίοδο και πριν τη φθινοπωρινή μετανάστευση, μεγάλοι αριθμοί Κιρκινεζιών συγκεντρώνονται σε συγκεκριμένες περιοχές όπου εκμεταλλεύονται την τοπικά αυξημένη αφθονία τροφής ώστε να αυξήσουν τα ενεργειακά τους αποθέματα και να αλλάξουν πτέρωμα [33]. Τέτοιες προμεταναστευτικές συγκεντρώσεις πιθανολογείται πως διαδραματίζουν ρόλο, τόσο στην επιλογή των μελλοντικών θέσεων αναπαραγωγής όσο και στην πλοήγηση των πουλιών προς τις αποικίες τους κατά την άνοιξη [34]. Για τους παραπάνω λόγους η σπουδαιότητα των προμεταναστευτικών περιοχών έχει επισημανθεί επανειλημμένα για πολλά είδη [35-37]. Παρότι ελάχιστες παρατηρήσεις, μέσω τηλεμετρίας και επανευρέσεων δακτυλιωμένων

πουλιών, έχουν αποκαλύψει μεμονωμένες μετακινήσεις Κιρκινεζιών προς συγκεκριμένες προμεταναστευτικές περιοχές στην Ιβηρική [38], την Ιταλική [39, 40] και τη Βαλκανική χερσόνησο (βλ. Κεφάλαιο 3), δεν υπάρχει έως τώρα κάποια σαφής εικόνα για την έκταση της προέλευσης των ατόμων του είδους στις προμεταναστευτικές περιοχές.

Σε αυτό το κεφάλαιο επιχειρήθηκε η ταυτοποίηση της προέλευσης των Κιρκινεζιών στις δύο μεγαλύτερες προμεταναστευτικές συγκεντρώσεις των Βαλκανίων, στην κοιλάδα του ποταμού Δρίνου στην Αλβανία [41] και στην πόλη των Ιωαννίνων (βλ. Κεφάλαιο 2), με σκοπό την αποσαφήνιση των προμεταναστευτικών μετακινήσεων των Κιρκινεζιών στην κεντρική και την ανατολική Μεσόγειο. Τα αποτελέσματα αναμένεται να συνεισφέρουν άμεσα στην αξιολόγηση των επιπτώσεων των τυχόν τοπικών απειλών που αντιμετωπίζουν τα προμεταναστευτικά πουλιά στους αναπαραγωγικούς πληθυσμούς του είδους και να παράσχουν σημαντικές πληροφορίες για το σχεδιασμό αποτελεσματικότερων δράσεων διατήρησης που θα στοχεύουν σε αυτό το κρίσιμο, και ως τώρα ανεξερευνήτο, στάδιο του κύκλου ζωής του είδους.

6.2. Μεθοδολογία

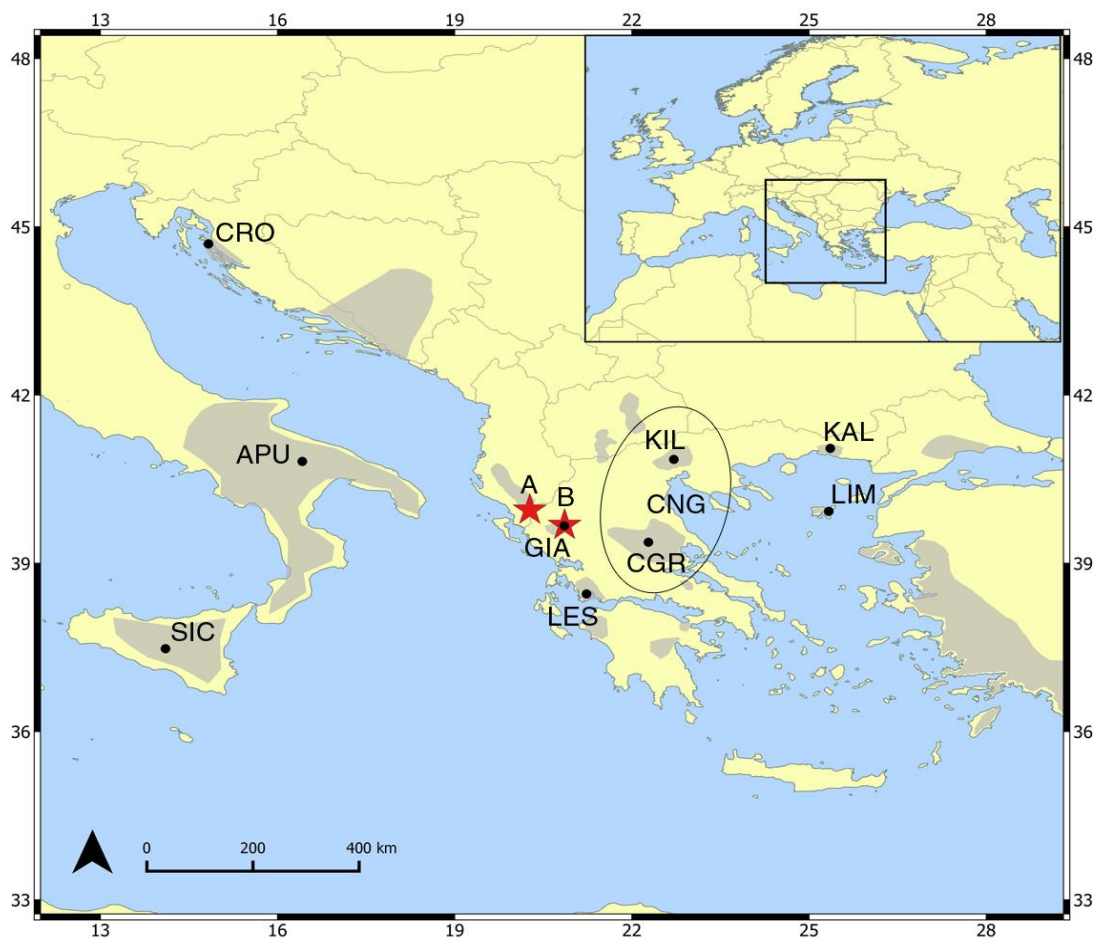
6.2.1. Συλλογή δειγμάτων

Συνολικά συλλέχθηκαν 260 φτερά (πρωτεύοντα και ουραία) που βρέθηκαν κάτω από τις προμεταναστευτικές νυχτερινές κούρνιες κατά τη διάρκεια της πτερόρροιας των Κιρκινεζιών και αποθηκεύθηκαν σε χάρτινους φακέλους. Από αυτά, τα 210 συλλέχθηκαν για τρία συναπτά έτη (2013-2015) από τη συγκέντρωση των Ιωαννίνων και τα 50 για ένα έτος (2016) από τη συγκέντρωση των πουλιών στην Αλβανία. Οι δειγματοληψίες διεξήχθησαν ανά εβδομάδα από τα μέσα Ιουλίου ως τα μέσα Σεπτεμβρίου ώστε να καλυφθεί όλο το διάστημα της προμεταναστευτικής περιόδου, διάστημα κατά το οποίο νέα άτομα από δυνητικά διαφορετικούς πληθυσμούς μπορεί να καταφτάνουν στις κούρνιες. Για να ελαχιστοποιηθεί η πιθανότητα της συλλογής φτερών από το ίδιο άτομο, έγινε επιλογή τους για απομόνωση DNA με βάση τα εξωτερικά τους μορφολογικά χαρακτηριστικά (χρωματικά πρότυπα πτερώματος). Μετά την παραπάνω επιλογή χρησιμοποιήθηκαν συνολικά 163 φτερά, 133 από την περιοχή των Ιωαννίνων και 30 από την προμεταναστευτική συγκέντρωση στην Αλβανία. Επιπρόσθετα, καταγράφηκε – όταν ήταν δυνατόν- η ηλικιακή κλάση (ενήλικο, νεαρό) του ατόμου από το οποίο προερχόταν το κάθε δείγμα φτερού. Για τον προσδιορισμό της προέλευσης του κάθε ατόμου, συμπληρωματικά χρησιμοποιήθηκαν 214 δείγματα αίματος από εννέα αναπαραγωγικούς πληθυσμούς του είδους στην κεντρική και την ανατολική Μεσόγειο, και οι οποίοι αποτέλεσαν τους πληθυσμούς αναφοράς (Εικόνα 6.1). Περισσότερες λεπτομέρειες για τη συλλογή των δειγμάτων αίματος παρουσιάζονται στο Κεφάλαιο 5.

6.2.2. Ενίσχυση μικροδορυφόρων και γονοτύπηση

Η απομόνωση του γενετικού υλικού από συνολικά 163 πρωτεύοντα και πηδαλιώδη φτερά Κιρκινεζιών έγινε με τη χρήση του kit απομόνωσης Nucleospin Tissue (Macherey-Nagel). Για καλύτερα αποτελέσματα, η λήψη βιολογικού υλικού πραγματοποιήθηκε από το άκρο του κάλαμου του φτερού και τον θρόμβο αίματος που βρίσκεται στο μεταφτερό [42] (Εικόνα 6.2). Στην περίπτωση που κάποιο φτερό δεν παρουσίασε εμφανή θρόμβο, ακολουθήθηκε

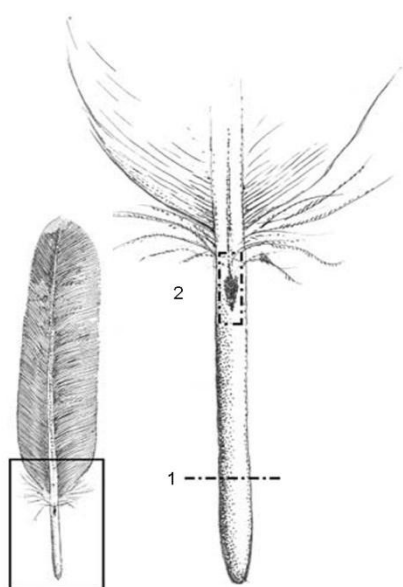
διαφορετική μέθοδος απομόνωσης DNA [43]. Κάθε άτομο γονοτυπήθηκε για συνολικά 16 μικροδορυφορικούς τόπους σύμφωνα με τη μεθοδολογία που περιγράφεται στο Κεφάλαιο 5.



Εικόνα 6.1: Προμεταναστευτικές περιοχές (Α: κοιλάδα Δρίνου, Αλβανία και Β: πόλη των Ιωαννίνων) και θέσεις αναπαραγωγής Κιρκινεζιών από τις οποίες συλλέχθηκαν τα δείγματα. SIC: Σικελία (n=12), APU: Απουλία (n=44), CRO: Κροατία (n=14), GIA: Ιωάννινα (n=24), LES: Αθήναι (n=16), CGR: Κρήνη (n=60), KIL: Κιλκίς (n=13), KAL: Κομοτηνή (n=20), LIM: Λήμνος (n=11). Οι σκιασμένες περιοχές απεικονίζουν την κατανομή του είδους (τροποποιήθηκε από το BirdLife International). Οι θέσεις δειγματοληψίας που ομαδοποιήθηκαν κατά τις αναλύσεις παρουσιάζονται με μαύρο κύκλο (CNG: κεντρική Ελλάδα).

Καθώς το DNA των φτερών δεν είναι πάντοτε καλής ποιότητας, για την απόκτηση αξιόπιστων γονότυπων ακολουθήθηκε η μέθοδος των «πολλαπλών δειγμάτων» (multiple tubes approach) [44, 45] από την οποία προέκυψαν «συναινετικοί» γονότυποι με τη βοήθεια του λογισμικού GIMLET [46]. Η μέθοδος υπολογίζει τα ποσοστά σφάλματος κατά την ενίσχυση των μικροδορυφορικών γενετικών τόπων (εκφρασμένα ως λανθασμένοι γονότυποι

στο σύνολο των γονοτύπων για κάθε τόπο [47]), προσφέροντας μια σχετική εκτίμηση της ποιότητας των δεδομένων. Το ίδιο λογισμικό χρησιμοποιήθηκε για να ελεγχθεί η παρουσία ατόμων με πανομοιότυπους γονότυπους, γεγονός που θα αποτελούσε ένδειξη συλλογής διαφορετικών φτερών από το ίδιο άτομο. Στις περαιτέρω αναλύσεις συμπεριλήφθηκαν μόνο εκείνα τα δείγματα φτερών, στα οποία ενισχύθηκαν τουλάχιστον 12 μικροδορυφορικοί γενετικοί τόποι και επιπλέον έφεραν μοναδικούς γονότυπους ($n=146$), 116 από τα οποία συλλέχθηκαν από την πόλη των Ιωαννίνων και τα υπόλοιπα 30 συλλέχθηκαν από τη νότια Αλβανία.



Εικόνα 6.2: Οπίσθια πλευρά της βάσης ενός τυπικού φτερού. 1: άκρο του κάλαμου του φτερού, 2: θρόμβος αίματος (Τροποποιημένο από Horvath et al. 2005 [42])

6.2.3. Ανάλυση δεδομένων

Για να διερευνηθεί η προέλευση των ατόμων στις προμεταναστευτικές περιοχές, αρχικά πραγματοποιήθηκαν τυποποιημένες δοκιμασίες κατάταξης με τη χρήση των λογισμικών GeneClass2 [48] και Structure [49]. Και στις δυο αναλύσεις οι πληθυσμοί αναφοράς ομαδοποιήθηκαν σύμφωνα με τα αποτελέσματα του Κεφαλαίου 5: Οι πληθυσμοί της Θεσσαλίας και ο πληθυσμός του Κιλκίς συνενώθηκαν σε έναν πληθυσμό καθώς δεν βρέθηκαν να είναι γενετικά διαφοροποιημένοι μεταξύ τους, γεγονός που θα καθιστούσε αναποτελεσματική κάθε προσπάθεια κατάταξης των αγνώστων ατόμων σε κάποιον από αυτούς. Όλοι οι υπόλοιποι πληθυσμοί θεωρήθηκαν ως ξεχωριστές πιθανές πηγές προέλευσης. Στη συνέχεια τα δείγματα από τα φτερά ατόμων άγνωστης προέλευσης

κατατάχθηκαν σε κάποιον από τους πληθυσμούς αναφοράς με βάση το συνδυασμό, αφενός της πιθανότητας προέλευσης της Μπεϋζιανής μεθόδου [50] του προγράμματος GeneClass2, αφετέρου με βάση την τιμή του συντελεστή συμμετοχής (q) του κάθε δείγματος σε καθέναν από τους πληθυσμούς αναφοράς (πρόγραμμα Structure). Η προέλευση ενός άγνωστου ατόμου θεωρήθηκε ορθώς ταυτοποιημένη όταν η πιθανότητα ήταν υψηλότερη του 90% και συνάμα ο συντελεστής συμμετοχής ήταν υψηλότερος του 0,70. Στις περιπτώσεις όπου κάποιο άτομο είτε δεν πληρούσε τα παραπάνω κριτήρια, είτε υπήρξε διαφωνία μεταξύ των μεθόδων, τα άτομα αυτά δεν κατατάχθηκαν σε κανέναν από τους πληθυσμούς αναφοράς. Για την ανάλυση με το πρόγραμμα Structure, τα άτομα των πληθυσμών αναφοράς θεωρήθηκαν γνωστής προέλευσης (USEPOPINFO model) ενώ για κάθε ανάλυση ο υπολογισμός των αλληλικών συχνοτήτων βασίστηκε μόνο στα άτομα των πληθυσμών αναφοράς [19, 51]. Η κάθε ανάλυση βασίστηκε στο μοντέλο «ανάμειξης» (admixture model), περιελάμβανε 10^6 επαναλήψεις (MCMC iterations) από τις οποίες οι πρώτες 250000 απορρίφθηκαν ως περίοδος αστάθειας των τιμών πιθανοφάνειας (burn-in period) και η όλη διαδικασία επαναλήφθηκε 20 φορές για σταθερό αριθμό ομάδων ($K=8$, όσοι και οι πληθυσμοί αναφοράς). Ωστόσο, και οι δύο παραπάνω μέθοδοι εμφανίζουν κάποια σημαντικά μειονεκτήματα. Καταρχάς στερούνται αμεροληψίας στην κατάταξη των αγνώστων δειγμάτων σε περιπτώσεις όπου οι πληθυσμοί αναφοράς έχουν μικρό δειγματοληπτικό μέγεθος καθώς η γονοτύπηση μικρού αριθμού ατόμων οδηγεί συχνά σε ανακριβή υπολογισμό των αλληλικών συχνοτήτων [21]. Κατά δεύτερον, οι δύο μέθοδοι προϋποθέτουν ότι ο πραγματικός πληθυσμός προέλευσης συμπεριλαμβάνεται στο σύνολο των δεδομένων [19, 52]. Συνεπώς, για την αποφυγή λανθασμένης ταυτοποίησης λόγω της ενδεχόμενης μη ικανοποίησης των παραπάνω προϋποθέσεων, χρησιμοποιήθηκε επιπλέον η μέθοδος της «χωρικής εξομάλυνσης και συνεχών κατατάξεων» (Smoothed and Continuous Assignments, SCAT) [20].

Η ανάλυση SCAT είναι μια Μπεϋζιανή μέθοδος που χρησιμοποιεί έναν αλγόριθμο χωρικής εξομάλυνσης και Μαρκοβιανές αλυσίδες [21, 53], στοχεύοντας στον υπολογισμό της κατανομής των αλληλικών συχνοτήτων στο χώρο, με βάση τα δείγματα αναφοράς και τη μεταξύ τους γεωγραφική απόσταση. Συνοπτικά, η μέθοδος δημιουργεί έναν εικονικό χάρτη εξομαλυσμένων αλληλικών συχνοτήτων και έπειτα εκτιμά τη γεωγραφική προέλευση των

ατόμων άγνωστης προέλευσης. Η μέθοδος αυτή επιλέχθηκε ως ιδανική για την παρούσα μελέτη, μιας και ο αλγόριθμος υποθέτει ότι οι πληθυσμοί ακολουθούν το πρότυπο της «απομόνωσης λόγω απόστασης» [54], πρότυπο που πράγματι ακολουθούν οι πληθυσμοί της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου (Κεφάλαιο 5). Έτσι λοιπόν για την ανάλυση αυτή ο καθένας από τους εννέα αναπαραγωγικούς πληθυσμούς από τους οποίους λήφθηκαν δείγματα, θεωρήθηκε ως πληθυσμός αναφοράς. Για τη συνεχή κατάταξη των ατόμων άγνωστου προέλευσης ακολουθήθηκε η στρατηγική ανάλυσης που προτείνεται από τους συγγραφείς της μεθόδου [20]: αρχικά διενεργήθηκαν τρεις αναλύσεις (χωρίς να γίνεται κατάταξη των αγνώστων ατόμων) χρησιμοποιώντας μεγάλο αριθμό επαναλήψεων ($N_{iter}=100$, $N_{thin}=1000$, $N_{burn}=100$), ώστε να υπολογιστούν οι τιμές των παραμέτρων α και β , παράμετροι ελέγχου των χωρικών συσχετίσεων των αλληλικών συχνοτήτων. Έπειτα, ορίστηκαν οι προτεινόμενες τιμές των παραμέτρων ($\alpha_0=0,5$, $\alpha_1=5087$, $\alpha_2=0,86$, $\beta=3,55$) και πραγματοποιήθηκαν πέντε ανεξάρτητες αναλύσεις. Για κάθε ανάλυση απορρίφθηκαν οι πρώτες 2000 επαναλήψεις (περίοδος αστάθειας) και αποθηκεύθηκε μια επανάληψη ανά δεκάδα για τις υπόλοιπες 1000 επαναλήψεις, με αποτέλεσμα την εξαγωγή 100 πιθανών θέσεων προέλευσης για κάθε άγνωστο δείγμα. Η αβεβαιότητα της κάθε κατάταξης ατόμου εκτιμήθηκε με την εξέταση του εύρους των πιθανών θέσεων προέλευσης. Συγκεκριμένα, εάν οι 100 πιθανές θέσεις που προέκυψαν από τη SCAT συγκεντρώνονται σε μια μόνο περιοχή, τότε το άγνωστο άτομο θεωρήθηκε ότι ταυτοποιήθηκε με υψηλά επίπεδα εμπιστοσύνης. Αντίθετα, στις περιπτώσεις μη αξιόπιστης ταυτοποίησης, τα πιθανά σημεία προέλευσης φαίνονται διασκορπισμένα στο χώρο. Η εκτίμηση αυτή έγινε με τη βοήθεια του QGIS v.2.12.3. Η SCAT προγραμματίστηκε σε εκτελέσιμο αρχείο με τη χρήση του κώδικα που δίνεται στο <https://github.com/stephens999/scat>. Τέλος, η ακρίβεια όλων των μεθόδων κατάταξης εξετάστηκε μέσω δοκιμασιών αυτό-κατάταξης (self-assignment tests) των πληθυσμών αναφοράς (κάθε άτομο κατατάχθηκε στον πληθυσμό από τον οποίο ανήκει και σε όλους τους υπόλοιπους) και υπολογίστηκε η μέση ακρίβεια της κάθε μεθόδου (ως ποσοστό των ατόμων που κατατάχθηκαν σωστά στο σύνολο των πληθυσμών) [21].

6.3. Αποτελέσματα

Δύο από τους γενετικούς τόπους (Fnd1.2 και Fnd2.1) βρέθηκαν να είναι ύποπτοι για παρουσία σιωπηλών αλληλομόρφων οπότε και αποκλείστηκαν από τις περαιτέρω αναλύσεις. Δεν εντοπίστηκε ανισορροπία σύνδεσης ούτε αποκλίσεις από την ισορροπία Hardy-Weinberg για όλα τα ζεύγη γενετικών τόπων στο σύνολο των πληθυσμών (βλ. Κεφάλαιο 5). Με τη συνδυασμένη χρήση των κλασσικών μεθόδων κατάταξης μέσω του GeneClass2 και του Structure, ταυτοποιήθηκε η προέλευση 31 από τα 146 άτομα (21,2%). Η πλειονότητα των πουλιών (19 άτομα) βρέθηκαν να προέρχονται από την ομάδα πληθυσμών της κεντρικής Ελλάδας (CNG), έξι άτομα από την Ιταλία (APU), τέσσερα από τον αναπαραγωγικό πληθυσμό των Ιωαννίνων (GIA), ενώ από ένα άτομο κατατάχθηκε στους πληθυσμούς του Αγρινίου (LES) και της Κομοτηνής (KAL) (Πίνακας 6.1). Κανένα άτομο δε βρέθηκε να προέρχεται από την Κροατία (CRO), τη Σικελία (SIC) και τη Λήμνο (LIM). Η μέθοδος της «χωρικής εξομάλυνσης και συνεχών κατατάξεων» (SCAT) πέτυχε να ταυτοποιήσει την προέλευση συνολικά 55 άγνωστων ατόμων (37.7%). Ο αλγόριθμος της «χωρικής εξομάλυνσης» κατέταξε 36 άτομα στους πληθυσμούς αναφοράς με τα 31 από αυτά σε συμφωνία με τις προηγούμενες τυποποιημένες μεθόδους. Ωστόσο ο αλγόριθμος αυτός φαίνεται να λειτουργήσει καλύτερα καθώς, αφενός διαχώρισε τους πληθυσμούς της Θεσσαλίας και του Κιλκίς, αφετέρου κατέταξε επιπλέον πέντε άτομα στους πληθυσμούς αναφοράς (Πίνακας 6.1). Τα αποτελέσματα των ελέγχων κατάταξης όλων των αγνώστων ατόμων στους πληθυσμούς αναφοράς, με τη χρήση και των τριών μεθόδων, παρουσιάζονται συνοπτικά στον Πίνακα 6.2. Ο αλγόριθμος της «συνεχούς κατάταξης» προσέφερε πιθανές θέσεις προέλευσης (με μικρό γεωγραφικό εύρος εκτίμησης) για επιπλέον 19 άτομα (Πίνακας 6.3). Επιπρόσθετα λοιπόν, τα Κιρκινέζια που συγκεντρώνονται στις προμεταναστευτικές περιοχές των Βαλκανίων πιθανώς να προέρχονται από αναπαραγωγικές αποικίες της βόρειας Ιταλίας, της νότιας Ελλάδας, της Ευρωπαϊκής Τουρκίας, της Π.Γ.Δ.Μ. και της Αλβανίας (Εικόνα 6.3).

Τέλος, οι έλεγχοι αυτό-κατάταξης έδειξαν ότι η SCAT είχε την καλύτερη απόδοση (92,7% σωστές κατατάξεις) σε σχέση με τις υπόλοιπες μεθόδους (89,5% για το Structure και 58,7% για το GeneClass2, Πίνακες 6.4, 6.5, 6.6).

Πίνακας 6.1: Άτομα που κατατάχθηκαν με υψηλή πιθανότητα σε κάποιον από τους πληθυσμούς αναφοράς. APU: Απούλια, GIA: Ιωάννινα, LES: Αγρίνιο, CGR: Θεσσαλία, KIL: Κιλκίς, KAL: Κομοτηνή, CNG: κεντρική Ελλάδα. Τα δείγματα με α/α 32-36 κατατάχθηκαν μόνο με τη μέθοδο SCAT αλλά ενδεικτικά παρουσιάζονται και οι αντίστοιχες τιμές του συντελεστή συμμετοχής (q) και της πιθανότητας προέλευσης με τη χρήση των υπόλοιπων μεθόδων.

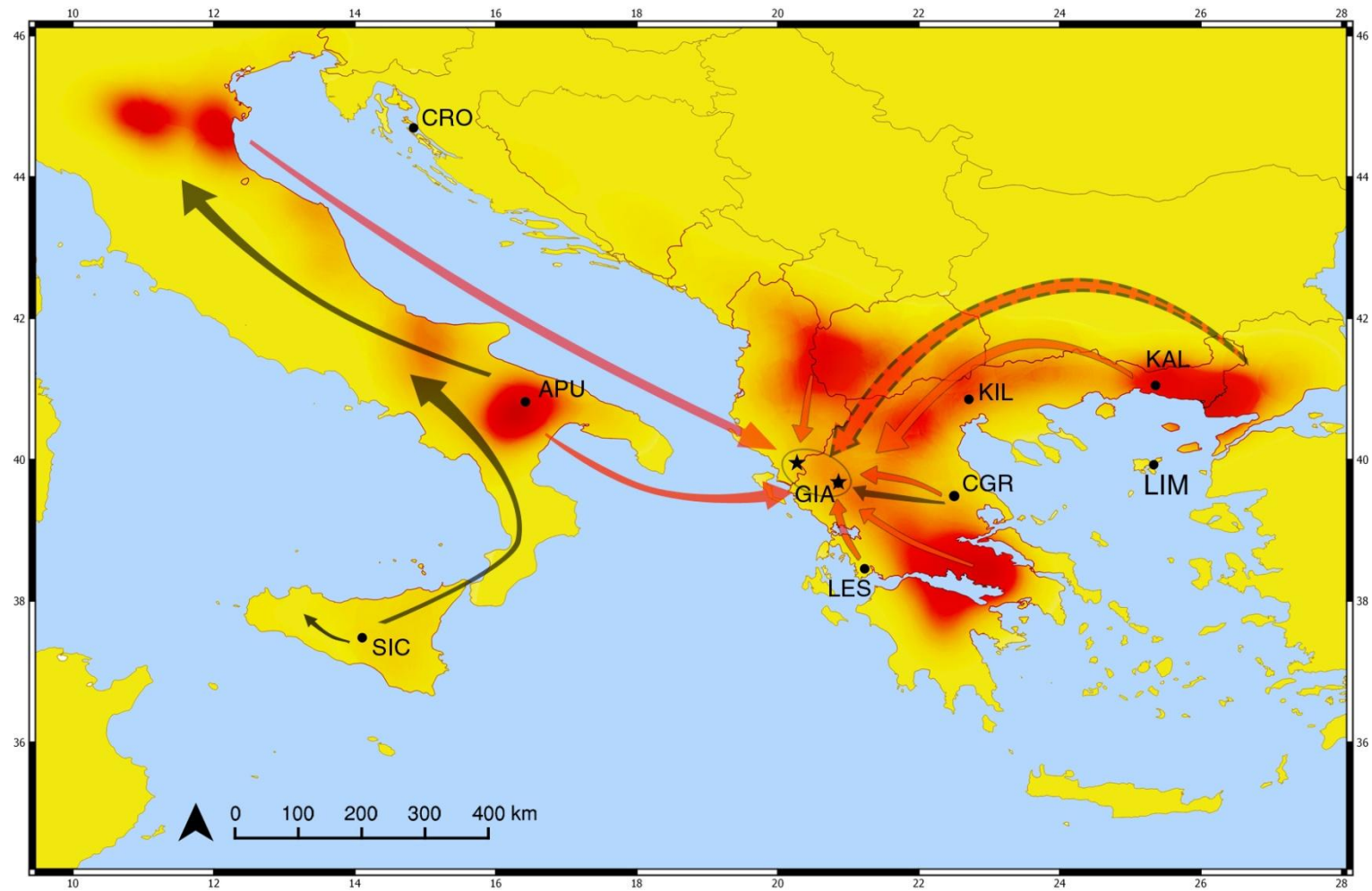
α/α	Κωδικός δείγματος	Ημ/νία συλλογής	Προμεταν, συγκέντρωση	Ηλικιακή κλάση	Προέλευση	Structure (q)	Geneclass (πιθανότητα)	SCAT
1	A12	18/7/2016	Δρίνος	ενήλικο	CNG	0,84	98,1	KIL
2	A17	18/7/2016	Δρίνος	ενήλικο	CNG	0,84	92,1	CGR
3	A19	18/7/2016	Δρίνος	άγνωστη	CNG	0,72	97,2	CGR
4	A21	18/7/2016	Δρίνος	ενήλικο	CNG	0,89	90,9	CGR
5	A24	18/7/2016	Δρίνος	άγνωστη	APU	0,78	94,2	APU
6	A26	18/7/2016	Δρίνος	ενήλικο	GIA	0,72	90,3	GIA
7	A35	18/7/2016	Δρίνος	άγνωστη	APU	0,85	99,0	APU
8	A40	18/7/2016	Δρίνος	νεαρό	CNG	0,87	99,9	CGR
9	106	22/8/2015	Ιωάννινα	ενήλικο	CNG	0,74	97,7	CGR
10	120	24/7/2015	Ιωάννινα	ενήλικο	CNG	0,88	98,0	CGR
11	125	31/7/2015	Ιωάννινα	άγνωστη	CNG	0,91	95,5	CGR
12	132	7/8/2015	Ιωάννινα	άγνωστη	CNG	0,87	99,9	KIL
13	12	24/7/2013	Ιωάννινα	νεαρό	CNG	0,89	99,2	CGR
14	16	30/7/2013	Ιωάννινα	ενήλικο	LES	0,72	98,1	LES
15	20	21/8/2013	Ιωάννινα	νεαρό	APU	0,77	97,6	APU
16	21	21/8/2013	Ιωάννινα	ενήλικο	APU	0,71	97,0	APU
17	26	13/8/2013	Ιωάννινα	νεαρό	CNG	0,88	99,4	CGR
18	29	30/7/2013	Ιωάννινα	ενήλικο	APU	0,88	100,0	APU
19	31	30/7/2013	Ιωάννινα	άγνωστη	GIA	0,74	97,5	GIA
20	39	6/8/2013	Ιωάννινα	ενήλικο	CNG	0,94	93,8	CGR
21	42	21/8/2013	Ιωάννινα	νεαρό	CNG	0,80	94,7	CGR
22	48	21/8/2013	Ιωάννινα	νεαρό	KAL	0,71	95,7	KAL
23	50	13/8/2013	Ιωάννινα	άγνωστη	CNG	0,84	93,7	CGR
24	57	22/8/2014	Ιωάννινα	νεαρό	GIA	0,71	94,9	GIA
25	59	22/8/2014	Ιωάννινα	άγνωστη	GIA	0,94	99,9	GIA
26	60	10/9/2014	Ιωάννινα	ενήλικο	CNG	0,82	98,0	CGR
27	68	22/7/2014	Ιωάννινα	νεαρό	CNG	0,95	90,8	CGR
28	71	10/8/2014	Ιωάννινα	νεαρό	CNG	0,84	96,3	KIL
29	83	13/8/2014	Ιωάννινα	άγνωστη	CNG	0,86	99,8	KIL
30	F08	24/7/2013	Ιωάννινα	νεαρό	CNG	0,91	99,5	CGR
31	97	26/8/2014	Ιωάννινα	άγνωστη	APU	0,73	99,9	APU
32	30	30/7/2013	Ιωάννινα	ενήλικο		0,62	72,2	GIA
33	A30	18/7/2016	Δρίνος	νεαρό		0,59	40,6	KAL
34	67	5/7/2014	Ιωάννινα	νεαρό		0,91	78,2	KIL
35	128	7/8/2015	Ιωάννινα	ενήλικο		0,55	46,2	GIA
36	A31	18/7/2016	Δρίνος	ενήλικο		0,72	82,8	APU

Πίνακας 6.2: Συνοπτικά αποτελέσματα των δοκιμασιών κατάταξης όλων των ατόμων άγνωστης προέλευσης στους πληθυσμούς αναφοράς. N= αριθμός φτερών που αναλύθηκαν. Οι συντομογραφίες των πληθυσμών αναφοράς δίνονται στην Εικόνα 6.1.

Προμεταναστευτική συγκέντρωση	N	Έτος	Πληθυσμοί αναφοράς									αποτυχία κατάταξης	
			SIC	APU	CRO	GIA	LES	CGR	KIL	KAL	LIM	n	%
Ιωάννινα	52	2013	0	3	0	2	1	4	2	1	0	39	75
	40	2014	0	1	0	2	0	2	3	0	0	32	80
	24	2015	0	0	0	1	0	4	0	0	0	19	79,2
Δρίνος	30	2016	0	3	0	1	0	2	3	1	0	20	66,6
Σύνολο	146		0	7	0	6	1	12	8	2	0	109	75,7

Πίνακας 6.3: Άγνωστα άτομα που ταυτοποιήθηκαν με τη μέθοδο «συνεχούς κατάταξης». Δίνονται το μέσο γεωγραφικό μήκος και πλάτος της πιθανής τοποθεσίας προέλευσης, καθώς και το γεωγραφικό εύρος εκτίμησης (standard distance).

α/α	Κωδικός δείγματος	Προμεταν, συγκέντρωση	Πιθανή περιοχή προέλευσης	Γεωγραφικό πλάτος	Γεωγραφικό μήκος	Γεωγραφικό εύρος εκτίμησης (χιλιόμετρα)
1	A23	Δρίνος	Νότια Ελλάδα	38,46	22,98	224,9
2	A27	Δρίνος	Ευρωπαϊκή Τουρκία	41,33	26,66	309
3	A34	Δρίνος	Βόρεια Ελλάδα	41,03	22,99	169,2
4	A37	Δρίνος	Θράκη-Ε, Τουρκία	40,81	26,21	122,5
5	32	Ιωάννινα	Νότια Ελλάδα	38,5	21,69	208
6	63	Ιωάννινα	Αλβανία	40,26	20,52	161,4
7	64	Ιωάννινα	Νότια Ιταλία	40,98	16,66	203,7
8	69	Ιωάννινα	Αλβανία-Π,Γ,Δ,Μ,	41,55	20,64	231,5
9	76	Ιωάννινα	Βόρεια Ιταλία	44,76	11,93	224,9
10	87	Ιωάννινα	Θράκη-Ε, Τουρκία	41,17	25,36	149,2
11	95	Ιωάννινα	Β,Δ, Ελλάδα-Π,Γ,Δ,Μ,	40,59	21,19	184,8
12	110	Ιωάννινα	Ιταλία	40,57	16,31	224,9
13	114	Ιωάννινα	Β, Ελλάδα-Π,Γ,Δ,Μ,	40,91	23,12	222,7
14	115	Ιωάννινα	Βόρεια Ιταλία	44,82	11,22	305
15	130	Ιωάννινα	Θράκη-Ε, Τουρκία	41,15	25,55	171,4
16	105	Ιωάννινα	Αλβανία-Π,Γ,Δ,Μ	41,34	21,22	333,9
17	118	Ιωάννινα	Θράκη-Ε, Τουρκία	40,95	26,21	284,8
18	119	Ιωάννινα	Πελοπόννησος	37,86	22,72	184,8
19	131	Ιωάννινα	Νότια Ελλάδα	38,46	22,75	276



Εικόνα 6.3: Εκτιμώμενες προμεταναστευτικές κινήσεις των Κιρκινεζιών στην κεντρική και την ανατολική Μεσόγειο, με βάση τα αποτελέσματα των δοκιμασιών κατάταξης. Με έντονο κόκκινο χρώμα επισημαίνονται οι πιθανές περιοχές προέλευσης των Κιρκινεζιών όπως προέκυψαν από τη μέθοδο της «συνεχούς κατάταξης». Με κόκκινα βέλη σημειώνονται οι δυνητικές κινήσεις προς τις προμεταναστευτικές περιοχές (μαύρα αστέρια). Με μαύρα βέλη σημειώνονται οι προμεταναστευτικές κινήσεις που έχουν αναφερθεί ως τώρα βασισμένες σε επανευρέσεις δακτυλιωμένων πουλιών [39, 40, 55]. Με διακεκομμένο βέλος παρουσιάζεται η υποθετική διαδρομή μετακίνησης των ατόμων των ανατολικών αναπαραγωγικών πληθυσμών πάνω από περιοχές για τις οποίες έχει αναφερθεί αυξημένη διέλευση Κιρκινεζιών κατά την προμεταναστευτική περίοδο [56].

Πίνακας 6.4: Αποτελέσματα των δοκιμασιών αυτό-κατάταξης με τη μέθοδο SCAT. Ως μέτρο της ακρίβειας της μεθόδου, δίνεται το ποσοστό ορθής κατάταξης των ατόμων στους πληθυσμούς τους. Οι συντομογραφίες των πληθυσμών αναφοράς δίνονται στην Εικόνα 6.1.

	Πληθυσμοί αναφοράς									Ακρίβεια %
	APU	SIC	CRO	GIA	LES	CGR	KIL	KAL	LIM	
APU	39	1	2	2	0	0	0	0	0	88,6
SIC	0	12	0	0	0	0	0	0	0	100
CRO	0	0	14	0	0	0	0	0	0	100
GIA	1	0	0	22	1	0	0	0	0	91,7
LES	0	0	0	1	15	0	0	0	0	93,8
CGR	0	0	0	2	3	45	6	2	1	76,3
KIL	0	0	0	1	0	1	11	0	0	84,6
KAL	0	0	0	0	0	1	0	19	0	95
LIM	0	0	0	0	0	0	0	0	11	100

Μέση ακρίβεια 92,7%

Πίνακας 6.5: Αποτελέσματα των δοκιμασιών αυτό-κατάταξης με το πρόγραμμα Structure. Ως μέτρο της ακρίβειας της μεθόδου, δίνεται το ποσοστό ορθής κατάταξης των ατόμων στους πληθυσμούς τους. Οι συντομογραφίες των πληθυσμών αναφοράς δίνονται στην Εικόνα 6.1.

	Πληθυσμοί αναφοράς								Ακρίβεια %
	APU	SIC	CRO	GIA	LES	CNG	KAL	LIM	
APU	35	1	1	2	0	5	0	0	79,5
SIC	0	12	0	0	0	0	0	0	100
CRO	1	0	13	0	0	0	0	0	92,9
GIA	2	0	0	20	1	1	0	0	83,3
LES	0	0	0	1	14	1	0	0	87,5
CNG	2	0	0	3	1	49	4	0	83,1
KAL	0	0	0	1	0	1	18	0	90
LIM	0	0	0	0	0	0	0	11	100

Μέση ακρίβεια 89.5%

Πίνακας 6.6: Αποτελέσματα των δοκιμασιών αυτό-κατάταξης με το πρόγραμμα GeneClass2. Ως μέτρο της ακρίβειας της μεθόδου, δίνεται το ποσοστό ορθής κατάταξης των ατόμων στους πληθυσμούς τους. Οι συντομογραφίες των πληθυσμών αναφοράς δίνονται στην Εικόνα 6.1.

	Πληθυσμοί αναφοράς								Ακρίβεια %
	APU	SIC	CRO	GIA	LES	CNG	KAL	LIM	
APU	22	2	2	3	1	14	0	0	50
SIC	2	7	0	0	0	3	0	0	58,3
CRO	4	1	9	0	0	0	0	0	64,3
GIA	4	0	0	12	2	5	1	0	50
LES	1	0	0	2	8	5	0	0	50
CNG	16	0	0	4	1	33	5	0	55,9
KAL	1	0	0	2	1	6	10	0	50
LIM	0	0	0	0	0	0	1	10	90,9

Μέση ακρίβεια 58.7%

6.4. Συζήτηση

Κάποια από τα άτομα Κιρκινεζιών που βρέθηκαν να επισκέπτονται τις δύο προμεταναστευτικές περιοχές των Βαλκανίων φαίνεται να διενεργούν εξαιρετικά μακρινές μετακινήσεις για να φτάσουν σε αυτές. Τέτοιες μακρινές κινήσεις θα μπορούσαν να θεωρηθούν μια άσκοπη ή μάλλον μη-βέλτιστη παράκαμψη από τις αναμενόμενες μεταναστευτικές οδούς του είδους [57]. Συγκεκριμένα, τα πουλιά που αναπαράγονται στην Ιταλία αναμένεται να μεταναστεύουν μέσω της ιταλικής χερσονήσου και να διασχίζουν τη Μεσόγειο διερχόμενα πάνω από τη Μάλτα. Ωστόσο, ένας παράγοντας που ενδεχομένως επιδρά στη διαμόρφωση των προμεταναστευτικών κινήσεων στην περιοχή μελέτης μπορεί να είναι η διαθεσιμότητα τροφής και συγκεκριμένα η αφθονία των Ορθοπτέρων, η οποία έχει βρεθεί να είναι αυξημένη στις ορεινές περιοχές το καλοκαίρι [39, 58] (βλ. Κεφάλαιο 4). Παράλληλα, τα πουλιά πιθανώς να εκμεταλλεύονται πηγές τροφής κατά τη διάρκεια του ταξιδιού τους προς τις προμεταναστευτικές συγκεντρώσεις, αντισταθμίζοντας κατ' αυτόν τον τρόπο το ενεργειακό κόστος αυτών των μετακινήσεων. Για παράδειγμα, Κιρκινέζια που αναπαράγονται στην περιοχή της ευρωπαϊκής Τουρκίας και βρέθηκαν να επισκέπτονται τις προμεταναστευτικές περιοχές των Βαλκανίων, είναι πιθανόν να διέρχονται μέσω των ορεινών περιοχών της Βουλγαρίας όπου και έχει παρατηρηθεί μεγάλος αριθμός ατόμων να τρέφονται κατά τη διάρκεια της προμετανάστευσης χωρίς ωστόσο να έχει εντοπιστεί κάποια συγκέντρωση στην περιοχή [56] (Εικόνα 6.3).

Όσον αφορά στη διαμόρφωση των παρατηρούμενων προτύπων οργάνωσης της γενετικής ποικιλότητας και δομής των πληθυσμών του είδους στην κεντρική και την ανατολική Μεσόγειο, εκτός της επίδρασης της γεωγραφικής απομόνωσης κατά το αναπαραγωγικό στάδιο του κύκλου ζωής τους, σημαντική συμβολή φαίνεται πως έχουν και οι μετακινήσεις των ατόμων εκτός της αναπαραγωγικής περιόδου, κάτι που έχει ήδη παρατηρηθεί σε πληθυσμούς μεταναστευτικών πουλιών [59, 60]. Σύμφωνα με την υπόθεση της 'εξερεύνησης' (post-fledging exploration hypothesis [61]), τα νεαρά άτομα διασπείρονται πριν από τη μετανάστευση, αναζητώντας περιοχές κατάλληλες για χρήση ως μελλοντικές θέσεις αναπαραγωγής. Τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης έδειξαν ότι Κιρκινέζια από την περιοχή της Απούλιας στην Ιταλία και από την περιοχή της Θεσσαλίας συμμετέχουν στην προμεταναστευτική συγκέντρωση της πόλης των Ιωαννίνων, ενώ

παράλληλα ο τοπικός αναπαραγωγικός πληθυσμός της πόλης είναι ο μόνος που εμφανίζει υψηλά επίπεδα γονιδιακής ροής και με τους δύο παραπάνω πληθυσμούς (Κεφάλαιο 5). Θα μπορούσαμε λοιπόν να υποθέσουμε πως κάποια από τα νεαρά άτομα που επισκέπτονται την περιοχή των Ιωαννίνων πιθανώς να επιστρέφουν για να αναπαραχθούν στα κτήρια της πόλης, διαμορφώνοντας κατ' αυτόν τον τρόπο τα παρατηρούμενα πρότυπα της γενετικής ποικιλότητας και της διαφοροποίησης των αναπαραγωγικών πληθυσμών του είδους.

Ένα από τα πιο ενδιαφέροντα αποτελέσματα της παρούσας έρευνας, όπως προέκυψαν από την ανάλυση της «συνεχούς κατάταξης», είναι ο εντοπισμός των πιθανών περιοχών προέλευσης των Κιρκινεζιών στις προμεταναστευτικές συγκεντρώσεις. Η πλειονότητα των προτεινόμενων περιοχών προέλευσης συμπίπτει με τις περιοχές υφιστάμενων αναπαραγωγικών αποικιών του είδους στη βόρεια Ιταλία, στην Π.Γ.Δ.Μ., στην ευρωπαϊκή Τουρκία καθώς και στη νότια Ελλάδα (Στερεά Ελλάδα και Πελοπόννησο). Με βάση αυτά τα αποτελέσματα μπορεί να προταθεί πως το είδος είναι πιθανόν να αναπαράγεται και στην Αλβανία-Μαυροβούνιο-Κόσοβο, περιοχές όπου η παρουσία του έχει χαρακτηριστεί ως αβέβαιη. Ίσως μια πιο εντατική έρευνα πεδίου στις παραπάνω περιοχές επιβεβαιώσει, μελλοντικά, την παραπάνω υπόθεση. Πέραν όμως των πληθυσμών, άτομα των οποίων βρέθηκαν να επισκέπτονται τις προμεταναστευτικές περιοχές, αξίζει να αναφερθούμε και στους πληθυσμούς που βρέθηκαν να μη συνεισφέρουν καθόλου στις δύο προμεταναστευτικές συγκεντρώσεις που διερευνήθηκαν (Κροατία, Σικελία, Λήμνος). Μια πιθανή εξήγηση θα ήταν η ύπαρξη διαφορών στην φαινολογία της αναπαραγωγής ή και διαφορές στη στρατηγική μετανάστευσης/προμετανάστευσης των πληθυσμών αυτών. Για παράδειγμα, γνωρίζουμε ότι στην Κροατία, οι νεοσσοί των Κιρκινεζιών περνούν στα τέλη του Ιουλίου και έπειτα μετακινούνται σε κοντινές περιοχές πριν από την έναρξη της μετανάστευσης [62], ενώ η πλειονότητα των ατόμων στη Σικελία μετακινούνται σε όλη την έκταση του νησιού, εντοπίζοντας έτσι αρκετές κατάλληλες περιοχές με επαρκή τροφή [39]. Ωστόσο, η πιθανότητα να επισκέπτονται τις προμεταναστευτικές συγκεντρώσεις άτομα των παραπάνω ή άλλων πληθυσμών δεν θα πρέπει να απορριφθεί, παρόλο που κάτι τέτοιο δεν προκύπτει από τις αναλύσεις της παρούσας μελέτης. Ενδεχομένως αυτό να αποτελεί τυχαίο γεγονός (π.χ. δεν συλλέχθηκαν φτερά ατόμων άλλων πληθυσμών) ή να οφείλεται σε διαφορετικές στρατηγικές πτερόρροιας [63] (π.χ. τα άτομα κάποιων πληθυσμών μπορεί να μην

αντικαθιστούν μερικώς το πτέρωμα τους κατά την προμεταναστευτική περίοδο αλλά αντ' αυτού να το αντικαθιστούν πλήρως στις περιοχές διαχείμασης).

Όπως αναμενόταν, η μέθοδος της «χωρικής εξομάλυνσης» είχε καλύτερη απόδοση συγκριτικά με τις άλλες μεθόδους, καθώς αφενός υλοποιήθηκε σε μεγάλη γεωγραφική περιοχή [64], αφετέρου οι πληθυσμοί της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου βρέθηκαν να ακολουθούν το πρότυπο της «απομόνωσης λόγω απόστασης». Ωστόσο, τα ποσοστά επιτυχούς κατάταξης δεν ήταν ιδιαίτερα υψηλά καθώς ταυτοποιήθηκε η προέλευση 55 από τα 146 άγνωστα άτομα (37,7%). Μια πιθανή ερμηνεία μπορεί να αφορά στην ύπαρξη γονοτύπων με συχνή παρουσία σε όλους τους πληθυσμούς, οπότε ενδέχεται τα άτομα που δεν κατατάχτηκαν σε έναν πληθυσμό αναφοράς να μοιράζονται κάποια κοινά αλληλόμορφα εμφανίζοντας έτσι ίσες πιθανότητες συμμετοχής σε πολλαπλούς πληθυσμούς.

Παρά τους παραπάνω περιορισμούς, η παρούσα μελέτη παρέχει σημαντική πληροφορία για τη διατήρηση του είδους. Και οι δύο προμεταναστευτικές συγκεντρώσεις της περιοχής θα πρέπει να θεωρηθούν ως μια ενιαία περιοχή-στόχος για την υλοποίηση δράσεων διατήρησης, καθώς, αφενός η μεταξύ τους απόσταση είναι μικρή (~ 60 χλμ.), αφετέρου βρέθηκαν να φιλοξενούν άτομα από τους ίδιους αναπαραγωγικούς πληθυσμούς. Η προμεταναστευτική περίοδος παίζει σημαντικό ρόλο στην επιβίωση των ατόμων αφού κατά τη διάρκεια της τα πουλιά βελτιστοποιούν τη φυσική τους κατάσταση για να ανταπεξέλθουν στις απαιτήσεις της μετανάστευσης. Συνεπώς, ακόμη και μικρής κλίμακας απειλές μπορούν να έχουν υψηλό αντίκτυπο, ειδικά σε είδη όπως το Κίρκιντζι που εμφανίζουν 'αγελαία' συμπεριφορά κατά τη διάρκεια αυτής της περιόδου.

Προτεινόμενες δράσεις διαχείρισης

Τα αποτελέσματα της μελέτης προσφέρουν μια βαθύτερη κατανόηση της προμεταναστευτικής συμπεριφοράς του είδους προς την κατεύθυνση του σχεδιασμού κατάλληλων στρατηγικών διαχείρισης για τους πληθυσμούς της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου, λαμβάνοντας παράλληλα υπόψη και τις επιπτώσεις που μπορεί να έχει μια πιθανή απειλή κατά τη διάρκεια αυτής της προμεταναστευτικής περιόδου στους αναπαραγωγικούς πληθυσμούς του είδους. Ιδιαίτερη μέριμνα απαιτείται στην ανάληψη δράσεων που θα στοχεύουν στη διατήρηση της

ποιότητας των ενδιατημάτων τροφοληψίας του είδους, κυρίως μέσω της λήψης αγρο-περιβαλλοντικών μέτρων φιλικών προς το Κιρκινέζι (π.χ. η ένταξη στο πρόγραμμα αγροτικής ανάπτυξης 2014-2020 της Ε.Ε αποτελεί καλή ευκαιρία). Επιπρόσθετα, αναγκαία κρίνονται ο σχεδιασμός και η λήψη μέτρων αντιμετώπισης του μεταχρωματικού έλκους του πλατάνου, ασθένειας που εξαπλώνεται στην περιοχή της Μεσογείου [65, 66] και μπορεί να οδηγήσει στην απώλεια των δέντρων που χρησιμοποιούνται από τα πουλιά ως θέσεις διανυκτέρευσης κατά τη διάρκεια της προμεταναστευτικής περιόδου (βλ. Κεφάλαιο 2). Μια άλλη σημαντική δράση, που θα μπορούσε να λειτουργήσει ως πρώτο βήμα για την επαρκή προστασία των περιοχών, περιλαμβάνει το χαρακτηρισμό της κοιλάδας του Δρίνου στην Αλβανία, ως περιοχής σημαντικής για τα πουλιά (IBA) καθώς και την επικαιροποίηση των κριτηρίων αξιολόγησης της IBA για την πόλη των Ιωαννίνων (GR071). Φυσικά, η εμπλοκή των τοπικών φορέων θα εξασφαλίσει την υλοποίηση των δράσεων που στοχεύουν σε αυτό το κρίσιμο στάδιο της ζωής του είδους [31, 32]. Τέλος, πιθανές δράσεις που θα υλοποιηθούν στις προμεταναστευτικές περιοχές θα μπορούσαν με τη σειρά τους να ωφελήσουν και τους αντίστοιχους αναπαραγωγικούς πληθυσμούς από τους οποίους ταυτοποιήθηκε η προέλευση των Κιρκινεζιών. Τέτοιες δράσεις παρέχουν μια οικονομικά αποδοτική στρατηγική για την ανάκαμψη του είδους και χρήζουν προτεραιοποίησης, ειδικά υπό το φως των οικονομικών δυσκολιών που ολοένα και περισσότερο αντιμετωπίζει ο χώρος της Βιολογίας της Διατήρησης στην Ελλάδα.

6.5. Βιβλιογραφία

1. Nussbaum, M.C., *Aristotle's De Motu Animalium: Text with translation, commentary, and interpretive essays*. 1985: Princeton University Press.
2. DeAngelis, D.L. and W.M. Mooij, *Individual-based modeling of ecological and evolutionary processes*. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 2005. **36**: p. 147-168.
3. Nathan, R., et al., *A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008. **105**(49): p. 19052-19059.
4. Webster, M.S., et al., *Links between worlds: unraveling migratory connectivity*. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002. **17**(2): p. 76-83.
5. Rubenstein, D.R. and K.A. Hobson, *From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes*. *Trends in Ecology & Evolution*, 2004. **19**(5): p. 256-263.
6. Liedvogel, M., S. Åkesson, and S. Bensch, *The genetics of migration on the move*. *Trends in Ecology & Evolution*, 2011. **26**(11): p. 561-569.
7. Bairlein, F., *Results of bird ringing in the study of migration routes and behaviour*. *Ardea*, 2001. **89**(1): p. 7-19.
8. Thorup, K., et al., *Large-scale spatial analysis of ringing and re-encounter data to infer movement patterns: A review including methodological perspectives*. *Methods in Ecology and Evolution*, 2014. **5**(12): p. 1337-1350.
9. Bairlein, F. and M. Schaub, *Ringing and the study of mechanisms of migration*. *Ringing & Migration*, 2009. **24**(3): p. 162-168.
10. Klaassen, R.H.G., et al., *When and where does mortality occur in migratory birds? Direct evidence from long-term satellite tracking of raptors*. *Journal of Animal Ecology*, 2014. **83**(1): p. 176-184.
11. Oppel, S., et al., *High juvenile mortality during migration in a declining population of a long-distance migratory raptor*. *Ibis*, 2015. **157**(3): p. 545-557.
12. Sergio, F., et al., *Individual improvements and selective mortality shape lifelong migratory performance*. *Nature*, 2014. **515**(7527): p. 410-413.
13. Strandberg, R., R.H. Klaassen, and K. Thorup, *Spatio-temporal distribution of migrating raptors: a comparison of ringing and satellite tracking*. *Journal of Avian Biology*, 2009. **40**(5): p. 500-510.
14. Hobson, K.A. and D.R. Norris, *Animal migration: a context for using new techniques and approaches*. *Terrestrial Ecology*, 2008. **2**: p. 1-19.
15. Kelly, J.F., K.C. Ruegg, and T.B. Smith, *Combining isotopic and genetic markers to identify breeding origins of migrant birds*. *Ecological Applications*, 2005. **15**(5): p. 1487-1494.
16. Coiffait, L., et al., *The use of intrinsic markers to study bird migration*. *Ringing & Migration*, 2009. **24**: p. 169-174.

17. Manel, S., O.E. Gaggiotti, and R.S. Waples, *Assignment methods: matching biological questions with appropriate techniques*. Trends in Ecology & Evolution, 2005. **20**(3): p. 136-142.
18. Campbell, D., P. Duchesne, and L. Bernatchez, *AFLP utility for population assignment studies: analytical investigation and empirical comparison with microsatellites*. Molecular Ecology, 2003. **12**(7): p. 1979-1991.
19. Manel, S., P. Berthier, and G. Luikart, *Detecting wildlife poaching: identifying the origin of individuals with Bayesian assignment tests and multilocus genotypes*. Conservation biology, 2002. **16**(3): p. 650-659.
20. Wasser, S.K., et al., *Assigning African elephant DNA to geographic region of origin: applications to the ivory trade*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004. **101**(41): p. 14847-14852.
21. Wasser, S., et al., *Genetic assignment of large seizures of elephant ivory reveals Africa's major poaching hotspots*. Science, 2015: p. aaa2457.
22. Frantz, A., et al., *Genetic structure and assignment tests demonstrate illegal translocation of red deer (*Cervus elaphus*) into a continuous population*. Molecular Ecology, 2006. **15**(11): p. 3191-3203.
23. Primmer, C.R., M.T. Koskinen, and J. Piironen, *The one that did not get away: individual assignment using microsatellite data detects a case of fishing competition fraud*. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 2000. **267**(1453): p. 1699-1704.
24. Rodriguez, A., et al., *Using major histocompatibility complex markers to assign the geographic origin of migratory birds: examples from the threatened lesser kestrel*. Animal Conservation, 2011. **14**(3): p. 306-313.
25. Haig, S.M., et al., *Population identification of western hemisphere shorebirds throughout the annual cycle*. Molecular Ecology, 1997. **6**: p. 413-427.
26. Lopes, R.J., et al., *Do different subspecies of Black-tailed Godwit *Limosa limosa* overlap in Iberian wintering and staging areas? Validation with genetic markers*. Journal of Ornithology, 2013. **154**(1): p. 35-40.
27. Ruegg, K.C., et al., *Mapping migration in a songbird using high-resolution genetic markers*. Molecular Ecology, 2014. **23**(23): p. 5726-5739.
28. Lovette, I.J., S.M. Clegg, and T.B. Smith, *Limited utility of mtDNA markers for determining connectivity among breeding and overwintering locations in three Neotropical migrant birds*. Conservation Biology, 2004. **18**(1): p. 156-166.
29. Newton, I., *Can conditions experienced during migration limit the population levels of birds?* Journal of Ornithology, 2006. **147**(2): p. 146-166.
30. Robinson, W.D., et al., *Integrating concepts and technologies to advance the study of bird migration*. Frontiers in Ecology and the Environment, 2010. **8**(7): p. 354-361.

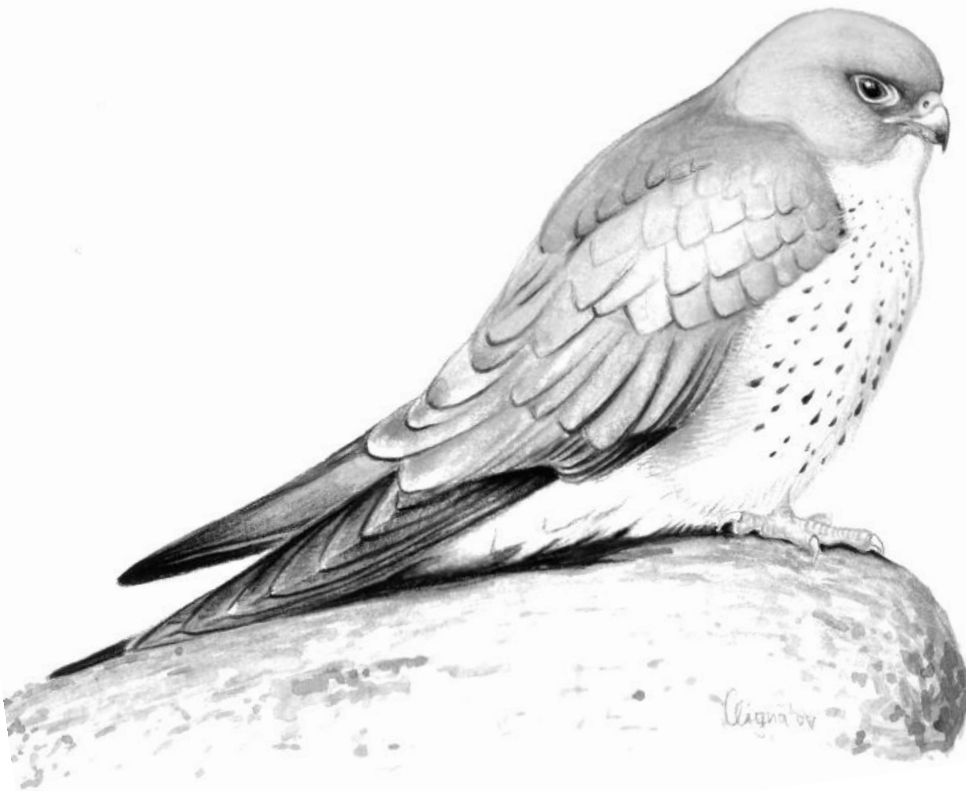
31. Martin, T.G., et al., *Optimal conservation of migratory species*. PLoS One, 2007. **2**(8): p. e751.
32. Runge, C.A., et al., *Conserving mobile species*. Frontiers in Ecology and the Environment, 2014. **12**(7): p. 395-402.
33. Olea, P.P., *Postfledging dispersal in the endangered Lesser Kestrel Falco naumanni*. Bird Study, 2001. **48**: p. 110-115.
34. Mitchell, G.W., P.D. Taylor, and I.G. Warkentin, *Assessing the function of broad-scale movements made by juvenile songbirds prior to migration*. The Condor, 2010. **112**(4): p. 644-654.
35. Russell, K.R. and S.A. Gauthreaux Jr, *Spatial and temporal dynamics of a Purple Martin pre-migratory roost*. The Wilson Bulletin, 1999: p. 354-362.
36. Limiñana, R., et al., *Pre-migratory movements of adult Montagu's Harriers Circus pygargus*. Ardea, 2008. **96**(1): p. 81-90.
37. van Der Winden, J., et al., *Pre-migratory behaviour of the Purple Heron in the Netherlands*. Ardeola, 2012. **59**(1): p. 3-15.
38. Catry, I., et al., *Individual variation in migratory movements and winter behaviour of Iberian Lesser Kestrels Falco naumanni revealed by geolocators*. Ibis, 2011. **153**(1): p. 154-164.
39. Sarà, M., et al., *Food for flight: pre-migratory dynamics of the Lesser Kestrel Falco naumanni*. Bird Study, 2014(ahead-of-print): p. 1-13.
40. Premuda, G., et al., *A remarkable presence of the Lesser Kestrel, Falco naumanni, in Emilia-Romagna (Northern Italy) during the post-breeding period*. Rivista Italiana di Ornitologia 2008. **77**(2): p. 101-106.
41. Minias, P., et al., *Large Roost of Lesser Kestrels in Southeastern Albania*. Journal of Raptor Research, 2009. **43**(2): p. 166-167.
42. Horvath, M.B., et al., *An overlooked DNA source for non-invasive genetic analysis in birds*. Journal of Avian Biology, 2005. **36**(1): p. 84-88.
43. Bayard De Volo, S., et al., *An improved extraction method to increase DNA yield from molted feathers*. The Condor, 2008. **110**(4): p. 762-767.
44. Navidi, W., N. Arnheim, and M. Waterman, *A multiple-tubes approach for accurate genotyping of very small DNA samples by using PCR: statistical considerations*. American journal of human genetics, 1992. **50**(2): p. 347.
45. Taberlet, P., et al., *Reliable genotyping of samples with very low DNA quantities using PCR*. Nucleic acids research, 1996. **24**(16): p. 3189-3194.
46. Valière, N., *GIMLET: a computer program for analysing genetic individual identification data*. Molecular Ecology Notes, 2002. **2**(3): p. 377-379.
47. Ewen, K.R., et al., *Identification and analysis of error types in high-throughput genotyping*. The American Journal of Human Genetics, 2000. **67**(3): p. 727-736.
48. Piry, S., et al., *GENECLASS2: a software for genetic assignment and first-generation migrant detection*. Journal of heredity, 2004. **95**(6): p. 536-539.

49. Pritchard, J.K., M. Stephens, and P. Donnelly, *Inference of population structure using multilocus genotype data*. Genetics, 2000. **155**(2): p. 945-959.
50. Rannala, B. and J.L. Mountain, *Detecting immigration by using multilocus genotypes*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1997. **94**(17): p. 9197-9201.
51. Ransler, F.A., T.W. Quinn, and S.J. Oyler-McCance, *Genetic consequences of trumpeter swan (Cygnus buccinator) reintroductions*. Conservation genetics, 2011. **12**(1): p. 257-268.
52. Cornuet, J.-M., et al., *New Methods Employing Multilocus Genotypes to Select or Exclude Populations as Origins of Individuals*. Genetics 1999. **153**: p. 1989-2000.
53. Guillot, G., et al., *A spatial statistical model for landscape genetics*. Genetics, 2005. **170**(3): p. 1261-1280.
54. Meirmans, P.G., *The trouble with isolation by distance*. Molecular ecology, 2012. **21**(12): p. 2839-2846.
55. Bounas, A., et al., *The Migration of the Lesser Kestrel Falco naumanni in Eastern Europe- A Ringing Recovery and Direct Observation Approach*. Acrocephalus, 2016. **37**(168-169): p. 49-56.
56. Daskalova, G., et al., *Observations of the lesser kestrel (Falco naumanni) in Bulgaria during the period of post-breeding dispersal*. Slovak Raptor Journal, 2016. **10**(1): p. 95-100.
57. Alerstam, T., *Detours in bird migration*. Journal of Theoretical Biology, 2001. **209**(3): p. 319-331.
58. Antonatos, S., et al., *Seasonal population fluctuation and spatial distribution of Orthoptera in two grassland areas of Attica–Greece*. Journal of Natural History, 2014. **48**(11-12): p. 661-674.
59. Esler, D., *Applying metapopulation theory to conservation of migratory birds*. Conservation Biology, 2000. **14**(2): p. 366-372.
60. Szczys, P., S.A. Oswald, and J.M. Arnold, *Conservation implications of long-distance migration routes: Regional metapopulation structure, asymmetrical dispersal, and population declines*. Biological Conservation, 2017. **209**: p. 263-272.
61. Baker, R.R., *The function of post-fledging exploration: a pilot study of three species of passerines ringed in Britain*. Ornis Scandinavica, 1993: p. 71-79.
62. Mikulic, K., et al., *The return of the Lesser Kestrel (Falco naumanni) as a breeding bird to Croatia*. Acrocephalus, 2013. **34**(156/157): p. 71-74.
63. Summers, R.W., et al., *Timing and duration of moult in three populations of Purple Sandpipers Calidris maritima with different moult/migration patterns*. Ibis, 2004. **146**(3): p. 394-403.
64. Puckett, E.E. and L.S. Eggert, *Comparison of SNP and microsatellite genotyping panels for spatial assignment of individuals to natal range: A case study using the American black bear (Ursus americanus)*. Biological Conservation, 2016. **193**: p. 86-93.

65. Ocasio-Morales, R.G., P. Tsopelas, and T.C. Harrington, *Origin of Ceratocystis platani on native Platanus orientalis in Greece and its impact on natural forests*. Plant Disease, 2007. **91**(7): p. 901-904.
66. Tsopelas, P., et al., *First report of Ceratocystis platani in Albania*. Forest Pathology, 2015. **45**(5): p. 433-436.

Κεφάλαιο 7

Συμπεράσματα



Όπως αναφέρθηκε στη Γενική Εισαγωγή, απώτερος σκοπός αυτής της διατριβής, ήταν η συνεισφορά γνώσης απαραίτητης στη διαμόρφωση μιας σφαιρικής στρατηγικής διατήρησης του είδους στη Μεσόγειο. Υπό αυτό το πρίσμα, η μελέτη επικεντρώθηκε σε δυο βασικούς άξονες: α) τη μελέτη της προμεταναστευτικής οικολογίας και στοιχείων της μετανάστευσης του είδους και β) την περιγραφή της γενετικής ποικιλότητας και της δομής των πληθυσμών ώστε να διατυπωθούν προτάσεις αποτελεσματικών δράσεων διατήρησης και διαχείρισης. Συνοψίζοντας λοιπόν, θα είναι χρήσιμο να αναφερθούν εν συντομία τα σημαντικότερα ευρήματα που προέκυψαν αλλά και η προτεινόμενη αξιοποίηση τους στο πλαίσιο της διατήρησης του είδους.

Σχετικά με την οικολογία του είδους μπορούμε να συμπεράνουμε πως:

- ✓ Η κορύφωση της προμεταναστευτικής συγκέντρωσης των Κιρκινεζιών στην πόλη των Ιωαννίνων λαμβάνει χώρα κατά το μήνα Αύγουστο και διαρκεί 20 ημέρες. Η συγκέντρωση αυτή συμβαίνει σε ετήσια βάση ενώ ο μεγάλος αριθμός πουλιών που συγκεντρώνονται (σχεδόν 3000 άτομα) υποδεικνύει ότι δεν είναι ένα τοπικό φαινόμενο αλλά πουλιά από άλλες αναπαραγωγικές αποικίες φιλοξενούνται στην πόλη.
- ✓ Η εαρινή μετανάστευση λαμβάνει χώρα από τον Μάρτιο έως τις αρχές του Μαΐου, αργότερα από τη μετανάστευση του είδους στην Ιβηρική χερσόνησο, ενώ το φθινόπωρο η μετανάστευση συμβαίνει νωρίτερα από ότι στην Ιβηρική, από τον Αύγουστο έως τις αρχές Οκτωβρίου.
- ✓ Το είδος μεταναστεύει σε ευρύ μέτωπο (broad-front) την άνοιξη, ενώ σε ελαφρώς στενότερο μέτωπο το φθινόπωρο, αντίστροφα με τη στρατηγική μετανάστευσης των πουλιών από την Ιβηρική χερσόνησο.
- ✓ Τα ενήλικα Κιρκινέζια εμφανίζουν ισχυρή φιλοπάτρια συμπεριφορά, ενώ αντίθετα τα νεαρά βρέθηκαν να διασπείρονται σε μεγάλες αποστάσεις έως και πάνω από 900 χιλιόμετρα.
- ✓ Η μελέτη της δίαιτας έδειξε πως οι μη-κατακερματισμένοι ξερικοί λειμώνες περιμετρικά της πόλης των Ιωαννίνων αποτελούν ίσως το σημαντικότερο ενδιαίτημα που χρησιμοποιεί το είδος κατά την αναπαραγωγή του. Αντίθετα, κατά την προμεταναστευτική περίοδο, οι ορεινές περιοχές γύρω από την πόλη (σε απόσταση άνω των 20 χιλιομέτρων) είναι υψηλής σημασίας για το είδος καθώς διατηρούν μεγάλη αφθονία Ορθόπτερων.

Η γενετικές αναλύσεις έδειξαν ότι:

- ✓ Επιβεβαιώνεται το φυλογεωγραφικό πρότυπο σύμφωνα με το οποίο οι ευρωπαϊκοί και οι ασιατικοί πληθυσμοί του είδους διαφοροποιούνται σημαντικά ενώ ο πληθυσμός του Ισραήλ εμφανίζεται γενετικά αναμεμιγμένος. Τα διαθέσιμα δεδομένα υποστηρίζουν ότι ο πληθυσμός της Λήμνου έχει συγκροτηθεί από Κιρκινέζια ασιατικής προέλευσης.
- ✓ Οι πληθυσμοί του είδους στη Μεσόγειο έχουν επηρεαστεί διαφορετικά από τη μεγάλη ιστορική μείωση. Τρεις από τους περιφερειακούς πληθυσμούς βρέθηκαν να εμφανίζουν ενδείξεις διέλευσης από στενωπό ενώ οι υπόλοιποι διατηρούν υψηλά επίπεδα γονιδιακής ροής με τους κεντρικούς πληθυσμούς, αποφεύγοντας τυχόν επιπτώσεις μιας στενωπού παρόλη τη μείωση του μεγέθους τους.
- ✓ Τα γενετικά χαρακτηριστικά του μικρού μεγέθους περιφερειακού πληθυσμού της Κροατίας διαμορφώνονται σε μεγάλο βαθμό υπό την επίδραση της τυχαίας γενετικής παρέκκλισης.
- ✓ Οι μεγάλοι μεγέθους κεντρικοί πληθυσμοί διατηρούν υψηλά επίπεδα γονιδιακής ροής με κάποιους από τους μικρότερους περιφερειακούς πληθυσμούς, ενώ αντίθετα, μεταξύ των περιφερειακών πληθυσμών διαπιστώνεται μειωμένη διασπορά ατόμων.
- ✓ Τα Κιρκινέζια που επισκέπτονται την πόλη των Ιωαννίνων κατά την προμετανάστευση προέρχονται από τουλάχιστον έξι διαφορετικούς αναπαραγωγικούς πληθυσμούς του είδους για τους οποίους υπήρχαν διαθέσιμα γενετικά δεδομένα (γονότυποι). Περαιτέρω ανάλυση μοντελοποίησης των αλληλικών συχνοτήτων έδειξε ότι άτομα πιθανόν να προέρχονται και από πέντε επιπλέον πληθυσμούς.
- ✓ Οι προμεταναστευτικές συγκεντρώσεις διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο στη διαμόρφωση της γενετικής δομής των πληθυσμών, καθώς προσελκύουν στις αντίστοιχες περιοχές άτομα για μελλοντική αναπαραγωγή.

Τα αποτελέσματα και συμπεράσματα της παρούσας μελέτης μπορούν να αξιοποιηθούν για το σχεδιασμό διαχειριστικών πρακτικών ως εξής:

- ✓ Οι δύο μεγαλύτερες προμεταναστευτικές συγκεντρώσεις των Βαλκανίων (Ιωάννινα και Νότια Αλβανία) θα πρέπει να θεωρηθούν ως μια ενιαία περιοχή-στόχος για την υλοποίηση δράσεων διατήρησης.
- ✓ Το καθεστώς προστασίας των περιοχών θα πρέπει να αναβαθμιστεί.

- ✓ Κρίνεται απαραίτητη η διατήρηση των θέσεων διανυκτέρευσης του είδους στις περιοχές προμετανάστευσης. Άμεση δράση θα πρέπει να αποτελέσει ο περιορισμός της ασθένειας του μεταχρωματικού έλκους των πλατάνων.
- ✓ Επίσης, απαραίτητη είναι η αποτελεσματική διαχείριση των ενδαιτημάτων τροφοληψίας του είδους στις ορεινές περιοχές γύρω από το λεκανοπέδιο των Ιωαννίνων. Η διατήρηση της ποιότητας των ενδαιτημάτων αυτών μπορεί πιθανώς να επιτευχθεί μέσω της υλοποίησης αγρο-περιβαλλοντικών μέτρων.
- ✓ Συνίσταται η διατήρηση των αναπαραγωγικών πληθυσμών της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου ως μιας ενιαίας διαχειριστικής μονάδας.
- ✓ Προτείνεται μια μεικτή στρατηγική διατήρησης των αναπαραγωγικών πληθυσμών, η οποία αφενός θα διασφαλίζει την υψηλή γενετική ποικιλότητα των πληθυσμών, αφετέρου θα στοχεύει στην ανάκαμψη των περιφερειακών πληθυσμών που έχουν διέλθει από στενωπό.
- ✓ Στην περίπτωση που η μετεγκατάσταση ατόμων (translocation) επιλεγεί ως εργαλείο δημιουργίας νέων αποικιών, η χαμηλή γενετική διαφοροποίηση μεταξύ των πληθυσμών της Ισπανίας και της κεντρικής και ανατολικής Ευρώπης δεν θα πρέπει να λειτουργήσει ενθαρρυντικά ως προς τη μεταφορά πουλιών ισπανικής προέλευσης, καθώς οι αντίστοιχοι πληθυσμοί εμφανίζουν διαφορετικά πρότυπα μετανάστευσης και είναι πιθανό να έχουν εξελίξει διαφορετικές προσαρμογές.
- ✓ Η υλοποίηση δράσεων διατήρησης που θα στοχεύουν στην προμεταναστευτική περίοδο του είδους ενδέχεται να ωφελήσουν και συγκεκριμένους αναπαραγωγικούς πληθυσμούς, αποτελώντας έτσι μια οικονομικά αποδοτική στρατηγική.

Περίληψη

Η ανάγκη για μια πιο σφαιρική προσέγγιση στη διατήρηση των αποδημητικών ειδών έχει αρχίσει να γίνεται πρόσφατα αντιληπτή, καθώς η γενετική συνιστώσα συχνά παραβλέπεται από τις διεθνείς πολιτικές διατήρησης, ενώ είναι ελάχιστα τα παραδείγματα διαχειριστικών πρακτικών που λαμβάνουν υπόψη τα διαφορετικά στάδια ζωής των μεταναστευτικών πουλιών καθώς και στοιχεία της γενετικής των πληθυσμών τους. Μια τέτοια προσέγγιση επιχειρείται στην παρούσα διατριβή, στοχεύοντας στο μεταναστευτικό είδος πουλιού, Κιρκινέζι (*Falco naumanni*). Το Κιρκινέζι είναι ένα μικρό μεταναστευτικό γεράκι που αναπαράγεται στο νότιο τμήμα της Δυτικής Παλαιαρκτικής, από τη Μεσόγειο και τη Μέση Ανατολή έως την κεντρική Ασία, τις στέπες τις Μογγολίας και την Κίνα ενώ διαχειμάζει στην υποσαχάρια Αφρική. Το Κιρκινέζι γνώρισε μια ραγδαία μείωση του ευρωπαϊκού πληθυσμού του κατά τη δεκαετία του 1950, λόγω της εντατικοποίησης της γεωργίας, των αλλαγών στη χρήση της γης και της επακόλουθης υποβάθμισης των ενδιαιτημάτων του. Η μείωση αυτή οδήγησε στην ολική εξαφάνιση πολλών πληθυσμών αλλά και την εξαφάνιση μεμονωμένων αποικιών σε κάποιες χώρες. Σήμερα, ο συνολικός ευρωπαϊκός πληθυσμός φαίνεται μεν να έχει σταθεροποιηθεί λόγω των διαχειριστικών δράσεων που έλαβαν χώρα κατά τις προηγούμενες δεκαετίες κυρίως στην Ιβηρική χερσόνησο. Ωστόσο, στην κεντρική και ανατολική Ευρώπη, όπου το είδος εμφανίζει κατακερματισμένη κατανομή, θεωρείται πληθυσμιακά 'εξαντλημένο' (Depleted) και χρήζει άμεσης διατήρησης.

Στην παρούσα διατριβή γίνεται χρήση γενετικών και οικολογικών δεδομένων με στόχο: α) την περιγραφή, ανάλυση και ερμηνεία των χωρικών προτύπων της γενετικής ποικιλότητας και της δομής των πληθυσμών του Κιρκινεζιού και β) την ανάδειξη της σημασίας των προμεταναστευτικών περιοχών ως σημαντικών κέντρων για τη διατήρηση του είδους. Απώτερος σκοπός είναι η παραγωγή γνώσης που θα συμβάλλει στον αποτελεσματικότερο σχεδιασμό διαχειριστικών πρακτικών και στρατηγικών διατήρησης του είδους στην περιοχή της Μεσογείου.

Για να περιγραφεί η προμεταναστευτική συγκέντρωση των Κιρκινεζιών στην πόλη των Ιωαννίνων, χρησιμοποιήθηκαν δεδομένα καταμετρήσεων των ετών 2000-2015. Επίσης, εντοπίστηκαν τα δέντρα που χρησιμοποιούνται από το είδος κατά τη διάρκεια αυτής της περιόδου.

Η κορύφωση της προμεταναστευτικής συγκέντρωσης των Κιρκινεζιών στην πόλη των Ιωαννίνων λαμβάνει χώρα κατά το μήνα Αύγουστο και διαρκεί 20 ημέρες. Η συγκέντρωση αυτή συμβαίνει σε ετήσια βάση ενώ ο μεγάλος αριθμός πουλιών που συγκεντρώνονται (σχεδόν 3000 άτομα) υποδεικνύει ότι δεν είναι ένα τοπικό φαινόμενο αλλά πουλιά από άλλες αναπαραγωγικές αποικίες φιλοξενούνται στην πόλη. Τα Κιρκινέζια που επισκέπτονται την περιοχή βρέθηκαν να χρησιμοποιούν αποκλειστικά τα Πλατάνια (*Platanus orientalis*) ως θέσεις διανυκτέρευσης.

Στην προσπάθεια να αποσαφηνιστούν τα πρότυπα μετανάστευσης του είδους στη Βαλκανική χερσόνησο χρησιμοποιήθηκαν παρατηρήσεις του είδους από πολίτες (citizen-science data). Επίσης με τη διερεύνηση επανευρέσεων δακτυλιωμένων πουλιών εκτιμήθηκε ο βαθμός φιλοπατρίας και τυχόν προμεταναστευτικές κινήσεις του είδους στην περιοχή. Το είδος βρέθηκε να μεταναστεύει σε ευρύ μέτωπο (broad-front) την άνοιξη, από τον Μάρτιο έως τις αρχές του Μαΐου, ενώ σε ελαφρώς στενότερο μέτωπο το φθινόπωρο από τον Αύγουστο έως τις αρχές Οκτωβρίου, αντίστροφα με τη στρατηγική μετανάστευσης των πουλιών από την Ιβηρική χερσόνησο. Τα ενήλικα Κιρκινέζια εμφάνισαν ισχυρή φιλοπάτρια συμπεριφορά, ενώ αντίθετα τα νεαρά βρέθηκαν να διασπείρονται σε μεγάλες αποστάσεις έως και πάνω από 900 χιλιόμετρα.

Ένας από τους κύριους παράγοντες που διαμορφώνει τις προμεταναστευτικές συγκεντρώσεις, δηλαδή η τοπικά αυξημένη διαθεσιμότητα των τροφικών πόρων, προσεγγίστηκε με μια συγκριτική μελέτη της δίαιτας του είδους μεταξύ αναπαραγωγικής και προμεταναστευτικής περιόδου με την ανάλυση εμεσμάτων. Τα Ορθόπτερα βρέθηκαν να είναι η κύρια λεία του είδους τόσο κατά την αναπαραγωγική όσο και κατά την προμεταναστευτική περίοδο. Ωστόσο, στη διάρκεια της αναπαραγωγής το είδος επιδεικνύει μεικτή στρατηγική τροφοληψίας με ευρύ τροφικό θώκο ενώ κατά την προμετανάστευση η στρατηγική τροφοληψίας του Κιρκινεζιού φαίνεται να είναι εξειδικευμένη προς τα Ορθόπτερα και συγκεκριμένα τις ακρίδες (*Acrididae*). Η μελέτη της δίαιτας έδειξε εμμέσως, πως οι μη-κατακερματισμένοι ξερικοί λειμώνες περιμετρικά της πόλης των Ιωαννίνων αποτελούν ίσως το σημαντικότερο ενδιαίτημα που χρησιμοποιεί το είδος κατά την αναπαραγωγή του. Αντίθετα, κατά την προμεταναστευτική περίοδο, οι ορεινές περιοχές γύρω από την πόλη (σε απόσταση άνω των 20 χιλιομέτρων) είναι υψηλής σημασίας για το είδος καθώς διατηρούν μεγάλη αφθονία Ορθόπτερων.

Προκειμένου να εκτιμηθούν τα επίπεδα γενετικής ποικιλότητας και να διερευνηθούν τα χωρικά πρότυπα γενετικής δομής του είδους, συλλέχθηκαν 295 δείγματα από 15 φυσικούς πληθυσμούς στο εύρος της κατανομής του. Οι μοριακοί δείκτες που χρησιμοποιήθηκαν ήταν 18 μικροδορυφορικοί τόποι. Τα αποτελέσματα των αναλύσεων επιβεβαιώνουν το φυλογεωγραφικό πρότυπο σύμφωνα με το οποίο οι ευρωπαϊκοί και οι ασιατικοί πληθυσμοί του είδους διαφοροποιούνται σημαντικά ενώ ο πληθυσμός του Ισραήλ εμφανίζεται γενετικά αναμεμιγμένος. Τα δεδομένα υποστηρίζουν ότι ο πληθυσμός της Λήμνου έχει συγκροτηθεί από Κιρκινέζια ασιατικής προέλευσης. Οι μεγάλοι μεγέθους κεντρικοί πληθυσμοί βρέθηκαν να διατηρούν υψηλά επίπεδα γονιδιακής ροής με κάποιους από τους μικρότερους περιφερειακούς πληθυσμούς, ενώ αντίθετα, μεταξύ των περιφερειακών πληθυσμών διαπιστώνεται μειωμένη διασπορά ατόμων. Οι πληθυσμοί του είδους στη Μεσόγειο φαίνεται να έχουν επηρεαστεί διαφορετικά από την μεγάλη ιστορική μείωση καθώς τρεις από τους περιφερειακούς πληθυσμούς της κεντρικής και ανατολικής Μεσογείου βρέθηκαν να εμφανίζουν ενδείξεις διέλευσης από στενωπό ενώ οι υπόλοιποι διατηρούν υψηλά επίπεδα γονιδιακής ροής με τους κεντρικούς πληθυσμούς, αποφεύγοντας τυχόν επιπτώσεις μιας στενωπού παρόλη τη μείωση του μεγέθους τους.

Για να διερευνηθεί η προέλευση των ατόμων στις προμεταναστευτικές περιοχές, απομονώθηκε γενετικό υλικό από 146 φτερά που συλλέχθηκαν από τις δύο μεγαλύτερες προμεταναστευτικές συγκεντρώσεις του είδους στα Βαλκάνια: την πόλη των Ιωαννίνων και την κοιλάδα του Δρίνου στη νότια Αλβανία. Πραγματοποιήθηκαν δοκιμασίες κατάταξης των σύνθετων γονότυπων των φτερών σε εννιά αναπαραγωγικούς πληθυσμούς αναφοράς. Τα Κιρκινέζια που επισκέπτονται την πόλη των Ιωαννίνων κατά την προμετανάστευση προέρχονται από τουλάχιστον έξι διαφορετικούς αναπαραγωγικούς πληθυσμούς του είδους για τους οποίους υπήρχαν διαθέσιμα γενετικά δεδομένα (γονότυποι). Περαιτέρω ανάλυση μοντελοποίησης των αλληλικών συχνοτήτων έδειξε ότι άτομα πιθανόν να προέρχονται και από πέντε επιπλέον πληθυσμούς. Φαίνεται πως οι προμεταναστευτικές συγκεντρώσεις διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο στη διαμόρφωση της γενετικής δομής των πληθυσμών, καθώς προσελκύουν στις αντίστοιχες περιοχές άτομα για μελλοντική αναπαραγωγή.

Εν κατακλείδι, τα αποτελέσματα και συμπεράσματα της παρούσας μελέτης μπορούν να αξιοποιηθούν για το σχεδιασμό μιας αποτελεσματικής στρατηγικής διατήρησης του είδους στην

περιοχή της Μεσογείου. Μια τέτοια σφαιρική προσέγγιση αφενός επιτρέπει την υλοποίηση στοχευμένων διαχειριστικών πρακτικών, αφετέρου αποτελεί μια οικονομικά αποδοτική στρατηγική για την ανάκαμψη των πληθυσμών του είδους.

Ευρετήριο Εικόνων

Εικόνα 1.1: (α) Απεικόνιση του Κιρκινεζιού (© I. Lewington, Birds of Armenia Project). Από αριστερά προς τα δεξιά: ενήλικο αρσενικό, ενήλικο θηλυκό, υπενήλικο αρσενικό και πτήση αρσενικού και θηλυκού αντίστοιχα. (β) Χάρτης εξάπλωσης του Κιρκινεζιού (Birdlife International 2018). Με κίτρινο απεικονίζονται οι περιοχές αναπαραγωγής και με μπλε οι περιοχές διαχείμασης. Με πράσινο σημειώνονται οι περιοχές όπου το είδος έχει μόνιμη παρουσία καθ' όλη τη διάρκεια του έτους (resident).....	7
Εικόνα 2.1: Εβδομαδιαίες μετρήσεις Κιρκινεζιών κατά την προμεταναστευτική περίοδο στην πόλη των Ιωαννίνων για τα έτη 2013-2015.....	21
Εικόνα 2.2: Μέγιστος αριθμός προμεταναστευτικών ατόμων που παρατηρήθηκαν κάθε χρόνο (έλλειψη διαθέσιμων δεδομένων για το 2006 και 2007).....	22
Εικόνα 3.1: Επανευρέσεις δακτυλιωμένων Κιρκινεζιών (<i>Falco naumanni</i>) κατά τη χρονική περίοδο 1947-2002 και οι κατευθύνσεις των μεταναστευτικών κινήσεων τους για την (Α) εαρινή μετανάστευση (Φεβρουάριος-Απρίλιος, n=11 επανευρέσεις) και (Β) φθινοπωρινή μετανάστευση (Αύγουστος-Οκτώβριος, n=19 επανευρέσεις). Οι γραμμές ενώνουν την τοποθεσία δακτυλίωσης (έντονη μαύρη κουκκίδα) με την τοποθεσία επανεύρεσης (κουκκίδα χωρίς γέμισμα).....	37
Εικόνα 3.2: Παρατηρήσεις ατόμων Κιρκινεζιών (<i>Falco naumanni</i>) κατά την μετανάστευσή τους πάνω από την Ελλάδα, με βάση δεδομένα από τα έτη 1958-2013. (Α) άνοιξη και (Β) φθινόπωρο.....	38
Εικόνα 3.3: Αριθμός ατόμων που καταγράφηκαν σε συγκεκριμένες ημερομηνίες κατά την εαρινή μετανάστευση των ετών από 2006 έως 2015.....	39
Εικόνα 3.4: Αριθμός ατόμων που καταγράφηκαν σε συγκεκριμένες ημερομηνίες κατά τη φθινοπωρινή μετανάστευση των ετών από 2006 έως 2015.....	39
Εικόνα 4.1: Χάρτης της Ηπείρου και τοποθεσία της περιοχής μελέτης. Οι σκιασμένες περιοχές βρίσκονται σε υψόμετρο μεταξύ 800 και 2300 μέτρων.....	53

Εικόνα 4.2: Συμμετοχή των διαφορετικών οικογενειών Ορθόπτερων στη σύσταση της δίαιτας του Κιρκινεζιού κατά την αναπαραγωγική (2010-2015) και την προμεταναστευτική (2013-2015) περίοδο.....	59
Εικόνα 4.3: (α) Επεξηγηματικό διάγραμμα της τροποποιημένης μεθόδου Costello. ΔΦΣ: Διαφαινοτυπική συνιστώσα, ΕΦΣ: ενδοφαινοτυπική συνιστώσα. (β) και (γ) ποικιλότητα των στρατηγικών τροφοληψίας του Κιρκινεζιού κατά την αναπαραγωγική και προμεταναστευτική περίοδο.....	60
Εικόνα 4.4: Εβδομαδιαία μεταβολή (και τυπικό σφάλμα) του μέσου αριθμού ατόμων των οικογενειών Acrididae και Tettigoniidae που καταναλώνονται κατά την προμεταναστευτική περίοδο.....	61
Εικόνα 5.1: Γεωγραφική θέση των πληθυσμών του Κιρκινεζιού από τους οποίους συλλέχθηκαν τα δείγματα της μελέτης. SES: Ανδαλουσία, ES/BG: Εξτρεμαδούρα, APU: Απούλια, SIC: Σικελία, CRO: Κροατία, GIA: Ιωάννινα, LES: Αγρίνιο, TRI: Τρίκαλα, LAR: Λάρισα, VOL: Βόλος, KIL: Κιλκίς, KAL: Κομοτηνή, LIM: Λήμνος, ISR: Ισραήλ, MON: Μογγολία. Οι σκιασμένες περιοχές απεικονίζουν την κατανομή του είδους (τροποποιήθηκε από το BirdLife International). Θέσεις δειγματοληψίας σε περιοχές όπου το είδος έχει συνεχή κατανομή φαίνονται με μαύρο κύκλο (ES: Ισπανία, CGR: Θεσσαλία).....	75
Εικόνα 5.2: Ποιοτικός έλεγχος της κατανομής των αλληλικών συχνοτήτων σε 15 αναπαραγωγικούς πληθυσμούς του Κιρκινεζιού. Ο πληθυσμός της Κροατίας (CRO) είναι ο μόνος στον οποίο παρατηρείται συχνότητα αλληλομόρφου στην κατηγορία 0,9-1, ενδεικτικό της εγκαθίδρυσης αλληλομόρφου (allele fixation). Οι συντομογραφίες των πληθυσμών αντιστοιχούν στους κωδικούς του πίνακα 5.2.....	84
Εικόνα 5.3: Αποτελέσματα της Μπεϋζιανής ανάλυσης ομαδοποίησης για το σύνολο των ατόμων όλων των πληθυσμών. (α) Οι τιμές του δείκτη ΔΚ για κάθε υποψήφιο αριθμό γενετικών ομάδων (η τιμή K=2 προκρίνεται ως η πιο πιθανή περίπτωση). (β) Μέση τιμή πιθανοφάνειας για 20 επαναλήψεις και για κάθε υποψήφιο αριθμό γενετικών ομάδων.....	85

Εικόνα 5.4: Ιστογράμματα των ποσοστών συμμετοχής (q) για κάθε εκτιμώμενο K . Κάθε στήλη αντιπροσωπεύει ένα άτομο ενώ με μαύρες γραμμές διαχωρίζονται οι πληθυσμοί. Τα επάνω τρία ιστογράμματα προέκυψαν από τα αποτελέσματα ομαδοποίησης ($K=2,3,5$) για το σύνολο των ατόμων από όλους τους πληθυσμούς, ενώ τα κάτω προέκυψαν από τα αποτελέσματα ομαδοποίησης ($K=2,4,5$) για το υποσύνολο των ατόμων από τους πληθυσμούς της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου.....**86**

Εικόνα 5.5: Αποτελέσματα της Μπεϋζιανής ανάλυσης ομαδοποίησης για το υποσύνολο των ατόμων από τους πληθυσμούς της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου. (α) Οι τιμές του δείκτη ΔK για κάθε υποψήφιο αριθμό γενετικών ομάδων (η τιμή $K=2$ προκρίνεται ως η πιο πιθανή περίπτωση και ακολουθεί η τιμή $K=4$). (β) Μέση τιμή πιθανοφάνειας για 20 επαναλήψεις και για κάθε υποψήφιο αριθμό γενετικών ομάδων.....**87**

Εικόνα 5.6: Συσχέτιση των γενετικών και των γεωγραφικών αποστάσεων για (α) όλα τα ζεύγη πληθυσμών της μελέτης και (β) για τα ζεύγη πληθυσμών της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου.....**89**

Εικόνα 5.7: Δίκτυο σχετικής γονιδιακής ροής μεταξύ των πληθυσμών της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου. (α) όλες οι τιμές σχετικής ροής (β) τιμές $> 0,2$ (γ) υψηλές τιμές γονιδιακής ροής $> 0,4$. Η ένταση της σκίασης και το πάχος των γραμμών σύνδεσης αυξάνουν σε συνθήκες αυξημένης γονιδιακής ροής.....**91**

Εικόνα 6.1: Προμεταναστευτικές περιοχές (Α: κοιλάδα Δρίνου, Αλβανία και Β: πόλη των Ιωαννίνων) και θέσεις αναπαραγωγής Κιρκινεζιών από τις οποίες συλλέχθηκαν τα δείγματα. SIC: Σικελία ($n=12$), APU: Απούλια ($n=44$), CRO: Κροατία ($n=14$), GIA: Ιωάννινα ($n=24$), LES: Αγρίνιο ($n=16$), CGR: Θεσσαλία ($n=60$), KIL: Κιλκίς ($n=13$), KAL: Κομοτηνή ($n=20$), LIM: Λήμνος ($n=11$). Οι σκιασμένες περιοχές απεικονίζουν την κατανομή του είδους (τροποποιήθηκε από το BirdLife International). Οι θέσεις δειγματοληψίας που ομαδοποιήθηκαν κατά τις αναλύσεις παρουσιάζονται με μαύρο κύκλο (CNG: κεντρική Ελλάδα).....**112**

Εικόνα 6.2: Οπίσθια πλευρά της βάσης ενός τυπικού φτερού. 1: άκρο του κάλαμου του φτερού, 2: θρόμβος αίματος.....**113**

Εικόνα 6.3: Εκτιμώμενες προμεταναστευτικές κινήσεις των Κιρκινεζιών στην κεντρική και την ανατολική Μεσόγειο, με βάση τα αποτελέσματα των δοκιμασιών κατάταξης. Με έντονο κόκκινο χρώμα επισημαίνονται οι πιθανές περιοχές προέλευσης των Κικρινεζιών όπως προέκυψαν από τη μέθοδο της «συνεχούς κατάταξης». Με κόκκινα βέλη σημειώνονται οι δυνητικές κινήσεις προς τις προμεταναστευτικές περιοχές (μαύρα αστέρια). Με μαύρα βέλη σημειώνονται οι προμεταναστευτικές κινήσεις που έχουν αναφερθεί ως τώρα βασισμένες σε επανευρέσεις δακτυλιωμένων πουλιών [39, 40, 55]. Με διακεκομμένο βέλος παρουσιάζεται η υποθετική διαδρομή μετακίνησης των ατόμων των ανατολικών αναπαραγωγικών πληθυσμών πάνω από περιοχές για τις οποίες έχει αναφερθεί αυξημένη διέλευση Κιρκινεζιών κατά την προμεταναστευτική περίοδο [56].....**120**

Ευρετήριο Πινάκων

Πίνακας 4.1: Ομάδες λείας που αναγνωρίστηκαν στα εμετικά σύμπληκτα Κιρκινεζιών σε όλα τα έτη της δειγματοληψίας και για τις δύο περιόδους. Δίνεται η συχνότητα παρατήρησης (F%) και το ποσοστό συμμετοχής της κάθε κατηγορίας λείας στη δίαιτα του είδους (%).....**58**

Πίνακας 5.1: Μικροδορυφορικοί δείκτες και οι εκκινήτες που χρησιμοποιήθηκαν για την ενίσχυσή τους. Τα χαρακτηριστικά των δεικτών (μέγεθος και αριθμός αλληλομόρφων) βασίζονται στην παρούσα μελέτη. F: πρόσθιος εκκινήτης, R: ανάστροφος εκκινήτης, Tm: θερμοκρασία υβριδοποίησης.....**77**

Πίνακας 5.2: Δείκτες γενετικής ποικιλότητας και τυπικά σφάλματα (σε παρένθεση). n: αριθμός δειγμάτων, A: αλληλική ποικιλότητα, Ag: διορθωμένη αλληλική ποικιλότητα, Ho: παρατηρούμενη ετεροζυγωτία, He: αναμενόμενη ετεροζυγωτία, P: αριθμός ιδιωτικών αλληλομόρφων, Fis: συντελεστής ενδογαμίας.....**82**

Πίνακας 5.3: Αποτελέσματα των δοκιμασιών Wilcoxon για την ανίχνευση πρόσφατων στενωπών στους αναπαραγωγικούς πληθυσμούς του Κιρκινεζιού. Η ανάλυση βασίστηκε στο μοντέλο των «δύο φάσεων» (TPM: 95% IAM και 5% SMM). Οι τιμές σημαντικότητας $p < 0,05$ (δίνονται με έντονη γραφή) υποδεικνύουν διέλευση των αντίστοιχων πληθυσμών από πρόσφατη στενωπό.....**83**

Πίνακας 5.4: Μέσες τιμές πιθανοφάνειας (MeanLnPK) και ΔΚ μετά από 20 επαναληπτικές αναλύσεις για κάθε υποψήφιο αριθμό γενετικών ομάδων (K) και για όλους τους πληθυσμούς. StdevLnPK: η τυπική απόκλιση της μέσης τιμής. Με έντονη γραφή επισημαίνονται οι υψηλότερες τιμές.....**85**

Πίνακας 5.5: Μέσες τιμές πιθανοφάνειας (MeanLnPK) και ΔΚ μετά από 20 επαναληπτικές αναλύσεις για κάθε υποψήφιο αριθμό γενετικών ομάδων (K) για το υποσύνολο των ατόμων από τους πληθυσμούς της κεντρικής και της ανατολικής Μεσογείου. StdevLnPK: η τυπική απόκλιση της μέσης τιμής. Με έντονη γραφή επισημαίνονται οι υψηλότερες τιμές.....**87**

Πίνακας 5.6: Τιμές Dest (άνω τριγωνικός πίνακας) και Fst (κάτω τριγωνικός πίνακας) ανά ζεύγος πληθυσμών. Με έντονη γραφή δίνονται οι στατιστικά σημαντικές τιμές μετά τη διορθωμένη τιμή

σημαντικότητας με τη μέθοδο B-H ($p < 0,039$). Οι συντομογραφίες των πληθυσμών αντιστοιχούν στους κωδικούς του πίνακα 5.2.....**90**

Πίνακας 6.1: Άτομα που κατατάχθηκαν με υψηλή πιθανότητα σε κάποιον από τους πληθυσμούς αναφοράς. APU: Απούλια, GIA: Ιωάννινα, LES: Αγρίνιο, CGR: Θεσσαλία, KIL: Κιλκίς, KAL: Κομοτηνή, CNG: κεντρική Ελλάδα. Τα δείγματα με α/α 32-36 κατατάχθηκαν μόνο με τη μέθοδο SCAT αλλά ενδεικτικά παρουσιάζονται και οι αντίστοιχες τιμές του συντελεστή συμμετοχής (q) και της πιθανότητας προέλευσης με τη χρήση των υπόλοιπων μεθόδων.....**118**

Πίνακας 6.2: Συνοπτικά αποτελέσματα των δοκιμασιών κατάταξης όλων των ατόμων άγνωστης προέλευσης στους πληθυσμούς αναφοράς. N= αριθμός φτερών που αναλύθηκαν. Οι συντομογραφίες των πληθυσμών αναφοράς δίνονται στην Εικόνα 6.1.....**119**

Πίνακας 6.3: Άγνωστα άτομα που ταυτοποιήθηκαν με τη μέθοδο «συνεχούς κατάταξης». Δίνονται το μέσο γεωγραφικό μήκος και πλάτος της πιθανής τοποθεσίας προέλευσης, καθώς και το γεωγραφικό εύρος εκτίμησης (standard distance).....**119**

Πίνακας 6.4: Αποτελέσματα των δοκιμασιών αυτό-κατάταξης με τη μέθοδο SCAT. Ως μέτρο της ακρίβειας της μεθόδου, δίνεται το ποσοστό ορθής κατάταξης των ατόμων στους πληθυσμούς τους. Οι συντομογραφίες των πληθυσμών αναφοράς δίνονται στην Εικόνα 6.1.....**121**

Πίνακας 6.5: Αποτελέσματα των δοκιμασιών αυτό-κατάταξης με το πρόγραμμα Structure. Ως μέτρο της ακρίβειας της μεθόδου, δίνεται το ποσοστό ορθής κατάταξης των ατόμων στους πληθυσμούς τους. Οι συντομογραφίες των πληθυσμών αναφοράς δίνονται στην Εικόνα 6.1.....**121**

Πίνακας 6.6: Αποτελέσματα των δοκιμασιών αυτό-κατάταξης με το πρόγραμμα GeneClass2. Ως μέτρο της ακρίβειας της μεθόδου, δίνεται το ποσοστό ορθής κατάταξης των ατόμων στους πληθυσμούς τους. Οι συντομογραφίες των πληθυσμών αναφοράς δίνονται στην Εικόνα 6.1.....**121**

Summary

New and integrative approaches for the conservation of mobile species are becoming increasingly needed recently, as the genetic component is often overlooked by international conservation policies while management schemes that consider the different stages of a species life cycle and the genetic characteristics of populations are scarce. Such an approach is attempted in this thesis, targeting the migratory bird species, the Lesser Kestrel (*Falco naumanni*). The Lesser Kestrel is a small migratory falcon breeding in the southern part of the western Palearctic, from the Mediterranean and the Middle East to central Asia, the Mongolian steppes and China while wintering in sub-Saharan Africa. The species went through a sharp decline in its European populations in the 1950s, due to the intensification of agriculture, land-use change and the subsequent habitat degradation. This decline led to the complete extinction of many populations as well as and the loss of several colonies in some countries. Today, the overall European population seems to have stabilized due to the management actions that have taken place over the past decades, mainly on the Iberian Peninsula. However, in central and eastern Europe, where the species exhibits a fragmented distribution, it is considered to be population-depleted and thus in need of conservation concern.

In the present thesis, genetic and ecological data are used to: a) describe, analyze and interpret the spatial patterns of genetic diversity and the structure of the Lesser Kestrel populations; and b) highlight the importance of pre-migratory areas as important centers for the conservation of the species. The ultimate goal is to produce knowledge that will contribute to more effective planning of conservation actions and management strategies for the species in the Mediterranean region.

In order to describe the pre-migratory concentration of Lesser Kestrels in the city of Ioannina, count data for the years 2000-2015 were used. Also, the trees used by the species for roosting were identified during this period. The peak of the pre-migratory concentration of Lesser Kestrels in the city of Ioannina takes place in August and lasts 20 days. This gathering occurs on an annual basis, whereas the large number of birds (nearly 3000 individuals) suggests that it is not a local

phenomenon, but birds from other breeding colonies visit the city. The Lesser Kestrels gathering in the area were found to use exclusively *Platanus orientalis* as roosting trees.

In the attempt to clarify the migration patterns of the species on the Balkan peninsula, citizen-science data were retrieved and analyzed. In addition, the examination of ringing recoveries allowed for the assessment of the degree of philopatry and possible pre-migratory movements of the species in region. The species was found to migrate in a broad-front during spring, from March to the beginning of May, while in a slightly narrower front during autumn from August to early October, contrary to the migration strategy of birds from the Iberian Peninsula. Adult Lesser Kestrels showed strong philopatric behavior, while juvenile birds dispersed over long distances, in some cases up to 900 kilometers.

The locally increased availability of food resources, that is one of the main drivers of the pre-migratory concentrations, was approached by a comparative diet analysis between the breeding and pre-migratory period using regurgitated pellets. The Orthoptera were found to be the main prey consumed by the species both during breeding and pre-migration. However, during the breeding season, the species exhibits a mixed feeding strategy with a broad niche width, while during the pre-migration the Lesser Kestrel's feeding strategy appears to be specialized to Orthoptera and specifically towards Acrididae. The study implicitly showed that the non-fragmented dry grasslands around the city of Ioannina are perhaps the most important habitat used by the species during the breeding season. In contrast, during the pre-migration period, the mountainous areas around the city (more than 20 km away) are of high importance for the species as they retain a high abundance of Orthoptera.

In order to assess the levels of genetic diversity and to investigate the spatial patterns of the species genetic structure, 295 samples were collected from 15 natural populations within its distribution range. The molecular markers used were 18 microsatellite loci. The results of the analyses confirm the phylogenetic pattern according to which the European and Asian populations of the species are significantly differentiated, while the population of Israel appears genetically mixed. The available data suggest that the population of Limnos may have been formed by Lesser Kestrels of Asian origin. The core populations have been found to maintain high levels of gene flow

with some of the smallest peripheral populations, while peripheral populations showed reduced connectivity among them. Populations of the species in the Mediterranean seem to have been affected differently by the great historical decline as three of the peripheral populations of the central and eastern Mediterranean have been found to show signs of bottlenecks whereas the rest maintain high levels of gene flow with the central populations avoiding any bottleneck effects despite the reduction in their size.

To investigate the origin of birds gathering in pre-migratory areas, 146 feathers were collected and genotyped from the two largest pre-migratory roosts of the species in the Balkans: the city of Ioannina and the Drinos valley in southern Albania. Assignment tests based on microsatellite genotypes were performed for nine reference breeding populations. The Lesser Kestrels that visit the city of Ioannina during pre-migration come from at least six different breeding populations of the species for which genetic data (genotypes) were available. Further spatial modeling of allelic frequencies showed that individuals may also originate from five additional populations. It appears that pre-migratory concentrations play an important role in shaping the genetic structure of populations as they attract individuals that could potentially breed in the respective regions.

Finally, the results and conclusions of this study can be used for the design of an effective conservation strategy for the species in the Mediterranean region. Such an integrative approach allows for the implementation of targeted management practices and constitutes a cost-effective strategy for the recovery of the populations of the species.

Index of Figures

Figure 1.1: (a) Picture of the Lesser Kestrel (© I. Lewington, Birds of Armenia Project). From left to right: adult male, adult female, subadult male and male and female in flight respectively. (b) Distribution of the species (Birdlife International 2018). Yellow shading indicates breeding locations and blue shading the wintering grounds. Reesident populations are indicated with green colour.....	7
Figure 2.1: Intra-season trends of roosting Lesser Kestrels at Ioannina city during 2013–2015.	21
Figure 2.2: Maximum number of roosting individuals per year (no available data for 2006 and 2007).....	22
Figure 3.1: Recoveries of Lesser Kestrels <i>Falco naumanni</i> ringed between 1947 and 2002 and their movement directions during (a) Spring migration (February–April, n = 11 recoveries) and (b) Autumn migration (August–October, n = 19 recoveries). Filled black and open dots represent ringing and recovery locations, respectively. Lines connect ringing with recovery locations	37
Figure 3.2: Observations of Lesser Kestrels <i>Falco naumanni</i> migrating over Greece from 1958 to 2013. (a) Spring migration, (b) Autumn migration.....	38
Figure 3.3: Spring migration phenology of the Lesser Kestrel in Greece between the years 2006 and 2015.....	39
Figure 3.4: Spring migration phenology of the Lesser Kestrel in Greece between the years 2006 and 2015.....	39
Figure 4.1: Map of Epirus region (NW Greece) and the location of our study site. Shaded areas are located in an altitude of 800–2300m.....	53
Figure 4.2: Contribution of the different Orthoptera families in the diet of Lesser Kestrel. Pooled data for breeding (2010–2015) and pre-migration (2013–2015) periods	59

Figure 4.3: (a) Explanatory diagram of the modified Costello method from Amudsen et al., 1996. (b and c) Variation of feeding strategies in the two periods of the study.....	60
Figure 4.4: Changes in the mean number of consumed individuals of the two main prey taxa during the pre-migration period. Bars depict standard error.....	61
Figure 5.1: Map of the Lesser Kestrel populations used in the present study. SES: Andalucia, ES/BG: Extremadura, APU: Apulia, SIC: Sicily, CRO: Croatia, GIA: Ioannina, LES: Agrinio, TRI: Trikala, LAR: Larisa, VOL: Volos, KIL: Kilikis, KAL: Komotini, LIM: Limnos, ISR: Israel, MON: Mongolia. Shaded areas represent the breeding distribution of the Lesser Kestrel (modified from BirdLife International). Sampling sites pooled for the analyses are circled (ES: Spain; CGR: Central Greece).....	75
Figure 5.2: Number of alleles belonging in each of ten allele frequency classes for individuals sampled across all populations. Recently bottlenecked populations are considered when fewer alleles are found in the low frequency class than in one or more intermediate frequency classes. For population abbreviations see Table 5.2.....	84
Figure 5.3: Summary of the clustering result from the Bayesian analysis of population structure implemented in STRUCTURE software, based on the complete dataset of all populations. A) ΔK -values for several numbers of putative clusters (K) suggest K = 2 as the most likely structure, followed by K = 3. B) Mean likelihood ($\pm$ SD) for the different K across 20 replicates.....	85
Figure 5.4: Admixture proportions (proportions of membership to each of K inferred clusters) of individual Lesser Kestrels. Upper plots correspond to the number of clusters when the full dataset was modeled (K = 2, K = 4 and K = 5), whereas the lower 3 plots show admixture proportions of the CE Mediterranean populations only, for K=2, K=4 and K=5 inferred clusters respectively.....	86
Figure 5.5: Summary of the clustering result from the Bayesian analysis of population structure implemented in STRUCTURE software, based on the eastern European population dataset. A) ΔK -values for several numbers of putative clusters (K) suggest K=2 as the most likely structure, followed by K = 4. B) Mean likelihood ($\pm$ SD) for different K across 20 replicates.....	87

Figure 5.6: Correlation of genetic divergence with linear geographic distance for (a) all Lesser Kestrel populations sampled in this study and (b) Lesser Kestrel populations across CE Mediterranean.....**89**

Figure 5.7: Directional relative migration networks of grouped Lesser Kestrel populations from CE Mediterranean. Networks were visualized with divMigrate using Alcala's Nm. (a) all relative migration rate values (b) only values above 0.2 threshold (c) only gene flow values estimated >0.4. Line shading and thickness increases with the relative strength of gene flow. APU: Apulia and CGR: Central Greece are the largest (core) populations. SIC: Sicily, CRO: Croatia, GIA: Ioannina, LES: Agrinio, KAL: Komotini, LIM: Limnos are the smaller peripheral populations.....**91**

Figure 6.1: Study area and sampling locations. Red stars indicate the two premigratory sites, Drino valley (A) and Ioannina city (B). Black dots show the sampled breeding populations. SIC: Sicily (n=12); APU: Apulia (n=44); CRO: Croatia (n=14); GIA: Ioannina (n=24); LES: Agrinio (n=16); CGR: Central Greece (n=60); KIL: Kilikis (n=13); KAL: Komotini (n=20); LIM: Limnos Island (n=11). Shaded areas represent the distribution of the Lesser Kestrel (modified from BirdLife International). Locations pooled for the purposes of the analyses are circled (CNG: Central-North Greece)...**112**

Figure 6.2: Posterior view of the base of the feather. 1: basal tip of the calamus, 2: blood clot from the superior umbilicus.....**113**

Figure 6.3: Reconstruction of pre-migratory movements of Lesser Kestrels in Central and Eastern Mediterranean. Red (burnt) areas show locations of origin as provided by the continuous assignment method. Red arrows show the inferred directions of movements towards the pre-migratory sites (black stars). Black arrows indicate movements reported by ringing recoveries [39, 40, 55]. Dashed arrow shows the putative movement of individuals through areas with increased presence of pre-migrating Lesser Kestrels [56]. Black dots correspond to sampling locations. SIC: Sicily (n=12); APU: Apulia (n=44); CRO: Croatia (n=14); GIA: Ioannina (n=24); LES: Agrinio (n=16); CGR: Central Greece (n=60); KIL: Kilikis (n=13); KAL: Komotini (n=20); LIM: Limnos Island (n=11).....**120**

Index of Tables

Table 4.1: Summary table of prey items found in Lesser Kestrel pellets in all study years for the two periods. Prey taxa are presented as frequency of occurrence in analysed pellets (F%) as well as proportion in the diet (%).	58
Table 5.1: Microsatellite loci and primers used in the present study. Loci properties (product range and number of alleles per locus) are based on the results of the present study. F: forward primer R: reverse primer Tm: annealing temperature.	77
Table 5.2: Measures of genetic variation of the Lesser Kestrel populations. Number of genotyped individuals (n), number of alleles per locus (A), allelic richness (Ar), observed (Ho) and expected (He) heterozygosity, number of private alleles (P) and inbreeding coefficient (Fis). Values are presented as means $\pm$ standard error (in brackets).	82
Table 5.3: results of the Wilcoxon sign-rank tests for heterozygosity excess and mode-shift tests for all Lesser Kestrel populations. The Wilcoxon tests were carried using the TPM model (5% SMM, 95% IAM). Values in bold are indicative of a bottleneck ($p < 0.05$).	83
Table 5.4: Summarizing Evanno table for all assumed putative clusters (K), when all populations were included in the STRUCTURE run.	85
Table 5.5: Evanno table for all assumed K, when only populations from Eastern Europe were included in the STRUCTURE run.	87
Table 5.6: Pairwise F_{st} -values (below diagonal) and D_{est} -values (above diagonal) among Lesser Kestrel populations. Statistically significant values after B-H correction for multiple comparisons are given in bold. Population abbreviations are given in Figure 5.1.	90
Table 6.1: List of all feather samples assigned to a reference population. Location codes correspond to those in Figure 6.1. Samples numbered 32-36 were only assigned by SCAT, but	

indicative values of Structure membership coefficient (q) and GeneClass2 score are provided.
.....118

Table 6.2: Summarizing table of all individuals of unknown origin assigned to a reference population. N=number of feathers analysed. Population codes correspond to those in Figure 6.1.....119

Table 6.3: List of samples continuously assigned by SCAT along with median coordinates and standard distance.....119

Table 6.4: Self-assignment matrix using SCAT2. Accuracy is expressed as percentage of individuals correctly assigned to their own populations. For population codes see Figure 6.1.....121

Table 6.5: Self-assignment matrix using Structure. Accuracy is expressed as percentage of individuals correctly assigned to their own populations. For population codes see Figure 6.1.....121

Table 6.6: Self-assignment matrix using GeneClass2. Accuracy is expressed as percentage of individuals correctly assigned to their own populations. For population codes see Figure 6.1.....121

